



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO EMBRIOLÓGICO DE LA FAMILIA
PTEROSTEMONACEAE ENDÉMICA DE MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

MÓNICA KARINA PÉREZ PACHECO

DIRECTOR (A) DE TESIS: DRA. GUADALUPE JUDITH
MÁRQUEZ GUZMÁN

MÉXICO, D. F.

NOV, 2007



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.



Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de Septiembre de 2007, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) de la alumna **MÓNICA KARINA PÉREZ PACHECO** con número de cuenta **94038079** con la tesis titulada: **"Embriología de la familia Pterostemonaceae endémica de México"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN**.

Presidente: Dra. María Hilda Flores Olvera
Vocal: Dr. Rafael Lira Saade
Secretario: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán
Suplente: Dra. Martha Martínez Gordillo
Suplente: Dra. Sonia Vázquez Santana

Sin dudar de su atención, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 3 de Octubre de 2007.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se realizó en el Laboratorio de Desarrollo en Plantas, Facultad de Ciencias, UNAM. Formó parte del proyecto “UBICACIÓN TAXONÓMICA DE PTEROSTEMON, GRUPO PALEOENDÉMICO DE MÉXICO”, PAPIIT-D.G.A.P.A (IN213605), 2005-2007.

Al CONACYT por la beca otorgada con numero de registro 193004

Al Posgrado de Ciencias Biológicas, por haberme otorgado la oportunidad de cursar un posgrado de excelencia académica. Me llevo una grata experiencia.

A mi Comité Tutorial por la dedicación, la orientación que me proporcionaron para la realización de está tesis.

DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN

DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA

DR. RAFAEL LIRA SAADE



AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Silvia Espinosa Matías del laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido, de la Facultad de Ciencias, UNAM, por la toma de fotomicrofías en el microscopio electrónico de barrido. Gracias por la dedicación, paciencia y sugerencias. Excelente trabajo.

A la maestra Anabel Bieler, por la toma de fotomicrografías de los cortes histológicos de *Pterostemon mexicanus* y *Pterostemon rotundifolius*, al maestro Alejandro Martínez Mena por la toma de fotografías de las inflorescencias y flores de las tres especies de *Pterostemon* y por la toma de fotomicrografías de los cortes histológicos de *Pterostemon bravoanus*. A ambos gracias por brindarme su apoyo y por la toma de fotografías de calidad.

Al maestro Jaime Jiménez Ramírez por el material proporcionado de *Pterostemon rotundifolius*. A Ramiro Cruz Durán por la ayuda en las colectas de *P. bravoanus* y *P. mexicanus*. A la Dra. Martha Martínez Gordillo por la ayuda en la colecta de *P. mexicanus*.

A la Dra. Elia Martínez Arriaga del laboratorio de Palinología del Instituto de Geología, UNAM. Por la revisión de la tesis y por la ayuda en la técnica, corrección de las descripciones y toma de fotografías del polen; como parte de la materia optativa de Palinología.

A Ricardo Wong por la ayuda en la colecta de *P. mexicanus* y por las sugerencias de manejo de técnicas de histología y microscopía. Mil gracias.

A los integrantes del Jurado, por la revisión de la Tesis y por las sugerencias.
Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán.
Dra. Sonia Vázquez Santana.
Dra. Martha Martínez Gordillo.
Dra. María Hilda Flores Olvera
Dr. Rafael Lira Saade.



DEDICATORIA

Esta tesis esta dedicada a mis Padres Zita y Noél, a mis hermanas Ana y Nelly, a mi cuñado Adolfo, a los pequeños de la familia, Mauro y Yahir, a mis primas Diana y Fabiola, a las bebas Natalia y Ximena, a Erick y al pequeño Erick Adrián, a mis tíos Ignacio, Benita, Isabel, Jorge y Lino, a mis primos Brenda y Fernando. Agradezco a mi familia por tratar de aligerarme el paso en esta vida académica tan ajetreada, por brindarme siempre su apoyo y amor incondicional. Así como a mis abuelos paternos y maternos que siempre vivirán en mis recuerdos.

Esta dedicada a mi gran amiga, compañera y maestra, la Dra. Gpe. Judith Márquez Guzmán, por haberme recibido con una enorme sonrisa desde el primer momento en que me presente en el taller, por introducirme al mundo de la investigación y dejarme fascinar por ella. Te agradezco el apoyo académico y económico que me brindaste, los consejos tanto académicos como personales, por hacerme un espacio en tu tiempo, por escucharme e interesarte en mi vida. Eres mi ejemplo a seguir y espero algún día llegar hacer una gran investigadora como tú lo eres. Te admiro y te quiero.

A mis amigas y profesoras del laboratorio Mague Collazo, Sonia Vázquez, Clara Ezquivel, Margarita Ponce, Patricia Olguín y Ana Laura, por los gratos momentos de convivencia.

También está dedicada a mis amigos y compañeros del laboratorio Odeth, Karina, Ricardo, Silvia, Alfonso, Rocío, Magali, Aldebarán, Dulce, Diana, Raúl, Hilda, Berenice, Alma y Margarita Ferrusca. A los que cursaron conmigo el taller y/o estuvieron en el laboratorio, los recuerdo con mucho cariño Fabiola, Norma, Alejandra, Alejandro, Oyuki, Yoscelina, Edi, Luis, Florencia y Paty Z. Así como, amigos de licenciatura Karla, Karina, Lubmila, Izkra, Nancy, Leonardo, Edgar, Lizbeth, Vania y Eneida, y amigos de

posgrado Fabiola, Juan Carlos, Carlos Ochoa y Marisol; por su gran amistad y por compartir la experiencia de vivir una vida académica a su lado.

Y a mis recientes amistades Tania y Maria Felix, agradezco su apoyo y el interés mostrado hacía mi investigación.

A mis amigos Dr. Héctor Mario Benavides y Margarita, los recuerdo con mucho cariño, gracias por su apoyo.

Y por supuesto a ti, mi queridísimo Gustavo. ¡La vida no me deja de sorprender, tú no me dejas de sorprender!, llevamos mucho tiempo juntos y aún no termino de comprender lo difícil y complicado que es amarte, pero yo sé, que si ambos tenemos las ganas de alcanzar nuestras metas y luchamos día a día por ellas, en un futuro no muy lejano, estaremos juntos como ambos lo soñamos. Te amo.

C O N T E N I D O

R E S U M E N	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
A N T E C E D E N T E S	7
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	7
DESCRIPCIONES BOTÁNICAS	10
UBICACIONES TAXONÓMICAS DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	14
ESTUDIOS PREVIOS EN LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	23
EMBRIOLOGÍA DE <i>Pterostemon bravoanus</i>	26
J U S T I F I C A C I O N	28
O B J E T I V O S	29
MATERIALES Y MÉTODO	30
TRABAJO DE CAMPO	30
TRABAJO DE LABORATORIO	31
R E S U L T A D O S	40
MORFOLOGÍA FLORAL DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	40
ANATOMÍA FLORAL DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	41
DESARROLLO DEL ÓVULO DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	60
DESARROLLO DE LA ANTERA DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	72
MICROMORFOLOGÍA POLÍNICA DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	86
CARACTERIZACIÓN EMBRIOLÓGICA DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE	94
D I S C U S I Ó N	95
C O N C L U S I O N E S	109
L I T E R A T U R A C O N S U L T A D A	110
A P É N D I C E S	116

R E S U M E N

Se describió por primera vez la embriología de la familia Pterostemonaceae, aportando 56 nuevos caracteres de relevancia taxonómica, además de otras características de su biología reproductiva. Se describió el desarrollo del androceo y del gineceo, así como la micromorfología polínica y la morfoanatomía floral de las tres especies de *Pterostemon* que constituyen a la familia.

La familia Pterostemonaceae se caracteriza embriológicamente por presentar óvulos anátropos, crasinucelados, bitégmicos, los tegumentos son de origen epidérmico y triestratificados; micrópilo en zigzag. Tétrada de megasporas lineal; la megaspora funcional es la calazal. Saco embrionario tipo Polygonum. El óvulo maduro presenta un obturador de origen funículo-placentar. El haz vascular recorre el funículo y llega hasta la zona calazal.

Anteras tetrasporangiadas, bilobuladas. El desarrollo de la pared de la antera es de tipo básico. Epidermis con inclusiones de taninos; el endotecio almacena almidón y desarrolla bandas fibrosas (tipo timpanato basaplato); dos capas medias efímeras, que almacenan almidón; el tapete es secretor, con células multinucleadas (2-4 núcleos); la citocinesis de las microsporas es simultánea; las tétradas de microsporas son tetraédricas. Los granos de polen se liberan en etapa tricelular. La exina de las tres especies es tectada, perforada, ligeramente rugulada (*P. mexicanus*), aberturas tricolporoidadas y tricolporadas, con endoaberturas circulares y márgenes divergentes. El grosor de la exina es de 1.4-2.3 micras de espesor. La relación sexina, nexina es de 2:1 a 3:1. Las columelas son imperceptibles e microscopía de luz. Los granos de polen se liberan en mónadas, son isopolares y radiosimétricos. En tamaño y forma son muy variables, desde subprolato, prolato, prolato-esferoidal y oblato-esferoidal. El contorno polar es triangular convexo y el contorno meridional es circular o elíptico.

Las flores de *Pterostemon* presentan un ovario sincárpico, los estilos son libres o connados en la región distal del ovario. Estigmas libres o connados. Todos los

verticilos florales son pubescentes. Dos tipos de tricomas fueron identificados: unicelulares, con ornamentaciones verrugosas y glandulares constituidos de tallo y una cabeza globular. Los tricomas unicelulares se distribuyen en sépalos, pétalos, receptáculo, estilos, estigmas (*P. mexicanos*), filamentos de las anteras y estaminodios. Los tricomas glandulares se distribuyen en receptáculo, ovario, sépalos y pétalos. También se describe la presencia y ubicación de cristales de oxalato de calcio (drusas y cristales prismáticos) y taninos condensados, distribuidos en todos los verticilos florales.

El conjunto de caracteres embriológicos y palinológicos circunscriben a esta familia y la diferencian de Saxifragaceae, Grossulariaceae e Iteaceae, familias en las cuales se le ha ubicado anteriormente.

ABSTRACT

For the first time the embryology of the Pterostemonaceae family was described contributing with 56 new characters of relevant taxonomy, as well as other characteristics of their reproductive biology. Development of androecium and gynoecium was described as well as the pollinic micromorphology and floral morphoanatomy of the three species composing the *Pterostemon* family.

The Pterostemonaceae family is characterized in its embryology by presenting anatropous crassinucellate, bitegmic ovules. The teguments are tristratified having an epidermic origin. The micropyle is present in zig-zag, lineal megaspores in tetrads, functional megaspore is at the chalazal end. The embryo sac is of the Polygonum type. The mature ovule presents a shutter of funiculus-placental origin. The vascular bundle runs through the funiculus up to the chalazal end.

Anthers are bilobulated and tetrasporangiate. Development of the anther wall is of basic type. The epidermis has tannin inclusions; the endothecium stores starch and develops fibrous bands (tympanate basaplate type); two ephemeral mid layers that store starch; secreting tapetum with multinucleated cells (2-4 nucleus); microspore cytokinesis is simultaneous; microspore tetrads are tetrahedral. Pollen grains are released in a tricellular phase. The exine of the three species is tectate perforate, slightly regulate (*P. mexicanus*), tricolporoidate and tricolporate apertures, with circular endoaperture and diverging margins. The exine is 1.4-2.3 μm thick. Sexine - nexine ratio is 2:1 to 3:1. Columellae are imperceptible at light microscopy. Pollen grains are released in monads, and are isopolar and radiosymmetric. They can be quite diverse in size and shape, from subprolate, prolate, prolate-spheroidal to oblate-spheroidal. The polar outline is convex and triangular and the meridional outline can be elliptic or circular.

Pterostemon flowers present syncarpic ovules, styles can either be free or connate at the distal region of the ovary. Stigma can be free or connate. All floral

verticils are pubescent. Two types of trichomes were identified: unicellular with verrucae ornamentations and glandular trichomes constituted of a stem and a globular head. Unicellular trichomes are distributed in sepals, petals, receptacle, styles, stigmas (*P. mexicanus*), anther filament and staminoids. Glandular trichomes are distributed in the receptacle, ovary, sepals and petals. The presence and location of calcium oxalate crystals (druses and prismatic crystals) and condensed tannins distributed along all floral verticiles is described.

This set of embryological and pallinological characters confine and differentiate this family from the Saxifragaceae, Grossulariaceae and Iteaceae families, where Pterostemonaceae has been placed before.

INTRODUCCION

Un ejemplo claro de la necesidad de utilizar una mayor cantidad de caracteres diagnósticos para resolver un conflicto taxonómico, es el caso de la familia Pterostemonaceae. El escaso conocimiento biológico que se tiene de esta familia se ve reflejado en la diferente ubicación y relación con diversas familias, con las que se le ha asociado en los distintos sistemas de clasificación propuestos para las angiospermas. Cronquist (1981; 1988), la coloca como la subfamilia Pterostemnoideae dentro de la familia Grossulariaceae. En cambio, Thorne (1992) la ubica como una subfamilia de la familia Escalloniaceae, sin embargo, en el 2000 cambia su posición hacia Saxifragaceae. Por otra parte, algunos autores como Hutchinson, (1973) y Dahlgren (1983), la ubican como familia "Pterostemonaceae", dentro de los órdenes Cornales y Cunoniales, respectivamente. Las más recientes clasificaciones propuestas por Takhtajan (1997), el mismo Thorne (2003) y la APG (2003) consideran que debe conservar el estatus de familia ubicándola en el orden Saxifragales. Estos sistemas de clasificación sustentan sus hipótesis con base en datos morfológicos, anatómicos, bioquímicos, embriológicos, palinológicos y moleculares.

Con respecto a la embriología de la familia y antes de la realización de este trabajo, sólo se conocían ocho caracteres y algunos no eran consistentes de autor a autor. Con el propósito de aportar nueva evidencia, se decidió llevar a cabo el estudio de la embriología de la familia. En un trabajo que realicé en el 2004, describí la embriología de *P. bravoanus* y aporté 25 nuevos caracteres morfológicos, anatómicos florales y embriológicos. La presente investigación retomó el estudio embriológico y el morfológico-anatómico e incorpora el análisis palinológico en las tres especies de *Pterostemon*. Por último, se realizó una comparación de los resultados obtenidos, tanto embriológicos como palinológicos y morfológico-anatómicos florales de las tres especies de Pterostemonaceae con datos disponibles en la literatura para las familias Saxifragaceae, Grossulariaceae e Iteaceae. Con los resultados obtenidos se elaboró la diagnosis embriológica de la familia Pterostemonaceae.

ANTECEDENTES

La familia Pterostemonaceae está constituida por un grupo monogenérico conformado por tres especies: *Pterostemon mexicanus* Schauer (1847), *Pterostemon rotundifolius* Ramírez (1984) y *Pterostemon bravoanus* Jiménez y Martínez (1997). Rzedowski (1991) menciona que es una familia paleoendémica de México. La distribución del género está confinada al centro y sur de México; habita principalmente en zonas áridas y semiáridas. Se considera que los cambios que acontecieron en el relieve orográfico de México y los climáticos permitieron que el grupo se diversificara (Pérez-Calix, 2003; Jiménez y Martínez, 1997).

❖ DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Pterostemon mexicanus. Especie endémica de la región semiárida de México; se localiza en los estados de San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Puebla e Hidalgo. (Figuras 1 y 2). Esta especie arbustiva crece en matorral submontano, matorral xerófilo, bosque de *Pinus*, en bosque de pino piñonero y juníperos y muy ocasionalmente en bosque tropical caducifolio, a una altitud desde los 500 hasta 2350 m.s.n.m. La floración es de julio a diciembre (Rzedowski, 1991; Pérez-Calix, 2003), sin embargo M. Martínez-Gordillo (comunicación personal) menciona que florece todo el año.

Pérez-Calix (2003), reporta que las poblaciones son más o menos abundantes en la porción semiárida de México y no se consideran susceptibles a la extinción.

Pterostemon rotundifolius. Se localiza en los estados de Puebla, Oaxaca y Guerrero (Figuras 1 y 2), se encuentra distribuida en matorrales xerófilos, bosque de *Quercus c/Brahea* y matorral alto esclerófilo, a una altitud desde los 500 hasta 1900 m.s.n.m. La floración es de enero a septiembre (Jiménez y Martínez, 1997).

Pterostemon bravoanus. Su localización está restringida al estado de Guerrero (Figuras 1 y 2), se distribuye en bosque tropical caducifolio y bosque de *Quercus*, en zonas sombreadas y húmedas y con suelos calizos, entre los 1000 y 1600 m de altitud. La floración inicia en el mes de julio y culmina en el mes de noviembre. Se reporta que las poblaciones son poco abundantes, por lo que se considera que podría encontrarse amenazada (Jiménez y Martínez, 1997).

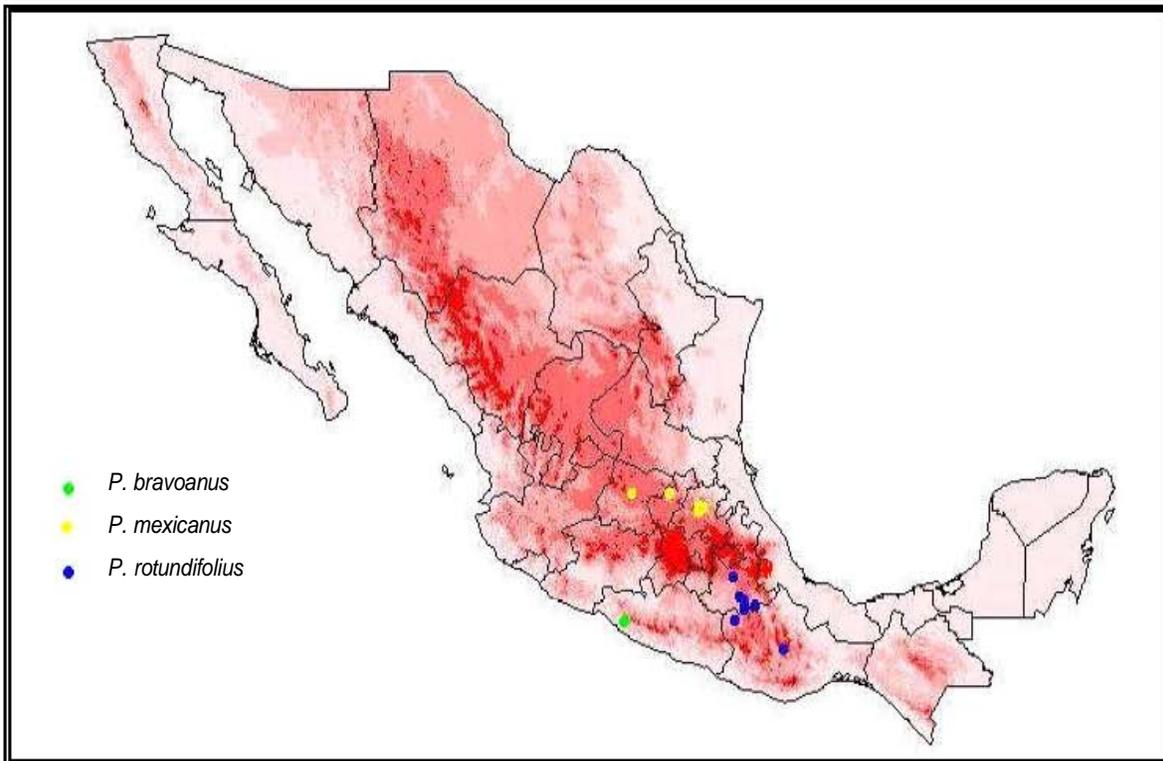


Figura 1. Distribución geográfica de la familia Pterostemonaceae.



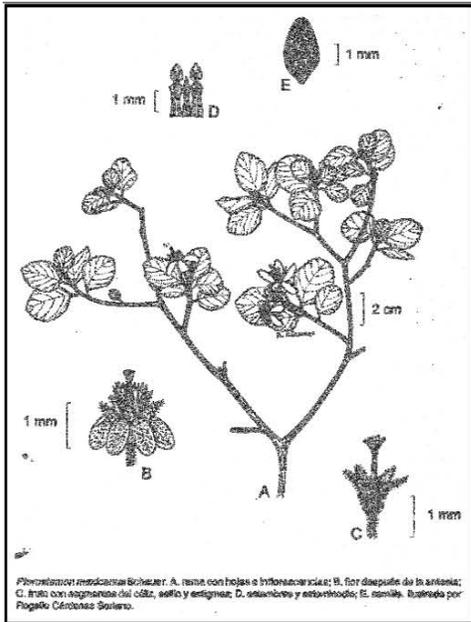
Lámina 1. **A** Arbusto de *P. mexicanus* e inflorescencia. Fotografía tomada en la población que se ubica en la cañada de Tolantongo Hidalgo. **B**. Arbusto de *P. rotundifolius* e inflorescencia. **C**. Arbusto de *P. bravoanus* e inflorescencia. Foto tomada en la población que se ubica en Atlixnac, al noroeste de Petatlán, Guerrero.

❖ DESCRIPCIONES BOTÁNICAS

Pterostemon Schauer, 1847

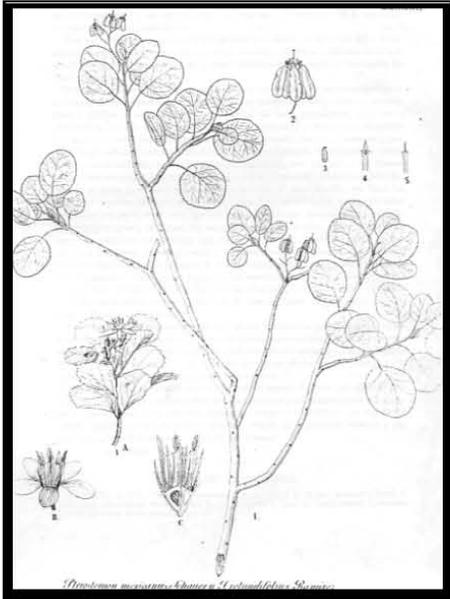
Arbustos o árboles pequeños. Hojas alternas, simples; lámina oblonga, obovada o ampliamente orbicular; ápice obtuso, margen dentado o crenado, base cuneada a redondeada o ligeramente subcordata; haz glabro o peloso, envés glabrescente o peloso; venación pinnada o palmada; pecíolo presente; estípulas generalmente pequeñas, frecuentemente caducas. Inflorescencia en una cima terminal o subterminal, la inflorescencia constituida por 5 hasta 50 flores; bractéolas pequeñas, generalmente caducas, pedúnculo generalmente pubescente. Flores perfectas, vistosas, pediceladas; sépalos 5, unidos en la base, lóbulos con la cara adaxial glabra o pelosa, cara abaxial pelosa; pétalos 5, blancos o rosa-pálido; cara adaxial glabrescente, cara abaxial pelosa; estambres 5, estaminodios 5, filamentos planos, libres unos de otros, ápice dentado; pubescentes; anteras apiculadas; ovario 5 locular, ínfero, peloso; estilo 1, estigma 1, 3 – 5 lobulado, óvulos más de uno por lóculo; placentación axial. Fruto una cápsula.

Pterostemon mexicanus Schauer, 1847



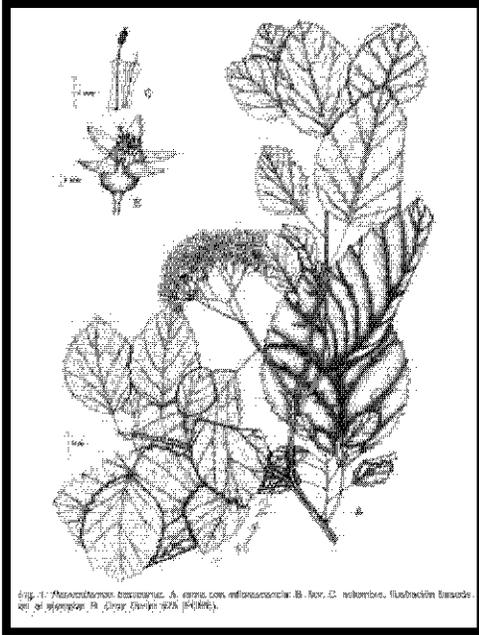
Arbusto 1-3 m, pubescente, corteza costillada. Hojas simples, alternas; lámina (0.7) 2-4 x 1.2-3 cm, obavada a ampliamente abovada, ápice obtuso, margen groseramente dentado o doble dentado en los 2/3 superiores, revoluto, base cuneada; haz peloso, envés densamente piloso; venación pinnada, craspedodroma, venas laterales 3-4 pares, el par proximal suprabasal; pecíolo 4-6 mm; estipulas 0.5-1 mm, linear-tubuladas, caducas. Inflorescencias en cimas subterminales con 5-12 flores, pedúnculos pubescentes, brácteolas 1.5 -2 mm, linear-lanceoladas, caducas. Flores perfectas, actinomórficas; pedicelo 4-5 mm, peloso; sépalos 5, 5 mm, linear-lanceolados, unidos sólo en la base, cara adaxial glabrescente, cara adaxial pubescente; pétalos 5, 8-10 x 4-5 mm, oblongos, base estrechamente cuneada, blancos, reflejos, cara adaxial glabra, cara abaxial pelosa; estambres 5, estaminodios 5, filamentos planos, libres unos de otros, pubescentes, anteras cordiformes, apiculadas; ovario 5 locular, peloso; estilo pubescente; estigma con 5 lóbulos esféricos, a veces separados, óvulos 1 por lóculo; placentación axial.

Pterostemon rotundifolius Ramírez, 1894



Arbusto ramosísimo, de un metro de altura, dicótomo; tallos cilíndricos, pubescentes, con lenticelas; hojas alternas, entrenudos cortos; pecíolos de casi la mitad de la longitud de la lámina, pubescentes; lámina redondeada u ovado-redonda, de 2.0 a 3.0 cm de largo y un poco menos de ancho; base redondeada; margen ligeramente revoluto, dentado, dientes muy pequeños, glanduloso-callosos, ciliado; haz glutinoso, cubierto por un barniz resinoso brillante; envés inferior-pubescente, con puntos blancos formado por secreciones glandulares; estípulas caducas, pequeñas, aleznadas y pubescentes; inflorescencias en cimas paucifloras; pedúnculos pubescentes; así como el cáliz, que tiene las divisiones erectas, triangulares y de la misma longitud del tubo; pétalos obovados, alargados, reflejos, en la base ligeramente ciliados, blancos, marcescentes y de 7 mm de largo; estambres 10, erectos, superando al cáliz, vellosos por ambas caras. Los exteriores más grandes, más anchos y más alados, los interiores más angostos, aleznados y estériles; ovario semi-ífero, 5-locular; óvulos ascendentes, insertos sobre placentas axiales, estilo pubescente, separados y después completamente concretos y más largo que los estambres; estigma con cinco lóbulos obtusos; cápsula dehiscente por el ápice; semillas alargadas, con testa cartilaginosa, provistas de albumen.

Pterostemon bravoanus Jiménez-Ramírez y Martínez-Gordillo, 1997



Arbustos 1-4 m de alto. Hojas 3.5-9 (-13) x (-2.5) 4-7(-9) cm, ampliamente elípticas, a veces ligeramente triangulares o romboides, ápice redondeado, margen irregularmente crenado dentado, base redondeada, obtusa o raramente cuneada, en algunas ocasiones oblicua; haz glabro, ocasionalmente con gotitas de resina, envés piloso, 5-6 (-9) pares de venas laterales; pecíolo (0.7-)1.4-2.7(-4) cm de largo; estípulas 1.5-2 mm, lineares, pubescentes. Cimas subterminales, con muchas flores (50 o más), pedúnculos pubescentes; bractéolas lineares, similares a las estípulas. Flores perfectas, pediceladas, pedicelo 4-6.1(-7) mm; sépalos 5, 2.3-3 x 1.4-1.8 mm, triangulares, unidos en la base, haz glabro, envés pubescente; pétalos 5, 4-6.5 x (-1.5)2-2.5(-3) mm, elípticos, blancos, erectos, revolutos en el ápice, pubescentes por fuera; estambres 10, 5 fértiles, 5 estaminodios, más grandes que el cáliz; finalmente planos, anchos y alados, con dos dientes en el ápice, glabros en la cara adaxial, pubescentes abaxialmente; anteras elípticas, apiculadas; ovario 5-locular, piloso; estilo pubescente; estigma con 5 lóbulos esféricos. Fruto y semillas desconocidos.

❖ UBICACIONES TAXONÓMICAS DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE

La ubicación de la familia Pterostemonaceae y su inclusión en diversos taxa ha sido controversial. En los diversos sistemas de clasificación que se han propuesto para las angiospermas (Hutchinson 1973; Cronquist, 1981, 1988; Dhalgren, 1983; Takhtajan, 1997; Thorne, 1992, 2000, 2003; APG, 2003), la familia Pterostemonaceae ha ocupado diferente ubicación e incluso diferente rango jerárquico. Cronquist (1981) y (1988), Thorne (1992), colocan a la subfamilia “Pterostemnoideae” como parte de las familias Grossulariaceae y Escalloniaceae respectivamente. Mientras que Hutchinson (1973), Dhalgren (1983), Takhtajan (1997), Thorne (2003) y APG (2003) coinciden que debe tener el estatus de familia, nombrándola “Pterostemonaceae”, constituida por un único género *Pterostemon* y la ubican en el orden Cunoniales, Cornales y Saxifragales respectivamente (Cuadro 1).

Hutchinson (1973), propone que las Dicotiledóneas se dividan en leñosas y herbáceas. En esta última subdivisión ubica al orden Saxifragales y dentro de este orden incluye a la familia Saxifragaceae. Mientras que en las leñosas sitúa al orden **Cunoniales**, el cual está constituido por las familias Hydrangeaceae, Escalloniaceae, Grossulariaceae y **Pterostemonaceae**, entre otras. Con respecto a la familia Pterostemonaceae menciona que las características que definen a la familia son: presencia de estípulas pequeñas, que nunca están adnadas al pecíolo; el androceo está constituido por 10 estambres, cinco fértiles y cinco estaminodios; los filamentos de las anteras son dentados; presencia de un único estilo; las hojas son simples; el ovario es ínfero y la cápsula del fruto es septicida.

CUADRO 1. Ubicación de la familia Pterostemonaceae en los diferentes sistemas de clasificación propuestos para las angiospermas

HUTCHINSON (1973)	CRONQUIST (1981 y 1988)	DAHLGREN (1983)	TAKHTAJAN (1997)	THORNE (2003)	APG. (2003)
ELYNOMILES	ROSALES	CORDALES	SAXIFRAGALES	SAXIFRAGALES	SAXIFRAGALES
MEMPHITRACACEAE	SAXIFRAGACEAE	ESCALLONACEAE	TETRACARPACEAE	TETRACARPACEAE	CRASSULACEAE
ESCALLONACEAE	HYDRANGEACEAE	MONTIACEAE	PENTHORACEAE	CRASSULACEAE	APHANOPETALACEAE
(ITEOIDEAE)	GRASSULIACEAE	HYDRANGEACEAE	CRASSULACEAE	PENTHORACEAE	TETRACARPACEAE
GROSSULARIACEAE	PTEROSTEMONOIDEAE	PTEROSTEMONACEAE	SAXIFRAGACEAE	SAXIFRAGACEAE	SAXIFRAGACEAE
HYDRANGEACEAE	ITEOIDEAE		GROSSULARIACEAE	APHANOPETALACEAE	ITEACEAE
	RIBESOIDEAE		PTEROSTEMONACEAE	ITEACEAE	GROSSULARIACEAE
			ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE	PTEROSTEMONACEAE
			EREMOSYNACEAE	GROSSULARIACEAE	
			VAHLIACEAE	HALOGACEAE	

Cronquist (1981; 1988), plantea que el orden **Rosales** está constituido por las familias: Saxifragaceae, Grossulariaceae, entre otras; y dentro de la familia **Grossulariaceae** ubica a las subfamilias: Pterostemonoideae, Ribesoideae, Iteoideae, Escallonioideae, etc. Describe de manera detallada las características de la familia Grossulariaceae, sin embargo, sólo especifica como única característica morfológica para **Pterostemonoideae** la presencia de estípulas, que también están presentes en Iteoideae y en algunas especies de *Ribes* (Cuadro 2).

Cuadro 2. Descripción botánica de la familia Grossulariaceae publicados por Cronquist (1981), en la cual se incluye a la subfamilia Pterostemonoideae.

GROSSULARIACEAE

Flores comúnmente axilares o terminales, racimos bracteales o brácteas, además panículas o pequeñas umbelas, o solitarias en la axila superior, libres (*Phyllonoma*). Flores perfectas o unisexuales; periginas a epiginas; hipantio pateliforme o tubular, sépalos imbricados a valvados, aparecen como lóbulos sobre el hipantio, algunos más o menos petaloides. Pétalos, en muchos casos, alternos con los sépalos, o estaminodios alternando con los sépalos. **Anteras tetrasporangiadas y ditecas con abertura longitudinal; granos de polen binucleados. Aberturas colporadas [(2) 3 (-5)] o poradas (11 poros) en *Ribes*.** Disco nectarífero dispuesto en la parte interna del estambre. **Ovario súpero o ínfero. Gineceo constituido por numerosos carpelos (2, 3 a 7), sincárpicos. Ovario plurilocular, placentación axial, o unilocular y placenta parietal (Tetracarpaea) estilos distintos, o connados en la base, formando un único**

estilo con un estigma húmedo o seco; lóbulos del estigma capitados o peltados. Óvulos numerosos, anátropos, bitégmicos (*Ribes*) o unitégmicos, crasinucelados o tenuinucelados, en algunos casos desarrollan tapete integumentario; el desarrollo del endospermo es de tipo nuclear, celular o incluso helobial. Fruto una cápsula o baya; semillas numerosas, ariladas; embrión dicotiledóneo, semillas pequeñas a libremente largas, endospermo abundante a escaso, con proteínas y aceites, algunos con hemicelulosa.

PTEROSTEMONOIDEAE

Presencia de estípulas adnadas al pecíolo.

* Se señalan con negritas los caracteres embriológicos utilizados.

Dahlgren (1983), indica que el orden Saxifragales está conformado por las familias Grossulariaceae, Iteaceae, Saxifragaceae, etc. En el orden **Cornales** incluye a las familias Escalloniaceae, Montiniaceae, Hydrangeaceae y **Pterostemonaceae**. El autor pone énfasis en lo incierto del estatus y la posición de la familia Pterostemonaceae y no menciona ningún carácter diagnóstico que delimite a la familia Pterostemonaceae.

Takhtajan (1997), propone que el orden **Saxifragales** está constituido por las familias Saxifragaceae, Grossulariaceae, Iteaceae y **Pterostemonaceae**, entre otras. Takhtajan describe de manera detallada las características que definen a la familia Pterostemonaceae (Cuadro 3). Es importante mencionar que en esta publicación Takhtajan integra nueva evidencia molecular, proporcionada por Morgan y Soltis (1993), donde los resultados moleculares de la secuenciación de nucleótidos del gen *rbcL* (gen que codifica para la subunidad de la ribulosa 1, 5-difosfato carboxilasa - oxigenasa) indican que la familia Pterostemonaceae tiene una relación estrecha con la familia Saxifragaceae, además señalan que las familias Pterostemonaceae e Iteaceae son familias hermanas y este clado a su vez está relacionado con la familia Grossulariaceae.

Cuadro 3. Descripción botánica del orden Saxifragales publicada por Takhtajan (1997), en la cual se incluye a la familia Pterostemonaceae.

SAXIFRAGALES

Flores solitarias o inflorescencias de varios tipos; flores bisexuales. Flores actinomorfas o zigomorfas, usualmente con perianto doble, perianto usualmente pentámero, formando un tubo floral, libre o adnado en la base del ovario; número de sépalos variable (3, 5 ó más de 10), libres o connados, imbricados o valvados; pétalos alternos con los sépalos, libres o connados, imbricados o valvados; Estambres numerosos generalmente el doble del número de pétalos, arreglados en 1 a 2 ciclos; estaminodios presentes; estambres fértiles constituidos de **anteras tetrasporangiadas**, basifijas o dorsifijas, ligeramente introrsas o latrorsas; dehiscencia longitudinal; **tapete secretor**; **citocinesis simultánea**; **los granos de polen se liberan en estado bicelular o tricelular**; **granos de polen tricolpados y tricolporados a periporados**. Discos nectaríferos intrastaminales. Gineceo con (2-6-7-8) carpelos libres o mas o menos connados; estilos libres; estigmas carinales o usualmente capitados, libres y algunos decurrentes; **ovario súpero, semi-ínfero a ínfero**; **número variable de óvulos por carpelo**; **óvulos anátropos, bitégmicos o raramente unitégmicos** (Tetracarpaeaceae, *Darmera*, sección *Micranthes* de *Saxifraga*, *Choristylis*, Eremosynaceae), **crasinucelados** (Vahliaceae y Eremosynaceae) o **tenuinucelados**. **Gametofito femenino tipo Polygonum a tipo Allium**. **Endospermo celular, helobial o nuclear**. Tipos de frutos: cápsulas o bayas. **Semillas pequeñas a diminutas**; **con exotesta o raramente exotesta-endotesta, con pequeños embriones y usualmente abundante endospermo**.

PTEROSTEMONACEAE

Familia constituida por especies arbóreas y arbustivas; elementos traqueales con ornamentación escalariforme. Las hojas son alternas, dentadas y brillosas; envés cubierto por resinas y es ligeramente pubescente (tricomas glandulares); estípulas pequeñas, subuladas y deciduas; estomas anomocíticos. Inflorescencia de tipo cimoso. Flores bisexuales, actinomórficas y pentámeras; cáliz turbinado, adnado al ovario; lóbulos triangulares-tubulados, valvados y erectos; pétalos imbricados, conspicuos, ligeramente reflexos, pubescentes y blancos; estambres 10 en dos ciclos, los cinco externos son fértiles; los estambres erectos, epipetalos; los filamentos aplanados, con ápices denticulados, dorsifijos, mucronatos, mientras que las anteras son introrsas; granos de polen

tricolporados, con endoabertura compleja; exina tectada. Gineceo constituido de 5 carpelos; estilo 5-lobulado, con 5 estigmas radiados que se separan con la edad; **ovario ínfero, placentación axial, lóculos constituidos de 4-6 óvulos. Frutos con pocas semillas, cápsulas con dehiscencia septicida, leñosas con presencia aún de sépalos erectos y pétalos reflexos. Semillas con testa cartilaginosa, embrión alargado y rodeado por endospermo.**

* Se señalan con negritas los caracteres embriológicos utilizados.

Thorne (2000), hace una inspección de diversas publicaciones y con base en esta nueva información recopilada (principalmente incorporando la reciente evidencia palinológica, molecular, química, entre otros estudios), hace modificaciones a su última versión publicada en 1992, en la cual la subfamilia Pterostemnoideae formaba parte de la familia Escalloniaceae (orden Hydrangeales). Y ubica dentro de las **Saxifragales** a las familias Saxifragaceae, Grossulariaceae, Iteaceae y **Pterostemonaceae**, entre otras. **Thorne (2003)** mantiene el estatus jerárquico de la familia Pterostemonaceae, así como su posición dentro del orden Saxifragales; sin embargo, el autor en ninguna de sus publicaciones (1992, 2000 y 2003) incluye las descripciones de los órdenes y familias.

APG (Angiosperm Phylogeny Group 2003). El sistema se basa en la síntesis de información morfológica, anatómica, embriológica, fitoquímica y principalmente en estudios moleculares. Los autores plantean que el orden **Saxifragales** (core eudicots) está constituida por 16 familias, donde el clado formado por la familia **Pterostemonaceae**, Iteaceae, Grossulariaceae y Saxifragaceae comparten las siguientes sinapomorfías: hojas espiraladas; androceo opuesto al cáliz y fruto septicida. Mientras que Iteaceae y Pterostemonaceae comparten las sinapomorfias: C-glycosylflavonas; estípulas; placentación axial; estilo único y escaso endospermo (Cuadro 4 y Figura 3).

Estudios filogenéticos con base en datos moleculares realizados por Morgan y Soltis (1993) y Soltis y Soltis (1997) de las Saxifragaceae s. l.,

apoyan al clado constituido por las familias: Saxifragaceae, Grossulariaceae, Iteaceae y Pterostemonaceae, siendo estas dos últimas grupos hermanos.

Cuadro 4. Descripción botánica del orden Saxifrales por la APG (2003), en la cual se incluye a la familia Pterostemonaceae.

SAXIFRAGALES

Ácidos pelágicos, myricetin, flavonoides; ceras cuticulares agrupadas en túbulos; hojas dentadas, con glándulas y foramen apical, venas laterales; anteras basifijas, apiculadas; polen colporado, meristemo floral plano-cóncavo en la primeras etapas de desarrollo, gineceo semi-ínfero, carpelos libres, al menos en la zona apical, micrópilo bistomal, estigmas decurrentes y ligeramente húmedos; frutos secos; semillas con desarrollada exotesta.

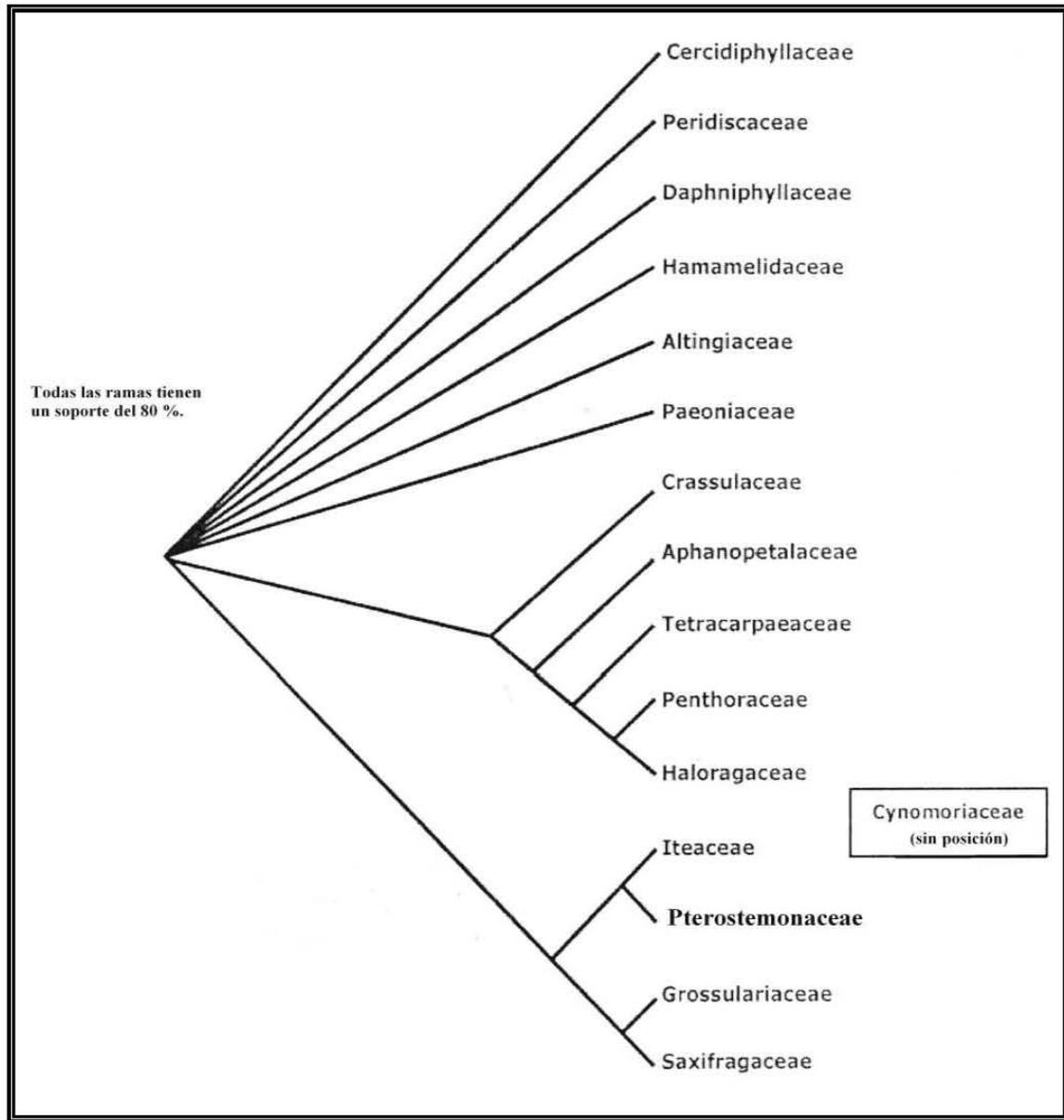
PTEROSTEMONACEAE

Arbustos. Presenta tricomas glandulares, cónicos a peltados; elementos de vaso con perforaciones simples; estípulas caulinares y pequeñas; inflorescencia de cima corimbosa; cáliz valvado; **androceo pentámero**, opuesto al cáliz, filamentos aplanados, dentados, anteras con ápices; polen 3-colporado; estaminodios 5 opuestos a la corola, disco ausente, **gineceo pentacarpelar, ínfero, 4-6 óvulos ascendentes por carpelo**; estilos mas o menos radiando, estigmas capitados; corola persistente en el fruto.

Pterostemonaceae se parece a las Rosaceae, ambas son leñosas y tienen hojas estipuladas, serradas, espiraladas. Sin embargo, la presencia de tricomas glandulares cónicos o peltados, y las flores con un verticilo constituido de cinco estambres con filamentos dentados y un verticilo de cinco estaminodios, permite reconocer a la familia Pterostemonaceae como distinta.

- Se señalan con negritas los caracteres embriológicos utilizados.

Figura 3. Cladograma del orden Saxifragales (según la APG, 2003).



Los caracteres embriológicos utilizados en las distintas propuestas de clasificación para Pterostemonaceae son muy escasos y varían según los sistemas de clasificación. Así Hutchinson (1973) menciona como únicos caracteres embriológicos al **ovario ínfero** y la **ausencia de endospermo**, mientras que Cronquist, (1981 y 1988), Dahlgren (1983) y Thorne (2003), no mencionan ningún carácter embriológico.

Takhtajan (1997), indica algunas características embriológicas de la familia Pterostemonaceae como: **ovario ínfero, placentación axial, lóculos constituidos de 4-6 óvulos. Frutos con pocas semillas, cápsulas con dehiscencia septicida, leñosas con presencia de sépalos erectos y pétalos reflexos. Semillas con testa cartilaginosa, embrión alargado y rodeado por endospermo.** Y la APG (2003), solo menciona que tanto el **androceo** como el **gineceo es pentámero**, el **ovario** es **ínfero** y presenta de **4-6 óvulos ascendentes por carpelo.**

Es claro que el uso tan restringido de los caracteres embriológicos usados por los taxónomos en sus descripciones, se deben a su casi total desconocimiento, pues antes de Pérez-Pacheco (2004), prácticamente no sabía nada al respecto.

❖ ESTUDIOS PREVIOS EN LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE

Hideux y Ferguson (1976), realizan el estudio palinológico de las Saxifragaceae *sensu lato*, e incluyen a *Pterostemon mexicanus* como representante de la subfamilia Pterostemnoideae. Los granos de polen de *P. mexicanus* se caracterizan por presentar aberturas compuestas constituidas por una ectoabertura larga y una endoabertura compleja, con exina tectada, perforada.

Morgan y Soltis (1993), realizan el estudio filogenético de las Saxifragaceae *sensu lato* basándose en las secuencias de nucleótidos del gen *rbcl*. Como único representante de la subfamilia Pterostemnoideae incluyen a *P. mexicanus*. Los resultados moleculares indican que el grupo Saxifragoideae, es grupo hermano del clado constituido por Pterostemnoideae e Iteoideae y a su vez este clado es grupo hermano de *Ribes*. Con respecto a *Pterostemon*, los autores mencionan que los pocos caracteres conocidos de evidencia embriológica (óvulos crasinucelados y bitégmicos), soportan las alianzas entre Pterostemnoideae, Iteoideae y Saxifragoideae, sin embargo los caracteres palinológicos descritos en *Pterostemon* (polen tectado, perforado, con aberturas compuestas), y los morfológicos florales (5 estambres fértiles, 5 estaminodios, 5 carpelos y escaso

endospermo) no ratifican estas alianzas entre los taxa. Los autores concluyen que para comprender y esclarecer las relaciones filogenéticas de *Pterostemon* es necesario estudiar en detalle la anatomía de la madera, la anatomía floral, la embriología, así como estudios bioquímicos y moleculares.

Wilkinson (1994) describe la anatomía de las hojas y la anatomía de la madera de de las especies: *P. mexicanus* y *P. rotundifolius*. Con base en las características encontradas en la estructuras de la madera de *Pterostemon*, el autor concluye que es una planta xeromórfica debido a que presenta elementos de vaso que miden alrededor de 20 micras y la cantidad de elementos de vaso por mm² excede a los 500. Es decir, es una característica anatómica propia de los ambientes xerófitos.

Las hojas de *Pterostemon* presentan indumento, ceras y resinas, especialmente sobre la superficie de la cara abaxial. Según el autor estas características desempeñan dos posibles funciones: protección al calor y a la sequía y protección contra el hervivorismo.

Soltis y Soltis (1997), estudian la filogenia en Saxifragaceae *sensu lato*, mediante la comparación de topologías basadas sobre secuencias de 18S rADN y *rbcl*. Como único representante de la subfamilia Pterostemonoideae incluyen a *P. rotundifolius*. El análisis de las secuencias de 18S rADN corroboran los resultados obtenidos del análisis del gen *rbcl*. De manera que queda definido el clado de las Saxifragaceae *sensu stricto* (constituido de 30 géneros de plantas herbáceas) y concluyen que las Saxifragaceae *sensu stricto* tienen origen polifilético; por otra parte, el clado constituido de las Saxifragales (Saxifragaceae *sensu lato*) está constituido por: Iteoideae, Ribesoideae, Pterostemonoideae, entre otros.

Bruce (1999) lleva a cabo el estudio de los perfiles de flavonoides, así como el estudio del ADN de *Itea virginica*, *P. rotundifolius* y *P. mexicanus*. El resultado del análisis del perfil de flavonoides de *Pterostemon* indica que el

arreglo de C-glucosylflavonas son muy similares a los obtenidos en *Itea*. Además, el arreglo de C-glucosylflavonas sintetizadas por las especies *Pterostemon*, acumulan quercetin 3-O-glucósido y 3-O-rutinoside, componentes que normalmente se han visto en las saxifragáceas. Por lo anterior se concluye que *Pterostemon* está relacionado tanto con *Itea*, como con la familia Saxifragaceae, mientras que los estudios de ADN señalan que *Pterostemon* e *Itea* son grupos hermanos y son un clado derivado dentro del clado Saxifragales. Comparando ambos resultados obtenidos de los perfiles bioquímicos y el estudio del ADN, concluyen que la característica de que *Pterostemon* acumule flavonoides así como C-glycosylflavonas, permite especular la secuencia evolutiva de producción de flavonoides en estos taxa. Esto es que *Pterostemon* posiblemente representa una forma intermedia entre las *saxifragas* e *iteas*.

Pérez-Calix (2003) realiza el inventario de la flora del bajío Mexicano y regiones adyacentes, menciona que en el área bajo estudio (Guanajuato y Querétaro) se encontraron dos variantes de la especie ***P. mexicanus***. La primera incluye a las plantas que crecen en la zona más seca, que llevan pecíolos menores de 7 mm de largo, láminas de las hojas de menos de 3.6 cm de largo por 2.7 cm de ancho, con mayor frecuencia de forma suborbicular a obovada. La segunda corresponde a la población encontrada en bosque tropical caducifolio, en el municipio de Arroyo Seco, que presentan pecíolos de hasta 1.5 cm, láminas de (2.3-) 4 a 6.5 cm de largo por (2-) 3 a 5.6 cm de ancho y son menos coriáceas que las de los individuos de la región árida. Sin embargo, en lo que se refiere al hábito de la planta, la inflorescencia, la flor y el fruto, las dos variantes son muy similares, por lo que se decide que por el momento no hay cabida para reconocer dos taxa distintos.

❖ EMBRIOLOGÍA DE *Pterostemon bravoanus*.

No existen estudios embriológicos para Pterostemonaceae, los tratados de embriología taxonómica (Davis, 1966 y Johri, 1992) no la mencionan ni como familia, subfamilia ni género, por tal motivo se decidió abordar el estudio embriológico y teniendo en consideración que los estudios ontogenéticos aportan alrededor de 30 caracteres que sirven para delimitar taxa en la construcción de las clasificaciones, e inferir las relaciones filogenéticas entre taxa a distintos niveles de estatus jerárquico, mediante la identificación de estructuras homólogas (Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Bojwani y Bhatnagar, 1974; Palser, 1975; Tobe, 1989; Stuessy, 1990; Johri *et al.*, 1992; Radford, 1986; Sivarajan, 1991; Dhalgren, 1991). La embriología de *P. bravoanus* (Pérez-Pacheco, 2004) constituye el primer estudio embriológico de la familia. Esta especie se caracteriza por poseer óvulos anátropos, crasinucelados, bitégmicos, ambos tegumentos triestratificados, micrópilo en zigzag, saco embrionario posiblemente tipo Polygonum. Anteras tetrasporangiadas, bilobuladas; el desarrollo de la pared de la antera es tipo básico; epidermis persistente y las células con taninos condensados; endotecio fibroso; dos capas medias efímeras; tapete secretor y multinucleado; citocinesis simultánea; tétradas tetraédricas; el grano de polen maduro con aberturas tricolporadas y con exina perforada; los granos se liberan en etapa bicelular. Se observó degeneración de anteras y óvulos, en diferentes etapas de desarrollo, así como la aborción de granos de polen, y la ausencia de semillas en una gran cantidad de frutos.

También se describió la micromorfología floral de *P. bravoanus*, que posee estomas anomocíticos, éstos se distribuyen en el receptáculo del ovario y en los sépalos; tricomas glandulares y tricomas unicelulares, con ornamentaciones verrugosas. Se observó la distribución de células idioblásticas con inclusiones de taninos y cristales de oxalato de calcio (drusas y cristales poligonales).

JUSTIFICACIÓN

El grupo *Pterostemon* ha sido ubicado en diferentes rangos jerárquicos como género, subfamilia y familia dentro de distintas familias como Saxifragaceae, Grossulariaceae e incluso Escalloniaceae, este conflicto taxonómico es debido al escaso conocimiento que se tiene del grupo. Actualmente las más recientes clasificaciones propuestas por Takhtajan (1997), Thorne (2003) y la APG (2003) la ubican como la familia Pterostemonaceae siendo grupo hermano de Iteaceae, en el orden Saxifragales. Estas hipótesis de clasificación se han basado en estudios bioquímicos, palinológicos, morfológicos florales, vegetativos y moleculares, que se han realizado en una o dos de las tres especies de *Pterostemon*. Con respecto a la embriología, sólo se conocen ocho caracteres para la familia y se desconoce su biología reproductiva, por tal motivo en la presente investigación se decidió llevar a cabo el estudio embriológico, así como el estudio morfo-anatómico floral y el análisis palinológico en las tres especies de *Pterostemon*, con la finalidad de caracterizar embriológicamente a la familia Pterostemonaceae.

OBJETIVOS

I. GENERAL

- Caracterizar embriológicamente a la familia Pterostemonaceae.

II. PARTICULARES

- Describir y obtener caracteres embriológicos relacionados con la microsporogénesis y microgametogénesis de *P. mexicanus* y *P. rotundifolius*.
- Describir y obtener caracteres embriológicos relacionados con la megasporogénesis y megagametogénesis de *P. mexicanus* y *P. rotundifolius*.
- Estudiar la morfología polínica de las tres especies del género *Pterostemon*: *P. mexicanus*, *P. rotundifolius* y *P. bravoanus*.
- Describir la morfología y anatomía floral de la familia Pterostemonaceae.
- Comparar los caracteres morfológicos, anatómicos, embriológicos y palinológicos de la familia Pterostemonaceae con la literatura referente a las familias Saxifragaceae, Grossulariceae e Iteaceae.

MATERIAL Y MÉTODO

TRABAJO DE CAMPO

Botones florales y flores en anthesis de *Pterostemon bravoanus* fueron colectados en el mes de febrero del 2004 en el municipio de Atlixac, 3.8 km al NO de Petatlán, en el estado de Guerrero. De esta localidad se colectó material para herborizar y se extrajeron anteras que fueron utilizadas para el estudio palinológico.

En el mes febrero de 2005 se realizó la colecta de material biológico de *Pterostemon mexicanus* en el municipio de Ixmiquilpan (Hidalgo), 3 km al SE del Cubo, por la vereda que conduce a Arroyo Hondo y que finalmente lleva al Balneario Tolantongo, 99° 01' 36.8" W, 20° 37' 55.2"N. Una nueva colecta se realizó en agosto del mismo año en el municipio de Ixmiquilpan en la misma localidad, 99° 01' 37" W, 20° 37' 55" N. Se herborizó el material recolectado y se disectaron anteras que fueron procesadas para el análisis morfológico del polen.

Botones florales y flores de *Pterostemon rotundifolius* fueron proporcionados por el M. en C. Jaime Jiménez R. La colecta se realizó en el mes de febrero del 2005 en el municipio de Zapotitlán de las Salinas en el estado de Puebla, 2 km al NE de San Lucas Tetelitlán; en el mes de junio del 2006 se realizó una nueva colecta en la misma localidad.

Las muestras de polen de *P. rotundifolius* fueron obtenidas del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME), de muestras de herborizados que fueron colectadas en dos localidades: a 1.6 km de terracería en el km. 25.8, autopista Coacnolapan-Oaxaca y municipio Chapula, Puebla a, 97° 28' 10.92" W, 18° 37' 03.5" N, altitud 2039 m.n.s.m. y 97° 28' 0.25" W, 18° 37' 12.3 N, altitud 2067 m.n.s.m.

TRABAJO DE LABORATORIO

Se separaron botones florales de *P. mexicanus* y *P. rotundifolius* en distintos rangos de tamaños, con la finalidad de establecer las distintas etapas de desarrollo (Tabla 1; figuras 4 y 5). Las etapas florales de *P. bravoanus*, ya se habían establecido en un trabajo anterior (Pérez- Pacheco, 2004), por lo que sólo se utilizaron las etapas 3, 4, 5 y 6, pues se considera que en estos rangos pueden encontrarse las etapas de desarrollo que aún faltan por describir (Tabla 1 y figura 6).

ETAPA	LONGITUD (mm)
1	3 - 3.9
2	4 - 4.9
3	5 - 5.9
4	6 - 6.9
5	7 - 7.9
6	8 - 8.9
7	9 - 9.9
8	10 - 10.9
9	> 11 FLOR EN ANTESIS

Tabla 1. Etapas determinadas para el estudio embriológico utilizados previamente por Pérez-Pacheco (2004).



Figura. 4. Botones florales y flor en antesis de *P. mexicanus*



Figura. 5. Botones florales y flor en antesis de *P. rotundifolius*



Figura. 6. Botones florales y flor en antesis de *P. bravoanus*

MICROTECNIA

El material colectado, botones florales y flores en antesis, se fijó en FAA (Formaldehído 10 ml, ácido acético glacial 5 ml, alcohol etílico 96% 50 ml y agua destilada 35 ml). Para facilitar el estudio del androceo y del gineceo, se disectaron y separaron anteras y óvulos del resto del tejido floral, éstos se incluyeron en dos distintos materiales, Paraplast y LR White (Figura 7). Algunos botones florales y anteras de cada especie fueron procesados para microscopía electrónica de barrido (MEB) (Figura 8).

INCLUSIÓN EN PARAPLAST (López *et al.*, 2005)

La técnica consistió en las siguientes etapas de procesamiento: 1) Deshidratación. Mediante una serie etanólica gradual: 50%, 70%, 85%, 96% y 100% una hora en cada alcohol, 2) Infiltración e Inclusión. Se desplazó de manera gradual el contenido de alcohol de los tejidos celulares mediante mezclas de alcohol absoluto-xilol (1:1) por 30 minutos, xilol puro 15 minutos, xilol-paraplast (1:1) durante 24 horas y paraplast puro máximo 24 horas, se mantuvieron en la estufa a una temperatura a 56° C.

Finalmente las muestras del material vegetal se colocaron y orientaron dentro de las cajas de papel o de metal que fueron llenados con el mismo material de inclusión. Los cortes se realizaron por medio de un micrótopo de rotación y se obtuvieron láminas desde 5 hasta 10 micras de grosor. Después se desparafinaron y se tiñeron con safranina-verde rápido en metilcelosolve (Figura 7).

INCLUSIÓN EN LR WHITE (Hall, 1991)

La técnica consistió en tres etapas de procesamiento: 1) Deshidratación. La cual se realizó de manera gradual en una serie etanólica 30%, 40%, 50%, 70%, 85%, 96% y 100%, una hora en cada uno. 2) Infiltración. El material se embebió en LR White al 25% de su concentración, pasando por 50%, una hora en cada uno y por último en LR White al 100%, en esta resina se mantuvo durante 24 horas a 4°C. 3) Inclusión. El material biológico se colocó en cápsulas de gelatina,

orientando según el corte deseado y se procedió al llenado de las cápsulas con LR White, se polimerizó a 56°C, en ausencia de oxígeno, por 12 horas máximo. Una vez polimerizado el material, se procedió a realizar los cortes histológicos por medio de cuchillas de vidrio en un ultramicrotomo. El grosor de los cortes varió según el tamaño del botón floral o flor en anthesis; los botones florales de las primeras cuatro etapas se cortaron a 0.25–1 micras de grosor, para las siguientes etapas hasta 2.5 micras de grosor. Las laminillas obtenidas, se tiñeron con azul de toluidina. Después se realizó la elección de las laminillas que presentaron información relevante y se fotografiaron (Figura 7).

PRUEBAS HISTOQUÍMICAS

Vainillina (Johansen, 1940).

Prueba para identificar taninos condensados. Las laminillas se desparafinaron durante 30 minutos a 56°C y se hidrataron, inmediatamente se aplicó una gota de vainillina 1% y una gota de ácido clorhídrico 8% en cada corte, se realizaron las observaciones en el momento, debido a que esta tinción no es permanente.

Rojo "O" de aceite (López *et al.*, 2005).

Tinción para identificar la cutícula y cuerpos lipídicos. Se desparafinaron las muestras durante 30 minutos a 56°C y se deshidrataron hasta alcohol 50%. Las muestras se mantuvieron embebidas en rojo O de aceite, durante 40 minutos. Después se enjuagaron con alcohol 50%, alcohol 30% y finalmente con agua. Las muestras se montaron con jalea glicerinada.

Reactivo de Lugol (López *et al.*, 2005).

Identificación de cuerpos de almidón. Las muestras se desparafinaron durante 30 minutos, a 56°C y se hidrataron. Se aplicaron unas gotas de lugol durante 3 minutos, se enjuagaron las muestras con agua y finalmente se procedió a su observación, ya que la reacción no es permanente.

Tinción doble de ácido peryódico-reactivo de Schiff - azul negro de naftol (López *et al.*, 2005).

Identificación de polisacáridos insolubles y proteínas. Para esto, las muestras se desparafinaron e hidrataron, inmediatamente se aplicaron unas gotas de ácido peryódico durante 10 minutos y se enjuagaron con agua. Después las muestras se cubrieron con unas gotas de reactivo de Schiff, alrededor de 10 minutos y se lavaron con agua y ácido acético al 2%. Nuevamente se enjuagaron y se aplicaron unas gotas de azul negro de naftol, durante 5 minutos y se enjuagaron con butanol. Por último las muestras se deshidrataron por una serie etanólica (30 – 100%) y xilol-100% de alcohol absoluto (1:1) y xilol puro, durante 3 minutos en cada paso, y finalmente se montaron en resina sintética.

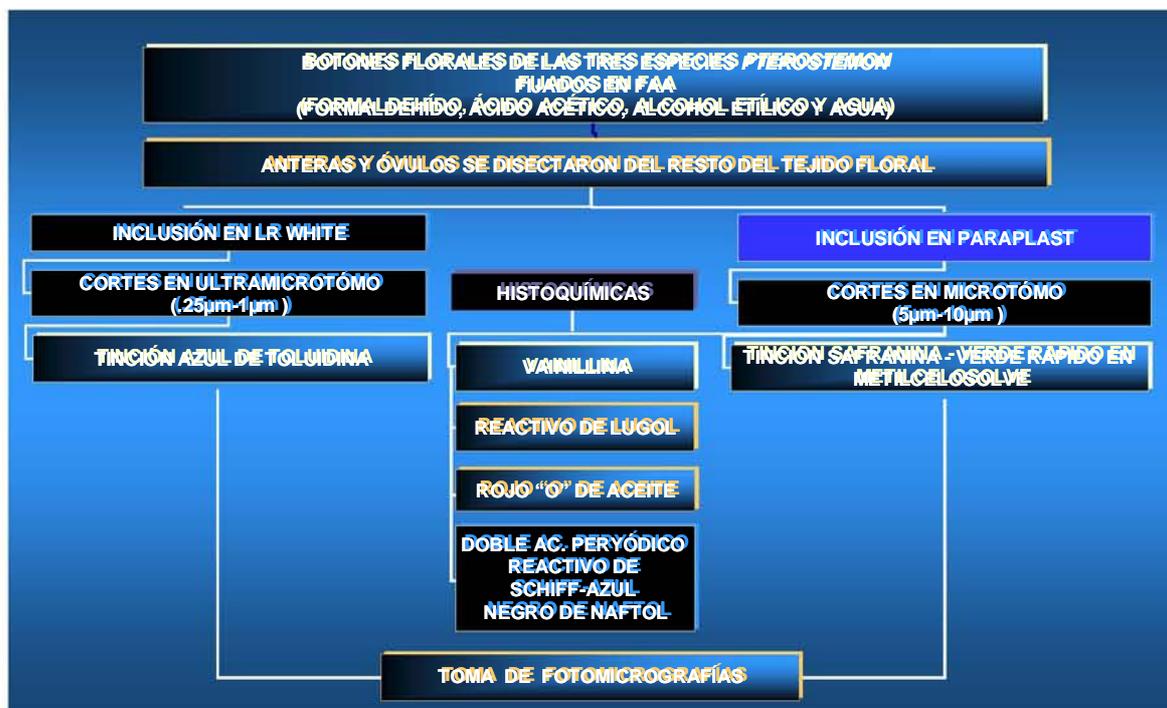


Figura 7. Técnicas de inclusión utilizadas en óvulos, anteras y flores de las tres especies de *Pterostemon*.

MICROSCOPIA ELECTRÓNICA DE BARRIDO (Bozola y Rusell, 1992).

Mediante la utilización del microscopio electrónico de barrido (MEB), es posible observar superficies a grandes aumentos. Esta técnica es fácil de usar y nos proporciona un rango amplio de amplificación. El MEB proporciona una imagen

con profundidad diferencial de campo, la cual es ideal para el estudio comparativo de cualquier superficie.

Flores y granos de polen de las tres especies de *Pterostemon* fueron procesadas para el MEB. El material se deshidrató en una serie gradual etanólica (30 hasta 100%, de este último dos cambios), una hora en cada uno y se mantuvo embebido el material en mezclas de alcohol-acetona (1:1), (1:2), hasta acetona pura, durante 10 minutos en cada paso. Después se llevaron a punto crítico con CO₂ en una desecadora CPD-030 Baltek. Este material se montó en portamuestras metálicos para cubrirse con una capa de oro, por medio de una Ionizadora Denton Vacuum Desk II. Por último se realizaron las observaciones correspondientes y se determinaron las zonas para fotografiar. El material fue procesado en el laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias de la UNAM de acuerdo al diagrama de flujo de la figura 8.

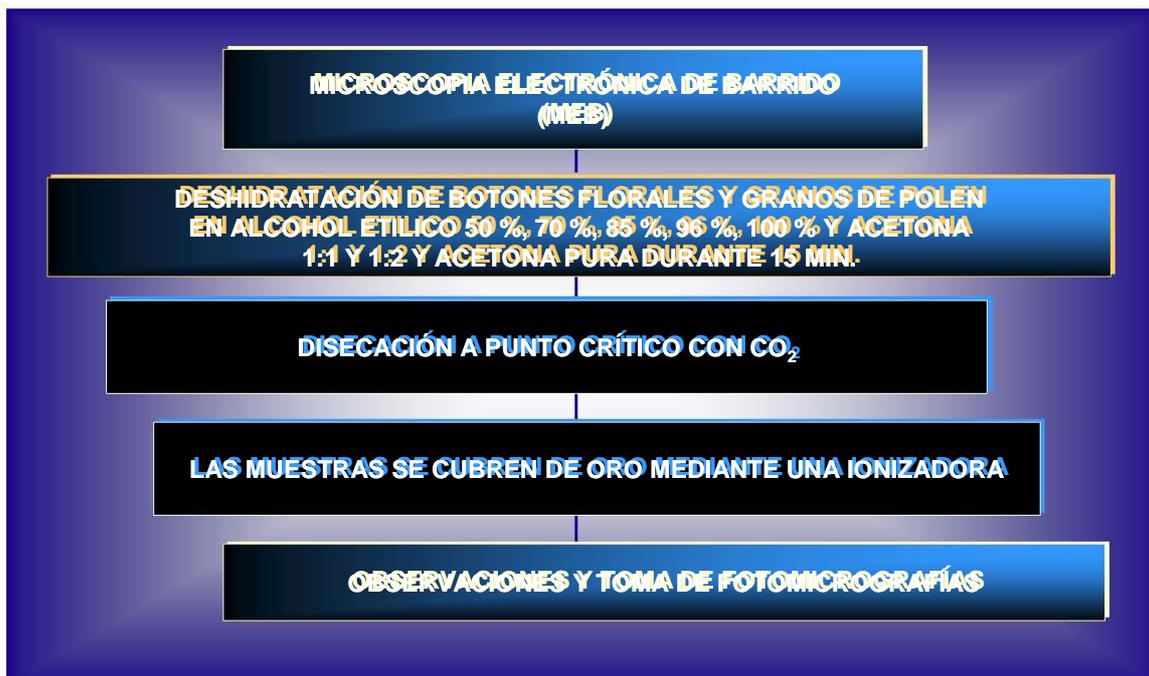


Figura 8. Diagrama de flujo que muestra la técnica de microscopía electrónica de barrido utilizada para procesar botones florales y granos de polen de las tres especies de *Pterostemon*.

ACETÓLISIS

Se disectaron anteras de flores maduras y se maceraron en seco en un tubo de vidrio. Después se agregó la mezcla acetólica (anhídrido acético 9: 1 ácido sulfúrico), dos veces la cantidad del macerado. El tubo se mantuvo en baño maría, alrededor de 65 - 70°C de 8 a 9 minutos agitando continuamente. La reacción se paró con ácido acético y se centrifugo a 2500 g por 5 min. Se agregó ácido acético y se volvió a centrifugar. Luego se lavaron los granos de polen con agua y se centrifugaron hasta neutralizar.

Se tamizó el contenido del tubo y se colocó dentro de un tubo nuevo y limpio y finalmente se centrifugaron a 2500 g por 7 minutos para obtener un concentrado. Se colocó un poco de este concentrado en un cubreobjetos con gelatina sobre una plancha se homogenizó y se colocó el portaobjetos. Una vez seca la preparación, fue sellada con barniz de uñas transparente (Figura 9).

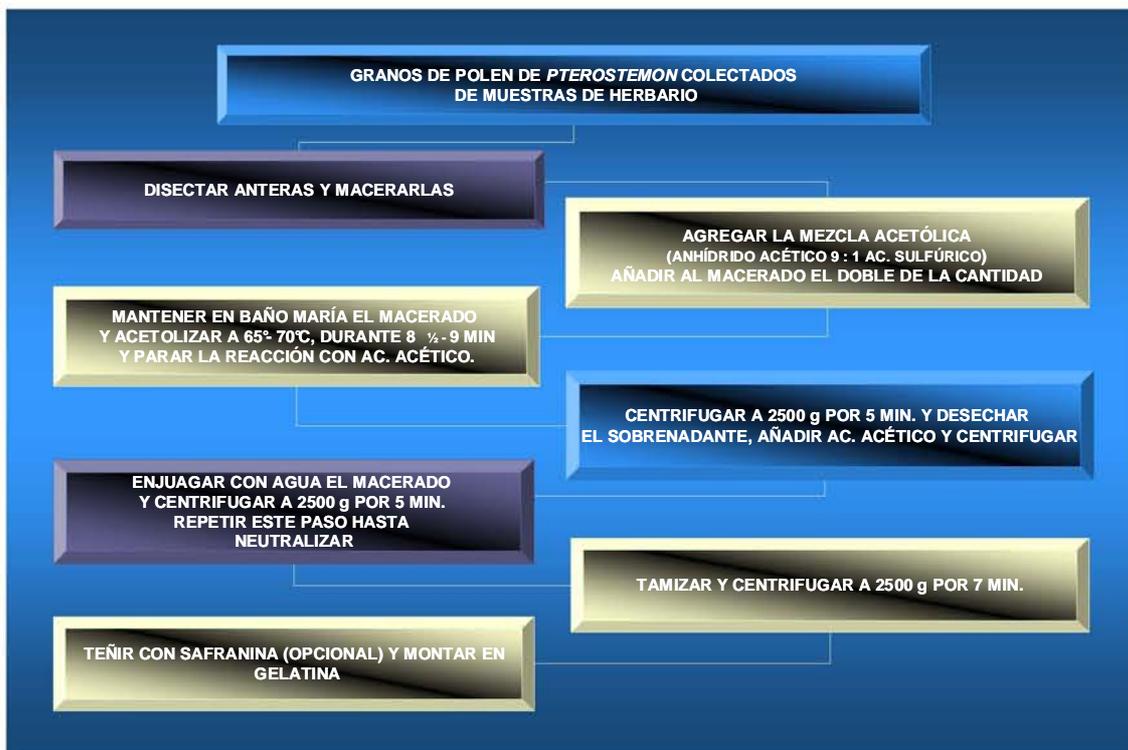


Figura 9. Técnica de acetólisis, para procesar los granos de polen de las tres especies de *Pterostemon* mediante el tratado de acetólisis (Erdtman, 1966).

PARÁMETROS DE MEDICIÓN PALINOLÓGICA

Las observaciones se realizaron mediante microscopía de luz (ML). A 32 granos de polen de cada especie de *Pterostemon*, se les describió el tipo y número de aberturas. Se midió el grosor de la capa de exina y el grosor de la sexina y nexina. Se determinó el tipo de asociación, polaridad, simetría y el contorno polar y meridional. Se les tomaron las siguientes medidas: longitud del eje polar, longitud del eje ecuatorial, así como la distancia entre las terminaciones de las aberturas. Con estas unidades se calcularon la forma, el tamaño y el área polar, y mediante observaciones de granos no acetolizados en microscopía electrónica de barrido (MEB) se describió la escultura del tectum y la ornamentación de las aberturas (Apéndice 1).

La terminología seguida en las descripciones, es básicamente la de Erdtman, (1966) y Punt (2005). Las preparaciones se encuentran depositadas en la colección palinológica del Instituto de Geología, UNAM; con las siguientes clasificaciones: M-12833 y M-12836 para *Pterostemon bravoanus*, M-12834 y M-12837 para *P. mexicanus* y M-12835 y M-12838 para *P. rotundifolius*.



MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA FLORAL



R E S U L T A D O S

❖ MORFOLOGÍA FLORAL DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE

Algunos de los caracteres que se mencionan se corroboraron con los que ya habían sido descritos en trabajos anteriores (Schauer 1847; Ramírez 1893 y Jiménez- y Martínez 1997); las aportaciones que se hacen sobre la morfología floral en la presente investigación se señalan con negritas, y al final de cada descripción morfológica, embriológica y palinológica, se sintetizan los caracteres obtenidos de las tres especies de *Pterostemon* (Cuadros 5 – 12).

Las flores de la familia Pterostemonaceae son perfectas, completas, actinomorfas, epígenas (ovario ínfero y semi-ínfero, $\frac{3}{4}$ partes), pentámeras y raramente **hexámeras**. Todos los verticilos florales son pubescentes. Sépalos triangulares, connados en su parte basal; pétalos blancos o rosados; androceo constituido de 5 estambres fértiles y 5 estaminodios (Lámina 1A y 1D); los estambres fértiles están adnados a los pétalos y los estaminodios están adnados a los sépalos. Las anteras son paralelas, dorsifijas e introrsas; los filamentos son aplanados y dentados. El gineceo es **sincárpico**, pentacarpelar o **hexacarpelar**, con placentación axial, **numerosos óvulos (de 4 hasta 8 óvulos por carpelo)**; **el promedio es de 26 óvulos por ovario en *P. mexicanus*, mientras que en *P. rotundifolius* el promedio es de hasta 29 óvulos por ovario**; cinco estilos con un canal interestilar y cinco estigmas lobulados.

❖ ANATOMÍA FLORAL DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE

GINECEO

El gineceo consiste de un ovario sincárpico, pentacarpelar y pentalocular (Lámina 3A) o hexacarpelar y hexalocular. En la parte superior del ovario, las paredes marginales de los carpelos se separan ligeramente, formando un canal, éste se proyecta hacia los estilos y los estigmas. La epidermis interna de los carpelos está cubierta por tricomas unicelulares, con ornamentaciones de tipo verrugoso (Lámina 2A, 2B y Lámina 3B). El receptáculo que está adnado al ovario se forma por un tejido parenquimático. La epidermis y tres a cuatro estratos subepidérmicos presentan células idioblásticas, que contienen taninos condensados, drusas, cristales prismáticos ó amiloplastos (Láminas 11A, 12A y 13A). También se observó la presencia de tejido aerenquimático en la base del ovario, cerca de la zona pedicelar.

La formación de los estilos se originan por la proyección del tejido parenquimático del ápice de los carpelos (Láminas 4A y 4B). Las cinco protuberancias constituirán a los estilos y en su parte apical a los estigmas. Los estilos incrementan su tamaño, debido a las constantes divisiones anticlinales y periclinales de las células parenquimatosas que lo constituyen, de manera que éstos se alargan longitudinalmente.

Los estilos y los estigmas permanecen connados en *P. rotundifolius* y en *P. bravoanus*; sin embargo, en *P. bravoanus* los estigmas también pueden estar separados desde la parte media proximal hasta la zona estigmática. Por otra parte, en *P. mexicanus* los estilos permanecen connados en la parte media proximal, mientras que en la parte distal pueden estar completamente libres (Lámina 5A-5F). Estructuralmente, cada estilo presenta un tejido epidérmico con una cutícula muy gruesa, que además presenta proyecciones de tricomas unicelulares, los cuales se distribuyen hasta la zona media proximal del estilo; además, las células epidérmicas, así como de dos a tres estratos subepidérmicos, presentan células taniníferas. El tejido parenquimático contiene drusas y amiloplastos,

este tejido rodea al tejido vascular y éste a su vez delimita al tejido de transmisión, el cual está formado por células largas; el citoplasma de estas células contiene proteínas y sus paredes, polisacáridos insolubles (Lámina 4C y Lámina 6A-6C).

Por otra parte, los cinco estigmas lobulados presentan papilas cilíndricas y alargadas. Las células estigmáticas son unicelulares y uninucleadas, muestran un citoplasma denso, con numerosas y enormes vacuolas (Lámina 7A y 7B). Se determinó mediante pruebas histoquímicas que éstas contienen proteínas. En la zona receptiva de los estigmas se observó la germinación de granos de polen y la producción de tubos polínicos (Lámina 7C y 7D). Los estigmas en *P. mexicanus* presentan tricomas unicelulares (Lámina 5F).

PRESENCIA Y DISTRIBUCIÓN DE TRICOMAS, CRISTALES Y TANINOS EN LOS VERTICILLOS FLORALES

Las flores de las tres especies de *Pterostemon* presentan abundante pubescencia, que se distribuye en todos los verticilos florales (sépalos, pétalos, gineceo y androceo). Dos tipos de tricomas fueron identificados.

Tricomas unicelulares, con ornamentaciones de tipo verrugoso. Las ornamentaciones de los tricomas unicelulares en *P. mexicanus*, presentan arreglo en espiral, mientras que en *P. rotundifolius* y *P. bravoanus* las verrugas tienen un arreglo lineal (Lámina 8B y 8C). Los tricomas unicelulares son solitarios (*P. mexicanus*, *P. bravoanus* y *P. rotundifolius*) o bífidos desde su base (*P. rotundifolius*) (Lámina 8A y 8D).

Los tricomas unicelulares se distribuyen en la epidermis del receptáculo (Lámina 9A), en pétalos y sépalos, en la epidermis de la cara abaxial son abundantes, mientras que son escasos en la cara adaxial. Se distribuyen también en la parte media proximal del estilo, en los estaminodios, en el filamento de las anteras y en la parte dorsal, entre las dos tecas (*P. rotundifolius* y *P. mexicanus*), e incluso se han observado en los lóbulos de los estigmas (*P. mexicanus*). Estos tricomas unicelulares persisten durante todo el desarrollo floral.

Tricomas glandulares, multicelulares, multiseriados, constituidos de tronco y una cabeza glandular peltada. Las células que constituyen la cabeza tienen una gruesa cutícula, con dehiscencia poricida cuando son liberadas las sustancias contenidas en ellas. Se identificó mediante pruebas histoquímicas que estas células secretoras contienen proteínas, mientras que las células del tronco contienen principalmente taninos condensados (Lámina 9B y 9D). Los tricomas glandulares una vez que secretan las sustancias contenidas en sus células, se secan y se colapsan (Lámina 9C). Estos tricomas glandulares se distribuyen en la epidermis del receptáculo (Lámina 9A), en la epidermis de la cara abaxial de los sépalos y son escasos en la cara abaxial de los pétalos, también se encuentran distribuidos en el margen de los pétalos (*P. mexicanus*).

Los estomas son anomocíticos. El aparato estomático está constituido de células oclusivas y ostíolo, con cámara subestomática (Lámina 10A –10D). Los estomas se distribuyen en la epidermis del receptáculo y en los sépalos.

Mediante cortes histológicos longitudinales y transversales se observó la distribución del material ergástico (cristales poligonales, drusas, taninos condensados y amiloplastos) en el parénquima de los tejidos florales. Cristales poligonales y drusas se identificaron mediante luz polarizada. Estos cristales de oxalato de calcio se distribuyen en el tejido subepidérmico del receptáculo y en el tejido que limita a los lóculos del ovario, en el tejido parenquimático del estilo, de los sépalos, de los pétalos, de los estaminodios, en los filamentos y en el ápice de las anteras (Lámina 11A - 11E). Los taninos condensados (se identificaron mediante la prueba histoquímica de vainillina) se distribuyen en el tejido epidérmico y en el tejido subepidérmico del receptáculo (2 a 3 estratos celulares), en el tejido parenquimático del estilo y estigma; también en el tejido parenquimático de los sépalos, pétalos y estaminodios. En los filamentos y en la pared de la antera, se distribuyen en la epidermis, en algunas células del endotecio y capas medias, en las células parenquimáticas internas que rodean a los microesporangios y rodeando al tejido conectivo. En el óvulo, se han localizado en la epidermis y en el mesófilo del tegumento externo, en la epidermis del tegumento interno, en el funículo y la placenta (Lámina 12A, 12B y 12C). La

distribución de amiloplastos en botones florales y flores en antesis pudo observarse mediante la prueba histoquímica de lugol. Los amiloplastos (cuerpos esféricos que contienen almidón) fueron identificados porque se tiñeron de color pardo. Estos amiloplastos se distribuyen en el tejido parenquimático del receptáculo, en el tejido parenquimático del estilo, en las capas medias y endotecio de la antera (sólo se observaron en *P. mexicanus* y *P. rotundifolius*) (Lámina 13A, 13B y 13C).



Lámina 1. **A - D.** Flores de *Pterostemon*. Flores actinomorfas completas, constituidas por un verticilo de 5 estambres y otro de 5 estaminodios (flecha). **A)** *P. mexicanus* con pétalos rosas. **B)** *P. bravoanus* con pétalos blancos y **C)** *P. rotundifolius* con pétalos blancos. **D)** *P. bravoanus*. Estaminodios (flecha verde), estambres (flecha blanca).

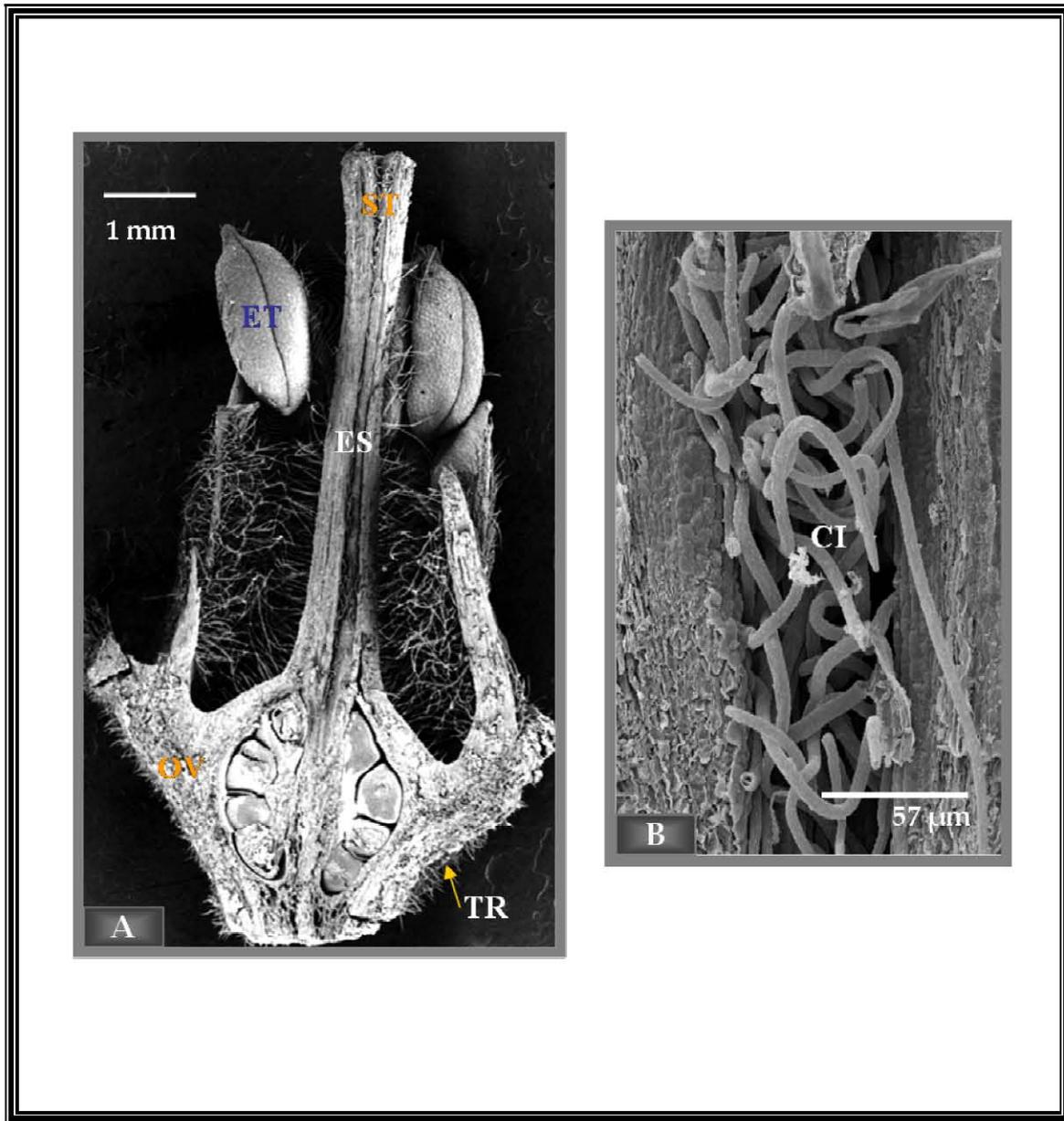


Lámina 2. **A)** *P. rotundifolius*. Corte longitudinal de botón floral en preantesis. Estambres (ET), ovario (OV), estilos (ES), estigma (ST). Receptáculo cubierto de tricomas unicelulares (TR). **B)** *P. bravoanus*. Detalle del canal interestilar (CI). Recubrimiento de tricomas unicelulares en el interior de este canal.

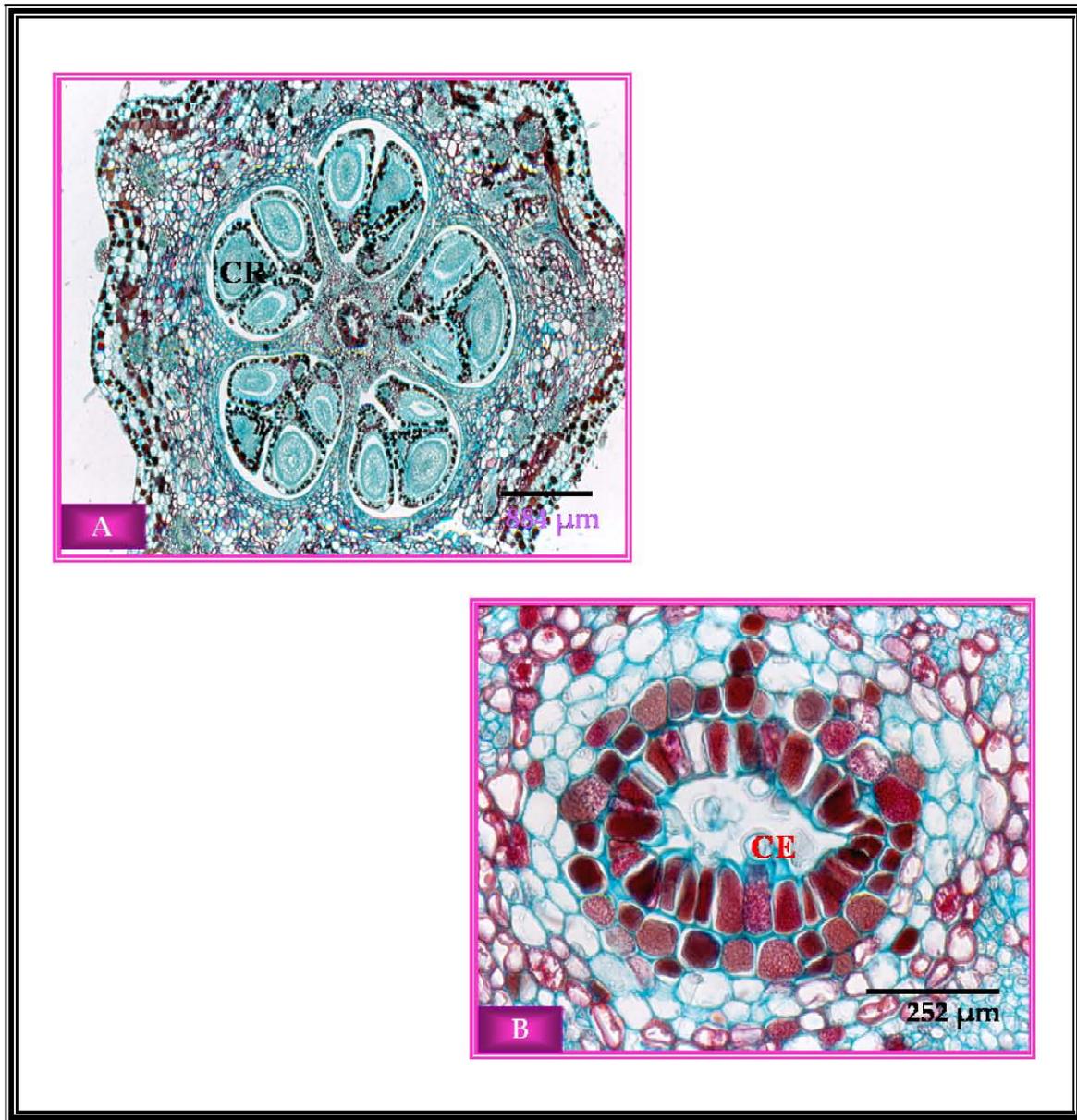


Lámina 3. **A-B** *Pterostemon bravoanus*. **A)** Corte transversal del ovario sincárpico, placentación axial, pentacarpelar (CR). **B)** Detalle del canal interestilar (CE). Las células que delimitan al canal y el estrato adyacente presentan inclusiones de taninos condensados.

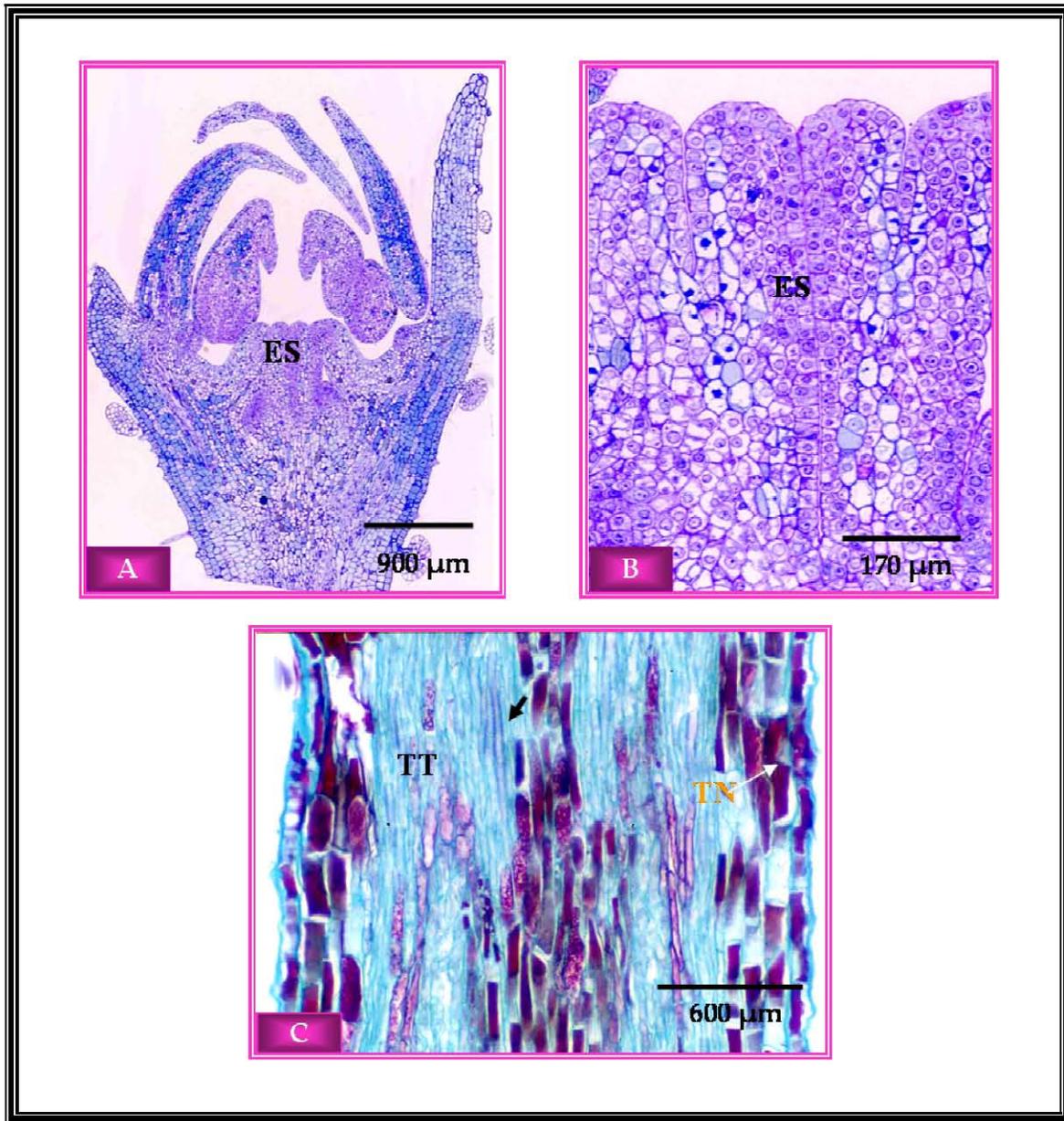


Lámina 4. *P. mexicanus*. **A)** Corte longitudinal de botón floral. Los carpelos que forman al ovario se proyectan de su parte apical iniciando la formación de los estilos (ES). **B)** Detalle de la formación de los estilos. **C)** *P. bravoanus*. Corte longitudinal de un estilo. El tejido de transmisión (TT) está constituido de células largas y aplanadas, entre el tejido de transmisión está embebido el tejido vascular (flecha) y de tres a cuatro capas celulares subepidérmicas contienen taninos condensados.

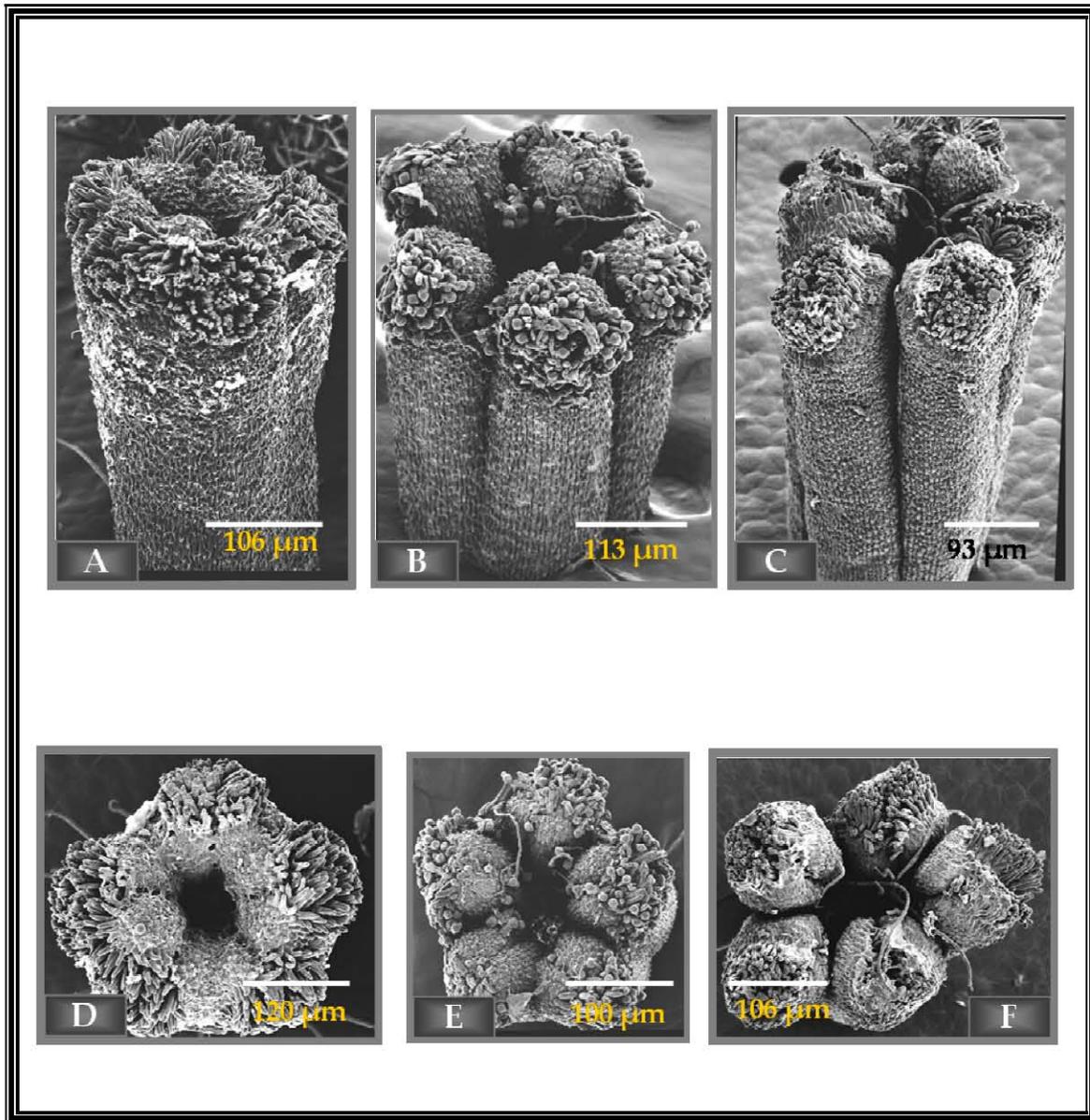


Lámina 5. **A - F.** Estilos y estigmas. **A) *P. rotundifolius*.** Estilos connados. **B) *P. bravoanus*.** Estilos libres en la zona apical. **C) *P. mexicanus*.** Estilos libres en la zona apical. **D) *P. rotundifolius*.** Estigma con 5 lóbulos estigmáticos connados. Papilas alargadas. **E) *P. bravoanus*.** Estigma constituido de 5 lóbulos estigmáticos ligeramente separados. Papilas alargadas. Algunos granos de polen germinando. **F) *P. mexicanus*.** Estigma con 5 lóbulos estigmáticos separados. Papilas alargadas. En la epidermis del estigma se proyectan tricomas unicelulares del interior del canal interestilar.

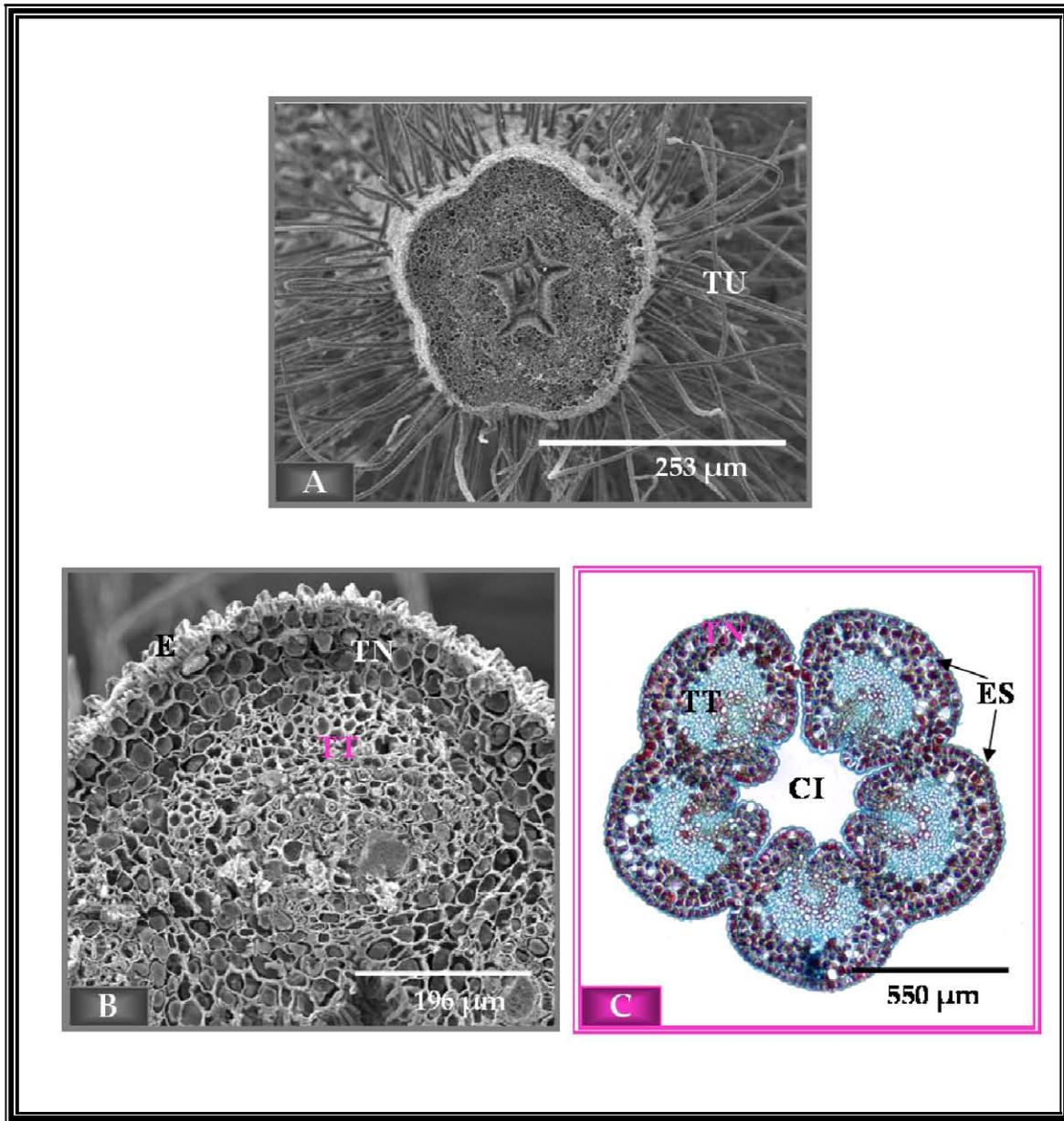


Lámina 6. **A - C.** Estilos. *P. bravoanus*. **A)** La epidermis externa de los estilos presentan proyecciones de tricomas unicelulares (TU) distribuidos desde la base hasta la parte media distal de los estilos. **B)** Acercamiento a un estilo con células epidérmicas y subepidérmicas conteniendo taninos, tejido de transmisión (TT) en la parte central en forma de U y rodeando al haz vascular. **C)** Estilos con un canal interestilar en la parte central. Cada estilo (ES) está constituido de tejido de transmisión y tejido vascular.

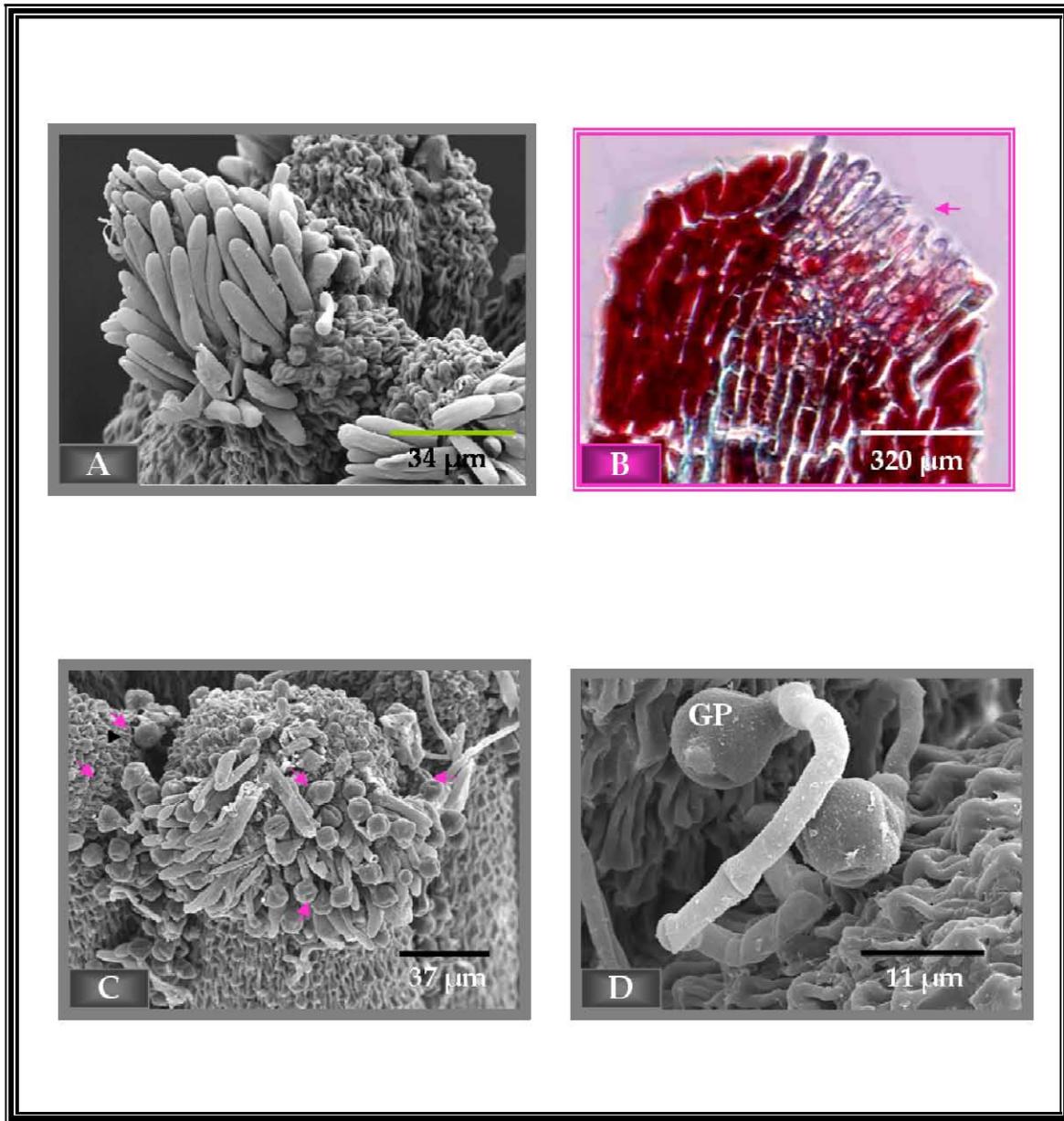


Lámina 7. **A - D.** Detalle de estigma y papilas. **A) *P. bravoanus*.** Zona receptiva del estigma. Papilas alargadas. **B) *P. mexicanus*.** Corte longitudinal de un lóbulo del estigma. Papilas estigmáticas con núcleos conspicuos (flecha). **C) *P. bravoanus*.** Detalle de un lóbulo estigmático. Granos de polen germinando (flechas). **D) *P. bravoanus*.** Detalle de un grano de polen (GP) germinando en el estigma.

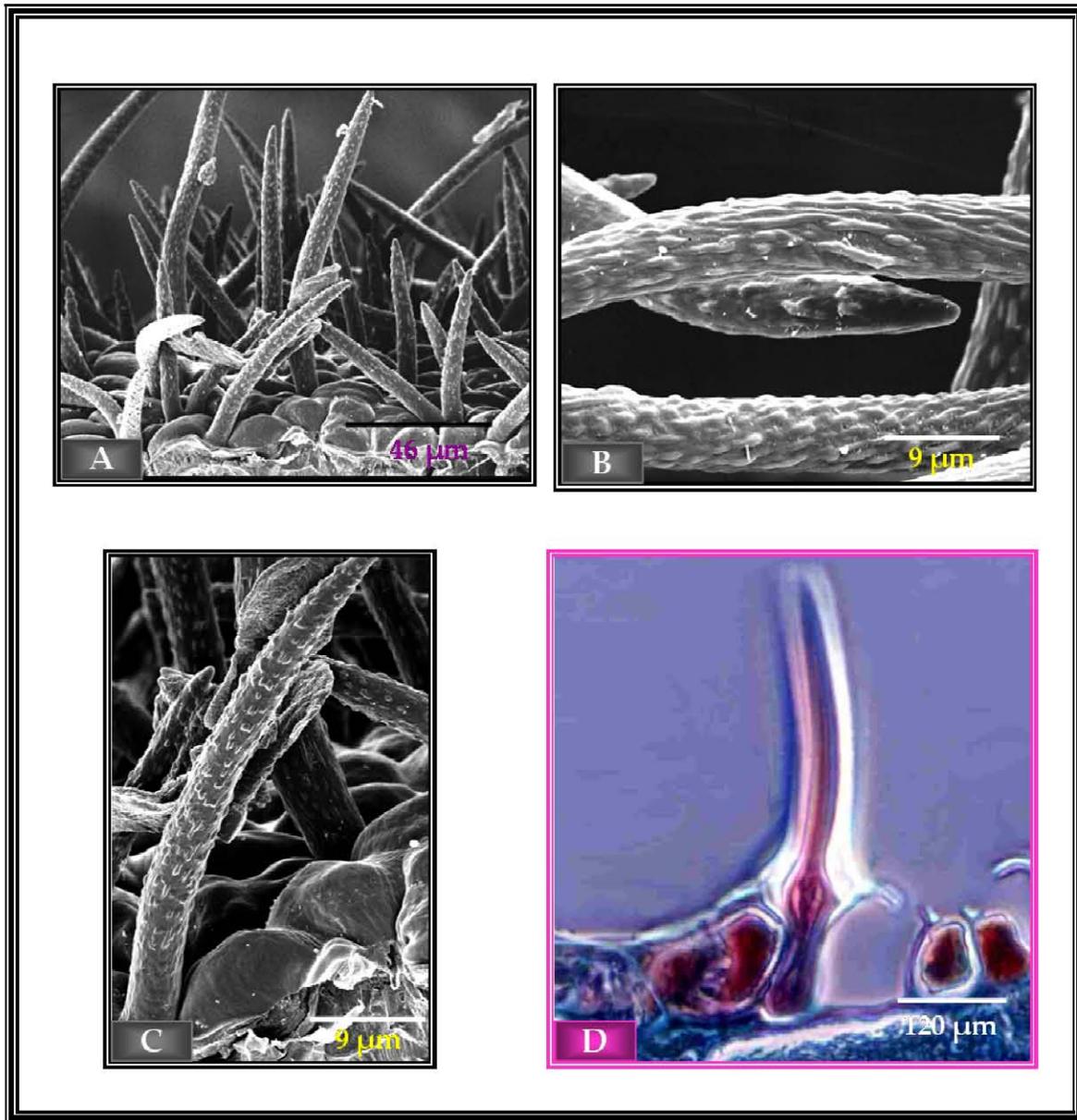


Lámina 8. **A - D.** Tricomas unicelulares. **A)** *P. rotundifolius*. Tricomas unicelulares solitarios y bífidos distribuidos en el receptáculo. **B)** *P. mexicanus*. Tricoma unicelular con ornamentación verrugada con arreglo en espiral. **C)** *P. rotundifolius*. Tricoma unicelular con ornamentaciones verrugosas. **D)** *P. bravoanus*. Tricoma unicelular.

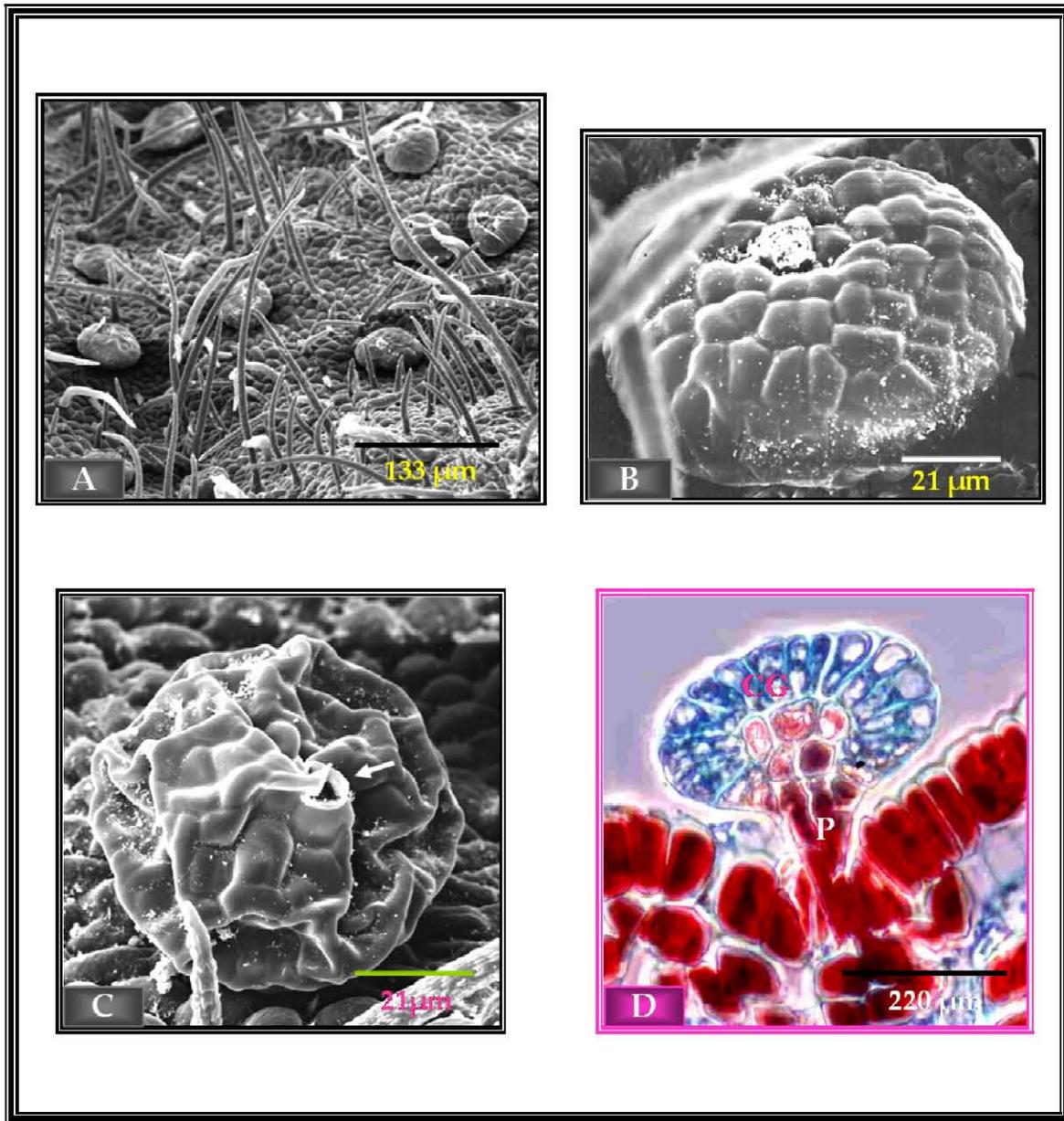


Lámina 9. **A - D.** Tricomas glandulares. **A)** *P. bravoanus*. Tricomas glandulares y unicelulares distribuidos en el receptáculo. **B)** *P. rotundifolius*. Tricoma glandular. **C)** *P. bravoanus*. Tricoma glandular con dehiscente poricida (flecha). **D)** *P. bravoanus*. Tricoma glandular constituido de un pie (PI) (estas células contienen taninos y una cabeza glandular globosa (CG), con núcleos conspicuos y enormes vacuolas).

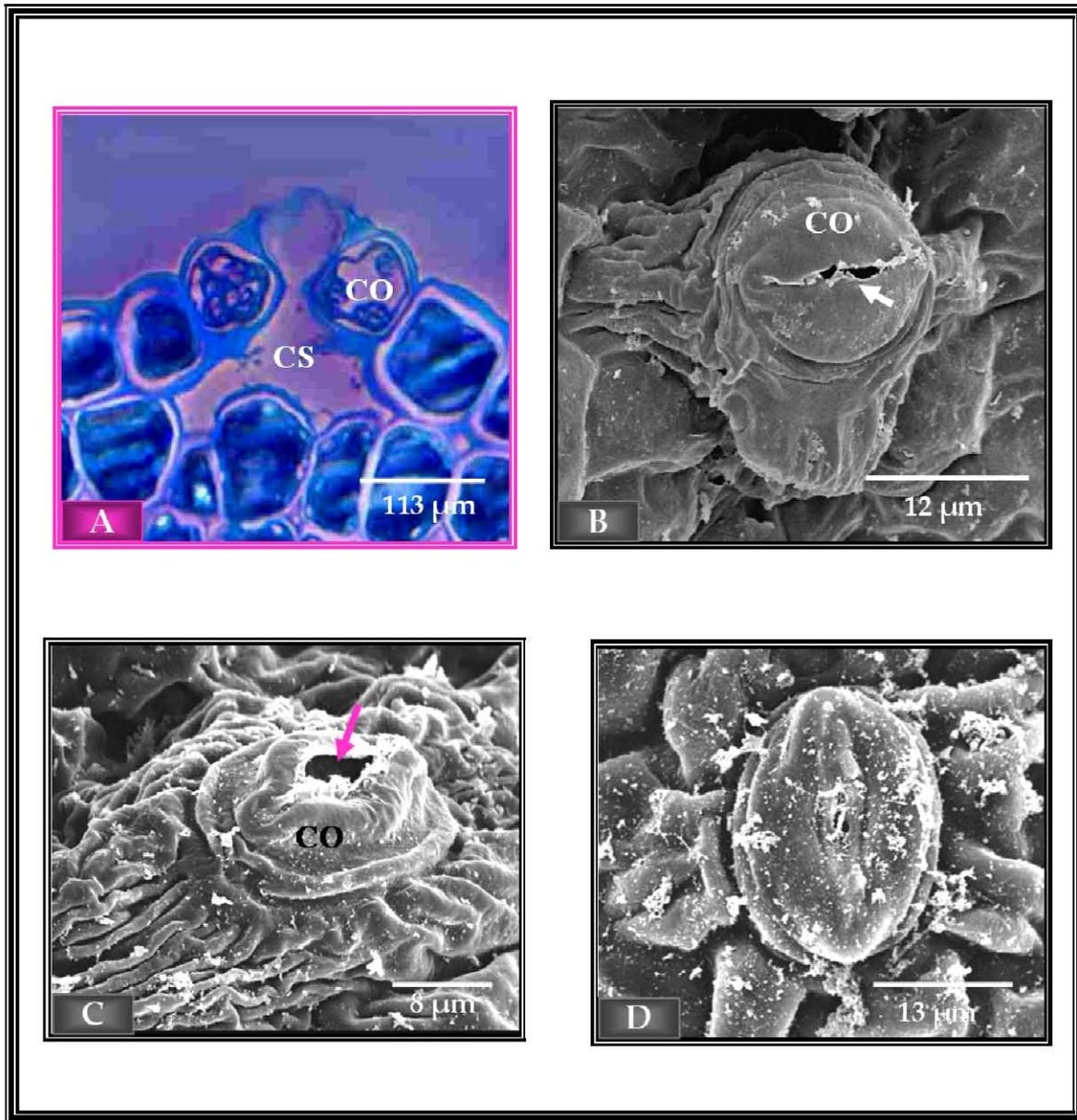


Lámina 10. **A - D.** Estomas. **A)** *P. bravoanus*. Corte longitudinal de estoma anomocítico [células oclusivas (CO) y cámara subestomática (CS)]. **B)** *P. bravoanus*. Estoma anomocítico. Células oclusivas (CO) y ostiolo (flecha). **C)** *P. mexicanus*. Estoma anomocítico con estrias que se extienden lateralmente. La flecha señala el ostiolo. **D)** *P. rotundifolius*. Estoma anomocítico.

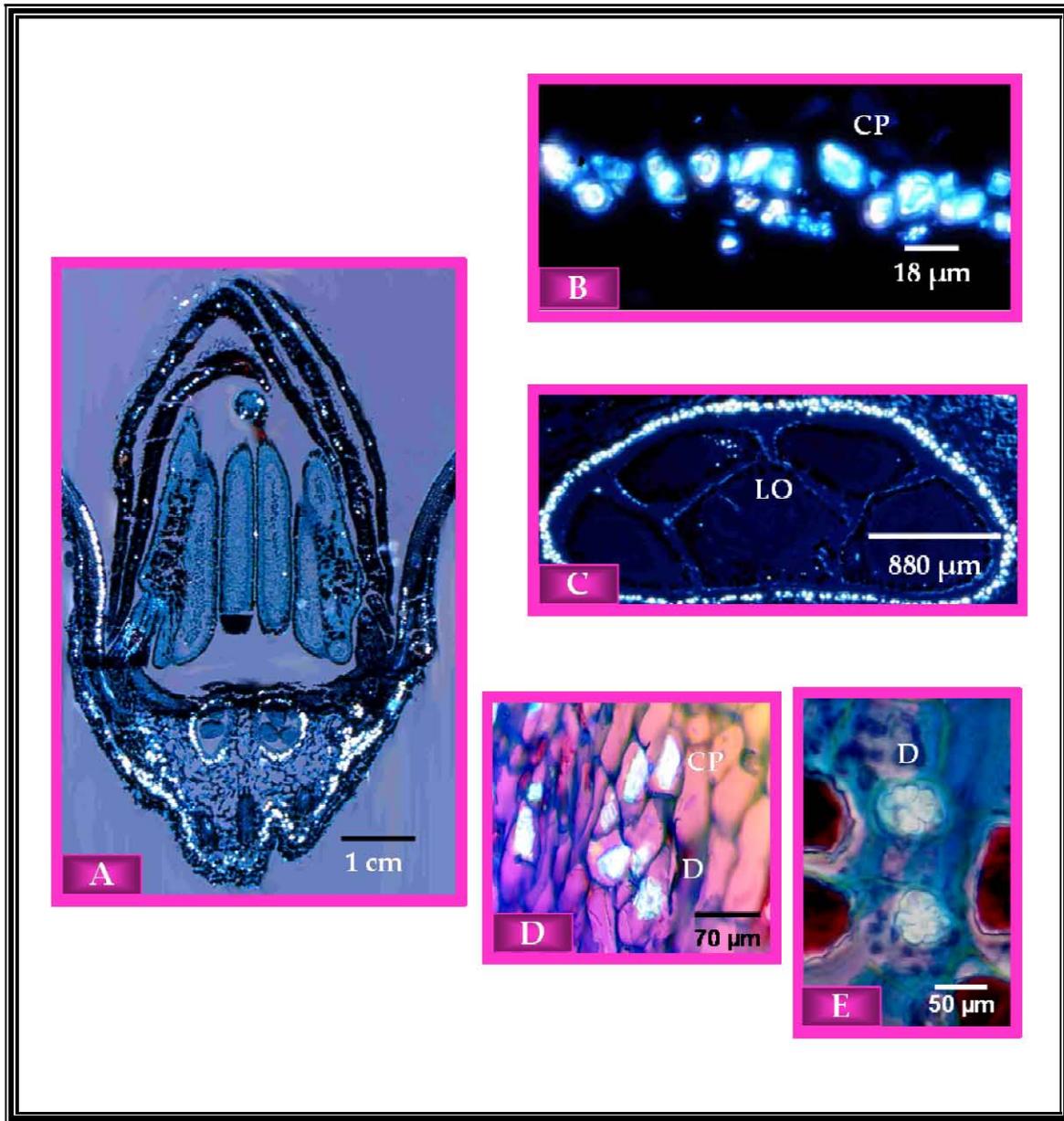


Lámina 11. **A – E.** Cristales. **A) *P. mexicana*.** Botón floral. Con microscopía de polarización se observó la distribución de cristales de oxalato de calcio en todos los verticilos florales. **B) *P. rotundifolius*.** Cristales poligonales (CP). **C) *P. rotundifolius*.** Detalle de un lóculo del ovario cuya epidermis interna presenta inclusiones de cristales de oxalato de calcio. **D) *P. bravoanus*.** Dos tipos de cristales de oxalato de calcio: cristales poligonales (CP) y drusas (D). **E) *P. mexicana*.** Drusas contenidas en el tejido parenquimático del ovario.



Lámina 12. **A - C.** Taninos. **A) *P. mexicanus.*** Corte longitudinal de botón floral. Los taninos de color amarillo a naranja. **B) *P. bravoanus.*** Distribución de taninos en el óvulo maduro. Taninos (flechas) **C) *P. bravoanus.*** Antera madura. Taninos (coloración azul) contenidos en las células epidérmicas (EP) y rodeando la parte interna de los microsporangios, así como incluidos en las células parenquimáticas que rodea al tejido conectivo (TC).

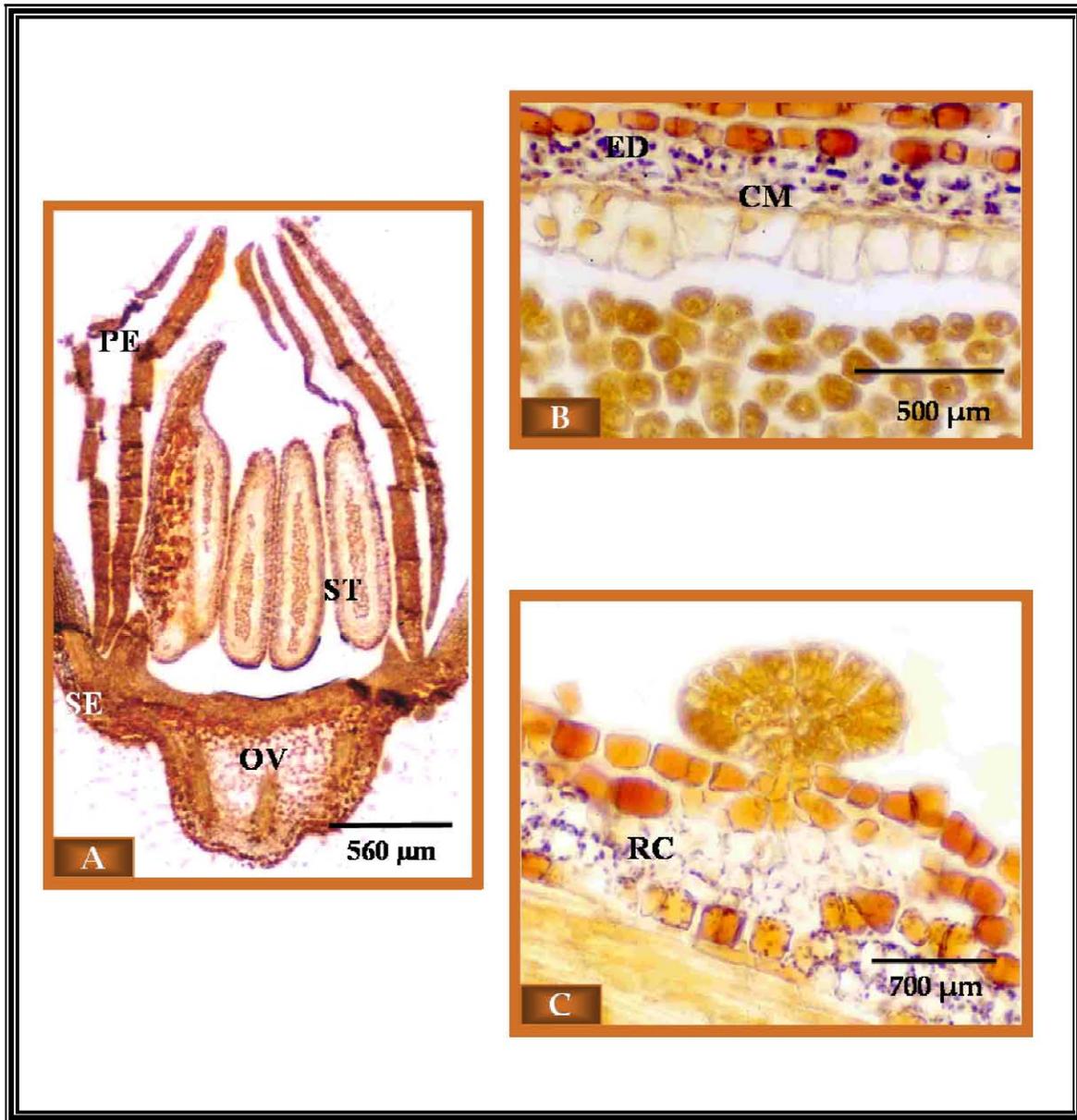


Lámina 13. **A – C.** Amiloplastos. *P. mexicanus*. **A)** Prueba histoquímica de Iugol, para observar la distribución de amiloplastos contenidos en los verticilos florales: sépalos (SE), pétalos (PE), estambres (ST) y ovario (OV). **B)** Células del endotestis (ED) y capas medias (CM) con amiloplastos. **C)** Amiloplastos contenidos en las células parenquimatosas que forman el receptáculo (RC).

CUADRO 5. Comparación de las características morfológicas en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
TIPO DE OVARIO	SINCÁRPICO ⁵	SINCÁRPICO ⁵	SINCÁRPICO ⁵
POSICIÓN DEL OVARIO	ÍNFERO ³	ÍNFERO ²	ÍNFERO ⁵
NÚMERO DE CARPELOS	5 CARPELOS ⁵	5 CARPELOS ⁵	5 CARPELOS ^{1, 5}
TIPO DE PLACENTACIÓN	AXIAL ³	AXIAL ²	AXIAL ⁵
NÚMERO DE ÓVULOS POR CARPELO	4-8 ÓVULOS POR CARPELO ⁵	4-8 ÓVULOS POR CARPELO ⁵	4-6 ÓVULOS POR CARPELO
TIPO DE ESTILO	5- ESTILOS CONNADOS EN LA PARTE PROXIMAL Y LIBRES EN LA PARTE DISTAL ⁵	5- ESTILOS TOTALMENTE CONNADOS ⁵	5-ESTILOS CONNADOS EN LA PARTE PROXIMAL Y LIBRES EN LA PARTE DISTAL ⁵
TIPO DE ESTIGMA	5-ESTIGMAS LOBULADOS LIGERAMENTE LIBRES O COMPLETAMENTE LIBRES ^{3, 5}	5-ESTIGMAS LOBULADOS CONNADOS O LIGERAMENTE LIBRES ^{2, 5}	5-ESTIGMAS LOBULADOS LIBRES ^{1, 5}
TIPO DE TRICOMAS	UNICELULARES Y GLANDULARES (PELTADOS) ⁵	UNICELULARES Y GLANDULARES (PELTADOS) ⁵	UNICELULARES Y GLANDULARES (PELTADOS) ⁵

¹ Jiménez y Martínez, 1997

² Ramírez, 1893

CUADRO 6. Comparación de las características morfológicas en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
DISTRIBUCIÓN DE LOS TRICOMAS	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵
TIPO DE ESTOMAS	ANOMOCÍTICOS ^{4,5}	ANOMOCÍTICOS ^{4,5}	ANOMOCÍTICOS ⁵
TIPO DE TANINOS	CONDENSADOS ⁵	CONDENSADOS ⁵	CONDENSADOS ⁵
DISTRIBUCIÓN DE LOS TANINOS	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵
TIPO DE CRISTALES DE OXALATO DE CALCIO	POLIGONALES Y DRUSAS ⁵	POLIGONALES Y DRUSAS ⁵	POLIGONALES Y DRUSAS ⁵
DISTRIBUCIÓN DE LOS CRISTALES	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵	EN LOS 4 VERTICILOS FLORALES ⁵
PRESENCIA DE MATERIAL DE RESERVA	AMILOPLASTOS ⁵	AMILOPLASTOS ⁵	NO SE OBSERVARON ⁵

³ Schauer, 1847

⁴ Takhtajan, 1997

⁵ Datos que corresponden a resultados de este trabajo



MEGASPOROGENÉISIS
Y
MEGAGAMETOGENÉISIS

❖ DESARROLLO DEL ÓVULO DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE

MEGASPOROGÉNESIS Y MEGAGAMETOGÉNESIS

Los óvulos se desarrollan en un ovario ínfero, constituido de cinco carpelos y cinco lóculos. En cada carpelo se forma una placenta axial y surgen varios óvulos (4-8 óvulos por carpelo). El desarrollo de los óvulos es asincrónico, ya que el óvulo con mayor grado de desarrollo es el que se encuentra en la zona apical del ovario.

El desarrollo de los óvulos comienza con el surgimiento de numerosos primordios nucelares. La nucela presenta dos tipos de estratos celulares, el más externo es la protodermis, el resto es tejido nucelar (Lámina 1A). A medida que los primordios aumentan en tamaño, se diferencia la capa externa protodérmica y una célula arquesporrial subepidérmica, esta célula es diferente al resto de las células nucelares, ya que es de mayor tamaño y presenta núcleo conspicuo (Lámina 1B). Poco tiempo después, la epidermis de la base del primordio ovular se divide de manera periclinal y oblicua para formar lo que serán los tegumentos interno y externo. El tegumento interno es el que se origina primero; ambos tegumentos crecen rápidamente y para el momento en que la célula madre de la megaspóra entra en meiosis II, casi cubre por completo la nucela (Lámina 2A y 2C). Conforme el primordio ovular aumenta de tamaño, la célula arquesporrial se divide dando lugar a una capa parietal primaria y una célula esporógena (Lámina 2A). La célula madre de la megaspóra diploide, aumenta en tamaño y volumen, y el núcleo es conspicuo; subsecuentes divisiones periclinales y anticlinales acontecen en la célula parietal primaria, hasta formar varios estratos de células nucelares (Lámina 2B y 2C). Para este momento el óvulo crasinucelado y bitégmico comienza a curvarse (Lámina 2B y Lámina 3B).

Algunas células de la epidermis del tegumento externo presentan inclusiones de taninos condensados que además se distribuyen en el funículo, en la zona calazal del óvulo y la placenta. En etapa de saco embrionario maduro, la cantidad de taninos aumenta, llegando incluso a encontrarse en todas las células de la epidermis y en algunas células del parénquima medio (mesófilo) del tegumento externo, así como la epidermis del tegumento interno (Láminas 2C, 3A, 6A y 6B).

Posteriormente la célula madre de la megaspora se divide meióticamente (meiosis I) y da lugar a una díada de megasporas (Lámina 3C), una nueva división meiótica acontece (meiosis II) y da como resultado una tétrada de megasporas haploides con arreglo lineal. La célula funcional es la calazal. Las otras megasporas que están orientadas hacia la zona micropilar son pequeñas y de forma rectangular (Lámina 4A). Las megasporas que están orientadas hacia el micrópilo degeneran, la megaspora calazal dará origen al saco embrionario. La megaspora calazal (funcional) se divide mitóticamente tres veces de manera consecutiva. De la primera división se forman dos núcleos del megagametofito, los cuales se separan por una enorme vacuola, ambos núcleos emigran hacia los polos (micropilar y calazal) del óvulo. Una nueva mitosis acontece en cada núcleo del megagametofito y como resultado se originan cuatro núcleos (Lámina 4B y 4C). Una última división mitótica da como resultado un saco embrionario tipo Polygonum, constituido de siete células y ocho núcleos.

El saco embrionario maduro presenta dos sinérgidas dispuestas en la zona micropilar. Las sinérgidas tienen forma de gancho, sus núcleos están dirigidos hacia la zona micropilar, mientras que las vacuolas hacia la zona calazal. Las sinérgidas y la ovocélula forman el aparato de huevo (Lámina 5A y 5B). Las tres antípodas de la zona calazal son ovaladas y presentan núcleos conspicuos (Lámina 5C y 5D). La célula central diploide, consiste de dos núcleos polares, un núcleo en la zona micropilar y el otro núcleo en la zona calazal y éstos se encuentran rodeados por una enorme vacuola. (Lámina 5E).

El óvulo es anátropo, bitégmico, con tegumentos triestrificados. Presenta un obturador de origen funículo-placentar (constituido de células epidérmicas cilíndricas, alargadas, con núcleos conspicuos). El haz vascular recorre el funículo llegando hasta la calaza (Lámina 6A, 6B y 7C). El micrópilo zigzag está constituido por ambos tegumentos (Lámina 7A y 7B).

DEGENERACIÓN DE LOS ÓVULOS

En las tres especies de *Pterostemon* se observó la degeneración de óvulos en diferentes etapas de desarrollo, inclusive de sacos embrionarios maduros. El número de primordios ovulares, óvulos jóvenes y óvulos maduros degenerados, por ovario, es

variable. Se pueden encontrar algunos hasta la mayoría por lóculo, o incluso se ha observado todo el ovario en degeneración (Lámina 8A, 8B y 8C). La aborción es frecuente en flores ya fecundadas. De un promedio de 26 óvulos por flor, sólo uno o dos son los que se observan en buenas condiciones y llegan a formar semillas, sin embargo se desconoce si estas son viables. Es importante hacer mención que los botones florales y flores en antesis que fueron procesados son aquellos que no mostraban daño aparente causado por herbivoría.

Un factor biótico externo que contribuye a la pérdida de gran cantidad de óvulos en las tres especies de *Pterostemon*, se debe a la herbivoría floral. Se han encontrado larvas de insectos (himenópteros no identificados) en distintas fases de desarrollo, dentro del ovario de botones florales y flores en preantesis y antesis. Estas larvas consumen los ovarios y los óvulos. Morfológicamente los botones florales y flores infestados, presentan deformaciones en sus estructuras florales; los sépalos se engrosan, las anteras, estilos y estigmas se atrofian y degeneran, mientras que el ovario se hincha, los lóculos se obliteran y los óvulos se atrofian y degeneran, si aún no han sido consumidos.

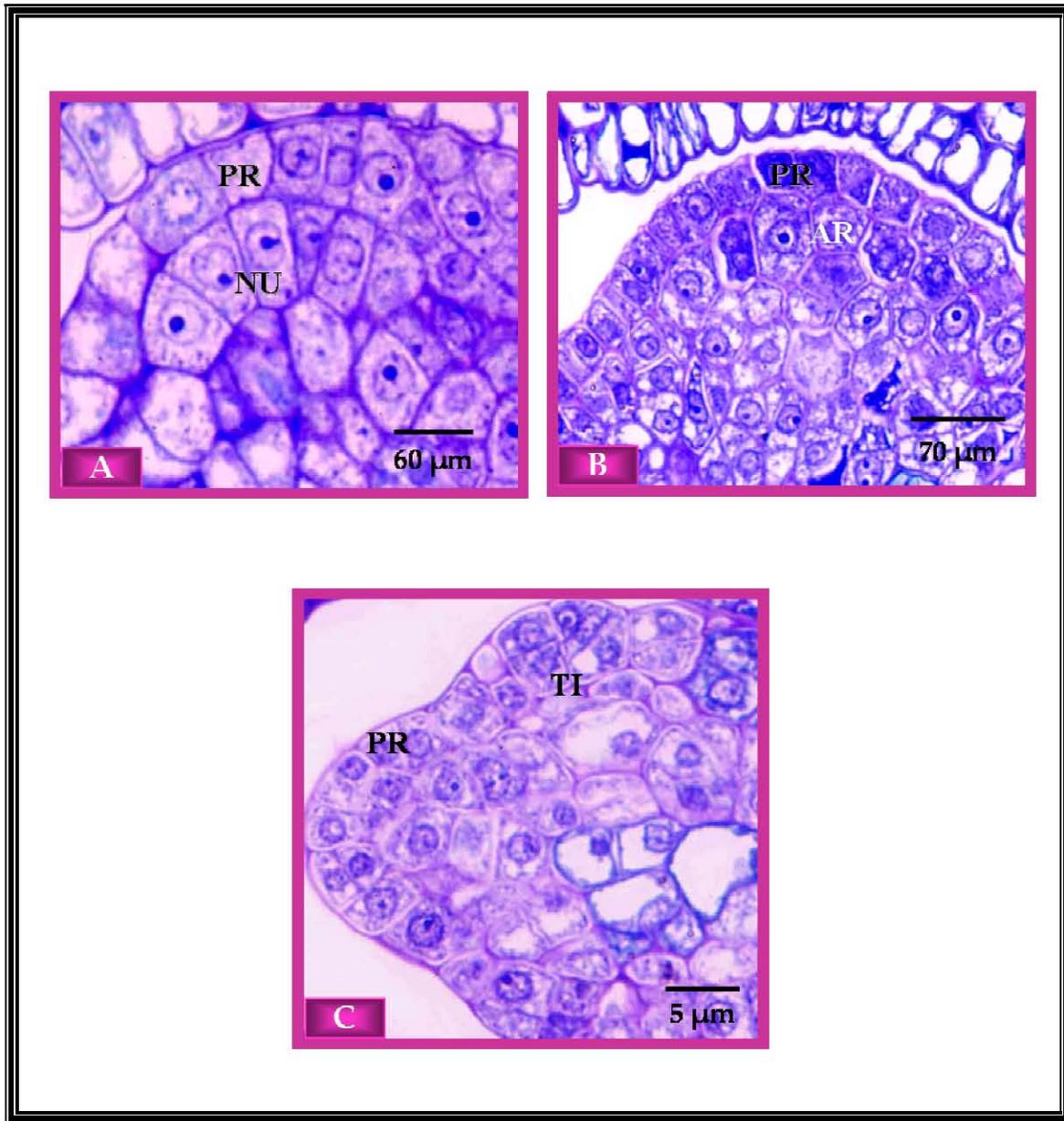


Lámina 1. **A – C.** Megasporogénesis. *P. mexicanus*. **A)** Nucela constituida por una capa protodérmica (PR) que cubre a la nucela (NU). **B)** Nucela constituida de una protodermis (PR) y célula arquesporial (AR) subepidérmica. **C)** Primordio ovular. Por divisiones periclinales y oblicuas surge en tegumento interno (TI).

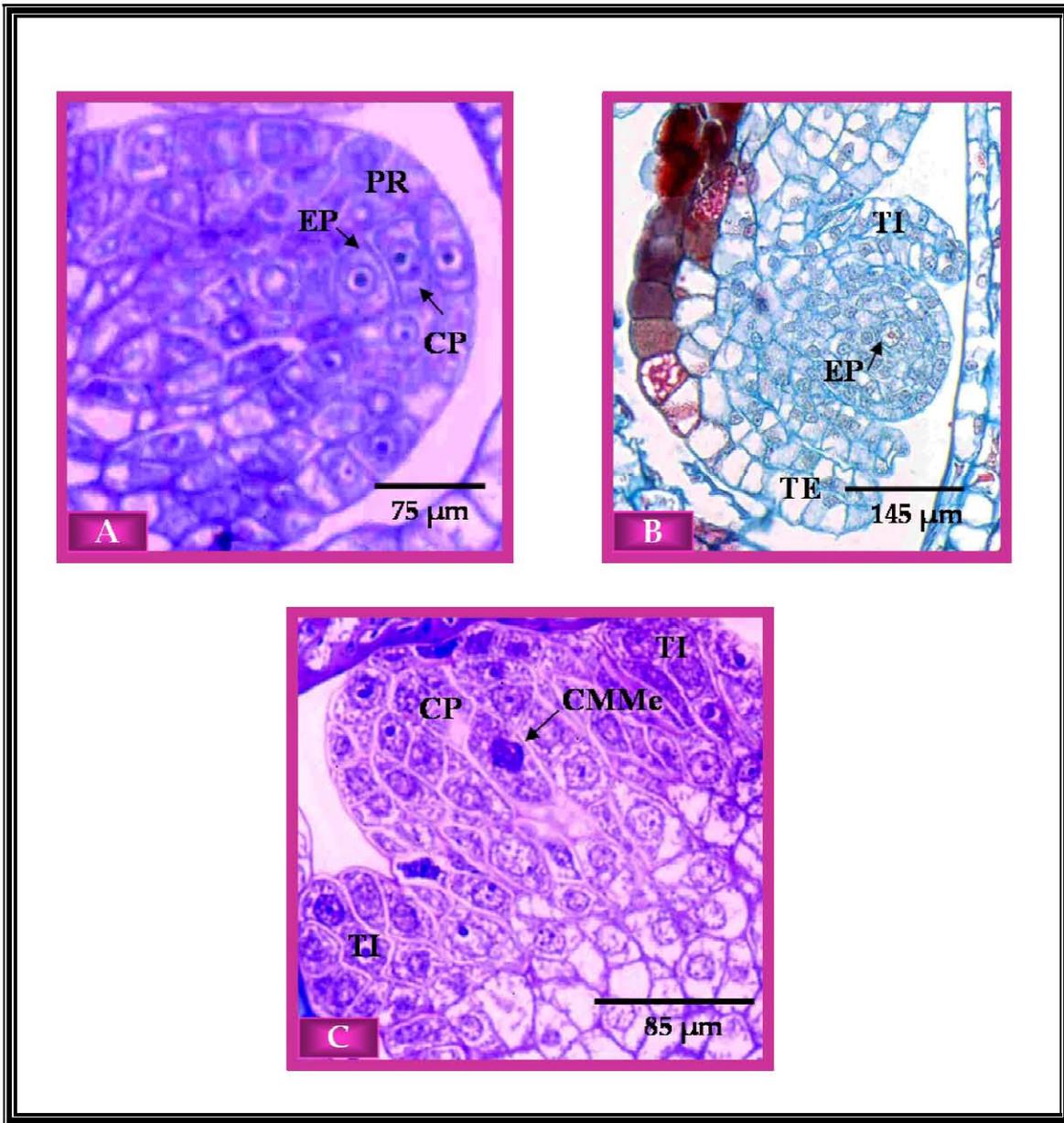


Lámina 2. **A – C.** Megasporogénesis **A) *P. bravoanus*.** Primordio ovular formado por una capa uniestratificada protodérmica (PR) que cubre a una capa parietal primaria (CP) y a la célula esporógena (EP) en la parte mas interna. **B) *P. bravoanus*.** Óvulo crasinucelado, bitégmico [tegumento interno (TI) y tegumento externo (TE)]. **C) *P. mexicanus*.** Primordio ovular conformado por un tegumento interno triestratificado (TI), dos capas parietales y célula madre de la megaspora (CMMe) en división telofásica.

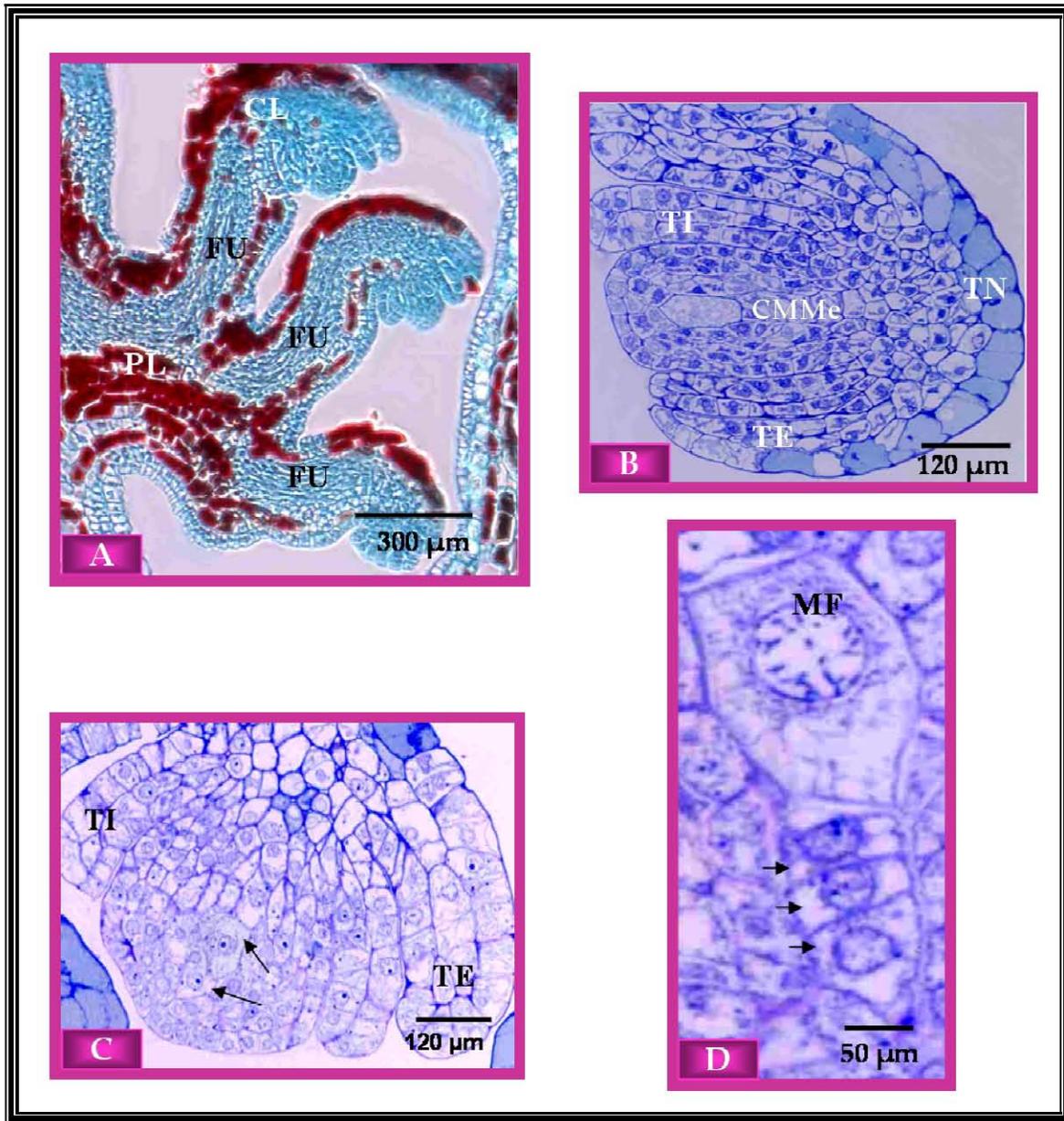


Lámina 3. **A – D.** Megasporogénesis. **A) *P. mexicanus*.** De una placenta surgen numerosos óvulos. Taninos (TN) dispuestos en la placenta (PL), funículo (FU) y en algunas células de la zona calazal (CL). **B) *P. mexicanus*.** Óvulo crasinucelado, bitégmico [tegumento interno (TI) y tegumento externo (TE)]. Célula madre de la megaspóra (CMMe) con mayor tamaño que el resto de las células nucelares. **C) *P. rotundifolius*.** Óvulo bitégmico [tegumento interno (TI) y tegumento externo (TE)]. Díada de megasporas (flechas). **D) *P. rotundifolius*.** Tétrada lineal de megasporas. Megaspóra funcional (MF) localizada en la zona calazal, las otras megasporas dispuestas hacia la zona micropilar (flechas).

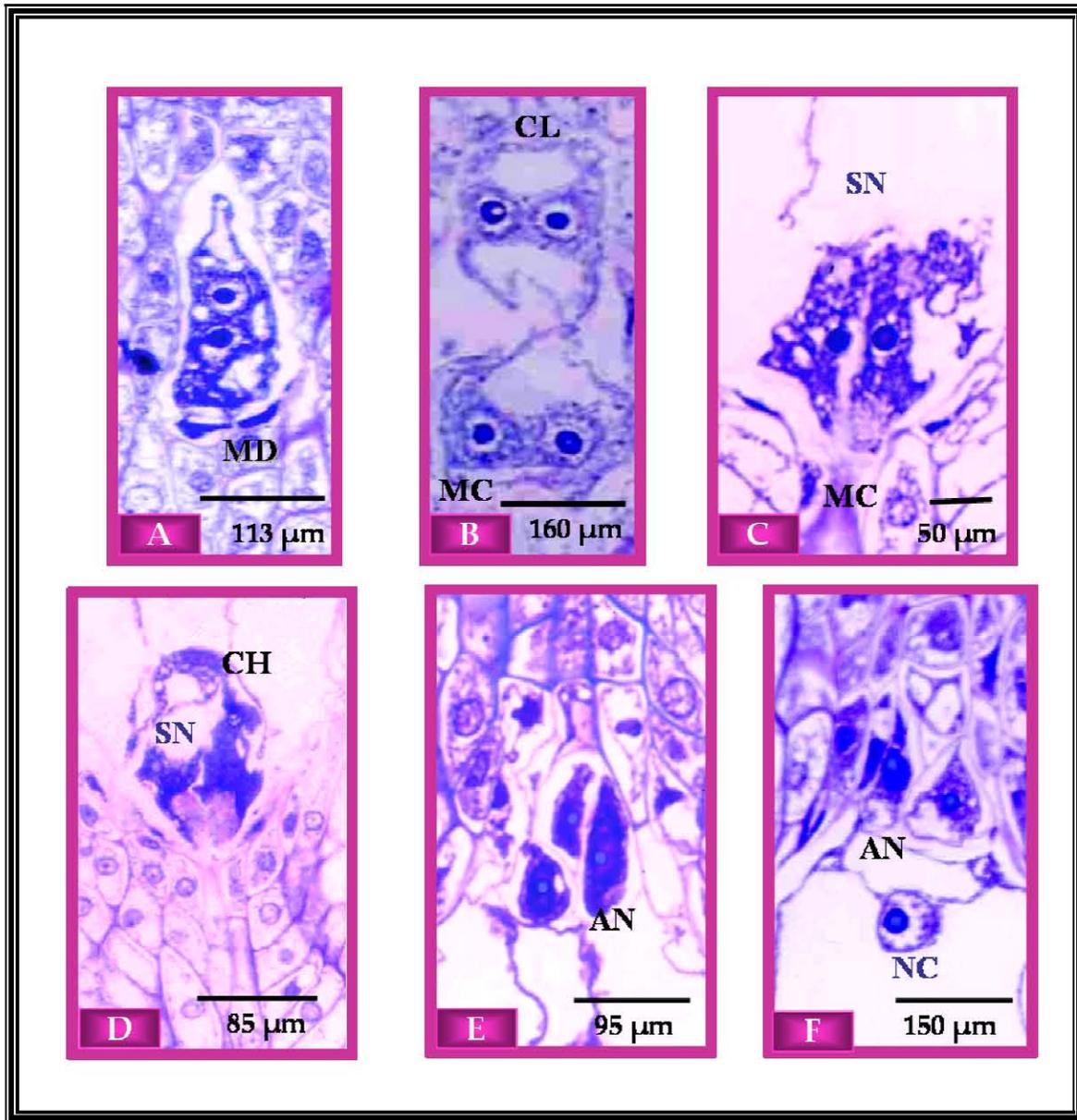


Lámina 4. **A – F.** Megagametogénesis. **A) *P. mexicana*.** Primera división mitótica (Díada de núcleos). En la zona micropilar remanentes de las megasporas degeneradas (MD). **B) *P. rotundifolius*.** Tétradas de núcleos. Dos núcleos del megagametofito dirigidos hacia la zona calazal (CL) y dos núcleos del megagametofito hacia la zona micropilar (MC). **C) *P. mexicana*.** Dos sinérgidas (SN) en forma de gancho con núcleos conspicuos. **D) *P. bravoanus*.** Aparato de huevo. Sinérgidas con aparato filiforme y la célula huevo (CH). **E) *P. mexicana*.** Tres antípodas (AN) dispuestas en la zona calazal (CL) del óvulo. **F) *P. mexicana*.** Antípodas degenerando y uno de los núcleos polares de la célula central (NP) en la zona calazal.

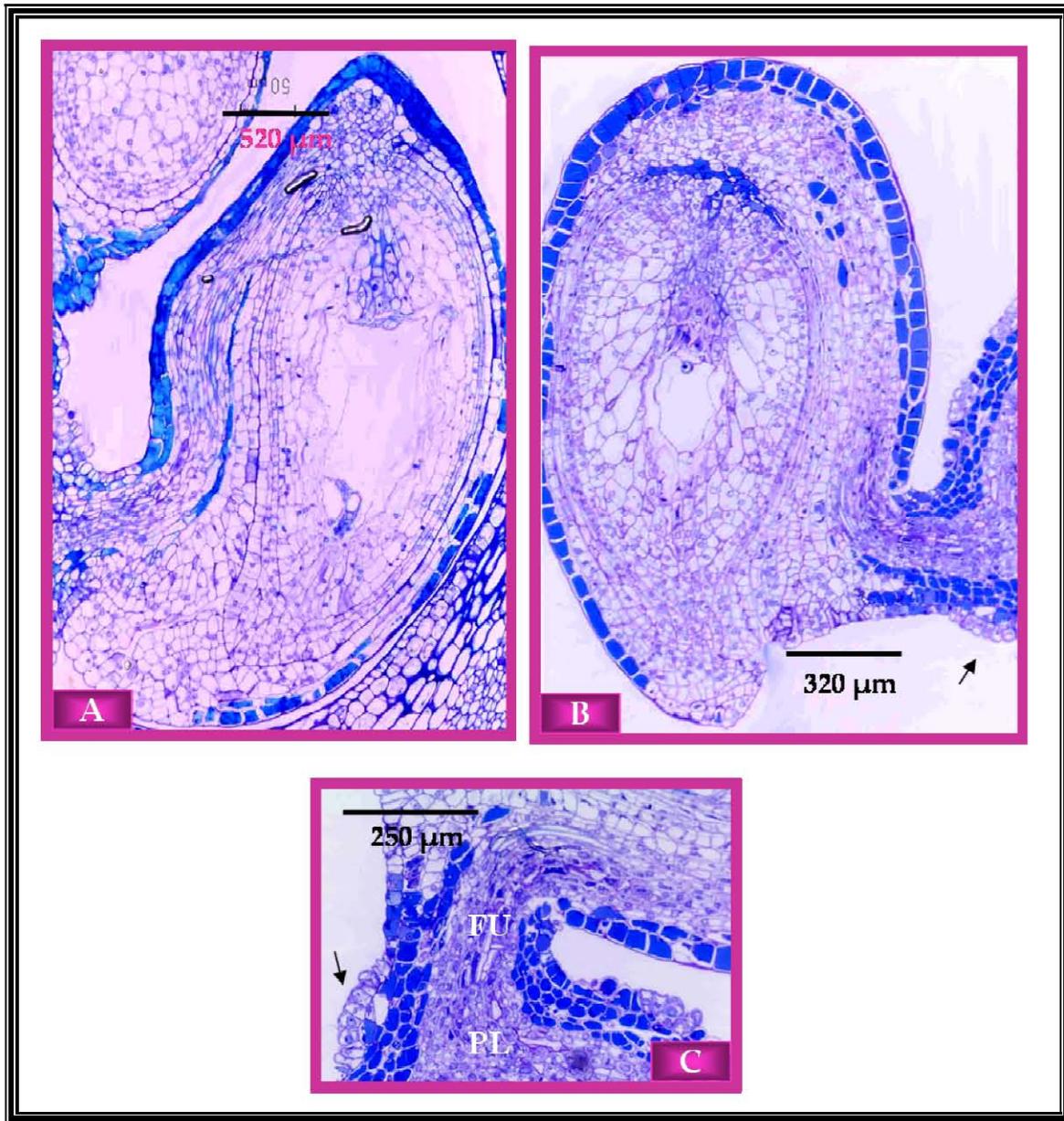


Lámina 5. **A - C.** Óvulos maduros. **A)** *P. bravoanus*. Óvulo anátropo, con saco embrionario maduro. **B)** *P. mexicanus*. Óvulo anátropo, bitégmico. Obturador de origen funículo-placentar (flecha). **C)** *P. mexicanus*. Obturador funículo (FU) – placentar (PL) señalado con flecha.

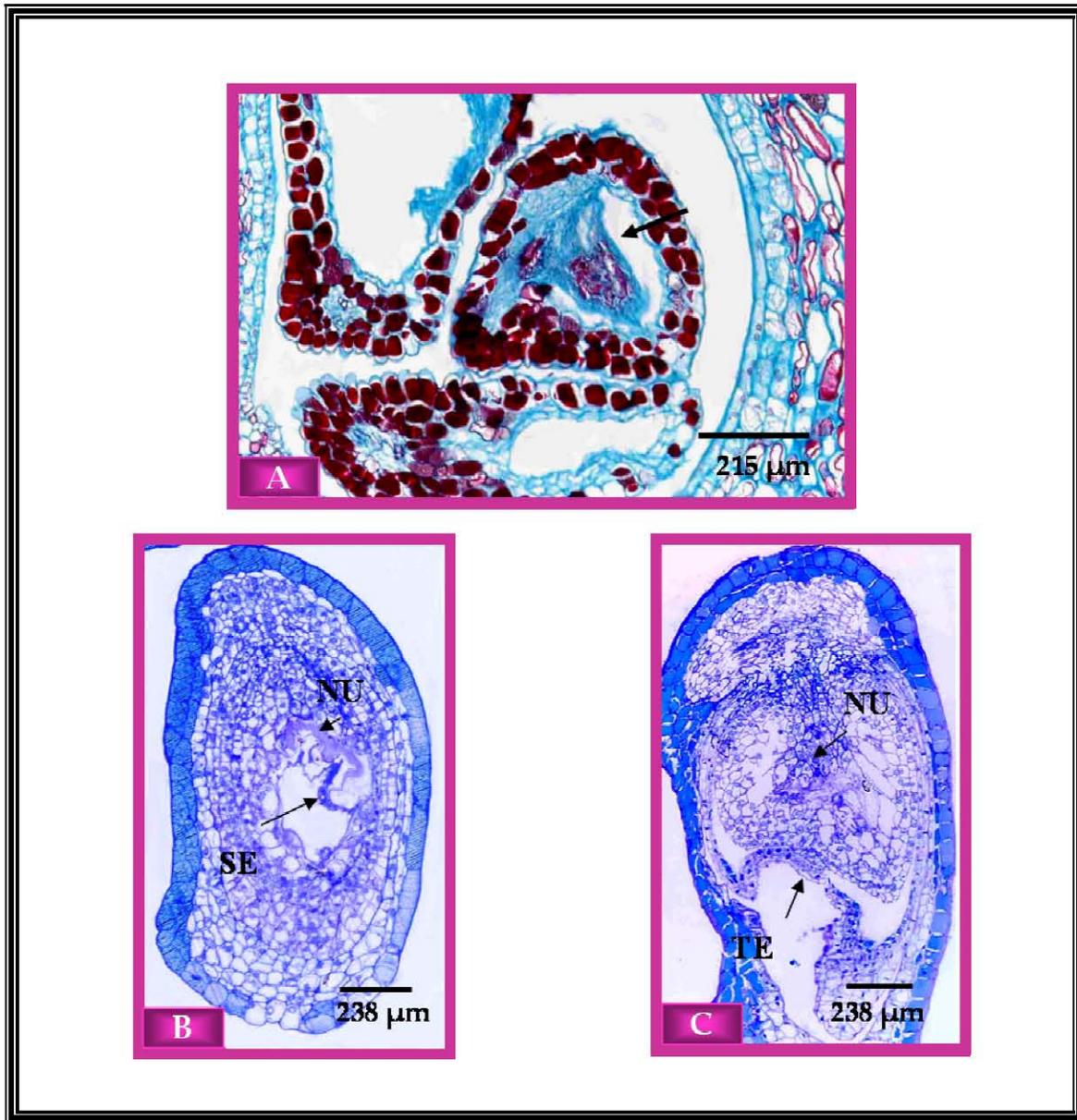


Lámina 6. **A - C.** Degeneración de óvulos. **A)** *P. bravoanus*. Corte transversal de óvulos degenerando. **B)** *P. rotundifolius*. Corte longitudinal de óvulo con saco embrionario (SE) y nucela (NU) en degeneración. **C)** *P. mexicanus*. Óvulo maduro con degeneración de nucela (NU) y tegumentos (TE).

CUADRO 7. Comparación de las características embriológicas (microgametogénesis y megagametogénesis) en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
TIPO DE DESARROLLO DE LA NUCELA	CRASINUCELADO	CRASINUCELADO	CRASINUCELADO
TIPO DE ÓVULO	ANÁTROPO	ANÁTROPO	ANÁTROPO
NÚMERO DE TEGUMENTOS	BITÉGMIICO	BITÉGMIICO	BITÉGMIICO
ORIGEN HISTOLÓGICO DE LOS TEGUMENTOS	ORIGEN EPIDÉRMICO	ORIGEN EPIDÉRMICO	ORIGEN EPIDÉRMICO
NÚMERO DE ESTRATOS CELULARES DE LOS TEGUMENTOS	TRIESTRATIFICADO	TRIESTRATIFICADO	TRIESTRATIFICADO
FORMACIÓN DEL MICRÓPILO	AMBOS TEGUMENTOS	AMBOS TEGUMENTOS	AMBOS TEGUMENTOS
TIPO DE MICRÓPILO	ZIGZAG	ZIGZAG	ZIGZAG
ARREGLO DE LA TÉTRADA DE MEGASPORAS	LINEAL	LINEAL	LINEAL
POSICIÓN DE LA MEGASPORA FUNCIONAL	CALAZAL	CALAZAL	CALAZAL
TIPO DE DESARROLLO DE SACO EMBRIONARIO	POLYGONUM	POLYGONUM	POLYGONUM

CUADRO 8. Comparación de las características embriológicas (microgametogénesis y megagametogénesis) en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
NÚMERO Y FORMA DE ANTÍPODAS	3-ANTÍPODAS OVALADAS	3-ANTÍPODAS OVALADAS	3-ANTÍPODAS OVALADAS
FORMA Y NÚMERO DE SINÉRGIDAS	2-SINÉRGIDAS EN FORMA DE GANCHO	2-SINÉRGIDAS EN FORMA DE GANCHO	2-SINÉRGIDAS EN FORMA DE GANCHO
TIPO DE OBTURADOR	FUNÍCULO-PLACENTAL	FUNÍCULO-PLACENTAL	FUNÍCULO-PLACENTAL
EXTENSIÓN DEL HAZ VASCULAR	SENCILLO, RECORRE EL FUNÍCULO Y LLEGA HASTA LA CALAZA	SENCILLO, RECORRE EL FUNÍCULO Y LLEGA HASTA LA CALAZA	SENCILLO, RECORRE EL FUNÍCULO Y LLEGA HASTA LA CALAZA



MICROSPOROGENÉISIS
Y
MICROGAMETOGENÉISIS

❖ DESARROLLO DE LA ANTERA DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE

PARED DE LA ANTERA

El androceo ésta constituido por 10 estambres, de los cuales cinco son estambres fértiles y cinco son estaminodios (los estaminodios están constituidos sólo por filamentos). El desarrollo de la antera en los estambres fértiles se presenta de manera sincrónica.

El desarrollo de la pared de la antera comienza con la diferenciación del tejido meristemático arquesporial, este se encuentra rodeado de una protodermis. Las células subepidérmicas arquesporiales se dividen para formar una capa parietal primaria y el tejido esporogéno. La capa parietal primaria se divide periclinalmente y da origen a dos capas celulares que constituirán la capa parietal secundaria externa e interna, que a su vez se dividen periclinalmente y dan origen a las cuatro estratos de la pared de la antera: endotecio, capa media biestratificada y tapete respectivamente (Lámina 1A y 1B). De manera que el desarrollo de la pared de la antera es de tipo básico.

La mayoría de las células epidérmicas en una antera joven presentan inclusiones de taninos excepto en la zona del estomio. Estos contenidos taniníferos se mantienen durante todo el desarrollo de la pared de la antera hasta la dehiscencia (Láminas 1A, 2A, 3A; 4A, Lámina y 6A). La epidermis presenta tricomas de tipo unicelular, se han observado en *P. mexicanus* y *P. rotundifolius*, sin embargo no se observaron en *P. bravoanus* (Lámina 5A).

Las células del endotecio son rectangulares, con núcleos y con citoplasma evidente. En etapas de células madres de las microsporas, las células del endotecio contienen amiloplastos. Conforme transcurre la microsporogénesis y microgametogénesis, algunas células del endotecio presentan inclusiones de taninos condensados (Lámina 2A; Lámina 3B; Lámina 4B; Lámina 5A). Cuando las células del endotecio llegan a la madurez desarrollan bandas fibrosas tanto en las paredes tangenciales como radiales de tipo timpanato basaplato (Lámina 5B y 5C).

Las células de las capas medias son alargadas y aplanadas, con núcleos conspicuos; éstas células contienen amiloplastos y taninos. La presencia de las

capas medias es efímera, éstas se obliteran y degeneran cuando se inicia la meiosis de las células madres de las microsporas y se observan remanentes en la etapa de microsporas libres (Láminas 2B, 3B y 4B).

Las células tapetales son cúbicas, con núcleos conspicuos y citoplasma denso. El tapete es secretor, según su comportamiento en el transcurso del desarrollo de los granos del polen, ya que su protoplasto se mantiene *in situ*, a pesar de que sus paredes han degenerado.

Conforme avanza la microsporogénesis las células tapetales se diferencian. Cuando ocurre la meiosis en el tejido esporógeno, se observa que los núcleos de las células tapetales aumentan en tamaño y en número (2 - 4 núcleos por célula), el citoplasma es mucho más denso y se observan además vacuolas que ocupan la mayor parte del citoplasma (Lámina 2D y Lámina 3C). Las células tapetales comienzan a degenerar en la etapa de microsporas libres, presentan rupturas en sus paredes, de tal manera que los contenidos celulares se vierten en el lóculo de la antera. Algunos cuerpos de Ubisch son evidentes en la cara interna de las células tapetales, estos corpúsculos rodean y se adosan a las microsporas (Lámina 4C y 4D). En una etapa mas avanzada del desarrollo sólo se observa la membrana tapetal en la periferia del lóculo de la antera. Para este momento los granos de polen ya están maduros, el tejido que separa a los dos microsporangios de una teca se rompe longitudinalmente y la zona del estomio se rompe y se liberan los granos de polen (Láminas 5D y 6A). Al final del desarrollo de la antera la pared sólo está constituida de una capa epidérmica y el endotecio, algunas células del endotecio poseen inclusiones de taninos.

MICROSPOROGÉNESIS Y MICROGAMETOGÉNESIS

El tejido esporógeno incrementa en el número de células, mediante múltiples divisiones mitóticas. Después estas células comienzan a diferenciarse, aumentan de tamaño y el citoplasma es denso y los núcleos son conspicuos. En esta etapa de desarrollo se les conoce como células madres de las microsporas (Cmm) o meiocitos (Lámina 1B y 1C). Poco tiempo después, estas células se envuelven por una capa de calosa. Las Cmm entran en meiosis con citocinesis simultánea y dan origen a

tétradas tetraédricas de células haploides, que aún se encuentran envueltas por una densa capa de calosa (Lámina 3A y 3D). Se empieza a sintetizar la exina alrededor de cada microspora, al desintegrarse la pared de calosa, las células haploides son liberadas. Ya libres las microsporas en el lóculo, termina de formarse la pared de exina (Lámina 4D). La célula del grano de polen por división mitótica da origen a dos células que por su constitución citoplasmática y su tamaño se diferencian en una célula vegetativa y una célula generatriz (Lámina 5E, 5F y 5G). En el momento que la antera dehisce, los granos de polen contienen dos células espermáticas producto de la división mitótica de la célula generatriz y están inmersas en la célula vegetativa (Lámina 6B, 6C y 6D).

DEGENERACIÓN DE LAS ANTERAS

Morfológicamente los estambres abortivos que no son estaminodios se observan de menor tamaño, con filamentos cortos y anteras colapsadas (Lámina 7A). A nivel histológico se observó la degeneración del tejido esporofítico y gametofítico en diferentes etapas. Se identificó, que el tapete degenera en diferentes etapas del desarrollo. Los granos de polen abortados presentan deformidades, éstos se observan plegados, sin protoplasto y la pared de la exina es más gruesa 3-4 μ m del promedio normal descrito que es de 1.4-2.3 μ m de espesor (Láminas 7B, 7C y 8A - 8D).

Un factor biótico externo que contribuye a la degeneración y aborción de granos de polen en las tres especies de *Pterostemon*, se debe a la herbivoría floral (florivoría). Se observó que los insectos ovipositan dentro del ovario de las flores. Estas larvas además de consumir el gineceo, consumen también el androceo.

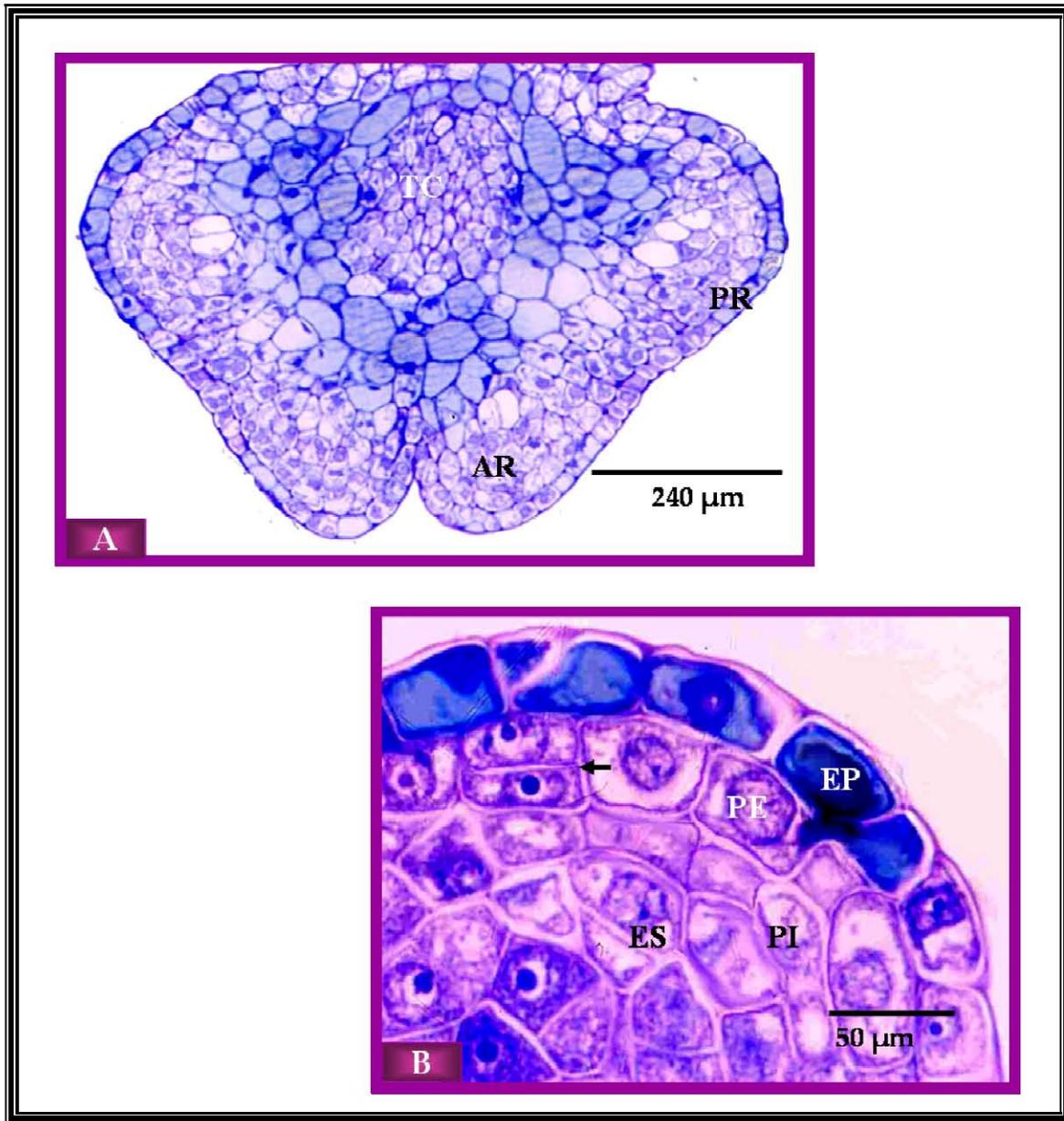


Lámina 1. **A-B.** Microsporogénesis. **A) *P. mexicanus*.** Corte transversal de antera joven, constituida de protodermis (PR) y células arquesporiales (AR). En la parte central de la antera se encuentra el haz vascular y alrededor de éste el tejido conectivo (TC) con inclusiones de taninos. **B) *P. bravoanus*.** Divisiones periclinales de las capas subepidérmicas parietal externa (PE) y parietal interna (PI) darán lugar a la pared de la antera (flecha). Tejido esporógeno (ES).

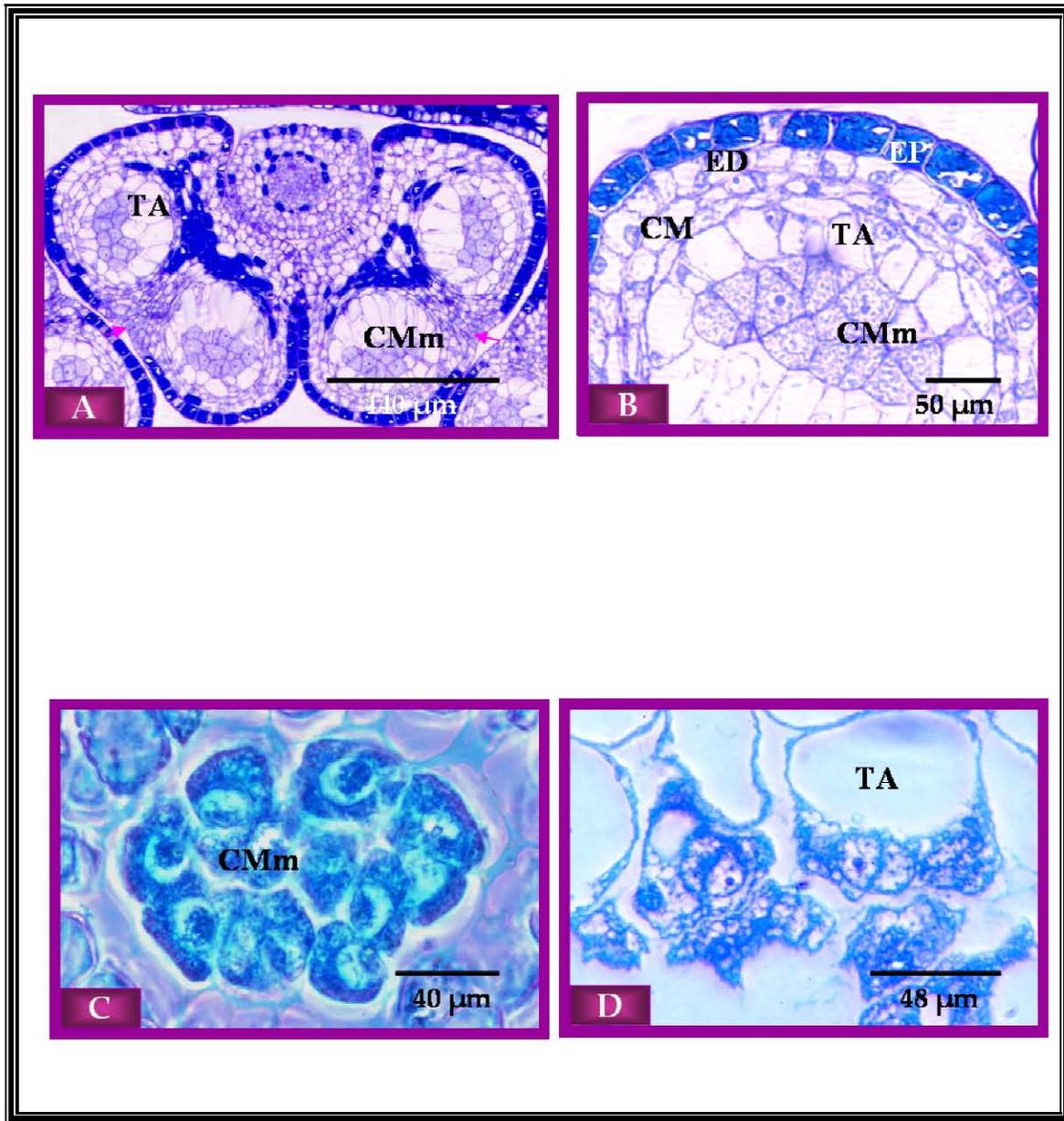


Lámina 2. **A-D.** Microsporogénesis. **A)** *P. bravoanus*. Antera tetrasporangiada, bilobulada en etapa de células madres de las microsporas (CMm). Las células epidérmicas de la zona del estomio (flechas). **B)** *P. bravoanus*. Pared de la antera formada por epidermis (EP), endotecio (ED), capa media biestratificada (CM) y tapete (TA). Células madres de las microsporas. **C)** *P. mexicanus*. Células madres de las microsporas (CMm). **D)** *P. bravoanus*. Células tapetales binucleadas con una gran vacuola.

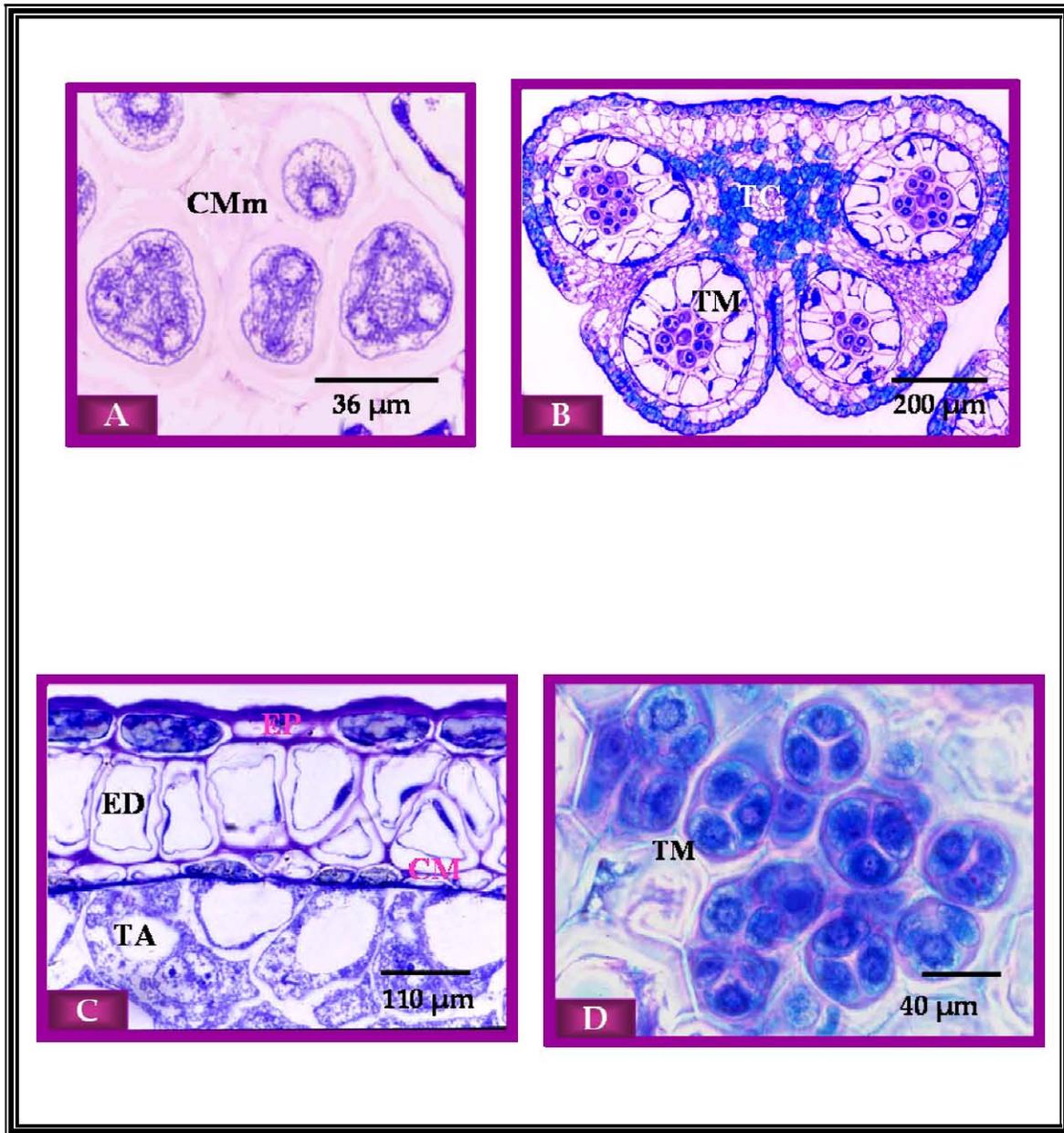


Lámina 3. **A-D.** Microsporogénesis. **A)** *P. mexicanus*. Las células madres de las microsporas (CMm). En división meiótica (II) se observan tres de las 4 núcleos de las microsporas, el cuarto permanece atrás formando el tetraedro. Aún no se forma la pared entre los núcleos. **B)** *P. bravoanus*. Antera tetrasporangiada, bilobulada en etapa de tétradas de microsporas (TM). Tejido conectivo (TC) en la parte central de la antera. **C)** *P. bravoanus*. Pared de la antera formada por epidermis (EP), endotecio (ED), capa media degenerando (CM) y tapete binuclear (TA). **D)** *P. mexicanus*. Tétradas de microsporas tetraédricas rodeadas por una pared de calosa.

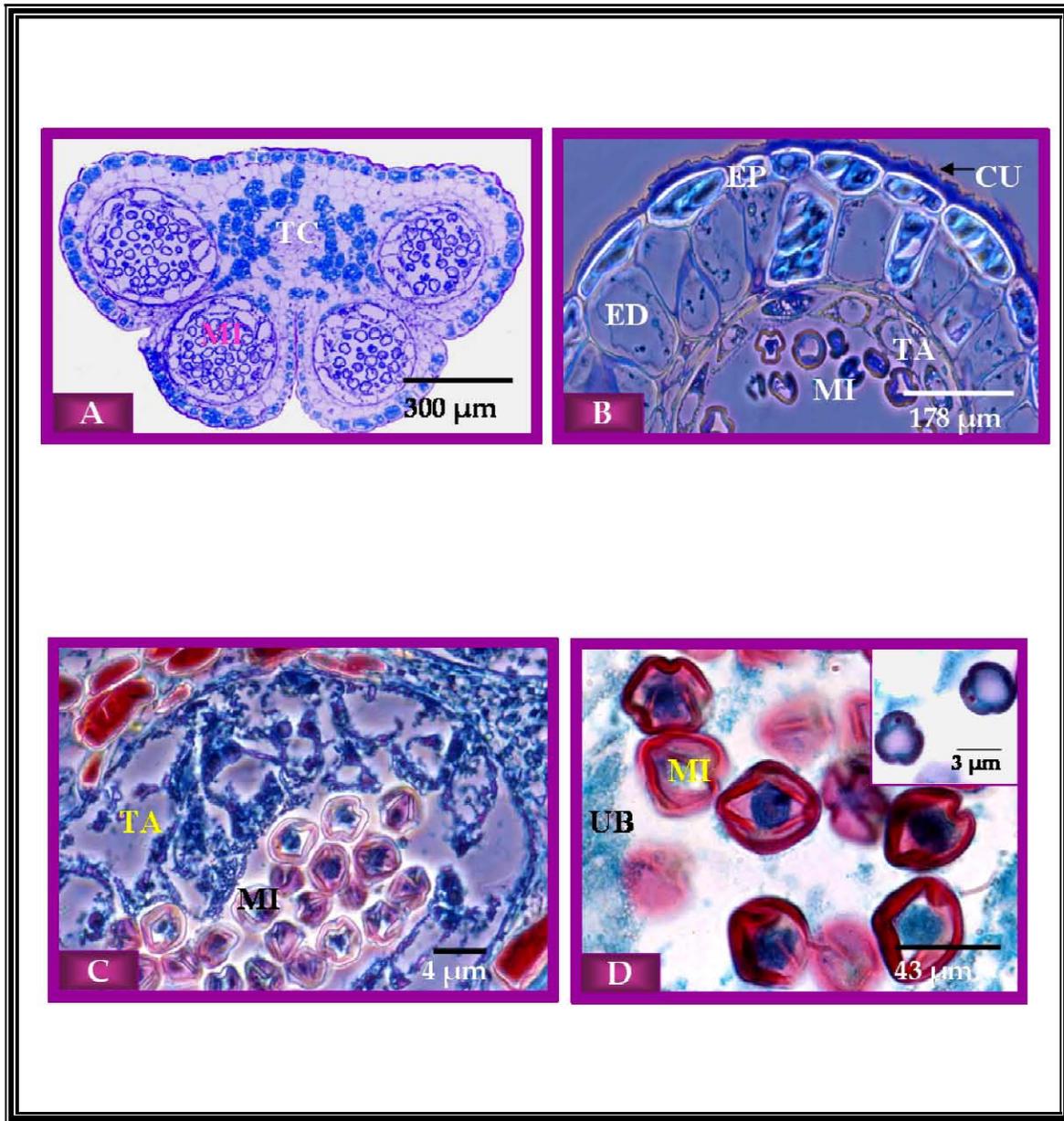


Lámina 4. **A-D.** Microgametogénesis. **A)** *P. rotundifolius*. Antera con tejido conectivo (TC) en la parte central de los microsporangios. En etapa de microsporas libres (MI). **B)** *P. rotundifolius*. Pared de la antera formada por epidermis (EP) cubierta por una cutícula (CU), endotecio (ED) y tapete (TA). Microsporas (MI) libres en el interior del lóculo de la antera. **C)** *P. bravoanus*. Tapete tipo secretor y microsporas libres. **D)** *P. bravoanus*. Microsporas uninucleadas. Los cuerpos de Ubisch (UB) rodean y se adosan a las microsporas (MI).

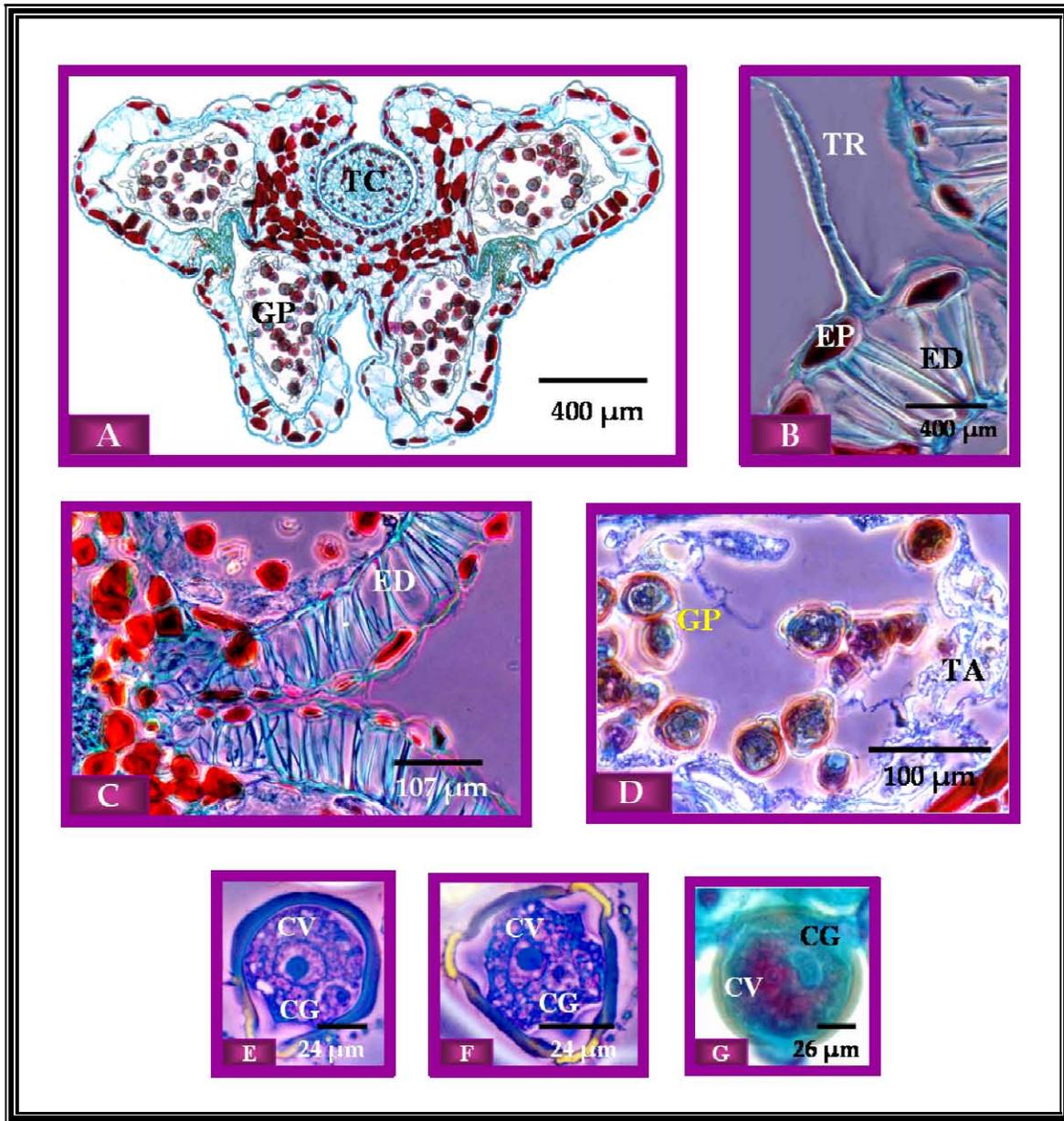


Lámina 5. **A-G.** Microgametogénesis. **A)** *P. bravoanus*. Antera tetrasporangiada, bilobulada en etapa de granos de polen (GP). **B)** *P. rotundifolius*. De la epidermis (EP) se proyecta un tricoma unicelular uniseriado (TR) con ornamentación verrugosa. **C)** *P. bravoanus*. Endotecio fibroso (ED). **D)** *P. bravoanus*. Tapete en estado degenerativo. **E)** y **F)** *P. bravoanus*. Granos de polen binucleares constituidos por célula vegetativa (CV) y célula generatriz (CG). **G)** *P. mexicanus*. Grano de polen bicelular constituido de célula vegetativa y una célula generatriz alargada en forma de media luna.

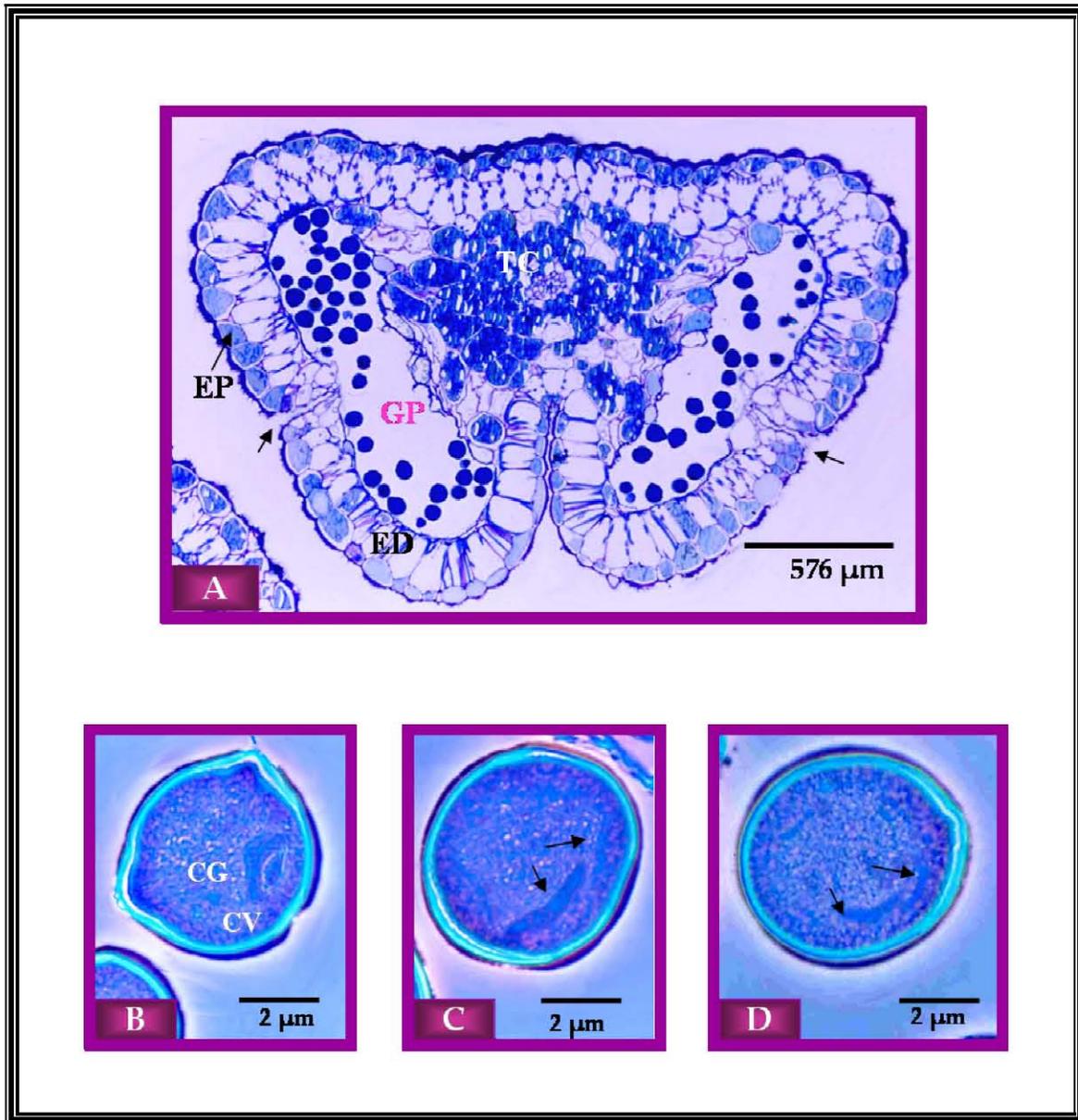


Lámina 6. **A – D.** Microgametogénesis. *P. rotundifolius*. **A)** Antera madura con dehiscencia longitudinal. Granos de polen maduros (GP). Endotecio fibroso (ED) y epidermis (EP). La zona del estomio se rompe (flechas). **B)** Grano de polen con célula generatriz (CG) y célula vegetativa (CV). **C) y D)** Granos de polen maduros en etapa tricelular. Células espermáticas señaladas con flechas en forma de media luna.

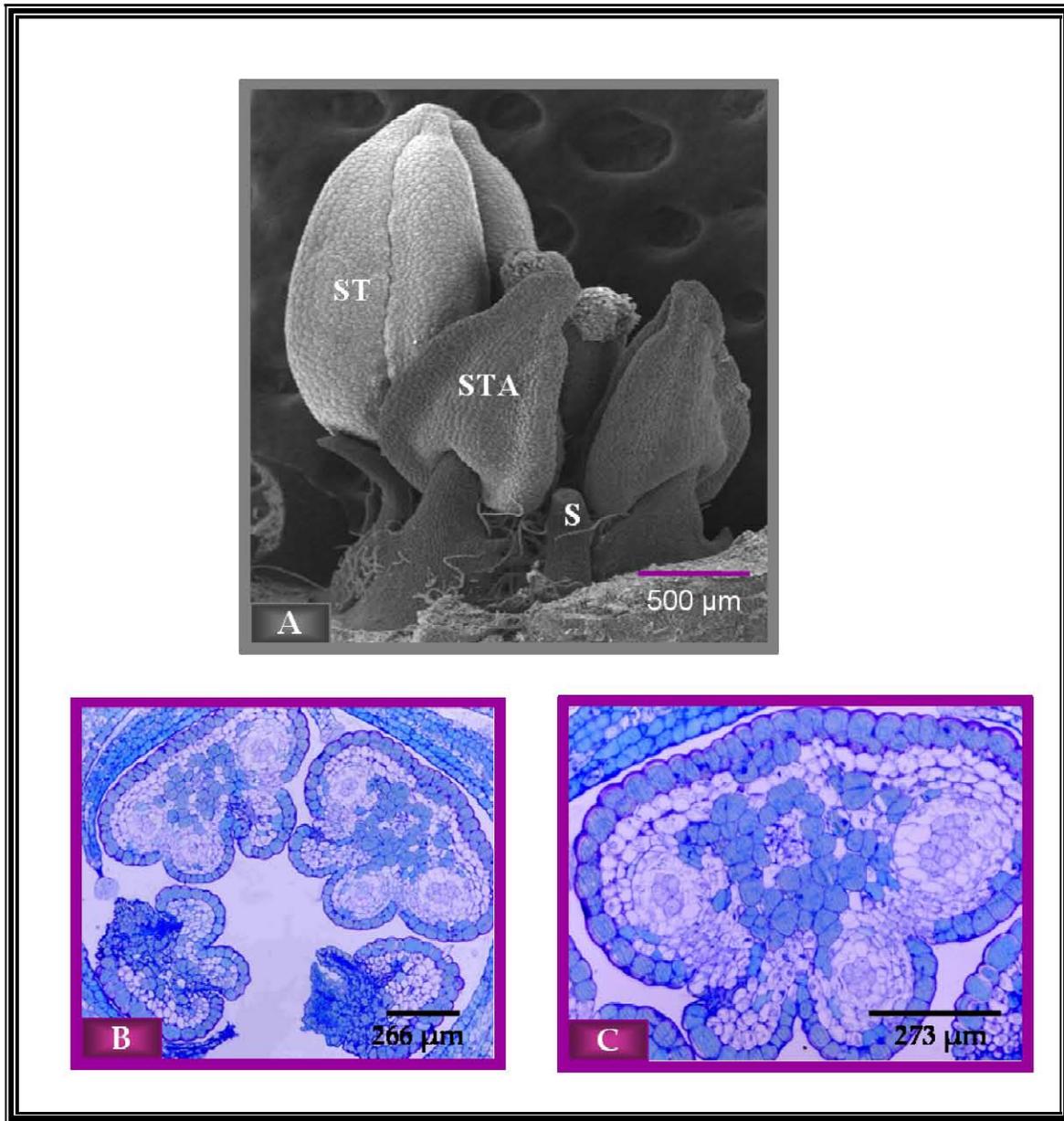


Lámina 7. **A - C.** Degeneración de anteras. **A)** *P. bravoanus*. Estambres normales (ST), estambres atróficos (STA) y estaminodios (S). **B)** *P. rotundifolius*. Juego de anteras en etapa de células madres de las microsporas. Parte de las anteras se encuentran en estado degenerativo. **C)** *P. rotundifolius*. Antera en etapa de células madres de las microsporas con uno de sus microsporangios en degeneración.

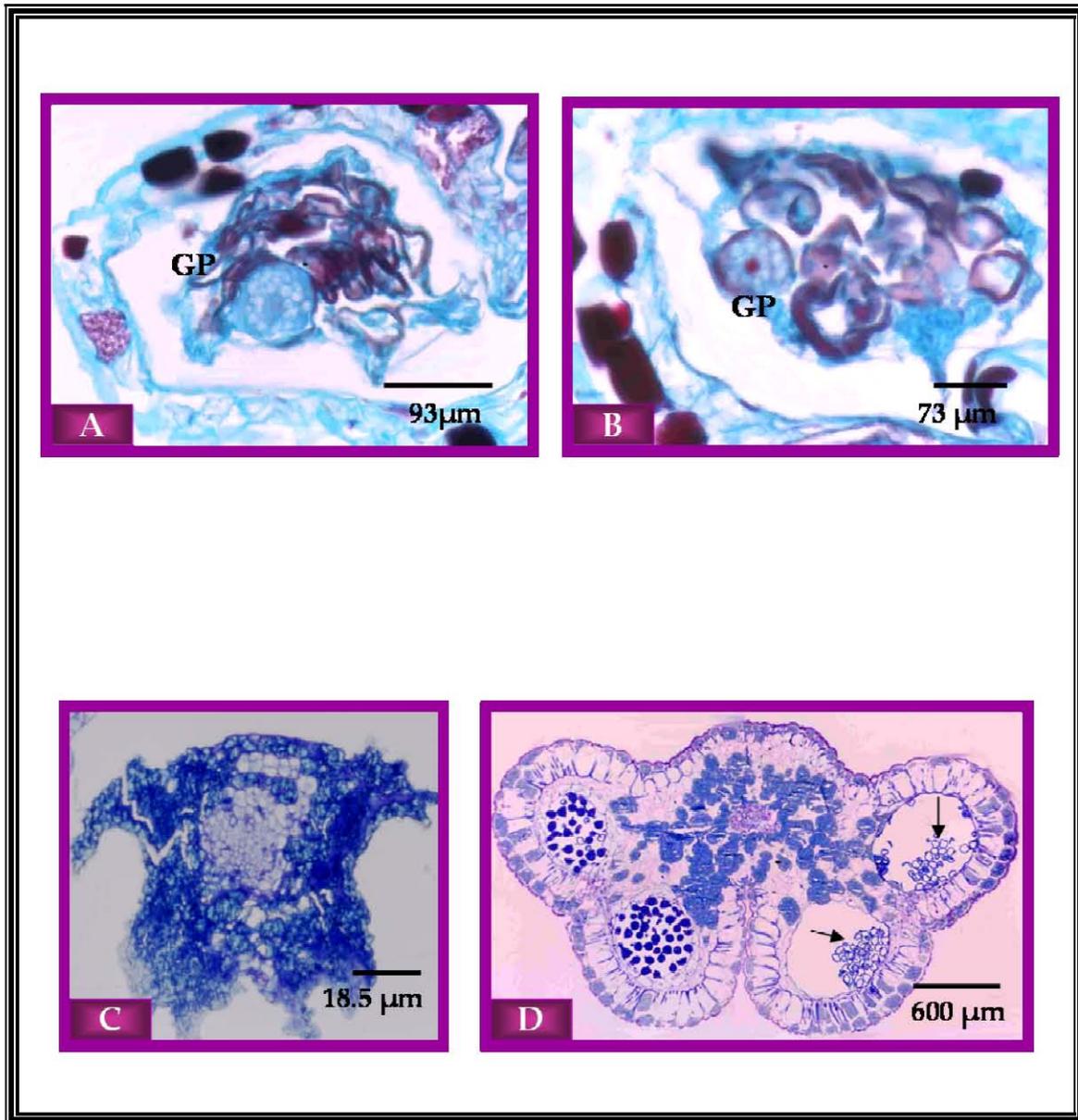


Lámina 8. **A – D.** Degeneración del tejido esporofítico y el tejido gametofítico. **A) y B) *P. mexicanus*.** Acercamiento a microsporangios. Granos de polen abortivos. **C) *P. bravoanus*.** Antera en completo estado degenerativo. **D) *P. mexicanus*.** Antera madura. Dos microsporangios contienen granos de polen en estado abortivo (flechas).

CUADRO 9. Comparación de las características embriológicas (microsporogénesis y microgametogénesis) en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
NÚMERO DE MICROSPORANGIOS	CUATRO	CUATRO	CUATRO
TIPO DE DESARROLLO DE LA PARED DE LA ANTERA	BÁSICO	BÁSICO	BÁSICO
NÚMERO DE CAPAS CELULARES DIFERENCIADAS	5 CAPAS: EPIDERMIS, ENDOTECIO, CAPA MEDIA BIESTRATIFICADA Y TAPETE	5 CAPAS: EPIDERMIS, ENDOTECIO, CAPA MEDIA BIESTRATIFICADA Y TAPETE	5 CAPAS: EPIDERMIS, ENDOTECIO, CAPA MEDIA BIESTRATIFICADA Y TAPETE
EPIDERMIS	PERSISTENTE	PERSISTENTE	PERSISTENTE
INCLUSIÓN DE MATERIALES ERGÁSTICOS EN LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS	TANINOS CONDENSADOS	TANINOS CONDENSADOS	TANINOS CONDENSADOS
DERIVADOS EPIDÉRMICOS	TRICOMAS UNICELULARES	TRICOMAS UNICELULARES	NO SE OBSERVARON
PERSISTENCIA DE LAS CAPAS MEDIAS	EFÍMERAS, DEGENERAN DURANTE LA MEIOSIS (I)	EFÍMERAS, DEGENERAN DURANTE LA MEIOSIS (I)	EFÍMERAS, DEGENERAN DURANTE LA MEIOSIS (I)
INCLUSIÓN DE MATERIALES ERGÁSTICOS EN LAS CAPAS MEDIAS	TANINOS CONDENSADOS Y AMILOPLASTOS	TANINOS CONDENSADOS Y AMILOPLASTOS	TANINOS CONDENSADOS

CUADRO 10. Comparación de las características embriológicas (microsporogénesis y microgametogénesis) en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
INCLUSIÓN DE MATERIALES ERGÁSTICOS EN LAS CÉLULAS DEL ENDOTECIO	TANINOS CONDENSADOS Y AMILOPLASTOS	TANINOS CONDENSADOS Y AMILOPLASTOS	TANINOS CONDENSADOS
TIPO DE ENGROSAMIENTOS EN LAS CÉLULAS DEL ENDOTECIO	TIMPANATO BASAPLATO	TIMPANATO BASAPLATO	TIMPANATO BASAPLATO
TIPO DE CITOCINESIS	SIMULTÁNEA	SIMULTÁNEA	SIMULTÁNEA
ARREGLO DE LAS TÉTRADAS	TETRAÉDRICAS	TETRAÉDRICAS	TETRAÉDRICAS
NÚMERO DE CÉLULAS EN GRANO DE POLEN MADURO	TRICELULAR	TRICELULAR	BICELULAR



MICROMORFOLOGÍA DEL GRANO DE POLEN



❖ MICROMORFOLOGÍA POLÍNICA DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE

MICROSCOPIO ÓPTICO

ABERTURAS: Tricolporoidadas. Aberturas con margo (Lámina 1A-1D). Ocasionalmente los granos presentan aberturas tricolporadas (Lámina 1F, 1G y 1H). Colpo meridional largo. Colpo circular. Cerca de las aberturas la capa de la sexina se separa de la nexina formando un fastigium (***P. mexicanus*** y ***P. rotundifolius***) (Lámina 1G y 1H). Colpo meridional largo. Colpo transversal alargado con margen paralelo y en forma de mariposa (***P. bravoanus***) (Lámina 1F). Las aberturas están cubiertas de una membrana microverrugada (Lámina 2A, 2B y 2C).

EXINA: Tectada, perforada (perforaciones menores a 1 micra) (Lámina 2G). Columelas imperceptibles. Endofisuras a nivel de la nexina, en la zona del apocolpio y rodeando a las aberturas (Lámina 2H y 2I). El grosor de la exina varía de 1.4 μm - 2.3 μm . La relación de sexina: nexina es de 3:1 o de 2:1.

A. P. S.: Mónadas, Isopolar, Radiosimétrica

FORMA: Los granos de polen de la especie ***P. bravoanus*** tiene diversas formas: Prolato 43.75 % con un índice de (1.353 - 1.8), subprolato 34.37 % con un índice de (1.210 - 1.166) a prolato-esferoidal 21.87 % con un índice de (1.047 - 1.277). Mientras que los granos de polen de ***P. mexicanus*** presentan formas variadas desde Subprolato 40.62 % y con un índice de (1.1 - 1.2), prolato 31.25 %, con un índice de (1.3 - 1.6), prolato-esferoidal 15.62 % con un índice de (1.1 - 1.13) a oblato-esferoidal 12.5 % con un índice de (0.87- 1). Los granos de polen de ***P. rotundifolius*** también presentan formas variadas desde subprolato 59.37 % con un índice de (1.1 - 1.3), prolato 15.62 % con un índice de (1.13 - 1.6), oblato-esferoidal 15.625 % con un índice de (0.9 - 1) a prolato-esferoidal 9.375 % con un índice de (1.0 - 1.1).

ÁREA POLAR (APOCOLPIO): El área del apocolpio varía según la especie. En *P. bravoanus* varia de mediana **85** % (0.26 - 0.45 μm) a pequeña **15** % (0.22 - 0.25 μm). En *P. mexicanus* varía de pequeña **87.5** % (0.1- 0.2 μm) a mediana **12.5** % (0.26 - 0.28 μm) (Lámina 1A y 1B), en *P. rotundifolius* varía de mediana **81.25** % (0.2 - 0.3 μm) a pequeña **18.75** % (0.23 - 0.25 μm).

TAMAÑO: E.P.= promedio (rango), E.E.= promedio (rango).

P. bravoanus tiene un E.P.= 26.5 μm (24.6-31.7 μm), E.E.= 20.6 μm (16.4-24.6 μm), *P. mexicanus* presenta 35 μm (25.8- 36.4 μm), 28.7 μm (22.3- 32 μm) y *P. rotundifolius* 25 μm (21.1- 29.4 μm) 20.6 μm (17.6- 24.6 μm).

CONTORNO POLAR (C. P.): Triangular convexo.

CONTORNO MERIDIONAL (C. M.): Elíptico (*P. rotundifolius*) y circular (*P. bravoanus* y *P. mexicanus*).

OTRAS CARACTERÍSTICAS: Se observaron granos de polen plegados en las zonas del mesocolpio. La pared de la exina de estos granos de polen es más gruesa (3-4 μm de espesor) del promedio normal obtenido en el resto de granos examinados (2.3 μm). Estas características en los granos de polen, se observaron en las tres especies de *Pterostemon*.

MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE BARRIDO

ABERTURAS: Tricolporoidadas (Lámina 1E). Las aberturas están cubiertas por una membrana con ornamentación microverrugada, las cuales se aglomeran en la parte ecuatorial de la abertura (Lámina 3A, 3B y 3C). Las aberturas presentan terminaciones redondeadas (Lámina 2D, 2E y 2F). Las aberturas están cubiertas también por una capa densa de pollenkit (*P. rotundifolius*).

EXINA: Tectada, perforada, estos orificios miden menos de 1 μm de diámetro. Las perforaciones son más abundantes en el mesocolpio, mientras que en el apocolpio son menores en número. Se observa una capa delgada de pollenkit (Lámina 3D y 3E).

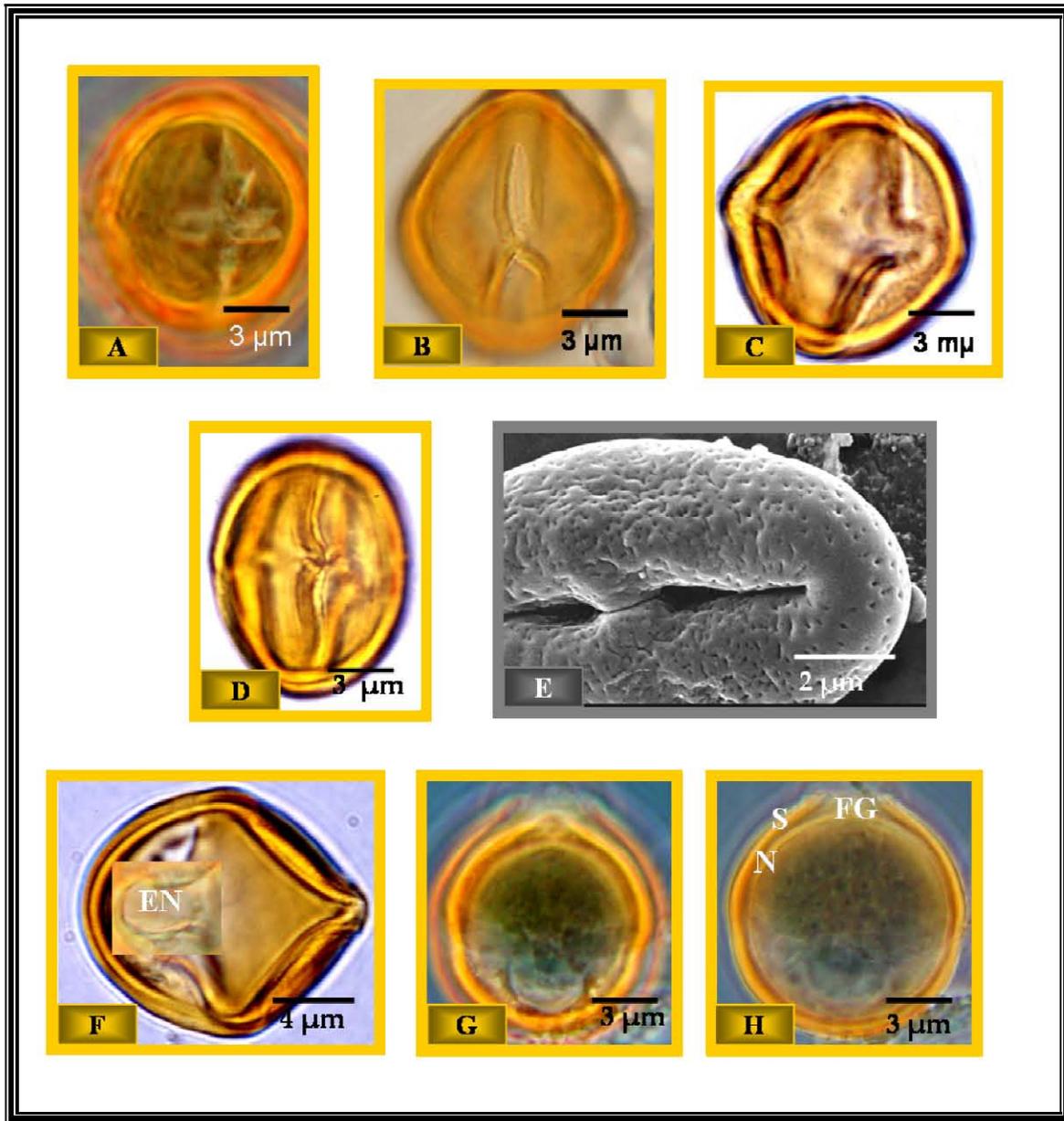


Lámina 1. **A – H.** Aberturas. **A)** *P. bravoanus*. Abertura colporada con endoabertura paralela. **B)** *P. mexicanus*. Abertura tricolporoidada. **C)** *P. rotundifolius*. Abertura tricolporoidada. **D)** *P. bravoanus*. Abertura tricolporoidada. **E)** *P.* Acercamiento a abertura tricolporoidada. Constricción en la parte central de la abertura. **F)** *P. mexicanus*. Abertura colporada con endoabertura circular. Las columelas no son visibles. **G)** y **H)** *P. rotundifolius*. Granos de polen con abertura tricolporada con endoabertura circular. **H)** Fastigium (FG) en la abertura. Pared de exina constituida de sexina (S) y nexina (N). Las columelas no son visibles.

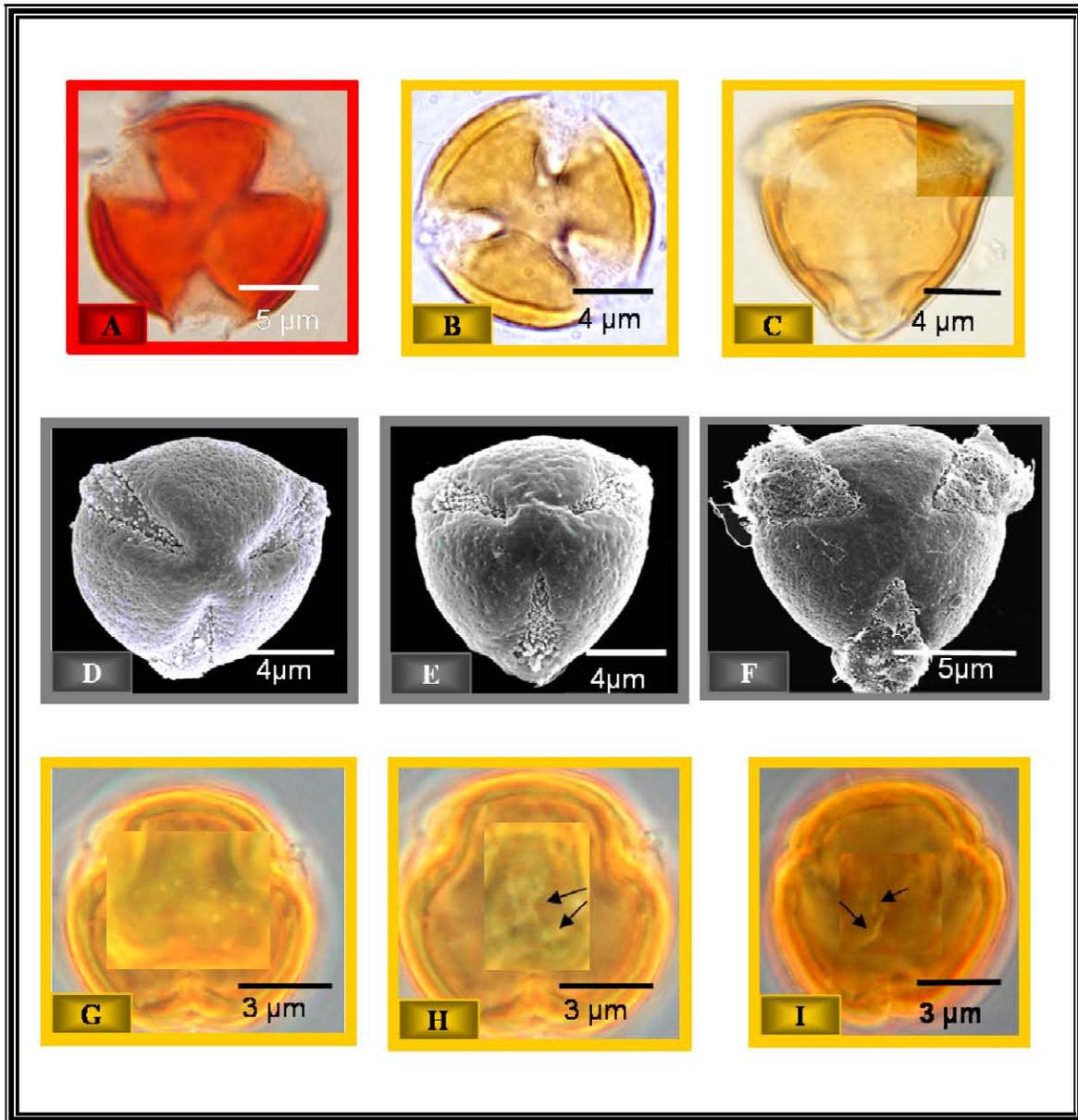


Lámina 2. **A - I.** Vista polar. **A) y B)** *P. mexicanus*. Granos de polen triaberturados. Aberturas cubiertas por una membrana microverrugada. **C)** *P. rotundifolius*. Grano de polen triaberturado. Aberturas con ornamentaciones microverrugadas. **D)** *P. mexicanus*. **E)** *P. bravoanus* y **F)** *P. rotundifolius*. Granos de polen triaberturados, exina porada. **G)** *P. bravoanus*. Perforaciones visibles en la zona del apocolpio. **H)** *P. bravoanus* y **I)** *P. rotundifolius*. Endofisuras en la zona del apocolpio (flechas) .

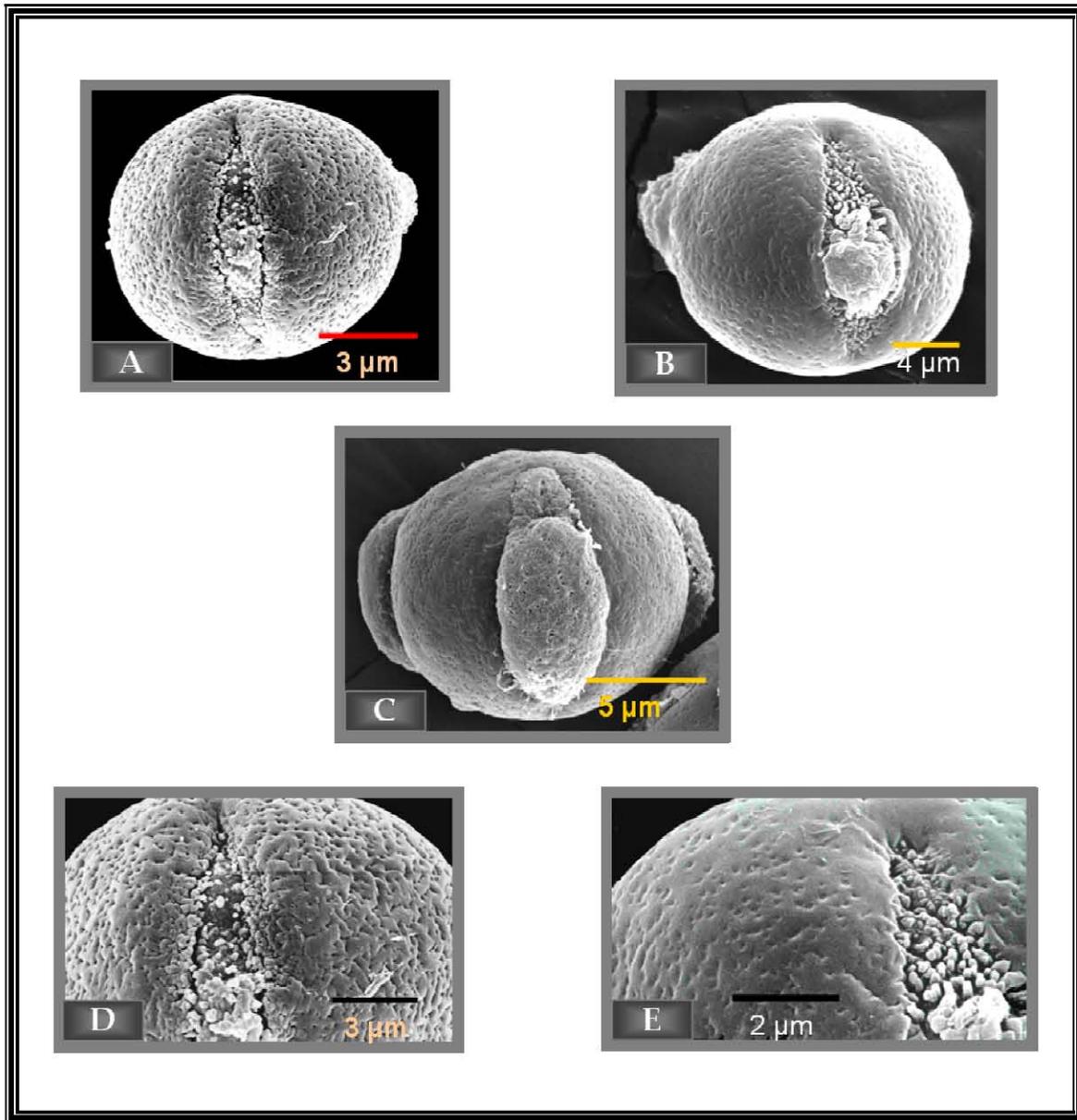


Lámina 3. **A – E.** Vista meridional. **A) *P. mexicanus*.** Abertura cubierto de microverrugas, en la parte central de la abertura. **B) *P. bravoanus*.** Abertura cubierta de microverrugas en la parte central de la abertura. **C) *P. rotundifolius*.** Abertura completamente cubierta por una densa capa de pollenkit. **D) *P. mexicanus*.** Acercamiento a la abertura. Exina perforada, ligeramente suprarrugulada. **E) *P. bravoanus*.** Acercamiento a la abertura. Exina perforada.

CUADRO 11. Comparación de las características palinológicas en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS PALINOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
NÚMERO Y TIPO DE ABERTURAS	TRICOLPOROIDADA, TRICOLPORADA (COLPO TRANSVERSAL CIRCULAR)	TRICOLPOROIDADA, TRICOLPORADA (COLPO TRANSVERSAL CIRCULAR)	TRICOLPOROIDADA, TRICOLPORADA (COLPO TRANSVERSAL LALONGADO)
ORNAMENTACIÓN DE LAS ABERTURAS	MICROVERRUGADA	MICROVERRUGADA	MICROVERRUGADA
EXINA	TECTADA, PERFORADA Y SUPRARRUGULADA	TECTADA, PERFORADA	TECTADA, PERFORADA
GROSOR DE LA EXINA	2.3µm	1. 4µm -2.3µm	2.3µm
RELACIÓN SEXINA: NEXINA	3:1	2:1 Y 3:1	3:1
SIMETRÍA	RADIOSIMÉTRICA	RADIOSIMÉTRICA	RADIOSIMÉTRICA
POLARIDAD	ISOPOLAR	ISOPOLAR	ISOPOLAR
ASOCIACIÓN	MÓNADAS	MÓNADAS	MÓNADAS
FORMA	SUBPROLATO, PROLATO, PROLATO-ESFEROIDAL Y OBLATO-ESFEROIDAL	SUBPROLATO, PROLATO, PROLATO-ESFEROIDAL	SUBPROLATO, PROLATO, PROLATO-ESFEROIDAL Y OBLATO-ESFEROIDAL

CUADRO 12. Comparación de las características palinológicas en las tres especies de *Pterostemon*.

CARACTERÍSTICAS PALINOLÓGICAS	<i>P. MEXICANUS</i>	<i>P. ROTUNDIFOLIUS</i>	<i>P. BRAVOANUS</i>
TAMAÑO	E.P.= 35µm (25.8-36.4µm), E.E.=28.7µm (22.3- 32µm)	E.P.=25µm (21.1-29.4µm), E.E.= 20.6µm (17.6-24.6µm)	E.P.= 26.5µm (24.6-31.7µm), E.E.= 20.6µm (16.4-24.6µm)
CONTORNO POLAR	TRIANGULAR CONVEXO	TRIANGULAR CONVEXO	TRIANGULAR CONVEXO
CONTORNO MERIDIONAL	CIRCULAR	ELÍPTICO	CIRCULAR

❖ **CARACTERIZACIÓN EMBRIOLÓGICA DE LA FAMILIA PTEROSTEMONACEAE**

Este estudio a vertido 29 caracteres embriológicos que ayudan a caracterizar a la familia Pterostemonaceae de la siguiente manera: anteras tetrasporangiadas. Desarrollo de la pared de la antera tipo básico. Epidermis con inclusiones de taninos con proyecciones de tricomas unicelulares; endotecio fibroso (engrosamientos tipo timpanato basaplato), endotecio con inclusiones de taninos; dos capas medias efímeras, conteniendo amiloplastos y taninos; tapete secretor con células multinucleadas (3-4 núcleos por célula). Citocinesis simultánea. Tétradas tetraédricas. Granos de polen maduros con exina tectada, perforada (perforaciones menores a $1\mu\text{m}$), con ornamentaciones verrugosas en las aberturas. Grosor de la exina $2.3\mu\text{m}$. Relación Sexina: Nexina 3:1. Aberturas tricolporoidadas con margo y tricolporadas con fastigium (colpo transversal circular o alargado). Los granos de polen se liberan en etapa tricelular.

Óvulos anátropos, crasinucelados, bitégmicos, tegumentos triestratificados y de origen epidérmico. Micrópilo zigzag. Tétrada de megasporas lineal. Megaspóra funcional calazal. Saco embrionario tipo Polygonum. El óvulo maduro con obturador funículo-placentar. Haz vascular llega hasta la zona calazal. Presencia de taninos condensados en la epidermis y mesófilo de ambos tegumentos, así como en el funículo y en la placenta.

C O N C L U S I O N E S

- El conjunto de caracteres embriológicos delimita a la familia Pterostemonaceae de las familias (Saxifragaceae, Grossulariaceae e Iteaceae) en las cuales se le había incluido.
- Palinológicamente la familia Pterostemonaceae también se diferencia de las familias en las cuales ese taxón fue colocado.
- El número elevado de óvulos abortivos podría significar un problema para la reproducción de las especies especialmente en *P. mexicanus* y en *P. rotundifolius*.

LITERATURA CONSULTADA

- Abe, K. 1982. Embryological studies in the family Saxifragaceae (s. l.) I. Development of the ovule and embryo sac in *Saxifraga fortunei* var. *partita* (Makino) Nakap. *American Journal of Botany* 69(3): 416-420.
- Alberdina, A. M. L. Verbeek-Reuvers. 1977. Grossulariaceae. *The Northwest European Pollen Flora* 12 (24):107-116.
- AL-Shammary, K. I. A y R. J. Gornall. 1994. Trichome anatomy of the Saxifragaceae s.l. from the southern hemisphere. *Botanical Journal of the Linnean Society* 114:99-131.
- APG. 2003. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/>.
- Beamish, I. K. 1963. Meiosis in megasporocytes and development of the megagametophyte in *Saxifraga integrifolia* Hook. *Canadian Journal Genetics and Cytology* 5:146-149.
- Beamish, I. K y C. L. Shu. 1965. Fertilization and seed development in *Saxifraga integrifolia* Hook. *Canadian Journal of Botany* 43:861-865.
- Beamish, I. K. 1967. A. Pacific coast Saxifragaceae with pairs of chromosomes: meiosis, development of the female gametophyte, and seed production. *Canadian Journal of Botany* 45:1797-1801.
- Bensel, R. C. y F. B. Palser. 1975a. Floral anatomy in the Saxifragaceae s. l. II Saxifragoideae and Iteoideae. *American Journal of Botany* 62(7):661-675.
- Bensel, R. C y F. B. Palser. 1975b. Floral anatomy in the Saxifragaceae s. l. III. Kirengeshomoideae, Hydrangeoideae and Escalloniaceae. *American Journal of Botany* 62(7):676-687.
- Bhojwani, S. S. y S. P. Bhatnagar. 1999. The embryology of angiosperms. Vikas Publishing House PVT LTD. New Delhi. p. 16-107, 292-294.
- Bozzola, J y L. Russell. 1992. Electron Microscopy. Principles and Techniques for biologist. Jones and Bartlett. Publishers Londres. 457 pp.
- Bruce, A. B., J. Y. Yang., J. E. Page y D. S. Soltis. 1999. Flavonoids, DNA and Relationships of *Itea* and *Pterostemon*. *Biochemical Systematics and Ecology* 27: 79-83.
- Chapman, M. 1933. The ovule and embryo sac of *Saxifraga virginensis*. *American Journal of Botany* 20 (3): 151-159.

- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. Nueva York. 1261 pp.
- Cronquist, A. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. The New York Botanical Garden. Bronx, New York. USA. p. 364-367, 509.
- Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic Journal of Botany* 3:119-149.
- D'Arcy, W. G y R. Keating. 1996. The anther form, function and phylogeny. Cambridge University Press. p.136, 159.
- Davis, G. L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. John Wiley & Sons. New York. 511 pp.
- Durán-Espinosa, C. 2000. Flora de Veracruz. Saxifragaceae. Fascículo 115. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Durán-Espinosa, C. 2001. Flora de Veracruz. Grossulariaceae. Fascículo 122. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Erdtman, 1966. Pollen morphology and plant taxonomy angiosperms (An introduction to Palynology I). Hafner Publ. Co., New York. 553 pp.
- Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. John Wiley & Sons.,Inc. p. 36-39, 201-209.
- Ferguson, I. K y A. Webb. 1970. Pollen morphology in the genus *Saxifraga* and its taxonomic significance. *Journal Linnean Society* 63: 295-311.
- Franceschi, R. V y T. H. Horner. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review* 46(4):361-427.
- Hall, J. L. y C. Hawes. 1991. Electron Microscopy of Plant cells. Academic Press Limited. Printed in Great Britain by the University Press, Cambridge. p. 21-22.
- Harmsen, L. 1939. Studies on the embryology and cytology of *Saxifraga*. *Meddelelser om Gronland* 125 (4): 1-15
- Hermsen, J. E., M. A. Gandolfo., C. K. Nixon y L. C. William. 2003. *Divisestylus* Gen. Nov (Aff. Iteaceae), A Fossil Saxifrage from the late Cretaceous of New Jersey, USA. *American Journal of Botany* 90(9): 1373-1388.
- Hutchinson, J. 1973. The families of flowering plants. Oxford at the Clarendon Press. p. 197, 203, 206.

- Hideux, M. J y I. K. Ferguson. 1976. The stereostructure of the exine and its evolutionary significance in Saxifragaceae *sensu lato*. In: Ferguson I. K. , Muller. J. eds. The evolutionary significance of the exine. New York, London: Academic Press. p. 327-377.
- Jiménez, R. J. y M. G. Martínez, 1997. Una especie nueva del género *Pterostemon* (Grossulariaceae) del estado de Guerrero, México. *Acta Botánica Mexicana* 41:21-25.
- Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. Mc Graw-Hill. New York and London. 502 pp.
- Johri, B. M., K. B. Ambegaokar y P. S. Srivastava. 1992. Comparative embryology of Angiosperms. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 877 pp.
- Kamelina, O.P.1984. The embriology of the genus *Escallonia* (Escalloniaceae). *Bot. Zh.* 69(10):1304-1316.
- Kamelina, O.P. 1988. Sporo-gametogenesis and fertilization of *Escallonia* and *Brexia* with comments on their taxonomy In: Cresti, M, Gori, P. y Pacini, E. eds. Sexual reproduction in higher plant. Berlin. Springer-Verlag. p. 431-441.
- Judd, W. S., C. S. Champbell., E. A. Kellogg., P. F. Stevens y M. J. Donoghue. 2002. Plant systematics. A phylogenetic approach. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts U.S.A. p. 329-330
- Kremp. G. O. W. 1965. Morphology Enciclopedia of Palinology. The University of Arizone Press Arizone. 263 pp.
- López, M., J. Márquez y G. Murguía. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Facultad de Ciencias, UNAM. 178 pp.
- Maheshwari, P. 1950. Embryology of Angiosperms. McGraw-Hill Book Company, INC. New York Toronto London. p. 28-175.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1975. Anatomy of the Dicotyledons. Second Edition. Volume 1. Systematic Anatomy of Leaf, and Stem with a brief History of the Subject. Clarendon press Oxford. Published in the United States by Oxford university Press, Inc., New York. 276 pp.
- Morgan, R. D. y E. D. Soltis. 1993. Phylogenetic relationships among members of Saxifragaceae *sensu lato* based on rbcL secuencia data. *Annals of Missouri Botanical Garden* 80:631-660.
- Moore, D. D., J. A. Webb y Collinson, M. E. 1991. Pollen analysis. Second Edition. Blackwell scientific Publications. p. 62-82.

- Pacini, E. 1990. Tapetum and microspore function. In: Blackmore, S. y R. B. Knox eds. *Microspores evolution and ontogeny*. Academic Press. p. 213-237.
- Palser, B. P. 1975. The bases of angiosperms phylogeny: Embriology. *Annales of Missouri Botanical Garden* 62:621-646.
- Pastre, A y A. Ponds. Quelques aspects de la systématique des Saxifragacées a la lumière des données de la Palynologie. *Pollen et Spores* 15 (1) : 117 :133.
- Peña-Sánchez. P., Ken, O., Nuñez-Farfan, J., Fornoni, J., Hernández-Verdugo., Márquez-Guzmán., G. J. y Garzón-Tiznado J. A. 2004. Sources of reistence to whitefly in wild populations of *Solanum lycopersicum* var *cerasiforme* in Northwestern México. *Genetic Rosources and Grop Evolution*.
- Pérez-Calix, E. 2003. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán, México. Fascículo 116.
- Pérez, P. M. K. 2004. Estudio embriológico de *Pterostemon bravoanus* (Jiménez Ramírez y Martínez Gordillo) especie endémica de México. Tesis de Licenciatura. Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 70 pp.
- Punt, W., S. Blackmore, S. Nilsson y A. Le Thomas. Glossary of pollen and spore terminology. [http// www.biol.ruvnl/~paleo/glosary/glos-new.htm](http://www.biol.ruvnl/~paleo/glosary/glos-new.htm).
- Radford, E. A. 1986. *Fundamentals of plant Systematics*. Harper & Row, Publisher, Inc. p.173-186.
- Ramírez, J. 1984. Una especie nueva de *Pterostemon*. *La Naturaleza* 2:416-417.
- Reitsma, Tj. 1970. Suggestions towards unifications of descriptive terminology of Angiosperm pollen grains. *Review of Palaeobotany and Palynology* 10: 39-60.
- Rzedowski, J. 1991. Endemismo en la flora Fanerogámica Mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15:47-64.
- Saxena, N. P. 1963. Pollen grains of some species of *Ribes* Linn. *Palynological Bulletin*. 4(2):94-96.
- Saxena, N. P. 1964. Studies in the family Saxifragaceae. I. A contribution to the morphology and embriology of *Saxifraga diversifolia* Wall. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* 60: 36-51.

- Saxena, N. P. 1970. Studies in the family Saxifragaceae. VII. Floral morphology and development of gametophytes in *Ribes* L. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* 71B (5): 213-220.
- Schauer, S. 1847. *Linnaea* 20:736.
- Simpson, M. G. 2006. Plant Systematics. Elsevier Academic Press. p 547.
- Soltis, D. E. y P. S. Soltis. Phylogenetic relationships in Saxifragaceae s. l.: A comparison of topologies based on 18S rDNA and *rbcl* secuencias. *American Journal of Botany* 84(4):504-522.
- Strasburger, E. 1965. Strasburger's textbook of botany. London 846 pp.
- Sivarajan, V. V. 1991. Introduction to the principles of plant taxonomy. Cambridge University Press. p. 135-160.
- Spichiger, R. E., V. Savolainen, M. Figeat y D. Jeanmonod. 2004. Systematic Botany of Flowering Plants. A new phylogenetic approach to Angiosperms of the temperate and tropical regions. Science Publishers, Inc. p. 182-183.
- Stuessy, T. F. 1990. Plant Taxonomy. The systematic evaluation of comparative date. Columbia University Press. New York. p. 251-257.
- Takhtajan, A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 588 pp.
- Thanikaimoni, G. 1986. Pollen apertures: form and function. In: Blackmore, S. y Ferguson, I. K. 1986. Pollen and Spores: Form and function. *The Linnean Society of London* p. 119-135.
- Thorne, F. R. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *The Botanical Review* 58: 225-348.
- Thorne, F. R. 2000. The Classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae. *The Botanical Review* 66(4):441-647.
- Thorne, F. R. 2003. www.rsabg.org/publications/angiosp.htm.
- Tobe, H. 1987. The Embriology of Angiosperms: Its Broad Application to the Systematic and evolutionary Study. *The Botanical Magazine Tokyo* 102:351-367.
- Wiggins, L. I. 1959. Development of the ovule and megagametophyte in *Saxifraga hieracifolia*. *American Journal of Botany* 46: 692-697.

- Wilkinson, P. H. 1994. Leaf and wing anatomy of the Pterostemonaceae (Engler) Small: ecological and systematic features. *Botanical Journal of the Linnean Society* 115-131.
- Wakabayashi, M. 1970. On the affinity in Saxifragaceae s. l. with especial reference to the pollen morphology. *Acta Phytotaxonomic and Geobotanic* 24 (4-6):128-145.
- Walker, W. J. 1976. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperm. In: Ferguson I. K. , Muller. J. eds. The evolutionary significance of the exine. New York, London: Academic Press. p. 251-308.
- Walker, W. J. y J. A. Doyle. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Palynology. *Annales of Missouri Botanical Garden* 62: 664-723.
- Walker, J. W. y J. J. Skvarla. 1975. Primitive columellales pollen: A new concept in the evolutionary morphology of Angiosperms. *Science* 187: 445-447.

APÉNDICE S

APÉNDICE 1

GENERALIDADES PALINOLÓGICAS

ABERTURAS

Morfológicamente son regiones donde la capa de exina está reducida en grosor, mientras que la capa de intina está usualmente engrosada. Fisiológicamente es una zona donde se lleva a cabo la germinación del grano de polen, también es considerada como una zona harmomegática, ó ambas (Thanikaimoni, 1986).

TIPOS DE ABERTURAS

La abertura simple es una región donde la capa de la exina es más estrecha mientras que la capa de intina es más ancha (Thanikaimoni, 1986). La abertura no está diferenciada en unidades externa e interna. Entre el tipo de aberturas simples se encuentran: colpos, poros, sulcos, úlceras y tricotomosulcados (Walker, 1975) (Figura 1).

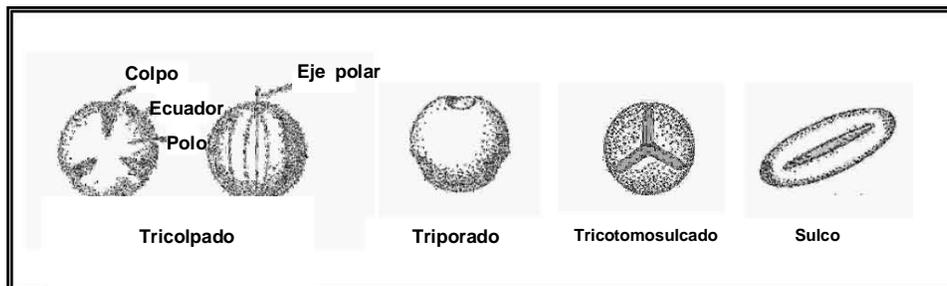


Figura 1. Tipo de aberturas simples.

La abertura compuesta es una región constituida de exina que esta diferenciada en dos unidades: ectoabertura (abertura externa de la exina) y endoabertura (abertura interna de la exina) (Thanikaimoni, 1986). Los tipos de aberturas compuestas son: colporados, pororado, rugorato y fororado (Walker y Doyle, 1975)(Figura 2).

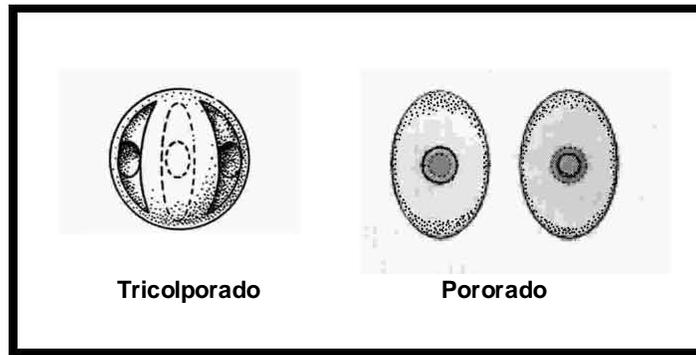


Figura 2. Tipo de aberturas compuestas.

Entre este tipo de aberturas compuestas, se han descrito aberturas que presentan un estado intermedio de desarrollo, ya sea en la ectoabertura o en la endoabertura. Ejemplo. la abertura colporoidada, presenta una ectoabertura bien desarrollada y la ectoabertura ligeramente desarrollada; en cambio la abertura colpoidorada presenta una ectoabertura ligeramente desarrollada y la ectoabertura bien desarrollada. Otro tipo de aberturas son la abertura pororoidada y la abertura poroidorada (Walker y Doyle, 1975).

NÚMERO DE ABERTURAS

El número de aberturas en los granos de polen se indican con el prefijo mono-, di-, tri-, tetra-, penta- y hexa antes del termino colpado, colporado, porado, y pororado. Más de seis aberturas se indican usando el prefijo poly-. (Reitsma, 1970; Walker, 1975). (Figura 3).

Las aberturas pueden presentar diferentes arreglos en la superficie del grano de polen. De modo que, las aberturas que se encuentran dispuestas en la zona ecuatorial se indican con el prefijo zona-. Las aberturas que se encuentren localizadas hacia los polos se dividen en dos, según la región proximal o la región distal del grano de polen. Si la abertura se localiza en la región proximal se utiliza el prefijo cata-, por tanto si la abertura se localiza en la zona distal del polen se utiliza el prefijo ana-. (Walker, 1975). La otra posibilidad es que las aberturas estén distribuidas en toda la superficie del grano de polen, esto se indica con el prefijo panto- (Erdtman et al., 1961 en Reitsma, 1970) Faegri y Iversen (1950, 1964 en Reitsma, 1970) usa el prefijo estefano- y peri-. (Fig.3). La denominación inaperturado se utiliza cuando los granos de polen no tienen aberturas.

	DI-		TRI-		TETRA-		PENTA-		HEXA-		POLY-	
	polar	eq.	polar	eq.	polar	eq.	polar	eq.	polar	eq.	polar	eq.
ZONAPORADO												
ZONACOLPADO												
ZONACOLPORADO												
PENTAPORADO												
PENTACOLPADO												
PENTACOLPORADO												

Figura 3. Variación en la complejidad de las aberturas basadas en el número y el arreglo de las aberturas (vista polar y ecuatorial). (Moore y Webb 1978:37, Moore, 1991).

EXINA

La exina está constituida por dos capas la sexina y la nexina. La sexina a su vez está formada por los elementos esculturales, el tectum y las columelas. Mientras que la nexina está constituida de la capa basal y la nexina (Figura 4). Las observaciones se hacen en microscopia de luz, en un enfoque infraóptico. Con una reglilla ya calibra, se mide el grosor de la exina (tanto la nexina como la sexina). De la misma manera se mide el grosor de la nexina y el grosor de la sexina. Los valores obtenidos en estas dos capas se dan en proporción. **Sexina : Nexina.**

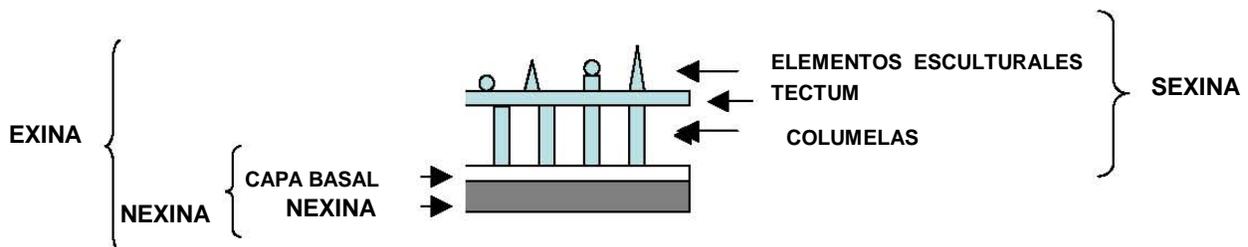


Figura 4. Estratificación de la exina

ESCULTURA

Para poder identificar que tipo de escultura presenta los especímenes polínicos en estudio, es necesario realizar los análisis L – O, O – L (en luz normal). Y este consiste en enfocar desde un enfoque supraóptico (la parte más cercana del grano de polen que está hacia el observador) y moviendo lentamente el micrómetro, enfocando la parte distal del grano de polen (en relación a la vista del observador) y al revés. De esta manera se podrán distinguir los elementos esculturales que forman la ornamentación y la relación que tiene con el tectum (Figura 5).

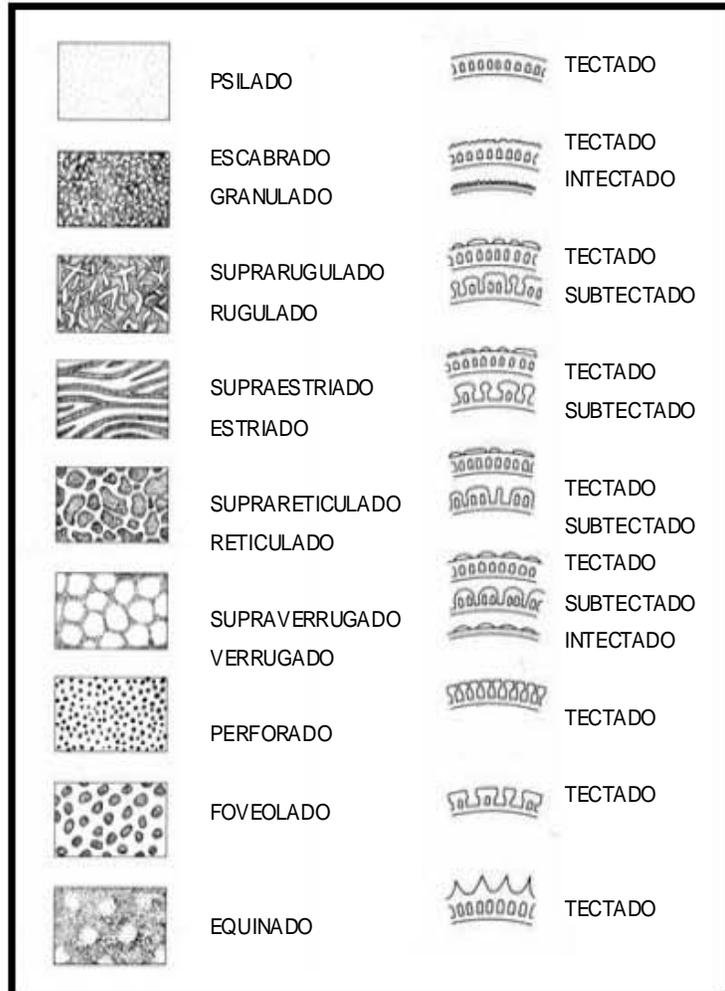


Figura 5. Tipos de escultura y ornamentación (Moore y Webb 1978:42, en Moore *et al.*, 1991).

ASOCIACIÓN

Primero se determina que tipo de asociación tiene los granos de polen, ya que éstos se liberan en mónadas, díadas, tétradas y poliadas (Figura 6), para después establecer el tipo de polaridad mediante el trazo de los ejes imaginarios de simetría (polar y meridional). De esta manera se podrá identificar la cara proximal y la cara distal, así como la zona polar y meridional. También se podrá identificar el plano en el que se encuentran las aberturas de cada mónada que integra la tétrada, o la tétrada que constituye la poliada.

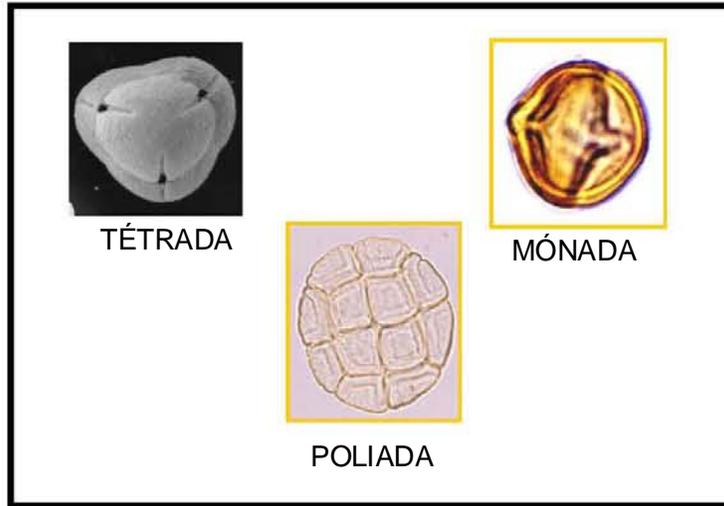


Figura 6. Tipos de asociación

POLARIDAD

La polaridad se establece desde la formación de las tétradas. Cuyo arreglo geométrico permite determinar la polaridad y el tipo de aberturas de los granos de polen que la constituyen (Figura 7). En estado de tétrada se pueden distinguir las caras proximal y distal de cada mónada, así como la disposición de los ejes ecuatorial y polar (Tabla 1).

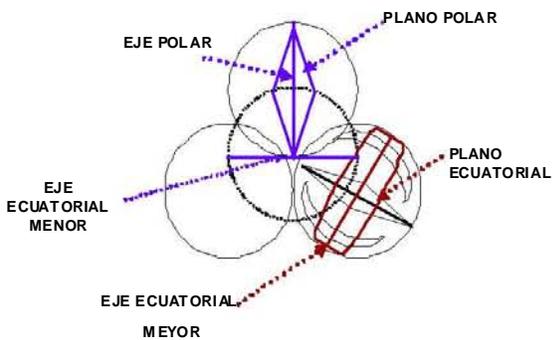


Figura 7. Tétrada tetraédrica, mostrando sus planos y ejes de simetría.

POLARIDAD
APOLAR: No se puede determinar la polaridad
ISOPOLAR: Las caras polar y distal son iguales
HETEROPOLAR: Las caras polar proximal y distal son distintas

Tabla 1. Tipos de polaridad

SIMETRÍA

La simetría que presentan los tipos polínicos puede ser bilateral, con sólo dos planos verticales de simetría de desigual longitud; o radial, cuando existen más de dos planos verticales de simetría, todos de igual longitud (Figura 8).

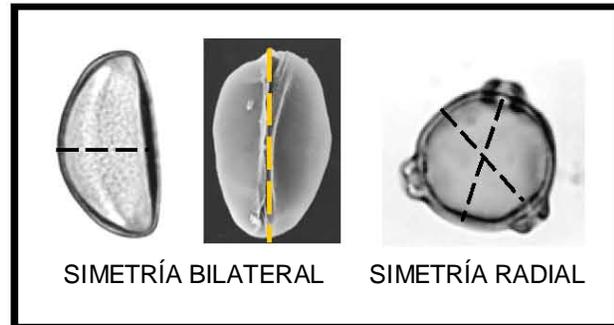


Figura 8. Tipos de simetría

CONTORNO POLAR Y MERIDIONAL

Para determinar el contorno polar y meridional, los granos de polen se observan en vista (polar y meridional) en un enfoque infraóptico, con la finalidad que el contorno del grano de polen esté bien definido (Figura 9).

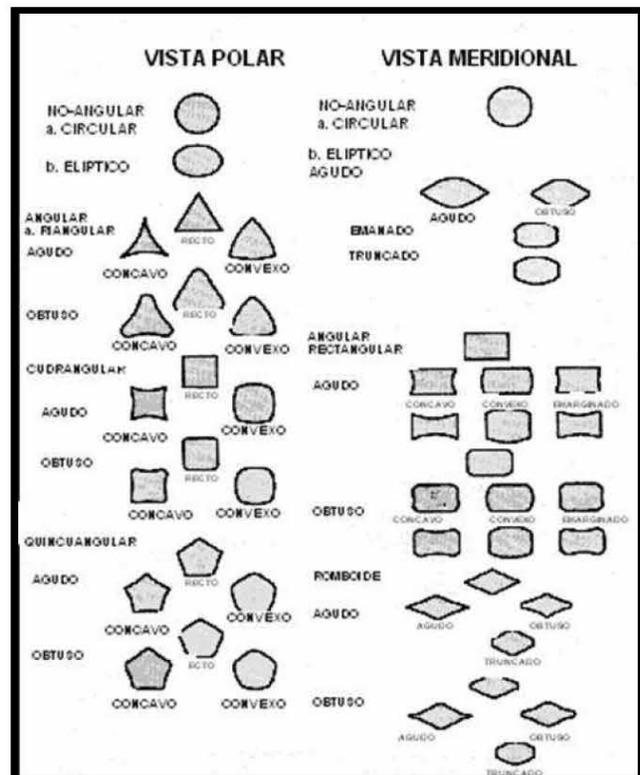


Figura 9. Forma de la simetría de los granos de polen en vista polar y ecuatorial (Moore y Webb 1978:40, antes Reitsma 1970, en Moore *et al.*, 1991).

FORMA Y TAMAÑO

Desde que las mónadas están asociadas en un tétrada tienen una orientación en el espacio, dada por los ejes imaginarios que son el eje polar (línea negra) y el eje ecuatorial (línea blanca), cuyas dimensiones ayudan a precisar la forma del grano de polen mediante el cociente P/E (Tabla 2, Figura 10).

FORMA	ÍNDICE P/E
PERPROLATO	MAYOR A 2
PROLATO	2.0-1.33
SUBPROLATO	1.33-1.14
PROLATO-ESFEROIDAL	1.14-1.00
OBLATO-ESFEROIDAL	1.00-0.88
SUBOBLATO	0.88-0.75
OBLATO	0.75-0.50
PERPROLATO	MENOR DE 0.50

Tabla 2. Tipos Polínicos, tomado de Kremp (1965)

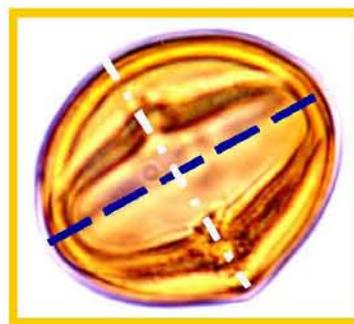


Figura 10. Trazo de los ejes imaginarios

ÁREA POLAR (ÍNDICE DEL APOCOLPIO)

Este índice se calcula midiendo la distancia que existe entre cada ápice de las aberturas (d) entre la longitud del eje ecuatorial menor (D). Índice del apocolpio d / D . Estas medidas deben ser calculas observando al grano de polen en vista polar (Figura 11). Una vez obtenido el resultado se consulta con la tabla clases y se determina el tipo (Tabla 3).

CLASES	
I.P. (0)	= ÁREA POLAR AUSENTE
I.P. (0.25)	= ÁREA POLAR PEQUEÑA
I.P. (0.25- 0.5)	= ÁREA POLAR MEDIANA
I.P. (0.5-0.75)	= ÁREA POLAR GRANDE
I.P. (0.75)	= ÁREA POLAR MUY GRANDE

Tabla 3. Clases e índices del apocolpio tomado de Kremp, 1965.

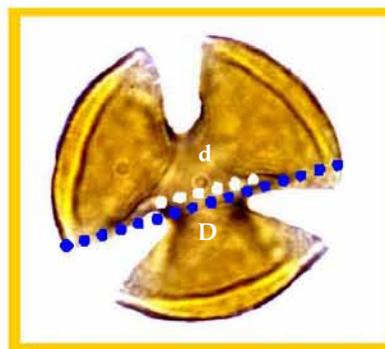


Figura 11. Grano de polen de *P. mexicanus* en vista polar.

APÉNDICE 2

Comparación de las características morfológicas, embriológicas y palinológicas de las familias Saxifragaceae, Grossulariaceae, Iteaceae y Pterostemonaceae.

CARACTERÍSTICAS MORFOLOGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
PERIANTO	3, 5, 10 SÉPALOS, 3, 5, 10 PÉTALOS ^{31,32} 4- 5 SÉPALOS, 4-5 PÉTALOS ^{11,23, 30}	4-5 SÉPALOS, 4-5PÉTALOS ^{8, 14, 32}	5-SÉPALOS, 5- PÉTALOS	5-SÉPALOS, 5-PÉTALOS ^{21,25,28}
ARREGLO DEL PERIANTO	ACTINOMORFAS ^{23,30,31} ZIGOMORFAS ^{25,30,32}	ACTINOMORFAS ^{14,32}	ACTINOMORFAS ³²	ACTINOMORFAS
POSICIÓN DEL OVARIO	HIPÓGINAS, PERIGINA Y EPÍGINAS ^{11,20,30,31}	PERIGINAS, EPÍGINAS ^{11,14}	?	EPÍGINAS
TIPOS DE FLOR	BISEXUAL ^{23,30,31,32} UNISEXUAL ^{10,23,30,32}	BISEXUAL, UNISEXUAL ^{20,32}	BISEXUAL, POLYGAMA ³²	BISEXUAL
CONSTITUCIÓN DEL ANDROCEO	5-10 ESTAMBRES ^{20,29,32,} 3-10 ESTAMBRES ²³	5, 4 ESTAMBRES 5-ESTAMINODIOS ^{8,14,20,32}	5-ESTAMBRES	5-ESTAMBRES FÉRTILES Y 5-ESTAMINODIOS ^{21,25,28}
INSERCIÓN DEL FILAMENTO EN LAS TECAS	BASIFIJAS Y DORSIFIJAS	?	DORSIFIJAS ^{8,17}	DORSIFIJAS ^{21,25,28}
POSICIÓN DEL OVARIO	SÚPERO A ÍNFERO ^{15,23,25,29,32}	ÍNFERO ^{14,20,32}	SÚPERO, SEMI- ÍNFERO ^{8,18,32}	ÍNFERO Y SEMI- ÍNFERO ^{21,25,28}

¹ Abe, 1982

² Alberdina, et al. 1977.

³ AL-Shamari, et al. 1994.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
TIPO DE OVARIO	SINCÁRPICO APOCÁRPICO ³²	?	?	SINCÁRPICO ¹²
NÚMERO DE CARPELOS	2-5-7 CARPELOS PARCIALMENTE CONNADOS ^{8,15,23,30,31}	2-3(-7) CARPELOS ^{8,11,14,20,32}	2-CARPELOS ^{8,32}	5 o 6 CARPELOS ^{12,21,29,}
NÚMERO DE LÓCULOS	1-3 LÓCULOS	1-LÓCULO ³¹	2-LÓCULOS ³²	5 o 6 LÓCULOS ^{12,25}
TIPO DE PLACENTACIÓN	AXIAL, MARGINAL, PARIETAL ^{8,11,1520,30,31,32}	PARIETAL, LATERAL ^{8,20,32}	AXIAL ^{8,32}	AXIAL ^{12,25,29}
NÚMERO DE ÓVULOS POR CARPELO	NUMEROSOS ^{7,20,23,31,32}	POCOS A NUMEROSOS ^{8,32}	NUMEROSOS ^{8,32}	4-8 ÓVULOS POR CARPELO SIENDO 5 EL NÚMERO MAS FRECUENTE EN <i>P. mexicanus</i> Y 6 EN <i>P. rotundifolius</i> ¹²

⁴ Beamish, 1963.

⁵ Beamish y Shu, 1965.

⁶ Beamish, 1967.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
ESTILOS	ESTILODIOS LIBRES O FORMANDO UN COMPONENTE ESTILAR ^{8,20,30,31,32}	2- ESTILOS, LIBRES O PARCIALMENTE UNIDOS APICALMENTE ^{15,20}	LOS ESTILOS SE SEPARAN LIGERAMENTE EN LA REGIÓN DISTAL DEL OVARIO ^{8,32}	5-ESTILOS CONNADOS EN LA ZONA PROXIMAL DEL OVARIO Y SEPARADOS HACIA LA ZONA DISTAL DEL OVARIO (<i>P. mexicanus</i>) O LIGERAMENTE SEPARADOS (<i>P. bravoanus</i>) O CONNADOS (<i>P. rotundifolius</i>) ¹² 5- ESTILOS CONNADOS CON UN CANAL INTERESTILAR EN LA ZONA CENTRAL ¹²
TIPO Y NÚMERO DE ESTIGMAS	ESTIGMAS SEPARADOS, CAPITADOS ^{23,29,30} ESTIGMAS CARINALES ⁸	2-ESTIGMAS, CAPITADOS O BÍFIDOS ¹⁵ ESTIGMAS DIVIDIDOS ²⁰	ESTIGMAS CARINALES, CAPITADOS ^{8,32}	ESTIGMAS LOBULADOS O CAPITADOS ^{21,25,29}
PRESENCIA DE DISCO NECTARIO	DISCO NECTARIFERO SOBRE EL OVARIO ²³	TEJIDO NECTARIFERO ⁸	DISCO NECTARIO ANULAR ³²	NO SE OBSERVÓ ¹²
TIPO DE TRICOMAS	GLANDULARES CON TALLOS MULTICELULARES, GLANDULARES CON TALLOS UNICELULARES ³	TRICOMAS UNICELULARES	TRICOMAS UNICELULARES ESTOS CONTIENEN INCLUSIONES DE TANINOS ⁸ TRICOMAS GLANDULARES GLOBULARES ¹⁸	UNICELULARES, CON ORNAMENTACIONES VERRUGOSAS, SOLITARIOS O BÍFIDOS. TRICOMAS GLANDULARES, GLOBULARES ¹²

⁷ Bensel y Palser, 1975a.

⁸ Bensel y Palser, 1975b.

⁹ Chapman, 1933.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
DISTRIBUCIÓN DE LOS TRICOMAS	TRICOMAS GLANDULARES, UNISERIADOS. DISTRIBUIDOS EN EL CÁLIZ, PÉTALOS, FILAMENTOS Y ESTILO ³	?	TRICOMAS UNICELULARES SE DISTRIBUYEN EN EL PEDICELO Y EN LA SUPERFICIE ABAXIAL DE LOS SÉPALOS ⁸	LOS TRICOMAS UNICELULARES SE DISTRIBUYEN EN EL RECEPTÁCULO, SÉPALOS, PÉTALOS, ANDROCEO (FILAMENTOS Y ANTERAS; EN LOS ESTAMINODIOS) Y GINECEO (ESTILOS Y ESTIGMAS) TRICOMAS GLANDULARES SE DISTRIBUYEN EN EL RECEPTÁCULO DEL OVARIO, SÉPALOS Y PÉTALOS ¹²
DISTRIBUCIÓN DE LOS ESTOMAS	?	?	?	DISTRIBUCIÓN EN EL RECEPTÁCULO Y SÉPALOS ¹²
TIPOS DE MATERIAL ERGÁSTICO	TANINOS CONDENSADOS ¹	?	TANINOS	TANINOS CONDENSADOS Y CRISTALES DE OXALATO DE CALCIO ¹²
DISTRIBUCIÓN DEL MATERIAL ERGÁSTICO	EN LOS TEGUMENTOS DEL ÓVULO ¹	?	TANINOS CONTENIDOS EN LOS TRICOMAS GLANDULARES ⁸	TANINOS CONDENSADOS Y CRISTALES DISTRIBUIDOS EN TODOS LOS VERTICILLOS FLORALES ¹²

¹⁰ Cronquist, 1981

¹¹ Cronquist, 1988.

¹² Datos que corresponden a los resultados de este trabajo.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
TIPO DE DESARROLLO DE LA NUCELA	CRASINUCELADO ^{1,5,9,13,22,32,34}	CRASINUCELADO ^{10,13,28,32} TENUINUCELADOS ^{10,13}	CRASINUCELADO ²³	CRASINUCELADO ¹²
TIPO DE ÓVULO	ANÁTROPO ^{1,5,9,13,17}	ANÁTROPO ²⁸	ANÁTROPO ²³	ANÁTROPO ¹²
NÚMERO DE TEGUMENTOS	BITÉGMICOS ^{1,5,9,13,17} UNITÉGMICOS ^{1,217,22,23,34}	BITÉGMICOS ^{28,32} UNITÉGMICOS ^{13,22,32}	BITÉGMICOS ²³	BITÉGMICOS ¹²
ORIGEN HISTOLÓGICO DEL TEGUMENTO EXTERNO E INTERNO	ORIGEN EPIDÉRMICO ^{1, 8,29} ORIGEN SUBEPIDÉRMICO ⁹	?	?	ORIGEN EPIDÉRMICO ¹²
NÚMERO DE ESTRATOS CELULARES DE LOS TEGUMENTOS	TRES A CUATRO ¹⁷ ESTRATOS CELULARES	?	?	TRIESTRATIFICADO ¹²
PRESENCIA DE MATERIALES ERGÁSTICOS EN LOS TEGUMENTOS	TANINOS CONDENSADOS ¹	?	?	TANINOS CONDENSADOS EN MESÓFILO DEL TEGUMENTO EXTERNO Y EPIDERMIS DEL TEGUMENTO INTERNO ¹²
FORMACIÓN DEL MICRÓPILO	AMBOS TEGUMENTOS INTERNO Y EXTERNO ¹	?	?	AMBOS TEGUMENTOS INTERNO Y EXTERNO ¹²
TIPO DE MICRÓPILO	ZIGZAG ¹	?	?	ZIGZAG ¹²

¹³ Davis, 1966.

¹⁴ Durán-Espinosa, 2000.

¹⁵ Durán-Espinosa, 2001.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
POSICIÓN DE LA MEGASPORA FUNCIONAL	CALAZAL ^{1,4,5,6,9,27}	CALAZAL ^{15,29}	?	CALAZAL ¹²
NÚMERO DE ESTRATOS CELULARES DE LOS TEGUMENTOS	CELUL TRES A CUATRO ¹⁷ ESTRATOS ARES	?	?	TRIESTRATIFICADO ¹²
ARREGLO DE LA TÉTRADA DE MEGASPORAS	FORMA DE T ^{1,4,5,6,9,27} LINEAL ^{1,17,27,34}	FORMA DE T, LINEAL, ISOBILATERAL ^{22,32}	?	LINEAL ¹²
TIPO DE DESARROLLO DEL SACO EMBRIONARIO	POLYGONUM ^{1,4,5,6,9,17,2} ^{7,34} ALLIUM ³²	POLYGONUM ^{22,32}	?	POLYGONUM ¹²
NÚMERO DE SINÉRGIDAS	EL NÚMERO DE SINÉRGIDAS AUMENTA HASTA 5, ²⁷	?	?	2- SINÉRGIDAS ¹²
NÚMERO DE ANTÍPODAS	3-ANTÍPODAS ^{4,9,17} EL NÚMERO DE ANTÍPODAS INCREMENTA ^{1,27}	2 - 3 ANTÍPODAS ¹³	?	3-ANTÍPODAS ¹²
FUSIÓN DE LOS NÚCLEOS POLARES	SE FUSIONAN ANTES O EN EL MOMENTO DE LA FECUNDACIÓN ^{5,13,22}	SE FUSIONAN ANTES DE LA FECUNDACIÓN ⁷	?	SE FUSIONAN EN EL MOMENTO DE LA FECUNDACIÓN ¹²
TIPO DE OBTURADOR	?	?	?	FUNÍCULO-PLACENTAL ¹²
EXTENSIÓN DEL HAZ VASCULAR	?	?	?	LLEGA HASTA LA CALAZA ¹²

¹⁶ Ferguson y Webb, 1970.

¹⁷ Harmsen, 1939.

¹⁸ Harmsen et al. 2003.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
NÚMERO DE MICROSPORANGIOS	CUATRO ¹⁰	CUATRO ²⁰		CUATRO ¹²
TIPO DE DESARROLLO DE LA PARED DE LA ANTERA	BÁSICO Y DICOTILEDÓNEO ^{22,27}	?	?	BÁSICO ¹²
NÚMERO DE CAPAS CELULARES DIFERENCIADAS	PARED CONSTITUIDA POR 4 A 5 CAPAS ^{22,27}	PARED CONSTITUIDA DE 5 A 6 CAPAS: EPIDERMICAS, ENDOTECIO, 1-2-3 CAPAS MEDIAS Y TAPETE ²⁷	?	PARED CONSTITUIDA DE 5 CAPAS: EPIDERMIS, ENDOTECIO, CAPA MEDIA BIESTRATIFICADA Y TAPETE ¹²
PERSISTENCIA DE LA EPIDERMIS	?	?	?	PERSISTENTE HASTA LA ANTERA MADURA ¹²
TIPO DE INCLUSIONES EN LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS	INCLUSIONES DE TANINOS ^{22,27}	INCLUSIONES DE TANINOS ²⁷	?	INCLUSIONES DE TANINOS ¹²
PERSISTENCIA DE LAS CAPAS MEDIAS	?	?	?	PERSISTENTES, DEGENERAN ANTES O DURANTE DE LA MEIOSIS (I) ¹²
TIPO DE INCLUSIONES EN LAS CÉLULAS DE LAS CAPAS MEDIAS	?	?	?	AMILOPLASTOS Y TANINOS CONDENSADOS ¹²
PERSISTENCIA DE LAS CAPAS MEDIAS	?	?	?	PERSISTENTES, DEGENERAN ANTES O DURANTE DE LA MEIOSIS (I) ¹²

¹⁹ Hideux y Ferguson, 1976.

²⁰ Hutchinson, 1973.

²¹ Jiménez y Martínez, 1997.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS EMBRIOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
TIPO DE INCLUSIONES EN LAS CÉLULAS DE LAS CAPAS MEDIAS	?	?	?	AMILOPLASTOS Y TANINOS CONDENSADOS ¹²
TIPO DE INCLUSIONES EN LAS CÉLULAS DEL ENDOTECIO	?	?	?	AMILOPLASTOS Y TANINOS CONDENSADOS ¹²
TIPO DE ENGROSAMIENTOS DEL ENDOTECIO	FIBROSO ^{22,27}	FIBROSO ⁴	?	FIBROSO (TIPO TIMPANATO BASAPLATO) ¹²
TIPO DE TAPETE	SECRETOR ^{13, 22,27}	SECRETOR ^{13,22, 28}	?	SECRETOR ¹⁵
NÚMERO DE NÚCLEOS EN LAS CÉLULAS DEL TAPETE	UNINUCLEADAS ²⁷ BINUCLEADAS O TETRANUCLEADAS ^{13,22}	BINUCLEADAS ²⁸ MULTINUCLEADAS ^{13, 22}	?	BI-TRI-TETRANUCLEADAS ¹²
TIPO DE CITOCINESIS DE LAS CMm	CITOCINESIS SIMULTÁNEA ²⁷	CITOCINESIS SIMULTÁNEA ^{13,22}	?	CITOCINESIS SIMULTÁNEA ¹²
ARREGLO DE LAS TÉTRADAS	TETRAÉDRICAS ²⁷ DECUSADAS ^{13,22}	TETRAÉDRICAS DECUSADAS ^{13,22}	?	TETRAÉDRICAS ¹²
NÚMERO DE CÉLULAS CUANDO EL GRANO DE POLEN ES LIBERADO	TRICELULAR Y BICELULAR ^{13,22,27}	BICELULAR ²⁸	?	TRICELULAR EN <i>P. mexicanus</i> y <i>P. rotundifolius</i> BICELULAR EN <i>P. bravoanus</i> ¹²

²² Johri, et al. 1992.

²³ Judd et al. 2002

²⁴ Kamelina, 1984.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS PALINOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
TIPO Y NÚMERO DE ABERTURAS	TRICOLPADAS, TRICOLPOROIDADAS Y TRICOLPORADAS ^{16,19,26}	PERIPORADAS (5-) 6 (7), O HASTA (8) ² LA ECTOABERTURAS CIRCULAR O ELÍPTICA, O A VECES ES ALARGADA LA ENDOABERTURAS CIRCULAR. EL NÚMERO DE ENDOABERTURAS POR ECTOABERTURAS ES VARIABLE: 1-2-3 ² 4-5 PORADO, 8-10	2- PORADA ¹⁹	TRICOLPOROIDADA S Y TRICOLPORADAS ^{12,19}
ORNAMENTACIÓN DE LAS ABERTURAS	MEMBRANA GRANULAR ¹⁶	MEMBRANA GRANULAR ²	?	MEMBRANA MICROVERRUGADA ¹²
TIPO DE EXINA	TECTADO, PSILADO O ESCABRADO, PERFORADO SUBTECTADO, ESTRIADO, MICRORETICULADO, FOVEOLADO TIPO 1: ¹⁶ SUBTECTADO RETICULADO (HETEROBROCADO Y HOMOBROCADO) . TIPO 2: TECTADO, SUPRAEQUINADO O SUPRAGRANULADO. TIPO 3: SUBTECTADO, ESTRIADO, SUPRAVERRUGADO TIPO 4: SUBTECTADO, SUPRAGRANULADO O SIN GRANULOS ³³	TECTADO, PSILADO ² SUPRAGRANULADA Y SUPRAVERRUGADA ESCABRADA ^{2,33} GRANULOSA, PSILADA ²⁶	PSILADO A PERFORADO ^{19,36} TECTADO, PERFORADO ¹⁹	TECTADA, PERFORADA LIGERAMENTE SUPRARRUGULADA (<i>P. mexicanus</i>) ^{12,19}

²⁵ Ramírez, 1984.

²⁶ Saxena, 1963.

²⁷ Saxena, 1964.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS PALINOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
GROSOR DE LA EXINA Y SU RELACIÓN CON LA NEXINA Y SEXINA	<p>TIPO 1 : 1 μm LA RELACION SEXINA Y NEXINA ES DE 1:1;</p> <p>TIPO 2 : 1 -1.5 μm LA RELACION SEXINA Y NEXINA ES DE 2:1</p> <p>TIPO 3: 2 μm LA RELACION SEXINA Y NEXINA ES DE 2:1</p> <p>TIPO 4: 1.5 – 3 μm LA RELACION SEXINA Y NEXINA ES DE 2 O HASTA 4 :1¹⁶</p> <p>LAS COLUMELAS NO SON VISIBLES A M.L.¹⁹</p>	<p>1 - 1.5 μm NO SE DISTINGUEN LAS CAPAS DE LA EXINA¹⁶</p> <p>NO SON VISIBLES LAS COLUMELAS EN M.L.¹⁶</p> <p>1.4 , 2.1 μm²⁶ SEXINA MAS GRUESA QUE LA NEXINA</p>	<p>1 μm LAS COLUMELAS NO SON VISIBLES EN M.L.¹⁹</p>	<p>4 - 2.3μm DE GROSOR EN <i>P. rotundifolius</i> Y EN <i>P. mexicanus</i> Y <i>P. bravoanus</i> ES DE 2.3μm</p> <p>RELACIÓN SEXINA: NEXINA 2:1, 3:1¹²</p>
SIMETRÍA	RADIOSIMETRICA ¹⁹	RADIOSIMÉTRICA ¹⁶	BILATERAL ^{19,33}	RADIOSIMÉTRICA ¹²
POLARIDAD	ISOPOLAR ¹⁹	ISOPOLAR ¹⁶	ISOPOLAR ^{19,33}	ISOPOLAR ¹²
ASOCIACIÓN	MÓNADAS ¹⁹ TÉTRADA ¹⁶	MÓNADAS ¹⁶	MÓNADAS ^{19,33}	MÓNADAS ¹²
FORMA	SUBPROLADO, PROLADO, PROLADO- ESFEROIDAL	PROLADO ESFEROIDAL ²⁶	?	SUBPROLATO, PROLATO, PROLATO- ESFEROIDAL Y OBLATO- ESFEROIDAL ¹²

²⁸ Saxena, 1970.

²⁹ Schauer, 1847.

³⁰ Singh, 2004.

Continuación apéndice 2

CARACTERÍSTICAS PALINOLÓGICAS	SAXIFRAGACEAE	GROSSULARIACEAE	ITEACEAE	PTEROSTEMONACEAE
TAMAÑO	<i>Saxifragas spp.</i> 23-27 μm, 18-28μm, 27-33μm ³³	28.5μm x 25.6 μm; rango 26.2 –30.6 X 22.9-25.5 μm D. 29.5μm (27.5 –30.6 μm) <i>R. alpinum</i> D. 18μm (21)24μm <i>R. nigrum</i> D. 30μm (34)39μm <i>R. rubrum</i> D. 21μm (34)35μm <i>R. uva crisper</i> P. 27μm (29)32μm C. 22μm (24) 26μm	19.5-24 μm ³³	<i>P. mexicanus</i> E.P.= 35μm (25.8- 36.4μm), E.E.=28.7μm (22.3- 32μm) <i>P. rotundifolius</i> E.E.=25μm (21.1- 29.4μm), E.E.= 20.6μm (17.6- 24.6μm) <i>P. bravoanus</i> E.P.= 26.5μm (24.6- 31.7μm), E.E.= 20.6μm (16.4- 24.6μm) ¹²
CONTORNO POLAR	ZONA ¹⁹ INTERABERTURAL CONVEXA, ZONA INTERABERTURAL LOBADA, ZONA INTERABERTURAL TRICONVEXA,	CIRCULAR A OBTUSO ² CUADRANGULAR CON LADOS CONCAVOS Y CONVEXOS ELÍPTICO A OBTUSO RETANGULAR ¹⁹ SUBCIRCULAR ¹⁹ CIRCULAR ²⁶	PLANO CONVEXO ^{19,33}	TRIANGULAR CONVEXO ¹²
CONTORNO MERIDIONAL	SUBCIRCULAR ¹⁹ SUBTRIANGULAR, OVAL	SUBCIRCULAR ¹⁹ CIRCULAR ²⁶ OBTUSO 5-6 ANGULAR	PLANO CONVEXO ^{19,33}	ELÍPTICO Y CIRCULAR ¹²

³¹ Spichiger, et al. 2004.

³² Takhtajan, 1997.

³³ Wakabayashi, 1970.

³⁴ Wiggins, 1959.