



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

2ej
78

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

TESIS DE LICENCIATURA

ANATOMIA DE LA SEMILLA MADURA DE YUCCA PERICULOSA

BAKER (AGAVACEAE) Y ONTOGENIA DE SU

TEJIDO DE RESERVA.

QUE PRESENTA:

Eduardo García Villanueva

COMO REQUISITO

PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGO



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 está 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.

La presente tesis de licenciatura fué
realizada bajo la dirección de:

Dr. E. Mark Engleman

Quien junto con los demás miembros del
Jurado que aparecen a continuación, la han revisado
y aprobado para obtener el título de:

B I O L O G O

Ciudad Universitaria, México. Septiembre de 1986.

CIUDAD UNIVERSITARIA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios
Profesionales.
Exp. Núm. 55

Jefe de la División de Estudios Profesionales.
Universidad Nacional Autónoma de México.
P r e s e n t e .

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el pasante GARCIA VILLANUEVA EDUARDO

con el título "ANATOMIA DE LA SEMILLA MADURA DE YUCCA PERICULOSA BAKER (AGAVACEAE) Y ONTOGENIA DE SU TEJIDO DE RESERVA"

consideramos que reúne los meritos necesarios para obtener el título de BIÓLOGO.

Comunicamos lo anterior para los fines a que haya lugar.

Atentamente.
México, D.F., a 18 de Agosto de 1986.

1.- Dr. EMIL MARK ENGLEMAN
(grado) Nombre(s) Apellidos completos

E. Mark Engleman
(firma)

2.- Mc. JUDITH MARQUEZ GUZMAN
(grado) Nombre(s) Apellidos completos

Judith Marquez Guzman
(firma)

3.- Biol. MIGUEL ORTIZ OLGUIN
(grado) Nombre(s) Apellidos completos

Miguel Ortiz Olguin
(firma)

4.- Sup.-Mc. ALICIA BRECHU FRANCO
(grado) Nombre(s) Apellidos completos

Brechú Franco
(firma)

5.- Sup.-Mc. MARIA LUISA MARQUEZ LOPEZ VELARDE
(grado) Nombre(s) Apellidos completos

Maria Luisa Marquez Lopez Velarde
(firma)

CONTENIDO

Página

RESUMEN.....	1
INTRODUCCION.....	2
ANTECEDENTES:	
I.- Generalidades:	
1.- Lugar de colecta.....	3
2.- Características de <u>Yucca periculosa</u> Baker.....	4
3.- Importancia de las plantas del género <u>Yucca</u>	4
4.- La semilla de angiospermas.....	5
II.- Datos ontogénicos y características de la semilla madura de <u>Yucca</u> :	
1.- Morfología externa.....	8
2.- Anatomía e histología:	
2.1.- Cubierta seminal.....	9
2.2.- Ruminaciones.....	10
2.3.- Rafe.....	10
2.4.- Cálaza.....	10
2.5.- Hilo y micropilo.....	10
2.6.- Tejido de reserva.....	11
2.7.- Embrión.....	12
OBJETIVOS.....	13
MATERIALES Y TECNICAS:	
I.- Colecta.....	14
II.- Disección.....	14
III.- Microtecnica.....	14
1.- Semilla madura, cortes en fresco.....	15
1.1.- Cortes sin tinción.....	15
1.2.- Tinción para grasas.....	15
1.3.- Tinción para almidón.....	15
2.- Tinción para proteínas.....	16

3.- Semilla madura, cortes de parafina.....	16
3.1.- Tinción para grasas.....	16
3.2.- Tinción con verde fijo y safranina.....	16
3.3.- Tinción para polisacáridos: APS.....	17
4.- Estados inmaduros.....	17
RESULTADOS:	
I.- Anatomía y morfología de la semilla madura:	
1.- Morfología externa.....	18
2.- Generalidades de la morfología interna.....	19
3.- Naturaleza de la cubierta seminal.....	19
3.1.- Derivados del tegumento externo: la testa.	
3.1.1.- Exotesta.....	20
3.1.2.- Mesotesta.....	20
3.1.3.- Endotesta.....	20
3.2.- Derivados del tegumento interno: el tegmen....	21
4.- Cutículas.....	21
5.- Las ruminaciones.....	21
6.- La rafe.....	21
7.- Estructura de la cálaza.....	22
8.- Hilo y micrópilo.....	22
9.- Endospermo.....	22
10.- Embrión.....	23
II.- Ontogenia del tejido de reserva:	
1.- Endospermo.....	23
2.- Formación de las ruminaciones.....	24
3.- Resumen.....	25
DISCUSION Y CONCLUSIONES.....	26
FIGURAS.....	30
REFERENCIAS.....	53

RESUMEN

Dentro de la morfología externa de la semilla madura de Yucca periculosa Baker, las características más sobresalientes son: a) la presencia de surcos reticulados que le dan un aspecto rugoso a la cubierta seminal, b) la curvatura de la pared celular externa de la exotesta que le da opacidad, c) los rebordes marginales y d) un hilo blanco de un milímetro de diámetro.

Lo más importante de la morfología interna son: a) las ruminaciones, b) la laguna del haz vascular en la rafe, c) la laguna calazal y d) la orientación oblicua del embrión ocupando casi toda la longitud de la semilla en el eje cálaza-hilo.

Estas características junto con las del fruto (indehiscente y carnoso) sitúan a esta especie dentro del grupo Yucca.

Se encontraron detalles especiales en la pared externa de la exotesta: a) depósito localizado del pigmento y b) heterogeneidad de tinción dentro de su engrosamiento.

La mesotesta le da el grosor a la cubierta seminal y constituye el cuerpo de las ruminaciones. Estas se forman por división celular activa en ciertas regiones de las capas más internas.

El tegmen se mantiene biestratificado durante su ontogenia y en las últimas etapas de desarrollo sufre una lisis y un aplastado de tal manera que no aparece en la semilla madura.

La estructura de la cálaza es complicada, pero el estrato de células corchosas y la laguna calazal son lo más conspicuo de su anatomía.

Dadas su constancia y su persistencia, se ha puesto énfasis en la utilidad de las cutículas para el reconocimiento anatómico de las diferentes partes de la semilla. El delimitar las cutículas ofrece la oportunidad de reconstruir un poco de la ontogenia con el análisis del estado maduro, cuando se carece de los estados que le preceden.

El estudio de estados inmaduros reveló que el tejido de reserva de la semilla madura es un endospermo y no un perispermo, como lo señala Annott para las especies de Yucca que revisó. Si bien la nucela es pluristratificada antes del crecimiento celular del endospermo, éste presenta un intenso desarrollo durante las últimas etapas de la formación de la semilla.

Conforme aumenta el tamaño de la semilla, las ruminaciones incrementan su longitud, la nucela va ocupando los espacios entre las ruminaciones y en el centro el endospermo comienza su gran crecimiento. Luego, la testa ya no crece, el endospermo sustituye a la nucela que desaparece, el embrión está bien desarrollado y la semilla se deshidrata.

I N T R O D U C C I O N

La semilla de las plantas superiores representa una parte muy importante dentro de su ciclo de vida que les permite cumplir con la continuidad de las especies. Para el hombre, representan una fuente muy valiosa de alimento y materias primas.

A pesar de su importancia, son reducidos los estudios sobre el desarrollo y anatomía de las semillas, los cuales aportan datos básicos que pueden ser empleados: a) por el fitomejorador, b) por la agroindustria, c) para lograr un mejor manejo de las semillas, d) para diseñar eficientes sistemas de almacenamiento, e) para emplear criterios más estables en la taxonomía y f) por muchas disciplinas más que necesitan de los datos básicos que aportan estos estudios.

En este caso se ha empleado semilla de Yucca periculosa Baker, debido a que existen pocos estudios anatómicos en este género, y porque se pretende contribuir a su conocimiento pues constituye un recurso renovable muy importante en las zonas áridas y semiáridas del país, ya que, de las cuarenta y siete especies de Yucca en todo el mundo, veintinueve se encuentran en México.

De su semilla es posible extraer aceites para consumo humano así como esteroides para la industria farmacéutica y alimentos balanceados para ganado.

Arnott y Horner han realizado diversas investigaciones de tipo anatómico sobre la semilla, la germinación y la plántula de diferentes especies de este género que existen en el sur de los Estados Unidos. Sus estudios son los más completos al respecto; sin embargo, no incluyen muchas especies mexicanas y hacen poca referencia a la ontogenia. En el presente trabajo se confrontan los datos aportados por estos y otros autores con los encontrados para Yucca periculosa en particular.

Se colectaron botones, flores, y frutos con diferente grado de desarrollo en su hábitat natural pues no es posible obtener semillas ni frutos en lugares de trasplante o introducción debido a la ausencia del polinizador que es un microlepidóptero del género Tegeticula de la familia Pronuba. Este además oviposita en el ovario y las larvas se alimentan de las semillas en formación.

Se han realizado cortes en los tres planos principales de la semilla madura así como de la inmadura, con el fin de reconstruir la ontogenia de sus diferentes partes.

A N T E C E D E N T E S

I.- Generalidades.

1.- Lugar de colecta.

Se encuentra en el municipio de Guadalupe Victoria, Puebla, en los límites con el de Perote, Veracruz, en torno a las siguientes coordenadas geográficas: 97°26' Long.W y 19°17' Lat.N, a una altitud de 2950 m.

Está en el sotavento de la Sierra Madre Oriental y en medio de la Cordillera Neovolcánica que constituye el borde meridional del altiplano y el límite tectónico y paleogeográfico entre América del Norte y América Central (Robles, 1942). En cuanto a su geología, presenta rocas calizas y lutitas del cretácico inferior muy plegadas junto con esquistos y areniscas (Tamayo, 1980). Específicamente está al pie nororiental de las elevaciones montañosas denominadas Las Derrumbadas dentro de la cuenca endorréica de El Seco - Oriental - Libres entre los Llanos de Perote y de San Juan (Gerez, 1982, citado en López, 1986). Algunos pastizales inducidos para el pastoreo caprino, y parcelas con cultivos anuales de temporal predominan en las planicies con suelos de aluvión hasta de un metro de profundidad, con textura migajón-arenosa y con un pH alcalino (8.2), (S.P.P., 1983, fig. 1). Durante la época de lluvias las escorrentías han formado cárcavas en las laderas de cerros y lomeríos.

El clima de la región, según García (1981), queda representado como: B S1 K' w' i. Se emplearon los datos meteorológicos de la estación de Zacatepec que es la más cercana a la zona. Es semiárido, presenta 361 mm de precipitación anual promedio, régimen de lluvias de verano, con un periodo de sequía intraestival. Este clima es templado con verano fresco y largo ya que la temperatura media anual es de 14.9°C, la del mes más caliente de 16.8°C (Junio) y la del mes más frío de 11.9°C (Enero), por lo tanto es isotermal (con una oscilación térmica anual de 4.9° C). Se trata de una región intertropical (fig. 2).

Ramos y González (1972) reconocieron tres tipos de vegetación para este lugar:

- 1) Izotales (Nolina-Agave),
- 2) Crasi-rosetifolios (Hechtia-Agave) y
- 3) Bosque de escumifolios (Juniperus).

Señalaron que la fisonomía de la vegetación está dada por las formas de vida dominantes. En el lugar de colecta el tipo de vegetación es el Izotal que se caracteriza por el predominio de Nolina parviflora y Agave obscura, en transición con el Bosque de escumifolios. Aquí encontramos individuos dispersos de Yucca periculosa (única especie del género colectada en la zona), los cuales no forman comunidades densas como las existentes más al sur (Tehuacán, Edo. de Puebla) (fig. 9).

2.- Características de Yucca periculosa Baker.

Hutchinson (1934) considera que el género Yucca está dentro de la tribu Yuceae en la nueva familia Agavaceae. Esta familia reúne la subfamilia Agavoideae de la Amaryllidaceae y las tribus Yuceae, Nolineae y Dracaeneae de la Liliaceae.

Esta clasificación se basó en el tipo de inflorescencia, hábitat y forma biológica, siendo probablemente más estables que la posición del ovario (Lawrence, 1951).

Su posición taxonómica queda como sigue (Lawrence, 1951; Arnott, 1962; Bold, Alexopoulos and Delevoryas, 1980; Matuda y Piña, 1980):

Reino:	Phyta (Plantae).
División:	Antophyta.
Subdivisión:	Angiospermae.
Clase:	Monocotyledoneae.
Orden:	Agavales.
Familia:	Agavaceae.
Tribu:	Yuceae.
Género:	<u>Yucca</u> .
Especie:	<u>Y. periculosa</u> Baker.

Es una planta arborescente, suculenta, perenne y hasta de quince metros de altura. Presenta una raíz fibrosa. Una gran cantidad de nudos consecutivos conforman el tallo. Las hojas se agrupan hacia los extremos de las ramas, siendo rígidas, cóncavas, glaucas, glabras, linear-lanceoladas, con margen finamente fibroso y ápice agudo terminado en espina (fig. 10).

El escapo está rodeado por el follaje. La panícula es anchamente ovoides, hasta de un metro de longitud e inclinada (Matuda, 1960). Las flores son de seis tépalos carnosos pubescentes de color blanco-cremoso, el estilo es abrupto y corto. Presenta seis estambres libres, polen monocópado, ovario súpero trilocular, pluriovulado, con placentación axial (Sanchez, 1980). El fruto es una baya colgante oblonga de cinco a ocho centímetros de longitud. Florece de Julio a Agosto en Perote, y su nombre común es izote (Matuda y Piña, 1980). Las características de su semilla se mencionarán con detalle más adelante.

Esta especie solamente existe en las partes semiáridas de Puebla y áreas contiguas de Oaxaca, regiones donde es abundante y comunmente asociada con Nolina o Beaucarnea (Rzedowski, 1983) (fig. 3).

3.- Importancia de las plantas del género Yucca.

Los izotes constituyen un recurso muy importante para las zonas áridas de México; han sido objeto de innumerables usos vernáculos y científicos (Roman, 1980):

- 1) Se consumen los botones y pedúnculos florales en diferentes guisos. Los frutos son consumidos como los dátiles, crudos o fritos y también de éstos se obtienen bebidas alcohólicas y jarabes.

- 2) Con las fibras extraídas de las hojas, se fabrican cestos, cordeles, costales, cintas, petates, sandalias, escobas, cepillos y relleno de cojines y muebles. Además se construyen chozas con troncos y hojas.
- 3) La presencia de saponinas esteroidales en hojas y raíces hace que sean usadas como sustitutos del jabón. Con las raíces se preparan laxantes y purgantes. Ambas son fuente de materia prima para la fabricación de corticoides. De las flores se extraen ácido ascórbico y aceites esenciales para la fabricación de perfumes.
- 4) Las hojas e inflorescencias tiernas se emplean como forraje para vacunos y caprinos.
- 5) Las plantas completas se emplean como ornato en jardines.
- 6) De la semilla se obtienen aceites comestibles con 82% de ácido linoleico.
- 7) La semilla de Y. filifera contiene glicósidos de sarsapogenina (Arreguín, 1980).
- 8) De los troncos se extrae celulosa para papel, aditivos para plásticos y vainillina.
- 9) Tallos y hojas son empleados como combustible cuando están secos.

El 62% de las especies del género se encuentra en México, ocupando un millón de hectáreas en las zonas áridas y semiáridas (Orta, 1980), las cuales son un patrimonio para los habitantes de estos lugares. Se necesita investigación de tecnologías apropiadas para su mejor aprovechamiento. Sólo cuando representen un valor económico serán conservadas y no destruidas (Matuda y Piña, 1980).

4.- La semilla de angiospermas.

Smirnova (1965) señala las características estructurales más importantes en la sistematización de las semillas de las plantas con flor: a) la relación entre el tamaño del embrión y del eje vertical de la semilla (Em/S), b) el tipo de tejido nutritivo en la semilla madura, c) el grado de desarrollo del embrión al momento de dispersión y d) la función de los cotiledones. La autora ha demostrado que dichas características en las semillas de las monocotiledóneas concuerdan con la clasificación de Hutchinson en las categorías de familia y orden. Con aquellas características Smirnova formó los siguientes grupos:

- 1) Semillas endospermicas (la mayoría).
- 2) Semillas sin tejido nutritivo.
- 3) Semillas endoperispermicas.
- 4) Semillas proembrionales.

El tamaño de la semilla está relacionado con su número dentro del fruto y a la vez dentro de la infrutescencia; la ventaja de grandes reservas nutritivas para el desarrollo del embrión acarrea desventajas

en la capacidad de dispersión y en los riesgos de depredación. La forma de la semilla debe ser la más eficiente para conjugar dispersión y establecimiento de la plántula. Cabe señalar que no todas las características anatómicas y morfológicas de las semillas tienen significancia adaptativa y que pequeños cambios en éstas pueden tener repercusiones en casi todos los aspectos de la germinación y del establecimiento de la plántula (Harper, Lovell and Moore, 1970).

La semilla es un óvulo fecundado en la madurez y contiene el embrión en estado de vida latente. El embrión siempre se provee de sustancias propias de reserva y se protege por una cubierta seminal; puede o no acompañarse de otro tejido nutritivo (Font Quer 1953).

La semilla es el asiento del desarrollo inicial del nuevo esporofito, estableciendo continuidad entre generaciones sucesivas. Las semillas hacen que las angiospermas dominen a las portadoras de esporas en épocas geológicas recientes (Esau, 1982), ya que las semillas tienen mayor oportunidad de producir la nueva generación. La semilla es también un medio de dispersión.

En algunas plantas la semilla es el único medio de multiplicación para preservar la especie, constituyendo una parte del ciclo de vida con la ventaja de poder sobrevivir bajo condiciones adversas (Esau, 1965).

En general, las monocotiledóneas poseen un óvulo bitégmico, los tegumentos se levantan de la epidermis de la placenta, rodeando y protegiendo la nucela. Reciben los nombres de tegumento interno y tegumento externo. Sus derivados, si persisten en la semilla, son el tegmen y la testa, respectivamente (Bhojwani and Bhatnagar, 1978).

Los derivados tegumentarios en la semilla madura se denominan atendiendo a su origen. Del tegumento externo, la exotesta proviene de su epidermis externa; la mesotesta, de su tejido interepidérmico y la endotesta, de su epidermis interna. Del tegumento interno, el exotegmen proviene de su epidermis externa, el mesotegmen, del tejido interepidérmico, y el endotegmen de la epidermis interna.

El micrópilo es una abertura a modo de canalículo que ambos tegumentos dejan generalmente hacia un extremo del óvulo (Font Quer, 1953). Esta estructura en semillas maduras comúnmente se oblitera y es difícil de observar.

La cálaza es la región donde se fusionan los tegumentos con la nucela, tanto en el óvulo como en la semilla (E.M. Engleman, comunicación personal).

La rafe es la región comprendida entre la cálaza y el hilo que contiene el haz vascular entrante. La antirrafe es la parte complementaria y en el mismo plano mediano que la rafe (E.M. Engleman, comunicación personal).

La nucela es el tejido materno diplóide que representa la pared del megasporangio y que encierra el saco embrionario. Comúnmente es consumida por el saco embrionario o por el endospermo en desarrollo; éste funciona como un intermediario entre la nucela y el embrión,

absorbiendo el alimento almacenado en el primero y pasándolo al segundo. La nucela puede también almacenar sustancias en la manera del endospermo. En este caso la nucela que perdura en la semilla madura se llama perispermo (Bhojwani and Bhatnagar, 1978).

Del gametofito femenino, también denominado saco embrionario, existen diez tipos diferentes. El monosporico, octonucleado y heptacelular es el tipo más común (Maheshwari, 1950). Con la doble fecundación empieza: a) el desarrollo del endospermo con la fusión de un núcleo espermático y los dos núcleos centrales y b) el desarrollo del embrión por la fusión del otro núcleo espermático con la ovocélula. Las sinérgidas son efímeras en general y desaparecen pronto luego de la fecundación. Las antípodas son efímeras o persisten hasta el estado de embrión acorazonado (Bhojwani and Bhatnagar, 1978).

El endospermo generalmente es un tejido triploide, cuya función es la de almacenar sustancias de reserva para el desarrollo del embrión, y puede o no persistir en la semilla madura. Existen tres tipos de desarrollo del endospermo: nuclear, celular y helobial. El más común es el primero. En el endospermo de tipo nuclear, los núcleos siguen una serie de mitosis, formando una célula grande multinucleada con una vacuola voluminosa. Los núcleos se acumulan en los extremos calaza y micropilar. El endospermo se expande a expensas de la nucela, que es digerida y absorbida. Posteriormente se inicia la citocinesis y el endospermo se convierte completamente en celular. La citocinesis puede iniciarse en la periferia del endospermo, avanzando hacia el centro o bien en el micrópilo, avanzando hacia la calaza, como sucede en Silene (Brink and Cooper, 1947).

Un endospermo ruminado es rugoso en la superficie. Las ruminaciones son pliegues o invaginaciones de la cubierta, y son formadas a consecuencia de crecimientos en la cubierta seminal o en el endospermo. A su vez el crecimiento de la cubierta puede aparecer por: a) elongación radial diferencial de alguna o de la única capa de la cubierta seminal, como sucede en Passiflora calcarata (Passifloraceae, Dicotiledónea) o b) por crecimiento interno localizado o plegamiento interno de la cubierta seminal. Este caso es el más común, y se ha observado en Annonaceae. Las ruminaciones aparecen en un estado tardío del desarrollo del endospermo. Treinta y dos familias de angiospermas tienen endospermo ruminado (Bhojwani and Bhatnagar, 1978).

Las reservas nutritivas en la semilla pueden encontrarse en las células de diferentes tejidos, por ejemplo: endospermo y nucela, en semillas albuminosas y embrión en todas las semillas. Estas reservas mantienen al esporofito hasta que se convierte en autótrofo gracias a la fotosíntesis (Esau, 1982).

Según la posición relativa del micrópilo, hilo y calaza, existen diferentes tipos de óvulos y de semillas: ortótropo, anátropo y hemianátropo, con nucela recta; campilótropo, obcampilótropo y anfitropo, con nucela curva (Corner, 1976). En la semilla anátropa bitégmica los tegumentos libres la cubren excepto en la calaza. La rafe y la antirrafe son casi del mismo tamaño (fig. 4) (Corner, 1976).

Netolitzky (1926) menciona que las semillas de los miembros de Liliaceae son anátropas.

II.- Datos ontogénicos y características de la semilla madura de Yucca.

1.- Morfología externa.

Trelease (1902) hizo estudios sobre los izotes de Norteamérica. Dentro del grupo Sarcococca (fruto indehisciente) considera algunas especies mexicanas incluyendo Y. periculosa. Ilustra la forma y las características más sobresalientes de la morfología externa e interna tosca de las semillas. Menciona que son de importancia taxonómica los pliegues que las atraviesan.

Algunos autores han agrupado las especies del género en diferentes secciones tomando en cuenta las características del fruto y de la semilla. Webber (1953) considera que Y. periculosa, al igual que otras especies mexicanas emparentadas, se encuentran en el grupo Sarcocarpa. La especie presenta fruto indehisciente, grande, carnoso y de color café obscuro; sus semillas son planas, negras, engrosadas, de superficie rugosa, de contorno oval o circular, sin ala marginal, de testa dura y con abundante endospermo córneo.

Arnott (1962) hizo un trabajo muy extenso sobre las características anatómicas y morfológicas de las semillas y plántulas de muchas especies de Yucca, mencionando que todas las semillas de este género son además asimétricas, opacas o lustrosas, rugosas o lisas, gruesas, no aladas y ruminadas. Este autor coloca en la sección Yucca todas aquellas especies cuya semilla presenta las siguientes características: densidad promedio de 1.02 g/ml, peso promedio de 0.1 g (rango de: 0.05 g a 0.20 g) y volumen promedio de una semilla, 0.1 ml (rango de : 0.04 ml a 0.2 ml).

Matuda y Piña (1980) colocan Y. periculosa en la serie Treculeaneae del grupo Sarcocarpa junto con 19 especies más. La especie manifiesta las características generales siguientes: raíz fibrosa; fruto carnoso indehisciente; semilla sin ala, más o menos gruesa y rugosa.

Las grandes ondulaciones o surcos en la cubierta seminal, se deben a contracciones diferenciales en las partes interna y externa de la semilla y esto le da un aspecto rugoso.

Si la pared superficial de la epidermis de la cubierta seminal es plana, con o sin depresión en la lámina media, la cubierta será lustrosa, pero si esta pared es levantada, la superficie será opaca.

En frutos casi maduros y todavía húmedos, las semillas son lisas, arrugándose por la pérdida posterior de agua.

La forma asimétrica de la semilla se debe a una resistencia desigual de las paredes del fruto y a la expansión plástica de las semillas, ya que cuando los óvulos inician su diferenciación son

simétricos. El margen septálico de la semilla es más curvo que el locular debido a la redondez y rigidez de las paredes septálica y pseudoseptálica, respectivamente. Las constricciones del fruto, debidas a aborto de semillas, también modifican la morfología de las mismas que se encuentran cerca de dichas constricciones.

El hilo es blanco y está junto al micrópilo. Este a menudo no se observa debido a plegamientos de la cubierta seminal. La rafe corre del hilo hasta la cázala a lo largo del margen locular (Arnott, 1962).

2.- Anatomía e histología.

2.1.- Cubierta seminal.

Netolitzky (1926) observa una cutícula externa sobre la testa pluristratificada en algunas especies de Liliaceae, además está presente una endotesta bien desarrollada y un tegumento interno de dos estratos. Comúnmente falta la cutícula intertegumentaria en la semilla madura, (ver también Koul, Wafai and Wakhlu 1976). A menudo las semillas de Liliaceae tienen almidón en la testa (Netolitzky, 1926).

Takaso and Bouman (1984) encontraron paredes engrosadas en las células de la capa externa de la cubierta seminal de Potamogeton natans (Potamogetonaceae, monocotiledónea); el tegmen y la testa están comprimidos en la madurez y se presentan bistratificados durante todo su desarrollo.

En las semillas de Yucca las células de la epidermis de la cubierta seminal son hexagonales. Su pared externa presenta un engrosamiento grande; esta pared puede tener protuberancias o tricomas hacia el exterior. En las células de esta epidermis externa se deposita un pigmento de color negro durante las etapas finales del desarrollo de la semilla (Arnott, 1962).

Suárez y Engleman (1980) encontraron en semillas maduras de Amaranthus hypocondriacus (Amaranthaceae) que la exotesta presenta células hexagonales en vista tangencial, con mayor concentración de taninos en las estalactitas que en la matriz de su pared engrosada. En la maduración de la pared externa se observan los siguientes cambios: engrosamiento, diferenciación (en capa safranófila y dos componentes celulósicos: estalactitas y matriz), así como el depósito del pigmento. La testa con mayor contenido de taninos tiene mayor grosor y dureza, color más oscuro, mayor resistencia al ataque de patógenos y probablemente menos permeabilidad al agua (fig. 5).

El espesor de la cubierta seminal inmadura está entre quince y veinticinco estratos de células parenquimáticas. Este grosor varía de una especie a otra así como en diferentes partes de la cubierta seminal, siendo mayor en las semillas ruminadas. En la madurez estas células parenquimáticas son anucleadas, de pared delgada, con protoplasto degenerado, alargadas y aplastadas. En este tejido de Y. whipplei se han observado rafidios. La cubierta seminal y el tejido que Arnott identifica como perispermo permanecen estrechamente asociados (Arnott, 1962).

Restos de la epidermis interna del tegumento externo y del tegumento interno se observan esporádicamente. Comúnmente no están presentes, por lo tanto no juegan un papel importante en la constitución de la cubierta seminal.

En la mayoría de los casos, el tegumento interno de monocotiledóneas está constituido de dos capas rodeando la nucela (Swamy and Krishnamurthy, 1970). En Blandfordia nobilis (Liliaceae) a la fertilización el tegumento interno es bistratificado y el tegumento externo es pluristratificado (Di Fulvio and Cave, 1964). En Iphigenia indica (Liliaceae) las células del endotegmen poseen contenido denso y tejido fuertemente (Joshi, 1939 citado en Swamy and Krishnamurthy, 1970).

2.2.- Ruminaciones.

Estas son extensiones de la cubierta seminal hacia el interior de la semilla a manera de invaginaciones que dan la morfología ruminada al endospermo (Arnott, 1962).

En Yucca las células del parénquima interno de la testa son las que forman las ruminaciones (Arnott, 1962).

2.3.- Rafe.

En las Liliaceae conocidas por Netolitzky (1926), el haz vascular de la rafe generalmente termina en la cálaza y rara vez se ramifica hacia el micrópilo en el tegumento.

La cubierta seminal en la rafe mantiene las mismas características que la antirrafe. Rafe y antirrafe solamente se distinguen por el haz vascular que corre por una laguna desde el hilo hasta la cálaza por la rafe. El haz vascular deja un canal en la madurez denominado laguna del haz vascular. El haz vascular comúnmente se encuentra en el lado interno de la laguna. Las traqueidas tienen engrosamiento helicoidal. Nunca se encuentran elementos de vaso (Arnott, 1962).

2.4.- Cálaza.

La cálaza contiene seis estratos de células de corcho muy aplastadas con paredes delgadas y contenido denso, ocupando un área grande entre el supuesto perispermo y la laguna del haz. Esta aparece como un hueco, en ocasiones limitado por un tejido que podría representar el remanente de la vaina del haz vascular (Arnott, 1962) (fig. 6).

2.5.- Hilo y micrópilo.

El extremo micropilar de la semilla a menudo muestra un hilo blanco elíptico u ovalado, con un orificio central en el que restos de la traza ovular pueden permanecer. El orificio se fusiona con la laguna del haz vascular. En Y. brevifolia se observa el micrópilo adyacente al hilo; en Y. whipplei el hilo es como una hendidura abierta en el margen micropilar-lagunar que puede extenderse a un medio o a dos tercios de lo largo del margen locular (Arnott, 1962). En sus dibujos de semillas maduras Arnott no señala la presencia del micrópilo.

2.6.- Tejido de reserva.

Netolitzky (1926) menciona que existe un endospermo abundante junto a la nucela en las semillas de Liliaceae. Koul, Wafai and Wakhlu (1976) dicen que el tejido de reserva de Gragea (Liliaceae) es un endospermo.

Restos de la nucela se observan en la semilla madura tanto en la cázala como en las demás partes adyacentes al tegmen (Netolitzky, 1926). Arnott (1962) considera que en la semilla madura el tejido de reserva está constituido por una nucela persistente muy desarrollada de tal manera que forma un perispermo. Horner (1963) se refiere al perispermo de Arnott (1962) como tejido de reserva. Posteriormente Horner and Arnott (1964a, 1965, 1966), hablan de este tejido como un perispermo, acentuando su supuesto origen nucelar. El tejido de reserva de Yucca es un tejido blanquecino, translúcido, coriáceo, aceitoso y ocupa el mayor volumen de la semilla (Arnott, 1962).

El tejido de reserva en la semilla madura presenta paredes primarias engrosadas de polisacáridos no celulósicos, exhibiendo punteaduras simples o rebordeadas, con una lámina media bien definida. El grosor de la pared se incrementa, mientras disminuye el tamaño del lumen y la frecuencia de las punteaduras, del centro de la semilla hacia la periferia (Arnott, 1962; Horner, 1963).

Netolitzky (1926) menciona para Liliaceae en general, que las células del endospermo presentan grandes punteaduras que les confieren una apariencia estrellada y que el engrosamiento de la pared principia en las esquinas.

El contenido de las células del supuesto perispermo consiste de cuerpos lipóideos y protéicos. Los primeros están limitados por una membrana unitaria (Horner, 1964b), no presentan estructura interna específica y están presentes también en el embrión (Horner and Arnott, 1965).

Existen dos tipos morfológicos distintos de cuerpos protéicos. a) El reticular con regiones electrodensas y electrotransparentes; en éstas están embebidas las inclusiones birrefringentes no protéicas. b) El tipo nuclear que presenta un núcleo rodeado de una matriz de proteína amorfa en las que hay inclusiones birrefringentes no protéicas de naturaleza cristalina, delimitados por una membrana unitaria. En el embrión aparecen ambos tipos y en el endospermo solamente el tipo nuclear.

En Yucca las células periféricas y calazales de la nucela comienzan una división activa antes de que la fertilización haya ocurrido, y después de la fertilización se desarrollan aún más activamente. El desarrollo del endospermo es muy rápido en comparación con el embrión. Durante las primeras etapas de la ontogenia están presentes tanto endospermo como nucela (Arnott, 1962).

2.7.- Embrión.

El embrión tiene una orientación oblicua (en un 68% de semillas) o paralela (32%) al eje cálaza-hilo (Arnott 1962). Trelease (1902) señaló que la orientación oblicua es una característica importante del grupo Yuccaeae. En corte transversal, el embrión es redondo o elíptico y rodeado por el tejido de reserva (Arnott, 1962).

El embrión consiste en un cilindro alargado blanquecino. El cotiledón está aplanado y hay una hendidura que esconde el meristemo apical de la plúmula (Webber, 1953). Sus células están parcialmente diferenciadas en: a) tres tejidos meristemáticos primarios: protodermis, meristemo fundamental y procámbium, b) el meristemo radicular y c) el meristemo apical del vástago (Arnott, 1962).

El cilindro procambial se extiende desde la cofia hasta el nivel de t-t (fig. 7); su parte central es reemplazada por meristemo fundamental que forma un cono invertido, marcando el inicio del hipocótilo. El cilindro procambial emana ocho filamentos que entran en el cotiledón. El procámbium del embrión consiste de células cilíndricas alargadas verticalmente.

El meristemo fundamental del cotiledón está compuesto de células parenquimáticas estrelladas con brazos muy cortos. Las células del meristemo fundamental de raíz están vacuoladas. La protodermis forma una capa continua encima del embrión excepto en la cofia, sus células tienen paredes externas más o menos engrosadas, núcleo prominente y conservan la habilidad de dividirse (Arnott, 1962).

O B J E T I V O S

- 1.- Describir la anatomía de la semilla madura.
- 2.- Averiguar la ontogenia de las ruminaciones del tejido de reserva.
- 3.- Descubrir la naturaleza del tejido de reserva de la semilla madura.

MATERIALES Y TÉCNICAS

I.- Colecta.

Para obtener frutos y flores con diferente grado de desarrollo de Yucca periculosa Baker, se asistió al lugar donde habita. Durante el mes de Octubre de 1984 se colectaron frutos maduros de los que se extrajeron las semillas, desechando toda la parte carnosa, y se guardaron en frascos después de secarlas al sol. A partir de Junio de 1985 se colectaron algunos racimos de flores y botones así como frutos inmaduros, de los primeros se hicieron cortes transversales y longitudinales del ovario y a los últimos se les extrajo las semillas. Todo este material fue seleccionado y fijado en Craf III (Berlyn and Miksche, 1976):

Solución A: Formalina al 23%

Solución B: Trióxido de cromo al 0.6%

Acido acético al 4%

se mezclaron ambas soluciones en partes iguales antes de ser empleadas.

A partir de la anéctis detectada en Junio de 1985, se siguió el desarrollo de los ovarios, colectándose frutos a las 5.0, 9.5 y 10.8 semanas. Con estos datos y la fecha de madurez (Octubre 10), se calculó la edad estimada de todas las semillas colectadas.

II.- Disección.

Se realizaron disecciones de frutos jóvenes y semillas maduras bajo el microscopio estereoscópico para descubrir su morfología externa e interna.

Se tomaron al azar cien semillas maduras, se les midió el largo (en el eje cálaza-hilo), ancho (entre la rafe y antirrafe) tomándose nota de su forma: regular como un prisma triangular o irregular con al menos un lado redondeado. A estas mismas semillas se les pesó y se les midió su volúmen, con lo que se determinó su densidad.

Igualmente se midió el largo y el ancho de veinte embriones maduros anotando los aspectos más importantes de su morfología.

III.- Microtecnia.

Jensen (1962) menciona un procedimiento histoquímico estándar para realizar observaciones de estructuras tisulares y celulares de las plantas involucrando los siguientes pasos:

- 1).- Matar y fijar instantáneamente al tejido para preservar la estructura celular.
- 2).- Remover el agua intracelular (deshidratar) mediante el paso por alcoholes graduados de menor a mayor concentración.
- 3).- Infiltrar al tejido con parafina e incluirlo en un bloque del mismo material.
- 4).- Cortar en un micrótopo a un grosor adecuado.

- 5).- Realizar la tinción del tejido después de remover la parafina y adherirlo a un portaobjetos.
- 6).- Montar, empleando un medio permanente, colocando un cubreobjetos.

Estos pasos se modificaron dependiendo del tipo de tejido y del motivo de estudio, según E.M. Engleman (comunicación personal).

1.- Semilla madura, cortes en fresco.

Sin intervención de disolventes, las semillas secas fueron incluidas en bloquitos de parafina orientándolas para realizar los diferentes planos de corte (mediano, transmediano y transversal). Cada bloqucito se colocó en un prisma rectangular de madera sujetándolo firmemente mediante fusión de la parafina. Se remojaron durante diez minutos en etanol 70% y se realizaron los cortes en el micrótopo rotatorio a trece micrómetros de grosor.

1.1.- Cortes sin tinción.

Los cortes se colocaron sobre agua hervida en un portaobjetos y se calentaron en una platina a 50°C para extenderlos, se removió la parafina mecánicamente con la ayuda de un par de agujas de disección. Posteriormente se retiró el agua y algunos cortes se observaron con glicerol y otros se hicieron permanentes, montándolos con jalea de glicerol (Johansen, 1940):

Gelatina 10 g
Glicerol 45 ml
Agua 45 ml
Fenol 1 g

1.2.- Tinción para grasas.

Para observar el contenido del endospermo, otros cortes se trataron como sigue: después de extender y remover la parafina, los cortes se deshidrataron, pasándolos por alcoholes con la siguiente concentración: 75%, y 60%. Se colocaron en una cámara (para evitar el contacto con el aire) con rojo 0 de aceite:

Rojos 0 de aceite 0.05% p/v (saturado)
Etilenglicol 75% v/v
1-Butanol 25% v/v

Se dejaron durante tres horas. Luego se pasaron a etanol 60% por treinta segundos y luego a etanol 50% por cinco minutos para lavar el exceso de colorante. Se montaron con jalea de glicerol y se dejaron secar.

1.3.- Tinción para almidón.

A otros cortes extendidos y sin parafina se les agregó una gota de solución de Lugol:

Yoduro de potasio 0.5%
Yodo elemental saturado

Se observaron directamente en el colorante después de colocarles un cubreobjetos, dado que la preparación no permanece por mucho tiempo.

2.- Tinción para protefnas.

Se disectaron dos semillas para obtener por separado embriones y endospermos, los cuales se seccionaron finamente y se maceraron en xileno, cambiando este disolvente en dos ocasiones a intervalos de cinco minutos. Se secó. Se colocó una muestra de cada macerado sobre un portaobjetos más una gota de verde fijo FCF diluido en etanol 70% durante una hora. Las observaciones fueron hechas inmediatamente después en el colorante.

3.- Semilla madura, cortes de parafina.

Las semillas se fijaron en Graf III por 72 horas, se lavaron con agua y se colocaron en un cambiador automático de tejidos para deshidratar, pasándolas por los alcoholes graduados de 50% a 100%, e infiltrar, pasándolas por los siguientes líquidos: 50% etanol más 50% xileno, 100%, 100%, 100% xileno y dos parafinas a 60° C. Permanecieron por cuatro horas en cada uno.

Se incluyeron en bloques de parafina y se cortaron a trece micrómetros. Luego se extendieron los cortes y se pegaron con adhesivo de gelatina (Berlyn and Miksche, 1976):

Gelatina 0.5%
Sulfato de cromo y potasio 0.05%
Fenol 0.01%

Se escurrieron durante 20 minutos y se secaron a 52° C en una platina durante veinticuatro horas.

3.1.- Tinción para grasas.

Los cortes se desparafinaron, pasándolos por tres xilenos durante tres minutos en cada uno se hidrataron en etanol 100%, 96%, 75% y 60%, se aplicó rojo O de aceite por tres horas, se lavaron en etanol 60% y 50% y se montaron en jalea de glicerol obteniendo buenos resultados para observar cutículas sin interferencia de gotas de grasa del endospermo.

3.2.- Tinción con verde fijo y safranina.

Los cortes se desparafinaron, se hidrataron hasta etanol 50% y se colocaron en safranina:

Safranina O saturada (menor de 0.05%)
Sulfato de amonio 13% p/v (en agua)
Fenol 0.01%

Permanecieron veinticuatro horas a temperatura ambiental, luego se lavaron en agua, se pasaron rápidamente por alcoholes de 50% a 100% y se tñeron con verde fijo por espacio de un minuto:

Verde fijo FCF 0.12%
Etanol 96%

Se lavaron brevemente en alcohol n-propílico, y después de pasarlos por tres xilenos, se montaron con resina.

3.3.- Tinción para polisacáridos: APS.

A los cortes de parafina extendidos, adheridos, secos, desparafinados e hidratados, se les sometió durante quince minutos a ácido peryódico:

Acido peryódico 0.5%

Se lavó con agua destilada durante quince minutos, se aplicó el reactivo de Schiff (E.M. Engleman, comunicación personal) durante otros quince minutos:

Fuscina básica 0.1%

Bisulfito de sodio 2%

Acido acético 2%

Finalmente se lavó con agua destilada por cinco minutos y se montó en jalea de glicerol.

4.- Estados inmaduros.

De todos se hicieron cortes de parafina a diez micrómetros en los planos mediano y transmediano, fueron extendidos, adheridos, desparafinados, hidratados, teñidos con safranina y verde fijo y montados con resina. Solamente algunos cortes se tiñeron con rojo O de aceite de la misma manera que se hizo para los cortes de parafina de semillas maduras.

R E S U L T A D O S

I.- Anatomía y morfología de la semilla madura.

1.- Morfología externa.

Seis hileras de semillas en una placentación axial están contenidas en una baya, las dos hileras de cada lóculo están separadas por un falso septo (fig. 8).

Esta semilla en su madurez es de color negro opaco, pudiéndose observar arrugas reticuladas en toda su superficie que están relacionadas con las ruminaciones al interior del endospermo (fig. 11).

El 66% del número total de semillas maduras del fruto es de forma regular; las semillas son aplanadas en forma de un prisma triangular; dentro de una hilera, esta forma de semilla se localiza alejada de los extremos peduncular y apical del fruto, así como de las constricciones originadas por semillas no desarrolladas (fig. 12).

Las semillas de forma irregular a menudo tienen un lado plano y otro hemiesférico y son completamente asimétricas (fig. 13).

En cuanto a las dimensiones de ambos tipos de semilla, tenemos lo siguiente:

	Semillas de forma regular.		
	Ancho (mm)	Largo (mm)	Grosor (mm)
Promedio	6.72	7.59	2.98
Desviación estándar	0.59	0.64	0.50
Coefficiente de variación	9%	8%	17%
	Semillas de forma irregular.		
	Ancho (mm)	Largo (mm)	Grosor (mm)
Promedio	5.85	6.49	4.62
Desviación estándar	0.84	0.62	0.53
Coefficiente de variación	14%	10%	12%

El largo corresponde al eje cálaza-hilo, el ancho a la distancia entre rafe y antirrafe y el grosor a la distancia entre ambas caras planas, o perpendicular a las dos medidas anteriores (fig. 13).

En adelante se enunciarán las características de la semilla de forma regular.

El margen locular está en contacto con el falso septo del fruto y corresponde a la rafe que se observa externamente como un surco, a veces ramificado, que va del hilo a la cálaza (fig. 11).

El hilo aparece en la región más aguda de la semilla como una cicatriz blanca que contrasta con lo negro de la testa. El micrópilo se ubica cerca del hilo, pero se ha obliterado durante el desarrollo de la semilla.

La cálaza se encuentra en el lado ancho opuesto al hilo. Es un abultamiento de la testa con pigmentación menos intensa.

La antirrafe de la semilla está hacia el tabique o septo del fruto y carece del surco que se presenta en la rafe, aunque se pueden observar arrugas de menor profundidad.

Además de las arrugas hacia adentro, hay pequeños rebordes hacia afuera en los márgenes de la semilla (fig. 11 y 14).

La semilla madura y seca presenta una densidad de 1.126 g/ml, el peso y el volúmen de una es de 0.102 g y 0.09 ml, en promedio.

2.- Generalidades de la morfología interna.

Se consideraron los siguientes planos de corte: el mediano, que divide a la semilla en dos partes simétricas y que es paralelo a sus dos lados planos; el transmediano, que la parte en las regiones calazal e hilo-micropilar, siendo perpendicular al mediano; el transversal que es perpendicular a los dos planos longitudinales anteriores. El plano mediano de la semilla coincide con el transversal del fruto (fig. 14).

En corte transversal observamos la testa negra circundando a la semilla. Los pliegues de la cubierta al interior del endospermo son de color café, presentando bifurcaciones y/o engrosamientos. Al centro aparece el embrión de forma ovalada de color blanco cremoso. Un pequeño hueco lo separa del endospermo blanco, cristalino y coriáceo. La mesotesta parda de la rafe contiene un cordón blanco en un hueco.

En corte mediano observamos que el tubo hueco aloja un cordón serpentina blanco de tejido vascular, el cual se extiende hasta un poco más allá de la cálaza. Este hueco se ramifica en ocasiones, y además su trayectoria no sigue precisamente al plano mediano. La cálaza aparece con un hueco entre la testa y una capa ámbar que está en contacto con el endospermo.

El embrión ocupa la porción central con una orientación oblicua en el eje cálaza-hilo y se curva ligeramente en forma de "S". El cotiledón está aplastado. La región hilo-micropilar se aprecia como una interrupción o adelgazamiento del endospermo.

El corte transmediano proporciona datos similares a los descritos, pero además aparecen las prolongaciones externas de la testa o rebordes marginales. La presencia de ruminaciones en los tres planos nos indica que están proyectadas en todos los sentidos atravesando al endospermo hacia el embrión (fig. 14).

3.- Naturaleza de la cubierta seminal.

La cubierta seminal de la semilla madura presenta los siguientes componentes: a) exotesta, b) mesotesta y c) una cutícula doble; pero en estados inmaduros presenta una testa íntegra, una cutícula intertegumentaria, un exotegmen, un endotegmen y una cutícula tegmen-nucelar.

3.1.- Derivados del tegumento externo: la testa.

3.1.1.- Exotesta.

La exotesta es unistratificada con pigmento negro; proviene de la epidermis externa del tegumento externo. La pared externa es gruesa y ocupa dos tercios del volumen de las células de la exotesta.

Dicha pigmentación se deposita heterogeneamente al interior de las células, ya que las esquinas de la pared carecen de ella. Esto se observa en un corte perpendicular a la superficie de la exotesta (fig. 15). En un corte periclinal de la exotesta la menor concentración del pigmento se encuentra hacia la periferia y hacia la parte central de cada célula, de tal manera que el pigmento forma una franja concéntrica de grosor variable (fig. 16).

El depósito del pigmento tiene lugar en las últimas etapas del desarrollo de la semilla, poco antes de que el endospermo ocupe todo el espacio entre las ruminaciones de la semilla.

En estados más jóvenes ya está presente el gran engrosamiento de la pared externa, quedando delgadas la pared interna y el tercio más interno de las paredes anticlinales. En estas etapas, la célula contiene depósitos de taninos en la vacuola del protoplasto. El lumen se prolonga en forma de cono en el centro de la pared engrosada. En la pared externa se observan regiones diferencialmente teñidas con verde fijo que parecen etalactitas (fig. 17 y 18).

En semillas aún más jóvenes, cuando la nucela está muy engrosada y el endospermo es nuclear, la exotesta no presenta pigmento y todas sus paredes son delgadas. En el citoplasma hay un núcleo grande (fig. 19).

Así, en la ontogenia de la exotesta, primero se da el engrosamiento de la pared externa y luego se deposita el pigmento.

3.1.2.- Mesotesta.

La mesotesta es pluristratificada y se proyecta hacia el endospermo en las ruminaciones. Se trata de células parenquimáticas de pared delgada con reacción positiva para polisacáridos (APS). Su forma es redondeada o alargada en sentido periclinal en la periferia o a veces anticlinal en las ruminaciones. Estas células presentan en su lumen una sustancia homogénea y difusa que tiñe con verde fijo e intensamente con APS (fig. 20). En estados próximos a la madurez presentan gránulos de almidón.

3.1.3.- Endotesta.

En el estado maduro la endotesta está colapsada, tanto en la periferia como en las ruminaciones. No obstante, en estados muy próximos a la madurez, la endotesta se observa como una capa epidérmica de células casi isodiamétricas y redondeadas de un tamaño menor que las células parenquimáticas de la mesotesta (fig. 21).

3.2.- Derivados del tegumento interno: el tegmen.

En la semilla madura tanto el exotegmen como el endotegmen desaparecen, debido a un aplastamiento y también, probablemente, a una lisis celular. Esto originó una doble cutícula al juntarse la tegmen-nucelar con la intertegumentaria. Los taninos del interior del endotegmen están en el área de la doble cutícula. Estos taninos se depositan cuando la semilla tiene 9.5 semanas de desarrollo.

Solamente en el área de la cálaza, donde se aprecian las dos cutículas separadas (intertegumentaria y tegmen-nucelar), encontramos reminiscencias del tegmen (fig. 22 y 23).

En estados previos a la madurez, aparece el tegmen bistratificado, con taninos en las vacuolas del endotegmen mientras que el exotegmen se conserva sin ellos.

Los dos estratos intactos del tegmen se observan en óvulos próximos a antesis (fig. 40).

4.- Cutículas.

En la semilla madura no se observa una cutícula externa sobre la exotesta (fig. 20).

En la parte interna de la cubierta seminal, y siguiendo todo el contorno de las ruminaciones, encontramos una cutícula gruesa en contacto con el endospermo; tiñe con rojo de aceite (fig. 20). En los límites de la cálaza se aprecia que esta cutícula es doble. Las dos cutículas son: la intertegumentaria y la tegmen-nucelar (fig. 22).

En semillas jóvenes encontramos la cutícula intertegumentaria y la tegmen-nucelar en toda la extensión de la cubierta (fig. 25).

La cutícula del embrión es delgada y difícil de observar.

5.- Las ruminaciones.

Estas estructuras son como proyecciones de la cubierta seminal en el endospermo. Las ruminaciones son menos frecuentes y de menor tamaño en la zona micropilar al igual que en la calazal. Constan principalmente de la cutícula doble, la endotesta aplastada y los estratos más internos de la mesotesta.

A veces las ruminaciones son engrosadas y/o ramificadas. La formación de las ruminaciones se puede dar en cualquier área de la cubierta seminal. En el plano mediano son más anchas que en el transversal (fig. 26).

6.- La rafe.

La rafe es una región de la semilla comprendida entre la cálaza y el hilo que contiene el haz vascular. Presenta características muy similares a la cubierta de la antirrafe (fig. 27); únicamente el tejido vascular diferencia la rafe de la antirrafe (fig. 28).

El tejido vascular lleva elementos traqueales con engrosamientos helicoidales. En ocasiones se observa parte del floema en cortes transversales de semilla madura y en semillas jóvenes (fig. 29).

El haz vascular deja un hueco en toda su trayectoria (laguna del haz vascular), limitado por paredes de células parenquimáticas aplastadas.

7.- Estructura de la cálaza.

La cálaza su define como la zona donde la nucela y los tegumentos se fusionan. En la semilla madura esta zona contiene una región donde la testa se ha separado del resto de la semilla, quedando un hueco que puede denominarse laguna del haz vascular en la cálaza o laguna calazal. Esta separación se da en la última etapa del desarrollo de la semilla después de que se ha pigmentado la exotesta y la semilla empieza a deshidratarse (fig. 30).

Despegada de la testa encontramos la mesotesta pluristratificada de estructura homogénea y de células parcialmente aplastadas en las que no se observa citoplasma sino taninos de color ámbar. En la mesotesta aparece el tejido vascular de la cálaza que se extiende más allá de ésta en los inicios de la antirrafe. La mesotesta presenta afinidad por el rojo de aceite, que tiñe paredes y contenido celular; con APS se tiñen únicamente las paredes (fig. 31).

Durante etapas inmaduras cuando el endospermo es nuclear y el fruto tiene cinco semanas de desarrollo, los taninos se depositan en una franja de células en continuidad del tegmen (fig. 32 y 33).

En corte transmediano aparece un par de proyecciones de la testa hacia el exterior formando los rebordes marginales constituidos de exotesta y mesotesta (fig. 30).

8.- Hilo y micrópilo.

En corte mediano, el hilo corresponde a la región donde se interrumpe la exotesta y el tejido vascular del fruto, entra a la rafe semilla, corriendo en el parénquima de la cubierta seminal, estos tejidos se encuentran desgarrados. El hilo es una región que establece el límite entre la semilla y la placenta, debido a la ausencia del funículo.

Durante la maduración el micrópilo se oblitera. Solamente con la orientación de la radícula y los adelgazamientos de la testa y del endospermo, se logra tener una idea de su posición. En estados inmaduros se observa perfectamente (fig. 34).

9.- Endospermo.

El endospermo está conformado por células isodiamétricas con una pared celular primaria muy engrosada que adquiere un tono rojizo cuando se tiñe con yodo y uno rosado intenso con APS. Las paredes muestran pares de punteaduras grandes y simples; son redondeadas vistas de frente (fig. 35).

Hacia la cubierta y hacia las ruminaciones la pared del endospermo es aún más engrosada y con escasez de punteaduras (fig. 36). La lámina media también tiñe intensamente de rosa con APS, y es fácil de observar en los pares de punteaduras vistos de lado.

Se han encontrado dos tipos de inclusiones celulares en el endospermo: a) gotas de aceite, generalmente una grande y algunas más pequeñas en cada célula (fig. 37); b) numerosos cuerpos protéicos redondeados de menor tamaño que las gotas de aceite grandes. Los cuerpos protéicos tiñen con verde fijo, y presentan gránulos en su interior.

10.- Embrión.

El embrión presenta una longitud promedio de 7.4 mm y un ancho promedio a nivel de la plúmula igual a 1.19 mm. Ocupa la porción media de la semilla. En corte mediano aparece alargado, y en el transversal su forma es circular.

Se puede distinguir una epidermis de células isodiamétricas con una cutícula delgada.

En corte transmediano se observa la cofia y el meristemo radicular hacia el micrópilo. La plúmula se localiza en el primer tercio micropilar del embrión y los dos tercios restantes corresponden al cotiledón que termina en forma triangular hacia la cálaza.

El tejido fundamental del embrión consta de células parenquimatosas casi isodiamétricas que contienen numerosas gotitas lipóideas y cuerpos protéicos. Este contenido es similar al del endospermo, pero las gotas de grasa son más pequeñas (fig. 38). En este tejido, en corte transversal se observan pequeños espacios intercelulares de tipo esquizógeno.

Las células del procámbium son más estrechas y más largas que las del tejido fundamental. A partir del meristemo radical se levanta este tejido formando un cilindro procambial que en el punto de su ramificación señala el límite del hipocótilo e inicio del cotiledón (fig. 39). Este tejido, en corte transversal del cotiledón, aparece en haces o paquetes en la periferia.

El desarrollo del embrión es tardío pues a los 36 días después de antes se encuentra en estado de proembrión (aproximadamente de veintiseis células).

II.- Ontogenia del tejido de reserva.

1.- Endospermo.

En un óvulo en el estado de célula madre de la megaspora, encontramos una nucela compuesta de dos a tres estratos hacia el extremo calazal pero hacia el micrópilo consta de uno solo (fig. 40). En el extremo micropilar de la nucela se presentan inicios de alargamiento y ausencia de divisiones celulares anticlinales (fig. 41).

3.- Resumen:

Para aumentar su tamaño, la semilla crece y sus células se dividen en diferentes partes: a) nucela, b) cubierta seminal y c) endospermo.

La exotesta crece mediante divisiones anticlinales para cubrir la superficie de la semilla.

La mesotesta crece con divisiones anticlinales para aumentar la superficie de la testa y con divisiones periclinales en zonas aisladas para formar las ruminaciones.

Así, conforme aumenta el tamaño de la semilla, las ruminaciones incrementan su profundidad al mismo tiempo que la nucela va ocupando los espacios entre las ruminaciones y al centro de la semilla el endospermo comienza su gran crecimiento.

El tegmen mediante divisiones anticlinales circunda a las ruminaciones y posteriormente es aplastado.

Luego la testa ya no crece, el endospermo sustituye a la nucela y el embrión alcanza su tamaño completo; la semilla ha alcanzado su máximo crecimiento. La cubierta seminal está tersa pero cuando se deshidrata aparecen las arrugas típicas de una semilla madura.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Coincidió con las ideas de Arnott (1962), que las constricciones del fruto se deben a un desarrollo incompleto o nulo en las semillas, y probablemente se trata de aborto. Por otra parte, se encontró que las semillas depredadas maduras e inmaduras son de forma regular, lo que sugiere que la depredación no tiene que ver con las constricciones del fruto ni con la modificación de la forma de las semillas. Se requieren estudios específicos para descubrir las causas de las constricciones.

La relación embrión/semilla (Em/S) es igual a 0.97, y Yucca periculosa Baker, cae dentro del grupo Endospermico de Smirnova (1965) que abarca las Liliaceae y a la mayoría de las monocotiledóneas. Específicamente Y. periculosa es del tipo Anthurium ($0.75 < \text{Em/S} < 1$), además el embrión es axial y casi de igual longitud que el endospermo. Finalmente la misma autora menciona que el cotiledón de éste tipo es haustorial, lo que queda por verificarse para la especie estudiada.

La densidad de las semillas de todas las especies se mantiene casi constante en el valor de 1.02 g/ml. La semilla de Y. periculosa es de las más grandes dentro del género (0.102 g.) solamente Y. faxoniana (0.20 g.), Y. schottii (0.14 g.), Y. torreyi var. parviflora (0.13 g.) y Y. baccata (0.11 g.), exceden su peso; todas son del grupo Yucca (Arnott, 1962).

El abundante contenido lípido encontrado en el endospermo y en el embrión, hace a la especie muy promisoría para la extracción de aceites. La abundancia de cuerpos protéicos, significa un valor nutritivo elevado de la semilla, lo que la hace un recurso promisorio para el consumo humano y animal, sin soslayar la importancia de la presencia de otras sustancias que pueden ser nocivas.

Dos tipos de cuerpos protéicos fueron encontrados en el embrión y uno en el endospermo, como lo señalan también Horner y Arnott (1965). Lípidos, proteínas y el polisacárido de la pared engrosada del endospermo, constituyen los tipos de sustancias de reserva disponibles para la germinación.

La característica más relevante de la semilla madura quizá sea la exotesta con su pared engrosada y pigmentada que protegería el embrión y el endospermo del ataque de diferentes organismos y de agentes erosivos del ambiente durante las fases de dispersión (el depósito de este pigmento durante las últimas etapas de desarrollo prepara a la semilla para la dispersión). Considero que esta característica es de importancia adaptativa, coincidiendo con las ideas de Harper, Lovell and Moore (1970).

El tamaño y la forma de la semilla de Y. periculosa no facilitan una dispersión por viento; más bien la dispersión podría ser por la gravedad y los animales atraídos por la pulpa dulce del fruto.

El agua escasea en la zona. Además este suelo de textura migajón-arenosa retiene poca humedad. Arnott (1962) propone que posiblemente el hilo grande, en conexión con la laguna del haz vascular, facilitan una rápida imbibición y germinación. Esto sería ventajoso

en un ambiente como el de Guadalupe Victoria. Sin embargo es necesaria más investigación específica al respecto.

Las características más sobresalientes de la morfología interna de la semilla madura de Y. periculosa son:

- 1) las arrugas y lo opaco de la cubierta seminal,
- 2) los rebordes marginales de la testa,
- 3) las lagunas del haz vascular y calazal,
- 4) las ruminaciones en el tejido de reserva,
- 5) la abundancia de endospermo,
- 6) la posición oblicua del embrión en el eje calaza-hilo y
- 7) la curvatura del eje embrionario en forma de "S".

Estas características son de importancia taxonómica y fáciles de observar en cortes frescos.

La pared externa engrosada de la exotesta es convexa en cada célula, existiendo pequeñas depresiones sobre la lámina media. Esto hace que el aspecto superficial de la semilla sea opaco. Los surcos reticulados asociados a las ruminaciones confieren lo rugoso a la semilla (Arnott, 1962).

Una estructura de la pared externa de la exotesta similar a la encontrada por Suárez y Engleman (1980) se observa en la de Y. periculosa durante su ontogenia. Las estalactitas y la matriz de la testa madura de la variedad negra de Amaranthus hypochondriacus podrían ser equivalentes a las estrias radiadas que observó Arnott (1962, placa 66) y a las regiones tenue y densamente tejidas que se observan en Y. periculosa (figura 18).

Netolitzky (1926) menciona para algunos miembros de Liliaceae a las estalactitas como estructuras de la pared engrosada de la testa.

En cuanto al contenido de la mesotesta, en Y. periculosa se encontró una sustancia difusa no identificada. Arnott (1962) solamente menciona la presencia de rafidios en Y. whipplei, lo que sugiere que la sustancia difusa esté restringida a algunas especies.

La ausencia de la endotesta y del tegmen en la semilla madura de la especie de estudio, ha sido señalada también por Arnott (1962) por lo que es muy probable que sea una característica del género.

El carácter bistratificado del tegumento interno y el pluristratificado del externo son características que Y. periculosa comparte con Amaryllidaceae y Liliaceae, de acuerdo con los resultados encontrados por Swamy and Krishnamurthy (1970).

Las cutículas son muy importantes para el estudio anatómico de la semilla madura e inmadura pues su persistencia aún después del colapso del tejido que les dio origen, constituye un buen indicio para la reconstrucción de la ontogenia. No obstante, pocos autores hacen referencia a ellas (Netolitzky, 1926; Kouli, Wafai and Wakhlu, 1976).

No ha sido el objetivo del presente trabajo el tratar la histogénesis ni la anatomía del embrión. Solamente se reportan las características más sobresalientes que se observaron en el embrión maduro, las cuales coinciden con las encontradas por Arnott (1962), quien hizo un estudio muy completo al respecto.

Las células corchosas de la cámbia son una característica constante en las especies del género (Arnott, 1962). Además Netolitzky señala su presencia en miembros de Liliaceae.

Se han presentado aquí evidencias contundentes referentes al origen del tejido de reserva de la semilla madura de Y. periculosa, concluyéndose que se trata de un endospermo (figs: 23, 33, 43, 44 y 45). Esto contrasta con lo señalado por Arnott (1962) y Horner and Arnott (1964ab) en cuanto a su origen nucelar (perispermo).

Si bien en Y. periculosa la nucela aparece muy desarrollada durante la ontogenia de la semilla, en las últimas etapas es consumida por el endospermo de tal manera que éste prevalece en la madurez. Es importante señalar que cuando aparecen las ruminaciones la nucela está entre los pliegues y al centro de la semilla se encuentra el endospermo. En este momento se da un crecimiento muy acelerado de la mesotesta para engrosar y alargar las ruminaciones, y el endospermo va consumiendo a la nucela. Esta sustitución es rápida y se da en estados avanzados del desarrollo de la semilla.

Es complicado interpretar el tejido de reserva de Y. periculosa, por tres razones:

- 1) Una nucela muy desarrollada persiste mucho tiempo en la ontogenia de la semilla.
- 2) Hay un desarrollo tardío del endospermo en relación al tamaño de la semilla.
- 3) Formación de las ruminaciones.

Un gran desarrollo de la nucela como el que se aprecia en la figura 42, probablemente se preste a una interpretación equivocada de la naturaleza del tejido de reserva de la semilla madura. No obstante en la nucela no se encontró almacenaje de reservas nutritivas. Sería importante averiguar el origen del tejido de reserva en otras especies del género.

Netolitzky (1926) considera que el tejido de reserva es endospermo en la Liliaceae, dentro de la cual coloca el género Yucca. Di Fulvio and Cave (1964) han encontrado una nucela muy desarrollada (crasinucela, haciendo referencia a su pluristratificación) en óvulos de una especie de Liliaceae.

De acuerdo con Bhojwani and Bhatnagar (1978), una forma de lograr un endospermo ruminado es por crecimiento localizado de algunas capas de la cubierta seminal. Las capas más internas de la mesotesta son las que forman las ruminaciones por divisiones anticlinales. Este método parece ser lo común para el género (Arnott, 1962) y para algunos miembros de Liliaceae (Netolitzky, 1926). En Y. periculosa, los pliegues inician su formación cuando la semilla tiene cinco semanas de desarrollo.

Conforme aumenta el tamaño de la semilla, las ruminaciones incrementan su profundidad y su grosor.

Finalmente, otros temas que requieren estudio, son:

- 1) Megasporogénesis y megagametogénesis.
- 2) Anatomía del fruto maduro e inmaduro.
- 3) Exotesta: naturaleza del pigmento y estructura de la pared celular madura.
- 4) Primeras divisiones del endospermo.

F I G U R A S

1.- Mapa de localización del lugar de colecta (Anónimo, 1985).

- X.- Lugar de Colecta.
 1.- Guadalupe Victoria.
 2.- Perote.
 3.- Quechulac.
 4.- Zacatepec.
 5.- Alchichica.
 6.- El Carmen.
 7.- El Seco.
 8.- San Juan Atenco.

2.- Gráfica ombrotérmica construida con datos de la estación meteorológica de Zacatepec Puebla (García, 1981). Se aprecia:

MT.- Dos máximos de temperatura durante el año.
 SI.- Sequía intraestival.
 La curva de temperatura pasa por encima de las barras de precipitación, lo que indica una escasez de humedad en esta zona semiárida.

3.- Mapa de distribución de Yucca periculosa Baker, según Matuda y Piffa (1980).

4.- Esquema de un óvulo anátropo bitérmico octonucleado con un saco embrionario maduro, según E.M. Engleman (comunicación personal).

- CC.- Célula central.
 CZ.- Cálaza.
 G.- Tegumento interno.
 H.- Hilo.
 SE.- Saco embrionario.
 M.- Micrópilo.
 N.- Nucela.
 NP.- Núcleos polares.
 O.- Ovocélula.
 PL.- Placenta.
 RA.- Rafe.
 T.- Testa.

5.- Esquema de la testa madura de la variedad negra de Amaranthus hypocondriacus L (alegría), tomado de Suárez y Engleman (1985).

- Cx.- Cutícula externa.
 Ctn.- Cutícula tegmen-nucelar.
 ES.- Estalactitas (negras).
 G.- Tegmen.
 MA.- Matriz.

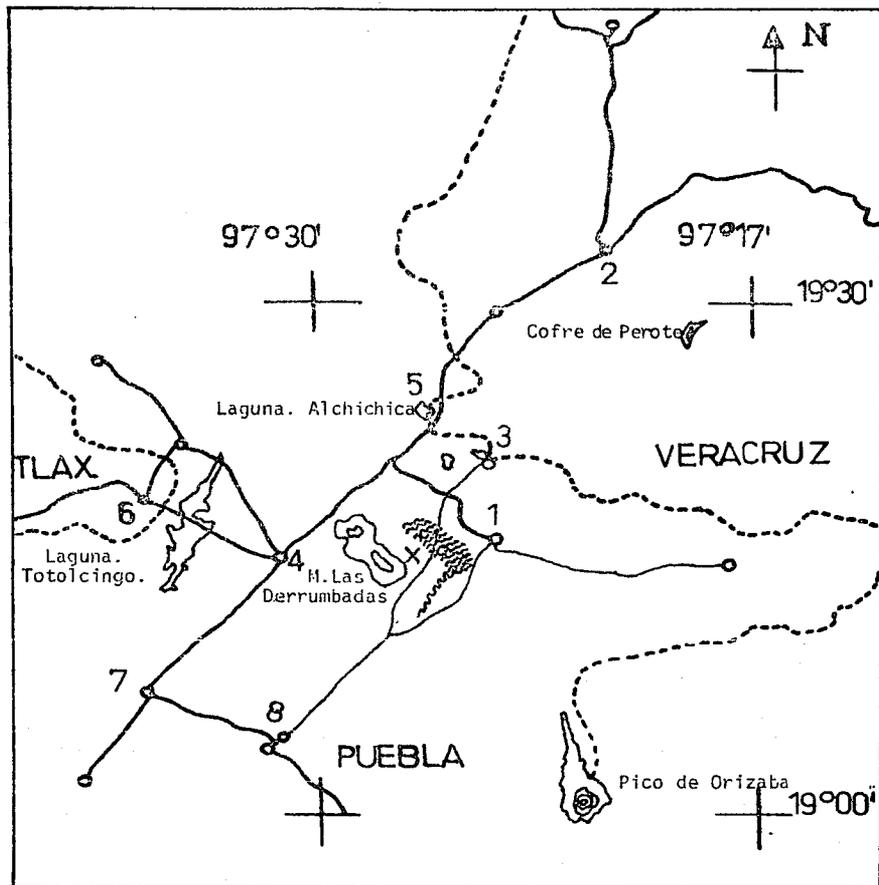


Fig. 1.

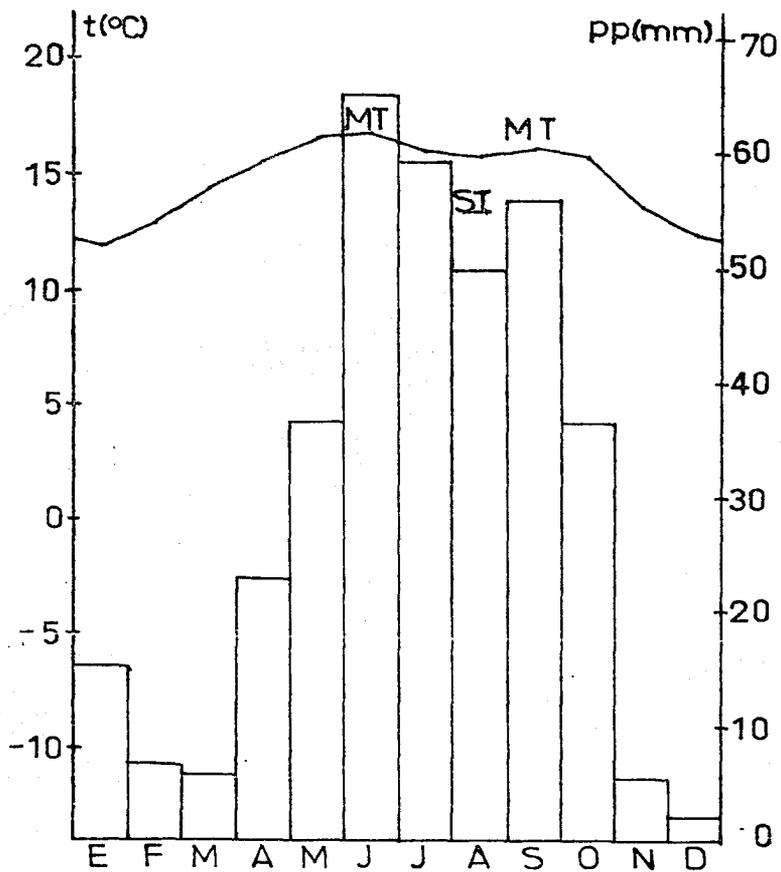
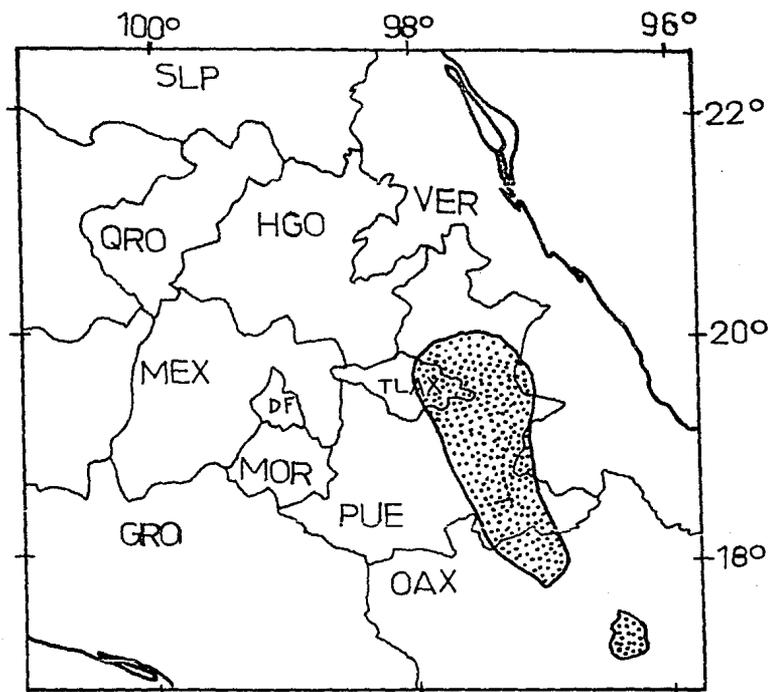


Fig 2.



Zona de distribución de *Yucca periculosa*.

Fig. 3.

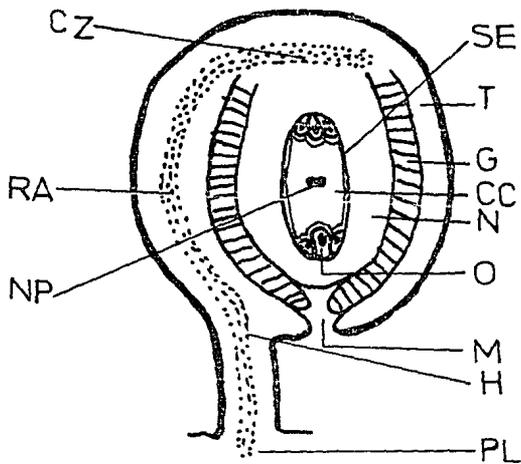


Fig. 4.

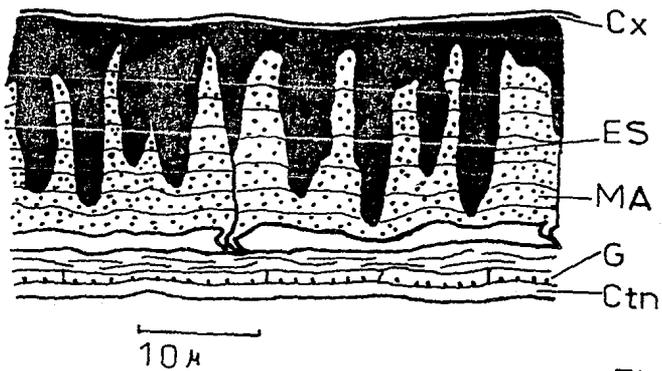


Fig. 5.

6.- Esquema de un corte transmediano de semilla madura de Y. brevifolia, modificado de Arnott (1962).

C.- Cutícula gruesa.
CH.- Células corchosas de la cálaza.
Ed.- Endospermo.
EM.- Embrión.
L.- Laguna del haz vascular.
PX.- Parénquima de la vaina del haz vascular.
Tm.- Mesotesta.
Tx.- Exotesta.
X.- Tejido vascular.

7.- Esquema de un corte longitudinal de embrión de Y. brevifolia, tomado de Arnott (1962).

cf.- Cofia.
ci.- Cilindro procambial.
co.- Cotiledón.
fp.- Filamento procambial.
mf.- Meristemo fundamental.
mr.- Meristemo radical.
pd.- Protodermis.
pl.- Plúmula.

8.- Esquema de un corte transversal de fruto inmaduro de Y. periculosa.

EM.- Embrión.
FS.- Falso septo.
H.- Hilo.
ML.- Margen locular.
MS.- Margen septálico.
PL.- Placenta.
PF.- Pared del fruto.
SM.- Semilla.
TB.- Tabique o septo.
X.- Tejido vascular.

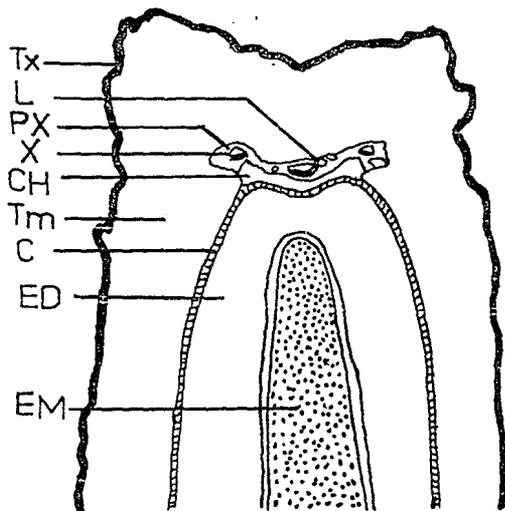


Fig. 6.

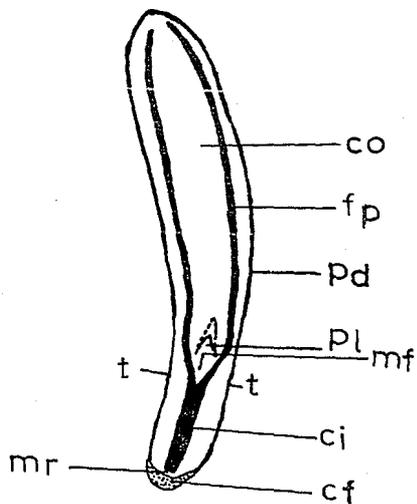


Fig. 7.

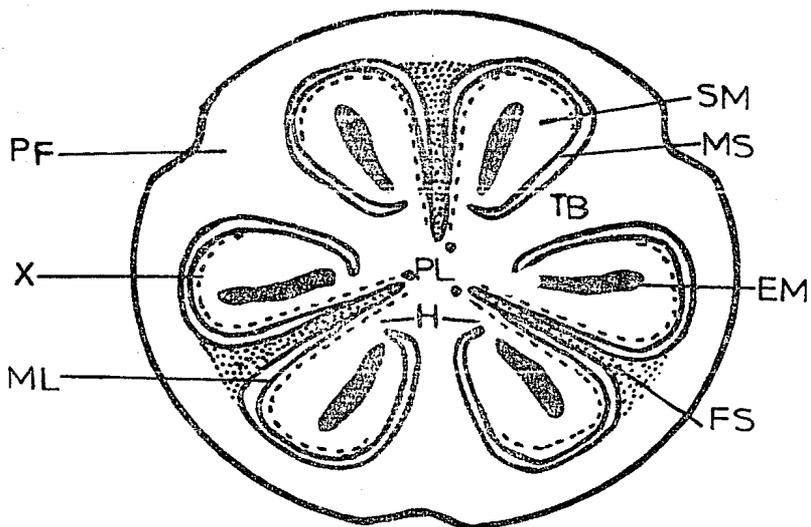


Fig. 8.

13.- Esquemas que muestran la morfología de las semillas.

- I.- Formas regulares.
- II.- Formas irregulares.

- A).- Vista de lado.
- B).- Vista de la rafe.
- C).- Vista calazal.

14.- Esquemas de semilla madura de Y. periculosa:

- A) Corte mediano.
- B) Corte transmediano.
- C) Corte transversal.

- CS.- Cubierta seminal.
- CH.- Células corchosas de la cálaza.
- ED.- Endospermo.
- EM.- Embrión.
- H.- Hilo.
- LC.- Laguna Calazal.
- M.- Micrópilo.
- RA.- Rafe.
- RU.- Ruminaciones.
- RM.- Rebordes marginales.
- X.- Tejido vascular.

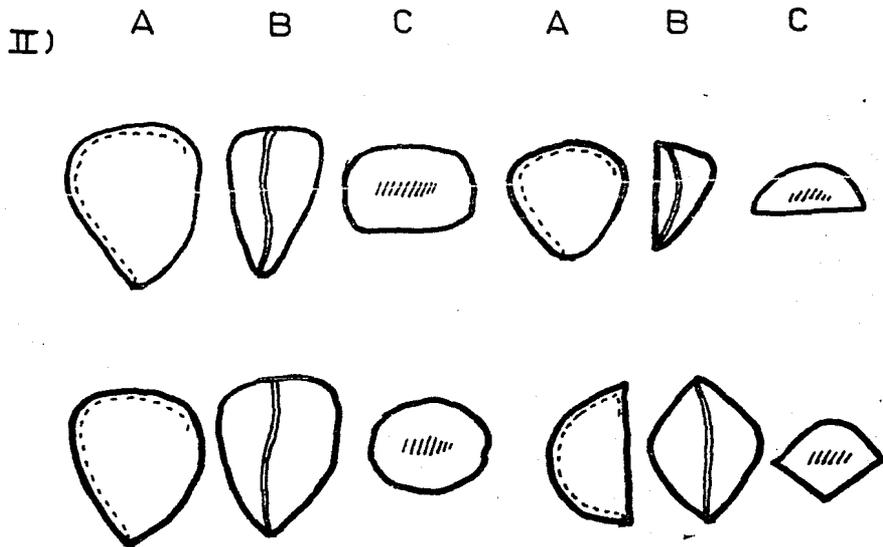
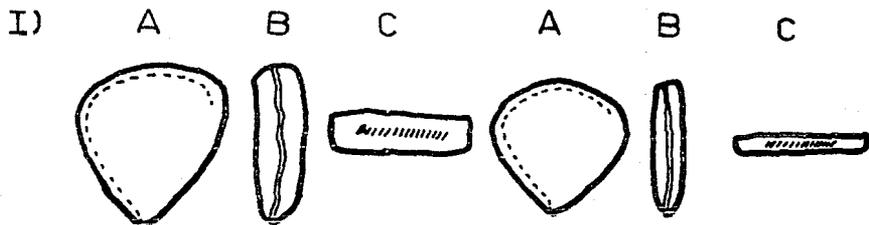


Fig - 13.

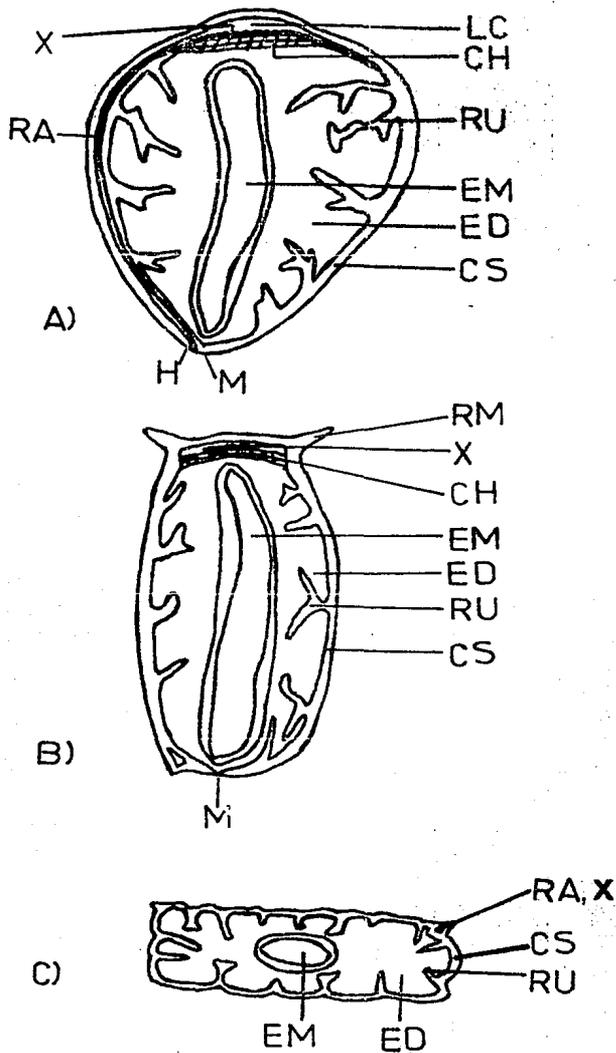
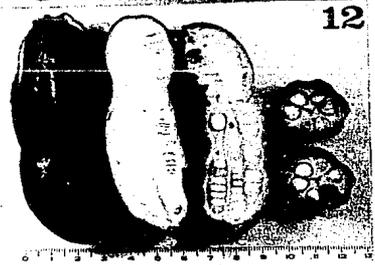
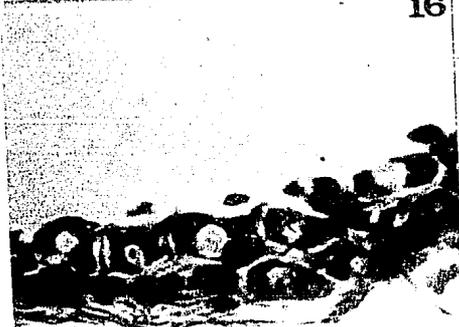
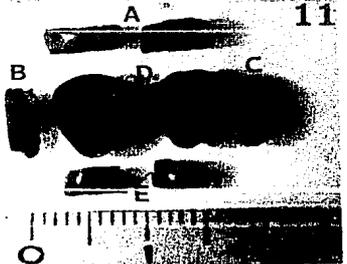
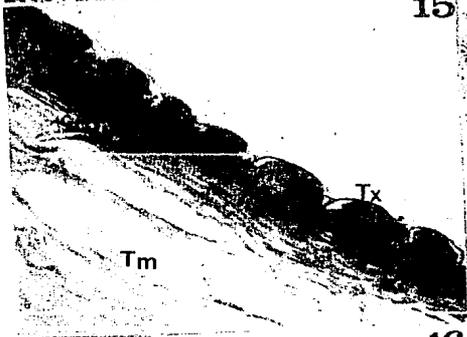


Fig. 14.

- 9.- Fisonomía de la vegetación del lugar de colecta. Se aprecia en primer plano Y. periculosa, en seguida Pinus y Nolina principalmente.
- 10.- Individuo ramificado de Y. periculosa en su hábitat con una infrutescencia (I), mostrando su morfología general.
- 11.- Vistas externas de la semilla madura de Y. periculosa mostrando:
- A) Extremo calazal.
 - B) Márgen locular con el surco de la rafe.
 - C) margen septal.
 - D) Caras deltoides planas con arrugas reticuladas.
 - E) Extremo hilo-micropilar, (hilo de color blanco).
- 12.- Frutos próximos a la madurez en cortes longitudinal y transversal. Nótese hacia el extremo distal la constricción.
- 15.- Sección anticlinal de la exotesta de semilla madura (18 semanas de desarrollo) sin tinción, mostrando la pigmentación de la pared engrosada.
- Tm.- Mesotesta.
Tx.- Exotesta. 870 X.
- 16.- Sección casi periclinal de la exotesta de semilla madura sin tinción. El pigmento no se deposita al centro ni en la periferia de la pared celular externa engrosada. 870 X.

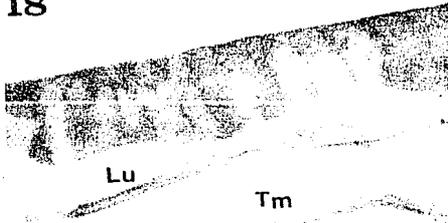


- 17.- Sección anticlinal de exotesta de semilla con 10.8 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo. Cada célula muestra una extensión cónica del lumen en el centro de la pared engrosada.
- D.- Inicios de pigmentación en la pared engrosada.
 LU.- Lumen celular.
 Pa.- Pared anticlinal.
 TM.- Mesotesta.
 V.- Vacuola con taninos. 490 X.
- 18.- Sección anticlinal de exotesta de semilla con 9.5 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo. Se aprecian regiones tenuamente teñidas alternadas con otras densamente teñidas en la pared engrosada.
- LU.- Lumen celular.
 Tm.- Mesotesta. 1800 X.
- 19.- Sección anticlinal de exotesta de semilla con 5 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo.
- NU.- núcleo grande.
 Tm.- Mesotesta.
 Tx.- Exotesta compuesta de células cuadrangulares. 580 X.
- 20.- Sección anticlinal de testa de semilla madura en el antirrafe. Tinción: rojo O de aceite.
- C.- Cutícula engrosada (intertegumentaria más la tegmen-nucelar).
 ED.- Endospermo.
 Td.- Restos de endotesta.
 Tm.- Mesotesta.
 Tx.- Exotesta. 370 X.
- 21.- Vista parcial de la testa en un corte mediano de semilla con 11.5 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo.
- ED.- Endospermo.
 C.- Región de la cutícula engrosada. Los restos de taninos del tegmen le da esa coloración oscura.
 N.- restos de nucela.
 Td.- Endotesta intacta de células isodiamétricas en una ruminación pequeña.
 Tm.- Mesotesta. 110 X.
- 22.- Vista parcial del límite de la cálaza de semilla madura en corte transmediano. Tinción: rojo O de aceite.
- Ci.- Cutícula intertegumentaria.
 Ctn.- Cutícula tegmen-nucelar.
 CH.- Células corchosas de la cálaza.
 ED.- Endospermo.
 G.- Restos de tegmen.
 LC.- Laguna calazal.
 Tm.- Mesotesta.
 X.- Tejido vascular. 290 X.

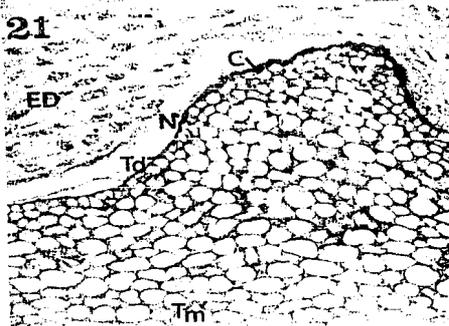
17



18



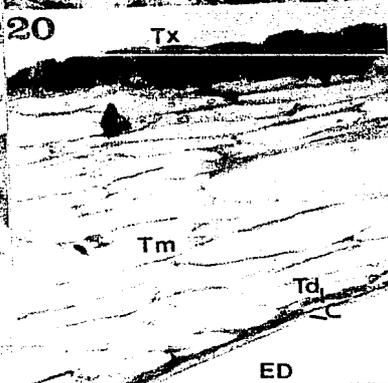
21



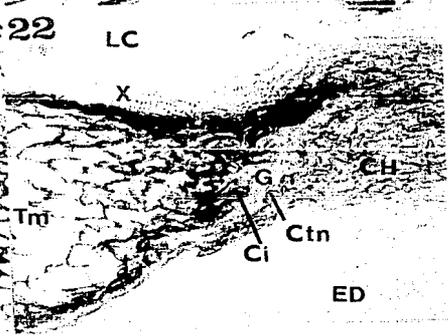
19



20



22



- 23.- Vista parcial del límite de la cálaza de una semilla con 11.5 semanas de desarrollo en plano mediano. Tinción: rojo D de aceite.

Ci.- Cutícula intertegumentaria.
 Ctn.- Cutícula tegmen-nucelar.
 CH.- Células corchosas de la cálaza con taninos.
 G.- Restos de tegmen con taninos.
 Tm.- Mesotesta. 190 X.

- 24.- Vista parcial (entre dos ruminaciones) de un corte transmediano de semilla con 9.5 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo. Detalle de la figura 44.

Gx.- Exotegmen.
 Gd.- Endotegmen.
 ED.- Endospermo en crecimiento.
 N.- Nucela en lisis.
 Ne.- Epidermis nucelar.
 Td.- Endotesta. 80 X.

- 25.- Sección transmediana hacia el extremo micropilar de una semilla con 10 semanas de desarrollo. Tinción: rojo D de aceite.

Ci.- Cutícula intertegumentaria.
 Ctn.- Cutícula tegmen-nucelar.
 ED.- Endospermo.
 EM.- Embrión.
 G.- Restos de tegmen.
 N.- Nucela. 180 X.

- 26.- Semilla madura en corte transversal. Tinción: safranina y verde fijo.

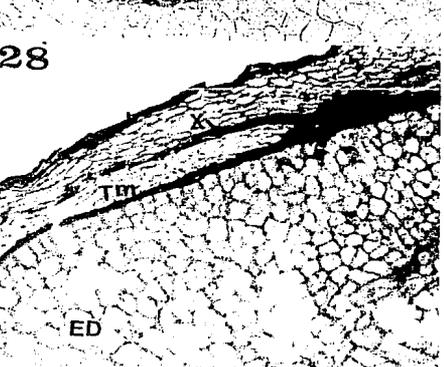
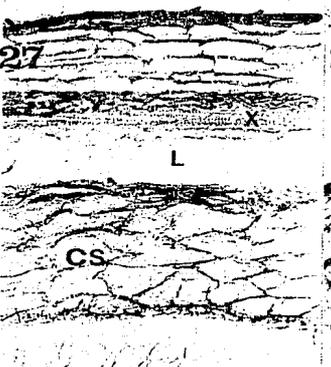
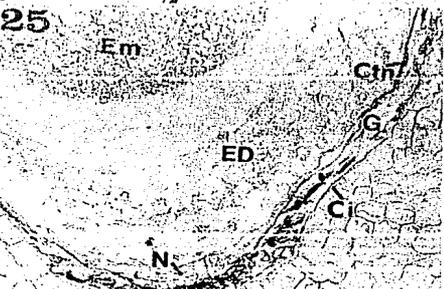
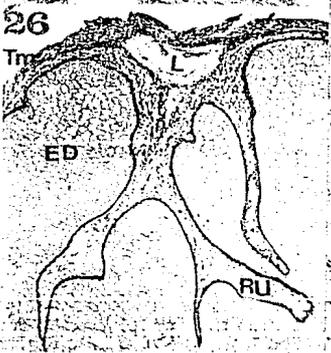
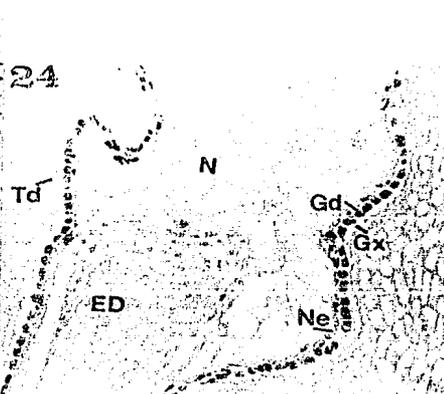
ED.- Endospermo.
 L.- Laguna del haz vascular en la rafe.
 RU.- Ruminación.
 Tm.- Mesotesta. 320 X.

- 27.- Detalle de la rafe de un corte mediano de la semilla madura, sin tinción, componentes:

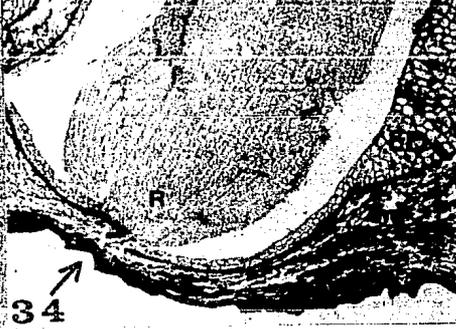
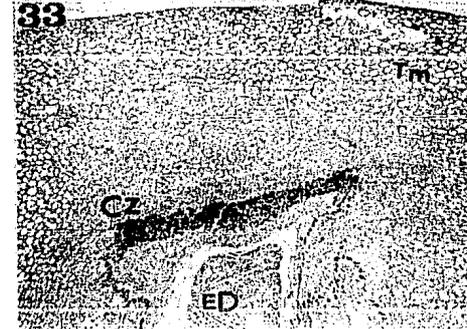
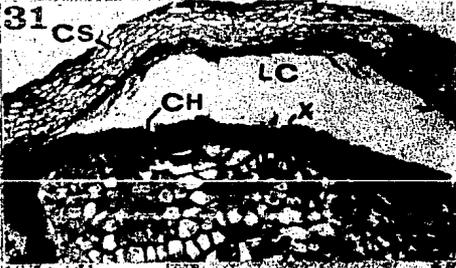
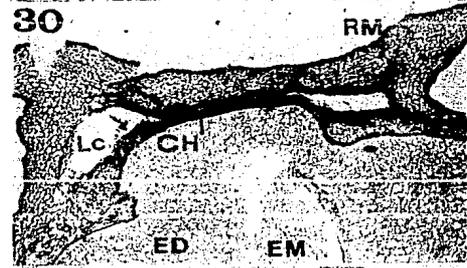
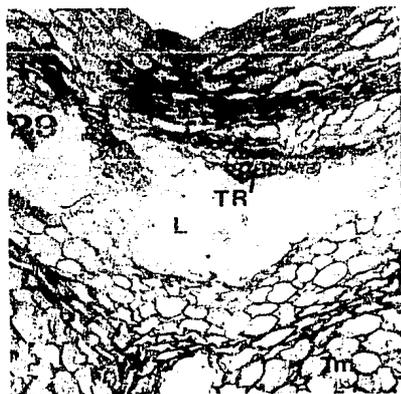
CS.- Parénquima de la mesotesta.
 L.- Laguna del haz vascular.
 X.- Tejido vascular. 190 X.

- 28.- Antirrafe en el extremo calazal de un corte mediano de la semilla madura. Tinción: safranina y verde fijo. Hay una prolongación del tejido vascular en la antirrafe, más allá de la cálaza.

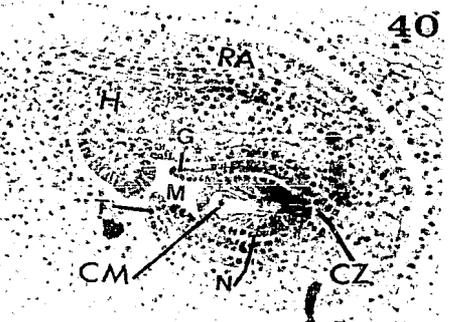
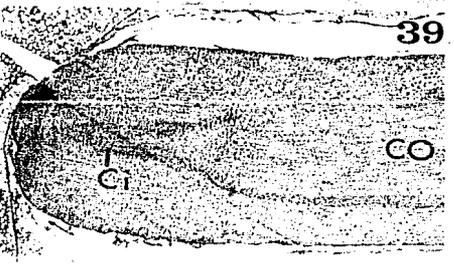
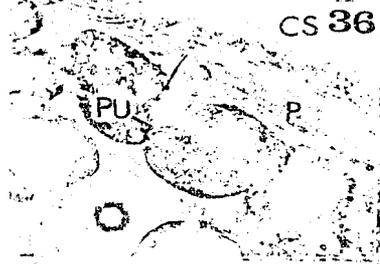
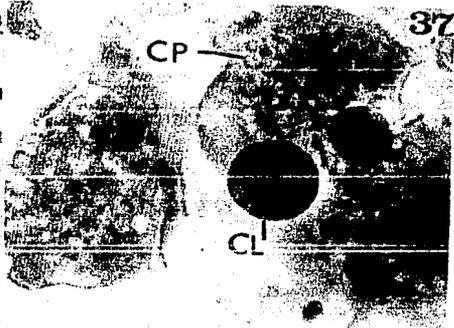
ED.- Endospermo.
 Tm.- mesotesta.
 X.- Tejido vascular. 100 X.



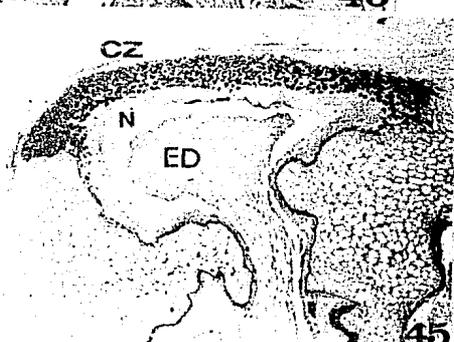
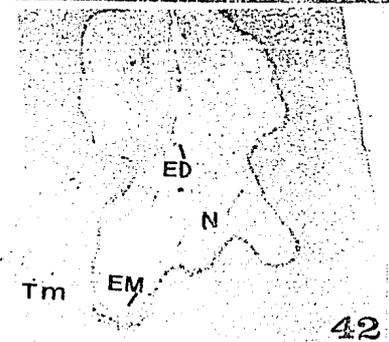
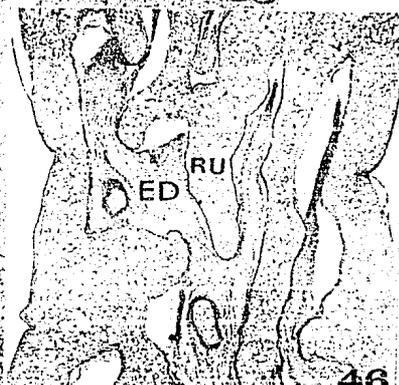
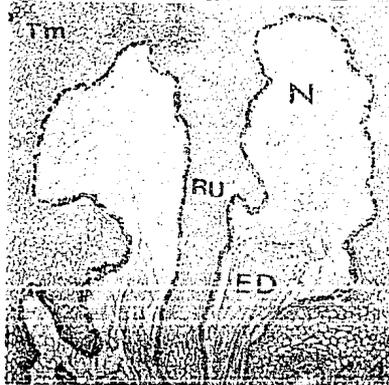
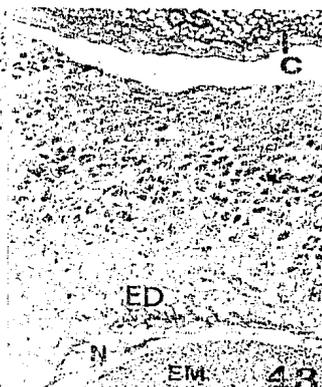
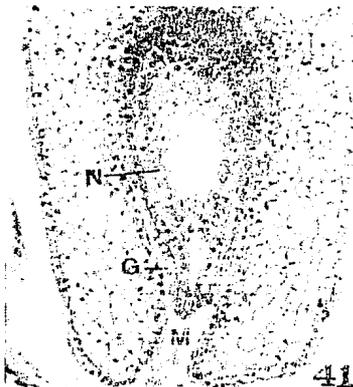
- 29.- Vista transversal de la rafe de la semilla madura. Tinción: safranina y verde fijo.
- L.- Laguna del haz vascular.
Tm.- Mesotesta.
TR.- Elementos traqueales. 190 X.
- 30.- Sección transmediana de la cálaza de la semilla madura. Tinción: rojo O de aceite.
- CH.- Células corchosas de la cálaza.
ED.- Endospermo.
EM.- Embrión.
LC.- Laguna calazal.
RM.- Rebordes marginales. 38 X.
- 31.- Vista calazal del plano transmediano de semilla madura. Tinción: safranina y verde fijo.
- CS.- Cubierta seminal.
CH.- Células corchosas de la cálaza.
LC.- Laguna calazal.
X.- Tejido vascular. 76 X.
- 32.- Vista calazal de semilla con 11.5 semanas de desarrollo. Tinción: rojo O de aceite.
- ED.- Endospermo.
N.- nucela.
TA.- Taninos densamente teñidos para lípidos en las células corchosas de la cálaza.
X.- Tejido vascular. 230 X.
- 33.- Sección transmediana de semilla con 9.5 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo.
- CZ.- Cálaza completa sin laguna del haz vascular.
ED.- Endospermo.
Tm.- Mesotesta. 33 X.
- 34.- Aspecto general de la zona micropilar de semilla madura. Tinción: safranina y verde fijo. El adelgazamiento de la cubierta seminal y del endospermo indica la cercanía del micrópilo.
- ED.- Endospermo.
Flecha.- Zona micropilar.
r.- Radícula.
TM.- Mesotesta. 48 X.



- 35.- Detalle del endospermo maduro. Tinción: APS.
 PU.- Punteaduras. 310 X.
- 36.- Detalle de la pared celular del endospermo maduro hacia la cubierta seminal. Tinción: solución de Lugol. Nótese un mayor engrosamiento de la pared y escasez de punteaduras.
 CS.- Cubierta seminal.
 P.- Pared celular,
 PU.- Punteadura. 510 X.
- 37.- Contenido del endospermo maduro. Tinción: rojo O de aceite.
 CL.- Cuerpo lipoideo.
 CP.- Cuerpo protéico. 1200 X.
- 38.- Contenido del embrión maduro. Tinción: rojo O de aceite.
 CL.- Cuerpo lipoideo. 790 X.
- 39.- Detalle del extremo radical del embrión maduro. Tinción: safranina y verde fijo.
 Ci.- Cilindro procambial.
 CO.- Cotiledón. 39 X.
- 40.- Ovulo con célula madre de la megaspora en corte mediano. Tinción: safranina y verde fijo.
 CM.- Célula madre de la megaspora.
 CZ.- Cálaza.
 G.- Tegumento interno.
 H.- hilo.
 M.- Micrópilo.
 N.- Nucela.
 RA.- Rafe.
 T.- Tegumento externo. 230 X.



- 41.- Sección transmediana, óvulo de anthesis. Tinción: safranina y verde fijo. Nótese que la nucela hacia la cálaza es más gruesa.
- G.- Tegumento interno.
M.- Micrópilo.
N.- Nucela. 150 X.
- 42.- Extremo micropilar de un corte transmediano de una semilla con 5 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo.
- ED.- Endospermo en su etapa cenocítica.
EM.- Proembrión.
N.- Nucela.
Tm.- Mesotesta. 49 X.
- 43.- Sección mediana de una semilla con 11.5 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo. Vista parcial hacia el extremo micropilar.
- C.- Región de la cutícula engrosada.
CS.- Cubierta seminal.
EM.- Embrión.
ED.- Endospermo.
N.- Restos de nucela. 59 X.
- 44.- Sustitución de la nucela por el endospermo en el extremo calazal con 9.5 semanas de desarrollo. Corte transmediano. Tinción: safranina y verde fijo.
- ED.- Endospermo.
N.- Nucela.
RU.- Ruminación.
Tm.- Mesotesta. 34 X.
- 45.- Vista calazal de un corte transmediano de una semilla con 10.8 semanas de desarrollo. Tinción: safranina y verde fijo. Nótese los restos de la nucela hacia la cálaza.
- CZ.- Cálaza.
ED.- Endospermo.
N.- Nucela. 49 X.
- 46.- Corte tangencial de una semilla con 10.8 semanas de desarrollo mostrando las ruminaciones jóvenes. Tinción: safranina y verde fijo.
- ED.- Endospermo.
RU.- Ruminación. 37 X.



R E F E R E N C I A S

- Anónimo. 1958. Carta geográfica, Veracruz 140-VI. Esc. 1:500,000. Comisión Intersecretarial Coord. del Lev. de la Carta Geogr. de la Rep. Mex. México.
- Arnott, H.J. 1942. The seed, germination and seedling of Yucca. Univ. Calif. Publ. Bot. 35: 1-164.
- Arnott, H.J., and H.T. Horner. 1964. The ultrastructure of Yucca seed germination. II. Embryo. (Resumen). Amer. J. Bot. 51(6, part 2): 667.
- Arreguín, B. 1980. Estudio sobre el dátil de Yucca filifera: separación de azúcares por cromatografía. pp 215-221. En: Centro de Investigaciones en Química Aplicada - Comisión Nacional de Zonas Áridas. Yucca. Serie: El Desierto. Vol. 3. Saltillo, Coahuila, México. 330 pp.
- Berlyn, G.P., and J.P. Miksche. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State Univ. Press, Ames. 326 pp.
- Bhojwani, S.S., and S.P. Bhatnagar. 1978. The embryology of angiosperms. 3a. Ed. Vikas Publishing House, New Delhi. 280 pp.
- Bold, H.C., C.J. Alexopoulos, and T. Delevoryas. 1980. Morphology of plants and fungi. 4th. Ed. Harper & Row, New York. 819 pp.
- Brink, R.A., and D.C. Cooper. 1947. The endosperm in seed development. Bot. Rev. 13(8): 423-341.
- Corner, E.J.H. 1976. The seeds of dicotyledons. 2 vol. Cambridge Univ. Press, London.
- Di Fulvio, T.E., and M.S. Cave. 1964. Embryology of Blandfordia nobilis Smith (Liliaceae), with special reference to its taxonomic position. Phytomorphology 14: 487-499.
- Esau, K. 1965. Plant anatomy. 2nd. Ed. John Wiley, New York. 767 pp.
- Esau, K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla. (Traducido del inglés). Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina. 512 pp.
- Font Quer, P. 1953. Diccionario de botánica. Labor, Barcelona, España. 1244 pp.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 3a. Ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 252 pp.
- Harper, J.L., P.H. Lovell, and K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356.
- Horner, H.T. 1963. Anatomy of reserve food tissue in some Agavaceous seeds. (Resumen). Amer. J. Bot. 50(6, part 2): 662.

- Horner, H.T., and H.J. Arnott. 1964a. The ultrastructure of Yucca seed germination: I. Perisperm. (Resumen). Amer. J. Bot. 51(6, part 2): 667.
- Horner, H.T., and H.J. Arnott. 1964b. A histochemical study of Yucca seed germination: Perisperm and embryo. (Resumen). Amer. J. Bot. 51(6, part 2): 667.
- Horner, H.T., and H.J. Arnott. 1965. A histochemical and ultrastructural study of Yucca seed proteins. Amer. J. Bot. 52(10): 1027-1038.
- Horner, H.T., and H.J. Arnott. 1966. A histochemical and ultrastructural study of pre- and post-germinated Yucca seeds. Bot. Gaz. 127(1): 48-64.
- Hutchinson, J. 1934. The families of flowering plants. 2 vol. Macmillan, London.
- Jensen, W.A. 1962. Botanical histochemistry. Principles and practice. W.H. Freeman, San Francisco. 408 pp.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York. 523 pp.
- Koul, A.K., B.A. Wafai, and A.K. Wakhlu. 1976. Studies on the genus Gragea. III. Sporogenesis, early embryogeny and endosperm development in hexaploid Gragea stipitata. Phytomorphology 26: 255-263.
- Lawrence, G.H.M. 1951. Taxonomy of vascular plants. Macmillan, New York. 823 pp.
- López M.L. 1986. Esfuerzo reproductivo y sobrevivencia de Nolina parviflora (Liliaceae) en la zona semiárida Poblano-Veracruzana. Tesis de Maestro en Ciencias. Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 89 pp.
- Maheshwari, P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw Hill, New York. 453 pp.
- Matuda, E. 1960. Las Liliáceas del Estado de México. Dirección de Recursos Naturales. Gobierno del Estado de México, Toluca México. 30 pp.
- Matuda, E, e I. Piña. L. 1980. Las plantas mexicanas del género Yucca. Serie Fernando de Alba, Colección Misc. Edo. de Mex. Gobierno del Estado de México, Toluca, México. 145 pp.
- Netolitzky, F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. Handbuch der Pflanzenanatomie. Borntraeger, Berlin. 364 pp.
- Orta, A. 1980. Las Yucca: recurso natural del desierto. pp 135-143. En: Centro de Investigaciones en Química Aplicada. Comisión Nacional de Zonas Áridas. Yucca. Serie El Desierto, Vol.3. Saltillo, Coahuila, México. 330 pp.

- Ramos, A.C.H., y F. González. M. 1972. La vegetación de la zona árida veracruzana. An. Inst. Biol. Serie Botánica. Universidad Nacional Autónoma de México. 43(1): 77-100.
- Robles, R.R. 1942. Orogénesis de la República Mexicana en relación a su relieve actual. Irrigación en México. Comisión Nacional de Irrigación, México. 529 pp.
- Roman, A.A. 1980. Los usos de las especies de Yucca existentes en el desierto Chihuahuense. pp 173-183. En: Centro de Investigación en Química Aplicada. Comisión Nacional de Zonas Áridas. Yucca. Serie El Desierto. Vol.3. Saltillo, Coahuila, México. 330 pp.
- Rzedowski, J. 1983. La vegetación de México. Limusa, México. 432 pp.
- Sánchez, S.O. 1980. La flora del Valle de México. 6a. Ed. Herrero. México. 519 pp.
- Smirnova, E.S. 1965. Die Samenstruktur der Blütenpflanzen. Biologisches Zentralblatt 84(3): 299-307.
- S.P.P. 1983. Carta de uso del suelo y vegetación (1:50000), Guadalupe Victoria, Puebla (E14 B35). Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. Dir. Gral. de Geografía, México.
- Suárez R.G., y E.M. Engleman. 1980. Depósito de taninos en la testa de Amaranthus hypocondriacus L. (alegría). Agrociencia 42: 35-50.
- Swamy, B.G.L., and K.V. Krishnamurthy. 1970. On the so-called endothelium in the monocotyledons. Phytomorphology. 20: 262-269.
- Takaso, T., and F. Bouman. 1984. Ovule ontogeny and seed development in Potamogeton natans L (Potamogetonaceae), with a note on the campylotropous ovule. Acta Bot. Neerl. 33(4): 519-533.
- Tamayo, J.L. 1980. Geografía moderna de México. 9a. Ed. Trillas, México. 400 pp.
- Trelease, W. 1902. The Yuccaeae. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 13: 27-133.
- Webber, J.M. 1953. Yuccas of the Southwest. U.S. Dept. Agr. Monograph, núm. 17, Washington D.C. 97 pp.