

## Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas. I. Desarrollo y estructura

por

Eugenia M. Flores\* y E. M. Engleman \*\*

(Recibido para su publicación el 2 de febrero de 1976)

**Abstract:** The morphology and anatomy of ovules, immature and mature seeds of 18 species of Cactaceae (Pereskieae, Opuntieae and Cereae B. and R.) have been studied in an attempt to understand their development and their structure. Characteristics of the nucellus, the micropyle, the funiculus and the funicular covering (Opuntieae) in the ovule, and features of the seed coat, the embryo, the perisperm, the hilum and the hilum cup in the mature seed have been analyzed.

The ovular position is amphitropous in most species. The funicular covering of Opuntieae commonly called "aril or third integument" is a true funicular covering and this structure is different from that of arils. There is a relationship between the degree of thickening in the integuments and the size and form of the hilum and hilum cup. Apparently, the presence of tannins incrustated on the cell wall of seed coat cells increases the hardness of the walls and gives them the brittleness.

Diferentes autores han descrito la posición de los rudimentos seminales y las semillas de Cactaceae como anátropa, anficampilótropa, campilótropa, anfítropa y circinótropa (Archibald, 1939; Engleman, 1960; Ganong, 1898; Huber, 1929; Mauritzon, 1934; Neuman, 1935; Tiagi, 1970). Existe concordancia en que el rudimento seminal es crasinucelado y bitégmico y el saco embrional es monospórico del tipo *Polygonum* (Engleman, 1960; Maheshwari, 1950, 1964; Maheshwari y Chopra, 1955; Mauritzon, 1934; Neuman, 1935; Tiagi, 1954, 1970). En *Rhipsalis*, *Astrophytum*, *Thelocactus* y *Toumeyia* (Engleman, 1960; Mauritzon, 1934) las primeras divisiones del cigoto son transversas, dando origen a un proembrión columnar; las divisiones subsecuentes están básicamente confinadas a la célula terminal (Engleman, 1960; Tiagi, 1970). La poliembrionía adventicia se reportó en varias especies de *Mammillaria* (Tiagi, 1956, 1957), *Opuntia* (Maheshwari y

---

\* Department of Biological Sciences University of California, Santa Barbara, California 93106, EE.UU. Dirección actual: Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica.

\*\* Rama de Botánica, Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México, México.

**Chopra**, 1955) y *Pereskia* (**Tiagi**, 1967) y embriones policotiledonares se reportaron para *Opuntia* (**Maheshwari** y **Chopra**, 1955). Este hecho quizá se debe a la fusión de dos o más embriones adventicios que se desarrollan dentro de un mismo saco embrional (**Tiagi**, 1970). La carencia de endosperma en las semillas maduras (**Huber**, 1929, 1937) o su digestión en los últimos estados de desarrollo (**Buxbaum**, 1958) se considera una característica de amplia distribución en la familia con excepción de *Pereskia saccharosa* en cuyas semillas se localiza una capa de endosperma cubriendo la radícula (**Buxbaum**, 1958). Los funículos son largos, simples o ramificados pero no fusionados según **Buxbaum** (1953) y **Huber** (1937). Ciertos géneros como *Astrophytum*, *Thelocactus* y *Toumeyia* (**Engleman**, 1960), *Pereskia*, *Rhipsalis*, y *Zygocactus* (**Tiagi**; 1967, 1970) muestran una protuberancia funicular en el lado dorsal del funículo cerca de la cálaza.

En general, la información referente a la embriología de Cactaceae es fragmentaria y con frecuencia contradictoria. Por esta razón, en el presente estudio se describe el desarrollo y la estructura de los rudimentos seminales y semillas de 18 especies de Cactaceae en un intento de confirmar, modificar o ampliar la información al respecto.

Al describir los rudimentos seminales llamaremos lado dorsal, en funículo y rudimento seminal, a aquel lado que alcanza mayor desarrollo al curvarse el rudimento. El lado ventral del funículo, queda entonces próximo al lado ventral del tegumento externo y al micrópilo.

#### MATERIAL Y METODOS

Los materiales usados en este estudio se colectaron en México (Cuadro 1) durante los años 1971 y 1972.

Se seleccionó las siguientes especies: *Pereskia saccharosa* Gris., *Pereskia aculeata* Mill., *Pereskopsis velutina* Rose, *Nopalea auberi* Salm-Dyck, *Opuntia ficus-indica* Mill., *Opuntia imbricata* De Candolle, *Pachycereus marginatus* B. y R., *Lemaireocereus dumortieri* B. y R., *Lemaireocereus chende* B. y R., *Nyctocereus serpentinus* B. y R., *Myrtillocactus geometrizans* Cons., *Acanthocereus pentagonus* B. y R., *Escontria chiotilla* Rose, *Selenicereus hamatus* B. y R., *Hylocereus undatus* B. y R., *Epiphyllum strictum* B. y R., *Epiphyllum anguliger* Don. y *Rhipsalis cassytha* Gaertn.

Se identificó las especies con las claves de **Bravo** (1937), propuestas para especies mexicanas, cuyo lineamiento general sigue a **Britton** y **Rose** (1919-1923).

Se separó los rudimentos seminales y las semillas de los ovarios antes de proceder a la fijación, con excepción de los rudimentos seminales en muy temprano estado de desarrollo. Se fijó el material en Craff III (**Sass**, 1958), se deshidrató, se infiltró con parafina y se orientó en los bloques haciendo uso de un microscopio de disección. Se seccionó el material a 8 ó 10  $\mu\text{m}$ , se tiñó con safranina y verde fijo y se montó las secciones en resina sintética. Se extrajo las semillas maduras de los frutos, se lavó, se secó y se depositó el material en frascos con gel de sílice. Antes de proceder a su fijación, se pinchó las testas con agujas finas de disección y se remojó las semillas en agua por un período mínimo de 6 horas. Con frecuencia el remojo no suavizó suficientemente los tejidos. Cuando esto sucedió, se colocó el material en una solución de blanqueador comercial o en ácido fluorhídrico concentrado durante varias semanas. El blanqueador suavizó los tejidos aunque ciertas áreas del embrión perdieron la proteína; sin embargo se mantuvo las paredes casi intactas lo que permitió determinar la organización básica. Se montó y se tiñó los tejidos en la misma forma descrita para los rudimentos seminales y las semillas inmaduras.

En varias semillas de cada especie de Opuntieae, se quitó el tegumento externo y la cobertura funicular. Luego se fijó el embrión y los tejidos adjuntos cubiertos por el delgado tegumento interno. Se deshidrató, se infiltró, se cortó a  $8\ \mu\text{m}$ , se tiñó y se montó en la forma descrita con anterioridad, pero parte de las secciones se tiñeron con Oil Red O saturado (0.1%) seguido de una solución de Lugol ( $\text{KIO} + \text{I}_2$ ). Esta tinción mostró el perisperma, el endosperma y las cutículas. También se cortó las testas más la envoltura funicular desprendidas, después de infiltrar los trozos en plástico según la técnica de Spurr (1969), a 2 y 3  $\mu\text{m}$ , tiñéndose luego con hematoxilina de Harris.

Se determinaron los taninos empleando  $\text{Fe}(\text{SO}_4)_3$  como reactivo.

Las pruebas de germinación realizadas permitieron observar las primeras etapas de dicho proceso.

### OBSERVACIONES Y RESULTADOS

En Cactaceae, los rudimentos seminales, ortótopos en su inicio, se curvan durante el desarrollo al mismo tiempo que los tegumentos aumentan su tamaño mediante intensa división y elongación celular.

En todas las especies la curvatura del rudimento seminal durante la antesis afecta los tegumentos, la nucela y el saco embrional. El mayor desarrollo del lado dorsal del rudimento proyecta el micrópilo hacia el lado ventral del funículo. En este estado de desarrollo los rudimentos seminales corresponden al tipo anfítropo. En las cuatro especies de Opuntieae, el funículo describe el giro indicado por Archibald (1939); puede decirse así, que los rudimentos seminales corresponden al tipo anfítropo debido a su curvatura en el rudimento y son circinótopos por el giro funicular que describen. Un área de crecimiento muy activo en la parte superior del lado dorsal de la nucela y los tegumentos, cerca de la cálaza, es responsable del incremento en curvatura. Se localiza otra región del lado ventral, de crecimiento más moderado.

*O. ficus-indica*, *O. imbricata*, *N. auberi*, *P. velutina* y *P. aculeata*, alcanzan mayor curvatura que las otras especies; la zona micropilar de dichos rudimentos seminales se curva con amplitud hacia el lado ventral. También se observa intensa elongación celular en la zona dorsal del rudimento vecina al extremo micropilar de la nucela (Figs. 1, 3). *E. anguliger*, *E. strictum*, *R. cassytha* y *N. serpentinus* presentan marcado crecimiento del lado ventral del rudimento seminal, lo cual equilibra el crecimiento del lado dorsal y disminuye la curvatura en la nucela y los tegumentos. *N. serpentinus* es la única especie estudiada que exhibe rudimentos seminales de posición anátropa (Figs. 1, 7).

En las especies consideradas, la talla de las estructuras del rudimento seminal guarda proporción con la talla del mismo.

El funículo es una estructura multicelular que varía en las diferentes especies. Es corto en *P. aculeata*, *P. saccharosa* y *R. cassytha* y se encuentra próximo al extremo micropilar debido al giro del rudimento sobre sí mismo; la distancia funículo-micrópilo en todas las especies es reducida (Figs. 1, 2). Al acercarse a la placenta, el funículo se aleja de la superficie del rudimento. Las especies de la tribu Cereae, con excepción de *R. cassytha*, poseen un funículo bastante largo que circunda casi por completo el rudimento seminal; en *N. serpentinus* el funículo describe dos vueltas alrededor del rudimento. Todas las especies exhiben funículos simples excepto *H. undatus* y *S. hamatus* en las que se observa funículos fusionados. Es común encontrar cuatro o cinco rudimentos seminales unidos a cortos

funículos que se fusionan en la base formando un funículo central que se inserta en la placenta. Esta fusión basal de funículos es congénita. En las especies con funículos fusionados, el giro funicular alrededor del rudimento seminal es menor que en las otras especies. Las cuatro especies de Opuntieae poseen funículos muy desarrollados que además de circundar envuelven el rudimento seminal desde etapas muy tempranas. El crecimiento lateral del funículo proyecta una estructura aliforme en ambos lados del rudimento; al girar el rudimento sobre sí y extenderse los márgenes funiculares, tiene lugar la cohesión entre partes opuestas del funículo. Durante la época de la polinización este funículo envolvente está separado del tegumento externo, pudiéndose observar un espacio entre ambos (Fig. 4).

Los rudimentos seminales de las especies de Opuntieae exhiben numerosas papilas ventrales y dorsales. Las papilas ventrales se localizan en la superficie interior de la cobertura funicular y se extienden hasta el micrópilo; éstas parecen colaborar en la penetración del tubo polínico desde la placenta hasta el micrópilo. Las papilas dorsales cubren la superficie externa del rudimento seminal; *P. velutina* exhibe las más largas y numerosas.

La envoltura funicular de los rudimentos seminales de las especies de Opuntieae es pluriestratificada. En corte longitudinal, plano medio, las especies revelan diferente grado de organización en dicha envoltura; es simple en *P. velutina*, mediana en *N. auberi* y compleja en *O. ficus-indica* y *O. imbricata*. El grosor de la cobertura varía con la especie. *P. velutina* muestra la más gruesa. Las células de la envoltura funicular, en corte longitudinal, plano medio, presentan 3 posiciones básicas respecto al plano de corte: perpendicular, inclinada y paralela al mismo. Las células contiguas al haz vascular se orientan en la misma dirección del haz. Al madurar el rudimento seminal, las células de la cobertura se alargan y esclerotizan. El endurecimiento de tejidos se efectúa de la superficie ventral del funículo hacia el exterior pero sin alcanzar el haz vascular. Este se localiza cerca de la periferia de la cobertura y al igual que ésta circunda el rudimento seminal hasta alcanzar la cálaza. Las capas celulares de la cobertura externas al haz vascular (plano medio) permanecen parenquimatosas. Cerca de la periferia, debajo de las papilas se observa 2 ó 3 capas de células que parecen contener mucílago. Las especies de Opuntieae exhiben abundantes drusas en las células de la cobertura; *N. auberi* muestra además cristales poliédricos.

En las 18 especies estudiadas, el haz vascular termina en la cálaza.

Un ensanchamiento del funículo próximo a la cálaza que constituye una masa saliente de tejido (Figs. 1, 2), denominada protuberancia funicular por **Engleman** (1960), caracteriza las especies de Cereae y de Pereskieae. La protuberancia funicular de *P. aculeata*, muy conspicua, se encuentra próxima al origen del tegumento externo en el lado dorsal; debajo de la protuberancia se localiza un hundimiento o fisura (Fig. 1). *P. saccharosa* con una protuberancia más ancha situada bajo el origen del tegumento externo, lado dorsal, carece de fisura (Fig. 2). *P. marginatus* y *L. dumortieri* muestran las protuberancias de mayor talla; éstas se originan en un plano inferior a la base del tegumento externo y se extienden hacia el funículo. Luego se cortan bruscamente produciendo una protrusión en la superficie externa del funículo (Figs. 1, 6). *M. geometrizzans* y *R. cassytha* exhiben una pequeña protuberancia situada al mismo nivel del extremo micropilar (Fig. 1), mientras que *L. chende*, *S. hamatus*, *H. undatus*, *E. anguliger*, *E. strictum*, *N. serpentinus* y *A. pentagonus* registran una reducida protuberancia situada a nivel inferior que el origen del tegumento externo del lado dorsal (Figs. 1, 5).

Los rudimentos seminales estudiados son bitégmicos. Con frecuencia, se

localiza un espacio entre ambos tegumentos, del lado dorsal, cerca de su origen en la zona contigua a la cálaza, que desaparece durante el crecimiento (Figs. 2, 5). Cada tegumento presenta dos capas de células en la mayoría de las especies, pero se convierte en multicelular cerca del micrópilo. *P. saccharosa* y *P. aculeata* poseen 3 capas de células en el tegumento externo. *N. serpentinus* eleva este número a cinco o seis capas (Figs. 7, 8). La capa celular externa del tegumento externo y la capa celular interior del tegumento interno, vecina a la nucela, muestran células con grandes vacuolas que contienen taninos. Conforme las células de la capa externa del tegumento externo aumentan su tamaño, las vacuolas crecen e incrementan su acúmulo de taninos (Fig. 8). Cerca de la madurez, se observa una vacuola de gran talla en cada célula y el núcleo ocupa una posición lateral cerca de la pared externa. Poco después se observa una mancha de taninos en la pared periclinal externa de la célula. El contenido de la vacuola se vuelve menos denso, ésta se contrae y se comienza a observar taninos en todas las paredes de las células. En *N. serpentinus*, 2 ó 3 capas celulares del tegumento externo contienen taninos; éstas se originan a partir de divisiones periclinales en la capa externa (Fig. 8).

En todas las especies la capa celular interior del tegumento interno muestra pocos taninos incluso en la madurez. En corte longitudinal y tangencial se observa que las paredes de dicha capa poseen engrosamientos radiales y tangenciales; en apariencia, dichas células son traqueidas cortas y posiblemente su función sea el almacenamiento de sustancias (Fig. 9).

El tegumento externo es corto y pluricelular en el lado ventral de los rudimentos. La capa celular externa del mismo crece rápido y pronto desarrolla gruesas paredes. *P. saccharosa* y *P. aculeata* muestran la capa tegumentaria engrosada (en el tegumento externo) ventral y dorsalmente. El hilo es corto en la madurez y el micrópilo está fuera de la taza del hilo. *P. marginatus*, *L. dumortieri*, *N. serpentinus* y las 4 especies pertenecientes a Opuntieae presentan la capa tegumentaria sólo en el lado dorsal. La taza del hilo es amplia y el micrópilo queda comprendido dentro de ella. Los rudimentos seminales de *L. chende*, *A. pentagonus*, *E. chiotilla*, *S. hamatus*, *H. undatus*, *E. strictum*, *E. anguliger* y *R. cassytha* exhiben parcial engrosamiento de la capa tegumentaria dorsal; la zona vecina al micrópilo permanece sin engrosar (Fig. 1). La taza del hilo es muy amplia y el micrópilo queda incluido en ella.

En etapas tempranas de desarrollo, la capa tegumentaria es casi lisa en todas las especies. Hacia la madurez, el engrosamiento de dicha capa en el lado dorsal se extiende hasta la protuberancia funicular en todas las especies con excepción de las 4 especies de Opuntieae; en éstas el engrosamiento termina cerca del origen del tegumento externo dorsal.

Durante el desarrollo, varias capas celulares de los tegumentos se desintegran; permanecen en ambos tegumentos sólo las capas cuyas células contienen taninos.

Después de la fecundación, las 4 especies de Opuntieae muestran cohesión entre el funículo envolvente y el tegumento externo; en la madurez están estrechamente adheridas.

La nucela es masiva en todas las especies y su curvatura se correlaciona con la del rudimento seminal. Con frecuencia se observan restos de tubos polínicos en el extremo micropilar de la nucela. El saco embrional es alargado y sigue la curvatura nucelar. Dentro del saco embrional se observa una vacuola con cierta frecuencia, la ovocélula, las células sinérgidas y los dos núcleos polares. No se observó las células antípodas. Después de la fecundación, el cigoto se divide activamente y forma un embrión columnar, ancho y redondeado en su extremo distal. La formación del

endosperma se efectúa en ambos lados del saco embrional. *N. serpentinus* muestra un saco embrional extraordinariamente ancho.

El micrópilo está formado por los extremos del tegumento interno y el canal micropilar es corto. Todas las especies exhiben un micrópilo curvo con excepción de *O. imbricata*, *O. ficus-indica*, *N. serpentinus* y *R. cassytha* (Fig. 1).

Sólo la capa tegumentaria del tegumento externo y la interna del tegumento interno permanecen durante el desarrollo y constituyen la testa de la semilla madura; las únicas excepciones son *P. marginatus*, *L. dumortieri* y *N. serpentinus* cuyas semillas mantienen varias capas celulares en el tegumento externo maduro.

La capa tegumentaria presenta paredes celulares muy gruesas en la madurez y su color es pardo oscuro debido al depósito de taninos; esto produce el aspecto exterior negro de las semillas. Bajo la blanquecina cubierta funicular, las cuatro especies de Opuntieae muestran la misma característica. *P. marginatus* y *N. serpentinus* presenta células engrosadas bajo la capa tegumentaria; estas células adicionales en la dura cubierta forman parte de las capas interiores del tegumento externo que permanecen en estas especies (Fig. 8).

La pared periclinal externa en las células de la capa tegumentaria engrosada es más gruesa que en las paredes anticlinales dobles; en casi todas las especies, las paredes anticlinales zigzagueando bajo la presión de la pared periclinal externa engrosada. *N. serpentinus* y *A. pentagonus* muestran un grosor semejante en las paredes anticlinales y periclinales; en ellas el doblamiento de las anticlinales no tiene lugar (Figs. 10, 11). *E. strictum* sólo presenta doblamiento de las paredes anticlinales en la parte superior que se une a la periclinal externa (Fig. 13) pero en *M. geometrizzans* y *P. marginatus* la altura de las paredes anticlinales es muy heterogénea. La superficie externa de la pared periclinal engrosada es casi plana en *P. saccharosa*, *P. velutina*, *N. serpentinus*, *H. undatus*, *E. strictum*, *E. anguliger*, *A. pentagonus* y *R. cassytha* (Figs. 12, 18); sólo se observa una ligera curvatura en los extremos en donde la pared periclinal se une a las anticlinales. En *P. aculeata*, *P. ficus-indica*, *O. imbricata*, *L. dumortieri*, *S. hamatus*, *L. chende* y *E. chiotilla* la pared periclinal externa es convexa, mientras que en *N. auberi* es puntiaguda. *P. marginatus* debe su aspecto externo "verrugoso" (denominado así por **Buxbaum**, 1955) a la heterogeneidad celular y la posición variada de las células engrosadas de la testa. Por el contrario, en *M. geometrizzans* la altura heterogénea de las paredes anticlinales es la que confiere el aspecto rugoso de la testa.

*M. geometrizzans*, *E. anguliger*, *E. strictum* y *R. cassytha* presentan teicodos en la pared periclinal externa y las paredes anticlinales de la capa tegumentaria engrosada.

La pared periclinal interna de la capa celular remanente en el tegumento interno es bastante gruesa en *P. saccharosa* y *O. imbricata*, lo que representa una diferencia respecto a las otras especies.

La presencia de taninos en las paredes celulares de la testa y la dureza de las mismas, parecen indicar que los taninos confieren el carácter duro y quebradizo de la testa.

*P. saccharosa* y *P. aculeata* exhiben engrosamiento en el tejido de la taza del hilo; este engrosamiento se extiende desde la protuberancia funicular hasta el tegumento externo del lado ventral a través del funículo. El hilo formado es corto y el micrópilo queda fuera de él. El conspicuo micrópilo de *P. saccharosa* forma un anillo claro en el exterior, debido al endurecimiento del tegumento interno que lo forma. En *P. velutina*, *N. auberi*, *O. ficus-indica* y *O. imbricata* sólo el lado dorsal del tegumento externo se endurece, de manera que la taza del hilo es amplia e incluye la zona comprendida desde la protuberancia funicular hasta el engrosamien-

to del tegumento externo dorsal en el extremo micropilar (Figs. 3, 4). Como el funículo envuelve el rudimento y se adhiere al tegumento externo, hay superposición de dos capas de funículo en la región calazal; el hilo queda formado por la segunda capa de funículo superpuesta en la cálaza y desde luego se localiza fuera de la taza del hilo.

Todas las especies de Cereae presentan una taza del hilo grande y dura en la madurez. Las especies en que el tegumento externo dorsal se engrosa hasta la vecindad del micrópilo muestran tazas del hilo más profundas. Esto se debe a la baja posición de la protuberancia funicular y al engrosamiento de la capa tegumentaria dorsal hasta el micrópilo; el resultado es más esclerénquima dentro de la taza del hilo. *M. geometrizzans* presenta este fenómeno así como *P. marginatus* y *L. dumortieri*, las que además presentan un surco entre la protuberancia funicular y el funículo. Las especies en que la capa tegumentaria engrosada no se extiende hasta el micrópilo forman tazas del hilo más largas pero menos profundas; *L. chende*, *A. pentagonus*, *E. chiotilla*, *S. hamatus*, *H. undatus*, *E. strictum* y *E. anguliger* corresponden al último tipo descrito. En estas especies, la taza del hilo abarca la zona de la protuberancia funicular en la zona dorsal, pasa por el micrópilo y se extiende hasta el lado dorsal un poco arriba de dicho poro. En *H. serpentinus*, sólo una capa de la testa se engrosa cerca del hilo, aunque por lo común dos o tres capas celulares se engrosan en el resto de la testa; estas células vecinas al hilo muestran engrosamiento de las paredes anticlinales hacia la base (Fig. 11).

En *P. saccharosa* y *P. aculeata*, al germinar las semillas, la radícula del embrión rompe la testa a partir del canal micropilar. Sucede lo mismo en Opuntieae; sin embargo, la radícula rompe la cubierta funicular después de romper la testa. La cubierta funicular se abre en la región del hilo. La dureza de la taza del hilo, combinada con la suculencia del hipocótilo, impide la salida del embrión a partir del micrópilo en las especies de Cereae. La testa se rompe en los hundimientos que presenta cerca de la taza del hilo y la radícula inicia su salida llevando en su extremo la taza del hilo. Conforme se desarrolla la radícula, la testa se abre del lado opuesto al micrópilo, dejando un espacio más amplio para la salida del embrión. La taza del hilo se desprende del extremo radicular bastante tiempo después; en algunos casos, se observaron embriones completamente fuera de la testa, con la taza del hilo aún adherida al ápice radicular.

El funículo se desprende de la semilla madura en la zona que constituye el hilo. En todas las especies el haz vascular está incluido dentro del hilo, sin embargo, se prefiere no denominarlo rafe, porque no se aprecia costura o cicatriz externa en la semilla.

En Opuntieae la cobertura funicular se esclerotiza y en la madurez constituye una masa de fibras entrecruzadas, muchas de las cuales contienen cristales. Únicamente las células epidérmicas que parecen contener mucílago permanecen sin engrosar; al remojarse las semillas, estas células se tornan resbaladizas y los tricomas se extienden.

Una gruesa cutícula separa el tegumento interno de la nucela madura y no siempre constituye una línea lisa sino que en las zonas micropilar y calazal es frecuente que zigzaguee cerca de las células de la nucela.

El perisperma de las semillas está formado por grandes células nucelares llenas de almidón, situadas en la región calazal. Las semillas de Pereskieae y Opuntieae contienen mucho perisperma alrededor del embrión. En Cereae, las semillas contienen una cantidad menor de perisperma, pero está presente en todas con excepción de *R. cassytha*. (Figs. 19, 20, 21, 22).

La talla y forma del embrión es específica para cada especie (Fig. 14). Cubriendo la radícula se localiza una caliptra de cutícula muy ancha sobre las células epidérmicas; además, las paredes anticlinales de dichas células muestran mucha cutinización. Donde la caliptra descubre la protodermis se observa unas células protodermales de mayor tamaño que se extienden radialmente. Estas células producirán el anillo de pelos radicales que muestra la plántula en sus primeras etapas (Fig. 15). El tejido vascular es sifonostélico en el hipocótilo y en las especies con cotiledones muy desarrollados la vascularización de éstos es amplia. Se observan elementos traqueales anulares y helicoidales en los cotiledones y el hipocótilo; en los cotiledones con frecuencia se observan placas cribosas. *P. velutina* y *N. auberi* presentan abundantes drusas en el hipocótilo y los cotiledones y *P. aculeata* exhibe cotiledones anchos y suculentos con abundantes espacios intercelulares llenos de mucílago pero carentes de almidón. En todas las especies se observó un cotiledón de mayor talla que el otro. El hipocótilo es angosto en las especies de *Pereskia* y *Opuntia* y suculento en *Cereae*. *O. ficus-indica* y *O. imbricata* presentan embriones con cuatro cotiledones. Bajo el nudo cotiledonar se observa una zona de posible fusión de dos hipocótilos.

El endosperma consta de una o dos capas de células. Se localiza: a) alrededor de la radícula; b) sobre la radícula y el hipocótilo; o c) en la radícula, el hipocótilo y parte de los cotiledones en el lado ventral de la nucela. Las células contienen un núcleo conspicuo y menos proteínas que las del embrión pero carecen de almidón (Figs. 16, 20, 21, 22).

## DISCUSION

Todas las posiciones embriológicas han sido empleadas para describir los rudimentos seminales de *Cactaceae* con excepción de átropo u ortótropo como lo demuestran los trabajos de **Archibald** (1939), **Engleman** (1960), **Ganong** (1898), **Huber** (1929), **Mauritzon** (1934), **Neuman** (1935) y **Tiagi** (1970). Según nuestro criterio, esto se debe a falta de claridad en la definición de las posiciones que la embriología adjudica a los rudimentos seminales, al grado de desarrollo de los rudimentos seminales observados y a la dificultad de obtener buenas secciones en plano medio; cortes desviados de ese plano ocasionan errores en la apreciación y medición de la curvatura.

Buscando una denominación más precisa para clasificar los rudimentos seminales de *Cactaceae*, diferenciamos cinco tipos básicos del siguiente modo: a) *átropo u ortótropo*, que no presenta curvatura en el rudimento seminal. El eje de la nucela es el mismo del funículo como indica la flecha en la Fig. 23a. En la madurez el hilo está del lado opuesto al micrópilo; b) *anátrópico*, en el que no hay curvatura en nucela y tegumentos. El funículo se desplaza hacia un lado, por crecimiento diferencial en la zona que lo une al rudimento, reduciendo el tegumento externo del lado ventral casi al mínimo. El rudimento queda casi invertido. El eje de la nucela y del canal micropilar que señala la flecha (Fig. 23b), son casi paralelos al eje del funículo; c) *campilótropo*, en que existe crecimiento diferencial en los lados del rudimento seminal, pero no en el funículo. La cálaza, que mantiene la misma dirección del funículo y éste, son desplazados hacia un lado. El eje funicular forma un ángulo aproximado de 90° con el eje principal de la nucela (Fig. 23c). Los tegumentos son más cortos del lado ventral del rudimento. El funículo es desplazado hacia el mismo lado. En este tipo hay curvatura en la nucela y los tegumentos y eventualmente alguna curvatura se localiza cerca del micrópilo en el lado dorsal; d)

*hemianátropo*, que no muestra curvatura en la nucela o los tegumentos como señala la flecha en Fig. 23d, pero el funículo se desplaza a un lado por crecimiento diferencial. Esto produce acortamiento del tegumento externo en ese lado. El eje de la nucela es perpendicular al del funículo; e) *anfítropo*, el último tipo considerado. Los rudimentos seminales muestran intenso crecimiento diferencial en los lados del rudimento seminal y del funículo; este último se desplaza hacia un lado y la nucela, los tegumentos y el saco embrional se curvan hacia el lado opuesto. El eje principal de la nucela forma un ángulo superior a  $100^{\circ}$  con el eje de la cálaza. Los tegumentos son más cortos en aquel lado hacia el cual se desplaza el funículo (Fig. 23e).

En general, puede decirse que el crecimiento diferencial en el funículo, en los tegumentos y la nucela, o el crecimiento diferencial combinado de funículo, tegumentos y nucela, son la causa de las diferentes curvaturas en los rudimentos seminales y semillas.

Ontogenéticamente, la primera posición observable en los rudimentos seminales de muchas familias es la ortótropa. Luego el crecimiento diferencial curva el rudimento seminal. Al respecto, **Cronquist** (1968) establece que los rudimentos seminales anfítropos derivan del tipo átropo por crecimiento diferencial y las familias con este tipo de rudimento no pueden considerarse primitivas, aunque no es preciso que estén relacionadas entre sí. Entonces una posible secuencia lógica para derivar un rudimento seminal anfítropo podría ser: a) rudimento ortótropo; b) rudimento inicialmente ortótropo y subsiguiente curvatura del funículo; c) rudimento anátropo y subsiguiente curvatura de tegumentos y nucela; d) rudimento anfítropo.

Los tipos campilótropo y hemianátropo representan variaciones diferentes del tipo ortótropo obtenidas de una manera más simple.

Los rudimentos seminales de Cactaceae corresponden al tipo anfítropo durante la época de la antesis y conservan este tipo hasta la madurez. El tipo anfítropo entonces, si no es único en Cactaceae, es al menos dominante.

**Archibald** (1939) postuló la posición circinótropa para describir los rudimentos seminales de *Opuntia aurantiaca*, señalando que el rudimento en sí era anátropo, pero el funículo giraba una y media espiral alrededor del rudimento seminal. Nuestras observaciones indican que el giro funicular descrito por **Archibald** (1939) está presente en todas las especies de Opuntieae, pero la posición anátropa asignada a los rudimentos seminales no es la correcta. Podemos decir, pues, que los rudimentos seminales en Opuntieae son circinótropos en cuanto al giro funicular y anfítropos debido a la curvatura de los mismos.

**Maheshwari** (1950) y **Fahn** (1967) equiparan el rudimento circinótropo de Opuntieae a los rudimentos que presenta Plumbaginaceae, basándose en la descripción de **Archibald** (1939). Sin embargo, el esquema de *O. aurantiaca* que **Archibald** (1939) presenta corresponde al de un rudimento anfítropo y el giro funicular que describe difiere del presente en los rudimentos seminales de Plumbaginaceae. En Plumbaginaceae el funículo gira vuelta y media alrededor del rudimento, pero nunca forma una cobertura como la presente en Opuntieae. En Plumbaginaceae el giro funicular es semejante al que describen las especies de Cereae.

La cubierta funicular de Opuntieae, por lo común denominada "arilo o tercer tegumento" (**Archibald**, 1939; **Maheshwari**, 1950; **Buxbaum**, 1955), es en realidad una cubierta de desarrollo y estructura diferente al arilo. **Kapil** y **Vasil** (1963) definen al arilo "como un anillo de crecimiento secundario que se desarrolla del funículo y rodea al rudimento seminal más o menos en etapas de postfertilización". El arilo se inicia como una protuberancia del funículo en el lado dorsal del mismo.

## CUADRO 1

*Especies colectadas y datos de colección*

Nº.	Especie	Grado de madurez *	Fecha colecta	Lugar de colección	Colec- tor**	Identif. por**
1	<i>P. saccharosa</i>	1,2	1/4/72	Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
1	<i>P. saccharosa</i>	1,2,3	16/5/72	Jardín Schmoll, Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
1	<i>P. saccharosa</i>	3	2/7/72	Jardín Schmoll, Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
2	<i>P. aculeata</i>	1,2,3	11/5/71	Cuernavaca, Mor.	H.S.M.	H.S.M.
2	<i>P. aculeata</i>	1,2,3	20/5/71	Cuernavaca, Mor.	H.S.M.	H.S.M.
2	<i>P. aculeata</i>	2,3	25/6/72	Cuernavaca, Mor.	E.M.E.	E.M.E.
2	<i>P. aculeata</i>	1, 3	3/7/70	Cuernavaca, Mor.	D.G.	D.G.
3	<i>P. velutina</i>	1,2,3	18/1/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M., D. F.	E.M.F.	E.M.F.
3	<i>P. velutina</i>	1,2,3	21/1/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.
3	<i>P. velutina</i>	1, 3	1/4/72	Jardín Schmoll, Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
4	<i>N. auberi</i>	1,2	7/1/72	Jalapa, Ver.	E.M.E.	E.M.E.
4	<i>N. auberi</i>	1,2,3	1/4/72	Jardín Schmoll, Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
4	<i>N. auberi</i>	1,2,3	1/4/72	Tequisquiapan, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
4	<i>N. auberi</i>	2,3	4/5/72	Km. 23 de Huatusco a Jalapa, Ver.	E.H.X.	E.H.X.
5	<i>O. imbricata</i>	1,2	14/2/72	Cerca de Puebla, Pue.	E.M.F.	E.M.F.
5	<i>O. imbricata</i>	2,3	1/4/72	Jardín Schmoll Cadereyta, Oro.	E.M.F.	E.M.F.
5	<i>O. imbricata</i>	1,2,3	1/4/72	1 km. antes de San Juan del Río, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
5	<i>O. imbricata</i>	1,2	23/3/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M., D. F.	E.M.F.	E.M.F.
5	<i>O. imbricata</i>	1,2,3	26/8/72	Querétaro, Qro.	A.G.	A.G.

## \* Grado de madurez:

1 = rudimento seminal en época de floración;

2 = semilla inmadura;

3 = semilla madura.

## \*\* Colectores e Identificadores:

H.S.M. = Hernando Sánchez Mejoranda

E.M.E. = E. Mark Engleman

D.G. = Douglas Gould

E.H.X. = Efraím Hernández X.

A.G. = Armando García

E.W. = Enrique Wagner

R.A.P. = Rafael Angel Pérez

J.S. = José Sánchez

A.Z. = Arturo Zamorano

H.B.H. = Helia Bravo Hollis

R.P.C. = Rafael P. Corrales

M.A.M. = Miguel Angel Martínez

A.J. = Alfredo Jiménez

E.M.F. = Eugenia M. Flores

5	<i>O. imbricata</i>	3	8/4/72	Tequisquiapan, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
6	<i>O. ficus-indica</i>	1,2	15/1/72	Jard. Bot. Ext. San Juan del Río Qro.	E.M.F.	E.M.F.
6	<i>O. ficus-indica</i>	1,2,3	1/4/72	Jardín Schmoll, Qro	E.M.F.	E.M.F.
6	<i>O. ficus-indica</i>	1,2,3	20/3/72	Chapingo, Méx.	A.G.	A.G.
6	<i>O. ficus-indica</i>	3	8/6/72	San Juan del Río Qro.	E.M.F.	E.M.F.
7	<i>P. marginatus</i>	1,2	1/4/72	Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
7	<i>P. marginatus</i>	3	9/7/71	Jardín Schmoll	E.W.	E.W.
7	<i>P. marginatus</i>	1,2,3	4/5/72	10 km. de Tehuacán hacia Zapotitlán, Pue.	E.H.X.	E.H.X.
7	<i>P. marginatus</i>	1,2	2/4/72	a 3 km, de Querétaro. Qro.	E.M.F.	E.M.F.
7	<i>P. marginatus</i>	3	12/7/70	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.
8	<i>L. dumortieri</i>	1,2,3	23/3/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.
8	<i>L. dumortieri</i>	1,2	1/4/72	Jardín Schmoll Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
8	<i>L. dumortieri</i>	1,2	4/15/72	Tehuacán, Pue.	E.H.X.	E.H.X.
8	<i>L. dumortieri</i>	3	4/15/72	Tehuacán, Pue.	E.H.X.	E.H.X.
8	<i>L. dumortieri</i>	1,2,3	7/5/72	Tequisquiapan, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
9	<i>L. chende</i>	1,2	15/1/72	Jard. Bot. Ext.	E.M.F.	E.M.F.
9	<i>L. chende</i>	1,2	18/1/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.
9	<i>L. chende</i>	1,2,3	1/4/72	Jardín Schmoll, Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
9	<i>L. chende</i>	3	1/11/72	Jardín Schmoll Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
9	<i>L. chende</i>	3	6/9/71	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.	E.M.
10	<i>N. serpentinus</i>	1,2,3	23/3/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.
10	<i>N. serpentinus</i>	1,2,3	1/4/72	San Juan del Río, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
10	<i>N. serpentinus</i>	1,2,3	1/4/72	San Juan del Río, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
10	<i>N. serpentinus</i>	1,2,3	2/4/72	Querétaro, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
10	<i>N. serpentinus</i>	3	4/4/72	Jard. Bot. Ext.	E.M.F.	E.M.F.
11	<i>M. geometrízans</i>	1,2,3	1/4/72	3 km. de San Juan del Río a Tequis- quiapan, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
11	<i>M. geometrízans</i>	1,2,3	8/4/72	Querétaro, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
11	<i>M. geometrízans</i>	1,2,3	8/4/72	J. Schmoll, Cade- reya, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
11	<i>M. geometrízans</i>	1,2,3	8/4/72	Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
12	<i>A. pentagonus</i>	1,2,3	4/3/69	Tres Valles, Oax.	R.A.P.	H.B.H.
12	<i>A. pentagonus</i>	2,3	18/5/70	Misantla, Ver.	J.S.	H.S.M.
12	<i>A. pentagonus</i>	3	21/6/70	Teotitlán, Oax.	J.S.	H.S.M.
12	<i>A. pentagonus</i>	1,2,3	27/4/72	Minatitlán, Ver.	A.Z.	E.M.F.
12	<i>A. pentagonus</i>	1, 3	15/3/72	Minatitlán, Ver.	A.Z.	E.M.F.
13	<i>E. chiotilla</i>	1,2,3	4/5/72	Cerca de Tehuacán, Pue.	E.H.X.	E.H.X.
13	<i>E. chiotilla</i>	3	20/6/72	Tehuacán, Pue.	M.A.M.	M.A.M.
13	<i>E. chiotilla</i>	2,3	29/7/72	Sur de Tehuacán, Pue.	A.G.	A.G.
13	<i>E. chiotilla</i>	1,2,3	19/5/72	Cerca de Tehuacán, Pue.	H.B.H.	H.B.H.
13	<i>E. chiotilla</i>	3	11/4/72	M. La Merced, Méxi- co, D. F.	E.M.E.	E.M.E.

13	<i>E. chiotilla</i>	1,2,3	1/7/72	J. Schmoll, Cadereyta, Qro.	R.P.C.	E.M.F.
14	<i>S. hamatus</i>	1,2,3	13/5/70	Jalapa, Ver.	H.B.H.	H.B.H.
14	<i>S. hamatus</i>	1,2,3	4/4/72	Jard. Bot. Ext.	F.M.F.	E.M.F.
14	<i>S. hamatus</i>	1,2,3	6/4/72	Jalapa, Ver.	R.P.C.	E.M.F.
14	<i>S. hamatus</i>	1,2,3	2/5/72	Col. del valle, México, D. F.	E.M.F.	E.M.F.
14	<i>S. hamatus</i>	2,3	1/4/72	Jardín Schmoll Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
14	<i>S. hamatus</i>	1,2,3	19/4/72	Col. del Valle, México, D. F.	E.M.F.	E.M.F.
15	<i>H. undatus</i>	2,3	8/10/72	2 km antes de Guadalupe, Jal.	E.M.F.	E.M.F.
15	<i>H. undatus</i>	1,2,3	6/5/72	Col. del Valle, México, D. F.	E.M.F.	E.M.F.
15	<i>H. undatus</i>	1,2,3	2/7/72	J. Schmoll, Cadereyta, Qro.	R.P.C.	E.M.F.
15	<i>H. undatus</i>	3	6/9/71	J. Schmoll, Cadereyta, Qro.	E.W.	E.W.
15	<i>H. undatus</i>	1,2	5/4/72	10 km antes de Tehuacán viniendo de Zapotitlán, Pue.	E.H.X.	E.H.X.
15	<i>H. undatus</i>	1,2,3	14/8/72	Tehuacán, Pue.	E.M.F.	E.M.F.
16	<i>E. strictum</i>	1,2,3	25/7/72	Las Cruces, Chis.	A. J.	H.S.M.
16	<i>E. strictum</i>	3	12/8/70	Juchitán, Oax.	A.J.	H.S.M.
16	<i>E. strictum</i>	1,2	14/4/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.
16	<i>E. strictum</i>	3	14/4/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.	E.M.
16	<i>E. strictum</i>	1	4/4/72	Jard. Bot. Ext.	E.M.F.	E.M.F.
17	<i>E. anguliger</i>	1,2,3	15/4/70	Ameca, Jal.	A.G.	H.B.H.
17	<i>E. anguliger</i>	3	26/6/71	Tecomán, Col.	A.J.	H.B.H.
17	<i>E. anguliger</i>	1	13/5/70	Atotonilco, Jal.	A.G.	H.S.M.
17	<i>E. anguliger</i>	3	15/8/70	Ocotlán, Jal.	A.G.	H.S.M.
18	<i>R. cassytha</i>	1,2,3	16/2/72	Martínez del Río, Ver.	E.M.F.	E.M.F.
18	<i>R. cassytha</i>	1,2,3	23/3/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.
18	<i>R. cassytha</i>	1,2,3	1/4/72	J. Schmoll, Cadereyta, Qro.	E.M.F.	E.M.F.
18	<i>R. cassytha</i>	2,3	4/4/72	Jard. Bot. Ext. U.N.A.M.	E.M.F.	E.M.F.

Las Figs. 24a, 24b y 24c, muestran el desarrollo de un arilo típico en Aizoaceae. Observando su desarrollo, se nota como cubre el rudimento hasta cerca del micrópilo pero no a éste. Las Figs. 24d, 24e, 24f, indican la apariencia externa de ese arilo durante su desarrollo; la Fig. 24g, representa el corte transversal del rudimento a la altura hh' indicada en la Fig. 24f. Se observa en el esquema un haz vascular, nucela, 2 tegumentos y un arilo. El arilo pues, se forma del funículo pero a) se desarrolla como un anillo de crecimiento, b) no envuelve el rudimento por completo, c) no incluye el eje principal del funículo, d) no presenta haz vascular por lo general, y si acaso está presente corresponde a una ramificación del haz principal que suplente al rudimento seminal, e) es carnoso y suave, y f) comúnmente se desarrolla en etapas de postfertilización.

Al contrario, la cubierta funicular de Opuntieae se desarrolla de un meristema lateral en ambos lados del funículo que produce márgenes. Al girar el rudimento seminal y alargarse el funículo, tiene lugar la cohesión entre extremos opuestos de

los márgenes. La zona micropilar es la primera en quedar cubierta por ese crecimiento lateral. La Fig. 25a representa un corte longitudinal de un rudimento de *P. velutina*; obsérvese como el funículo envuelve al rudimento seminal durante la época de la antesis. El haz vascular recorre la cobertura cerca del plano medio hasta la cálaza. La Fig. 25b muestra el rudimento dentro de la cobertura y la Fig. 25c representa un corte transversal del mismo a la altura *ii'* indicada en Fig. 25b. Se aprecian 3 haces vasculares, 1 en la cálaza, otro a la izquierda del primero que corresponde al funículo ya libre y fuera de la cobertura y un tercero que se localiza a la derecha del calazal en el otro lado del rudimento. El último corresponde al sector de funículo que envuelve en ese lado. A diferencia del arilo la cobertura funicular de Opuntieae a) envuelve el rudimento seminal, b) no es un anillo de crecimiento, sino que se desarrolla a través de un meristema lateral, c) incluye el eje y el haz principal del funículo, d) es una estructura dura y fibrosa y e) inicia su desarrollo en etapas ontogenéticas muy tempranas. Por lo tanto, el arilo y la cobertura funicular son 2 estructuras de origen, desarrollo y estructura diferentes y aparentemente con distinta función.

Considerada un arilo, la cobertura funicular sirvió para relacionar Cactaceae con Aizoaceae (Mauritzon, 1934; Buxbaum, 1950; Coccuci, 1961). En nuestro criterio, la estructura homóloga del arilo de Aizoaceae, es la protuberancia funicular presente en los rudimentos seminales de Pereskiaee y de Cereae. Por su origen, desarrollo, posición y forma, la protuberancia funicular semeja el inicio de un anillo de crecimiento, cuyo desarrollo es contrarrestado ontogenéticamente.

El mismo tipo de protuberancia funicular presente en Cactaceae, se encuentra en los rudimentos del género *Glinus* (Molluginaceae). Raghavan y Srinivasan (1940) y Sharma (1963) reportaron la presencia de esta estructura en dicho género describiéndola como "un tercer tegumento". Es bien conocida la estrecha relación de Molluginaceae con Aizoaceae y otras familias dentro del Orden Caryophyllales; la incidencia de la protuberancia funicular en Molluginaceae y Cactaceae y del arilo en Aizoaceae, parece soportar la hipótesis de una gradación en el desarrollo de dicha estructura en diferentes taxa, en apariencia relacionados filogenéticamente.

El funículo de algunas Cereae circunda el rudimento seminal pero carece del crecimiento lateral que exhiben las Opuntieae; parece representar la misma tendencia evolutiva del funículo en Opuntieae expresada en menor grado.

Corner (1954) y Sporne (1954) opinan que el verdadero arilo es una condición primitiva en las semillas. Van der Pijl (1972) y Bhatnagar y Johri (1972) lo consideran una adaptación ecológica y le asignan una función en la diseminación de la semilla por endozoocoria; sin embargo, la incidencia de arilo en especies bastante primitivas es alta.

La cubierta funicular de Opuntieae parece representar una adaptación ecológica pero no un carácter primitivo. Su presencia parece ligada a una mejor diseminación de la semilla pero no por endozoocoria; debido a su gran tamaño, al aspecto poco atractivo y a la dureza de la cubierta funicular, la diseminación endozoocórica de semillas de Opuntieae no parece lógica ni posible. La estructura de la envoltura sugiere protección contra la abrasión que produce la dureza del suelo y la posibilidad de retener más agua. No representa una sustitución de función de la testa como el arilo, sino un refuerzo de otra función: protección.

En todas las semillas, la capa tegumentaria externa comienza a diferenciarse desde etapas muy tempranas. Durante la antesis estas células presentan grandes vacuolas con taninos. En etapas tardías los taninos están presentes en la pared periclinal externa y las anticlinales. Parece que la presencia de taninos en la testa

contribuye a endurecer la misma y le confiere el aspecto quebradizo.

Según **Eyde** (1966), quien se refiere a los taninos en los tegumentos de las semillas de *Corokia* (Cornaceae), la amplia distribución que parecen tener los taninos, incluso en estructuras reproductivas, resta importancia a sus posibilidades taxonómicas. Su presencia en los tegumentos de los rudimentos de Cactaceae, familia tan disímil de Cornaceae, incrementa el valor de esta apreciación. Sin embargo, puede ser que el acúmulo de taninos en estructuras reproductivas, más que valor taxonómico encierre significado ecológico.

La presencia de perisperma y endosperma resulta bastante general en el grupo; esta observación difiere de la opinión expresada por **Buxbaum** (1955, 1958) y **Huber** (1929, 1937). La cantidad de perisperma y endosperma varía en las diferentes especies y existe una tendencia a disminuir su contenido conforme aumenta la succulencia del hipocótilo.

Respecto a los cotiledones se observa una tendencia semejante; en general, a hipocótilo succulento, cotiledones cortos y viceversa. Los cotiledones de *P. aculeata* muestran abundante mucílago; los autores no fueron capaces de encontrar acúmulo de almidón en los mismos, según reportó **Buxbaum** (1958). La diferente talla de los cotiledones en los diferentes taxa, constituye uno de los rasgos observados en germinación que condujeron a **Arber** (1910) a asociar Cactaceae con Nymphaeaceae.

La abundancia de cristales en tegumentos y embriones constituye una característica común en plantas que viven en suelos alcalinos.

La determinación de algunos parámetros morfológicos en rudimentos seminales y semillas y su cuantificación, podría revelar una insospechada fuente de caracteres taxonómicos, los que unidos a los caracteres florales y vegetativos, podrían contribuir a delimitar mejor las tribus, los géneros y las especies.

## REFERENCIAS

**Arber, A.**

1910. The Cactaceae and the study of seedlings. *New Phytol.*, 9: 33-337.

**Archibald, E. E. A.**

1939. The development of the ovule and the seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca* Lindley). *S. Afr. J. Sci.*, 36: 195-211.

**Bhatnagar, S. B., & B. Johri**

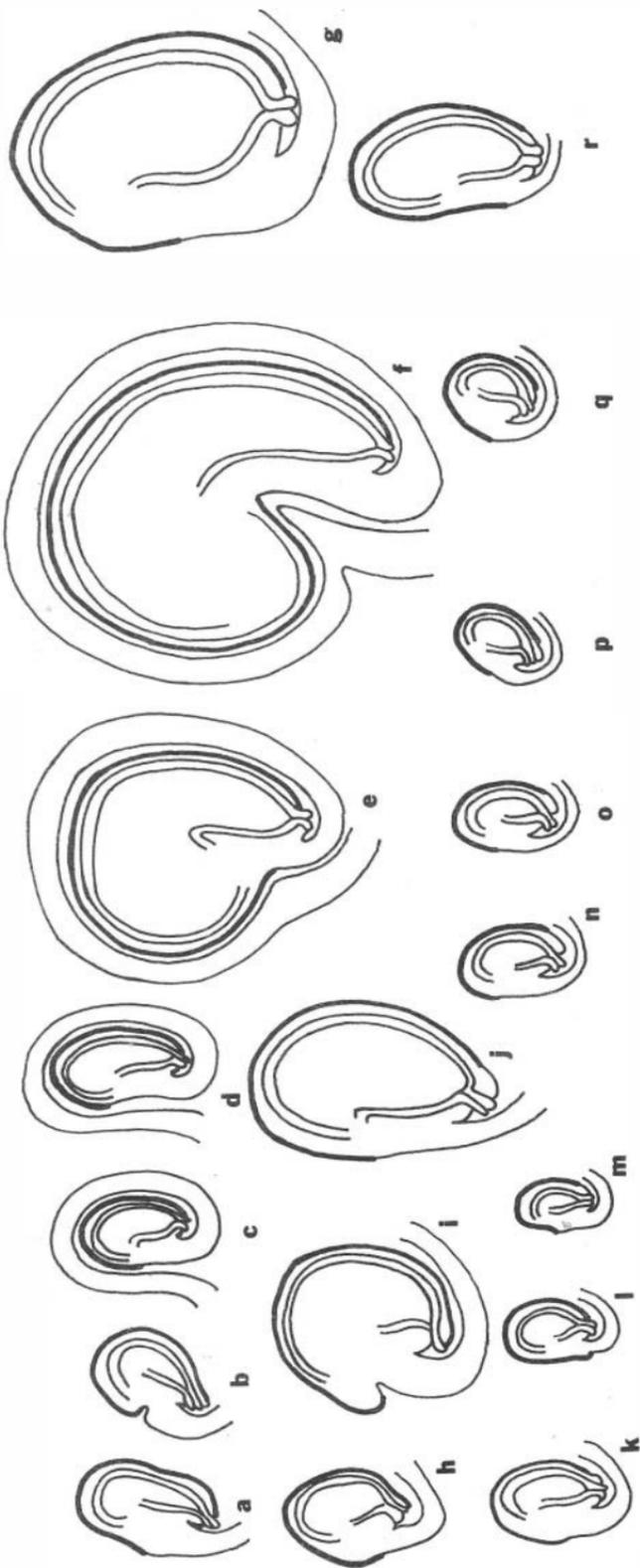
1972. Development of angiosperm seeds, p. 79-149. In T.T. Kozłowski (ed.) *Seed Biology* V. I. New York. Academic Press.

---

Fig. 1. Secciones longitudinales, plano medio, de los rudimentos seminales de Cactaceae durante la antesis.

a, *P. saccharosa*; b, *P. aculeata*; c, *P. velutina*; d, *N. auberi*; e, *O. imbricata*; f, *O. ficus-indica*; g, *N. serpentinus*; h, *P. marginatus*; i, *L. dumortieri*; j, *L. chende*; k, *A. pentagonus*; l, *M. geometrizzans*; m, *E. chiotilla*; n, *S. hamatus*; o, *H. undatus*; p, *E. anguliger*; q, *E. strictum*; *R. cassytha*.

La línea gruesa indica la extensión de la capa tegumentaria engrosada.



1

Bravo, H.

1937. *Las Cactáceas de México*. U.N.A.M. Imprenta Universitaria, México.

Britton, N., & N. Rose

1919-1923. *The Cactaceae*. Carnegie Inst. Washington Publ. No. 48 (reimpreso en 1963 por Dover Publications, Inc., N. Y.). 4 Vol.

Buxbaum, F.

1950. *Morphology of Cacti*. Roots and Stems. Pasadena, Abbey Garden Press.

Buxbaum, F.

1953. *Morphology of Cacti*. Section II. The flower. Pasadena, Abbey Garden Press.

Buxbaum, F.

1955. *Morphology of Cacti*. Section III. Fruits and Seeds. Pasadena, Abbey Garden Press.

Buxbaum, F.

1958. Morphologie der Kakteen. IV. Samen, P. 79-97. In H. Krainz, et al., *Die Kakteen*, Lieferung 9. Stuttgart.

Cocucci, A. E.

1961. Embriología de *Trianthema argentina*. *Kurtziana*, 1: 105-122.

Corner, E. J.

1954. The durian theory extended. II. The arillate fruit and the compound leaf. *Phytomorphology*, 4: 152-165.

Cronquist, A.

1968. *The evolution and classification of flowering plants*. New York, Houghton Mifflin Co.

Engleman, E. M.

1960. Ovule and seed development in certain cacti. *Amer. J. Bot.*, 47: 460-467.

Eyde, R. H.

1966. Systematic anatomy of the flower and fruit of *Corokia*. *Amer. J. Bot.*, 53: 833-847.

Fahn, A.

1967. *Plant Anatomy*. New York, Pergamon Press.

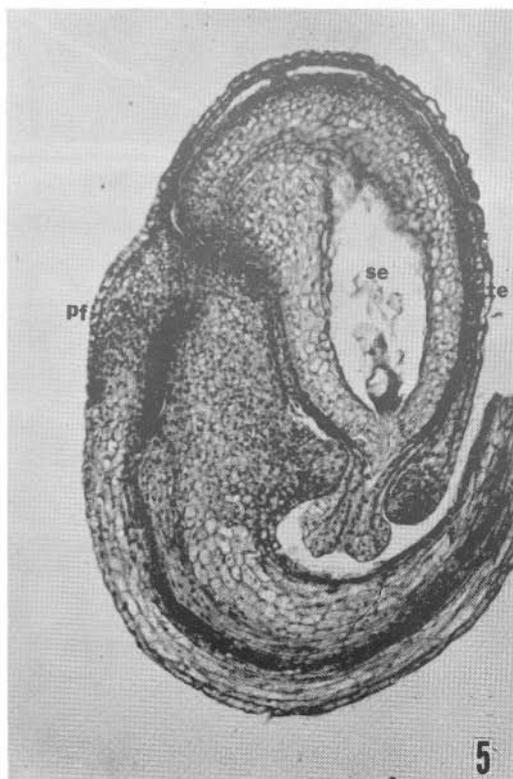
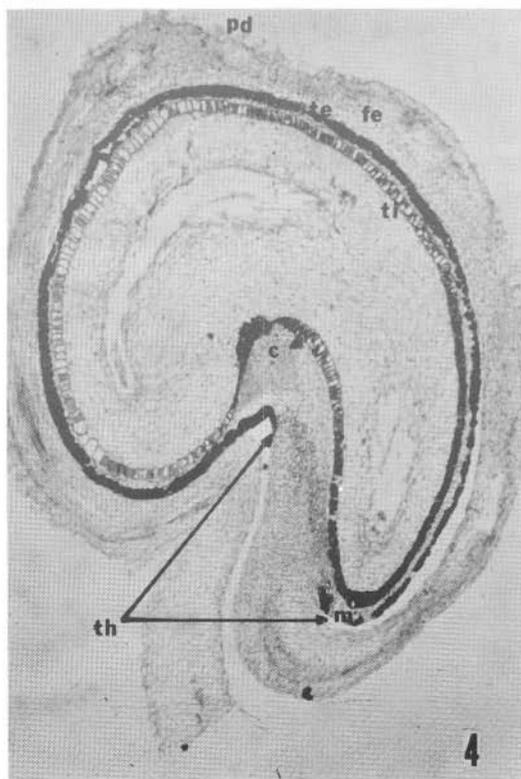
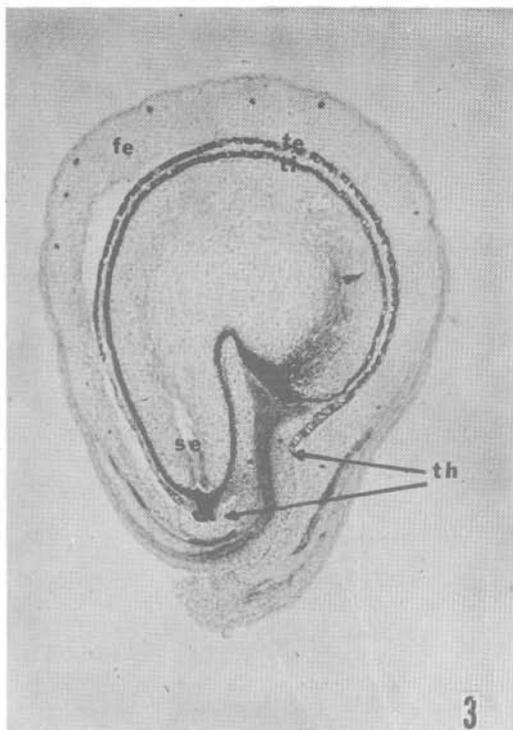
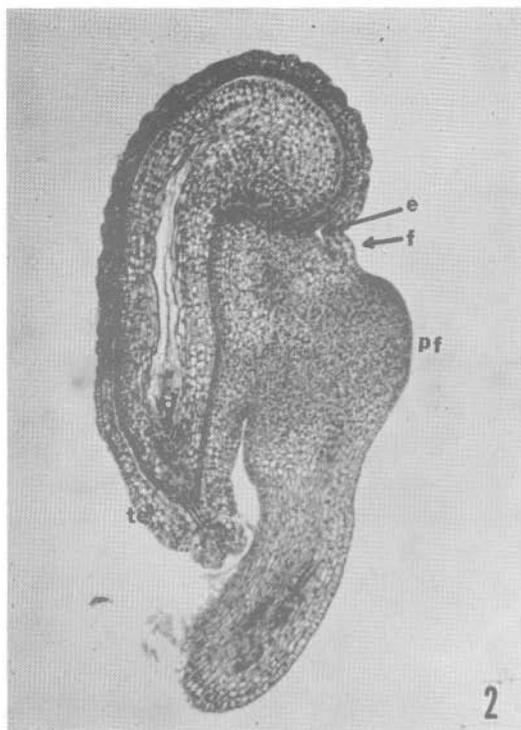
Ganong, W. F.

1898. Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. *Bot. Gaz.*, 25: 221-228.

Huber, J. A.

1929. Blüten und Samenentwicklung der Kakteen und ihre Bedeutung für deren systematische Stellung. *Monatsschr. Deutsch. Kakteen-Ges.*, 1: 175-190.

- Fig. 2. Rudimento seminal de *P. saccharosa* en sección longitudinal. te, tegumento externo; e, espacio libre entre ambos tegumentos; pf, protuberancia funicular, f, fisura.
- Fig. 3. Rudimento seminal de *O. imbricata*; fe, funículo envolvente; te, tegumento externo; ti, tegumento interno; se, saco embrionario; th, taza del hilo.
- Fig. 4. Rudimento seminal de *O. ficus-indica*; sección longitudinal. pd, papilas dorsales del funículo; fe, funículo envolvente; te, tegumento externo; ti, tegumento interno; c, cálaza; m, micrópilo; th, taza del hilo.
- Fig. 5. Rudimento seminal de *A. pentagonus*; sección longitudinal. pf, protuberancia funicular; te, tegumento externo; se, saco embrionario; f, funículo.



**Huber, J. A.**

1937. Die Entwicklung der Samen bei den Kakteen. *Cactaceae (Mail)*,: 9-12.

**Kapil, R. N., & I. K. Vasil**

1963. Ovule, p. 41-67. In P. Maheshwari (ed.), *Recent advances in embryology of angiosperms*. Delhi, Int. Soc. Plant Morphologists.

**Maheshwari, P.**

1950. *An introduction to the embryology of angiosperms*. New York, McGraw Hill Co.

**Maheshwari, P.**

1964. Embryology in relation to taxonomy, p. 55-97. In W. B. Turrill (ed.), *Vistas in Botany*. New York, MacMillan.

**Maheshwari, P. & R. N. Chopra**

1955. The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dillenii* Haw. *Phytomorphology*, 5: 112-122.

**Mauritzon, J.**

1934. Ein Beitrag zur Embryologie der Phytolaccaceen und Cactaceen. *Bot. Notiser.*, 1934 III: 135.

**Neuman, M.**

1935. Die Entwicklung des Pollens, der Samenanlage und des Embryosackes von *Pereskia amapola* var. *argentina*. *Oster. Bot. Z.*, 84: 1-30.

**Raghavan, G. S. & V. K. Srinivasan**

1940. Studies in the Indian Aizoaceae. *Ann. Bot. (London)*, N. S. 4: 651-661.

**Sass, J. E.**

1958. *Botanical Microtechnique*. Iowa State Univ. Press, Ames.

**Sharma, H. P.**

1963. Studies in the order Centrospermales II. Vascular anatomy of the flower of certain species of the Molluginaceae. *J. Indian Bot. Soc.*, 42: 19-32.

**Sporne, K.R.**

1954. Statistics and the evolution of dicotyledons. *Evolution*, 8: 55-64.

**Spurr, A. R.**

1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastr. Res.*, 26: 31-43.

**Tiagi, Y. D.**

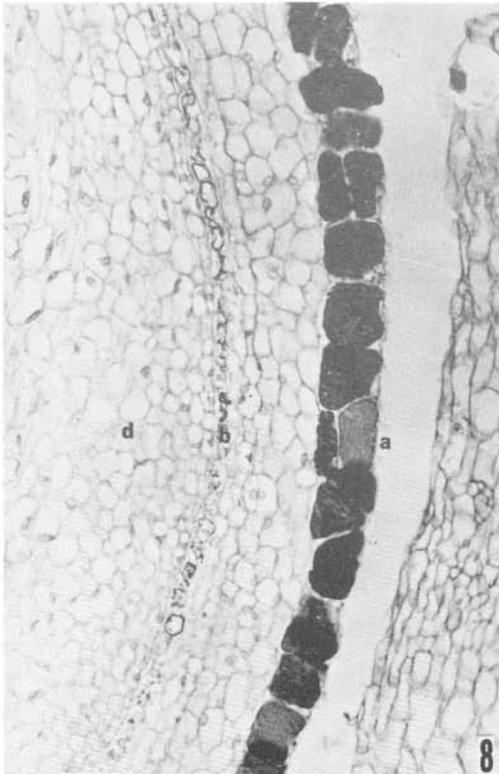
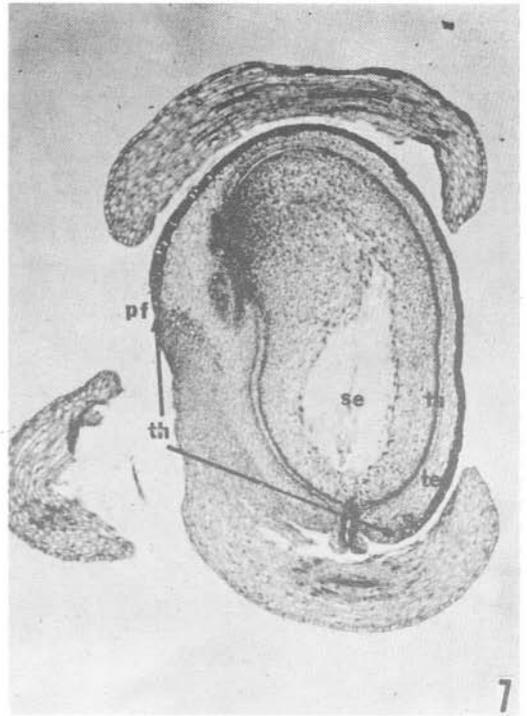
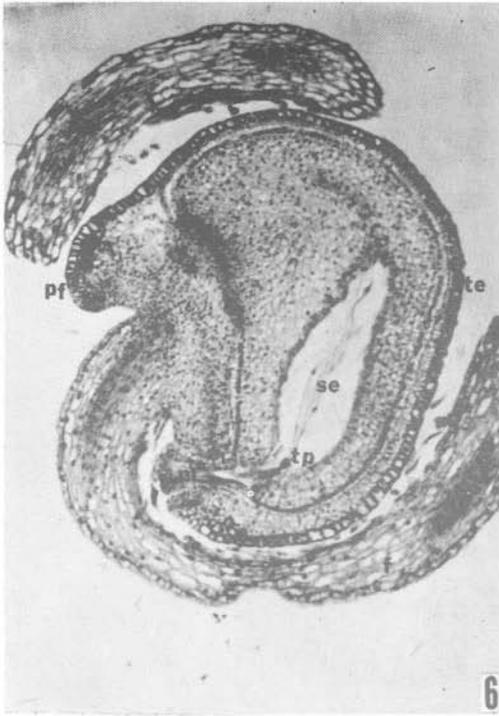
1954. Studies in the floral morphology of *Opuntia dillenii* Haw. I. Development of the ovule and gametophytes. *Bot. Notiser.*, 4: 343-356.

Fig. 6. Rudimento seminal de *L. dumortieri*; sección longitudinal. pf, protuberancia funicular; te, tegumento externo; se, saco embrionario; tp, restos del tubo polínico; m, micrópilo; f, funículo.

Fig. 7. Rudimento seminal de *N. serpentinus*; sección longitudinal. te, tegumento externo; ti, tegumento interno; se, saco embrionario; pf, protuberancia funicular; th, taza dei hilo.

Fig. 8. Tegumento del rudimento seminal de *N. serpentinus*; sección longitudinal. a, división periclinal en las células del tegumento externo; b, tegumento interno; d, nucela.

Fig. 9. Corte tangencial del rudimento de *N. auberi*. a, engrosamientos en las paredes de las células del tegumento interno.



**Tiagi, Y. D.**

1956. Polyembryony in *Mammillaria tenuis* D. C. *Bull. Bot. Soc. Univ. Saugar*, 8: 25-27.

**Tiagi, Y. D.**

1957. Studies in floral morphology. III. A contribution to the floral morphology of *Mammillaria tenuis* D. C. *J. Univ. Saugar*, 6B: 7-31.

**Tiagi, Y. D.**

1967. Contribution to the embryology of the genus *Pereskia*. Proc. 54th Indian Sci. Congr. 324-325.

**Tiagi, Y. D.**

1970. Cactaceae, p. 30-35. *In Symposium on comparative embryology of Angiosperms*. Indian Nat. Sci. Acad. New Delhi. pp. 30-35.

**Van der Pijl, L.**

1972. *Principles of dispersal in higher plants*. 2a ed. New York, Springer Verlag.

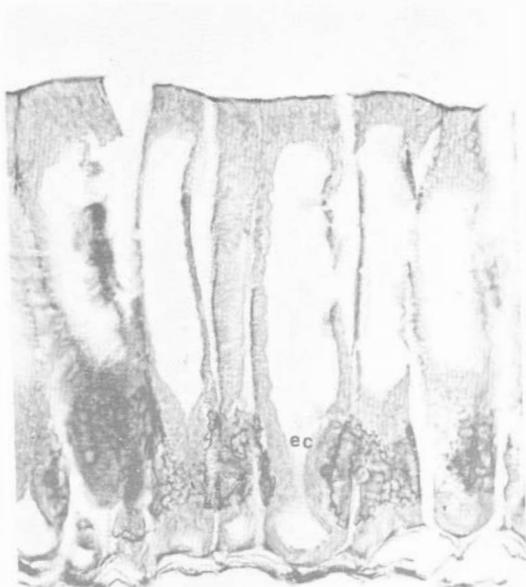
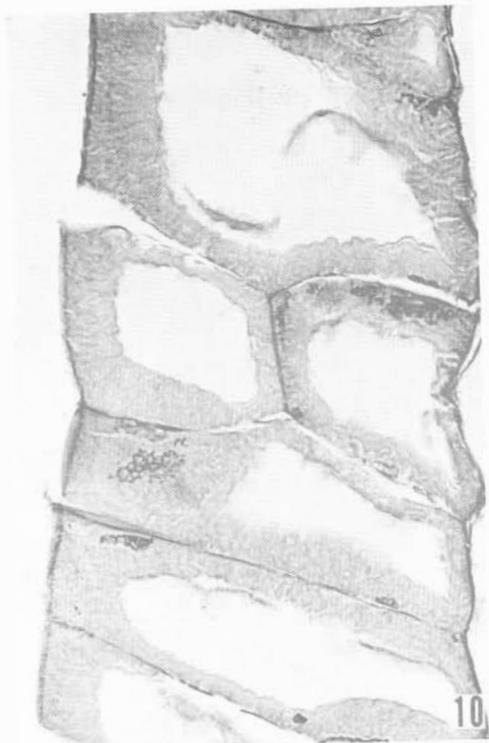
---

Fig. 10. Células engrosadas en la testa de *N. serpentinus*.

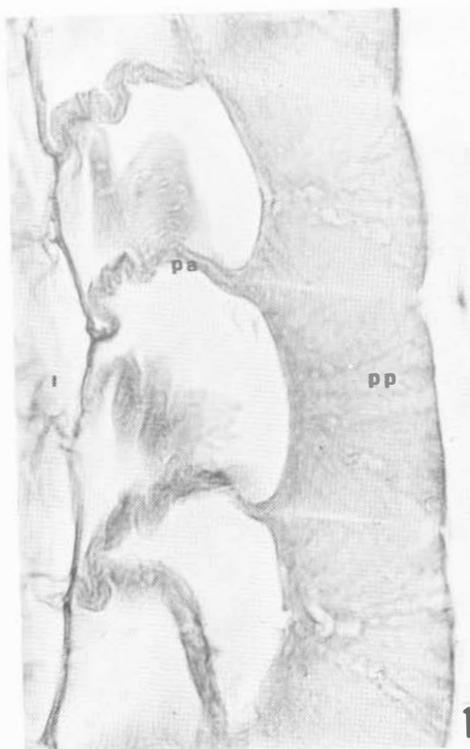
Fig. 11. Células engrosadas en la testa de *N. serpentinus*. Se localizan únicamente en la zona calazal, ec, engrosamientos convexos de la pared celular.

Fig. 12. Tegumento externo de *P. saccharosa*. pa, pared anticlinal doble; pp, pared periclinal; r, restos de las capas internas desintegradas.

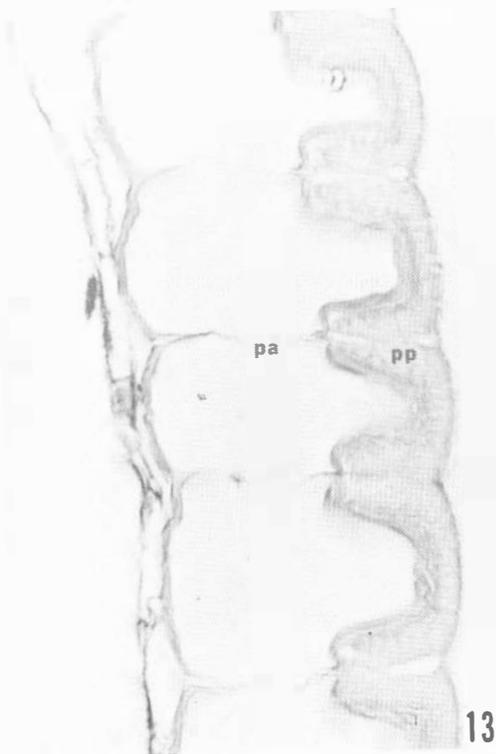
Fig. 13. Tegumento externo de *E. strictum*. pp, pared periclinal; pa, pared anticlinal.



11

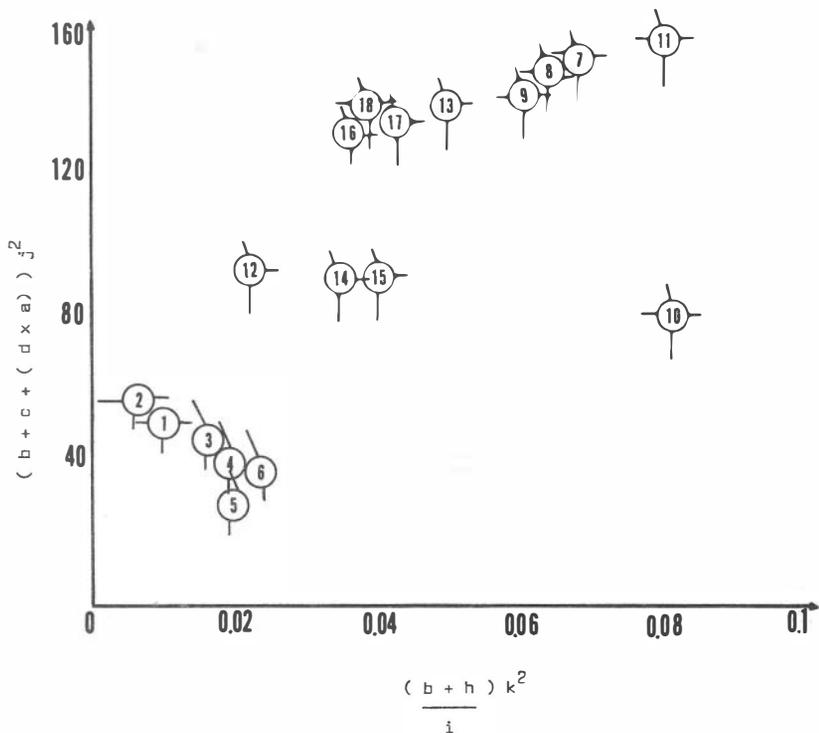


12



13

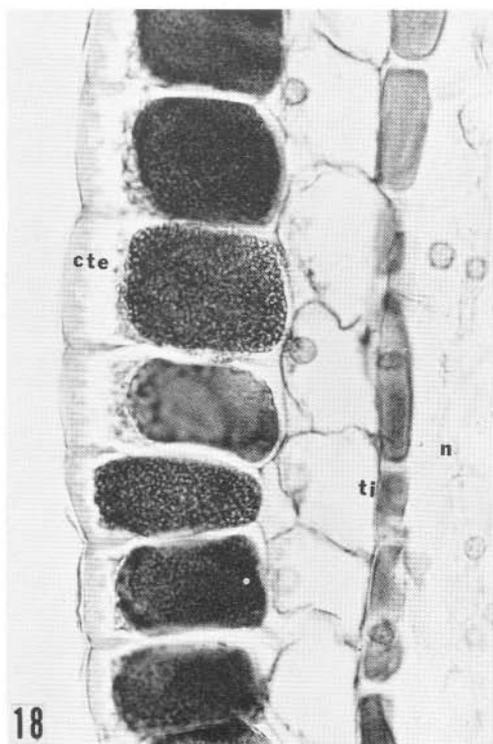
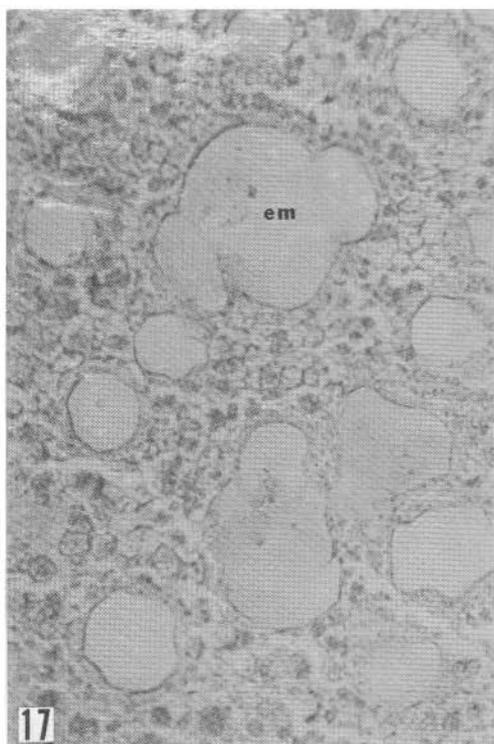
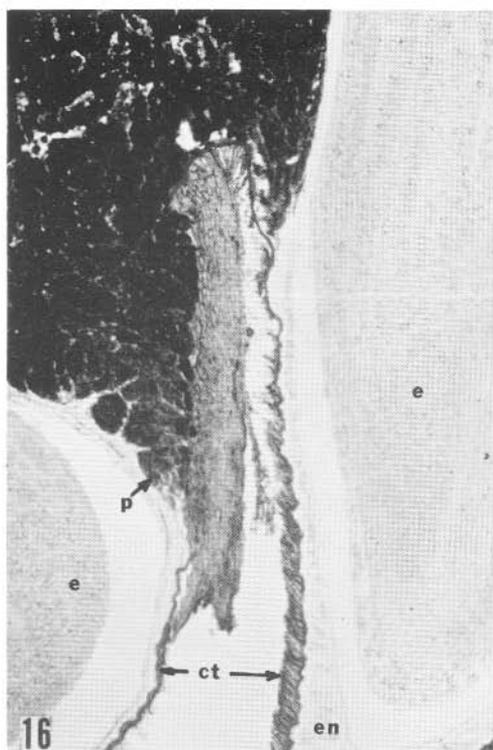
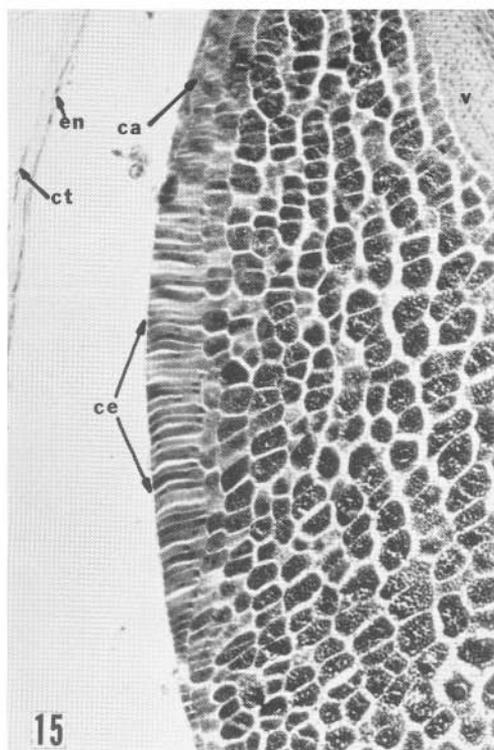
Fig. 14. Secciones longitudinales, plano medio de los embriones de las diferentes especies de Cactaceae.  
a, *P. aculeata*; b, *P. saccharosa*; c, *P. velutina*; d, *N. auberi*; e, *O. imbricata*; f, *O. ficus-indica*; g, *P. marginatus*; h, *L. dumortieri*; i, *L. chende*; j, *N. serpentinus*; k, *M. geometrizzans*; l, *A. pentagonus*; m, *E. chiotilla*; n, *S. hamatus*; o, *H. undatus*; p, *E. strictum*; q, *E. anguliger*; *R. cassytha*.



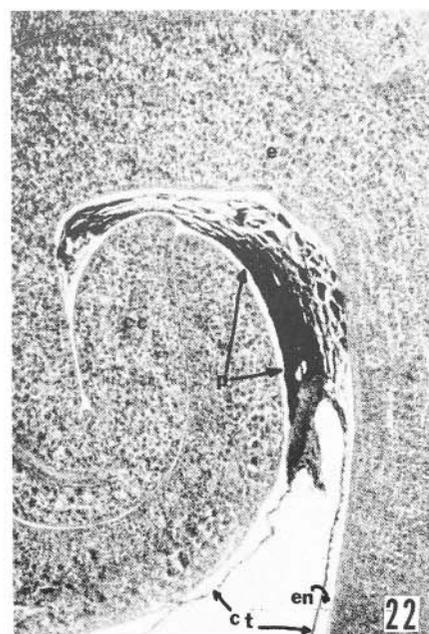
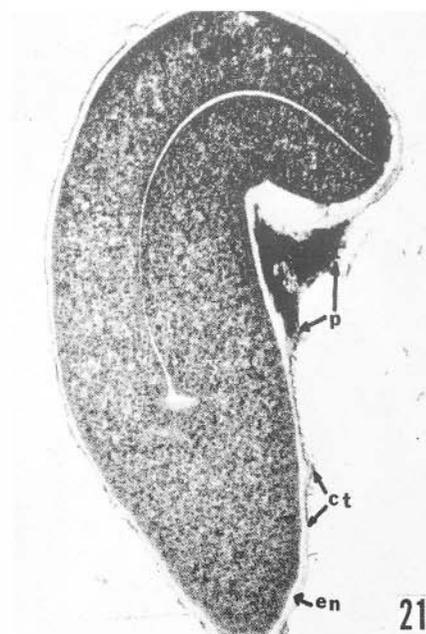
Indices radiales empleados:

- Condición basal: funículo corto engrosamiento dorsal incompleto, endosperma alrededor de la radícula, protuberancia funicular ausente.
- Fúnculo circundante.
- Fúnculo envolvente.
- Engrosamiento dorsal de la capa tegumentaria.
- Engrosamiento dorsal y ventral de la capa tegumentaria.
- Endosperma rodeando el hipocótilo y la radícula.
- Endosperma alrededor de la radícula, el hipocótilo y los cotiledones.
- Con protuberancia funicular.

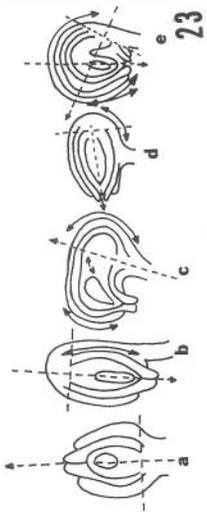
- Fig. 15. Células epidérmicas de la radícula de *N. serpentinus*. ce, células epidérmicas alargadas radialmente; ca, caliptra; en, endosperma; ct, cutícula.
- Fig. 16. Semilla madura de *O. imbricata*; sección longitudinal. e, embrión curvo; p, perisperma; ct, cutícula; en, endosperma.
- Fig. 17. Espacios intercelulares llenos de mucílago en los cotiledones de *P. aculeata*. em, espacios con mucílago.
- Fig. 18. Tegumentos de la semilla de *R. cassytha*. cte, células del tegumento externo; ti, tegumento interno; n, nucela.



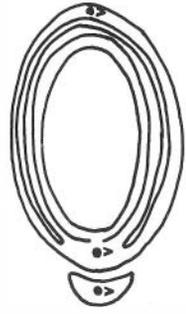
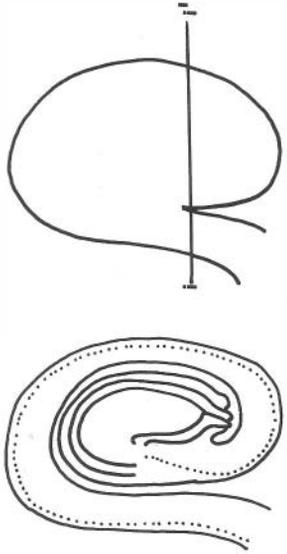
- Fig. 19. Semilla de *N. serpentinus* mostrando parte del embrión. p, perisperma.
- Fig. 20. Semilla de *P. marginatus*; corte longitudinal, plano medio. p, perisperma; ct, cutícula; en, endosperma; cv, cilindro vascular.
- Fig. 21. Semilla de *S. hamatus*; corte longitudinal. en, endosperma; cc, cotiledones; ct, cutícula; p, perisperma.
- Fig. 22. Semilla de *N. auberi*; corte longitudinal. en, endosperma; cc, cotiledones; p, perisperma; ct, cutícula.



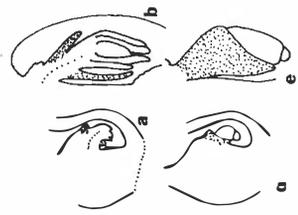
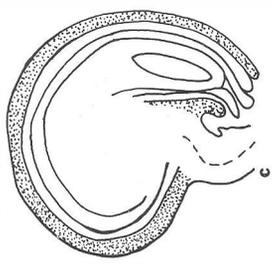
- Fig. 23. Esquema de las diferentes posiciones ovulares. a, ortótropo; b, anátropo; c, campilótropo; d, hemianátropo; e, anfítropo.  
Las flechas de línea continua indican la dirección del crecimiento y las flechas de línea discontinua la dirección de los ejes.
- Fig. 24. Desarrollo de un arilo típico en Aizoaceae.
- Fig. 25. Rudimento seminal de *P. velutina* durante la antesis. a, corte longitudinal del rudimento; vista externa del rudimento; c, corte transversal del rudimento a la altura ii' indicada en la Fig. 25b. v, haces vasculares.



23



25



24

