



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE  
FRUTOS Y SEMILLAS DE LA FAMILIA  
LENNOACEAE

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

**ERICK CAMPOS GONZÁLEZ**



DIRECTORA DE TESIS  
DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA

CD. MX. 2024



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.

## **DATOS DEL JURADO**

### **1.DATOS DEL ALUMNO**

**CAMPOS GONZÁLEZ ERICK**

**TELÉFONO: 5635447705**

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**CARRERA: BIOLOGÍA**

**NÚMERO DE CUENTA 316083937**

### **2. DATOS DE LA TUTORA**

**DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA**

### **3. DATOS DEL SINODAL 1**

**DRA. ESTHELA SANDOVAL ZAPOTITLA**

### **4. DATOS DEL SINODAL 2**

**DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ**

### **5. DATOS DEL SINODAL 3**

**DR. DANIEL SÁNCHEZ CARBAJAL**

### **6. DATOS DEL SINODAL 4**

**DRA. SILVIA ESPINOSA MATÍAS**

### **7. DATOS DEL TRABAJO ESCRITO**

**MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE FRUTOS Y SEMILLAS DE LA FAMILIA  
LENNOACEAE**

**62 PP**

**2024**

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco de manera crucial a la UNAM como institución, a todos los académicos y personal que la conforman, que contribuyeron a mi formación, a sus distintos programas para alimentar desde el bachillerato mi pasión por la biología, por tener las puertas abiertas a la curiosidad de los estudiantes y enriquecer la formación científica.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana, por la dirección, asesoramiento, enseñanza y gran apoyo; por reafirmar mi pasión por las plantas y mostrarme este increíble mundo de las plantas parásitas.

A todos los colaboradores del proyecto de investigación que ubicaron las localidades de los sitios de estudio, se encargaron de la logística, acompañaron desde que inició el proyecto, recolectaron material y cuidaron de mí en campo: Dr. Daniel Sánchez Carbajal y M. en C. Pactli Fernando Ortega González. Asimismo, a los que se incorporaron después y colaboraron de diversas maneras: Biól. Gabriela Delgado Pérez, Dra. Sandra Rios Carrasco, P. de Biól. Alejandra Rivera Reyes, Dra. Nadia Castro Cárdenas y M. en Biól. Itzel Castillo Sánchez.

A la Dra. Silvia Espinosa Matías por su valiosa contribución y apoyo en la toma de fotografías y procesamiento del material biológico observados bajo el Microscopio Electrónico de Barrido, además de sus comentarios oportunos del escrito.

A la Dra. Sandra Rios Carrasco por su colaboración en campo, comentarios y consejos en la construcción de la primera versión del escrito.

Al Dr. Aldebarán Camacho Velázquez por su enseñanza de las técnicas relevantes para esta investigación, así como el asesoramiento en el laboratorio y sugerencias para la escritura.

A los sinodales que revisaron esta tesis, por sus comentarios y correcciones oportunas para la mejora del escrito, a la Dra. Esthela Sandoval Zapotitla, Dra. Silvia Aguilar Rodríguez, Dr. Daniel Sánchez Carbajal y a la Dra. Silvia Espinosa Matías.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por el financiamiento al proyecto IN-222021 *Morfoanatomía reproductiva y polinización de plantas holoparásitas en México*, otorgado a la directora de tesis.

Al proyecto PAPIIT IN-222021: que proporcionó la beca que me fue otorgada para la elaboración de esta tesis.

A la Facultad de Ciencias, UNAM.

## **DEDICATORIA**

### **CON AMOR, A MI FAMILIA:**

A mis padres, con cada una de las letras y su fiel significado, que con gran esfuerzo me han formado, **Wendy A. González Muciño** y **René E. Campos Silva**, los pilares base en mi vida, incondicionales, de soporte a mi desarrollo y mis metas, aquí una de ellas, por siempre estar aquí conmigo y dar todo de ellos.

Al Químico **René E. Campos González**, mi hermano, que me inspira como científico; a mis abuelos paternos **Julio Campos** y **Luz María** por su apoyo.

Con mucho amor a mi abuela **María E. Muciño Martínez**, por cuidar de mí desde pequeño y llevarme a conocer lugares increíbles en México que alimentaron desde niño el amor por la naturaleza y mis sueños de ser Biólogo.

A mi **Asp. 1ra. Sergio Noé Farías Manzanilla**, futuro médico naval, por su inefable fautoría y por su oportuna compañía, por enseñarme a amar con la complejidad de lo vivo, por la lealtad y confianza, por ser parte de este crecimiento académico y motivación diaria al ser un cadete y persona ejemplar, por todo el aprendizaje compartido y ser el fiel testigo de mi gran pasión por las plantas.

**A Carboncita y Macchiato.**

**A las plantas y al universo.**

**Para ustedes y por ustedes.**

## ÍNDICE

	página
<b>Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>2</b>
<b>Antecedentes</b> .....	<b>6</b>
<b>Hipótesis</b> .....	<b>9</b>
<b>Objetivos</b> .....	<b>9</b>
<b>Materiales y métodos</b> .....	<b>10</b>
<b>Resultados</b> .....	<b>15</b>
<b>Discusión</b> .....	<b>38</b>
<b>Conclusiones</b> .....	<b>48</b>
<b>Perspectivas</b> .....	<b>50</b>
<b>Literatura consultada</b> .....	<b>51</b>
<b>Anexos</b> .....	<b>56</b>

## Resumen

La familia Lennoaceae (Boraginales) engloba un conjunto de plantas holoparásitas de raíz de diversas familias de angiospermas, principalmente Asteraceae y Nyctaginaceae. Lennoaceae se compone de dos géneros, *Pholisma*, que comprende tres especies: *P. arenarium* Nutt. ex Hook., *P. sonora* (Torr. ex A. Gray) Yatsk. y *P. culiacana* (Dressler & Kuijt) Yatsk.; y *Lennoa* representado por *L. madreporoides* Lux.

El propósito de este estudio se ha enfocado en la investigación de la morfoanatomía de los frutos y semillas de las cuatro especies pertenecientes a la familia Lennoaceae. Esta investigación tiene como objetivo contribuir a la escasa información disponible sobre estas estructuras angiospérmicas de la familia, donde las características morfoanatómicas de frutos y semillas desempeñan un papel esencial en la caracterización de las especies.

El análisis morfoanatómico de los frutos y semillas de estas tres especies ha permitido obtener una comprensión más detallada de aspectos como su desarrollo, la ultraestructura y composición histoquímica de las semillas maduras, así como la descripción precisa del tipo de fruto, su estructura y su dehiscencia.

Los resultados obtenidos indican que los frutos de la familia Lennoaceae inicialmente forman dos semillas por carpelo y tienen falsos septos, ya que la pared del fruto se introduce entre cada semilla que se desarrolla. Los frutos maduros son secos, de tipo capsular esquizocárpico y con estilo y estigma persistentes; presentan una dehiscencia circuncísil irregular del exocarpo y disminución del mesocarpo en la zona más ancha del fruto maduro. Mientras que el endocarpo rodea a cada una de las semillas formando endomericarpos lignificados. Asimismo, los frutos están protegidos por el cáliz, corola y androceo hasta que maduran, incluso durante la dehiscencia. La morfometría de los frutos de Lennoaceae revela que cada ejemplar posee una identidad en su forma y dimensiones, demostrando diferencias significativas morfométricas entre todos los ejemplares analizados, siendo la longitud del estilo persistente una identidad propia y relevante para cada localidad. Al romperse la pared del fruto de manera circuncísil e irregular y al caerse la zona apical, el anillo de endomericarpos quedan expuestos, aunque unidos a la parte basal del fruto, pudiendo desprenderse individualmente, en pares o en grupos conforme el resto de los verticilos florales deshidratados se colapsan y desprenden de la infrutescencia, o incluso junto con la zona apical del fruto.

Las semillas son funiculadas y mantienen la forma del óvulo campilótropo, están protegidas individualmente por el endocarpo, formando endomericarpos lignificados y uniseminados. Las semillas se originan de óvulos unitégmicos biestratificados. Las células del funículo se engrosan, incluso las células de la testa en la zona del rafe. La exotesta está compuesta por células de transferencia con invaginaciones intracelulares de sus paredes celulares, algunas vacuoladas, y la endotesta es parenquimática. El embrión está reducido a una forma semiglobular a lentiforme, aunque su forma varía entre las especies analizadas. El endospermo es celular, presenta dos tipos celulares, por debajo de la testa, las células que conforman el uniestrato externo de la aleurona que rodea a varios estratos de un endospermo almidonoso y con proteínas, predominando el almidón.

El presente estudio aporta información detallada de la morfoanatomía de las cuatro especies incluidas en Lennoaceae, lo cual no había sido anteriormente incorporado, ya que se tenía información aislada o poco precisa. A la luz de las últimas filogenias, se discuten las características reproductivas que resaltan de los frutos y las semillas de las especies de Lennoaceae con respecto a algunas de Ehretiaceae y Boraginales, las dos familias de Boraginales con las que se han emparentado.

## **1. Introducción**

Las plantas parásitas son un grupo funcional unificado por su hábito de crecimiento, definida por su capacidad de obtener nutrientes y agua de manera directa de sus hospederos, algunas capaces de fotosintetizar, pero todas dependen de las plantas hospederas para su soporte estructural, agua y nutrientes (Kuijt 1969; Těšitel 2016; Nickrent, 2020). Las plantas parásitas han desarrollado una variedad de mecanismos y morfologías para extraer nutrientes de sus hospederos, como conexiones con el sistema vascular de la planta hospedera, la secreción de enzimas que reblandecen las paredes celulares del hospedero, la absorción y transporte de nutrientes y a menudo pérdida o incorporación de material genético a través de estructuras especializadas llamadas haustorios (Kuijt, 1969; Nickrent, 2020; Teixeira-Costa y Davis, 2021; Teixeira-Costa, 2021; Cai, 2023). Además, han desarrollado estrategias para evadir la respuesta de defensa de sus hospederos y asegurar su supervivencia y permanencia (Clarke et al., 2020).

Las plantas parásitas son organismos de gran interés en diversos campos de la ciencia y se distribuyen en una amplia variedad de ecosistemas (Press y Phoenix, 2005). Estas plantas pueden encontrarse en regiones que van desde la tundra hasta los desiertos, y desde la sabana hasta los bosques templados y las selvas. Se dividen en dos grupos importantes: las parásitas de tallo y partes aéreas, que constituyen el 40% de las especies, y las que crecen en las raíces, que representan el 60% (Musselman et al., 1995; Heide-Jørgensen, 2008).

Debido al surgimiento de grupos parasíticos en clados no relacionados de las angiospermas, se acepta que las vías para el origen de plantas parásitas son diversas (Heide-Jørgensen, 2008; Nickrent, 2020). Se considera que las plantas parásitas evolucionaron a partir de plantas no parasíticas que adquirieron la capacidad de extraer nutrientes de otras plantas (Yang et al, 2019). Diferentes estudios han demostrado que las plantas parásitas han tenido eventos evolutivos contundentes como la adquisición de genes que les permitieron crecer sobre sus hospederos, sortear su sistema de defensa y extraer nutrientes de ellos. Uno de los eventos que se estudia es la transferencia horizontal de genes, logradas por la conexión de las células



de ambos interactuantes, el cual se considera relevante en la evolución de estas plantas (Yang et al., 2019; Cai, 2023; Teixeira-Costa, 2021).

Las investigaciones de Bell y Adams (2011) indican que existen al menos 4,100 especies de angiospermas parásitas, ancladas a diversos hospederos. Presentan diversos tamaños, formas y estrategias de vida. Se distribuyen aproximadamente en 19 familias y 227 géneros de angiospermas. Sin embargo, estudios más recientes como el de Nickrent (2020) menciona que hay 4,750 especies de plantas parásitas, que representan el 1.6 % de las angiospermas.

Las plantas parásitas pueden ser holoparásitas o hemiparásitas. Las primeras obtienen agua y fotosintatos de sus hospederos, mientras que las segundas obtienen mayoritariamente agua y minerales y tienen la capacidad de fotosintetizar porque presentan hojas y tallos con clorofila. Las hemiparásitas se dividen en parásitas facultativas, que pueden vivir sin el hospedero en alguna parte de su ciclo de vida porque pueden desarrollar raíces además de fotosintetizar. El otro grupo son las parásitas obligadas, que dependen del hospedero para sobrevivir, entre ellas se encuentran los muérdagos, ya que carecen de raíces comunes para anclarse y absorber nutrientes, estas plantas incluso pueden parasitar a otros muérdagos, convirtiéndose en plantas epiparásitas (Galván-González et al., 2022) o bien caer dentro de una categorización más precisa como los términos de epiparásitas, hiperparásitas, u autoparásitas propuestos por Krasnylenko et al. (2021). En México, hay 14 familias, 41 géneros y 411 especies de plantas parásitas de acuerdo con Villaseñor (2016) y Galván-González et al. (2022).

Nickrent (2020) y Teixeira-Costa y Davis (2021) incluyeron a la familia Lennoaceae dentro de las plantas parásitas obligadas de raíces. Las semillas de estas plantas germinan bajo tierra y posiblemente utilizan señales químicas de sus hospederos para infestar los sistemas de raíces y conectarse a su sistema vascular o la cercanía entre la semilla germinada de la parásita y la raíz de su hospedero es la condición para que se dé la unión e invasión (Cothrun 1969).

El estudio anatómico es fundamental para la investigación de las plantas, ya que las características anatómicas y morfológicas de cada especie son información útil para inferir sobre su evolución y relaciones de parentesco (Dickison, 1975). Los órganos reproductivos como las flores, los frutos y las semillas son características diagnósticas para la identificación

de las angiospermas y reflejan la identidad de estas. Particularmente, el fruto se define como una estructura que se desarrolla en la mayoría de los casos a partir del gineceo de una flor, como resultado de la polinización y reproducción sexual; en ocasiones otras partes florales o incluso de la inflorescencia pueden participar en la formación de los frutos. Asimismo, los frutos pueden formarse por partenocarpia, sin fecundación de los óvulos y, por lo tanto, sin semillas (Bobrov y Romanov, 2019).

Los carpelos, modificaciones de hojas, son un carácter exclusivo de las angiospermas y forman el gineceo, el cual representa el verticilo sexual femenino y está compuesto por uno o varios carpelos que, al fusionarse durante el desarrollo, forman el ovario, el estilo y el estigma. Los carpelos son una de las sinapomorfías que distinguen a las angiospermas, una de las innovaciones que les permitió proteger a los óvulos y posteriormente convertirse en frutos y semillas respectivamente en una amplia variedad de formas y tamaños. La importancia del gineceo radica en que dentro de él se lleva a cabo la fecundación, protege a los óvulos y selecciona a los gametos masculinos (Doyle, 2013).

Los frutos son estructuras fundamentales en la biología de las angiospermas, ya que desempeñan funciones importantes en la protección y dispersión de las semillas, así como en la alimentación de varios animales y en la adaptación de las plantas a diferentes entornos (Bobrov y Romanov, 2019). Después de la fecundación, el ovario se diferencia en fruto y los óvulos fecundados en semillas. A partir de entonces la pared del ovario llamada pericarpo experimenta múltiples transformaciones para garantizar la protección y nutrición de las semillas en desarrollo y adaptaciones para la dispersión. El pericarpo suele estar compuesto por tres regiones principales: el exocarpo, el mesocarpo y el endocarpo, que proporcionan una humedad y temperatura constantes en el interior del fruto protector, favoreciendo así una dispersión exitosa (Roth, 1977).

En los frutos donde sólo la pared del ovario interviene en la formación del pericarpio, se utilizan la posición del ovario (súpero) y caracteres morfológicos y anatómicos, la naturaleza carnosa, coriácea o seca, entre otros caracteres para describir los diversos tipos de frutos presentes en las angiospermas. Entre los principales tipos se incluyen el folículo, nuez, núcula, drupa, baya, cápsula, legumbre y silícula. En otros tipos de frutos intervienen otras hojas florales o incluso varias flores o inflorescencias para formarlos y pueden provenir

incluso de ovarios ínferos. La descripción de esos tipos de frutos se basa en la morfología del gineceo (apocárpico o sincárpico), número de flores involucradas, dehiscencia o indehiscencia, número de semillas por fruto y presencia o ausencia de un estrato esclerenquimatoso en la pared del fruto (Weckerle y Rutishauser, 2005; Bonzani et al., 2011). Las diferencias morfoanatómicas entre los tipos de pericarpo y los tipos de frutos se relacionan con la composición del exocarpo, mesocarpo y/o endocarpo, la dehiscencia del fruto y la presencia de una región esclerenquimatosa que protege las semillas (Jiménez-Ramírez y Vázquez-Santana, 2013).

Las semillas son los óvulos fecundados que contienen al embrión, tejidos de reserva y la cubierta seminal. La cubierta seminal puede estar compuesta por la testa en óvulos unitégmicos, o por la testa y tegmen en óvulos bitégmicos, donde la testa se forma a partir del tegumento externo y el tegmen del tegumento interno. El embrión y el endospermo son producto de la doble fecundación característica de las angiospermas y son diversos en cuanto a formas, composición y reservas incluidas en el cuerpo embrionario y tejido endospermico (Leins y Erbar, 2010; Jiménez-Ramírez y Vázquez-Santana, 2013; Espinosa-Matías et al. 2019). Cada estructura de la semilla tiene una función específica, como la protección, nutrición o facilitar la dispersión de frutos y semillas, según las necesidades de cada especie en su ambiente (Jiménez-Ramírez y Vázquez-Santana, 2013).

Considerando el limitado conocimiento existente sobre la morfología, anatomía y dispersión de los frutos y semillas de las especies de la familia Lennoaceae, el presente estudio se centra en un análisis exhaustivo y una descripción detallada de la morfoanatomía de los frutos y semillas de la familia Lennoaceae, con ello la aportación de información para su entendimiento de su biología reproductiva y sistemática, que puede ser de utilidad para propósitos comparativos con las especies de familias asociadas con Lennoaceae en las últimas filogenias.

## 2. Antecedentes

Lennoaceae es una familia nativa de América, presente desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Sudamérica. De acuerdo con Solms (Abh. Naturf. Ges. Halle 11: 174) (Bittrich, 2016) Lennoaceae se compone de los géneros *Pholisma* (Nutt. ex Hook.) y *Lennoa* (Lex.). Tradicionalmente se consideró como un grupo independiente cercano a Boraginaceae (Boraginales), pero los análisis filogenéticos basados en caracteres moleculares y morfológicos han demostrado que Lennoaceae se encuentra anidada dentro de Boraginales, como hermana de Ehretiaceae (Luebert et al., 2016). *Pholisma* originalmente comprendía cinco especies descritas, sin embargo, de estas, sólo tres son aceptadas, una de ellas es *Pholisma sonora* (Torr. ex A. Gray) Yatsk. (*Ammobroma sonora* Torr. ex A. Gray), distribuida en Sonora, Baja California en México y Arizona y California en Estados Unidos de América (E.U.A). Las otras dos especies aceptadas son *Pholisma arenarium* Nutt. ex Hook. Distribuida en Baja California México y Arizona E.U.A y *Pholisma culiacana* (Dressler & Kuijt, Yatsk) distribuida al sur de Sonora y norte de Sinaloa, México.

*Lennoa* es un género monotípico endémico de América. Se reporta la presencia de *Lennoa madreporoides* Lux. en México, en Ciudad de México, Chiapas, Chihuahua, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Tlaxcala, Veracruz y Yucatán. Esta especie se ha reportado como holoparásita de raíces de especies de las familias Asteraceae y Nyctaginaceae (Alvarado-Cárdenas, 2007).

Weigand et al. (2014) presentaron una filogenia de Boraginales, donde *Pholisma arenarium*, representante de Lennoaceae, aparece emparentada con *Tiquilia* (Boraginaceae) y en el mismo clado con *Bourreria* P. Browne y *Rochefortia* Sw (Ehretiaceae). Sin embargo, la falta de una filogenia completa de Lennoaceae que incluya todas sus especies hizo difícil determinar su situación taxonómica.

Por otra parte, Zhang *et al.* (2020) encuentran que Lennoaceae queda anidada en uno de los dos clados formados en Ehretiaceae, específicamente en el clado Ehretiaceae I, la especie utilizada en esa filogenia fue únicamente *Pholisma arenarium* y su posición dentro de dicha familia está apoyada por un 100% en los seis árboles filogenéticos surgidos de dichos análisis. Lennoaceae se distingue de todas las familias incluidas en el orden Boraginales por

sus características asociadas al hábito parasítico, especialmente por ser una familia con especies holoparásitas, sus estructuras vegetativas están altamente reducidas y modificadas, por lo que los caracteres de mayor utilidad están representados por las estructuras reproductoras como las flores, frutos y semillas.

En cuanto a los frutos y semillas de la familia Lennoaceae, existen algunas investigaciones que reportan datos relevantes y generales, aunque sólo para algunas de sus especies (Steyermark, 1968; Yatskievych y Mason, 1986; Diane et al., 2002; Jeiter et al., 2023), lo cual sirve como punto de partida para la presente investigación. Especialmente uno de los trabajos pioneros de la estructura de la semilla de *Ammobroma sonora* (*Pholisma sonora*) fue el de Cothrun (1969), mencionando que son pequeñas, planas, con cubierta ornamentada y con embrión “primitivo” y poco endospermo que no alcanza para la germinación y crecimiento de la plántula para lograr unirse a la raíz de un hospedero si no está cerca.

Acerca de los frutos de Lennoaceae, Steyermark (1968) menciona que estos presentan dehiscencia circuncísil e irregular por debajo de la mitad del fruto, mientras que las semillas son pequeñas, ovoidales, elipsoidales a ligeramente reniformes, lateralmente comprimidas y con testa reticulada.

Por otro lado, Yatskievych y Mason (1986) describen el fruto de Lennoaceae como una cápsula levemente deprimida, algo carnosa pero que se seca en la madurez, con dehiscencia circuncísil por un anillo irregular debajo de la mitad de la cápsula plurilocular, con subdivisión secundaria y numerosos endomericarpos, mientras que las semillas son ovadas a ligeramente reniformes, lateralmente aplanadas y de color tostado a marrón oscuro, con superficies reticuladas. Alvarado-Cárdenas (2007) por su parte, describe a los frutos como cápsulas discoides, pardas, con dehiscencia tardía e irregularmente circuncísil y las semillas como elipsoidales.

Diane et al. (2002) describieron las semillas de 50 especies de familias incluidas en Boraginales, incluyendo la familia Boraginaceae y Lennoaceae (estudiando sólo una especie de Lennoaceae, a *Pholisma arenarium*). Los autores mencionan que los frutos son indehiscentes, con un endomericarpo protector. Con respecto a las semillas en su trabajo, reportaron que las semillas de Hydrophyllaceae, Heliotropiaceae, Ehretiaceae, Cordiaceae y Lennoaceae presentan células de transferencia en la testa, lo que se define como células cuya

pared se invagina junto con la membrana plasmática, aumentando la superficie de volumen y con un papel importante en el transporte de nutrientes durante la germinación. De manera inicial, Diane et al. (2002) hipotetizaban que las células de transferencia es un carácter que ocurre en todas las especies y géneros de estas familias, debería considerarse una sinapomorfía para Boraginales. Sin embargo, las especies de Boraginaceae estudiadas carecen de estas células de transferencia.

En las escasas especies estudiadas por Diane et al. (2002) de cada familia de Boraginales, las células de transferencia presentes en la testa tienen un patrón diferente. En el caso de *P. arenarium* de Lennoaceae, las células de transferencia se encuentran restringidas a la epidermis cuando la testa consta de un solo estrato, en otras familias, están presentes en 3-4 estratos de células subepidérmicas cuando la testa tiene varios estratos. Las células de transferencia de la exotesta presentan protrusiones hacia el citoplasma sólo en las paredes celulares internas tangenciales y radiales; las paredes celulares tangenciales externas permanecen sin crecimientos internos. En Cordiaceae, las protrusiones de las células subepidérmicas están alrededor de toda la célula y llenan hasta un tercio el lumen celular. Una de las limitaciones del trabajo de Diane et al. (2002) es que el análisis se realizó en pocas especies de cada familia de Boraginales, y dado que el carácter de células de transferencia es variable, se requiere profundizar y corroborar la presencia y variabilidad de estas células en la testa de cada familia, así como en el conjunto de todas las familias incluidas en Boraginales.

La publicación más reciente sobre los frutos de Lennoaceae fue realizada en *P. arenarium*. Jeiter et al. 2023, describen que el fruto maduro presenta un exocarpo, que se rompe por "la parte más ancha del ovario" sin una marca conspicua en ninguna de las tomografías que obtuvieron. Además, describen que las semillas están cubiertas por endomericarpos que coinciden con los carpelos antes de madurar, pero el estudio no caracteriza a detalle de la morfoanatomía de las semillas y otras partes del fruto.

En este contexto, el presente estudio aborda la investigación de los frutos y semillas de las cuatro especies reconocidas en Lennoaceae (*Pholisma arenarium*, *Pholisma sonora*, *Pholisma culiacana* y *Lennoa madreporoides*), provenientes de varios sitios de distribución en México.

Las preguntas para resolver en esta investigación son: ¿Existe variación en la morfología y anatomía de los frutos y semillas de la familia Lennoaceae? ¿Cuál es la variación morfométrica en los frutos de Lennoaceae? ¿Existen diferencias entre los géneros y en las mismas especies? ¿Cómo se comparan con otras familias de Boraginales? ¿Se pueden identificar características específicas que distingan a cada especie de Lennoaceae y a Lennoaceae de otras familias del orden Boraginales?

### **3. Hipótesis**

Dada la insuficiencia de investigaciones previas en relación con la morfología y anatomía de los frutos y semillas de la familia Lennoaceae, y bajo la presunción de que las interpretaciones previas son inexactas, formulamos la hipótesis de que un análisis detallado de estas estructuras de las cuatro especies de Lennoaceae revelará una variabilidad morfológica diversa y características distintivas entre los taxones. Se espera que la información obtenida no solo corrija y mejore la comprensión de la morfología y anatomía de los frutos y semillas de la familia Lennoaceae, sino que también contribuya a la taxonomía y la comprensión de la biología de estas plantas parásitas.

### **4. Objetivos**

Objetivo general:

Describir de manera comparativa las características morfoanatómicas e histoquímicas de los frutos y semillas de las especies que componen la familia Lennoaceae, incluyendo *Pholisma arenarium*, *Pholisma culiacana*, *Pholisma sonora* y *Lennoa madreporoides*.

Objetivos particulares:

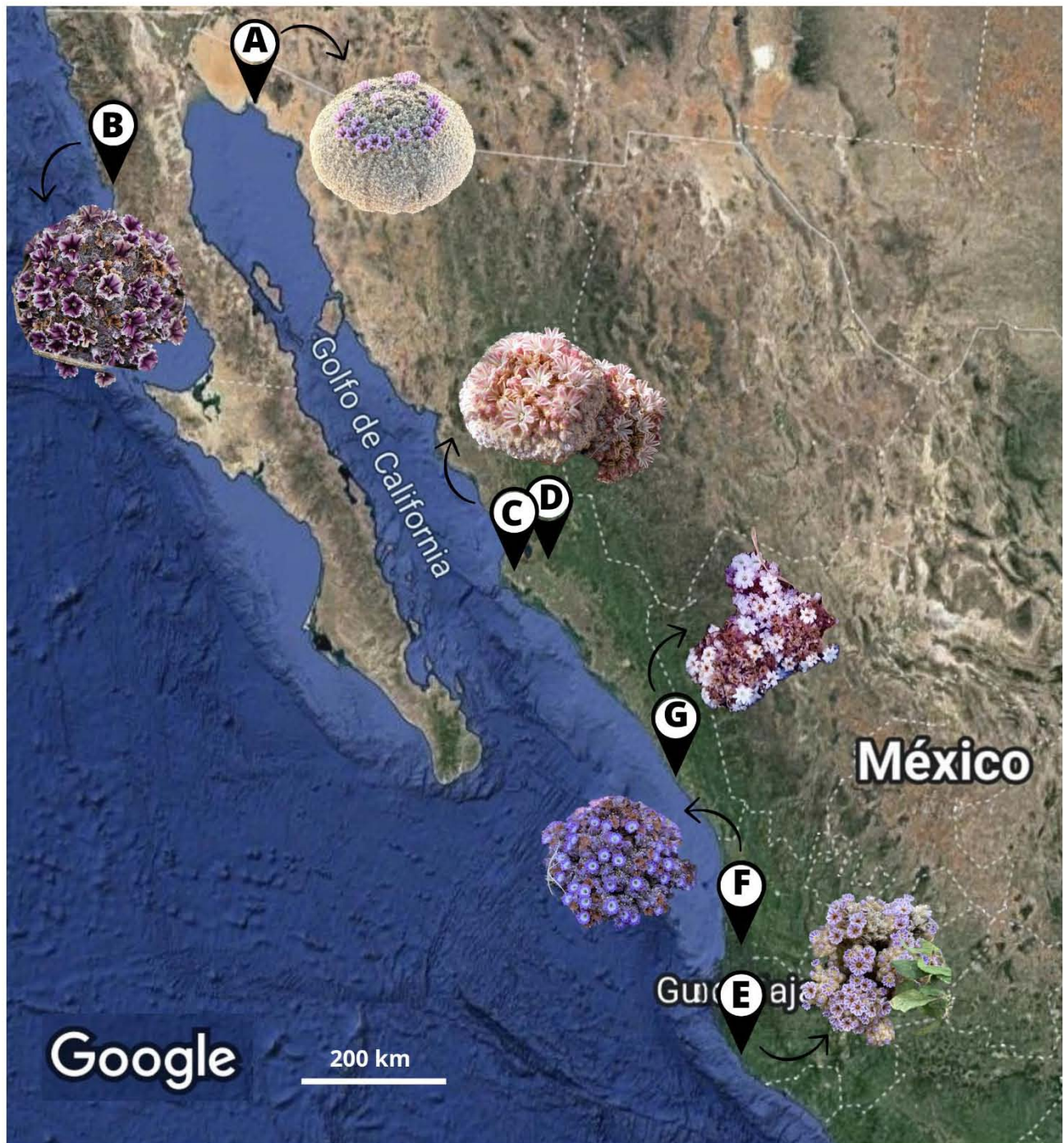
1. Investigar y documentar las características morfológicas de los frutos de cada una de las cuatro especies de Lennoaceae, incluyendo su forma, tamaño, color, tipo y cualquier rasgo distintivo.
2. Analizar los datos morfométricos de los frutos y estructuras asociadas, con métodos estadísticos descriptivos.

3. Describir la anatomía de los frutos de las especies estudiadas, centrándonos en la estructura del pericarpo, la dehiscencia y características relevantes.
4. Examinar las semillas de cada especie en términos de su forma, tamaño, color, superficie y la estructura de la cubierta seminal, incluyendo las células de transferencia.
5. Examinar la composición histoquímica de los frutos y semillas.

## 5. Materiales y métodos

**Obtención de material biológico y sitios de colecta.** Se recolectaron inflorescencias maduras e infrutescencias en diferentes etapas de desarrollo de cuatro especies de Lennoaceae en diferentes localidades (Figura 1). *Pholisma sonora* (Figura 1A) en vegetación de dunas costeras y desérticas, a 40 km del Golfo de Santa Clara, Sonora a 7 m s. n. m. (*D. Sánchez 852*, IBUG); *Pholisma arenarium* (Figura 1B) se recolectó en Playa El Socorrito, Ensenada, Baja California (*D. Sánchez 847*, IBUG), en dunas costeras y matorral xerófilo, a una altura de 50-100 m s. n. m.; *Pholisma culiacana* (Figura 1C-D) se recolectó en bosque tropical caducifolio, en dos localidades cercanas, al norte de Los Mochis, Sinaloa, a una altura de 50-500 m s. n. m. (*D. Sánchez 749*, IBUG; *D. Sánchez 989*, IBUG); *Lennoa madreporoides* (Figura 1E-G) fue recolectado en dunas costeras de Pérula, Jalisco a una altura de 0-10 m s. n. m. (*D. Sánchez 796*, IBUG); Mazatlán, Sinaloa (*D. Sánchez 992*, IBUG) y Rincón de Guayabitos, Nayarit, México (*D. Sánchez 1042*, IBUG).





**Figura 1.** Mapa obtenido en Google, de localidades de los sitios de recolecta acompañado de los ejemplares correspondientes de Lennoaceae: **A.** *P. sonora*; **B.** *P. arenarium*; **C.** *P. culiacana* (1); **D.** *P. culiacana* (2); **F.** *L. madreporoides* (2); **G.** *L. madreporoides* (3); **E.** *L. madreporoides* (1).

**Recolecta, fijación y disección de ejemplares.** El material recolectado se fijó en etanol al 70% o en FAA (formaldehído, ácido acético, etanol y agua destilada; Márquez et al., 2016), durante 72 horas, se realizó un cambio de FAA, posteriormente se eliminó el exceso de fijador con agua corriente y el material biológico se pasó por etanol al 50% y al 70%, donde se almacenaron en frascos para su posterior procesamiento. Las disecciones del material biológico se realizaron utilizando un microscopio estereoscópico LEICA, con aumentos de 8x a 35x, de individuos colectados en diferentes sitios de distribución de cada especie. En cada inflorescencia se realizó un corte longitudinal en la sección central, se seleccionaron flores en antesis y flores fecundadas (cuya corola se seca y se colapsa hacia el gineceo-fruto), se retiraron brácteas florales, el cáliz, la corola y el androceo para dejar libre al gineceo maduro con el estilo-estigma persistente, lo mismo se realizó para los frutos en desarrollo y frutos maduros. Los frutos maduros también se recolectaron secos, sin fijar y se guardaron en bolsas de papel estraza junto con sílica gel para su posterior análisis.

Las semillas y frutos maduros seleccionados se colocaron en frascos pequeños de cristal con etanol al 70%, para ser pretratado para la observación en microscopio electrónico de barrido y posterior descripción (Márquez et al., 2016). La rehidratación de los ejemplares que se recolectaron secos se realizó con agua purificada caliente a 60 °C durante 24 horas, después se colocaron en etanol al 30% y 50% durante 2 horas en cada uno, posteriormente se dejaron en etanol al 70% para la disección de los frutos maduros.

**Identificación y selección del material biológico:** Se realizó la identificación de las especies siguiendo los criterios descritos y publicados por Yatskievych y Mason (1986), lo cual permitió reconocer características propias para los dos géneros y las cuatro especies estudiadas (*P. arenarium*, *P. sonora*, *P. culiacana* y *L. madreporoides*). Debido a que durante el análisis del material vivo y fijado, se observaron diferencias morfológicas entre los ejemplares de la misma especie provenientes de diversos sitios de recolección (particularmente en relación con el color de la corola persistente y aspectos morfológicos de la inflorescencia, de los sépalos y de las brácteas, así como en el fruto), se decidió describir por separado el material obtenido de los siete sitios para representar las cuatro especies reportadas en la familia Lennoaceae.

**Inclusión en paraplast:** La técnica comienza con la deshidratación de los materiales en etanol de graduación creciente: 70%, 85%, 96% por 24 horas en cada cambio y dos cambios al 100%, una hora al ambiente y una hora al vacío, se realizó el mismo procedimiento de deshidratación con una hora en cada cambio. Seguido a ello, las muestras se dejaron cubiertas con xileno-etanol (1:1) por cinco minutos y se hizo un cambio de xileno puro en el recipiente que contiene los frutos y semillas por 5 minutos. Seguido de ello, las muestras se infiltraron en una mezcla de xileno y paraplast (1:1), en estufa a 60 °C durante 12 horas. Después se cambió la muestra para infiltrar en paraplast por espacio de 24 horas, y a continuación se incluyeron en paraplast puro y se dejaron solidificar. A continuación, se realizaron secciones histológicas de 5 a 8 µm con un microtomo rotatorio, se montaron en portaobjetos, se desparafinaron por 1 hora, se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron con Entellan (Márquez et al., 2016), el tiempo en safranina se estandarizó a una hora.

Asimismo, en algunas secciones histológicas se realizaron pruebas histoquímicas para detectar algunos componentes de reserva en endospermo, embrión y otros tejidos. Lugol para almidón, APS y reactivo de Schiff para polisacáridos insolubles, rojo O de aceite para lípidos y cutículas, histoquímica doble de APS y azul negro de Naftol para polisacáridos insolubles y proteínas respectivamente. Posteriormente se observaron al microscopio óptico con cámara fotográfica para analizar los tejidos, describir la anatomía, la composición histoquímica y estructura, asimismo para tomar fotomicrografías (Márquez et al., 2016).

**Inclusión en resina LR-White:** Posterior a la deshidratación de los tejidos, estos se pasaron por unas mezclas de etanol 100% y LR-White en proporciones 2:1 y 1:1, durante 1 hora, en cada uno, posteriormente en LR-White puro, se colocaron al vacío por 24 horas para su mejor inclusión en los tejidos, después se polimerizaron en cápsulas de gelatina, en una estufa a 60°C grados durante 24 horas. Se realizaron secciones anatómicas de 1 a 5 µm de grosor en el ultramicrotomo, con navajas de vidrio, se montaron en portaobjetos y se tiñeron con azul de toluidina por escasos segundos; se montaron con Entellan, para su posterior observación, análisis y registro fotográfico de algunas estructuras (Márquez et al., 2016).

**Observación al microscopio electrónico de barrido (MEB):** Después de la disección de las inflorescencias, se seleccionaron frutos y semillas para ser procesadas enteras o bien para secciones anatómicas a mano alzada, con navajas delgadas. Posteriormente el material se

guardó en canastillas de metal y deshidrató en etanoles graduales, se realizó un desecado a punto crítico con CO<sub>2</sub> en el desecador BAL-TEC, modelo CPD 030, se montó en portamuestras metálico con cinta de carbono y se sometió a una metalización con oro en una ionizadora DELTON VACUUM, modelo Desk II, para una observación y registro fotográfico en Microscopio Electrónico de Barrido, JEOL, modelo JSM-5310LV. Las muestras se observaron a diferentes aumentos que van desde 35x hasta 5000x.

**Datos morfométricos:** Se recopilaron datos morfométricos que incluyeron la altura y el diámetro mayor del gineceo maduro de los ejemplares (zona basal), así como la longitud del estilo-estigma persistente (zona apical), estos datos se tomaron en milímetros, bajo un microscopio estereoscópico LEICA a un aumento de 8x, montando los frutos en una cama delgada de alcohol en gel y cubiertos de etanol al 70% para inmovilizarlos.

Para el análisis estadístico, se utilizó el software IBM SPSS STATISTICS versión 29.0. 01.0, en el que se registraron los datos obtenidos y se ejecutó un análisis de datos, datos descriptivos, pruebas de homogeneidad de varianzas, análisis de la varianza (*ANOVA* por sus sigloides en inglés, ANalysis Of VAriance), comparaciones múltiples con pruebas Post hoc y una gráfica de dispersión de medias para todos los casos, para su posterior análisis e interpretaciones. Las tablas y gráficas obtenidos del programa se reportan de manera directa y original del programa en ANEXOS.

**Descripción morfoanatómica:** Se describieron los frutos y semillas usando caracteres morfoanatómicos convencionales, con lo observado durante su revisión y análisis a partir de las microfotografías obtenidas. La edición de las fotomicrografías se realizó para cada estructura con la finalidad de resaltar y que fuera comparativo entre las zonas observadas para cada una de las especies estudiadas.

Se obtuvieron y analizaron un total de 332 frutos de toda la familia. Para *P. sonora* 30 frutos para medidas y 28 para secciones anatómicas y observación al MEB. Para *P. arenarium* 30 frutos para medidas y 8 para secciones anatómicas y observación al MEB. Para *P. culiacana* (1) 30 frutos para medidas y 13 frutos para secciones anatómicas y observación al MEB; *P. culiacana* (2) 30 frutos para medidas y 12 para secciones anatómicas y observación al MEB; para *L. madreporoides* (1) 30 frutos para medidas y 25 para secciones anatómicas y observación al MEB; Para *L. madreporoides* (2) 30 frutos para medidas y 10 para secciones

anatómicas y observación al MEB; para *L. madreporoides* (3) 30 frutos para medidas y 26 para secciones anatómicas y observación al MEB, buscando una  $n \geq 30$ . El número de frutos analizados estuvo limitado al tamaño y números del individuo recolectado y a la etapa de desarrollo de la planta, además de la integridad del fruto después de la manipulación. Para el caso de las semillas, se disectaron un total de 268 endomericarpos con semillas en su interior para su manipulación y medición, con una  $n=30$  para cada localidad en el caso de las mediciones, y el resto para realizar cortes y disecciones para su revisión en los microscopios.

## 6. Resultados

### Análisis morfométricos

Durante el análisis y manipulación de los frutos se identificaron variaciones importantes en las proporciones del gineceo maduro y el estilo persistente, por lo que se procedió a registrar su identidad morfométrica con estadística descriptiva, en tres caracteres diferentes, correspondiente al diámetro del gineceo maduro, altura del estilo persistente y la altura del gineceo maduro (Tabla 1, anexos).

En las pruebas de homogeneidad de varianzas, en las tres dimensiones registradas de los frutos de Lennoaceae se obtuvo un p-valor menor a 0.001 en el estadístico de Levene, indicando que hay evidencia estadística significativa para rechazar la hipótesis nula de homogeneidad de varianzas entre los grupos (Tabla 2); mientras que el ANOVA arroja un p-valor menor a 0.001, sugiriendo que hay al menos una diferencia significativa entre las medias de las siete localidades estudiadas (Tabla 3).

La prueba Post Hoc al tener robustez ante heterogeneidad de varianzas se realizó con *Tamhane*, obteniendo las diferencias significativas para cada caso (Tabla 4).

En *P. sonorae* la diferencia significativa en el diámetro del gineceo maduro existe entre todos los ejemplares excepto con *L. madreporoides* (2); para la altura del estilo-estigma persistente la diferencia es significativa con todos los ejemplares; para la altura del gineceo maduro la diferencia es significativa con todos los ejemplares, excepto con *P. culiacana* (2).

En *P. arenarium* la diferencia es significativa en el diámetro del gineceo maduro con todos los ejemplares excepto con *P. culiacana* (1) y con *L. madreporoides* (3). Para la altura del

estilo-estigma persistente la diferencia significativa es con todas las localidades: para la altura del gineceo maduro no hay diferencias significativas con *P. sonorae*, *P. culiacana* (1 y 2), mientras que con las tres *Lennoa* sí hay diferencia significativa.

Para *P. culiacana* (1) la diferencia significativa en el diámetro del gineceo maduro existe en todas menos con *P. arenarium*; para la altura del estilo-estigma persistente es significativa con todos los ejemplares, menos con *P. culiacana* (2); la altura del gineceo maduro tiene diferencias significativas con *P. sonorae* y *L. madreporoides* (1 y 3).

En *P. culiacana* (2) la diferencia significativa del diámetro del gineceo maduro existe con todas las *Pholisma*, sin expresar diferencia significativa con las tres *Lennoa*; la altura del estilo-estigma persistente es significativa con todos los ejemplares menos, con *P. culiacana* (1); la altura del gineceo maduro posee diferencias significativas con *L. madreporoides* (1 y 2).

Para *L. madreporoides* (1) la diferencia significativa del diámetro del gineceo maduro es con *P. sonorae*, *P. arenarium*, *P. culiacana* (1) y con *L. madreporoides* (2); las diferencias significativas de la altura del estilo-estigma persistente es con todos los ejemplares, menos con *L. madreporoides* (2); las diferencias significativas de la altura del gineceo maduro se encuentran para todos los casos.

En *L. madreporoides* (2) las diferencias significativas en el diámetro maduro es con *P. arenarium*, *P. culiacana* (1), y con *L. madreporoides* (1 y 3); las diferencias significativas de la altura del estilo-estigma persistente es con todos los ejemplares, excepto *L. madreporoides* (1); respecto a la altura del gineceo maduro, las diferencias significativas se encuentran con *P. sonorae*, *P. arenarium*, *L. madreporoides* (1 y 3).

Para *L. madreporoides* (3) las diferencias significativas en el diámetro del gineceo maduro existen con *P. sonorae*, *P. culiacana* (1) y *L. madreporoides* (2); la diferencia es significativa con todos los ejemplares respecto a la altura del estilo-estigma persistente y la altura del gineceo maduro.

La dispersión de medias para cada medida fue graficada para una visualización de las proporciones de los frutos de Lennoaceae, observando que la altura del gineceo maduro siempre será menor al diámetro del gineceo maduro, mientras que la altura del estilo

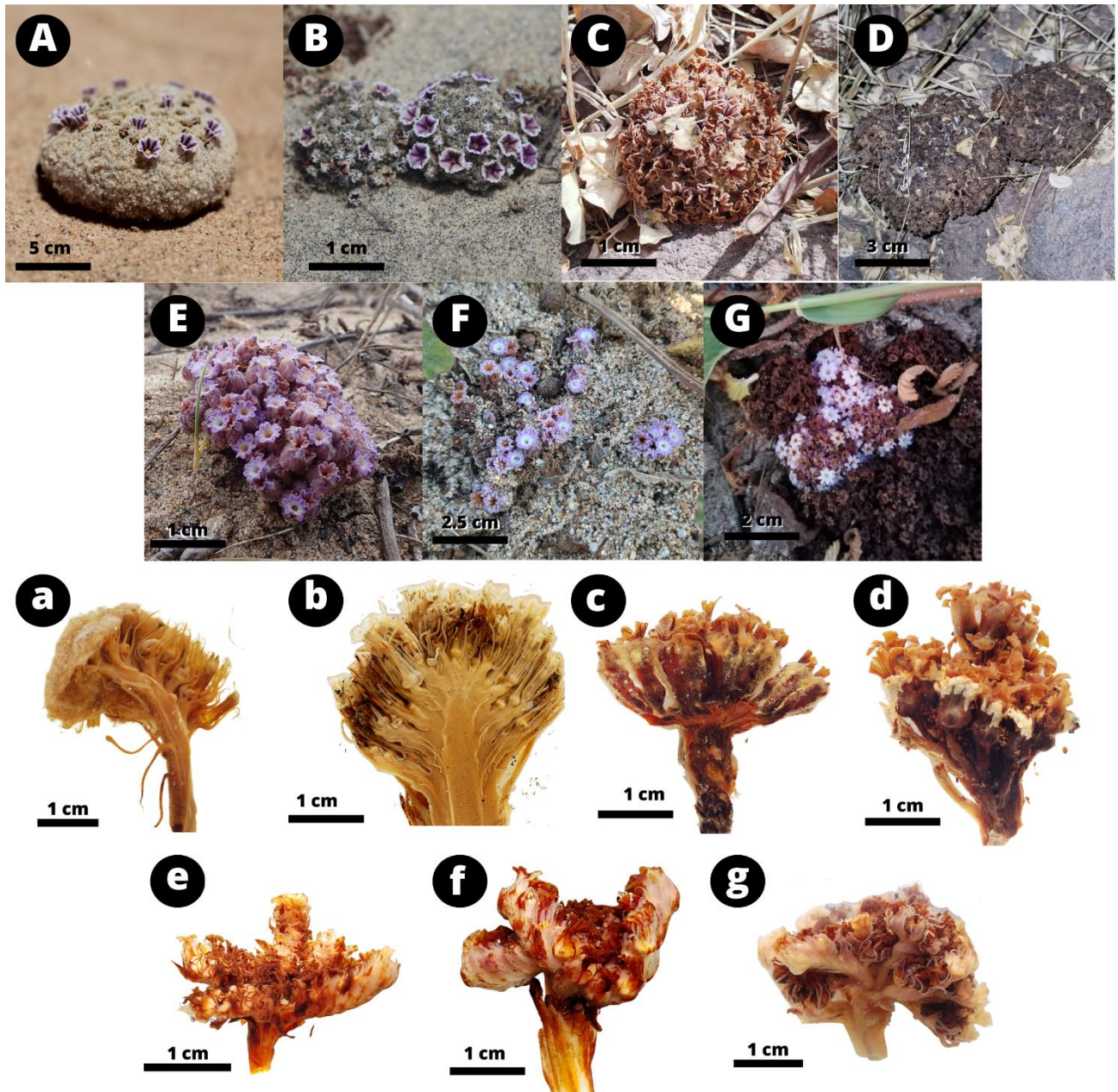
persistente es menor que el diámetro en *P. sonora* y en *Lennoa madreporoides* (1, 2 y 3) y mayor en *P. arenarium* y *P. culiacana* (1 y 2) (Gráfica 1).

### **Ejes de inflorescencias/infrutescencias**

Se observaron los cambios morfológicos de la transición de inflorescencias al desarrollo de las infrutescencias, principalmente los cambios de las estructuras acompañantes a los carpelos durante el crecimiento del fruto, es decir, se observó un cambio en tamaño de los sépalos, pétalos, estigmas y estilos persistentes, así como el largo del receptáculo desde la anthesis hasta la etapa de fruto maduro. También se tomó en cuenta la dehiscencia activa como característica del fruto en su último estado de maduración y los endomericarpos como estructuras de dispersión final.

Para *P. sonora* (Figura 2A, a) y las tres muestras de *L. madreporoides* (Figura 2 E-G, e-g), en un mismo eje de la inflorescencia se encontraron flores en desarrollo, en anthesis y frutos en desarrollo y frutos maduros, mientras que para *P. arenarium* y las dos muestras de *P. culiacana*, los frutos se encontraron en una misma etapa de desarrollo, toda la inflorescencia/infrutescencia con flores en anthesis o bien con frutos maduros (Figura 2B-D, b-d), para *P. culiacana* los ejemplares se recolectaron secos (Figura 2C-D, c-d).

El tipo de inflorescencia es el mismo para las infrutescencias, de tipo cima escorpioide para *Lennoa*, conspicuo en *Lennoa madreporoides* (Figura 2 e-g), mientras que en el género *Pholisma* es variable, con múltiples flores y frutos en una misma rama con tendencia a capítulo, más conspicuo en *P. culiacana* (Figura 2-c) y en *P. arenarium* se aprecia como tipo panícula (Figura 2-b).



**Figura 2.** Ejemplares fotografiados in-situ (en mayúsculas), representan el exófito de cada planta, el endófito (parte vegetativa permanece anclado a las raíces de los hospederos). En minúscula (abajo) las respectivas fotografías de ramificaciones de las inflorescencias/infrutescencias fijadas de los ejemplares recolectados. **A, a.** *P. sonoreae*. **B, b.** *P. arenarium*. **C, c.** *P. culiacana* (1). **D, d.** *P. culiacana* (2). **E, e.** *L. madreporoides* (1). **F, f.** *L. madreporoides* (2). **G, g.** *L. madreporoides* (3).



## Morfología de frutos y estructuras asociadas

Durante el desarrollo de los frutos, todas o varias partes florales como el androceo y la corola permanecen, dentro de las infrutescencias y se mantienen adheridas al fruto en desarrollo, tanto para las tres especies de *Pholisma* (Figura 3A-D) como en *L. madreporoides* (Figura 3E-G). Para distinguir el fruto maduro es necesario remover tanto las brácteas asociadas a los frutos como algunos de los verticilos florales como la corola y las anteras; el estilo y el estigma son persistentes; la base del fruto siempre permanece anclado al receptáculo. Las brácteas son proyectadas y protegen al fruto, estas siguen creciendo con la maduración del fruto (Figura 3) y siguen vivas cuando el fruto ya está seco y dehiscente. La primera distinción entre las especies de Lennoaceae es el diámetro y la forma que toma el ovario maduro y la longitud del estilo persistente (Figura 3 A-G; 4A-E).

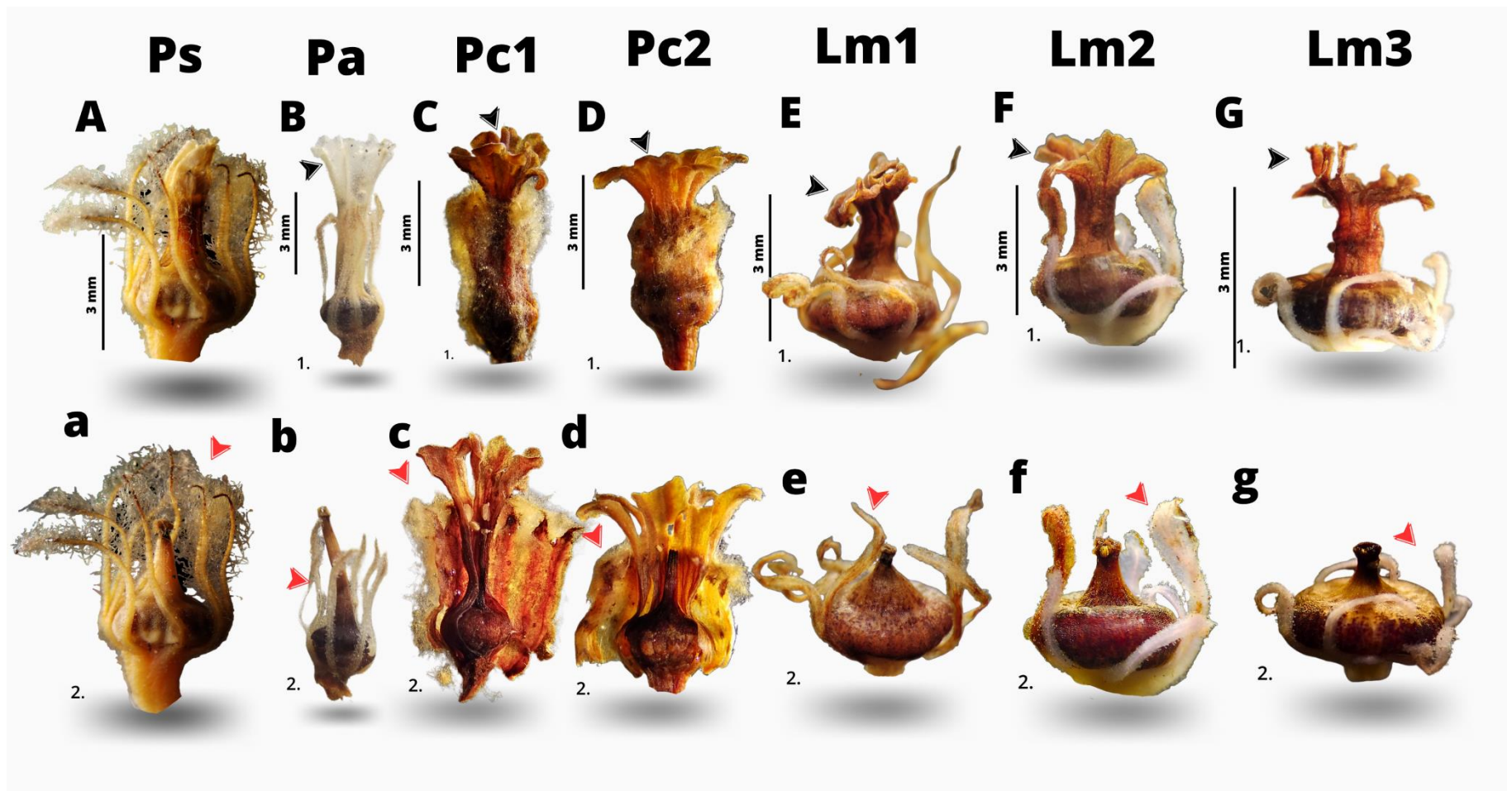
En todas las especies de Lennoaceae, los frutos se originan a partir de un ovario súpero, lo que los hace de tipo simple y “capsular” de tipo esquizocarpo, más adelante se explica con mayor detalle. Son aplanados o bien redondeados, discoidales y con estilo y estigma persistentes (Figura 3 a-g). Las medidas de altura y diámetro del gineceo maduro y la altura del estilo-estigma persistente se muestran en la Tabla 1 y se muestran en la Gráfica 1 en anexos. Para las cuatro especies el gineceo maduro es más ancho que alto, en promedio *Pholisma* presentan gineceos maduros más altos que en *Lennoa* (Figura 3 e-g; 4 D-E). Para el estilo persistente, en promedio *Pholisma* presentan estilos más altos en todas sus especies que en *Lennoa*, siendo el estilo de *P. arenarium* el de mayor altura, de hasta tres veces su ancho del gineceo maduro, mientras que en *Lennoa* presentan los estilos más pequeños, siendo *L. madreporoides* (3) la que presenta el estilo más pequeño.

En *P. sonora* la parte basal es amplia y discoidal (Figura 4A), la zona apical con un estilo alargado de hasta tres veces la altura del ovario maduro, con el estigma seco y las brácteas más largas que el fruto, protegiéndolo (Figura 3A, a), con sólo 20 endomericarpos en su interior. En *P. arenarium* la parte basal del fruto es ligeramente achatada, conservando la forma del ovario, desde el desarrollo hasta secarse, alargado por el estilo prolongado de hasta tres veces el tamaño del ovario maduro, su coloración es oscura desde el ovario maduro y el estilo es más claro (Figura 3b), con 18, 20 o 22 endomericarpos formados por fruto. En *P. culiacana* 1 (Figura 3C, c) el fruto es más ancho que largo, en la parte basal del fruto es

geoide, con un estilo 1.5 veces más alto que la zona basal; desarrolla de 18 o 20 endomericarpos (en *P. culiacana* 2 son 16, 18 o 20 endomericarpos y llega a ser más ancho que *P. culiacana* 1), dos por lóculo, desarrollados con o sin semilla en su interior, la coloración es homogénea por la muerte total de los tejidos involucrados (Figura 3c-d). En *P. arenarium* y *P. culiacana* se encontraron frutos con un mayor número de semillas abortivas, incluso frutos con una sola semilla desarrollada.

En *L. madreporoides* 1 (Figura 3E) el gineceo maduro es más ancho que alto, siendo más de dos veces la altura del gineceo maduro, posee una forma discoide al secarse, el estilo es casi piramidal colapsando en diámetro en la maduración, desarrolla 28, 30 o 32 endomericarpos igual que en *L. madreporoides* 3 (34 en *L. madreporoides* 2; Figura 3F), dos por lóculo, con o sin semilla en su interior, en general es la especie con mayor número de semillas desarrolladas, la morfología del estilo y el ovario es constante en cada una de las localidades, en las tres localidades, las brácteas protegen al fruto y estas varían en forma y tamaño (Figura 3E-G y e-g).

La corola se desprende con facilidad o está ausente. El color de todo el fruto en *Pholisma* es variable, en *P. sonorae* es blanco sin ninguna particularidad conspicua; en *P. arenarium* el gineceo maduro es morado como el color de la corola, más intenso en la parte superior, con menor intensidad hacia la zona basal cercana al receptáculo, la zona apical correspondiente al estilo es blanco, poco morado cercano al estigma, oscureciéndose totalmente al madura y en *P. culiacana* es blanco con tonalidades rosas muy tenues (colores no mostrados). En *Lennoa* también se encontraron variaciones, en general es rosado, oscureciendo a morado, siendo el nectario el último en colorearse, este cambio se da desde el estigma a la base (más homogéneo en *L. madreporoides* 2; Figura 3f) y con una dehiscencia circuncísil poco uniforme sobre el ecuador (Figura 4E); el exocarpo del fruto al madurar y secarse es café pardo, con coloraciones difusas en *L. madreporoides* 1 (Figura 3e), en *L. madreporoides* 3 la coloración es café con un patrón en serie coincidente con los pares de endomericarpos, restringido en la zona basal (Figura 3g), las descripciones de los colores son conspicuas in situ y no son mostrados, por lo que las figuras citadas no reflejan con claridad lo descrito.

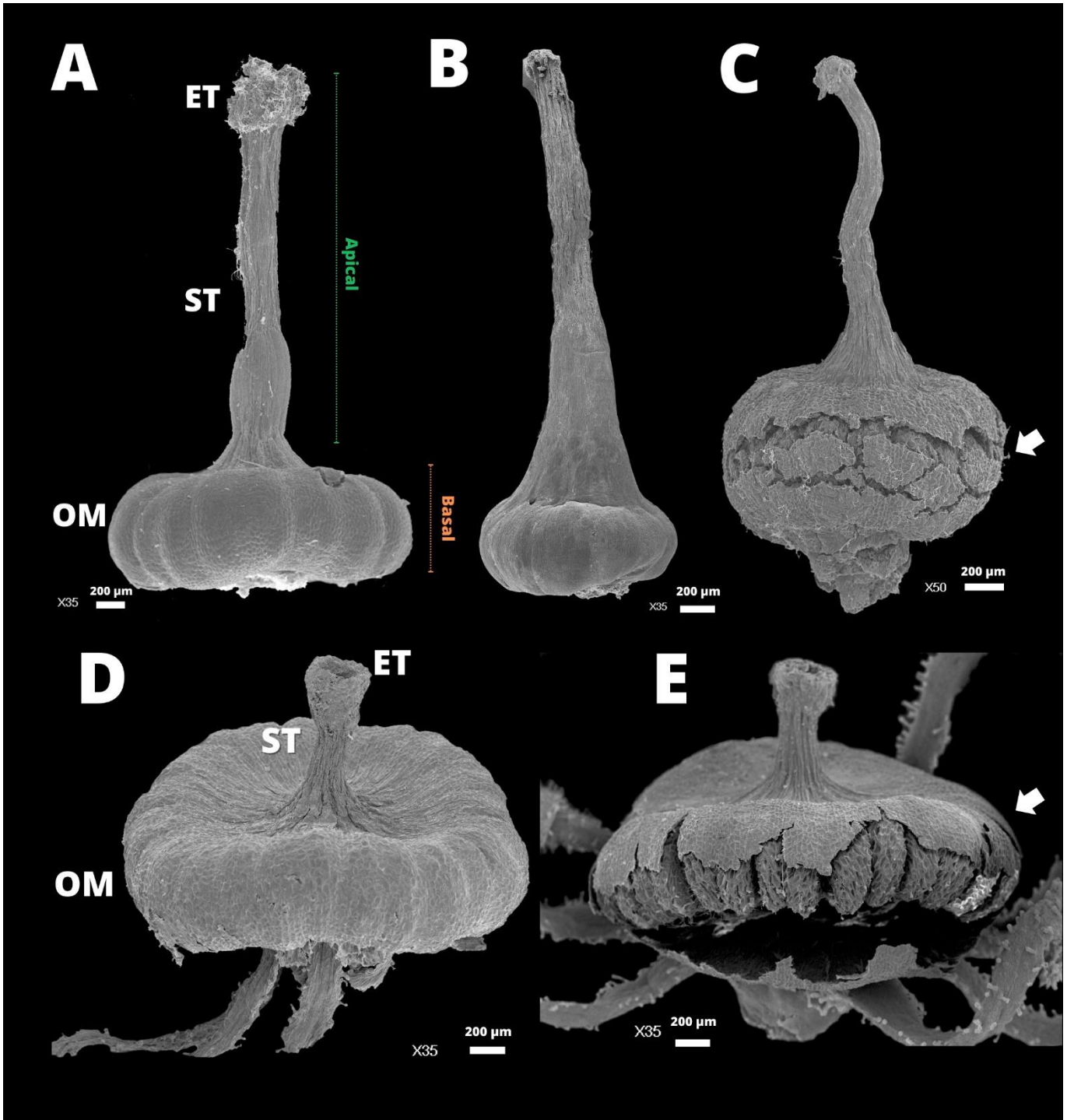


**Figura 3. Fotografías tomadas en microscopio estereoscópico de frutos y las partes florales persistentes. A-G.** Frutos con cáliz, corola y androceo persistentes. Arriba (1) las cabezas de flecha aluden a la corola. Abajo (2) las cabezas de flechas aluden a los sépalos. **a-g.** Frutos con el cáliz persistente, la corola y restos de androceo fueron removidos. **A, a.** *P. sonorae* (Ps) **B, b.** *P. arenarium* (Pa). **C, c.** *P. culiacana* (1) (Pc1). **D, d.** *P. culiacana* (2) (Pc2). **E, e.** *L. madreporoides* (1) (Lm1). **F, f.** *L. madreporoides* (2) (Lm2). **G, g.** *L. madreporoides* (3) (Lm3).

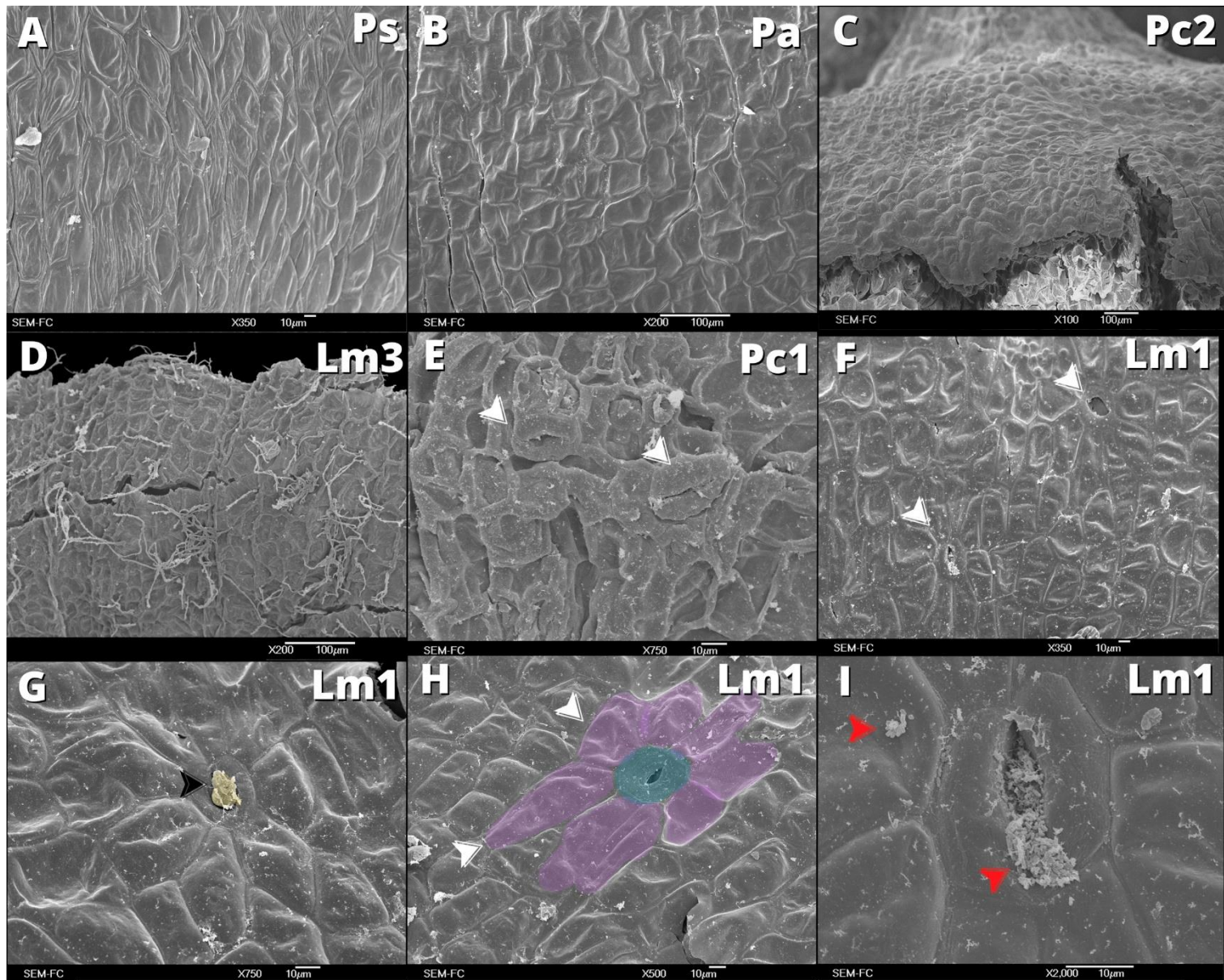
### **Micromorfología y anatomía del pericarpo**

Se identificaron dos zonas principales en el fruto de las cuatro especies. El estigma persistente en la parte apical, el estilo persistente por debajo de este, en conjunto se denominó zona apical; y la del ovario/fruto maduro como la zona basal (Figura 4A-E). Los frutos de *P. sonora* (Figura 4A) y *P. arenarium* (Figura 4B) se distinguen por tener los estilos más largos y proyectados persistentes y en la parte basal (originada del ovario fecundado) que contiene a las semillas es semidiscoidal. *P. culiacana* tiene estilo de longitud intermedia con respecto a las otras especies de *Pholisma* y *L. madreporoides* y la parte basal es redondeada, semiesférica (Figura 4C). En *L. madreporoides* los estilos son cortos y colapsados, la parte basal es discoide (Figura 4E-G), en esta zona se marcan de manera conspicua los endomericarpos dentro del fruto (Figura 4D) y cuando se presenta la dehiscencia irregular (Figura 5E). Se caracterizan por la dehiscencia irregular del pericarpo maduro, tipo capsular, esquizocárpico, específicamente del exocarpo y mesocarpo, ya que el endocarpo rodea a la semilla formando endomericarpos (Figura 4A-B, E).

El exocarpo exhibe sus células colapsadas, conspicuas por las uniones de las paredes celulares que dan un patrón constante en todas las especies (Figura 4A-D). La parte basal del fruto en etapa madura de todas las especies y localidades, cerca del receptáculo presenta la reminiscencia del nectario anular y esa zona tiene nectarostomas (Figura 7A-I) y algunos se encuentran con secreciones (Figura 5I). En *Lennoa*, se observó la presencia de bacterias baciliformes sobre el ostiolo (Figura 5I), se identificó como nectarostomas actinocítico (Figura 5H).



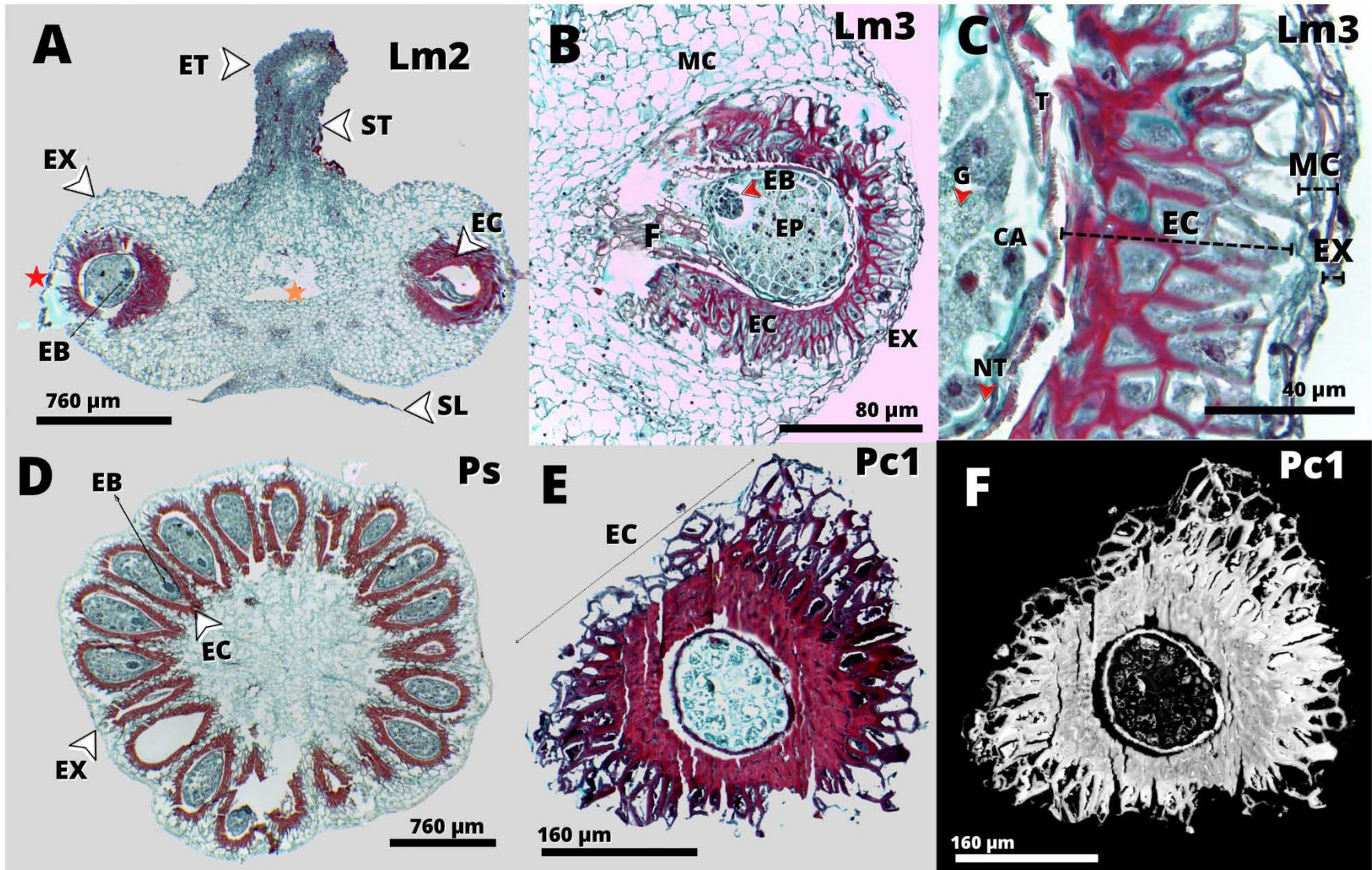
**Figura 4. Micromorfología de frutos maduros y completos de Lennoaceae observados en el MEB. A. *P. sonora*; B. *P. arenarium*; C. *P. culiacana* 1. A-B. Frutos completos. C. Fruto con dehiscencia circuncísil irregular. D. *L. madreporoides* 1. E. *L. madreporoides* 3 mostrando fruto con dehiscencia circuncísil del exocarpo y mesocarpo; se observan los endomericarpos en el interior (al igual que en E). En A y D se ilustran las dos zonas analizadas (zona basal y zona apical) en el presente estudio. El perianto y androceo persistentes fueron removidos en A-C, mientras que en D y E sólo la corola y androceo fueron removidos, se observan los sépalos persistentes. ET, estigma; ST, estilo (ambos representan la zona apical). OM, ovario fecundado o fruto (representa la zona basal); las flechas blancas aluden a la dehiscencia circuncísil de exocarpo y mesocarpo.**



**Figura 5. Micromorfología del exocarpo y nectarostomas del nectario reminiscente. A. *P. sonora* (Ps). B. *P. arenarium* (Pa). C. *P. culiacana* 1 (Pc1). D. *L. madreporoides* 1 (Lm1). E. *P. culiacana* 2 (Pc2). F. *L. madreporoides* 3 (Lm3). G-I. Se ejemplifican los nectarostomas con restos de secreción de *L. madreporoides* 1 (Lm1). Cabeza de flecha blanca señala nectarostomas; cabeza de flecha naranja señala secreción; Cabeza de flecha roja señala bacterias baciliformes.**

En todo Lennoaceae el pericarpo de los frutos maduros está formado por un exocarpo, mesocarpo y endocarpo. De manera particular, como el endocarpo rodea a cada semilla y se separa del mesocarpo y exocarpos a cada unidad se le conoce como endomericarpo. Los endomericarpos son aplanados lateralmente (Figuras 4E, 6D) y se forman dos endomericarpos por cada carpelo inicialmente (Figura 6D). El fruto es plurilocular, dependiendo del número de carpelos que lo conformen es el número de endomericarpos que desarrollen, la base del estilo prolifera un poco en la zona de inserción al ovario, este sin llegar al centro del fruto, dejando un espacio en la zona de la placenta (Figura 6 A). La placentación es parietal y cada óvulo surge en cada margen del carpelo. Los márgenes de los carpelos proliferan hacia el centro del ovario formando falsos septos (Figura 6A, D), pero no alcanzan a fusionarse (Figura 8A, D), ni aún en etapa avanzada del fruto lo cual es evidente en los frutos maduros, luciendo con apariencia unilocular (Figura 6A).

El desarrollo de cada endomericarpo tiene lugar a partir del endocarpo del fruto, que se multiplica y va cubriendo a cada semilla de manera independiente en cada carpelo (Figura 6D). Los endomericarpos no se cierran completamente, sino que dejan una apertura alrededor de cada funículo que sobresale del endomericarpo (Figura 6 B). En los frutos inmaduros, el pericarpio está formado por un exocarpo uniestratificado, un mesocarpo con varios estratos parenquimáticos poco diferenciados (Figura 6C). A medida que van madurando, los dos o tres estratos internos de la pared del fruto y que corresponden al endomericarpo se engrosan las paredes con lignina; las de mayor grosor son las más internas y cercanas a la semilla (Figura 6E-F).







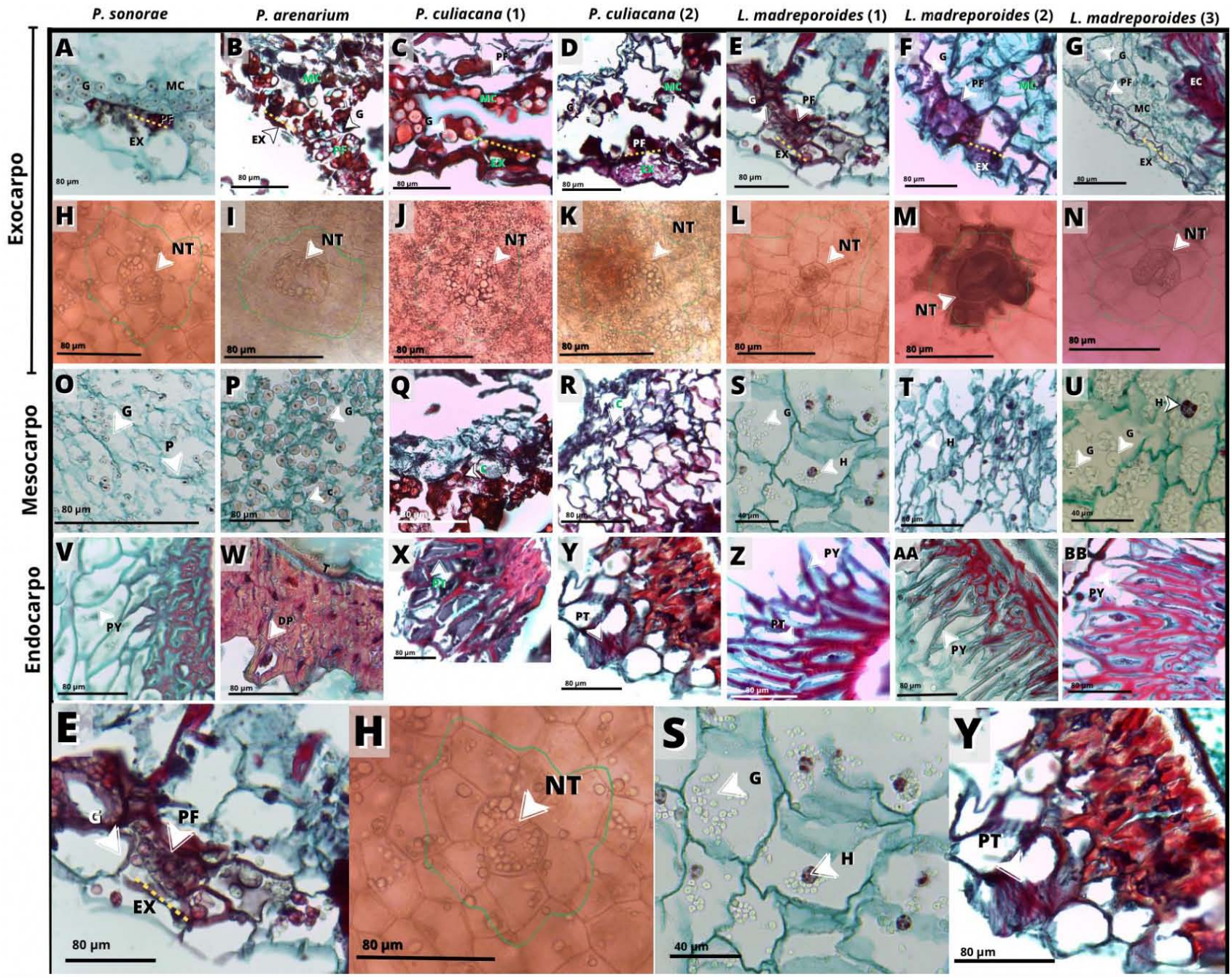
**Figura 6. Endomericarpos y pared de fruto en etapa intermedia de desarrollo y etapa madura.** A. Sección longitudinal de fruto de *L. madreporoides* (2) con dehiscencia marcada en el exocarpo (estrella roja), el cual muestra signos de degradación y ruptura, el mesocarpo se ha colapsado. B. Sección longitudinal de un endomericarpo en desarrollo rodeando a la semilla, *L. madreporoides* (3). C. Acercamiento al pericarpo (incluido el endomericarpo en desarrollo en la zona de dehiscencia del fruto de *L. madreporoides* (3), se observan los estratos del exocarpo, mesocarpo y endocarpo, así como estratos de la cubierta seminal. D. Sección transversal del fruto maduro de *P. sonorae* en la zona de dehiscencia, se muestran dos semillas por carpelo y cada una rodeada por el endocarpo lignificado, se observan semillas con embriones y semillas abortivas (colapsadas y vacías), todas están rodeadas de endocarpo. E-F. Endomericarpo con semilla de *P. culiacana* (1); se observan los estratos lignificados del endocarpo que rodea a la semilla, la flecha punteada en E marca el límite de los dos tipos celulares del endocarpo. CA, capa de aleurona; EB, embrión globular; EC, endocarpo; EP, endospermo; ET, estigma; EX, exocarpo; F, funículo; G. Granos de almidón en el endospermo; NT endotesta; SL, Sépalo persistente; ST, estilo; T, testa.

El exocarpo es uniestratificado, parenquimático y con cutícula delgada en las cuatro especies de Lennoaceae, se percibe colapsado y difuso (Figura 7A-G). En la zona basal del fruto, cercano al receptáculo, la epidermis del pericarpo muestra nectarostomas de tipo actinocítico con el ostiolo abierto. Las células oclusivas de los nectarostomas son conspicuas su contenido celular en comparación a las células acompañantes (Figura 7H), las células acompañantes son diferentes en morfología en todas las localidades (Figura 7 H-G). El mesocarpo consta de unos o dos estratos de células parenquimáticas, que contienen gránulos de almidón difusos (Figura 7O-U) y núcleos heterocromáticos (Figura 7S). El mesocarpo parenquimático es pluriestratificado y se ubica entre el exocarpo y endomericarpo, sus células contienen numerosos granos de almidón con morfología diferencial entre las especies, excepto en *P. culiacana* (Figura 7O-U), en este tejido los núcleos heterocromáticos son evidentes (Figura 7S); en *P. culiacana* se percibe de mejor manera los agregados celulares, que se depositan cerca del exocarpo cuando el fruto está maduro (Figura 7C-D), en *L. madreporoides* (1), se perciben conspicuos los depósitos del mesocarpo cerca del exocarpo (Figura 7E). El endomericarpo es esclerenquimatoso (Figura 7V-Z y AA-BB), con varios estratos celulares, los más cercanos a la semilla son los primeros que alcanzan mayor grosor y pierden el citoplasma. El endomericarpo tiene dos tipos celulares formado de, uno hasta cuatro estratos celulares, que envuelven a la semilla, presenta braquiesclereidas alargadas (Figura 7AA). El segundo tipo celular próximo al mesocarpo, presenta de una a dos capas de células poco engrosadas y un lumen muy amplio, con punteaduras, mientras que las que se encuentran cercanas al mesocarpo son más delgadas o con mayor lumen celular, excepto para *P. arenarium*, con un lumen casi cerrado (Figura 7W), la anatomía y micromorfología del endomericarpo es diferente en todos los ejemplares analizados y lo presentan de manera constante, siendo *P. culiacana* (1) el más amplio (Figura 7X); en *L. madreporoides* (1) el

endomicarpo presenta dos estratos celulares con un arreglo constante y definido, también presentan punteaduras (Figura 7Z), en todas las *Lennoa*, el estrato que se encuentra en contacto con el mesocarpo, presenta proyecciones (Figura 7Z,AA-BB); mientras que para *L. madreporoides* (2) pueden haber hasta 4 estratos celulares con un arreglo semiorganizado (Figura 7AA) y para *L. madreporoides* (3) los estratos son difusos y sin un arreglo aparente (Figura 7BB).

El exocarpo consta de un estrato celular parenquimático que se colapsa en el desarrollo (Figura 7 A-G). En esta etapa la semilla contiene embriones globulares y endospermo celular (Figura 6 B-C). Posterior a ello, las paredes celulares del endomicarpo se engrosan, el mesocarpo colapsa y la epidermis del exocarpo comienza a romperse, formando la zona de dehiscencia (Figura 6A, C). Al final de la maduración, al romperse la pared del exocarpo quedan expuestos los mericarpos, conformados con una semilla con cubierta seminal formada por una testa y un endomicarpo lignificado de varios estratos celulares (Figura 8A-G).

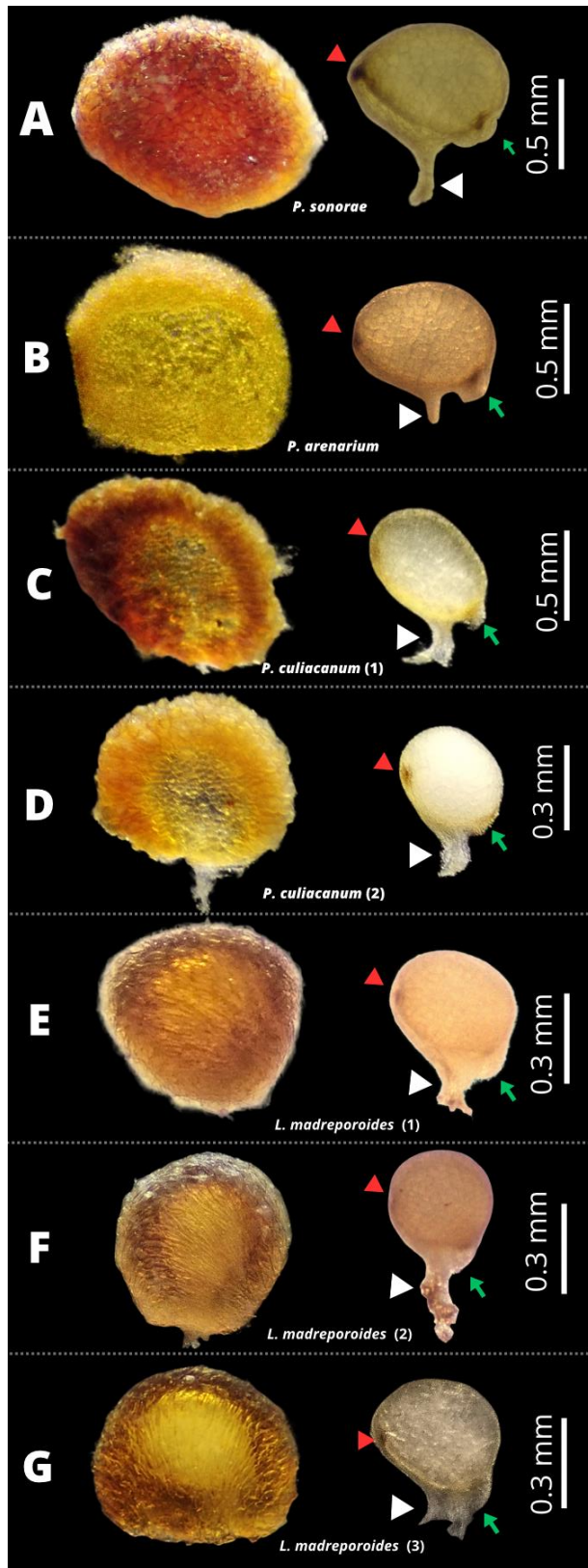
**Figura 7. Anatomía del pericarpo de las cuatro especies de Lennoaceae. A-G.** Zona del exocarpo y mesocarpo mostrando el exocarpo uniestratificado, parenquimático y colapsado. La línea punteada amarilla divide el exocarpo del mesocarpo. Se muestra parte del mesocarpo parenquimático, pluriestratificado y almidonoso. **A-N.** Vista superficial de los nectarostomas del exocarpo tipo actinocítico, en la zona del nectario reminiscente. **O-U.** Zona exclusiva del mesocarpo pluriestratificado y almidonoso. **W-BB.** Endocarpo pluriestratificado, con varios grados de lignificación. Lo más lignificado se encuentra rodeando a las semillas. En la fila inferior de la figura se muestran imágenes amplificadas de E, H, S, Y para mejor detalle de las estructuras. C, paredes celulares parenquimáticas colapsadas; DP, depósitos de pared secundaria; EC, endocarpo; EX, exocarpo; G, gránulos de almidón; H, núcleos heterocromáticos; MC, mesocarpo; NT, nectarostomas; P, paredes celulares; PF, polifenoles; PT, punteaduras; PY, proyecciones del endocarpo.



## Estructura de los endomericarpos

Los endomericarpos frescos retirados de las cápsulas dehiscentes presentan textura esponjosa (Figura 8 Izquierda), excepto en *P. arenarium* que es muy sólida (Figura 8 B), con un arreglo difuso que se dirige al funículo, es más conspicuo en *Lennoa* (Figura 8E-G). La forma del endomericarpo es variable en cada especie, al mismo tiempo, la forma de este para cada localidad es constante, la cubierta externa tiene células esponjosas en *P. sonora* y *P. culiacana* (Figura 8A-D) y en las tres *L. madreporoides* se aprecian con bordes filosos (Figura 8E-G). Tienen una coloración oscura hacia la periferia, y las caras laterales centrales son claras y casi planas, son la zona de contacto unas con otras cuando están en el interior del fruto (Figura 8A-G izquierda). Las semillas son diferentes para cada una de las localidades, conservan la forma del óvulo campilótropo, la calaza es conspicua al igual que el micrópilo por su tono más oscuro respecto al resto de la semilla (Figura 8 A-G, derecha). Presentan un funículo, en *Pholisma* es prolongado y conspicuo (Figura 8 A-D, derecha) y en *Lennoa* se encuentra fusionado con el micrópilo (Figura 8E-G, derecha). El número de endomericarpos depende del número de carpelos formados, en cada carpelo se formarán dos óvulos que darán origen a dos semillas. Cada semilla está protegida por un endomericarpo, que separa entre sí a cada semilla, envolviéndolas individualmente durante el desarrollo. Aunque las semillas sean abortivas se inicia el desarrollo del endomericarpo alrededor de ellas y aparecen con las semillas abortivas en el interior del fruto (Figura 6A, D). Se observó un mayor número de semillas abortivas en *P. arenarium* (datos no mostrados).

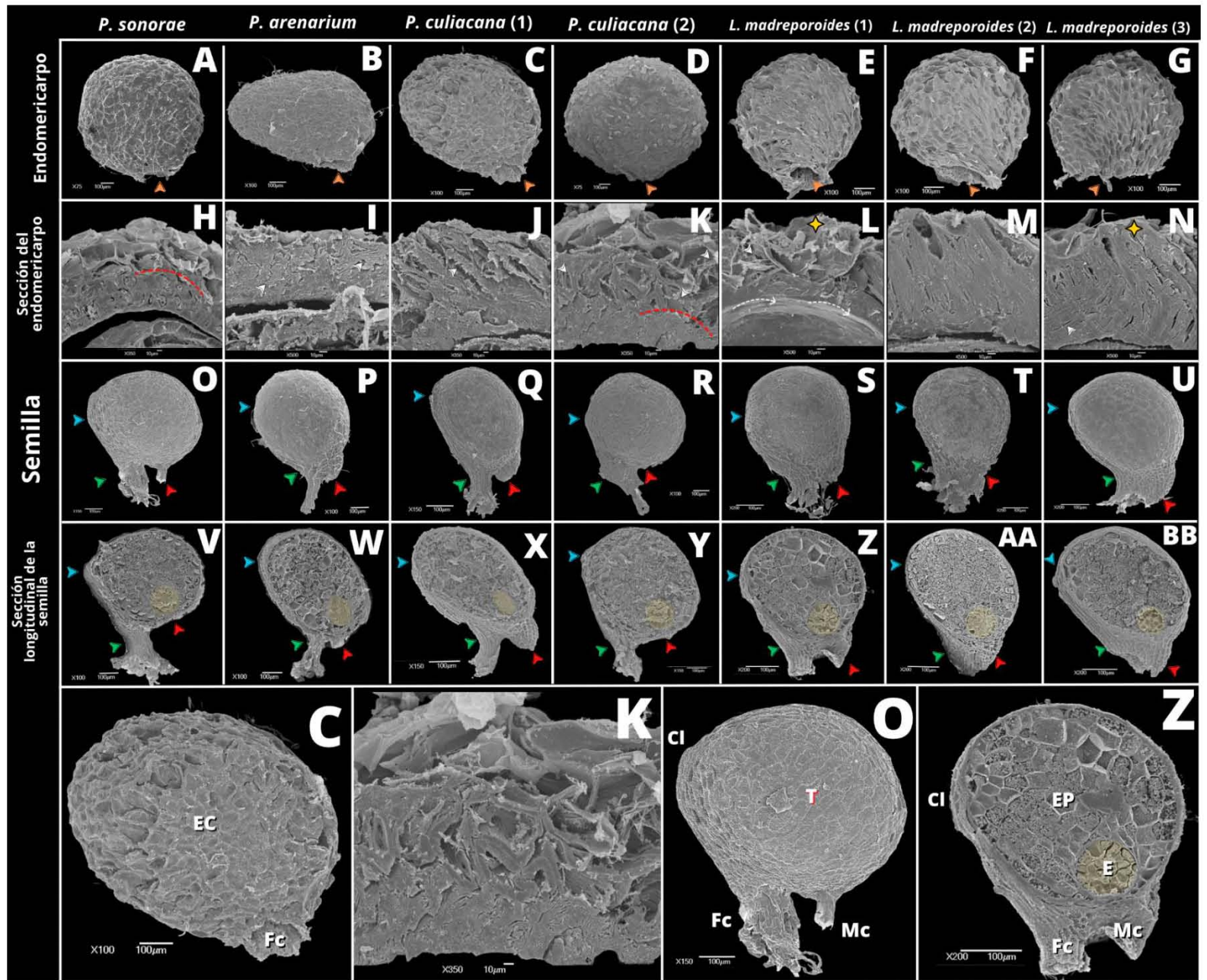
El endocarpo que forma los endomericarpos individuales está formado por esclereidas. Durante la dehiscencia de los frutos, los mericarpos quedan al descubierto, los mericarpos no están completamente cerrados, deja una apertura por donde se ubican los funículos donde se observan células colapsadas de diferentes tamaños, cuya pared exterior se colapsa poco debido a la deshidratación; hacia la zona de la apertura las células del mesocarpo son más alargadas (Figura 9A-G). La micromorfología externa de cada mericarpo en cada localidad es constante, incluso en las tres localidades de *Lennoa* (Figura 9E-G). El grosor de las células que conforman la pared del endomericarpo son de 2-6 estratos, las cuales son lignificadas, de tipo macroesclereidas, entre más cercanas a las semillas las paredes lignificadas son más gruesas, compactas entre ellas y el lumen más cerrado, mientras que las de la periferia son



más alargadas y de paredes menos gruesas y con restos de citoplasma en su interior (Figura 9H, K). La conexión entre cada célula es conspicua, formando pliegues entre ellas (Figura 9E-G).

←  
**Figura 8. Morfología de endomericarpes (formados por endocarpo lignificado que rodean a una semilla).** A-G. A la izquierda el mericarpio completo mostrando la superficie ornamentada y forma variable; a la derecha la semilla campilótropa disectada de cada endomericarpio, en vista lateral. Material obtenido de frutos secos dehiscentes. **A.** *P. sonora*. **B.** *P. arenarium*. **C.** *P. culiacana* (1). **D.** *P. culiacana* (2). **E.** *L. madreporoides* (1). **F.** *L. madreporoides* (2). **G.** *L. madreporoides* (3). La flecha verde señala el micrópilo, la cabeza de flecha roja señala la zona calazal, la cabeza de flecha blanca señala el funículo.

→  
**Figura 9. Micromorfología de endomericarpes y semillas observadas al MEB.** A-G. Endomericarpes completos mostrando la forma y ornamentación. Las cabezas de flechas naranjas señalan la apertura del mericarpio por donde sale el funículo. H-N. Sección transversal de los endomericarpes. Se observa que son pluriestratificados y la organización de las esclereidas. Las cabezas de flecha blanca señalan depósitos de pared secundaria; la estrella amarilla señala bacterias baciliformes sobre el endomericarpio. O-U. Semillas campilótropas completas mostrando el funículo, la cálaza y el micrópilo; la forma de las células de la testa, el funículo y el micrópilo son variables. V-BB. Sección longitudinal de las semillas mostrando la cubierta seminal, el endospermo abundante y el embrión reducido (coloreado en amarillo). Línea punteada roja marca la división de dos estratos en el endocarpo, línea punteada blanca marca el límite del endocarpo; en O-BB la cabeza de flecha azul señala la cálaza, la cabeza de flecha verde el funículo y la cabeza de flecha roja el micrópilo. La fila inferior, muestra imágenes aumentadas para mayor detalle de las estructuras.



## Micromorfología, anatomía e histoquímica de las semillas

Las semillas son las que dan la forma al mericarpo, son campilótopas y la zona de la cálaza es redondeada o poco proyectada, tienen una ligera costilla en la zona del rafe, mientras que en la zona de la antirrafe son redondeadas. Los funículos son cortos, redondeados o delgados, o bien aplanados lateralmente, los micrópilos son conspicuos (Figuras 8A-G derecha; 9O-U). En semillas disectadas longitudinalmente se distinguen los tres componentes principales, la cubierta seminal, el endospermo y el embrión (Figura 9V-Z, AA-BB), la cubierta seminal la conforman dos estratos de testa, sólo en la zona micropilar suele tener más estratos celulares, más conspicuo en *L. madreporoides* (Figura 9Z, AA-BB). El embrión es pequeño y reducido, casi globular a lentiforme y carente de cotiledones, el más grande es el de *P. culiacana* 1 y casi periforme con simetría bilateral para *L. madreporoides* (Figura 9Z, AA-BB).

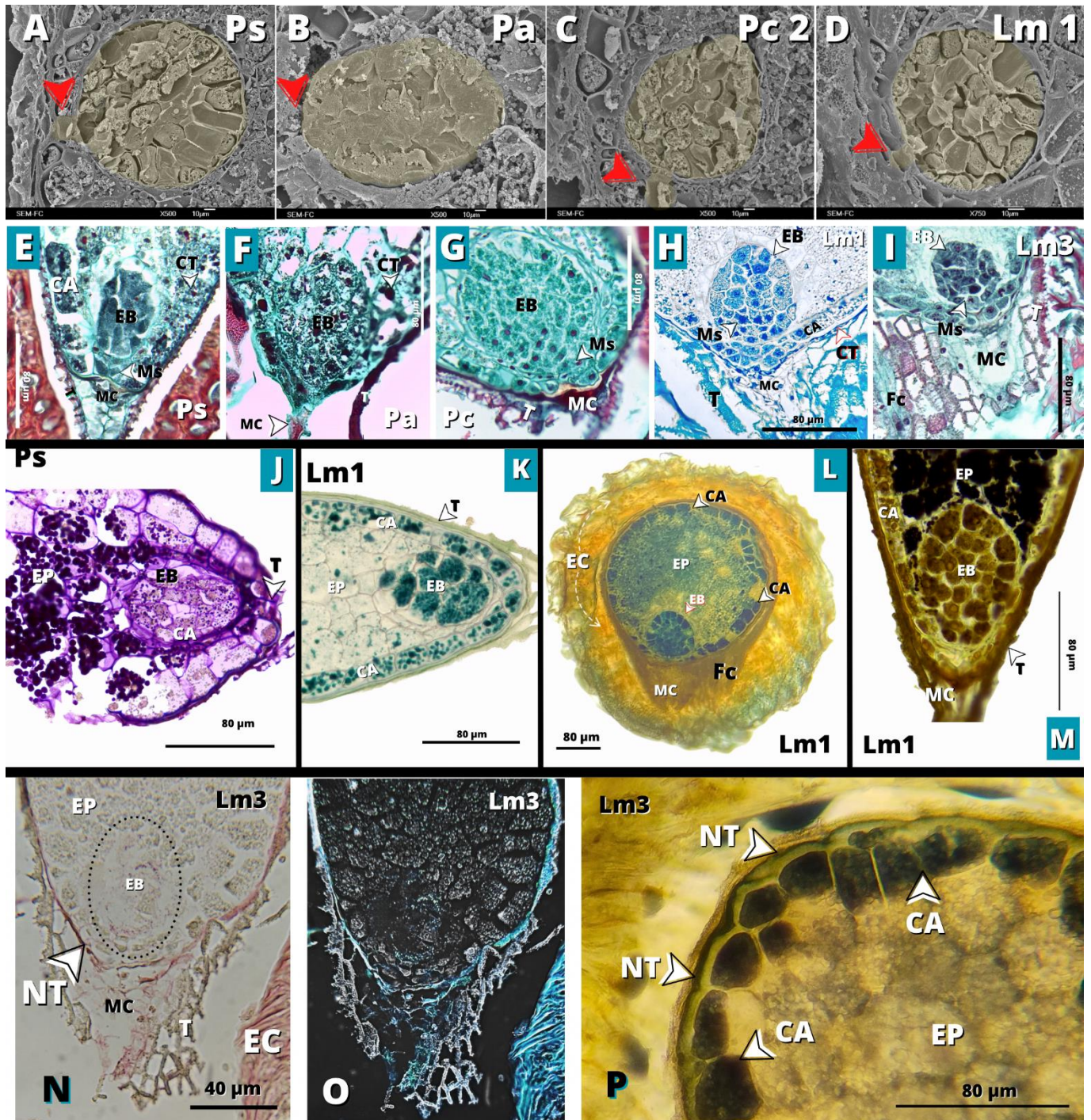
Los embriones lentiformes tienen células de tamaño ligeramente menor que las del endospermo (Figura 10A-I), con citoplasma denso y con una protodermis; en el polo micropilar una incipiente zona meristemática (sin llegar a ser evidente como meristemo radicular) en contacto con el endospermo celular que la rodea en la zona micropilar (Figura 10E-I). En la zona micropilar la exotesta y endotesta tiene varios estratos, la exotesta formada por células lignificadas que se prolongan hacia el funículo y las de la endotesta son parenquimáticas, esta zona micropilar proyectada es más evidente en *L. madreporoides* (Figura 10 H-I). El haz vascular que entra por el funículo posee xilema y floema (Figura 10I).

El endospermo está conformado por dos tipos celulares, un estrato periférico uniestratificado externo de células cúbicas o alargadas periclinalmente que corresponde a la capa de aleurona (Figuras 10E, H, K, L, P; 11A-G), el resto de las células al interior del endospermo, son numerosas, más redondeadas o isodiamétricas y corresponden al endospermo almidonoso (Figuras 10L;11H-N). Las células del estrato de aleurona dieron positivo a las pruebas histoquímicas de proteínas en mayor cantidad (Figura 10K), esta también se hizo evidente con Sudan negro O (Figura 10O), aunque no fueron evaluadas cualitativamente; las células del resto del endospermo dieron positivo para polisacáridos insolubles y almidón (Figura 10J, L, respectivamente). Las células del endospermo contienen núcleos heterocromáticos y condensados de polifenoles en todas las especies (en excepción de *P. culiacana* que no se

encontraron condensados) (Figuras 10E, F, H; 11A-B, E-G). La micromorfología de los gránulos de almidón en el endospermo es particular en cada ejemplar (Figura 11 A-N) y la diferencia entre ellos es más conspicua en las tres *Lennoa* (Figura 11 E-G, L-N).

El embrión dio positivo a polisacáridos insolubles, almidón en menor cantidad y tamaño con respecto a las células del endospermo (Figura 10J-M) y proteínas en mayor cantidad (Figura 10K-L). La capa de aleurona dio positivo a proteínas (Figura 10L) y lípidos (Figura 10P) La cubierta de la semilla dio positivo a polisacáridos insolubles (Figura 10J). La cutícula nucelar se hizo evidente con la prueba rojo O de aceite y de manera tenue la cutícula del embrión (Figura 10N-O); además, la cutícula nucelar se hizo evidente con Sudan negro B (Figura 10P), quedando sobre las células de aleurona cuando las células se degradan después de la fecundación.





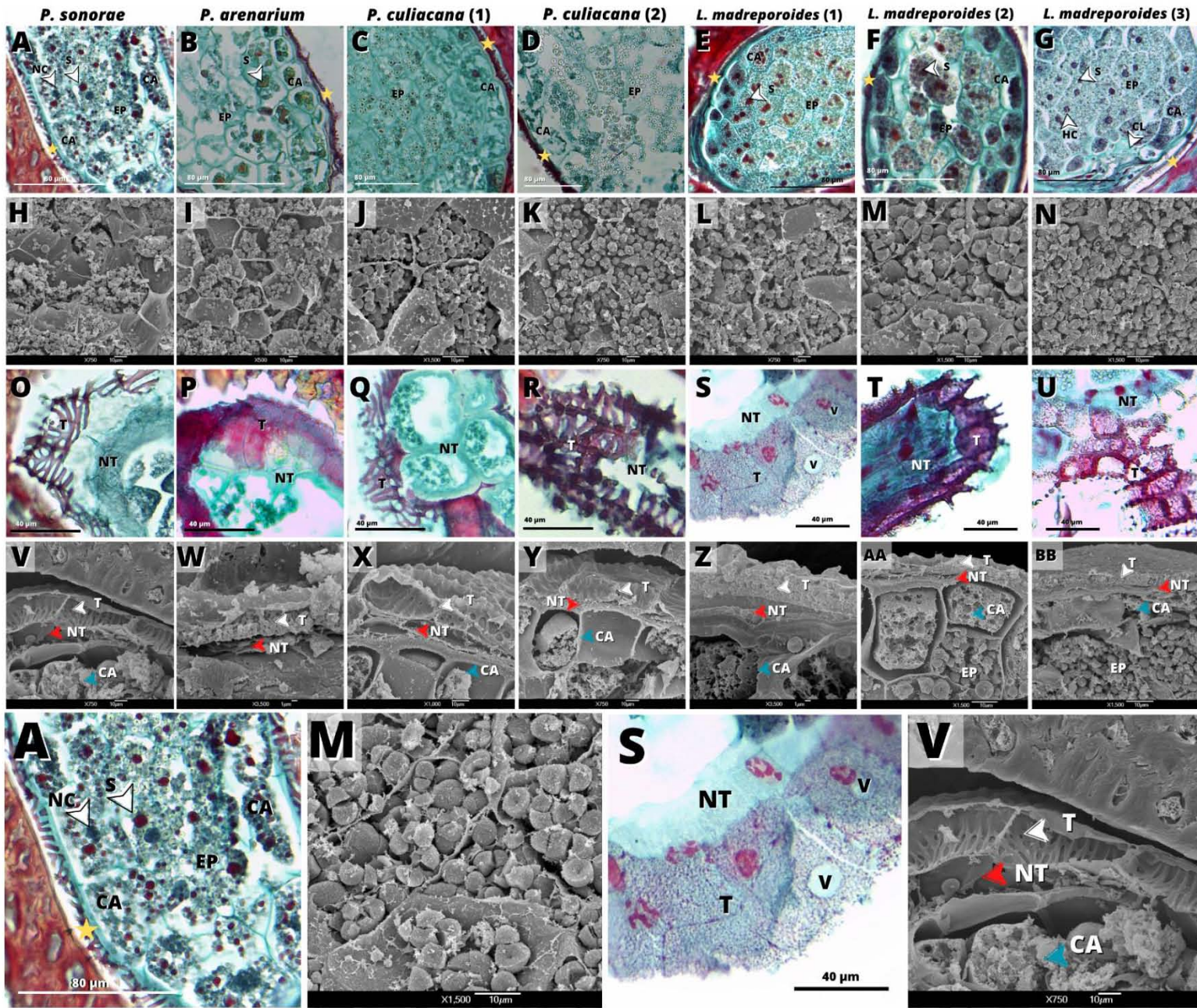
**Figura 10. Micromorfología, anatomía e histoquímica de semillas disectadas.** A-D. Embrión lenticular y endospermo circundante, embrión coloreado artificialmente en amarillo; la cabeza de flecha roja señala el mayor número de estratos de la capa de aleurona en la zona micropilar. E-F. Sección longitudinal de la semilla mostrando el embrión lentiforme. G-I. Sección longitudinal de semillas en la zona micropilar mostrando el embrión, cubierta seminal y endospermo. J-M. Pruebas histoquímicas de APS, azul negro de naftol y lugol para polisacáridos insolubles, proteínas y almidón respectivamente ubicados en embrión y/o endospermo. N-O. Prueba histoquímica de rojo O de aceite (en N el campo oscuro favorece lo observado en M) da positivo en la cutícula nucelar que al desaparecer recubre a las células de aleurona. P. Prueba histoquímica de Sudan negro B, da positivo en la cutícula nucelar que al desaparecer recubre a las células de aleurona. CA, capa de aleurona; CT, cristales; EC, Endocarpo; EP, endospermo; HC, núcleos heterocromáticos; MC, zona micopilar; Ms, meristemo del embrión; NT, cutícula nucelar; T, Exotesta con células de transferencia. La estrella amarilla alude a la exotesta con células de transferencia. Las especies se marcan como Ps= *Pholisma sonorae*; Pa= *Pholisma arenarium*; Pc= *Pholisma culiacana* y Lm= *Lennea madreporoides*.

## Células de transferencia en la testa de la semilla

La cubierta inicial de la semilla está conformada por una endotesta parenquimática en cercana unión con el endospermo y una exotesta con paredes celulares engrosadas y lignificadas (Figura 11 A-G, O-Z, AA-BB). Por lo tanto, la semilla de las especies de Lennoaceae son exotestales ya que la exotesta es el estrato engrosado (Figura 11O-U) formado de células esclerenquimáticas con engrosamientos irregulares, conocidas como células de transferencia (Figura 11V-Z, AA-BB). Las células de transferencia son de dos tipos. Un morfo se denomina como de tipo reborde, el cual presenta paredes periclinales externas hundidas, haciendo evidentes las paredes anticlinales elevadas, marcando el contorno celular; las paredes periclinales internas y externas presentan engrosamientos irregulares de manera que forma bordes en sus paredes y semejan las células conductoras del xilema; estas células forman punteaduras alargadas o redondeadas en la exotesta de *P. sonora* (Figura 11 O,V) y las dos variantes de *P. culiacana* (Figura 11Q-R, X-Y). El segundo morfotipo de células de transferencia se denomina tipo reticulado, presenta digitaciones de pared celular formadas por corpúsculos densos que surgen inicialmente de las paredes periclinales internas y se anastomosan en el interior de las células, se van depositando y anastomosado nuevos corpúsculos formando un retículo de engrosamientos de la pared celular, que tiene apariencia granulosa en el interior de las células; este tipo de células de transferencia lo comparten *P. arenarium* (Figura 11P,W) y las tres variantes de *L. madreporoides* (Figura 11 S-U, Z, AA-BB), de manera particular en *L. madreporoides* 3 se presentan vacuolas conspicuas por su tamaño y apariencia traslúcida (Figura 11S).

---

**Figura 11. Anatomía y estructura del endospermo y cubierta seminal formada por exotesta con células de transferencia y endotesta parenquimática.** A-G. Sección del endospermo con dos tipos celulares, las periféricas son de aleurona y por debajo de esta capa las células de reserva isodiamétricas, almidonosas y con taninos condensados. H-N. Endospermo parenquimático con gránulos de almidón y paredes celulares delgadas. O-U. Zona periférica de la semilla, mostrando exotesta formada por células de transferencia y la endotesta de células parenquimáticas. V-Z, AA-BB. Acercamiento a la exotesta y endotesta. A, H, O, V, *P. sonora*; B, I, P, W, *P. arenarium*; C, J, Q, X, *P. culiacana* (1); D, K, R, Y, *P. culiacana* (2); E, L, S, Z, *L. madreporoides* (1); F, M, T, AA, *L. madreporoides* (2); G, N, U, BB, *L. madreporoides* 3. L a fila inferior de la figura muestra imágenes aumentadas de A, M, S, V para mayor detalle de las estructuras. CA, capa de aleurona; CL, cálaza; EP, endospermo de reserva; HC, núcleos heterocromáticos; NT, Endotesta parenquimática; S, taninos condensados; T, exotesta con células de transferencia; V, vacuolas en las células de transferencia. La estrella amarilla alude a las células de transferencia de la testa, la estrella azul a la capa de aleurona.



## 7. Discusión

En el contexto de la morfología y los datos morfométricos obtenidos de los frutos, se observó que todas las especies analizadas presentan una característica morfológica común, manifestada en su forma discoide por ser aplanada y redondeada (gráfica 1 presentada en el anexo). Al comparar la morfología entre los géneros *Pholisma* y *Lennoa*, se resaltan diferencias significativas en la longitud del estilo persistente. *Pholisma* exhibe frutos con una mayor altura del estilo. Por contraste *Lennoa*, posee frutos con estilos más cortos.

También se observó una diferencia significativa en el diámetro del gineceo maduro en varios casos, sugiriendo variabilidad morfológica entre las especies y localidades de Lennoaceae. La altura del estilo-estigma persistente muestra diferencias significativas en todos los casos, indicando una variación notable en esta característica morfológica en la familia y dentro de la misma especie. La altura del gineceo maduro presenta diferencias significativas en varias comparaciones, lo que sugiere diversidad morfológica entre las especies y localidades. Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre *P. culiacana* (1) y *P. culiacana* (2) en algunas mediciones, lo cual no es raro, tratándose de ejemplares cercanos en localidad, abriendo paso a la posible variación que existe en las poblaciones. La gráfica 1 de dispersión sugiere que la altura del gineceo maduro siempre es menor que el diámetro, indicando la forma discoide aplanada.

La comparación morfométrica entre *Pholisma* y *Lennoa* revela diferencias distintivas en sus características reproductivas. Mientras *Pholisma* exhibe patrones de diámetro del gineceo maduro homogéneos, *Lennoa madreporoides* muestra variabilidad intraespecífica significativa. La altura del estilo-estigma persistente destaca en promedio, siendo menor que el diámetro en *P. sonorae* y *L. madreporoides*, pero mayor en *P. arenarium* y *P. culiacana* con relación a su diámetro, siendo el diámetro del fruto menor que la altura del estilo-estigma. La diversidad presente en *Lennoa*, específicamente entre las supuestas especies idénticas (*L. madreporoides* 1, 2 y 3), apunta hacia la imperativa necesidad de realizar una revisión taxonómica más exhaustiva y profundizar la comprensión de la complejidad morfológica

presente en estas entidades y, potencialmente, identificar nuevas especies. La obra pionera de Yatskievych y Mason en 1986, constituye una base sólida e importante para la familia Lennoaceae, pues es un punto de partida y un enfoque pertinente en el contexto de este estudio, no obstante, es crucial reconocer las limitaciones de la información en las ilustraciones, de la anatomía analizada y características proporcionadas, las cuales resultan poco esclarecedoras. El estudio reciente para *P. arenarium* de Jeiter et al. (2023), y los datos nuevos en este trabajo, revelan características adicionales que no fueron contempladas en investigaciones anteriores, lo que sugiere la necesidad de una revisión integral de esta familia.

Esta comparación resalta la riqueza morfológica dentro de la familia Lennoaceae y plantea interrogantes sobre la variabilidad adaptativa en respuesta a entornos específicos. Estas notables disparidades en la morfología de los frutos entre los géneros *Pholisma* y *Lennoa* conllevan potenciales implicaciones de relevancia biológica y ecológica, particularmente en lo que respecta a sus adaptaciones y exaptaciones de las estructuras asociadas al fruto, como la complejidad del endomericarpo y el estilo persistente, las estrategias de dispersión de semillas, así como su implicación en el ciclo de vida de estas plantas parásitas en sus diferentes ecosistemas. Por consiguiente, resulta imperativo considerar el posible impacto de estas variaciones morfológicas y morfométricas en las interacciones de estas plantas parásitas, con su entorno y los hospederos que las acogen, así como la pérdida e integración de genes y una perspectiva de su evolución (Cai et al., 2021; Cai, 2023).

El estilo persistente es poco focalizado en las descripciones de los frutos en las especies de Ehretiaceae (Boraginales), este estilo es conspicuo en *Bourreria*, así como las brácteas asociadas, evidenciados en fotos e ilustraciones de las descripciones, al mismo tiempo, no se menciona su papel o sus características propias ya sea en el fruto maduro (Campos-Ríos, 2005; Pío-León et al., 2021). En la más reciente publicación de Jeiter et al. (2023) relacionada con Lennoaceae, donde el estilo persistente de *Bourreria succulenta* Jacq. sí es mostrado y considerado para las comparaciones, para el caso de *Ehretia dicksonii* Hance, no es focalizado, sin embargo, no hay profundidad en el análisis porque pareciera no ser relevante para la especie estudiada, quedando fuera de sus objetivos, a comparación de *P. arenarium* con la que es comparada y se evidencia todas las características ya descritas en este trabajo.

Las familias del orden Boraginales, al cual pertenece Lennoaceae, presentan frutos de diversos tipos (Gottschling, 2003). Estudios anatómicos y morfológicos comparativos, tanto a nivel intrafamiliar como entre especies relacionadas, han demostrado ser herramientas efectivas en la resolución de relaciones de parentesco, la comprensión de formas, tamaños y aspectos evolutivos, así como la identificación de caracteres taxonómicos, como se ha evidenciado en investigaciones previas de Boraginales (Gottschling, 2004; Pätzold et al., 2023). La morfología, química, estructura interna, ontogenia y bioquímica de los frutos son aspectos que han sido utilizados de manera efectiva para la identificación y clasificación de las especies de algunas familias de angiospermas, y en el contexto de la familia Lennoaceae, este enfoque no es una excepción.

Con base en las características de flores y frutos se propuso la ubicación de Lennoaceae en el orden Boraginales (Hallier, 1923) y posteriormente esta ubicación se reforzó con caracteres moleculares generados por otros autores (Nazaire y Hufford, 2012; Weigand et al., 2014). En la actualidad la familia Ehretiaceae del orden Boraginales resulta monofilética cuando se incluyen las plantas parasíticas *Lennoa* y *Pholisma*, fortaleciendo la hipótesis del parentesco entre Lennoaceae y Ehretiaceae (Gottschling et al., 2014). Asimismo, Ehretiaceae se posiciona como grupo hermano de Cordiaceae, otra familia de Boraginales (Weigand et al., 2014; Jeiter et al., 2023). El parentesco evidenciado en las filogenias propuestas por Zhang et al. (2020) sitúa a Lennoaceae y Ehretiaceae como un grupo monofilético, específicamente *P. arenarium* se agrupa en uno de los dos subclados de Ehretiaceae, mientras que las otras familias de Boraginales como Cordiaceae, Coldeniaceae y Heliotropiaceae son el grupo hermano del clado Ehretiaceae-*P. arenarium*. Los autores mencionan que estos taxa comparten características plesiomórficas en lo que respecta a la estructura de la flor y el fruto, un ejemplo de esto es la presencia de un fruto tipo cápsula, un carácter plesiomórfico en las Asterides, un fruto que se supone evolucionó a partir de la drupa, y que se encuentra presente en diversas familias hermanas de Lennoaceae (como Ehretiaceae). Es importante destacar que en Lennoaceae, el fruto maduro se presenta como tipo “capsular” tipo esquizocárpico formado de varios endomericarpos uniseminados, ya que al final del desarrollo cada una de las semillas producida en cada carpelo se rodea de endocarpo lignificado. El endomericarpo lignificado y uniseminal que representa la unidad de dispersión de *Pholisma* y *Lennoa*. En la filogenia de Zhang et al. (2020) la información está respaldada con un soporte alto en la

cercana relación entre Ehretiaceae y *P. arenarium*, desde el punto de vista morfológico podrían involucrarse en el estudio otros taxa de Ehretiaceae, aunque hay que considerar que muchos de los caracteres morfológicos en Lennoaceae están asociados con su hábito parasítico.

Las Ehretiaceae tienen como características principales flores tetracíclicas, pentámeras con cinco estambres y un gineceo súpero, bicarpelar y con cuatro óvulos, sin embargo, la diferencia de esta familia con *Lennoa* y *Pholisma* es que tienen ovarios con 7-15 lóculos y dos óvulos por carpelo como lo mencionan Yatskievych y Mason (1986) y Jeiter et al. (2023).

Los caracteres que se han considerado para la identificación y clasificación del fruto incluyen la forma, la textura, el número de carpelos y la posición de los óvulos. La forma del fruto, por ejemplo, puede variar desde la esférica hasta la alargada, y puede ser útil para identificar diferentes géneros y especies. Según Pätzold et al. (2023), la taxonomía e interpretación evolutiva basada en la morfología y anatomía de los frutos ha sido útil en la identificación y clasificación de las especies del género *Cordia* (Boraginales), particularmente, la forma del fruto y la textura del exocarpo son características importantes. En la familia Lennoaceae la forma de cada fruto en localidades distintas es muy propia y constante, incluso en una misma especie, no solo la forma de estos cambia, también las características florales que ya se están investigando en nuestro grupo de trabajo.

El hallazgo de nectarostomas en la familia Lennoaceae es relevante en el estudio de Lennoaceae. La presencia de nectarostomas en esta familia la evidenciaron los estudios de Jeiter et al. (2023), quienes presentaron imágenes de estos órganos utilizando microscopía electrónica de barrido y tomografía de flores y frutos de *P. arenarium*. Sus imágenes abarcan desde las etapas iniciales del desarrollo del gineceo hasta la formación del fruto, confirmando sus observaciones, y también en toda la familia Lennoaceae.

En la presente tesis se confirma la presencia de nectarostomas con secreciones activas incluso en fruto maduro, antes de su fase de deshidratación en todas las especies de la familia Lennoaceae. Asimismo, se ubica el tejido secretor del nectario y también su conexión con el haz vascular, un componente indispensable para la conducción de los materiales necesarios para la síntesis de azúcares, enriqueciendo la comprensión de la anatomía del nectario.

Es relevante mencionar que el reporte de bacterias sobre estas estructuras es inédito, dejando más cuestionamientos al respecto, ya que según Álvarez-Pérez et al. (2012) y Fridman et al. (2012) es normal la presencia de bacterias en flores polinizadas por animales y que el recurso principal de estas bacterias es el néctar, pero no se sabe su papel, además de que la diversidad puede ser baja o alta en algunas plantas; en este caso, queda pendiente la interpretación como una posible asociación estrecha en *L. madreporoides* y las bacterias asociadas en las diferentes estructuras en las que se encontraron, requiriendo de un análisis con mayor profundidad en el tema para que sea conclusivo el análisis.

Respecto a la morfología y anatomía del fruto, nuestros hallazgos concuerdan en gran medida con los presentados por Jeiter et al. (2023), destacamos el estilo proyectado y hueco, la morfología del exocarpo y la desaparición gradual del mesocarpo, así como el engrosamiento gradual del endocarpo y la dehiscencia circuncísil como características de la madurez completa del fruto. Con respecto a las semillas en el presente trabajo se describen los cambios que ocurren en la cubierta de la semilla, formalmente constituida de exotesta y endotesta, se detallan especialmente las células de transferencia de la exotesta y los cambios en las células del funículo y protuberancia del micrópilo. Es importante destacar una diferencia fundamental, las tomografías proporcionadas por Jeiter et al. (2023) no ofrecen una representación detallada de las células y estratos de los endomericarpos, siendo una parte fundamental en los frutos y un buen punto de comparación. En contraste, los resultados obtenidos con las diferentes técnicas que utilizamos en el presente trabajo permitieron una visión de diferentes perspectivas para interpretar la morfología y anatomía pétreo del endomericarpo, cómo van disminuyendo los estratos del mesocarpo y cómo se rompe el exocarpo, lo que añade un nivel adicional de comprensión en el contexto no sólo de *P. arenarium*, si no de todas las especies de Lennoaceae, incluso sobre las particularidades encontradas en ejemplares de la misma especie en diferentes localidades, pudiendo tener una implicación evolutiva y reproductiva (Cai, 2023; Jeiter et al., 2023).

En el contexto de sus grupos hermanos, se ha descrito que el fruto en Ehretiaceae se asemeja en toda la familia, descrita como una drupa en especies como *Bourreria ritovegana* Pío-Léon, M.G. Chávez & L.O. Alvarado, que presenta endomericarpos de color café oscuro y cuatro pirenos por fruto (Pío-León et al., 2021), o bien, para varias especies de *Bourreria* los frutos



son referidos como drupas, cuyos carpelos están divididos en endomericarpo está dividido en endomericarpos que encierran cada uno a una semilla (Gottschling, 2004). Para *Ehretia longifolia* Miers, se describe la presencia de dos o cuatro mericarpos con un canal de apertura funicular y embrión recto (Gottschling y Hilger, 2004). Lennoaceae presenta este mismo canal de apertura funicular, aunque en este caso se resalta que las células del funículo sobresalen por sus engrosamientos irregulares en sus paredes celulares, carácter que también menciona Jeiter et al. (2023) para *P. arenarium*, pero no se menciona para *Ehretia*.

Esto plantea una cuestión importante también presente en Jeiter et al. (2023) proponen que sus resultados de anatomía y desarrollo dan evidencia de que a Lennoaceae no hay que considerarla como una familia por las adaptaciones aberrantes como plantas parásitas, sino como parte de Ehretiaceae, aunque me parece apresurado dar esa conclusión analizando solo a *P. arenarium* sin tener otro género de Lennoaceae como punto de comparación. En esta tesis, al evidenciar la identidad de los frutos y semillas de la familia Lennoaceae, son justo sus rasgos aberrantes (que más bien ventajosos y exitosos) los que hacen de estas especies de plantas parásitas un grupo distinto por su hábito parasítico y en estrecha relación con Ehretiaceae I. Hay que tomar en cuenta que Lennoaceae es una familia joven, con tan solo 88 m.a. (Nickrent, 2020) y que los argumentos aún son insuficientes para dar una conclusión, dejando la pregunta abierta y al mismo tiempo encaminada a esclarecer la situación de Lennoaceae como familia.

Comparando a las plantas de los géneros *Bourreria* y *Ehretia*, que son considerablemente más grandes en comparación estricta con Lennoaceae, se puede interpretar un cambio en la estrategia de vida impulsado por las presiones de selección natural, adoptando una estrategia tipo K, siendo las Ehretiaceae plantas más grandes, arbustivas o arbóreas, perennes, de crecimiento más lento y con un menor número de semillas por fruto (Gottschling y Hilger, 2004; Campos-Ríos, 2005).

Siguiendo el argumento de Jeiter et al. (2023), quienes interpretan como una fuerza evolutiva lo encontrado en *P. arenarium*, se puede retomar la idea de un cambio de estrategia de tipo r para Lennoaceae. Dado que es una planta holoparásita, presenta un ciclo de vida más corto, un cuerpo vegetativo reducido, un crecimiento rápido (directamente hacia la inflorescencia), una maduración temprana y una alta producción de semillas. Este panorama sugiere que la

estrategia tipo r ha sido responsable de la aparición de autapomorfías en cada género de la familia Lennoaceae, incluyendo la pérdida de caracteres que complican la interpretación de las relaciones morfológicas y filogenéticas.

En relación con el número de semillas formadas, es esencial destacar una característica distintiva de la familia Lennoaceae: los frutos pueden contener hasta una sola semilla fértil rodeada de su propio endocarpo y ser acompañada de endomericarpes que albergan semillas abortivas, colapsadas y secas, esto visto propiamente más común en *Pholisma* y muy poco en *Lennoa madreporoides*, pero no ausente. De acuerdo con nuestras observaciones, esta característica es evidente de manera particular en *P. arenarium*. Por el contrario, en el artículo de Jeiter et al. (2023) sobre *P. arenarium* de Estados Unidos de América, se describe un fruto que principalmente contiene semillas abortivas, como se evidencia por la estructura difusa con espacios negros en las tomografías, sin aportar evidencia de semillas con embriones desarrollados, esto confirma el desarrollo del endomericarpo aún sin el desarrollo de semilla fértil. Esto sugiere que su descripción se enfoca en la anatomía típica de un fruto abortivo en *P. arenarium*, con el desarrollo completo del pericarpo, pero sin un desarrollo óptimo de las semillas, característica particular en *P. arenarium*. Sin embargo, esto no quiere decir que la familia Lennoaceae posea frutos abortivos, sino que el desarrollo del fruto es independiente y por ello la presencia de endomericarpes que se liberan de manera independiente (esquizocarpo).

De la misma manera, Cothrun (1969), el pionero en estudiar la estructura y germinación de la semilla de *Ammobroma sonora* (*Pholisma sonora*) da información errónea de la estructura, ya que en las fotos de su tesis señala como cubierta seminal el endocarpo lignificado.

Con respecto a las células de transferencia, un estrato altamente especializado presente en la exotesta de las semillas de manera conspicua en Lennoaceae, puede desempeñar un papel fundamental tanto en la germinación como en la protección de las semillas contra condiciones ambientales adversas. Investigaciones previas, como la realizada por Talbot et al. (2002), han identificado múltiples funciones de la testa de células de transferencia en las semillas. Entre estas funciones se incluyen la regulación de la entrada de agua y nutrientes, la prevención de la entrada de patógenos y la promoción del crecimiento de la plántula. En el caso específico

de Lennoaceae, este estrato se origina a partir de células del tejido de la planta madre (el tegumento del óvulo) y se diferencia durante el desarrollo de la semilla.

Estas células presentan paredes celulares engrosadas que se invaginan junto con la membrana plasmática y el citoplasma de las células de la exotesta, aumentando el área de absorción, y dado que se encuentran en la parte más externa de la semilla, pueden actuar como una barrera efectiva contra la entrada de patógenos y como un filtro que regula la absorción de agua y nutrientes en la semilla, incluso, tener un papel importante en la recepción química de los compuestos liberados por la raíz del hospedero como se mencionan para otras angiospermas (Akiyama y Hayashi, 2006; Cardoso et al., 2011). Además, la exotesta con células de transferencia puede desempeñar un papel vital en la promoción del crecimiento de la plántula al liberar hormonas y nutrientes almacenados en las células del endospermo durante el proceso de germinación (Pate y Gunning, 1972). Estos hallazgos subrayan la relevancia crucial de las células de transferencia en Lennoaceae, tanto en su posible función para adherirse y parasitar a los hospederos como en la protección de las semillas antes de la parasitación.

La presencia de una exotesta de este tipo en semillas ya se había reportado en el estudio de Diane et al. (2002) para *P. arenarium* de Lennoaceae y varias especies de otras familias de Boraginales, sin embargo este es el primer trabajo donde se describen las células de transferencia de las cuatro especies de Lennoaceae, incluso de dos regiones para *P. culiacana* y tres para *L. madreporoides*, encontrando que las células de transferencia corresponden a dos tipos diferentes, uno de ellos el reticulado (en *P. arenarium* y las tres variantes de *Lennoa madreporoides*), mientras que para *P. sonora* y *P. culiacana* es de tipo rebordeado. La semejanza entre una especie de *Pholisma* y las *Lennoa* llama la atención por tratarse de géneros diferentes, sin embargo, para hacer inferencia falta tener una filogenia que incluya a todas las especies de *Pholisma* y *Lennoa*. En los trabajos referentes a las células de transferencia no se menciona que un género pueda tener especies con los dos tipos de células de transferencia (Gunning y Pate, 1969; Talbot et al., 2002; McCurdy et al., 2008).

Aunque la presencia de células de transferencia en semillas se relaciona con la capacidad de aumentar la superficie de contacto y facilitar el transporte de nutrientes vía apoplasto y simplasto, aún falta corroborar su papel en las especies de Lennoaceae. La meticulosa

observación de la anatomía y micromorfología en cada especie adquiere una relevancia al proporcionar una perspectiva detallada de las diferencias estructurales, no sólo arrojan luz sobre las particularidades intrínsecas de cada especie, también sugieren una adaptación específica a su entorno local. En el género *Pholisma*, se distinguen tres morfologías notables: *P. sonora* exhibe una singularidad morfológica con protrusiones escalariformes en su interior y células de aspecto hueco con un amplio volumen. Este patrón se repite en las dos especies de *P. culiacana*, aunque con células de menor volumen y una configuración más aplanada, además de presentar evidentes protrusiones en la parte superior de la testa. Por su parte, *P. arenarium* muestra una anatomía y micromorfología sorprendentemente similar a la observada en *Lennoa*, caracterizada por protrusiones papilosas en su interior, siendo la principal diferencia entre estos ejemplares el grosor de la testa. Las marcadas diferencias anatómicas y micromorfológicas entre las especies señalan la posibilidad de adaptaciones locales que otorgan ventajas en términos de supervivencia para cada población, reflejando la capacidad de las plantas para ajustarse a diversos entornos y condiciones. Todas las especies analizadas comparten la presencia de una endotesta conspicua unida a la cutícula de las células nucelares muertas, que permanece durante el desarrollo de la semilla; toda esta capa sugiere que cumple un papel esencial al resguardar la semilla de la deshidratación, daños mecánicos y la exposición a patógenos, por su naturaleza cerosa confiere impermeabilidad y posiblemente ayude en la regulación del proceso de germinación.

La capa de aleurona se ha estudiado con mayor frecuencia en semillas de importancia alimentaria como el maíz y el trigo, representa un componente crítico debido a su contenido diverso que engloba enzimas hidrolíticas, lípidos, vitaminas, micronutrientes y proteínas (Liu et al., 2022). Es la primera vez que se describe esta capa de aleurona para la familia Lennoaceae. Estos elementos son de vital importancia en el proceso de germinación de la semilla y en el desarrollo del embrión. El endospermo en sí es el tejido más abundante de las semillas de Lennoaceae, con contenido almidonoso y sólidos de taninos, estas células envuelven a un embrión, es importante destacar que no se logró identificar la identidad de los taninos que formaban estos depósitos en el endospermo, ya que eran evidentes al teñirse de rojo en las secciones histológicas de las semillas, se observaron diferentes formas y tamaños en todas las especies, excepto para *P. culiacana* en ambos casos, pero en las preparaciones del MEB parecían disolverse en el proceso y no fueron vistos de manera

conspicua con esa técnica, dando paso a una posible característica inédita en el endospermo de Lennoaceae. La presencia de taninos actúa como agentes defensivos contra patógenos y herbívoros al inhibir la actividad de enzimas digestivas, disuadiendo así el consumo por parte de animales (Barbehenn y Constabel, 2011) y también se visto un papel importante en la regulación del crecimiento y desarrollo de las semillas al interactuar con proteínas y otras moléculas, influyendo en la germinación y en la formación de estructuras protectoras (Tuladhar et al., 2021).

Con respecto a los embriones reducidos a etapa globular son frecuentes en algunos grupos de angiospermas (Espinosa-Matías et al., 2019; Baskin y Baskin, 2023). En Lennoaceae las diferencias morfológicas entre los embriones de diferentes especies es evidente, por lo menos en *Lennoa* pueden servir como características distintivas para la taxonomía y, al mismo tiempo, ofrecen una visión inicial sobre la germinación y el desarrollo de estas plantas parásitas, abriendo el camino a futuras investigaciones en este campo, sobre todo saber si completan su desarrollo al germinar o tienen modificaciones especiales en los procesos de desarrollo y formación de las plántulas durante la infestación al hospedero.

En resumen, los frutos no solo son estructuras reproductivas vitales en las angiospermas, sino que su morfología, composición química y estructura interna también representan un valioso recurso taxonómico. La morfología de los frutos ha sido históricamente una herramienta confiable en la identificación y clasificación de las angiospermas (Yu, 2023; Ngerensaengsaruy et al., 2023; Ibrahim et al., 2023) y sigue siendo relevante en la investigación botánica contemporánea, como lo demuestra este estudio, dando camino al conocimiento de Lennoaceae y a la precisión de los tejidos que forman parte del fruto y de las semillas como unidades de dispersión.

La trascendencia de este estudio radica en la importancia de los frutos y las semillas como características fundamentales para una mejor descripción de los taxones y su aportación en la clasificación de las angiospermas. En el caso particular de la familia Lennoaceae, gran parte de los resultados relativos a frutos y semillas son escasos y no incluyen las cuatro especies de esta familia. El análisis morfoanatómico de estas estructuras proporciona una comprensión detallada de las sutilezas que los configuran, y cómo estas características se

presentan de manera diferencial entre las distintas especies estudiadas y que involucran a todas las reportadas para Lennoaceae.

## 8. Conclusiones

La morfometría de los frutos en la familia Lennoaceae es variable, evidenciada por las diferencias significativas en el diámetro del gineceo maduro, altura del estilo-estigma persistente y altura del gineceo maduro. El estilo persistente en Lennoaceae es una característica distintiva, variable en cada una de las localidades y especies.

La especie *Lennoa madreporoides* presenta diferencias significativas entre las diferentes localidades, sugiriendo una diversidad morfológica y anatómica, pero falta analizar lo que esto significa.

La familia Lennoaceae, con sus frutos clasificados como simples debido a sus ovarios súperos, revela una compleja morfología en su estado maduro, ya que incluso el estilo-estigma y varios de los verticilos florales prevalecen. La dehiscencia irregular de tipo circuncísil, en la porción más ancha del fruto, permite la liberación de endomericarpos. De esta forma, el fruto se define como un esquizocarpo con endomericarpos uniseminados, un distintivo que diferencia de manera conspicua a los géneros *Pholisma* y *Lennoa* por las dimensiones de sus frutos.

El minucioso análisis anatómico y micromorfológico de los mericarpos destaca diferencias notables entre ejemplares de distintas localidades. La exotesta de las semillas presenta dos morfologías distintas, con protrusiones celulares escalonadas y rebordeadas en algunas especies, mientras que en otras se observan como papilosas. Este detalle, junto con la presencia de una capa de aleurona rica en lípidos y proteínas, añade capas de complejidad a la estructura de las semillas.

La persistencia de la corola en los frutos de Lennoaceae emerge como un rasgo distintivo que probablemente desempeña un papel crucial en la protección de las semillas y en el proceso de dehiscencia, facilitando su dispersión a través de mecanismos bióticos.

El endomericarpo es la unidad de dispersión, también una característica taxonómica por su identidad anatómica, y se requiere de investigaciones adicionales para desentrañar las complejidades taxonómicas y ecológicas de las especies de Lennoaceae.

La información proporcionada en esta tesis sobre la familia Lennoaceae permite abordar las preguntas de investigación planteadas. La variabilidad morfológica y anatómica de los frutos y semillas en las diferentes especies de Lennoaceae (*Pholisma arenarium*, *Pholisma sonora*, *Pholisma culiacana* y *Lennoa madreporoides*) se ha detallado exhaustivamente. Se ha observado que la familia presenta una serie de características distintivas, como la dehiscencia irregular de tipo circuncísil en el fruto, la persistencia de la corola y las diferencias microanatómicas en los endomericarpos.

En cuanto a la comparación con otras familias de Boraginales, se han identificado rasgos específicos que distinguen a Lennoaceae. La clasificación de los frutos como una variante de tipo capsular, esquizocarpo con endomericarpos uniseminados, la presencia de dos morfologías en la exotesta de las semillas funiculadas, endospermo diferenciado en la capa de aleurona y células de almacenamiento, así como la forma particular del embrión son características únicas de Lennoaceae.

En consecuencia, se puede afirmar que el presente estudio proporciona respuestas a las preguntas planteadas. La investigación ha logrado identificar las diferencias significativas en su morfometría de los frutos y las características específicas que distinguen a cada especie de Lennoaceae, y a futuro a Lennoaceae en sí de otras familias del orden Boraginales. Las conclusiones derivadas del análisis morfológico y anatómico de frutos y semillas ofrecen una base sólida para comprender la diversidad dentro de Lennoaceae y su posición taxonómica en el contexto más amplio de Boraginales.

En conclusión, este estudio no sólo aporta información a la caracterización de las especies en Lennoaceae, sino que también ilumina la sorprendente adaptación y especialización de estas plantas a diversos entornos. La persistencia de características distintivas, la variabilidad intrapoblacional y la presencia de elementos novedosos, establecen un punto de partida para futuras investigaciones sobre la evolución y la diversidad de esta fascinante familia botánica. La botánica se beneficia, una vez más, de la observación de detalles morfológicos y anatómicos, revelando el intrincado mundo de Lennoaceae.

## 9. Perspectivas

Los descubrimientos en este estudio proporcionan una base para la caracterización e identificación de especies dentro de la familia Lennoaceae, destacando que estas plantas muestran variabilidad morfológica a niveles micro y macroscópicos en diversos entornos. La variabilidad morfológica a niveles micro y macroscópico, abriendo la puerta a futuras investigaciones sobre la evolución y diversidad de Lennoaceae en una amplia gama de hábitats.

El estudio de los datos morfométricos en Lennoaceae sugiere más análisis en diferentes poblaciones donde se reporta su presencia, pero no fueron analizadas, como aquellas de las regiones del centro y sur del país para futuros trabajos.

La persistencia de varias estructuras florales en la etapa del fruto podría ser analizada en detalle para determinar si pueden desempeñar un papel relevante en la protección de las semillas y en el proceso de dehiscencia y dispersión a través de mecanismos bióticos o abióticos.

La presencia de la capa de aleurona y la exotesta de células de transferencia en las semillas plantea preguntas relevantes por responder sobre su ultraestructura, composición y función específica en Lennoaceae, particularmente en la relación a su germinación y adherencia a diversos hospederos.

El embrión lentiforme a periforme variable en cada ejemplar analizado abre la posibilidad de un estudio enfocado en el embrión desde su desarrollo, la etapa de maduración, al momento de dispersarse o de la germinación.

La identificación de diferencias anatómicas y morfológicas entre poblaciones de una misma especie destaca la importancia de considerar la variabilidad intrapoblacional en futuros estudios taxonómicos y ecológicos de Lennoaceae. Este aspecto sugiere adaptaciones locales y cambios genéticos y fenotípicos posiblemente relacionados con factores como la deriva génica y la selección natural, contribuyendo así a una comprensión más completa de la



dinámica evolutiva dentro de la familia. Aunado a ello, las significativas diferencias morfométricas entre los ejemplares de *Lennoa*, especialmente en el diámetro del gineceo maduro y la altura del estilo-estigma persistente, sugieren variabilidad intraespecífica marcada. Estas disparidades podrían respaldar la consideración de nuevas especies dentro de *Lennoa*, destacando la importancia de un análisis taxonómico más detenido para evaluar la validez de estas potenciales nuevas entidades.

En perspectiva, este estudio integral no solo contribuye al entendimiento de la morfología y anatomía de Lennoaceae, abre más cuestionamientos y también da una perspectiva a la taxonomía y ecología, estableciendo una base para investigaciones futuras sobre la biología de estas especies en sus diversos hábitats. Subraya la importancia de la observación detallada de las características morfológicas y anatómicas en la botánica, así como las futuras direcciones de investigación sobre este tema.

## 10. Literatura consultada

- Akiyama, K., y Hayashi, H. (2006). Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Annals of Botany*, 97(6):925-931.
- Alvarado-Cárdenas, L. (2007). Lennoaceae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 50. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Álvarez-Pérez, S., Herrera, C. M. y de Vega, C. (2012). Zooming-in on floral nectar: a first exploration of nectar-associated bacteria in wild plant communities. *FEMS Microbiology Ecology* 80(3): 591-602.
- Barbehenn, R. V., y Constabel, C. P. (2011). Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13): 1551-1565.
- Baskin, C.C. y Baskin, J.M. (2023). The rudimentary embryo: an early angiosperm invention that contributed to their dominance over gymnosperms. *Seed Science Research* 33(2): 63-74.
- Bell, T.L. y Adams, M.A. (2011). Attack on all fronts: functional relationships between aerial and root parasitic plants and their woody hosts and consequences for ecosystems. *Tree Physiology* 31: 3-15.
- Bittrich, V. (2016). Lennoaceae: Lennoaceae Solms, Abh. Naturf. Ges. Halle 11: 174 (1870), nom. cons. *Flowering Plants. Eudicots: Aquifoliales, Boraginales, Bruniales, Dipsacales, Escalloniales, Garryales, Paracryphiales, Solanales (except Convolvulaceae), Icacinaceae, Metteniusaceae, Vahliaceae* :257-261.

- Bobrov, A.V.F. Ch. y Romanov M.R. (2019). Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Botany Letters* 166(3): 366-399.
- Bonzani, N.E., Bravi, V.S. y Barboza, G.E. (2011). Estudios morfo-anatómicos de gineceo y fruto en especies de *Mentha* (Lamiaceae) de Argentina. *Caldasia* 33(2): 349-366.
- Cai, L. (2023). Rethinking convergence in plant parasitism through the lens of molecular and population genetic processes. *American Journal of Botany*, e16174.
- Cai, L., Arnold, B. J., Xi, Z., Khost, D. E., Patel, N., Hartmann, C. B., ... y Davis, C. C. (2021). Deeply altered genome architecture in the endoparasitic flowering plant *Sapria himalayana* Griff. (Rafflesiaceae). *Current Biology*, 31(5): 1002-1011.
- Campos-Ríos, M. G. (2005). Revisión del género *Bouyeria* P. Browne (Boraginaceae) en México. *Polibotánica*, (19): 39-103.
- Cardoso, C., Ruyter-Spira, C. y Bouwmeester, H. J. (2011). Strigolactones and root infestation by plant-parasitic *Striga*, *Orobanche* and *Phelipanche* spp. *Plant Science*, 180(3): 414-420.
- Clarke, C.R., Park, S. Y., Tuosto, R., Jia, X., Yoder, A., Van Mullekom, J., y Westwood, J. (2020). Multiple immunity-related genes control susceptibility of *Arabidopsis thaliana* to the parasitic weed *Phelipanche aegyptiaca*. *PeerJ* 8: e9268.
- Cothrun, J.D. (1969). Some aspects of the germination and attachment of *Ammobroma sonora*, a root parasite of desert shrubs. Tesis de Doctorado. Oklahoma State University, EUA. 7021364.
- Diane, N., Hilger, H.H. y Gottschling, M. (2002). Transfer cells in the seeds of Boraginales. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140(2): 155-164.
- Dickison, W. C. (1975). The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63(3): 590-620.
- Doyle, J.A. (2013). Phylogenetic analyses and morphological innovations in land plants. *Annual Plant Reviews* 45: 1–50. En: Barbara A. Ambrose B.A y Purugganan, M. *The Evolution of Plant Form*. Blackwell Publishing Ltd.
- Espinosa-Matías, S., Vázquez-Santana, S. y Castro-Cárdenas, N. (2019). Anatomía y morfología de las semillas de angiospermas. pp 57-89. En: Guevara-Fefer, P. (Ed.). *Un viaje alrededor de la semilla*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 224 páginas.
- Fridman, S., Izhaki, I., Gerchman, Y., y Halpern, M. (2012). Bacterial communities in floral nectar. *Environmental Microbiology Reports* 4(1): 97-104.
- Galván-González, L. G., Cerros-Tlatilpa, R., Flores-Morales, A., Caspeta-Mandujano, J. M., y Flores-Castorena, Á. (2022). Diversidad y riqueza de plantas parásitas del estado de Morelos, México. *Botanical Sciences* 100(3): 729-747.

- Gottschling, M. (2003). Phylogenetic Analysis of Selected Boraginales. Freie Universität Berlin (PhD thesis), Berlin. Se revisó el resumen y las figuras.
- Gottschling, M. (2004). Floral ontogeny in *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 199(5): 409-423.
- Gottschling, M. y Hilger, H. H. (2004). Characterisation of a novel fruit type found in *Ehretia* (Ehretiaceae, Boraginales). *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants* 49(1): 145-153.
- Gottschling, M., Luebert, F., Hartmut H., Hilger, H.H. y Miller, J.S. (2014). Molecular delimitations in the Ehretiaceae (Boraginales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 72:1-6.
- Gunning, B.E.S. y Pate, J.S. (1969). "Transfer cells" plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes their occurrence, structure, and development. *Protoplasma* 68: 107-133.
- Hallier, H.G. (1923) Beiträge zur Kenntnis der Linaceae. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* 39: 1–178.
- Heide-Jørgensen, H. (2008). Parasitic flowering plants. *In Parasitic flowering plants*. Brill.
- Ibrahim, N.M., Gabr, D. G., Rahman, A., Musleh, D., AlKhulaifi, D., y AlKharraa, M. (2023). Transfer Learning Approach to Seed Taxonomy: A Wild Plant Case Study. *Big Data and Cognitive Computing* 7(3): 128.
- Jeiter, J., Vasile, M. A., Lewin, E. M. y Weigend, M. (2023). The odd one out: A comparison of flower and fruit development in holoparasitic *Pholisma arenarium* (Lennoaceae, Boraginales) to that in closely related Ehretiaceae. *International Journal of Plant Sciences* 184(1): 1-18.
- Jiménez-Ramírez J. y Vázquez-Santana, S. (2013). Fruto. Pp 124-136. En: Márquez Guzmán, J. Collazo-Ortega M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Santana, S. (Eds.). *Biología de Angiospermas*. Prensas de la Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Krasylenko, Y., Těšitel, J., Ceccantini, G., Oliveira-da- Silva, M., Dvořák, V., Steele, D., Sosnovsky, Y., Piwowarczyk, R., David M. Watson, D.M. y Teixeira-Costa, L. (2021). Parasites on parasites: hyper-, epi-, and autoparasitism among flowering plants. *American Journal of Botany* 108(1): 1–14.
- Kuijt, J. (1969). The biology of parasitic flowering plants. Published by University of California press., Berkeley.
- Leins, P. y Erbar, C. (2010). Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny. *Function and Ecology* pp. 320-328.
- Luebert, F., Cecchi, L., Frohlich, M. W., Gottschling, M., Guilliams, C. M., Hasenstab-Lehman, K. E. y Weigend, M. (2016). Familial classification of the Boraginales. *Taxon* 65(3): 502-522.

- Márquez G. J., Wong, R., Pérez, M., López, L., y Murguía, G. (2016). Técnicas de laboratorio para el estudio del desarrollo en angiospermas. *Las prensas de Ciencias*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, CDMX. p: 247.
- McCurdy, D. W., Patrick, J. W., y Offler, C. E. (2008). Wall ingrowth formation in transfer cells: novel examples of localized wall deposition in plant cells. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(6): 653-661.
- Musselman, L. J., Press, M. C., Press, M. C., y Graves, J. D. (1995). *Parasitic plants*. Parasitic plants, 1.
- Nazaire, M., y Hufford, L. (2012). A broad phylogenetic analysis of Boraginaceae: implications for the relationships of Mertensia. *Systematic Botany*, 37(3): 758-783.
- Ngernsaengsaruy, C., Leksungnoen, N., Chanton, P., Andriyas, T., Thaweekun, P., Rueansri, S. y Hauyluek, W. (2023). Morphology, taxonomy, anatomy, and palynology of the opium poppy (*Papaver somniferum* L.) Cultivation in Northern Thailand. *Plants* 12(11): 2105.
- Nickrent, D.L. (2020). Parasitic angiosperms: How often and how many? *Taxon* 69: 5-27
- Pate, J. S. y Gunning, B. E. S. (1972). Transfer cells. *Annual Review of Plant Physiology*, 23(1):173-196.
- Pätzold, J., Feyrer, B., Saumweber, J., Hilger, H. H. y Gottschling, M. (2023). Observations on flower and fruit anatomy in dioecious species of *Cordia* (Cordiaceae, Boraginales) with evolutionary interpretations. *Organisms Diversity and Evolution* 23(1): 77-90.
- Pío-León, J. F., Chávez-Hernández, M. G. y Alvarado-Cárdenas, L. O. (2021). *Bourreria ritovegana* (Ehretiaceae, Boraginales), una especie nueva de Sinaloa, México. *Polibotánica*, (52): 1-9.
- Press, M.C. y Phoenix, G.K. (2005). Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166(3): 737-751
- Roth, I. (1977). Fruits of angiosperms. En: Encyclopedia of Plant Anatomy. Linsbauer, K. (ed.). Berlin, *Gebrüder Borntraeger* vol. X, p. 1-675.
- Steyermark, J. A. (1968). El género *Lennoa*. *Acta Botánica Venezolánica* 3(1/4): 213-237.
- Talbot, M.J., Offler, C.E. y McCurdy, D.W. (2002). Transfer cell wall architecture: a contribution towards understanding localized wall deposition. *Protoplasma* 219: 197-209.
- Teixeira-Costa, L. (2021). A living bridge between two enemies: haustorium structure and evolution across parasitic flowering plants. *Brazilian Journal of Botany* 44: 165-178.
- Teixeira-Costa, L. y Davis, C.C. (2021). Life history, diversity, and distribution in parasitic flowering plants. *Plant Physiology* 187 (1): 32-51.

- Těšitel, J. (2016). Functional biology of parasitic plants: a review. *Plant Ecology and Evolution*, 149(1): 5-20.
- Tuladhar, P., Sasidharan, S., y Saudagar, P. (2021). Role of phenols and polyphenols in plant defense response to biotic and abiotic stresses. *Biocontrol agents and secondary metabolites*: 419-441.
- Villaseñor JL. 2016. Checklist of the native vascular plants of México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.
- Weckerle, C. S. y Rutishauser, R. (2005). Gynoecium, fruit and seed structure of *Paullinieae* (Sapindaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 147(2): 159-189.
- Weigand, W., Luebert, F., Gottschling, M., Couveur, T. L. P., Hilger, H. H. y Miller, J. S. (2014). From capsules to nutlets—Phylogenetic relationships in the Boraginales. *Cladistics* 30: 508-518.
- Yang, Z., Wafula, E. K., Kim, G., Shahid, S., McNeal, J. R., Ralph, P. E. y dePamphilis, C. W. (2019). Convergent horizontal gene transfer and cross-talk of mobile nucleic acids in parasitic plants. *Nature Plants* 5(9): 991-1001.
- Yatskievych, G. y Mason Jr, C.T. (1986). A revision of the Lennoaceae. *Systematic Botany* 11: 531-548.
- Yu, Y. E. (2023). Taxonomic significance of fruit and seed structure in the subfamily Cassinoideae (Celastraceae). *Turczaninowia* 26(1): 26-42.
- Zhang C., Zhang, T., Luebert, F., Xiang, Y., Huang, C-H., Hu, Y., Rees, M., et al. (2020) Asterid phylogenomics/phylotranscriptomics uncover morphological evolutionary histories and support phylogenetic placement for numerous whole-genome duplications. *Molecular Biology and Evolution* 37: 3188–3210.

## 11. Anexos

### Datos morfométricos

**Tabla 1.** Estadística descriptiva para los frutos de Lennoaceae, los datos en milímetros, los números corresponden a los ejemplares analizados: **1.** *P. sonora*; **2.** *P. arenarium*; **3.** *P. culiacana* (1); **4.** *P. culiacana* (2); **5.** *L. madreporoides* (1); **6.** *L. madreporoides* (2) y **7.** *L. madreporoides* (3).

		Descriptivos							
		N	Media	Desv. estándar	Error estándar	95% de intervalo de confianza para la media		Mínimo	Máximo
						Límite inferior	Límite superior		
Diámetro del gineceo maduro	1	30	3.8130	.29724	.05427	3.7020	3.9240	3.02	4.42
	2	30	2.9777	.39341	.07183	2.8308	3.1246	2.05	3.68
	3	30	2.7490	.28321	.05171	2.6432	2.8548	2.01	3.14
	4	30	3.4167	.50099	.09147	3.2296	3.6037	2.64	4.28
	5	30	3.3220	.19718	.03600	3.2484	3.3956	2.91	3.70
	6	30	3.6597	.36408	.06647	3.5237	3.7956	3.02	4.59
	7	30	3.1783	.22853	.04172	3.0930	3.2637	2.27	3.53
	Total	210	3.3023	.47927	.03307	3.2371	3.3675	2.01	4.59
Altura del estilo-estigma persistente	1	30	3.4177	.14883	.02717	3.3621	3.4732	3.11	3.72
	2	30	6.1157	.41122	.07508	5.9621	6.2692	5.50	7.36
	3	30	3.8187	.19632	.03584	3.7454	3.8920	3.31	4.21
	4	30	3.7987	.22067	.04029	3.7163	3.8811	3.39	4.20
	5	30	1.5777	.19102	.03487	1.5063	1.6490	1.03	1.83
	6	30	1.4943	.20101	.03670	1.4193	1.5694	1.04	1.84
	7	30	1.0203	.11996	.02190	.9755	1.0651	.78	1.34
	Total	210	3.0347	1.68364	.11618	2.8057	3.2638	.78	7.36
Altura del gineceo maduro	1	30	1.8240	.16183	.02955	1.7636	1.8844	1.44	2.08
	2	30	1.7777	.24759	.04520	1.6852	1.8701	1.22	2.31
	3	30	1.6167	.23778	.04341	1.5279	1.7055	1.05	2.01
	4	30	1.7170	.39696	.07247	1.5688	1.8652	1.23	2.56
	5	30	1.2587	.11884	.02170	1.2143	1.3030	1.06	1.70
	6	30	1.5387	.14607	.02667	1.4841	1.5932	1.14	1.83
	7	30	.8693	.07896	.01442	.8399	.8988	.70	1.00
	Total	210	1.5146	.38462	.02654	1.4622	1.5669	.70	2.56

**Tabla 2.** Pruebas de homogeneidad de varianzas de los frutos de Lennoaceae.

**Pruebas de homogeneidad de varianzas**

		Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
Diámetro del gineceo maduro	Se basa en la media	8.809	6	203	<.001
	Se basa en la mediana	7.762	6	203	<.001
	Se basa en la mediana y con gl ajustado	7.762	6	176.668	<.001
	Se basa en la media recortada	8.812	6	203	<.001
Altura del estilo persistente	Se basa en la media	5.168	6	203	<.001
	Se basa en la mediana	4.818	6	203	<.001
	Se basa en la mediana y con gl ajustado	4.818	6	95.198	<.001
	Se basa en la media recortada	5.177	6	203	<.001
Altura del gineceo maduro	Se basa en la media	11.714	6	203	<.001
	Se basa en la mediana	10.673	6	203	<.001
	Se basa en la mediana y con gl ajustado	10.673	6	106.875	<.001
	Se basa en la media recortada	11.184	6	203	<.001

**Tabla 3.** Análisis de varianza de los frutos de Lennoaceae, los datos reportados son en milímetros, los grupos corresponden a las 7 localidades estudiadas: **1.** *P. sonora*; **2.** *P. arenarium*; **3.** *P. culiacana* (1); **4.** *P. culiacana* (2); **5.** *L. madreporoides* (1); **6.** *L. madreporoides* (2) y **7.** *L. madreporoides* (3).

		<b>ANOVA</b>				
		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Diámetro del gineceo maduro	Entre grupos	24.867	6	4.144	36.356	<.001
	Dentro de grupos	23.141	203	.114		
	Total	48.008	209			
Altura del estilo-estigma persistente	Entre grupos	581.718	6	96.953	1835.387	<.001
	Dentro de grupos	10.723	203	.053		
	Total	592.442	209			
Altura del gineceo maduro	Entre grupos	20.963	6	3.494	71.241	<.001
	Dentro de grupos	9.956	203	.049		
	Total	30.919	209			



**Tabla 4.** Prueba Post Hoc para los frutos de Lennoaceae, los datos en milímetros, los números corresponden a los ejemplares analizados: **1.** *P. sonorae*; **2.** *P. arenarium*; **3.** *P. culiacana* (1); **4.** *P. culiacana* (2); **5.** *L. madreporoides* (1); **6.** *L. madreporoides* (2) y **7.** *L. madreporoides* (3).

Comparaciones múltiples								
Tamhane	(I) Identificador de la especie	(J) Identificador de la especie	Diferencia de medias (I-J)	Error estándar	Sig.	Intervalo de confianza al 95%		
Variable dependiente						Límite inferior	Límite superior	
Diametro del gineceo maduro	1	2	.83533*	.09002	<.001	.5490	1.1216	
		3	1.06400*	.07496	<.001	.8264	1.3016	
		4	.39633*	.10635	.011	.0557	.7370	
		5	.49100*	.06512	<.001	.2832	.6988	
		6	.15333	.08581	.824	-.1191	.4258	
		7	.63467*	.06845	<.001	.4171	.8523	
		2	1	-.83533*	.09002	<.001	-1.1216	-.5490
		3	-.22867	.08850	.234	-.0531	.5105	
		4	-.43900*	.11630	.008	-.8085	-.0695	
		5	-.34433*	.08034	.002	-.6032	-.0855	
		6	-.68200*	.09786	<.001	-.9923	-.3717	
		7	-.20067	.08307	.341	-.4669	.0656	
		3	1	-1.06400*	.07496	<.001	-1.3016	-.8264
			2	-.22867	.08850	.234	-.5105	.0531
			4	-.66767*	.10507	<.001	-1.0047	-.3306
			5	-.57300*	.06300	<.001	-.7738	-.3722
			6	-.91067*	.08421	<.001	-1.1783	-.6430
			7	-.42933*	.06644	<.001	-.6403	-.2183
		4	1	-.39633*	.10635	.011	-.7370	-.0557
			2	.43900*	.11630	.008	.0695	.8085
			3	.66767*	.10507	<.001	.3306	1.0047
			5	.09467	.09830	1.000	-.2246	.4140
			6	-.24300	.11307	.539	-.6029	.1169
			7	.23833	.10053	.381	-.0866	.5633
		5	1	-.49100*	.06512	<.001	-.6988	-.2832
			2	.34433*	.08034	.002	.0855	.6032
			3	.57300*	.06300	<.001	.3722	.7738
			4	-.09467	.09830	1.000	-.4140	.2246
			6	-.33767*	.07559	.001	-.5805	-.0948
			7	.14367	.05511	.218	-.0312	.3185
		6	1	-.15333	.08581	.824	-.4258	.1191
			2	.68200*	.09786	<.001	.3717	.9923
			3	.91067*	.08421	<.001	.6430	1.1783
			4	.24300	.11307	.539	-.1169	.6029
			5	.33767*	.07559	.001	.0948	.5805
			7	.48133*	.07848	<.001	.2304	.7322
		7	1	-.63467*	.06845	<.001	-.8523	-.4171
			2	.20067	.08307	.341	-.0656	.4669
			3	.42933*	.06644	<.001	.2183	.6403
			4	-.23833	.10053	.381	-.5633	.0866
			5	-.14367	.05511	.218	-.3185	.0312
			6	-.48133*	.07848	<.001	-.7322	-.2304



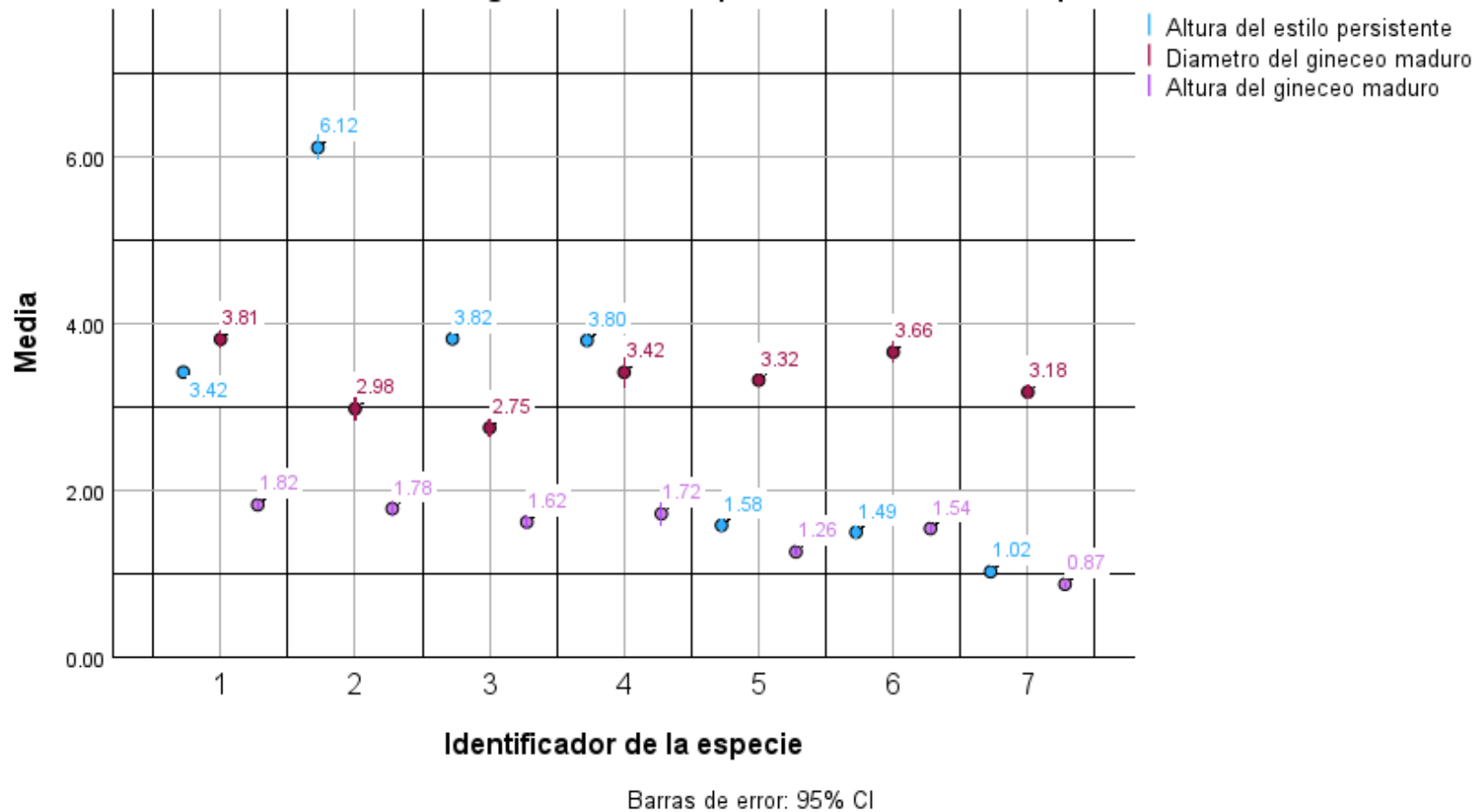
Altura del estilo-estigma persistente						
2	-2.6880	.07984	<.001	-2.9580	-2.4380	
3	-4.0100	.04498	<.001	-5.440	-2.580	
4	-3.8100	.04860	<.001	-5.360	-2.260	
5	1.84000	.04421	<.001	1.6995	1.9805	
6	1.92333	.04566	<.001	1.7780	2.0686	
7	2.39733	.03490	<.001	2.2865	2.5082	
1	2.68800	.07984	<.001	2.4380	2.9580	
3	2.29700	.08320	<.001	2.0285	2.5655	
4	2.31700	.08520	<.001	2.0432	2.5908	
5	4.53800	.08278	<.001	4.2706	4.8054	
6	4.62133	.08357	<.001	4.3519	4.8908	
7	5.09533	.07821	<.001	4.8392	5.3515	
1	4.0100	.04498	<.001	2.580	5.440	
2	-2.29700	.08320	<.001	-2.5655	-2.0285	
4	.02000	.05393	1.000	-1.1510	1.910	
5	2.24100	.05001	<.001	2.0825	2.3995	
6	2.32433	.05130	<.001	2.1617	2.4869	
7	2.79833	.04200	<.001	2.6639	2.9327	
1	3.8100	.04860	<.001	2.260	5.360	
2	-2.31700	.08520	<.001	-2.5908	-2.0432	
3	-0.2000	.05393	1.000	-1.1910	1.510	
5	2.22100	.05329	<.001	2.0520	2.3900	
6	2.30433	.05450	<.001	2.1315	2.4771	
7	2.77833	.04586	<.001	2.6310	2.9256	
1	-1.84000	.04421	<.001	-1.9805	-1.6995	
2	-4.53800	.08278	<.001	-4.8054	-4.2706	
3	-2.24100	.05001	<.001	-2.3995	-2.0825	
4	-2.22100	.05329	<.001	-2.3900	-2.0520	
6	.08333	.05063	.903	-.0771	2.438	
7	.55733	.04118	<.001	4.257	6.890	
1	-1.92333	.04566	<.001	-2.0686	-1.7780	
2	-4.62133	.08357	<.001	-4.8908	-4.3519	
3	-2.32433	.05130	<.001	-2.4869	-2.1617	
4	-2.30433	.05450	<.001	-2.4771	-2.1315	
5	-.08333	.05063	.903	-.2438	.0771	
7	.47400	.04274	<.001	.3371	6.109	
1	-2.39733	.03490	<.001	-2.5082	-2.2865	
2	-5.09533	.07821	<.001	-5.3515	-4.8392	
3	-2.79833	.04200	<.001	-2.9327	-2.6639	
4	-2.77833	.04586	<.001	-2.9256	-2.6310	
5	-.55733	.04118	<.001	-.6890	-4.257	
6	-4.7400	.04274	<.001	-6.109	-3.371	



Altura del gineceo maduro

2	04633	05400	1.000	-1.261	2.188
3	20733	05251	.005	.0399	.3748
4	10700	.07827	.984	-.1469	.3609
5	.56533	.03666	<.001	.4487	.6820
6	.28533	.03980	<.001	.4115	.8486
7	.95467	.03288	<.001	.8486	1.0607
1	-.04633	05400	1.000	-2.188	1.261
3	16100	.06267	.237	-.0376	.3596
4	.06067	.08542	1.000	-.2124	.3338
5	.51900	05014	<.001	.3572	.6808
6	.07800	.05095	.949	-.0850	.2410
7	.74733	.04574	<.001	.5980	.8967
1	-.10700	.07827	.984	-.3609	1.469
2	-.06067	.08542	1.000	-.3338	2.124
3	10033	.08448	.997	-.1702	.3708
5	.45833	.07565	<.001	.2107	.7059
6	.17833	.07722	.433	-.0730	4.297
7	.84767	.07389	<.001	.6040	1.0913
1	-.56533	.03666	<.001	-.6820	-.4487
2	-.51900	.05014	<.001	-.6808	-.3572
3	-.35800	.04853	<.001	-.5144	-.2016
4	-.45833	.07565	<.001	-.7059	-.2107
6	-.28000	.03438	<.001	-.3892	-.1708
7	.38933	.02605	<.001	.3062	.4725
1	-.28533	.03980	<.001	-.4115	-.1591
2	-.23900	.05248	<.001	-.4071	-.0709
3	-.07800	.05095	.949	-.2410	.0850
4	-.17833	.07722	.433	-.4297	.0730
5	.28000	.03438	<.001	.1708	.3892
7	.66933	.03032	<.001	.5719	.7667
1	-.95467	.03288	<.001	-.1.0607	-.8486
2	-.90833	.04745	<.001	-.1.0634	-.7533
3	-.74733	.04574	<.001	-.8967	-.5980
4	-.84767	.07389	<.001	-.1.0913	-.6040
5	-.38933	.02605	<.001	-.4725	-.3062
6	-.66933	.03032	<.001	-.7667	-.5719

\*, La diferencia de medias es significativa en el nivel 0.05.



**Gráfica 1.** Gráfica de dispersión de medias de los frutos de Lennoaceae, con barras de error simple, datos expresados en milímetros. Los números en el eje X corresponden a los ejemplares analizados: **1.** *P. sonoreae*; **2.** *P. arenarium*; **3.** *P. culiacana* (1); **4.** *P. culiacana* (2); **5.** *L. madreporoides* (1); **6.** *L. madreporoides* (2) y **7.** *L. madreporoides* (3).