



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Embriología de *Fouquieria fasciculata* (Roem. y Schult.) Nash
(Fouquieriaceae), especie endémica del cañón del
Río Moctezuma, Querétaro e Hidalgo”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

FABIOLA SOTO TREJO



DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. SILVIA ESPINOSA MATÍAS

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

“Embriología de *Fouquieria fasciculata* (Roem. y Schult.) Nash (Fouquieriaceae), especie endémica del cañón del Río Moctezuma, Querétaro e Hidalgo”.

realizado por Fabiola Soto Trejo

con número de cuenta 9619202-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de:
Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

M. en C. Silvia Espinosa Matías

Propietario

Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán

Propietario

Dr. Sergio Zamudio Ruiz

Suplente

Dra. Citlali Yuriria Núñez Mariel

Suplente

Dra. Sonia Vázquez Santana

Consejo Departamental de Biología

M. EN C. JUAN MANUEL RODRÍGUEZ CHÁVEZ

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Esta tesis se realizó bajo la dirección de M. en C. Silvia Espinosa Matías, en el Laboratorio del Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias, dentro del taller titulado “Biología del desarrollo y función de las estructuras reproductoras en cactáceas”, impartido por los profesores:

Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán

Dra. Margarita Collazo Ortega

Dra. Sonia Vázquez Santana

Dra. Citlali Yuriria Núñez Mariel

Dra. Ana Laura López Escamilla

M. en C. Silvia Espinosa Matías

Biol. Ana Patricia Olguín Santos

DEDICATORIA

Dedicó y agradezco a mis padres, la señora Enriqueta Trejo Rubí y el señor Héctor Soto Martínez. A ti mamá por enseñarme a ser fuerte en los momentos más difíciles y por todos tus consejos, a ti papá por enseñarme a ser tenaz y a ser cada vez mejor. GRACIAS a los dos por darme su confianza, apoyo y cariño. Los quiero mucho.

A mis hermanos, Karla y Héctor por la alegría, dicha y orgullo que me dan siempre. Espero ser un buen ejemplo para ustedes. Los quiero mucho.

A mi esposo, Luis, por su amor, comprensión, paciencia, apoyo, motivación y por compartir cada momento juntos. Te quiero mucho.

Gracias por todo.

AGRADECIMIENTOS

A M. en C. Silvia Espinosa Matías por tus enseñanzas, interés y dedicación en este trabajo. Gracias por todo.

A mis sinodales: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dr. Sergio Zamudio Ruiz, Dra. Sonia Vázquez Santana y Dra. Citlali Yuriria Núñez Mariel por sus comentarios críticos a este trabajo.

A Elisa y Norma por su amistad incondicional, gracias por los buenos y los no tan buenos momentos juntas, las quiero mucho.

A mis amigos Julián, Esther, Ale, Oyuki, Rocio, María Elena, Alejandro, Joselina, Monica, Hedí y Paola por su amistad.

A Mague, Lulú, Clarita, Margarita Ponce, Soni, Paty, Oyuki, Mónica, Karina, Odeth, Flor, Dulce, Ricardo, Alicia, Reina por su amistad, ayuda y apoyo en el laboratorio.

A Alejandro Martínez Mena, Ana Isabel Bieler Antolin por su apoyo en la toma de las fotografías. A José Antonio Hernández Méndez por la digitalización de las fotografías.

A mi familia: Rosalía, abuela Teresa, abuelo Fabián+, tía Mary, Tania, Jorge, Miriam, Valeria, Oscar, Lizbeth, Jesús, Ronny, Arath, Gael, Juan, Cristian y Paulina.

CONTENIDO	PAG.
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES	
TAXONOMÍA DE LA FAMILIA FOUQUIERIACEAE.....	4
EMBRIOLOGÍA DE LA FAMILIA FOUQUIERIACEAE.....	6
DESCRIPCIÓN DE <i>FOUQUIERIA FASCICULATA</i>	11
OBJETIVOS.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS	
TRABAJO DE CAMPO.....	15
TRABAJO DE LABORATORIO.....	16
RESULTADOS	
MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA FLORAL.....	21
DESARROLLO DE LA PARED DE LA ANTERA.....	28
MICROSPOROGÉNESIS Y MICROGAMETOGÉNESIS.....	29
MORFOLOGÍA DEL GRANO DE POLEN MADURO.....	30
DESARROLLO DEL ÓVULO.....	36
MEGASPOROGÉNESIS Y MEGAGAMETOGÉNESIS.....	38
DISCUSIÓN.....	47
CONCLUSIONES.....	52
LITERATURA CITADA.....	55

RESUMEN

Las compilaciones bibliográficas realizadas por Davis (1966), Nagendran y Dinesh (1989) y Johri *et al.* (1992) muestran que la embriología de la familia Fouquieriaceae no ha sido completamente estudiada. Con el propósito de contribuir con este tipo de conocimiento, en la presente investigación se estudió el desarrollo de la pared de la antera, la microsporogénesis, la microgametogénesis, la morfología del grano de polen maduro, el tipo de óvulo, la megasporogénesis y la megagametogénesis de *Fouquieria fasciculata* (Roem. et Schult.) Nash (subgénero *Bronnia*).

Las observaciones muestran que en etapas tempranas del desarrollo floral los estambres muestran diferencias en la longitud del filamento y la forma del tejido conectivo. En ambos tipos, el desarrollo de la pared de la antera corresponde al tipo dicotiledóneo y consiste de cuatro capas uniestratificadas. El tapete es de tipo secretor con uno o dos núcleos. Los cuerpos de Ubisch se agregan para formar racimos alargados. La pared de la antera madura consiste solo de la epidermis y el endotecio con engrosamientos en forma de barra. Las tétradas de microsporas son tetraédricas. Los granos de polen maduros son prolados, tricolporados con exina tectada reticulada y se dispersan como mónadas en etapa bicelular.

La placentación es axial en la base del ovario, y es parietal en el resto del ovario, en esta zona se presentan tres placentas septiformes. El óvulo es anátropo, bitégmico y tenuinucelado. Las células de la epidermis interna del tegumento interno se diferencian en un tapete tegumentario. La célula funciona directamente como la célula madre de las megasporas. Ésta se divide meióticamente formando una tétrada lineal de megasporas con la funcional en posición calazal. El tegumento interno forma el micrópilo. El desarrollo del saco embrionario es monospórico de tipo *Polygonum* y en la madurez desarrolla un brazo haustorial que le confiere la forma de "L".

INTRODUCCIÓN

La familia Fouquieriaceae De Candolle comprende un solo género, *Fouquieria* Humboldt, Bonpland y Kunth dividido en tres subgéneros: *Fouquieria*, *Bronnia* e *Idria* con 11 especies en total. Su distribución se restringe a las zonas áridas y semiáridas del norte-centro de México y suroeste de Estados Unidos (Henrickson, 1972). Estas plantas son típicas de los desiertos mexicanos algunas de las especies más representativas son "Idria" (*Fouquieria collumnaris*) y el "ocotillo" (*Fouquieria splendens*) (Zamudio, 1995).

La familia Fouquieriaceae incluye arbustos o árboles de tallos leñosos o suculentos con espinas, la corteza es exfoliante y las hojas son deciduas (Zamudio, 1995; Ezcurra y Medina, 1997). Esta familia se caracteriza por el modo de desarrollo de las espinas, en éstas, las células fibrosas son una extensión directa del córtex; por la presencia de una red anastomósica del tejido de almacenamiento de agua en el córtex y por el cambio de la placentación parietal en la flor a una placentación axial en el fruto (Henrickson, 1969b, 1972).

La familia Fouquieriaceae ha sido estudiada desde el punto de vista taxonómico (Nash, 1903; Henrickson, 1972; Schultheis y Baldwin, 1999), anatómico (Robinson, 1904; Humphrey, 1935; Henrickson, 1969a, 1969b; Nedoff *et al.*, 1985; Carlquist 2001), fitoquímico (Dahlgren *et al.*, 1976; Scogin, 1977; Jensen y Nielsen, 1982), y ecológico (Darrow, 1943; Humphrey y Werner, 1969; Waser, 1979; Scott *et al.*, 1993; Nabhan *et al.*, 2000). Los únicos estudios relacionados con el desarrollo floral y la embriología en la familia Fouquieriaceae han sido realizados por Johansen (1936), Mauritzon (1936), Khan (1943), Henrickson (1967) y Govil (1970).

La escasa e incompleta información sobre la biología y principalmente los aspectos relacionados con la embriología y desarrollo floral hacen necesario iniciar estudios que aborden estos temas.

En la presente investigación se estudió en detalle el desarrollo de la pared de la antera, la microsporogénesis, la microgametogénesis, la morfología del grano de polen maduro, el tipo de óvulo, la megasporogénesis y la megagametogénesis de *Fouquieria fasciculata* (Roem. et Schult) Nash, (subgénero *Bronnia*) para contribuir con el conocimiento de los caracteres embriológicos de la familia Fouquieriaceae.

ANTECEDENTES

TAXONOMÍA DE LA FAMILIA FOUQUIERIACEAE

Las relaciones filogenéticas de Fouquieriaceae han sido controversiales desde las primeras descripciones de la familia. Nash (1903) realizó la primera revisión taxonómica. Este autor sugiere que Fouquieriaceae tiene relación con algunos miembros de la familia Polemoniaceae, debido a que en ambas familias el ovario es súpero, el tipo de placentación es parietal, el estilo es hueco y la corola es gamopétala. Con base en las diferencias morfológicas de la flor y en el hábito de crecimiento, Nash (1903) reconoció dos géneros dentro de la familia Fouquieriaceae distribuidos en México y parte de Estados Unidos. El primero de estos géneros es *Fouquieria*, conformado por seis especies: *F. splendens*, *F. campanulata*, *F. peninsularis*, *F. magdougalii*, *F. formosa* y *F. fasciculata*. Son arbustos o árboles con ramificaciones en el tronco cuyas flores se distinguen por presentar la corola roja y los estilos más o menos unidos pero libres en el ápice. El otro género monoespecífico es *Idria*, representado por *Idria columnaris*. Ésta es una planta columnar cuya flor se caracteriza por tener estilos unidos, la corola es amarilla y los tallos normalmente no se ramifican.

Govil (1970) basado en caracteres embriológicos tales como la presencia de óvulos anátropos, bitégmicos y tenuinucelados; el tapete tegumentario; el desarrollo del saco embrionario de tipo *Polygonum*; la formación de un haustorio en el saco embrionario maduro; un endospermo celular y la embriogénesis de tipo Asterado, propone que la familia Fouquieriaceae debe ser considerada como parte del orden Tamaricales junto con la familia Tamaricaceae.

Henrickson (1972) recopiló la información existente acerca de la familia e incluyó en su trabajo información sobre la morfología y anatomía de las estructuras vegetativas y reproductoras, la polinización, la ecología, así como datos citológicos.

Con base con el análisis de la información recopilada, Henrickson (1972) propone que la familia Fouquieriaceae está conformada únicamente por el género *Fouquieria*, dividido en tres subgéneros: *Fouquieria*, *Bronnia* e *Idria* con 11 especies.

Además este autor dividió al subgénero *Fouquieria* en dos secciones: *Fouquieria*, que comprende a *F. burragei*, *F. diguetii*, *F. macdougalii*, *F. formosa*, *F. leonilae* y *F. ochoteranae*; y la sección *Ocotilla* con *F. splendens*, *F. splendens* ssp. *campanulata* var. *albiflora*, *F. splendens* ssp. *breviflora* y *F. shrevei*. El subgénero *Bronnia* está integrado por *F. purpusii* y *F. fasciculata*. Por último, el subgénero *Idria* que comprende solo a *F. columnaris*.

Schultheis y Baldwin (1999) realizaron un estudio filogenético de la familia Fouquieriaceae considerando los datos moleculares de secuencias de una región espaciadora de transcripción interna (ITS) del rDNA 18S-26S. Los resultados apoyan la monofilia del género *Fouquieria*, y por ende, de la familia Fouquieriaceae. Además, los subgéneros *Fouquieria*, *Idria* y *Bronnia*, propuestos por Henrickson (1972) fueron también apoyados como monofiléticos. Mientras que dentro del subgénero *Fouquieria*, no existen datos moleculares que apoyen la existencia de las secciones *Ocotilla* y *Fouquieria* también propuestas por Henrickson (1972).

De acuerdo con Schultheis y Baldwin (1999) debido a la carencia de un grupo externo preciso para la familia Fouquieriaceae no se puede reconocer cual es la condición ancestral del hábito de crecimiento, el suculento o el leñoso, y lo mismo ocurre con la pigmentación roja o blanco-amarilla de las flores. Los resultados apoyan la propuesta de orígenes poliploides para algunas especies dentro de la familia, tales como *F. burragei* y *F. diguetii*. La familia Fouquieriaceae ha sido colocada repetidamente entre las Ericales o Tamaricales, su posición taxonómica es resuelta con las secuencias de ITS del rDNA 18S-26S, apoyando su cercanía filogenética con las Ericales (Schultheis y Baldwin, 1999).

El estudio de la anatomía de la madera desde un punto de vista sistemático se ha realizado en las 11 especies de la familia Fouquieriaceae (Carlquist, 2001).

Los resultados presentados por Carlquist (2001) sugieren que la madera de *Fouquieria* es de tipo mesomórfico, excepto en *F. columnaris*, *F. purpusii* y *F. fasciculata*, consideradas como suculentas, en estos casos, la madera es xeromórfica y se caracteriza por poseer un tejido de almacenamiento de agua que se origina por la proliferación de parénquima axial y radial. La anatomía de la madera de estas tres especies es similar al de las especies de zonas semiáridas.

El análisis de los caracteres de la madera, tales como la presencia de parénquima axial difuso, traqueidas fibrosas y radios heterogéneos de tipo II apoyan la propuesta de que Fouquieriaceae debe ser incluida dentro del orden Ericales (Carlquist, 2001).

EMBRIOLOGÍA DE LA FAMILIA FOUQUIERIACEAE

Las compilaciones bibliográficas realizadas por Davis (1966), Nagendran y Dinesh (1989) y Johri *et al.* (1992) muestran que la embriología de la familia Fouquieriaceae no ha sido completamente estudiada.

Johansen (1936) presentó uno de los primeros trabajos sobre la embriología del género *Fouquieria*, realizó observaciones en *Fouquieria splendens*, *F. peninsularis* y *F. burragei*. En esta obra, el autor hace una descripción del ovario, óvulo, megagametofito, fecundación, embriogénesis, endospermo y los números cromosómicos.

De acuerdo con Johansen (1936) el ovario tiene tres placentas parietales septiformes, ocasionalmente éstas se unen para formar un ovario trilocular. Cada placenta presenta tres óvulos anátropos. Los óvulos son bitégmicos, el tegumento interno se origina primero que el externo y ambos revisten a la nucela. Los óvulos se caracterizan por presentar un tapete tegumentario y un tipo especial de células alargadas de paredes engrosadas de origen nucelar denominadas epistase. También observó que la célula

arquesporial está rodeada por la epidermis nucelar uniestratificada. La célula arquesporial se divide y da origen a una célula con un núcleo en cada polo, posteriormente una segunda división origina una célula con cuatro núcleos y ocurre una tercera división.

Johansen (1936) afirma que el desarrollo del saco embrionario es tetraspórico de tipo *Adoxa* y en la madurez forma un brazo haustorial. En *F. splendens* el saco embrionario maduro es octanucleado, mientras que en *F. peninsularis* y *F. burragei* es pentanucleado o hexanucleado. La fecundación es porógama y el endospermo es de tipo celular.

Mauritzon (1936) describió las características embriológicas de *F. splendens*. De acuerdo con sus observaciones el óvulo es tenuinucelado y bitégmico. La nucela es evidente en el óvulo joven, después desaparece completamente y el saco embrionario queda en contacto con el tegumento interno. Mencionó que el desarrollo del saco embrionario es monospórico.

De acuerdo con Mauritzon (1936), el desarrollo de endospermo es de tipo celular, la primera división celular forma una pequeña cámara micropilar y una larga cámara en posición calazal desde la cual un haustorio lateral se desarrolla. El propio endospermo se desarrolla a partir de una célula formada en el ápice de la cámara calazal cuyos núcleos después migran hacia el haustorio.

Khan (1943) realizó un análisis cuidadoso de los resultados y conclusiones de Johansen (1936) sobre el desarrollo del óvulo y del saco embrionario en *Fouquieria* y llevó a cabo observaciones en material procesado del saco embrionario de *F. peninsularis*. También encontró que la nucela en *Fouquieria* es reducida con 1-2 capas de células y que la célula madre de la megaspora se localiza por debajo de la epidermis nucelar. Además observó que la nucela desaparece completamente durante el desarrollo del saco embrionario y éste queda en contacto directo con el tegumento interno, el cual

forma el micrópilo y está bien desarrollado presentando varios estratos. Kahn (1943) señaló que las células alargadas de paredes engrosadas que constituyen la epistase son parte del tegumento interno. De igual forma observó que el desarrollo del saco embrionario es monospórico y el óvulo tiene un suplemento vascular en la rafe.

Davis (1966), Nagendran y Dinesh (1989) y Jhori *et al.* (1992) describen las siguientes características para la familia Fouquieriaceae de acuerdo con los datos embriológicos señalados por Johansen (1936), Mauritzon (1936), Khan (1943), Henrickson (1967) y Govil (1970). La antera es tetrasporangiada con dehiscencia longitudinal. El tapete es secretor. Los granos de polen son tricolporados, elípticos y se dispersan en etapa unicelular. El óvulo es anátropo, bitégmico y tenuinucelado. El tegumento interno forma el micrópilo. La célula arquesporial funciona directamente como la célula madre de las megasporas en la cual la citocinesis acompaña a la meiosis. La megaspora calazal de una tétrada lineal o triada se desarrolla en el saco embrionario monospórico de tipo *Polygonum*. Las sinérgidas son piriformes, los núcleos polares se fusionan antes de la fecundación, mientras que las tres antípodas degeneran antes de la fecundación. Un endotelio encierra al saco embrionario. Por último, describen que el desarrollo del endospermo es de tipo celular. En *Fouquieria splendens* la primera división del núcleo primario del endospermo forma una cámara pequeña en el extremo micropilar y una cámara larga en la zona calazal de la cual se origina un haustorio lateral.

Henrickson (1967) estudió las características palinológicas de *Fouquieria splendens*, *F. campanulata*, *F. burragei*, *F. diguetii*, *F. macdougalii*, *F. purpusii*, *F. formosa*, *F. fasciculata*, *F. leonilae*, *F. ochoterena*, *F. shrevei* y *F. columnaris*, con el fin de analizar la variación interespecífica. Observó que los granos de polen de Fouquieriaceae son tricolporados, euretículados subtectados. La exina consiste de sexina y una capa basal de nexina. La sexina está conformada por báculas columnares (la

endosexina) y un tectum (la ectosexina). La intina muestra dos zonas, una externa menos electro-densa y una zona interna más electro-densa la cual contiene celulosa.

De acuerdo con Henrickson (1967), los granos de polen están asociados a aceites amarillentos y se caracterizan por tener: a) grandes engrosamientos de nexina hacia los polos, b) una disminución de la reticulación en los polos y a lo largo de los márgenes del colpo y c) la ausencia de engrosamientos de nexina alrededor de las aperturas.

De igual manera, Henrickson (1967) realizó una comparación del polen de Fouquieriaceae con el de algunos órdenes posiblemente relacionados, como Tamaricales, Ebenales y Polemoniales. El resultado de la comparación sugiere una relación más estrecha de Fouquieriaceae con el Orden Polemoniales, aunque el autor reconoce que no es una conclusión definitiva.

Henrickson (1969a) describió las características de la morfología floral de *F. fasciculata* y *F. purpusii* del subgénero *Bronnia* endémicas de la zona centro-sur de México y consideradas como suculentas dentro de la familia Fouquieriaceae. El ovario es tricarpelar, tiene tres septos unidos en la base y en el ápice del ovario y separados en la porción media. La placentación es parietal. Se presenta una transición de una placentación parietal en los estadios florales a una axial en los estadios de frutos. Las áreas estigmáticas se encuentran en las tres ramificaciones de la punta del estilo. Los frutos son cápsulas dehiscentes, las semillas son aladas de 6-8 mm de largo y 3 mm de ancho.

Henrickson (1972) describió las siguientes características embriológicas para la familia Fouquieriaceae. Las anteras son tetrasporangiadas con dehiscencia introrsa. El desarrollo de la pared de la antera es de tipo dicotiledóneo. La antera consiste de una epidermis persistente, un endotecio de células alargadas con engrosamientos fibrosos, una capa media efímera con 2 ó 3 estratos y un tapete glandular. La célula madre de las microsporas llevan a cabo citocinesis simultánea y produce una tétrada tetraédrica. Los

granos de polen son liberados como mónadas unicelulares. Son tricolporados, euretículados subtectados y están asociados con aceites amarillos. La porción basal del ovario es nectarífera y consiste de células con citoplasma denso, el néctar es secretado por estomas localizados alrededor de la base del ovario. El ovario es unilocular, presenta tres placentas septiformes parietales que se extienden hacia el centro del ovario, dividiendo al lóculo en tres secciones. En los cuartos superiores del ovario, los márgenes internos septales se encuentran adyacentes, pero no unidos y la placentación es parietal. En la porción más basal del ovario, los márgenes internos septales están unidos en una placenta axial central. Los óvulos surgen de los márgenes internos septales. Los óvulos son anátropos y tenuinucelados. El tegumento interno rodea al tejido nucelar y forma el micrópilo. Las características distintivas del óvulo incluyen a la epístase nucelar y haustorio lateral en el megagametófito maduro. El estilo está usualmente triramificado hacia la mitad. El estilo presenta un canal estilar central abierto. El tejido estigmático consiste de células con núcleos alargados. El área estigmática está restringida a la porción terminal y adaxial de la rama del estilo y presenta papilas. El paso del canal estilar abierto está bloqueado en la región del estigma por la proliferación de células estigmáticas vacuoladas alargadas.

DESCRIPCIÓN DE *FOUQUIERIA FASCICULATA*

En una breve nota botánica Matuda (1963) revisó la historia de la clasificación de *Fouquieria fasciculata*. En ésta menciona que esta planta fue colectada por primera vez hacia 1803 en el estado de Hidalgo por Humboldt y Bonpland, pero fue descrita hasta 1819 por Roemer y Schultes como *Cantua fasciculata* con base en ejemplares con frutos, carentes de flores. En 1820, Humboldt, Bonpland y Kunth publicaron una descripción de la misma planta con el nombre de *Fouquieria spinosa*, sin embargo hacia 1823 los mismos autores la renombraron como *Bronnia spinosa*.

En una revisión del género *Fouquieria*, Nash (1903) propuso el nombre de *F. fasciculata*, en donde el epíteto específico hace referencia al arreglo en fascículos de las hojas localizados en las axilas de las espinas.

Matuda (1963) consideró que *Fouquieria fasciculata* tiene características suficientes para separar y establecer un nuevo género dentro de la familia Fouquieriaceae. El autor mencionó que *F. fasciculata* es endémica del estado de Hidalgo.

De acuerdo con Zamudio (1995) *F. fasciculata* es endémica de los cañones del río Moctezuma y sus tributarios, al oeste de la Sierra Madre Oriental (Querétaro e Hidalgo); crece en matorral submontano, es una planta rara y escasa, por lo que debe ser considerada como vulnerable a la extinción. En la Norma Oficial Mexicana (NOM-ECOL, 2001) se encuentra en la categoría de amenazada.

Fouquieria fasciculata es conocida con el nombre común de árbol de barril (Matuda, 1963) o palo boludo haciendo referencia a su característico tallo engrosado en la base (Fig.1).

De acuerdo con Miranda (1950), Henrickson (1969a, 1972) y Zamudio (1995) señalan que *Fouquieria fasciculata* es Un arbusto o árbol que mide de 2 a 5 m de altura, con 1 a 3 troncos engrosados en la base, de 25 a 60 cm de diámetro, de color verde lustroso, con epidermis lisa persistente, la corteza externa es dura, gris y exfoliante (Fig.

1). Los tallos están adelgazados hacia la punta y poco ramificados, en la base poseen grandes cantidades de parénquima de almacenamiento de agua. Las espinas miden de (10) 15 a 25 (30) mm de longitud, delgadas, ascendentes. Las hojas de los brotes cortos arreglados en fascículos con 2 a 7 hojas ampliamente espatuladas a oblanceoladas, de 16 a 40 (65) mm de largo, por 8 a 15 (23) mm de ancho, agudas, redondeadas a ligeramente emarginadas en el ápice (Fig. 2). La inflorescencia es una panícula de tipo corimbiforme densa, de 4 a 9 cm de longitud, de 4 a 12 cm de ancho son terminales o subterminales. Todas las ramas son determinadas con raquis, de 2.5 a 3 mm de grosor cerca de la base con pedicelos de 2 a 10 mm de largo, 0.6 mm de diámetro, los pedúnculos son de hasta 25 mm de largo, por 1.2 mm de diámetro. Las brácteas florales son extremadamente subuladas de 1.5 a 2 mm de largo (con apariencia de hoja). Los sépalos son blanco-amarillentos y verdes en la base miden de 3.5 a 4 mm de longitud y 2.3 a 5 mm de ancho. Los dos sépalos externos son pequeños elípticos-ovados, los tres internos son ampliamente ovados a orbiculares con márgenes rugosos, obtusos a redondeados y apiculados en el ápice redondeados a ligeramente cordados en la base, los márgenes son escariosos. La corola es tubular de color blanco marfil, de 10.2 a 11 mm de largo, el tubo mide de 7 a 8 mm de largo, está ligeramente ensanchado en la media, estrechándose hasta 2.7 mm en la garganta, es glabro por dentro con lóbulos erectos ampliamente ovados a orbiculares miden de 3 a 3.5 mm de largo, son obtusos a acuminados en el ápice, cordados en la base y los márgenes son desiguales (Fig. 3). Los estambres son 10 y están insertados en la base del ovario, alternando 5 más alargados que los 5 opuestos, filamentos miden de 7 a 11 mm de largo blancos engrosados hasta 6 mm en la base, presentan tricomas uniseriados cortos de .7 mm de longitud. Las anteras son de color amarillo pálido de 4 mm de longitud y 1 mm de ancho estrechamente lanceoladas con el ápice caudado y la base es cordada. El ovario verde es súpero, tricarpelar con placentación parietal mide 4 mm de alto, presenta de 11 a 13 óvulos. Los

estilos son huecos de 9.5 a 10.5 mm de largo de color blanco y triramificado de 1.5 a 2 mm desde la punta. Los frutos son cápsulas de color café lanceolados en la línea externa de 9 a 12 mm de largo por 3.5 a 4 mm de ancho, cada fruto presenta de 3 a 6 semillas blancas que miden de 7 a 9 mm de largo por 3 a 4 mm de ancho, con alas membranáceas de hasta 2 y 1.5 mm de ancho. Los tricomas de las semillas miden de 50 a 150 micras. El embrión mide de 4.5 de largo; los cotiledones son elípticos miden 3.5 de longitud y 1 mm de ancho. Las flores presentan nectarios en la base del ovario.



Fig. 1. *Fouquieria fasciculata* mostrando los tallos engrosados en la base.



Fig. 2. *Fouquieria fasciculata*. Se muestran las hojas arregladas en fascículos sobre ramas cortas en las axilas de las espigas.



Fig. 3. *Fouquieria fasciculata* Se muestra un acercamiento a la inflorescencia de tipo corimbiforme. Las flores son hermafroditas con pétalos blancos fusionados formando un tubo.

OBJETIVOS

Objetivo General:

- Describir la embriología de *Fouquieria fasciculata* (Roem. et Schult) Nash desde botones florales hasta la flor en antesis.

Objetivos Particulares:

Androceo

- Estudiar el desarrollo de la pared de la antera
- Estudiar la microsporogénesis y la microgametogénesis
- Describir la morfología del grano de polen maduro

Gineceo

- Describir el desarrollo del óvulo
- Estudiar la megasporogénesis y la megagametogénesis

MATERIALES Y MÉTODOS

TRABAJO DE CAMPO

La población muestreada de *Fouquieria fasciculata* se localiza a orillas del río Estórax, en las cercanías del poblado de El Plátano (21° 01' 22" N, 99° 30' 60" W), a 910 msnm; aproximadamente a 30 km al norte del pueblo de San Joaquín (20° 55' 40" N, 99° 34' 35" W), por la brecha que lleva al poblado de Apartadero (20° 58' 34" N, 99° 29' 11" W) y El Plátano en el estado de Querétaro (Fig. 4). Esta planta crece sobre riscos o laderas rocosas con suelos calcáreos. La vegetación de este sitio corresponde a un matorral submontano con elementos de bosque tropical caducifolio dominado por *Echinocereus*, *Ferocactus*, *Bursera*, *Prosopis*, *Celtis* y *Agave* (Zamudio, 1995).

Se realizó una salida al campo (28 al 30 de octubre del 2002) en la etapa de floración de *F. fasciculata*. Se colectaron botones florales en diferentes etapas del desarrollo, flores en preantesis y antesis.

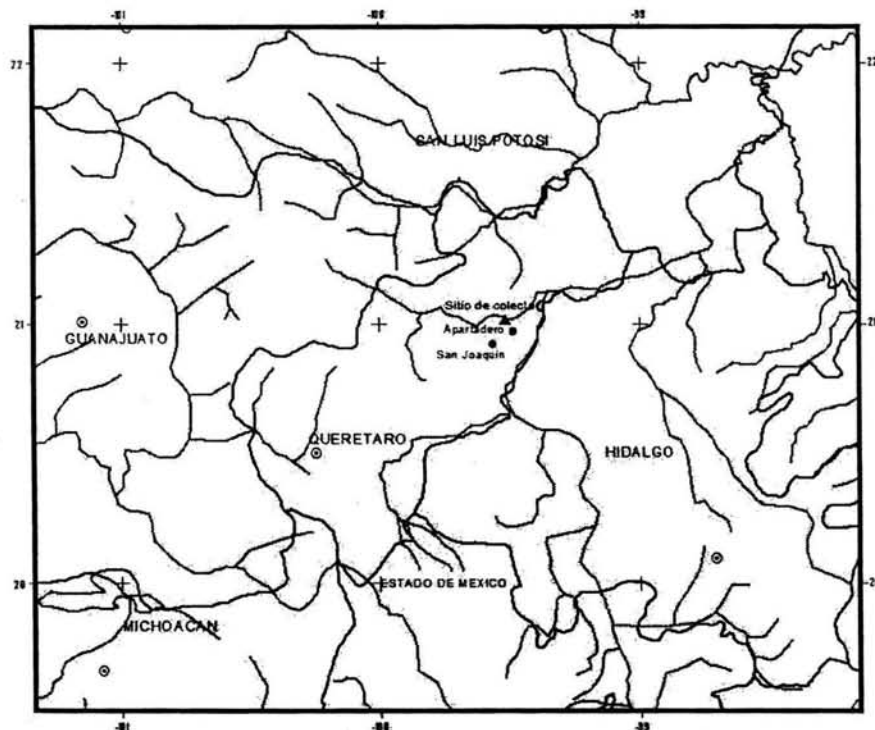


Figura. 4. Ubicación del sitio de colecta de *Fouquieria fasciculata*.

Parte de las muestras colectadas de botones florales en diferentes etapas del desarrollo, flores en preantesis y flores en antesis se fijaron *in situ* en FAA (10% de formaldehído: 5% de ácido acético: 50% de alcohol etílico al 96%: 35% de agua) (López *et al.*, 1998). La otra parte del material fue transportado vivo al laboratorio.

TRABAJO DE LABORATORIO

Una vez en el laboratorio, se tomaron fotografías del tallo, las inflorescencias, los botones florales y las flores del material vivo.

Para evitar que el fijador usado (FAA) afectará el contenido celular y endurecieran los tejidos, se procedió a lavar el material con agua corriente durante algunos minutos para eliminar el exceso de éste. Posteriormente, las muestras se deshidrataron en una serie gradual de etanol al 30%, 50% y dos cambios al 70% por una hora en cada concentración. El material se almacenó en etanol al 70% hasta su posterior procesamiento (López *et al.*, 1998).

Para establecer las diferentes etapas del desarrollo, se midieron con un vernier digital botones de diferentes longitudes, flores en preantesis y flores en antesis. De esta forma se determinaron siete etapas diferentes de desarrollo que corresponden a los siguientes intervalos (Tabla 1).

ETAPA	LONGITUD (mm)
1	1-2.9
2	3-4.9
3	5-6.9
4	7-8.9
5	9-10.9
6	11-11.9 (Flor en preantesis)
7	12-12.9 (Flor en antesis)

Tabla 1. Etapas determinadas para el estudio embriológico.

Una vez establecido lo anterior se seleccionaron muestras de cada etapa. De éstas se tomaron algunas para ser procesadas para su inclusión en la resina LR-White y en Paraplast, y otras muestras se procesaron para microscopía electrónica de barrido.

Técnica de LR-White (Ruzin, 1999)

a) Deshidratación. Se disectaron las muestras de cada una de las etapas de desarrollo. Este material se deshidrató en una serie gradual de etanol es al 70%, 85%, 96% y dos cambios al 100%, por una hora en cada uno. *b) Infiltración.* Para la infiltración, se colocó el material deshidratado durante dos horas en mezclas de LR-White-etanol 100% en proporción 1:1, 2:1 y dos cambios en LR-White puro. *c) Inclusión.* La inclusión con LR-White puro se realizó en cápsulas de plástico. En donde las muestras se orientaron para realizar cortes longitudinales y transversales. Las cápsulas con el material se colocaron en una estufa a 56°C en ausencia de oxígeno por 12 horas para la polimerización de la resina. Los bloques fueron seccionados con cuchillas de vidrio a 2 µm de grosor en un ultramicrotomo RMC-MT990. Las laminillas seleccionadas se tiñeron con azul de toluidina acuosa al 5% y se montaron en resina sintética. Se observaron y fotografiaron en un fotomicroscopio Olympus Provis AX70.

Técnica de inclusión en Paraplast (Johansen, 1940; López *et al.*, 1998)

a) Deshidratación. Al igual que en la técnica anterior, las muestras fueron deshidratadas en una serie gradual de etanoles al 70%, 85%, 96% y dos cambios al 100% por una hora en cada una de estas concentraciones, después se colocó en una mezcla de xilol-etanol 100% (1:1) durante 30 minutos, seguido de xilol puro durante 10 minutos. *b) Infiltración.* Las muestras se infiltraron en mezclas de paraplast-xilol en proporciones 1:1 y 2:1, ambos por 12 horas a 56°C y Paraplast puro durante 48 horas también a 56°C. *c) Inclusión.* El material se incluyó en moldes de plástico, y se orientó para obtener cortes

transversales y/o longitudinales. Los bloques obtenidos se cortaron a 10 μm de grosor en un microtomo de rotación American Optical. Las laminillas seleccionadas se tiñeron con fucsina ácida-azul de toluidina y se montaron en resina sintética. Se observaron y fotografiaron en un microscopio Olympus Provis AX70.

Técnica de tinción fucsina ácida - azul de toluidina (Curtis, 1986)

Las laminillas seleccionadas se desparafinaron en una estufa a 56°C durante 30 minutos. Para eliminar los restos de Paraplast las laminillas se colocaron en xilol. Se realizaron tres cambios de éste solvente y uno en xilol-etanol 100% (1:1) por tres minutos cada uno. Éste último cambio con el propósito de iniciar la hidratación. Posteriormente, los cortes se hidrataron en una serie etanólica descendente: 100%, 96%, 85%, 70% y 50% por tres minutos cada uno. A continuación, se tiñeron con fucsina ácida acuosa al 1% durante cinco minutos y el exceso de colorante se eliminó con agua, después se colocaron en azul de toluidina acuosa al 1% durante 30 segundos y se enjuagaron con agua acidulada. Las muestras teñidas se deshidrataron en una serie gradual ascendente de etanol 50%, 70%, 85%, 96% y 100% y finalmente se realizó un cambio en xilol-etanol 100% (1:1) y dos cambios en xilol por tres minutos cada uno. Por último, se montaron en resina sintética. Se observaron y se fotografiaron en un microscopio Olympus Provis AX70.

Técnicas histoquímicas (Curtis, 1986López *et al.*, 1998)

Algunas de las laminillas obtenidas en Paraplast fueron utilizadas para realizar las siguientes pruebas histoquímicas:

a) *Tinción doble de ácido peryódico-reactivo de Schiff (APS)-azul negro de naftol.*

Esta prueba histoquímica se emplea para observar polisacáridos insolubles y proteínas respectivamente. Las laminillas se desparafinaron e hidrataron. Se aplicaron unas gotas de ácido peryódico durante 15 minutos y se lavaron con agua. Después, se colocaron unas gotas de reactivo de Schiff durante 15 minutos y se enjuagaron con agua para eliminar el exceso de colorante y con ácido acético al 2% por un minuto para evitar la formación de cristales. Se enjuagaron con agua y se deshidrataron hasta etanol al 50%, después aplicaron unas gotas de azul negro de naftol durante 20 minutos y se enjuagaron con etanol al 100%. Finalmente, se pasaron por xilol durante 3 minutos y se montaron en resina sintética.

b) *Rojo "O" de aceite.* Esta prueba se utiliza para detectar estructuras lípidicas. Las laminillas se desparafinaron e hidrataron hasta etanol al 50%. Posteriormente se aplicaron unas gotas de rojo "O" durante 25 minutos. Posteriormente, se enjuagaron con etanol al 50%, con etanol al 30% y con agua. Finalmente se montaron en jalea glicerizada.

c) *Cloroyoduro de zinc.* Éste reactivo se emplea para detectar celulosas, hemicelulosas, lignina, cutina y suberina. Las laminillas se desparafinaron e hidrataron hasta agua destilada. Después, se aplicaron unas gotas de reactivo de cloroyoduro de zinc durante 20 minutos. Se cubrieron con cubreobjetos, se observó al microscopio y finalmente se fotografiaron.

d) *Reactivo de Lugol.* El lugol se utiliza para observar almidón. Las laminillas se desparafinaron e hidrataron hasta agua destilada. Se aplicaron unas gotas de reactivo de lugol durante 5 minutos. Posteriormente, se enjuagaron en agua, se cubrieron con cubreobjetos. Se observó al microscopio y finalmente se fotografiaron.

Microscopía electrónica de barrido (MEB) (Bozzola y Russell, 1992)

Para la observación de las estructuras florales al microscopio electrónico de barrido, el material se deshidrató en una serie gradual de etanol al 50%, 70%, 85%, 96% y 100% y en concentraciones de etanol-acetona 1:1, 1:2 y acetona pura durante 15 minutos cada uno. Después se llevaron a punto crítico con CO₂ en una desecadora CPD-030 Baltek. El material deshidratado se colocó y orientó sobre cinta conductiva de carbón de doble cara en un portamuestras metálico. Posteriormente, se cubrieron con una fina capa de oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk II. Finalmente, se observaron en el microscopio electrónico de barrido JSM-5310LV y se tomaron las fotomicrografías en placas TMAX-100 de 4X5 pulgadas.

RESULTADOS

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA FLORAL

Androceo

Las flores estudiadas de *Fouquieria fasciculata* son hermafroditas. Desde etapas tempranas en el desarrollo del androceo y hasta la antesis, los estambres muestran diferencias en la longitud del filamento y la forma que adquiere el tejido conectivo en el ápice de la antera.

En botones florales, el androceo de una misma flor consiste de diez primordios de estambres, cinco son de mayor tamaño y cinco son más pequeños (Figs. 5, 6). En etapas anteriores a la preantesis y durante ésta, las diferencias morfológicas de los estambres son aun más evidentes. Se observan estambres con filamentos cortos y anteras con el tejido conectivo que se prolonga en un largo ápice caudado, otros estambres presentan filamentos largos y anteras con el tejido conectivo que se prolonga en un ápice corto oblicuo (Fig. 7, 8).

En la preantesis los filamentos muestran largos tricomas unicelulares no glandulares (Fig. 13); en esta etapa del desarrollo, se encuentran en la base rodeando al ovario (Fig. 21), pero conforme los filamentos crecen y se elongan, los tricomas se desplazan y ya no rodean al ovario.

Posteriormente, en la flor en antesis todas las anteras son lanceoladas de base cordada (Figs. 9, 10) sin embargo siguen manteniendo las diferencias en las formas de los ápices del tejido conectivo: caudados en unas (Fig. 11) y oblicuos en otras (Fig. 12). Los filamentos cortos (de 6 a 8 mm) y los largos (de 9 a 12 mm) se encuentran alternados dando la apariencia de dos series.

En ambos tipos de estambres, el tipo de desarrollo de la pared y los procesos de la microsporogénesis y la microgametogénesis son similares y ocurren al mismo tiempo.

Gineceo

El ovario es esférico, súpero y tricarpelar (Fig. 8). El estilo termina en tres lóbulos estigmáticos con papilas esféricas que corresponden a la zona receptiva del estigma (Fig.14). En la antesis, los lóbulos estigmáticos se enrollan en forma espiralada (Fig.15). El estilo es hueco, las células secretoras del canal estilar son pequeñas e isodiamétricas con citoplasma denso y núcleos evidentes (Fig.16).

Siguiendo la descripción de Henrickson (1972) quien dividió al ovario en 5 partes, los cortes histológicos seriados del ovario mostraron que en la base (que corresponde a 1/5 parte) la placentación es de tipo axial, siendo el ovario en esta zona trilocular y tricarpelar (Figs. 17,18). En el resto del ovario (los 4/5 partes superiores y hasta la zona en donde se diferencia el estilo) la placentación es de tipo parietal con tres placentas septiformes que se proyectan hacia el centro del ovario, dando lugar a un ovario unilocular y tricarpelar. Los óvulos surgen de los márgenes internos de las placentas septiformes (Figs. 19 ,20).

Fouquieria fasciculata presenta nectarios florales dispuestos en un anillo localizado en la base del ovario (Fig. 21), el néctar es liberado hacia la base del ovario a través de los estomas (Fig. 22). El nectario consiste de una epidermis uniestratificada con estomas (Fig. 23); un parénquima multiestratificado especializado en la producción del néctar, cuyas células secretoras tienen citoplasma denso con polisacáridos insolubles; estas células están directamente asociados a los haces vasculares, los cuales transportan agua y nutrimentos al parénquima (Fig. 24).



Fig. 5. Botón floral. Se observan los primordios de antera (A), cinco más grandes y cinco más pequeños. Se muestran también los tres primordios de carpelo (C). Sépalos y pétalos fueron removidos. MEB.

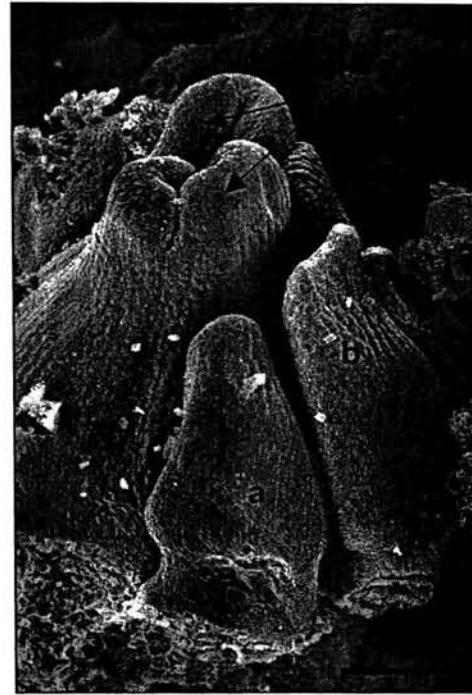


Fig. 6. Botón floral. Se muestran los primordios de antera pequeñas (a) y las grandes (b). Se observan los primordios de carpelo (C). Sépalos y pétalos fueron removidos. MEB.

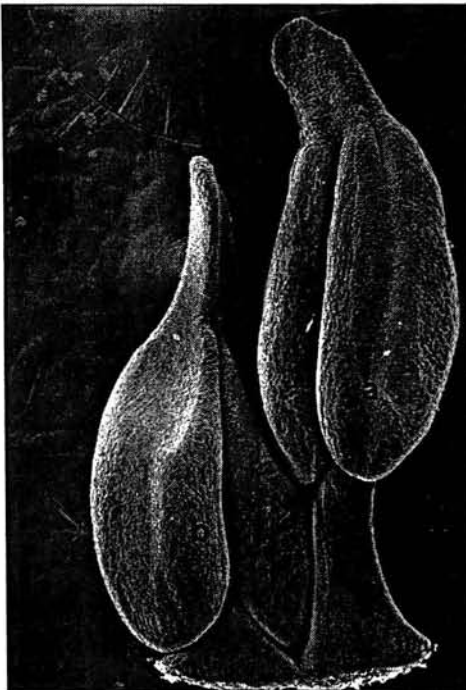


Fig. 7. Se muestran los dos tipos de estambres: anteras con filamento largo (a) y la antera con filamento corto (b). MEB.



Fig. 8. En esta etapa se observan las diferencias morfológicas entre los dos tipos de estambres (a y b). Se muestra también el ovario (O), estilo (ES). MEB.

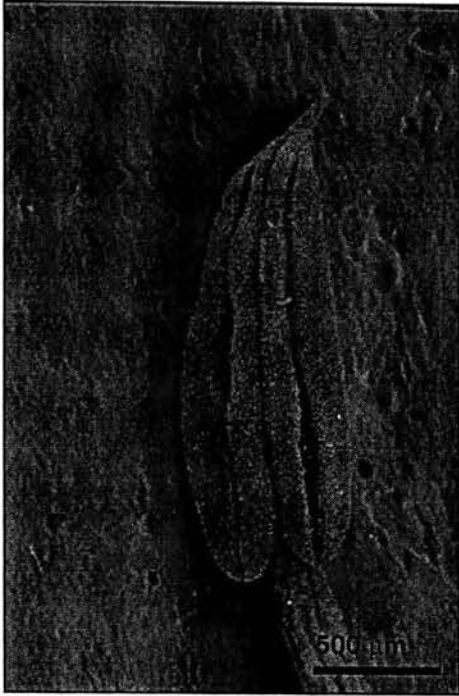


Fig. 9. Antera lanceolada de base cordada y ápice caudado. MEB



Fig.10. Antera lanceolada de base cordada con ápice oblicuo. MEB

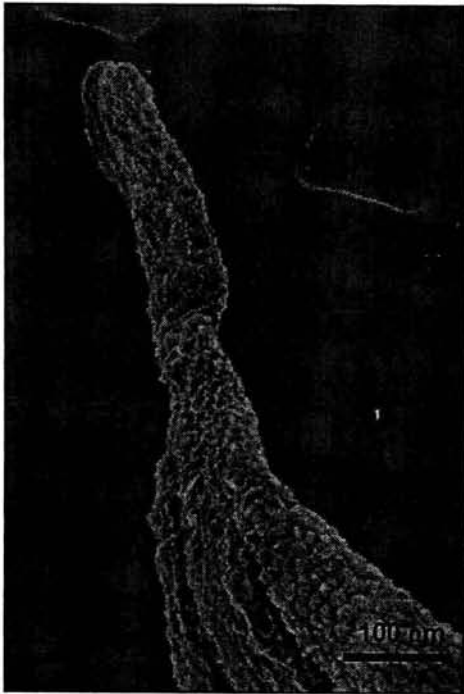


Fig.11. Ápice caudado de las anteras con filamento corto. MEB.

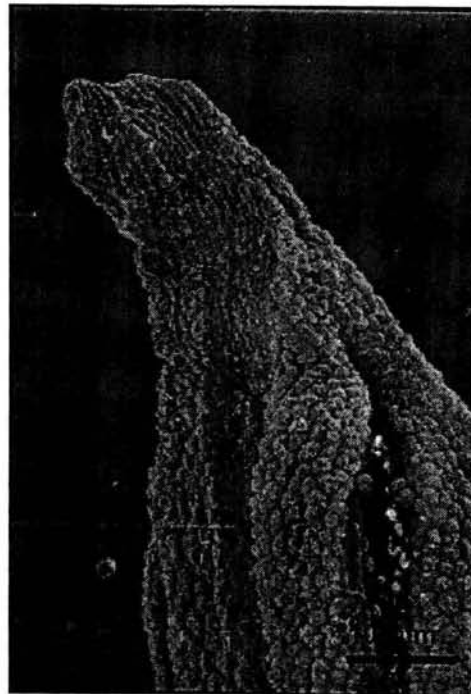


Fig.12. Ápice oblicuo de las anteras con filamento largo. MEB

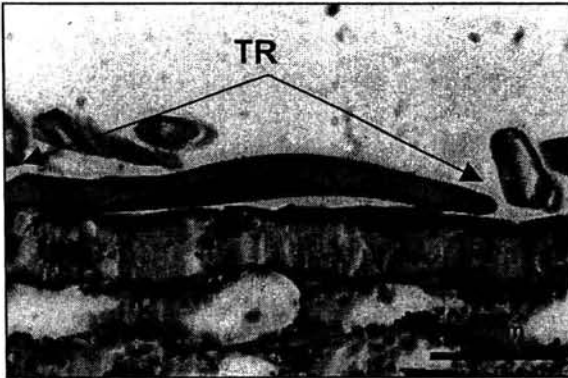


Fig. 13. Corte longitudinal de filamento de antera. Se observa un tricoma unicelular no glandular (TR). Campo claro.

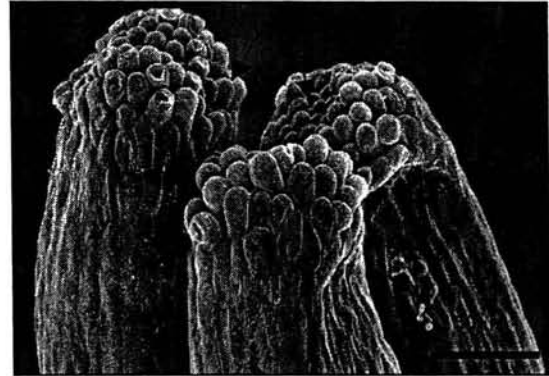


Fig. 14. Lóbulos estigmáticos con papilas esféricas (flechas). MEB.



Fig. 15. Ovario en la antesis mostrando los lóbulos estigmáticos enrollados en forma espiralada. MEB.

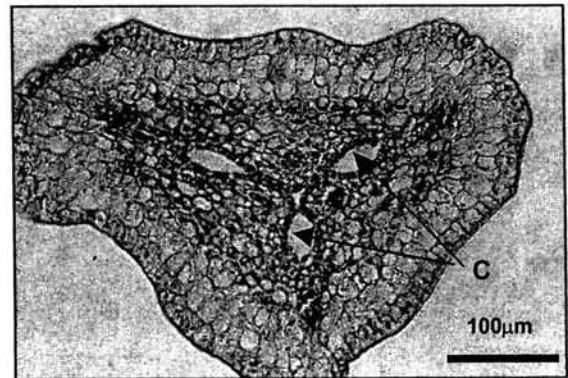


Fig. 16. Corte transversal de estilo. Se muestra el canal estilar (C). Campo claro.

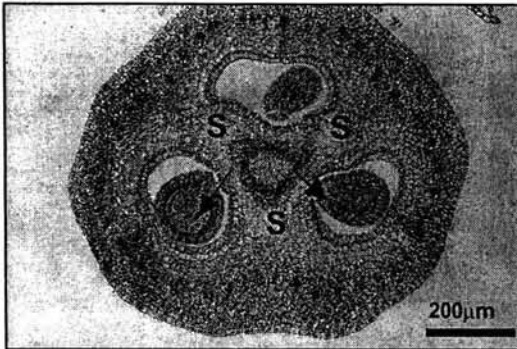


Fig. 17. Corte transversal de la porción basal del ovario. Se muestran la placentación axial, los septos (S) unidos. Las flechas señalan los óvulos. Campo claro.

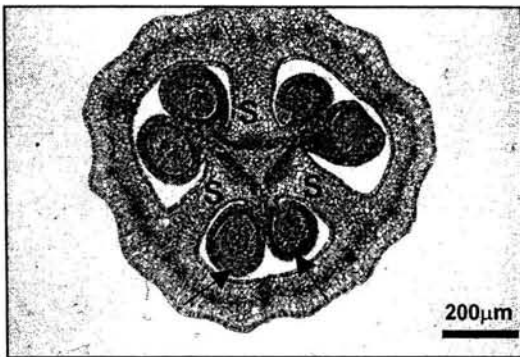


Fig. 18. Corte transversal de la zona de transición entre la placentación axial y parietal del ovario. Los septos (S) están aún unidos. Se muestran los óvulos (flechas). Campo claro.

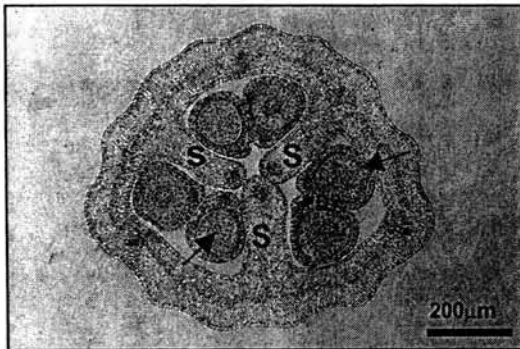


Fig. 19. Corte transversal de la porción media del ovario. Se muestran la placentación parietal, los septos (S) se observan separados. Las flechas indican los óvulos. Campo claro.

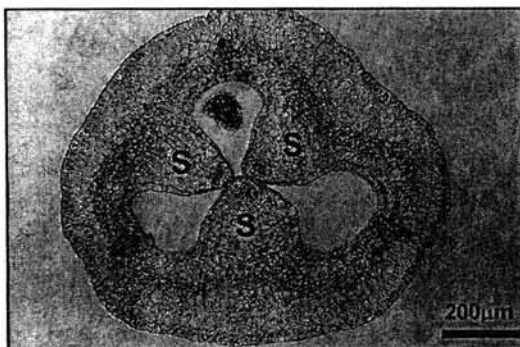


Fig. 20. Corte transversal de la porción apical del ovario. Los septos (S) están separados. Campo claro.



Fig. 21. Se observa el ovario esférico y el filamento de una antera con tricomas en la base (TR). Las flechas señalan la zona donde se localizan los estomas. MEB.

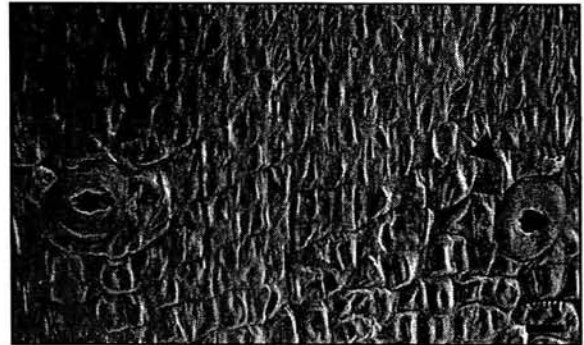


Fig. 22. Se observa un acercamiento a la base del ovario, se muestran los estomas (flechas) por donde se libera el néctar. MEB.



Fig. 23. Corte transversal de la base del ovario. Se muestra la epidermis uniestratificada (E) con estomas (flechas) y el parénquima secretor multiestratificado (PS). Campo Claro.

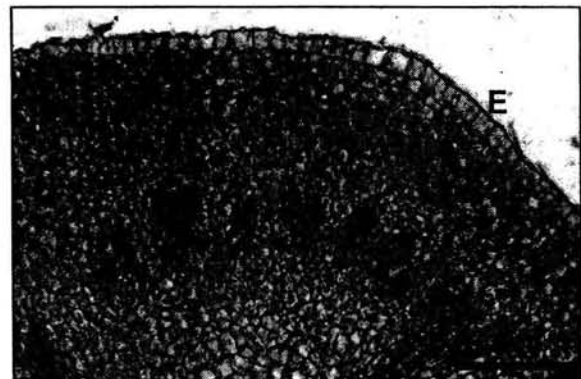


Fig. 24. Corte transversal de la base del ovario. Se observa la epidermis uniestratificada (E), el parénquima secretor multiestratificado (PS) y los haces vasculares (flechas). Campo Claro.

DESARROLLO DE LA PARED DE LA ANTERA

El primordio de la antera consiste de la epidermis uniestratificada con núcleos evidentes que rodea al tejido arquesporial homogéneo uniestratificado (Fig. 25). Cuando se inicia la diferenciación de los lóbulos de la antera, las células del tejido arquesporial presentan divisiones periclinales que originan la capa parietal primaria y el tejido esporógeno. Este último se diferenciará en los granos de polen (Fig. 26).

Posteriormente, la capa parietal primaria se divide periclinamente para formar la capa parietal secundaria externa y la capa parietal secundaria interna (Fig. 27). La primera se divide nuevamente en plano periclinal para dar origen a dos capas, la más externa formará al endotecio y la interna a la capa media. Mientras que la capa parietal secundaria interna se diferenciará en las células del tapete (Fig. 28).

La pared de la antera joven consiste de cuatro capas uniestratificadas: la epidermis, el endotecio, la capa media y el tapete de tipo secretor. De acuerdo con Davis (1966) el desarrollo de la pared de la antera corresponde al tipo dicotiledóneo (Fig. 29). La antera es bilobulada y tetrasporangiada (Fig. 30).

En el estadio de célula madre de las microsporas, las células del tapete se observan cúbicas con las paredes periclinales internas lisas, presentan uno ó dos núcleos conspicuos y durante la meiosis presentan gran actividad celular con citoplasma denso (Fig. 31) y posteriormente las paredes periclinales internas y anticlinales se observan rugosas (Fig. 32).

Cuando la pared de calosa que rodea a las microsporas degenera y las microsporas quedan libres, las células del tapete han aumentado su tamaño notablemente e incrementado su actividad secretora, presentan de uno a dos núcleos conspicuos y citoplasma denso rico en proteínas. Se observan pequeñas estructuras que rodean solo a las paredes periclinales internas del tapete y que le confieren la apariencia granulosa a las células.

Estas estructuras corresponden a los cuerpos de Ubisch, los cuales se unen y forman agregaciones o complejos en forma de racimos alargados de diferentes tamaños (Fig. 33) y están en contacto directo con los granos de polen jóvenes y participan en la síntesis de la pared de éste (Fig. 34, 35). La ornamentación granulosa de la superficie de los cuerpos de Ubisch es similar a la ornamentación de la pared de los granos de polen (Fig. 36).

En el estadio de grano de polen bicelular, las paredes celulares del tapete han degenerado, los restos citoplásmicos invaden los lóculos de los esporangios. Las células de la capa media empiezan a colapsarse y se observan adosadas al endotecio junto con los restos de las paredes del tapete. Mientras que las células del endotecio se alargan e inicia el engrosamiento en forma de barra de sus paredes celulares (Fig. 37).

En la flor en anthesis, la línea de dehiscencia de la antera es longitudinal introrsa y el estomio abre liberando a los granos de polen (Fig. 38). La pared de la antera en esta etapa consiste solo de la epidermis que presenta una cutícula gruesa y el endotecio con engrosamientos en forma de barra (Fig. 39).

MICROSPOROGÉNESIS Y MICROGAMETOGÉNESIS

Simultáneamente con el desarrollo de la pared de la antera, el tejido esporógeno prolifera por divisiones mitóticas y se diferencia en las células madres de las microsporas las cuales incrementan su tamaño y sus núcleos se hacen evidentes (Fig. 40).

Las células madres de las microsporas se rodean de una gruesa pared de calosa (Fig. 41) y se dividen meióticamente para dar origen a una tétrada de microsporas de tipo tetraédrica rodeada aún por la pared de calosa (Fig. 42). Después, la pared de calosa se degrada y las microsporas uninucleadas o granos de polen jóvenes son liberados y continúan con la síntesis de la pared de exina (Fig. 43).

El grano de polen joven uninucleado experimenta una división mitótica para dar lugar a la célula vegetativa y la célula generatriz. Los granos de polen maduros se dispersan como mónadas en etapa bicelular (Fig. 44).

MORFOLOGÍA DEL GRANO DE POLEN MADURO

Los granos de polen maduros son prolados (Fig. 45), tricolporados (Fig. 46), con exina tectada reticulada (Fig. 47).

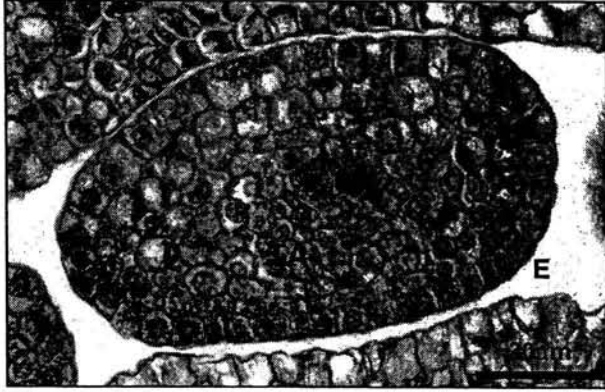


Fig. 25. Corte transversal de primordio de antera. Se muestra el tejido arquesporrial (TA) rodeado por la epidermis (E). Campo claro.

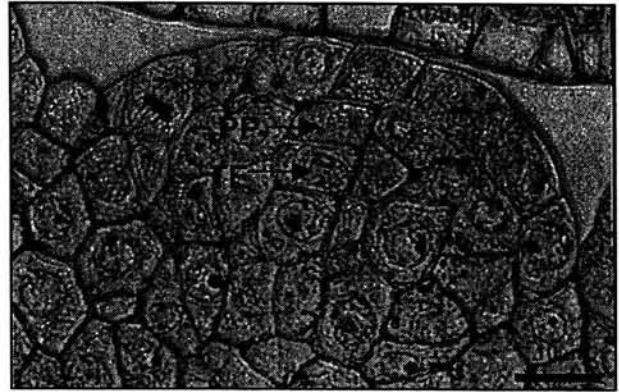


Fig. 26. Corte transversal de primordio de antera. Se observa la capa parietal primaria (PP) y al tejido esporógeno (TE). Campo claro.

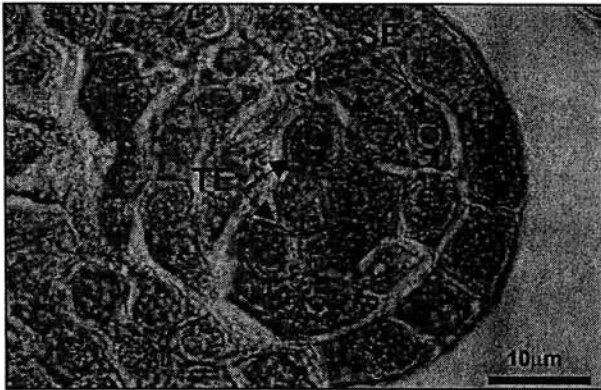


Fig. 27. Corte transversal de antera. La capa parietal primaria se divide periclinamente para formar la capa parietal secundaria externa (SE) y la interna (SI). Se observa tejido esporógeno (TE) y la epidermis (E). Campo Claro.

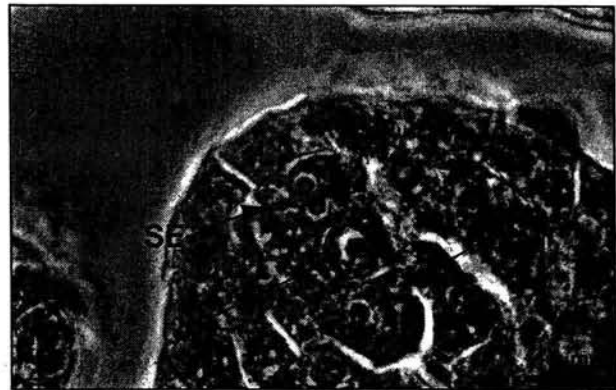


Fig. 28. Corte transversal de antera. Se observa la división periclinal de la capa parietal secundaria externa (SE). Se observa la capa parietal secundaria interna (SI) y el tejido esporógeno (TE). Campo claro.

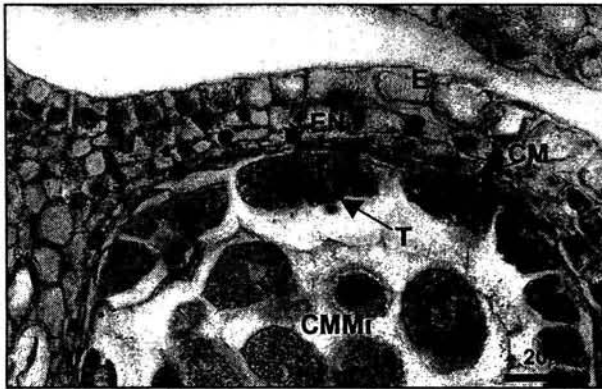


Fig. 29. Corte transversal de antera. Se muestran las capas de la pared de la antera: epidermis (E), endotecio (EN), capa media (CM) y tapete (T), al centro se observan las células madres de las microsporas (CMMi). Campo claro.



Fig. 30. Corte transversal de antera. La antera joven es bilobulada y tetrasporangiada. Se observa el tejido conectivo (TC). Campo claro.

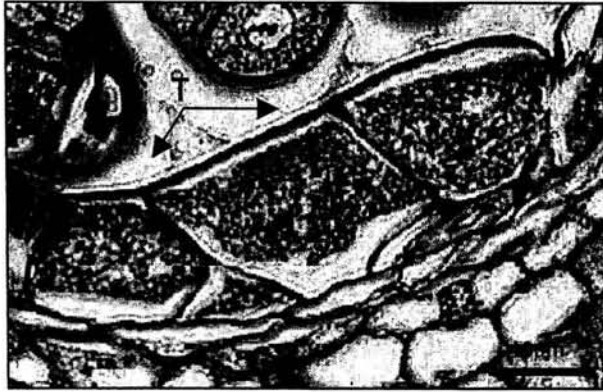


Fig. 31. Corte transversal de antera. Se observan las células del tapete (T) que presentan gran actividad celular durante y después la meiosis de las células madres de las microsporas. Campo claro.

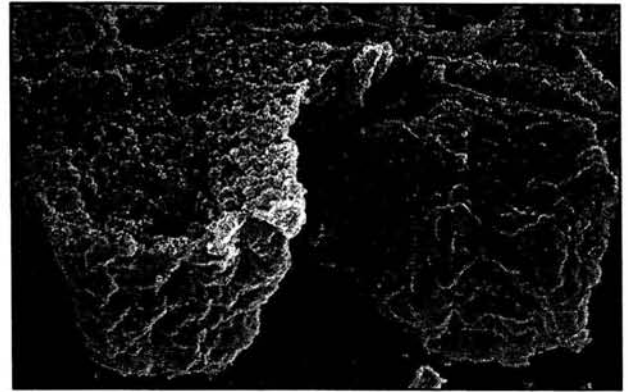


Fig. 32. Se observan las células cúbicas del tapete con las paredes periclinales internas rugosas MEB.

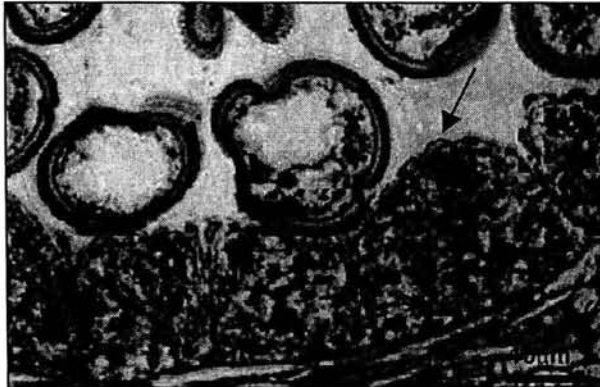


Fig. 33. Células del tapete. Al término de la meiosis las paredes periclinales internas de las células del tapete se observan granulosas (flecha). Se observan microsporas libres uninucleadas. Campo claro.

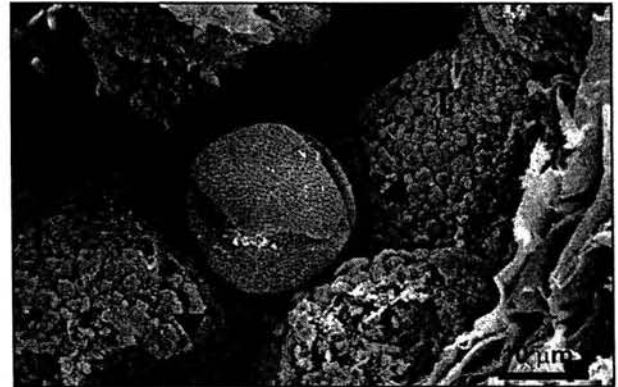


Fig. 34. Las flechas señalan los cuerpos de Ubisch situados en las paredes periclinales internas de las células tapetales (T). Se observa un grano de polen joven. MEB.

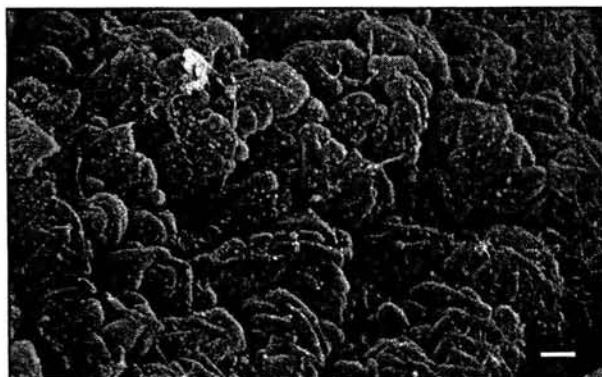


Fig. 35. Acercamiento a los cuerpos de Ubisch (flechas) arreglados en racimos de diferentes tamaños. MEB.

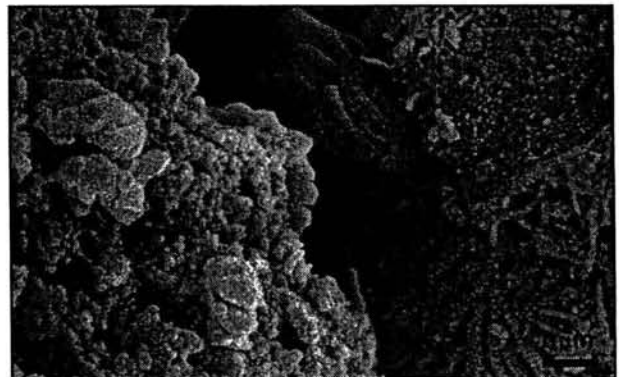


Fig. 36. Este acercamiento muestra que la superficie granular de los cuerpos de Ubisch (flechas) es similar a la de los granos de polen (GP). MEB.

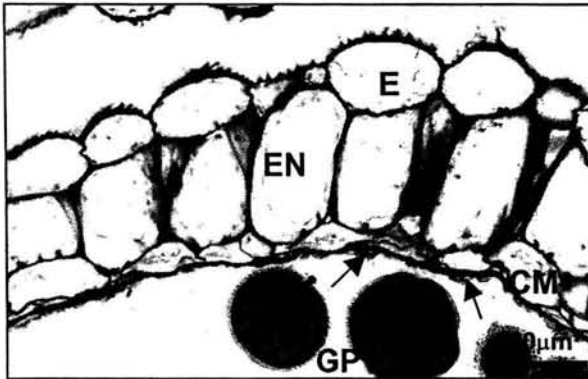


Fig. 37. Corte transversal de antera madura. Se observan restos del tapete (flechas), aún esta presente la capa media (CM). Se muestra la epidemis (E), el endotecio (EN) con engrosamientos y los granos de polen (GP). Campo Claro.

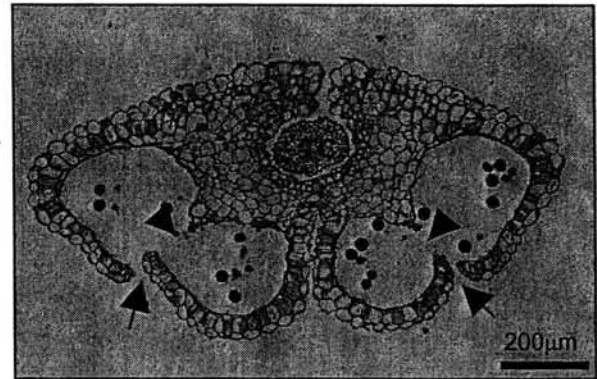


Fig. 38. Corte transversal de la antera madura. Se observa la zona del estomio (flechas), el septo que separa a los esporangios ha degenerado (cabeza de flecha). Tejido conectivo (TC). Campo claro.

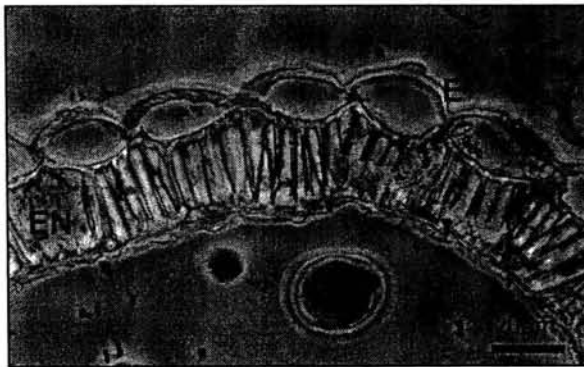


Fig. 39. Se muestra observa la pared de la antera madura conformada de la epidermis (E) y el endotecio (EN) con engrosamiento en forma de barra. Contraste de fases.

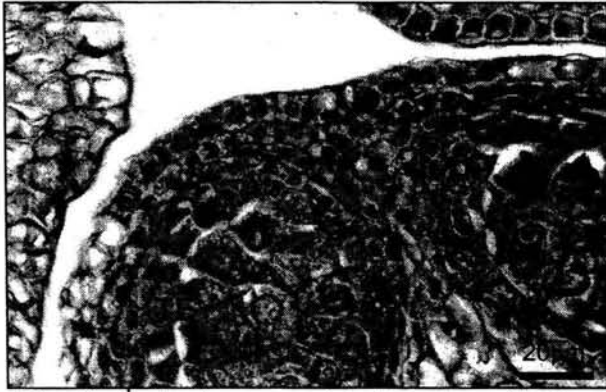


Fig. 40. Corte transversal de la antera. Hacia el centro del microsporangio se observan las células del tejido esporógeno (TE). Campo claro.

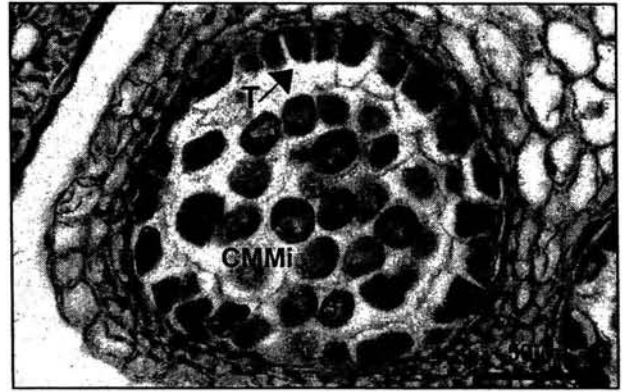


Fig. 41. Corte transversal de microsporangio. Se observan las células madres de las microsporas (CMMi) rodeadas por una gruesa pared de calosa. Se observan las células cúbicas del tapete (T). Campo claro.

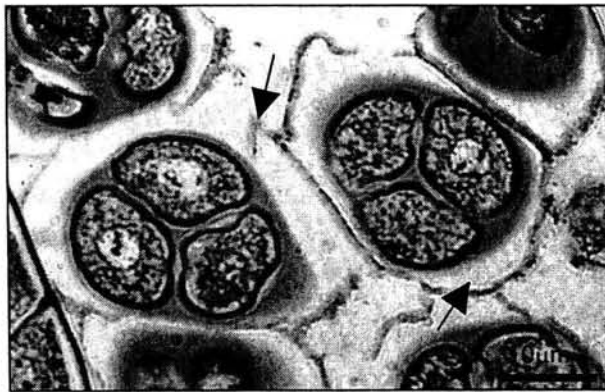


Fig. 42. Tétradas tetraédricas de microsporas. Las flechas señalan la pared de calosa que las rodea. Campo claro.

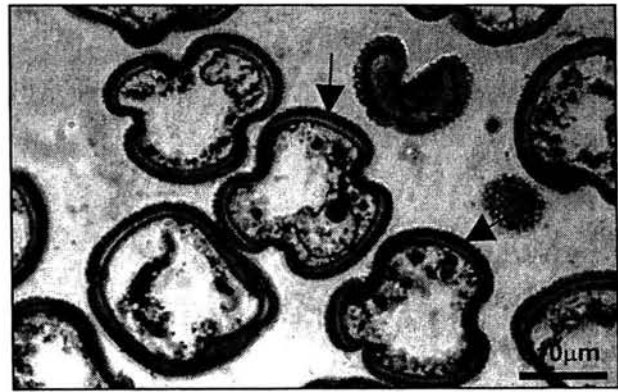


Fig. 43. Se observan las microsporas uninucleadas o granos de polen jóvenes. Las flechas señalan la pared de exina. Campo claro.

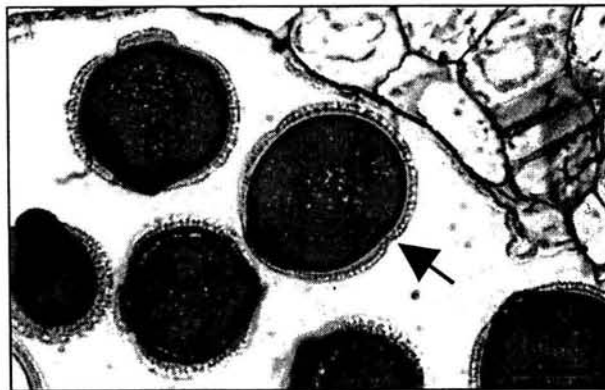


Fig. 44. La flecha señala un grano de polen en etapa bicelular con la célula vegetativa y célula generatriz. Campo claro.

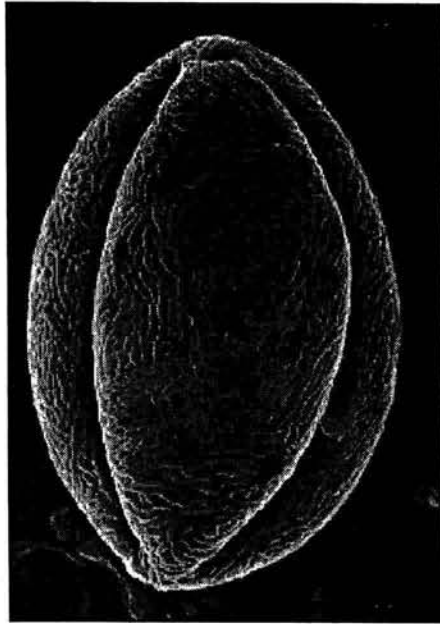


Fig. 45. Vista ecuatorial del grano de polen prolado. MEB.

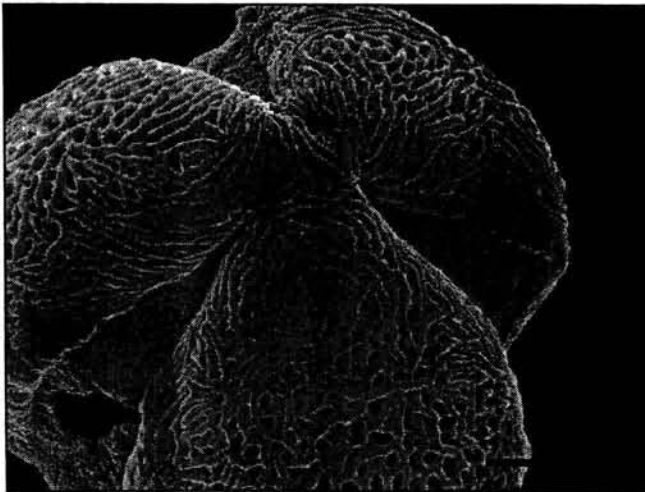


Fig. 46. Vista polar del grano de polen maduro tricolporado. MEB.

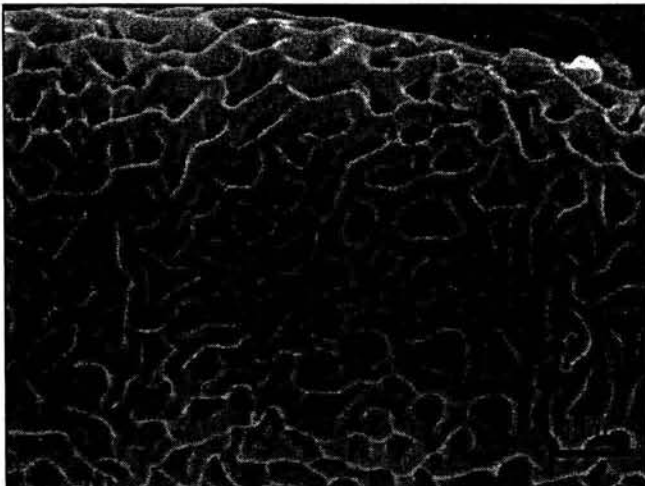


Fig. 47. Grano de polen maduro. Acercamiento a la exina tectada reticulada. MEB.

DESARROLLO DEL ÓVULO

En la placenta se inicia el desarrollo de protuberancias que corresponden a los primordios de óvulo (Fig. 48). Éstos consisten de tejido nucelar rodeado por una capa de células protodérmicas (Fig. 49). Los primordios de óvulo continúan creciendo y al mismo tiempo empiezan a curvarse (Fig. 50). Simultáneamente con la curvatura del óvulo surgen los tegumentos a partir de la epidermis nucelar. El primero en surgir es el tegumento interno (Figs. 51, 52) y posteriormente el tegumento externo (Fig. 53). Cuando se inicia la diferenciación del tegumento externo, el tegumento interno empieza a rodear a la nucela (Fig. 54).

Cuando el tegumento externo surge, en el tejido nucelar, una célula hipodérmica de mayor tamaño y de núcleo evidente se diferencia en la célula arquesporial (Fig. 55, 56). Ésta funciona directamente como la célula madre de las megasporas (CMMe). En esta etapa de CMe está rodeada por la nucela y los tegumentos interno y externo (Fig. 57). Posteriormente, el tegumento interno encierra completamente a la nucela. El óvulo continúa curvándose y los tegumentos continúan incrementado su tamaño y el número de estratos que los conforman (Fig. 58).

Desde las primeras etapas del desarrollo de los óvulos, tanto el tegumento externo como el interno son biestratificados (Fig. 56). El tegumento externo presenta pocas modificaciones. La epidermis externa de este tegumento se diferencia en un estrato de células cúbicas de mayor tamaño, (con respecto a las células de la epidermis interna) y esto ocurre tanto en las zonas que corresponden a la rafe y la antirrafe. A diferencia de esto, la epidermis interna que se observa en la zona de la antirrafe es biestratificada, mientras que en la zona de la rafe las células de la epidermis interna se dividen varias veces en plano periclinal originando de 8 a 10 estratos celulares.

Por otro lado, una vez que la célula arquesporial se ha diferenciado, el tegumento interno sufre modificaciones para dar origen a un tapete tegumentario a partir de la epidermis interna.

Como se menciona anteriormente el tegumento interno es biestratificado en las primeras etapas del desarrollo, las células de la epidermis externa ubicadas en las zonas que corresponden a la rafe y la antirrafe presentan pocas modificaciones, solo incrementan su tamaño y volumen siendo isodiamétricas con núcleos evidentes, y sintetizan una gruesa cutícula.

A diferencia de lo que sucede con las células de la epidermis externa, las células de la epidermis interna, sufren la primera división periclinal, originando dos estratos (Fig. 59, 60). De éstos, las células del estrato interno darán origen al tapete tegumentario propiamente dicho. En las primeras etapas de diferenciación del tapete tegumentario, las células de este estrato se arreglan radialmente alrededor de la nucela, y en la zona del micrópilo estas células son más largas. Otra característica de estas células es la presencia de un citoplasma denso y núcleos evidentes (Fig. 61). Una vez que las células del estrato interno se han arreglado radialmente alrededor de la nucela, aumentan significativamente su tamaño e inician el engrosamiento de las paredes celulares periclinales adyacentes a la nucela. Hacia la zona del micrópilo, estas células se dividen nuevamente en plano periclinal (Fig. 62).

Antes de que ocurra la meiosis en la célula madre de las megasporas, en las paredes radiales y periclinales internas del tapete tegumentario se han hecho más evidentes los engrosamientos celulares (Fig. 63). En la etapa de célula madre de las megasporas y hasta la etapa de saco embrionario maduro, el tapete tegumentario se caracteriza por presentar de 1 a 2 estratos celulares. Cuando se presentan el último caso, ambos estratos muestran los engrosamientos celulares.

Las pruebas histoquímicas revelaron que los engrosamientos de las paredes celulares del tapete tegumentario se caracterizan por presentar polisacáridos insolubles y lípidos.

Finalmente, las células del estrato externo, producto de la primera división que sufriera la epidermis interna del tegumento interno, presentan numerosas divisiones periclinales y anticlinales (Fig. 63). Como resultado de estas divisiones, en el óvulo maduro el tegumento interno se observa multiestratificado, con un mayor número de estratos celulares hacia la región micropilar.

MEGASPOROGÉNESIS Y MEGAGAMETOGÉNESIS

La célula arquesporrial (Fig. 55, 56) funciona directamente como la célula madre de la megaspora (CMMe). Con respecto a las células del tejido nuclear, la CMMe es de mayor tamaño con el núcleo evidente y el citoplasma denso rodeada por la epidermis nucelar uniestratificada (Fig. 63). Posteriormente, la célula madre de la megasporas se divide meióticamente (Fig. 64) y se forma una diada con la célula calazal de mayor tamaño con respecto a la célula que se encuentra en la zona micropilar (Fig. 65). Después se presenta una segunda división meiótica dando origen a una tétrada lineal de megasporas. De éstas, la megaspora funcional se localiza en la zona calazal y el resto de las megasporas degeneran (Fig. 66).

La nucela empieza a degenerar en la etapa de tétrada de las megasporas (Fig. 66) cuando sucede la primera división mitótica de la megaspora funcional, este tejido ha degenerado por completo (Fig. 67).

Al término de la tercera división mitótica se forma un saco embrionario octanucleado y heptacelular en contacto directo con las células del tapete tegumentario. Los núcleos polares de la célula central son de gran tamaño y se localizan en el centro del saco embrionario (Fig. 68); las células sinérgidas son piriformes y se encuentran en la zona micropilar (Fig. 69), en este mismo sitio se observa a la ovocélula con el núcleo dirigido hacia la zona calazal (Fig. 70). El desarrollo del saco embrionario es monospórico de tipo *Polygonum*. Una vez que el saco embrionario ha madurado, éste inicia el desarrollo de una proyección o brazo haustorial. Conforme el brazo haustorial crece va degradando las células

del tapete tegumentario (Fig. 71) y penetra a los estratos celulares del tegumento interno (Fig. 72). En este trayecto, los núcleos polares de la célula central migran hacia la parte inicial del brazo haustorial, mientras que el aparato ovocelular permanece en la zona del micrópilo (Fig. 73).

El brazo haustorial crece hasta las células de la epidermis externa del tegumento interno. De este modo el saco embrionario maduro adquiere forma de L. Las observaciones mostraron que el brazo haustorial siempre se dirige hacia el extremo donde se localiza el funículo y no llega al tegumento externo (Fig. 74).

ÒVULO MADURO

El óvulo maduro es anátropo, bitégmico y tenuinucelado. El tegumento interno es multiestratificado y forma al micrópilo. La epidermis interna de este tegumento forma el tapete tegumentario. El canal micropilar se extiende desde el saco embrionario, pasando por las células del tapete tegumentario hasta el poro micropilar. El tegumento externo es triestratificado en la zona de la antirrafe y presenta de 8 a 10 estratos en la zona de la rafe (Figs. 75, 77). Hacia la zona del poro micropilar, el tegumento interno no está cubierto por el tegumento externo y en esta zona las células del tegumento interno son de mayor tamaño conteniendo gránulos de almidón (Fig. 76).

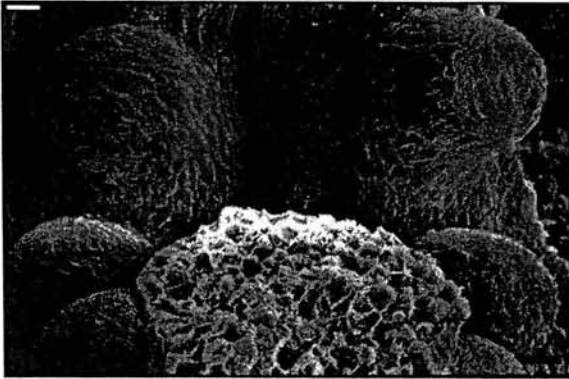


Fig. 48. Carpelos, se muestran los primordios de óvulos (flechas). (P) indica la placenta. MEB.

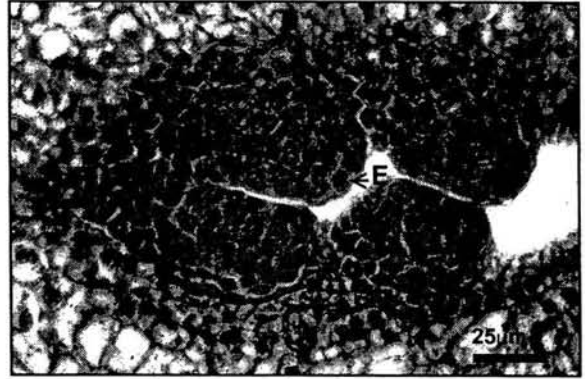


Fig. 49. Corte longitudinal de ovario. Se observa los primordios nucelares, la protodermis (E) rodea a las células del tejido nucelar (N). Campo claro.

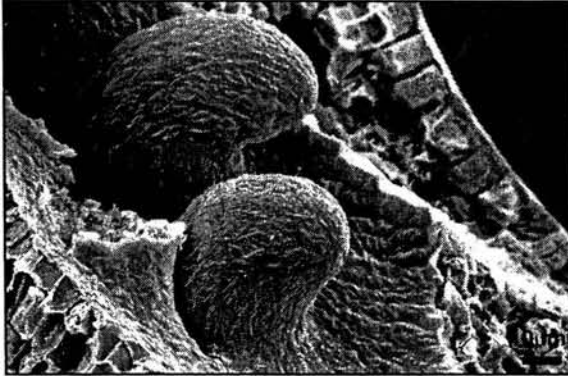


Fig. 50. Primordios de ovulos curvándose. MEB.

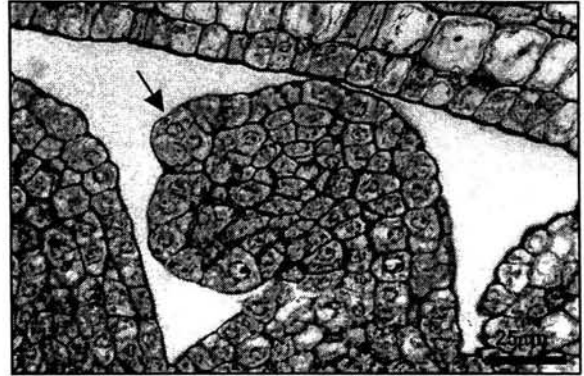


Fig. 51. Corte longitudinal de óvulo. Se observa el tegumento interno (flecha) surgiendo a partir de la epidermis nucelar. Campo claro.

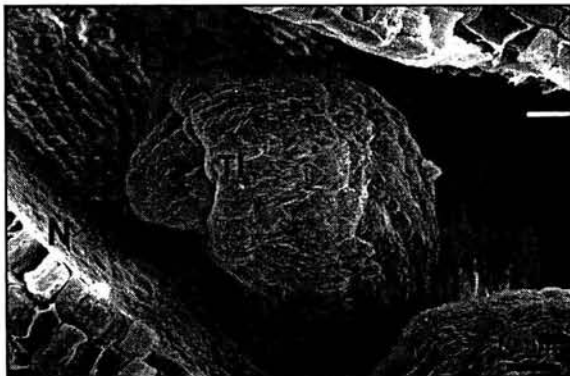


Fig. 52. Primordio de óvulo. Se muestra el tegumento interno (TI) y la nucela (N). MEB.

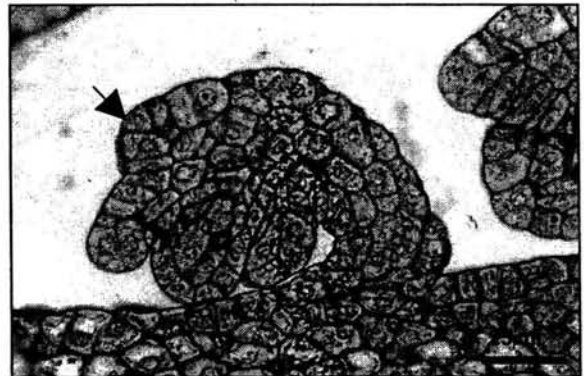


Fig. 53. Corte de óvulo. Se muestra el surgimiento del tegumento externo (flecha). Campo claro.

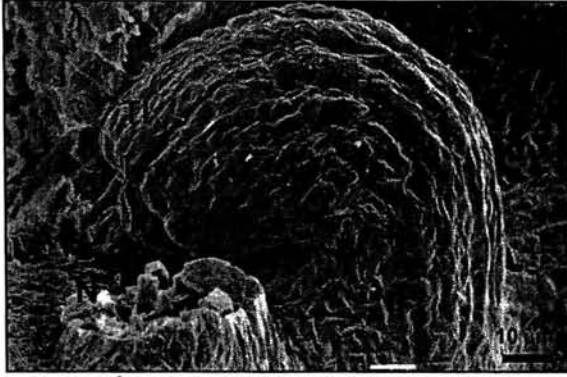


Fig. 54. Óvulo. Se muestra el tegumento interno (TI) rodeado casi por completo a la nucela (N) y el funículo corto (F). (TE) indica el tegumento externo (TE). MEB.

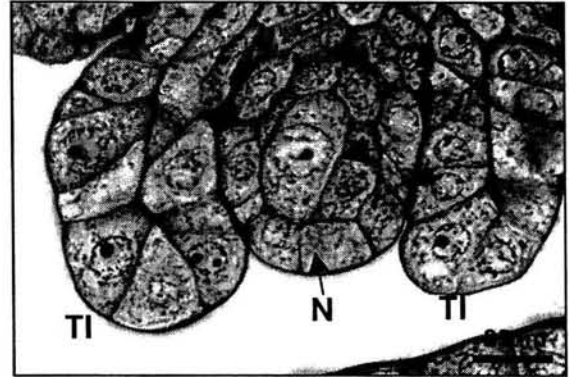


Fig. 55. Corte longitudinal de óvulo. La cabeza de flecha señala la célula arquesporial. Se observa el tegumento interno biestratificado (TI) rodeando al tejido nucelar (N).. Campo claro.



Fig. 56. Corte longitudinal de óvulo. Se observan los tegumentos biestratificados interno y externo (TI y TE). También se muestra la célula arquesporial rodeada por la nucela (N). Campo claro.



Fig. 57. En la etapa de diferenciación de la célula madre de la megaspóra, se observan los tegumentos interno (TI) y externo (TE). MEB.

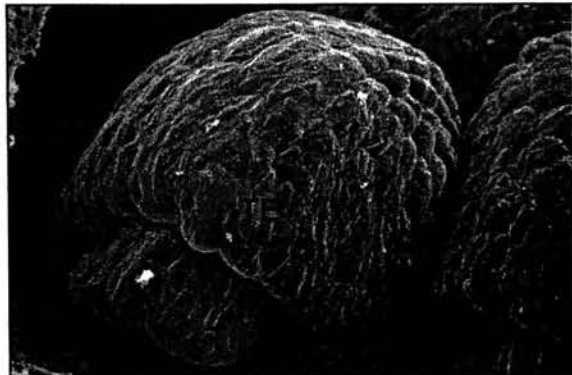


Fig. 58. Óvulo. Se muestran los primordios del tegumento externo (TE) y el tegumento interno ha rodeado por completo a la nucela (TI). MEB.

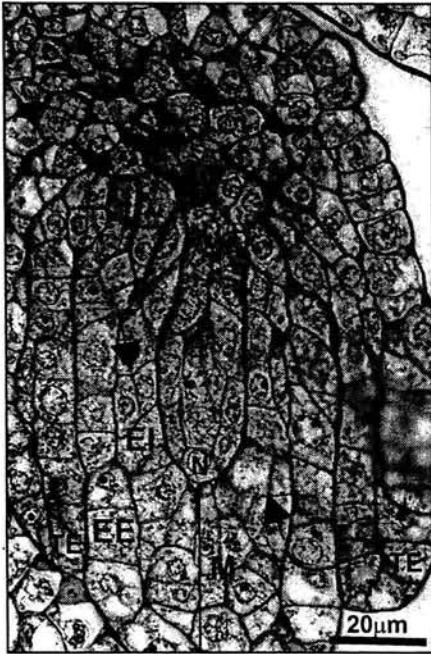


Fig. 59. Corte longitudinal del óvulo. Se observa la epidermis externa (EE) y las divisiones periclinales (flechas) de la epidermis interna (EI) del tegumento interno adyacente a la nucela (N). Se muestra también el tegumento externo (TE) y el micrópilo (M).

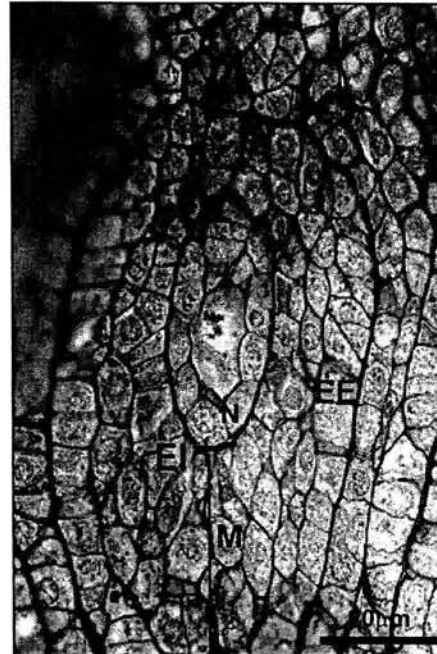


Fig. 60. Corte longitudinal de óvulo. En el tegumento interno se observa la epidermis externa (EE) y la epidermis interna (EI), esta última con varios estratos. Se observa también el micrópilo (M) y la nucela (N). Campo claro.



Fig. 61. Corte longitudinal de óvulo. Se muestran las células de la epidermis interna del tegumento interno alargadas radialmente (flechas) para dar origen al tapete tegumentario. En la epidermis externa (EE) la cabeza de flecha indica la gruesa cutícula. Se observa la célula madre de la megaspora (CMMe) rodeada por la epidermis nucelar uniestratificada (N) y el tegumento externo (TE). Campo claro.



Fig. 62. Corte longitudinal de óvulo. Las flechas indican la división periclinalmente de las células de la epidermis interna del tegumento interno. Micrópilo (M), epidermis nucelar (N). Campo claro.



Fig. 63. Corte longitudinal de óvulo. Se muestran el tapete tegumentario (TT) con engrosamientos (cabezas de flechas). Se observa la célula madre de la megaspora (CMMe) rodeada por la epidermis nucelar (N) uniestratificada. Las flechas indican divisiones celulares del estrato externo. Campo claro.



Fig. 64. Célula madre de la megasporas en división (CMMe), delimitada por la epidermis nucelar uniestratificada (N). Se observan las células del tapete tegumentario (TT) con las paredes engrosadas. Campo claro.



Fig. 65. Después de la primera división meótica de la célula madre de megasporas se forma diada con la célula calazal es de mayor tamaño que la micropilar. La diada se observa rodeada por la epidermis nucelar (N). Campo claro.

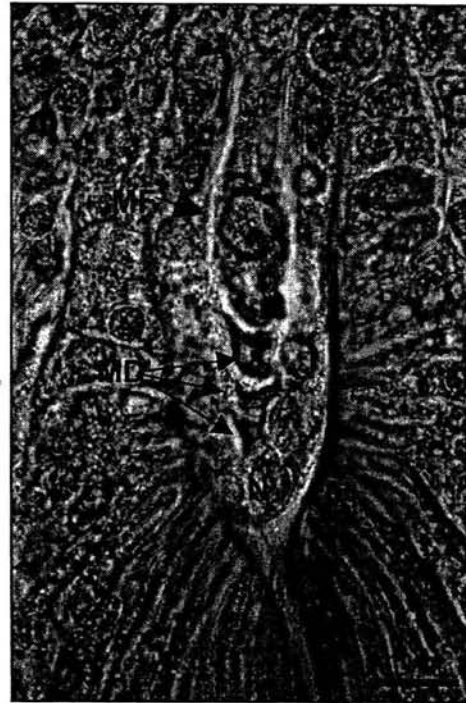


Fig. 66. Se observa la megaspora funcional en posición calazal (MF) y el resto de las megasporas degeneran (MD) así como la epidermis nucelar (N). Campo claro.

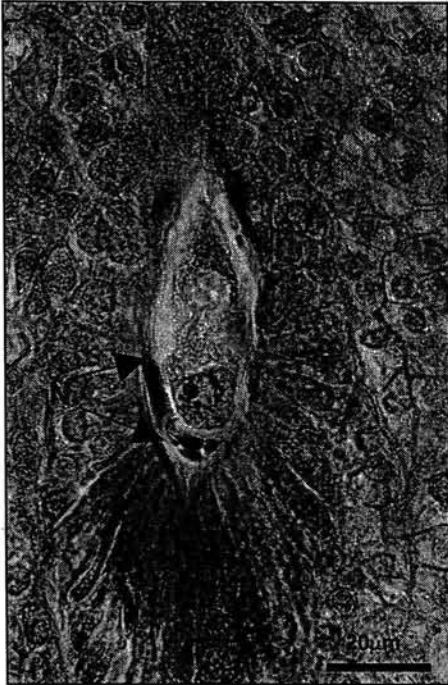


Fig. 67. Corte longitudinal de óvulo. Se muestra la primera división mitótica de la megaspora funcional. Se observan restos de la epidermis nucelar (N). Campo claro.



Fig. 68. Corte longitudinal del saco embrionario. El tejido nucelar ha degenerado. Las flechas señalan los núcleos polares (NP). Campo claro.



Fig. 69. Corte longitudinal del saco embrionario. Hacia la región micopilar se observan las sinérgidas (flechas). Nótese los engrosamientos celulósicos de las células del tapete tegumenario. Campo claro.



Fig. 70. Corte longitudinal del saco embrionario. Se muestra a la ovocélula (flecha) en la región micopilar. Campo claro.



Fig. 71. Corte longitudinal del saco embrionario. Se muestra el inicio del desarrollo del brazo haustorial (H) y la degradación de las células del tapete tegumentario por éste (TT). Campo claro.

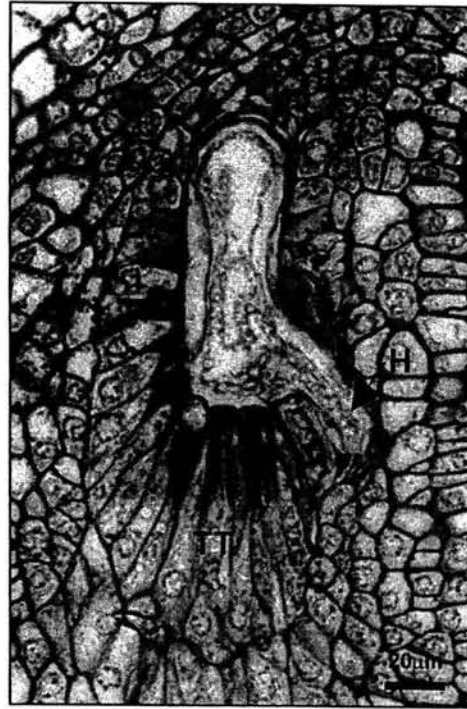


Fig. 72. Corte longitudinal del saco embrionario. Se observa la degradación del tapete tegumentario (TT) e invasión de los siguientes estratos del tegumento interno por el brazo haustorial (H). Campo claro.



Fig. 73. Corte longitudinal del saco embrionario mostrando la migración de los núcleos polares (NP) hacia el brazo haustorial (H). Campo claro.



Fig. 74. Corte longitudinal del saco embrionario. Se observa el brazo haustorial (H). Éste crece sólo hasta alcanzar la gruesa cutícula de la epidermis externa (EE) del tegumento interno con una (flecha). Se muestra también la ovícula (OV) y los núcleos polares de la célula central (NP). Campo claro.

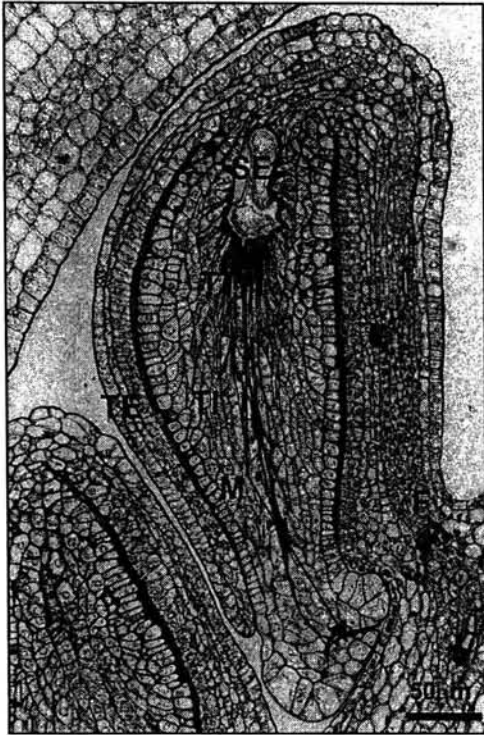


Fig. 75. Corte longitudinal de óvulo. Se observa el tegumento externo triestratificado hacia la antirafe (TE). Este tegumento no rodea por completo al tegumento interno. Se muestran el saco embrionario (SE) rodeado por el tapete tegumentario (TT). El tegumento interno (TI) forma el micropilo (M), el funículo (F) es corto. Campo claro.

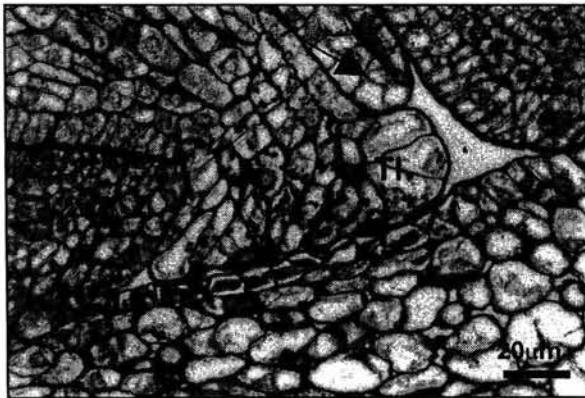


Fig. 76. Acercamiento a la región del poro micropilar, sitio en donde el tegumento externo (flecha) no rodea al tegumento interno (TI). Las células de este último se caracterizan por presentar gránulos de almidón. Campo claro.

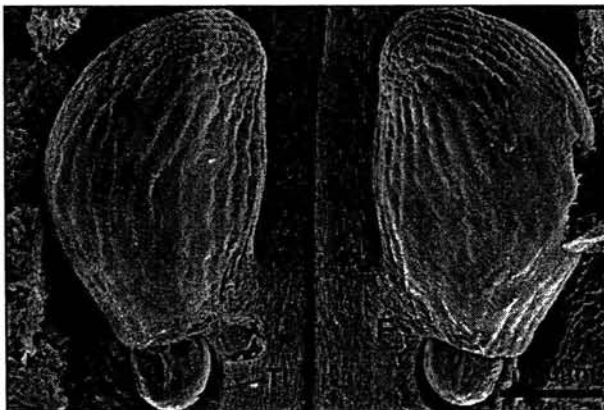


Fig. 77. Óvulos anátropos mostrando el corto funículo (F) y los tegumentos interno (TI) y externo (TE). Este último en ninguna etapa cubre por completo al primero. (P) indica la placenta MEB.

DISCUSIÓN

De acuerdo con los datos proporcionados por Davis (1966), Nagendran y Dinesh (1989) y Johri *et al.* (1992) la embriología de la familia Fouquieriaceae no ha sido completamente estudiada, ya que hay aspectos como la microsporogénesis y la microgametogénesis que no han sido descritos con detalle para la familia.

ANDROCEO

En la presente investigación las observaciones en *Fouquieria fasciculata* muestran que durante etapas tempranas del desarrollo floral, el androceo está conformado por dos tipos de estambres, que se diferencian en la longitud del filamento y la forma del tejido conectivo, estas diferencias morfológicas no habían sido descritas en los estudios previos realizados por Henrickson (1967, 1969a, 1972). Aun cuando durante el desarrollo se presentan estas diferencias morfológicas no se observaron variaciones o diferencias en el tipo de desarrollo de la pared de la antera, ni en los procesos de la microsporogénesis y la microgametogénesis. En ambos tipos de estambres se llevan a cabo los mismos procesos y presentan las mismas características. Es solo hasta la antesis, cuando se puede establecer que las anteras son lanceoladas de base cordada, pero las características del tejido conectivo y las diferencias en la longitud de los filamentos permanecen hasta esta etapa.

De acuerdo con la clasificación de Davis (1966) sobre los tipos de desarrollo de pared de antera, *F. fasciculata* presenta el tipo dicotiledóneo.

Henrickson (1972) observó que la capa media presenta de 2 a 3 estratos, en *F. fasciculata* la capa media es uniestratificada

De acuerdo con Maheswari (1950), Pacini *et al.* (1985), Johri *et al.* (1992), Huysmans *et al.* (1998) y Bhojwani y Bhatnagar (1999) las células del tapete juegan un papel importante en el desarrollo de los granos de polen, entre sus principales funciones

esta la producción y liberación de los cuerpos de Ubisch que contribuirán a la formación de la pared del grano de polen. En esta investigación se presentan datos histológicos y de MEB apoyan la propuesta de los autores antes mencionados y que ponen de manifiesto las modificaciones morfológicas que presentan las células tapetales y los arreglos que adquieren los cuerpos de Ubisch en *F. fasciculata*. Éstos actúan como un mecanismo de transporte de la esporopolenina entre las células del tapete y las microsporas en desarrollo (Huysmans *et al.* 1997,1998). En la especie de esta investigación se observó que tanto la superficie granular de los cuerpos de Ubisch como la pared de los granos de polen jóvenes son notablemente similares. Estas observaciones confirman la importancia de los cuerpos de Ubisch para síntesis de la pared del grano de polen.

En *Fouquieria fasciculata* los granos de polen se dispersan como mónadas en etapa bicelular, es decir, con la célula vegetativa y la célula generatriz. Estas observaciones contrastan con lo observado por Henrickson (1972), quien señaló que los granos de polen en la familia Fouquieriaceae se liberan como mónadas en etapa unicelular.

Los resultados aquí obtenidos sobre la morfología de los granos de polen maduros coinciden con las observaciones de Henrickson (1967), siendo prolados y tricolporados con exina tectada reticulada.

GINECEO

En *Fouquieria fasciculata* la porción basal del ovario es nectarífera y el néctar es liberado por medio de estomas, estas observaciones coinciden con los resultados de Henrickson (1972). De acuerdo con la clasificación de Fahn (1979) los estos nectarios corresponden al tipo de los florales y se encuentran dispuestos en un anillo alrededor del ovario. El nectario consiste de una epidermis uniestratificada con estomas; un parénquima multiestratificado asociadamente a los haces vasculares los cuales transportan agua y

nutrimentos al parénquima. Henrickson (1972) sugiere que el néctar es conducido por capilaridad entre los filamentos desde la base del ovario. De esta forma el néctar es presentado a los visitantes de las flores y se protege al ovario de posibles daños físicos. En el caso de *F. fasciculata* los largos tricomas unicelulares no secretores podrían también estar relacionados con el almacenamiento del néctar y con la reducción de la evaporación de éste.

Coincidiendo con Henrickson (1972) en las observaciones para la familia Fouquieriaceae, en el presente estudio se observó que la placentación del ovario es axial en la porción basal, mientras que es parietal en el resto del ovario con tres placentas septiformes.

Contrario a lo propuesto por Johansen (1936), Khan (1943) observó que la nucela en *Fouquieria* no es masiva, sino extremadamente reducida con uno ó dos estratos celulares. En *F. fasciculata* se observó que la epidermis nuclear de esta especie consiste de un solo estrato de células que rodea a la célula madre de la megaspora.

Kahn (1943) y Mauritzon (1936) encontraron que la nucela desaparece por completo durante el desarrollo del saco embrionario, mientras que Johansen (1936) estableció que ésta persiste y se diferencia en una epistase. En *F. fasciculata* se observó que la nucela empieza a degenerar en la etapa de tétrada de las megasporas y cuando ocurre la primera división mitótica de la megaspora funcional ya ha degenerado por completo, por lo cual no puede diferenciarse en ninguna otra estructura .

De acuerdo con los resultados de Khan (1943) las células que constituyen la "epistase" forman parte del tegumento interno y no de una nucela masiva como lo describió Johansen (1936). De acuerdo con la secuencia de desarrollo observado aquí las células que rodean al saco embrionario se diferencian a partir de la epidermis interna del tegumento interno, confirmando su origen tegumentario. Dado su origen no se trata de una epistase, ya que ésta se diferencia del tejido nucelar, sino de un tapete tegumentario.

cuyas células se caracterizan por contener polisacáridos insolubles y lípidos como material de reserva. El tapete tegumentario es un tejido especializado que tiene como función nutrir al saco embrionario durante su desarrollo (Bhojwani y Bhatnagar, 1999). Una vez que la nucela degenera, las células de tapete tegumentario se encuentran en contacto directo con el saco embrionario maduro. La naturaleza de las paredes de células del tapete tegumentario proporciona sostén y protección al saco embrionario.

Considerando que ésta planta florece y la fructifica en la estación seca (noviembre a marzo) es posible que la cutícula gruesa de las células de la epidermis externa del tegumento interno tenga un papel importante en la protección a la deshidratación del saco embrionario, formando una barrera impermeable.

En *Fouquieria fasciculata* y coincidiendo con las observaciones de Mauritzon (1936) y Khan (1943) la célula arqueosporial funciona directamente como la célula madre de la megaspora, la cual experimenta meiosis y origina una tétrada lineal de megasporas, donde la megaspora calazal da origen al saco embrionario monosporico de tipo *Polygonum*; y no tetrasporico de tipo *Adoxa* como lo describió Johansen (1936). Este autor consideró que durante la división meiótica de la célula madre de la megaspora no hay formación de paredes celulares y los cuatro núcleos haploides permanecen en un citoplasma común, cada uno de estos núcleos se divide mitóticamente y forman un saco embrionario cuya organización es similar al tipo *Polygonum*. Por otro lado, en la presente investigación se observó que durante la meiosis hay una diferencia en el tamaño de las células de la diada, no documentada en investigaciones previas.

En el presente estudio se describió el desarrollo del brazo haustorial en el saco embrionario maduro. Es posible que el brazo haustorial tenga un papel importante en la transferencia de nutrientes hacia el saco embrionario según lo señalado por Bhojwani y Bhatnagar (1999).

Las observaciones en *Fouquieria fasciculata* muestran que cuando el saco embrionario maduro ha formado el brazo haustorial, los núcleos de la célula central migran y se localizan en la zona inicial de éste, lo cual también fue observado por Johansen (1936). Se observó que el aparato ovocelular permanece en la zona micropilar, sitio en donde seguramente se llevará a cabo la fecundación.

Aun cuando se llevó a cabo un estudio detallado de la embriología de *F. fasciculata* quedan algunas interrogantes por resolver como son: la ultraestructura de los cuerpos de Ubisch en las células del tapete, los procesos de la fecundación y el desarrollo de la semilla.

CONCLUSIONES

En la presente investigación se estudió en detalle la embriología de *Fouquieria fasciculata*, desde botones florales hasta la flor en antesis, con el fin de contribuir con el conocimiento de los caracteres embriológicos de la familia Fouquieriaceae.

Con respecto al desarrollo de las estructuras masculinas los siguientes datos son una aportación original para el conocimiento embriológico de esta especie:

- Desde las primeras etapas del desarrollo del androceo y hasta la antesis en una misma flor se observan estambres con filamentos cortos con el tejido conectivo de la antera terminando en un ápice caudado y estambres con filamentos largos y anteras con el tejido conectivo terminando en un ápice oblicuo. En ambos tipos de estambres, el tipo de desarrollo de la pared y los procesos de la microsporogénesis y la microgametogénesis son similares y ocurren al mismo tiempo.
- La capa media se origina de la capa parietal secundaria externa y persiste hasta la etapa de grano de polen binucleado.
- El tapete es de tipo secretor, uni-binucleado con los cuerpos de Ubisch arreglados en racimos.
- La pared de la antera madura consiste solo de la epidermis con una cutícula gruesa y el endotecio con engrosamientos en forma de barras.
- Los granos de polen maduros se dispersan como mónadas en etapa bicelular.

Los siguientes resultados coinciden con lo mencionado por Davis (1966), Henrickson (1967) y Johri *et al.* (1992).

- El desarrollo de la pared de la antera corresponde al tipo dicotiledóneo.
- Las tétradas de microsporas son de tipo tetraédricas
- Los granos de polen maduros son prolados, tricolporados, con exina tectada, reticulada.

Con respecto a las estructuras femeninas, las siguientes características embriológicas son una aportación para el conocimiento del desarrollo de las estructuras reproductoras femeninas de esta especie:

- Se observó que el tejido nucelar degenera, por lo que no se presenta una epistase.
- Se presentan los planos de división que sufre la epidermis interna del tegumento interno para dar origen al tapete tegumentario. Las células del tapete tegumentario se diferencian a partir de las células de la epidermis interna del tegumento interno.
- Se muestra que el tegumento externo maduro presenta divisiones anticlinales y periclinales y no sufre ninguna otra modificación en su morfología.
- Se observó que el brazo haustorial del saco embrionario degrada las células de la tapete tegumentario, así como el resto de las células del tegumento interno hasta llegar siempre a la epidermis externa de este tegumento.

Las siguientes características morfológicas y embriológicas observadas en *Fouquieria fasciculata* coinciden con lo observado por Johansen (1936), Mauritzon (1936), Khan (1943), Davis (1966), Govil (1970), Henrickson (1972), Johri *et al.* (1992).

- La placentación es axial en la base del ovario, y parietal con tres placentas septiformes en el resto del ovario.
- Los nectarios son de tipo florales y se encuentran dispuestos alrededor de la porción basal del ovario.
- Los óvulos son anátropos, bitégmicos y tenuinucelados.
- El tegumento interno forma el micrópilo.
- Presencia de un tapete tegumentario.
- La célula arquesporial funciona directamente como la célula madre de las megasporas.
- La tétrada de las megasporas es lineal, con la megaspora funcional en posición calazal.
- El desarrollo del saco embrionario es monospórico de tipo *Polygonum* como lo describió Mauritzon (1936) y Khan (1943) y no tetrasporico de tipo *Adoxa* como lo señaló Johansen(1936).
- El saco embrionario maduro desarrolla un brazo haustorial lo que le confiere la forma de L.

LITERATURA CITADA

- Bhojwani, S. S. y S. P. Bhatnagar. 1999. The embryology of angiosperms. Vikas Publishing House PVT LTD. New Delhi.
- Bozzola, J. y L. Russell. 1992. Electron microscopy. Principles and techniques for biologists. Jones and Bartlett Publishers. Londres.
- Carlquist, S. 2001. Wood anatomy of Fouquieriaceae in relation to habit, ecology, and systematics; nature of meristems in wood and bark. *Aliso* 19: 137-163.
- Curtis, P. J. 1986. Microtecnia vegetal. Trillas. México.
- Dahlgren, R., S. R. Jensen y B. J. Nielsen. 1976. Iridoid compounds in Fouquieriaceae and notes on its possible affinities. *Botaniska Notiser*, 129: 207-212.
- Darrow, R. 1943. Vegetative and floral growth of *Fouquieria splendens*. *Ecology* 24: 310-322.
- Davis, G. L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. John Wiley & Sons, INC. New York.
- Ezcurra, E. y R. Medina. 1997. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 18. Fouquieriaceae D.C. IBUNAM. México.
- Fahn, A. 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press. New York.
- Govil, C. M. 1970. Fouquieriaceae. *Bulletin of the Indian National Science Academy* 41: 244-245
- Henrickson, J. 1967. Pollen morphology of the Fouquieriaceae. *Aliso* 6:137-160.
- Henrickson, J. 1969a. The succulents fouquierias. *Cactus and Succulent Journal* 41:178-184.
- Henrickson, J. 1969b. Anatomy of periderm and cortex of Fouquieriaceae. *Aliso* 7: 97-126.
- Henrickson, J. 1972. A taxonomic revision of Fouquieriaceae. *Aliso* 7 (4): 439-537.

- Humphrey, R. 1935. A study of *Idria columnaris* and *Fouquieria splendens*. *American Journal of Botany* 22: 184-206.
- Humphrey, R. R. y Werner F. G. 1969. Some records of bee visitations to the flowers of *Idria columnaris*. *Journal of the Arizona Academy of Sciences* 5: 243-244.
- Huysmans, S., G. El-Ghazaly S. Nilsson y E. Smets. 1997. Systematic value of tapetal orbicules: a preliminary survey of the Cinchonoideae (Rubiaceae). *Canadian Journal of Botany* 75: 815-826.
- Huysmans, S., G. El-Ghazaly y E. Smets. 1998. Orbicules in angiosperms: morphology, function, distribution, and relation with tapetum types. *The botanical review* 64: 240-272.
- Jensen, S. R. y B. J. Nielsen. 1982. Iridoid glucosides in Fouquieriaceae. *Phytochemistry* 21(7): 1623-1629.
- Johansen, D. 1936. Morphology and embryology of the *Fouquieria*. *American Journal of Botany* 23: 95-99.
- Johansen, D. 1940. Plant microtechnique. MacGraw-Hill. New York.
- Johri, B., M. Ambegaokar y P. Srivastava. 1992. Comparative Embriology of Angiosperms. Vol. II. Springer. Verlag. New York.
- Khan, R. 1943. The ovules and embryo sac of *Fouquieria*. *Proceedings of the National Institute of Sciences in India* 9: 253-256.
- López, M., J. Márquez y G. Murguía. 1998. Técnicas para el estudio del desarrollo de angiospermas. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Maheswari, P. 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. McGraw-Hill, Inc., New York.
- Matuda, E. 1963. *Fouquieria fasciculata*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 8: 69-71.
- Mauritzon, J. 1936. Zur embryologie einiger Apriétales-Familien. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 30: 79-113.

- Miranda, F. 1950. *Fouquieria fasciculata* y dos nuevas gamopétalas de México. *Anales del Instituto de Biología de México*. 21: 309-317.
- Nabhan, G., J. Donovan, S. Buchmann y A. Búrquez. 2000. Riqueza y estabilidad de los polinizadores de los cirios (*Fouquieria columnaris*) del desierto sonorense: un análisis comparativo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 65:39-50.
- Nagendran, C. R. y M. S. Dinesh. 1989. The embryology of Angiosperms. A classified bibliography (1965-1985). Indira Publishing House. U. S. A.
- Nash, G. V. 1903. A revision of the family Fouquieriaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 30: 449-459.
- Nedoff, J., I. Ting, y E. Lord. 1985. Structure and function of the green stem tissue in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *American Journal of Botany* 72: 143-151.
- Norma Oficial Mexicana (NOM-ECOL,2001). Diario Oficial de la Federación del 6 de marzo 2002. 2da Edición.
- Pacini, E., G. G. Franchi, y M. Hesse. 1985. The tapetum: its form, function, and possible phylogeny in *Embryophyta*. *Plant Systematics and Evolution* 149: 155-185.
- Robinson, W. 1904. The spines of *Fouquieria*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 31: 45-50.
- Ruzin, S. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press. Oxford.
- Schultheis, M. y G. Baldwin. 1999. Molecular phylogenetics of Fouquieriaceae: evidence from nuclear rDNA its studies. *American Journal of Botany* 86: 578-589.
- Scogin, R. 1977. Anthocyanins of Fouquieriaceae. *Biochemical Systematics and Ecology*. 5: 265-267.
- Scott, P. E., S. L. Buchmann y M. K. O'Rourke. 1993. Evidence for mutualism between a flower-piercing carpenter bee and ocotillo: use of pollen and nectar by nesting bees. *Ecological Entomology*. 18: 234-240.

Waser, N. M. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia*. 39:107-121.

Zamudio, S. 1995. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 36. Familia Fouquieriaceae. Instituto de Ecología A. C. México.