



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**Ontogenia de los apéndices seminales en la familia Cactaceae**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**SANDRA RIOS CARRASCO**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CDMX. NOVIEMBRE, 2017**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**Ontogenia de los apéndices seminales en la familia Cactaceae**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**SANDRA RIOS CARRASCO**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**MÉXICO, CDMX. NOVIEMBRE, 2017**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/703/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramirez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **4 de septiembre de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** del (la) alumno(a) **RIOS CARRASCO SANDRA** con número de cuenta **308270778** con la tesis titulada "**Ontogenia de los apéndices seminales en la familia Cactaceae**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA**:

Presidente: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO  
Vocal: DRA. SILVIA ESPINOSA MATÍAS  
Secretario: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES  
Suplente: DRA. MARIANA ROJAS ARÉCHIGA  
Suplente: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx. a 18 de octubre de 2017

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MJFM/ASR/gr\*

## **Agradecimientos institucionales**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación y la motivación para continuar con mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado durante mis estudios de maestría.

También quiero externar un profundo agradecimiento a la Dra. Sonia Vázquez Santana por hacerme parte de su equipo, con el cual aprendí muchas de las cosas que se ven reflejadas en este trabajo.

A mi comité tutor, la Dra. Judith Márquez y al Dr. Salvador Arias por todas sus recomendaciones, y por siempre estar en la disposición de apoyar durante el desarrollo del proyecto.

## **Agradecimientos académicos**

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi segundo hogar una vez más, y por continuar nutriendo mi formación académica y personal.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana por confiar en mi para la realización de este proyecto, por no ponerme límites, sino alimentar mi curiosidad, y por contagiarme su pasión y sabiduría por las plantas.

A los miembros del jurado, la Dra. Judith Márquez Guzmán, la Dra. Martha Martínez Gordillo, la Dra. Silvia Espinosa Matías, el Dr. Salvador Arias Montes y la Dra. Mariana Rojas Aréchiga, por los valiosos comentarios que contribuyeron a mejorar el trabajo.

Al M. en C. Aldebaran Camacho Velázquez por ser mi maestro. Además, por la paciencia, el tiempo y esfuerzo que puso en este trabajo. Gracias por estar conmigo durante todo el proceso.

A la Dra. Silvia Espinosa Matías, por el procesamiento y la toma de fotomicrografías en el Microscopio Electrónico de Barrido de la Facultad de Ciencias, UNAM. Realmente fue mucho tiempo de trabajo invertido, por lo que su aportación fue parte fundamental para la realización del trabajo, sin contar las sugerencias tan útiles para la mejora del mismo.

A la M. en F. P. Ana Isabel Bieler Antolín por la toma de fotomicrografías en el Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Al Dr. Salvador Arias por proporcionar semillas de la colección especial de Cactáceas.

Al Biól. Jerónimo Reyes y a Omar Zorzano por la donación de semillas de la Colección Especial de Cactáceas del Jardín Botánico de la UNAM.

A la M. en C. Laura Patricia Olgún Santos por estar siempre al pendiente de las cactáceas con las que se realizó este estudio, que se encuentran en el invernadero en la Facultad de Ciencias, UNAM.

A la M. en C. Mónica Karina Pérez Pacheco por el apoyo técnico en el laboratorio. Gracias por compartir tu experiencia profesional.

Al Biól. César Adrián González Martínez por las clases de Photoshop y por todas las sugerencias.

Al Biól. Pactli Fernando Ortega González por sus revisiones, consejos y apoyo constantes.

A los M. en C. Aldebaran Camacho, Rocío Hernández Cruz, Nadia Castro y al Biól. Alberto Carrasco, por el apoyo en la salida de campo.

Al laboratorio de Desarrollo en Plantas y a todos sus miembros por el espacio y el equipo que se requirió para realizar el trabajo.



## **Agradecimientos a título personal**

Agradezco principalmente a la persona que estuvo conmigo durante este proceso. César, gracias por ser mi apoyo y motivación. Agradezco todo el impulso que me das para poder alcanzar mis metas. ¡Te amo!

Agradezco a mi familia, por ser tan pacientes y comprensivos en aquellos momentos en los que no nos podemos ver. A mis papás por esas visitas que nos llenan de gusto, gracias por la motivación, las porras a distancia, este trabajo también es suyo. A mis hermanos por hacerme pasar momentos tan divertidos. A Sam y Santy que me han hecho descubrir tanta ternura. A Mia por ser mi compañera de desvelos y mi alarma despertador durante tantos años. ¡Los amo!

A Sony, una vez más agradezco la confianza que has depositado en mí. Estoy muy agradecida y muy contenta por formar parte de tu familia académica.

Al club de lectura, Axel, Benjamín, Brenda, Iris, Mayra y Sara, porque son los únicos amigos que para reunirnos debemos hacer tarea. Gracias por todo el apoyo moral.

A Lalo, por todas esas pláticas tan profundas llenas de saber.

A mi hermana Linares, la distancia no impide que nos apoyemos.

Al cuarteto dinámico Pac, Ros y Adi porque el laboratorio sin ustedes no es tan divertido.

Gracias Alde una vez más, por tanta ayuda que me has dado. Realmente sin tu apoyo esto no se hubiera logrado.

A toda la familia de Desarrollo en Plantas por la grata convivencia. Las navidades en el laboratorio se han vuelto una fecha oficial en mi calendario.

*A Burbo*

# Índice

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	2
<b>1. Introducción</b> .....	3
<b>2. Antecedentes</b> .....	6
2.1. Clasificación de los apéndices seminales .....	6
2.1.1. Sarcotesta .....	6
2.1.2. Arilo .....	6
2.1.3. Ariloide .....	7
2.1.4. Carúncula .....	7
2.1.5. Estrofiolo .....	8
2.1.6. Elaiosoma .....	8
2.1.7. Controversia en algunos términos de apéndices seminales .....	8
2.2. La familia Cactaceae .....	10
2.3. Apéndices seminales en la familia Cactaceae .....	10
<b>3. Objetivos</b> .....	11
3.1. Objetivo general.....	12
3.2. Objetivos particulares .....	12
<b>4. Materiales y métodos</b> .....	13
4.1. Revisión bibliográfica de los apéndices seminales en Cactaceae.....	13
4.2. Sistemas de estudio .....	13
4.3. Colecta del material biológico .....	14
4.4. Procesamiento del material biológico .....	15
4.5. Pruebas histoquímicas .....	16
4.6. Reconstrucción de caracteres ancestrales .....	16
<b>5. Resultados</b> .....	17
5.1. Apéndices seminales en Cactaceae .....	17
5.2. Ontogenia de los apéndices seminales .....	20
5.2.1. Arilo .....	20

5.2.2. Ariloide .....	26
5.3. Histoquímica de semillas. Elaiosomas .....	38
5.4. Reconstrucción de caracteres ancestrales de los apéndices seminales .....	39
<b>6. Discusión</b> .....	41
6.1. Apéndices seminales en Cactaceae .....	41
6.2. Arilo y ariloide .....	41
6.3. Cubierta funicular en Opuntioideae .....	43
6.4. Elaiosomas en Cactaceae .....	44
6.5. Evolución de los apéndices seminales en Cactaceae .....	45
<b>7. Conclusiones</b> .....	47
<b>8. Bibliografía</b> .....	48
<b>9. Anexos</b> .....	52
Anexo I. Imágenes de las especies estudiadas .....	52
Anexo II. Tabla con los taxones donde se han mencionado los apéndices seminales .....	53
Anexo III. Esquemas de óvulo y de semillas .....	56
Anexo IV. Micromorfología de las semillas de las especies estudiadas.....	57

## Resumen

Los apéndices seminales son estructuras externas a las semillas que se originan de tejidos de diferentes partes del óvulo, y dependiendo de la estructura que los origina, es el nombre que reciben. En la familia Cactaceae se ha mencionado la presencia de alas, lana, arilo, carúncula, estrofiolo y elaiosoma. Se realizó una revisión bibliográfica para conocer todas las especies en donde se ha mencionado la presencia de apéndices, con base en ésta se seleccionaron ocho especies de diferentes clados para estudiar el desarrollo de los apéndices. Finalmente, se realizó una reconstrucción de caracteres ancestrales para conocer el origen de los distintos tipos de apéndices que se presentan en la familia Cactaceae. Los resultados muestran que en 31 géneros de la familia Cactaceae se ha reportado la presencia de apéndices seminales, especialmente en la subfamilia Cactoideae. Las especies de estudio fueron: *Ariocarpus kostchoubeyanus*, *Aztekium ritterii*, *Blossfeldia liliputana*, *Gymnocalycium mihanovichii*, *Lophophora williamsii*, *Parodia ottonis*, *Rebutia minuscula* y *Thelocactus leucacanthus*, en ellos se describe la ontogenia del apéndice seminal. Los resultados del desarrollo obtenidos y aquellos reportados previamente para Pereskioideae y Opuntioideae fueron comparados y el análisis muestra que la familia Cactaceae sólo presenta especies con semillas con arilo o ariloide, descartando la presencia de carúncula y estrofiolo. Las pruebas histoquímicas comprueban que las especies de estudio presentan elaiosoma debido a la presencia de lípidos y polisacáridos. La reconstrucción de caracteres ancestrales predice que el carácter ancestral es el arilo, ya que se presenta en la subfamilia Pereskioideae. El ariloide se originó cuatro veces con mayor frecuencia en el clado central de las Cactoideae (Core Cactoideae). Por otra parte, la subfamilia Opuntioideae no presenta arilo, sino que exhibe una modificación en el funículo que inicia desde del desarrollo de los óvulos. Este es el primer estudio comparativo de apéndices seminales en Cactaceae donde se esclarece el origen de dichas estructuras, con ello se espera que los términos se usen correctamente en futuros trabajos.

## Abstract

Seed appendages are outgrowths of the seed and come from tissues of different parts of the ovule. What they are called depends on the tissue from which they originate. In Cactaceae the presence of wings, wool, arils, caruncles, strophioles and elaiosome on the seeds has been mentioned. In order to list all the species with seed appendages in the Cactaceae, a bibliographic review was made. Based on this, eight species from different clades were chosen to study the development of its appendage. In order to ascertain the ancestral character, we performed an ancestral character reconstruction. The results indicated that 31 genera of the Cactaceae have seed appendages, most frequently in the subfamily Cactoideae. Of these, we selected *Ariocarpus kostchoubeyanus*, *Aztekium ritteri*, *Blossfeldia liliputana*, *Gymnocalycium mihanovichii*, *Lophophora williamsii*, *Parodia ottonis*, *Rebutia minuscula* and *Thelocactus leucacanthus* to study the ontogeny of the seed appendage. The results obtained and those previously reported for Pereskioideae and Opuntioideae were compared and the analysis shows that only seeds with an aril or arillode are present in the Cactaceae, thus the presence of caruncles and strophioles is discounted. The histochemical tests show that the species of study presents elaiosome due to the content of lipids and polysaccharides. The ancestral character reconstruction estimates that the aril is the ancestral character since it is presented in the Pereskioideae subfamily. The arillode has four different origins in the phylogeny, more frequently present in the Core Cactoideae. Moreover, the subfamily Opuntioideae does not have an aril like the others, but exhibits a modification in the funiculus which starts from the ovule development. This is the first comparative study of seed appendages in Cactaceae where the origin of these structures is clarified, with which it is expected that the terms will be used appropriately in future works.

## 1. Introducción

Los apéndices seminales son estructuras conspicuas en la parte externa de la semilla caracterizados como facilitadores de la dispersión (Gorb y Gorb, 2003). Algunos de los apéndices seminales que se conocen son las alas, lana, la sarcotesta, el arilo, el ariloide, la carúncula y el estroffolo (van der Pijl, 1972). Los apéndices seminales han sido estudiados a lo largo de los años en diferentes familias que los presentan, asimismo se les asignaron los nombres dependiendo del tejido del óvulo que les da origen (Bâillon, 1874; Endress, 1973; Zhang *et al.*, 2011). Los apéndices seminales son útiles para la delimitación de especies (Arias y Sánchez-Martínez, 2010), así como para entender la evolución de la cubierta seminal por medio del desarrollo de las semillas (Endress, 2011; Zhang *et al.*, 2011). Ecológicamente, se ha estudiado el papel que juegan en la dispersión de las semillas por medio de la recompensa que representan para los animales dispersores (van der Pijl, 1972; Boesewinkel y Bouman, 1984; Silveira *et al.*, 2016).

A pesar de la importancia que representan los apéndices seminales, el conocimiento acerca de su origen es escaso. La carencia de esta información implicaría errores en las descripciones de las semillas que podrían verse reflejados en otros estudios, como por ejemplo, los taxonómicos, evolutivos o ecológicos (Tokuoka, 2007; Rojas-Aréchiga, 2012). Diversos estudios, y en los propios diccionarios de botánica que hacen referencia a los apéndices seminales, dejan en evidencia que se han utilizado los términos de manera indistinta, hasta el punto de considerarlos sinónimos (Font Quer, 1993).

Por lo tanto, es necesario realizar estudios embriológicos comparativos en taxones que incluyan especies con apéndices seminales, para conocer la ontogenia de dichas estructuras, y entonces asignar el término correcto. Una vez asignado el nombre correcto a los apéndices, es cuando se podrán utilizar como caracteres taxonómicos que impliquen homologías (Tokuoka, 2007). Además, podrían considerarse como un carácter que funcione para la delimitación de taxones, dada la importancia que tiene la Embriología en el campo de la Sistemática y la Evolución (Sporne, 1980; Tobe, 1989).

La mayoría de los estudios que se han realizado mencionan que muchas de las semillas que presentan apéndices carnosos se encuentran en los trópicos, tal como se han reportado para especies de las familias Euphorbiaceae, Fabaceae y Passifloraceae (Grear y Dengler, 1976; Tokuoka, 2007; Severino *et al.*, 2012; Silveira *et al.*, 2016). En cambio, para la familia Cactaceae, principalmente de

zonas áridas, sólo se menciona la presencia de distintos tipos de apéndices a nivel genérico y específico, con poca o nula información que detalle las características y origen de dichas estructuras.

En general, para la familia Cactaceae se ha hecho mención de seis diferentes tipos de apéndices seminales: alas, lana, arilo, carúncula, estrofiolo y elaiosoma (Bregman, 1988; Anderson, 2001; Rojas-Aréchiga, 2009). Uno de los principales problemas en la asignación de los términos es la interpretación de arilo. En familias como Fabaceae (Rodríguez-Riaño *et al.*, 2006), Passifloraceae (Zhang, 2013), Turneraceae (González y Arbo, 2013) y Thymelaceae (Venugopal y Marbaniang, 2015) se hace mención del arilo como una estructura carnosa que facilita la dispersión de las semillas, mientras que en Cactaceae se hace referencia al arilo en dos interpretaciones distintas. Primero, en las descripciones se denominan semillas ariladas a aquellas que poseen una excrecencia carnosa, como se ha reportado en *Blossfeldia liliputana* (Barthlott y Porembski, 1996; Anderson, 2001), *Escobaria* (Britton y Rose, 1923) y algunas especies de *Mammillaria* (Britton y Rose, 1923; Reppenhagen, 1991). En el segundo caso, se les llama semillas ariladas (Barthlott y Hunt, 1993) o semillas con arilo funicular a aquellas especies de la subfamilia Opuntioideae (Kiesling, 1984), cuyo arilo conforma una cubierta que tempranamente envuelve al óvulo durante su desarrollo (Silva, 2007; Paredes, 2016).

La segunda problemática importante es que, para la familia Cactaceae, se han reportado semillas con estrofiolo (Barthlott y Hunt, 2000; Scheinvar, 2004; Rojas-Aréchiga, 2012); sin embargo, autores como van der Pijl (1972) y Silveira *et al.* (2016) ilustran el desarrollo del estrofiolo a partir de la zona de la rafe, pero utilizan como modelo los óvulos anátropos, donde la zona de la rafe es conspicua. La familia Cactaceae se caracteriza por tener óvulos campilótropos, los cuales tienen la zona de la rafe muy reducida y casi imperceptible debido a la curvatura de la nucela y de los tegumentos, por esta razón se pone en duda si el apéndice seminal que presentan dichas semillas, se trata realmente de un estrofiolo proveniente de la rafe.

Por otra parte, las descripciones y los estudios ecológicos que mencionan la presencia de elaiosomas en las semillas, hacen referencia al contenido lipídico del apéndice y al modo de dispersión, mas no al origen morfológico del mismo (Bregman, 1988; Rojas-Aréchiga, 2009; Lengyel *et al.*, 2010). Para conocer con certeza el origen de los elaiosomas reportados para la familia Cactaceae, el presente estudio comprende un análisis morfo-anatómico durante el desarrollo de las semillas de diferentes especies pertenecientes a la familia.

Finalmente, los estudios de micromorfología en las semillas permiten conocer los atributos morfológicos que pueden ayudar a la delimitación de taxones hasta nivel de especie. Se utilizan



caracteres como tamaño, forma, ornamentación, y características particulares de la epidermis de la cubierta seminal (Plaza *et al.*, 2004). Con el fin de sumar información a las descripciones de semillas de la familia Cactaceae, particularmente complementando el trabajo realizado por Barthlott y Hunt (2000) sobre la descripción detallada de las semillas de la subfamilia Cactoideae, en el presente trabajo se estudió la micromorfología de algunas especies de cactáceas con apéndices seminales.

## 2. Antecedentes

### 2.1. Clasificación de los apéndices seminales

Los apéndices seminales son estructuras externas que forman parte de la semilla, cuya morfología se ha relacionado con los mecanismos de dispersión (van der Pijl, 1972; van Rheede van Oudtshoorn y van Rooyen, 1999). Los apéndices relacionados con la anemocoria, generalmente son alas, pelo, lana u otras estructuras que facilitan la dispersión por viento de las semillas (Schmidt, 2007). Existen otros tipos de apéndices que, dada su apariencia carnosa y su contenido nutritivo, implica un tipo de recompensa para los animales dispersores (Hughes y Westoby, 1992; Gómez *et al.*, 2005; Lengyel *et al.*, 2010). Dentro de este tipo de apéndices se encuentran la sarcotesta, el arilo, el ariloide, la carúncula y el estrofiolo (van der Pijl, 1972; Silveira *et al.*, 2016).

A pesar de que la importancia de los apéndices seminales radica en las interacciones con el vector de dispersión, el conocimiento general sobre éstos es escaso. Además, no se debe dejar de lado la importancia taxonómica y evolutiva que representan (Tokuoka, 2007). Las descripciones de cada uno de los apéndices carnosos, se han hecho con base en especies modelo en particular, y para cada uno de ellos, el nombre fue asignado con base en el tejido del que se originaron, por el contenido lipídico o por su función ecológica (Bâillon, 1874; Sernander, 1906).

#### 2.1.1. Sarcotesta

La sarcotesta es un apéndice seminal que se refiere a una testa o cubierta carnosa (Moreno, 1984; Font Quer, 1993; Valencia-Avalos *et al.*, 2012). En las descripciones que se han realizado en especies con sarcotesta, se sabe que se trata del tegumento externo, diferenciado en pulpa en la semilla madura, lo que le da la apariencia carnosa y colorida (Meeuse y Bouman, 1974). Particularmente en especies como *Punica granatum* la sarcotesta proviene de la mesotesta (Corner y Edred, 1976; Johri *et al.*, 1992). La sarcotesta es un apéndice considerado como primitivo ya que lo presentan algunas angiospermas tempranamente divergentes (van der Pijl, 1972). Bewley *et al.* (2013) mencionan que se trata de una característica adaptativa convergente, debido a su incidencia en diferentes familias, desde gimnospermas hasta angiospermas.

#### 2.1.2. Arilo

Actualmente, el término arilo se refiere a las estructuras carnosas que crecen en la parte externa de la semilla, las cuales se origina a partir del funículo, generalmente después de la fecundación (van der

Pijl, 1972; Boesewinkel y Bouman, 1984; Gorb y Gorb, 2003; Zhang *et al.*, 2011; Silveira *et al.*, 2016). El significado de arilo ha sido controversial a lo largo de las descripciones realizadas hasta el momento (Font Quer, 1993), de hecho, anteriormente se utilizaba este término para cualquier estructura carnosa externa de las semillas (Endress, 1973; Corner y Edred, 1976; Bewley *et al.*, 2013), incluso se llegó a hacer la diferencia entre el arilo funicular llamándolo “arilo verdadero” del resto de los “arilos” provenientes de otros tejidos. También se ha considerado como un tercer tegumento (Endress, 2011), porque conforma una cubierta adicional considerada una estructura de atracción. Actualmente, dadas las confusiones con los términos y que los estudios se han realizado en diferentes familias de manera aislada, no se sabe si se trata de una homología entre los grupos que exhiben arilos, y aunque las definiciones han variado a través del tiempo, se ha conservado la concepción de que un arilo proviene de tejido funicular (Rodríguez-Riaño *et al.*, 2006; Venugopal y Marbaniang, 2015). Lo anterior se apoya en los trabajos que se han realizado sobre la ontogenia del arilo (Zhang *et al.*, 2014), incluso se propone el estudio de los mecanismos moleculares que podrían desencadenar el desarrollo del arilo, a partir de genes involucrados en el desarrollo temprano del óvulo (Silveira *et al.*, 2016).

### **2.1.3. Ariloide**

En la actualidad no existe una definición uniforme de ariloide. Font Quer (1993) lo define como excrecencia semejante al arilo, además menciona que la forma más correcta de nombrarlo es arilodio. Sin embargo, van der Pijl (1972) lo define e ilustra como una estructura que se origina de la zona circundante del micrópilo y funículo, considerándolo una transición entre el arilo y la carúncula, y lo nombra “ariloide completo”.

En el presente trabajo se tomará en cuenta esta calificación, ya que otras propuestas sobre apéndices seminales, o bien no lo consideran o lo ponen como un tipo de apéndice que engloba tanto la carúncula como el estrofiolo (Gorb y Gorb, 2003; Rodríguez-Riaño *et al.*, 2006; Silveira *et al.*, 2016).

### **2.1.4. Carúncula**

Según Font Quer (1993), la carúncula es una excrecencia carnosa de pequeñas dimensiones. La carúncula es otro tipo de apéndice seminal que, a pesar de la controversia de los términos, sobre todo con el arilo (Bewley *et al.*, 2013; Silveira *et al.*, 2016), se ha logrado generalizar una definición basada en los tejidos que le dan origen. Se refieren a la carúncula como una estructura carnosa que se desarrolla a partir del tegumento cercano a la zona micropilar (van der Pijl, 1972; Zhang *et al.*, 2011,

2014; Zhang, 2013). Aunque algunos autores continúan llamándolo arilo micropilar (Font Quer 1993; Gorb y Gorb, 2003), otros prefieren solamente el término carúncula para evitar confusiones (Leal *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2011).

### **2.1.5. Estrofiolo**

El estrofiolo es una excrescencia que se forma a partir de la rafe (van der Pijl, 1972). El problema con este término es que, junto con la carúncula, los consideran a ambos como ariloides (Gorb y Gorb, 2003; Silveira *et al.*, 2016), e incluso los toman como sinónimos (Font Quer, 1993). El estrofiolo frecuentemente es confundido con el arilo debido a la cercanía de las estructuras que les dan origen. De hecho, Grear y Dengler (1976) consideran que debido a la cercanía de la rafe con el funículo, el estrofiolo debe considerarse un tipo de arilo que rodea el borde alargado del hilo, que particularmente caracteriza a las semillas de *Eriosema* y otras fabáceas. Por otra parte el término estrofiolo lo utilizan para describir una pequeña área circular en la zona de la rafe o la cálaza, por donde entra el agua que permite la germinación de las semillas principalmente de fabáceas (Martens *et al.*, 1995, Serrato-Valenti *et al.*, 1995; Karaki *et al.*, 2012).

### **2.1.6 Elaiosoma**

Las primeras descripciones que se hicieron de los elaiosomas en las semillas fueron para referirse a aquellas estructuras con contenidos exclusivamente lipídicos, especializadas en la dispersión de las semillas por hormigas (mirmecocoria) (Sernander, 1906). En la actualidad, el término elaiosoma se utiliza en un sentido amplio para incluir a todos los apéndices con contenidos nutritivos como lípidos, polisacáridos y proteínas (Rojas-Aréchiga 2009), que representan una recompensa y un mecanismo de atracción para las hormigas dispersoras (Hughes y Westoby, 1992; Mark y Olesen, 1996; Gómez *et al.*, 2005, Leal *et al.*, 2007; Lengyel *et al.*, 2010; Linhart, 2014), por lo que el origen de los elaiosomas no sólo se da en la semilla, sino también en el fruto (Gorb y Gorb, 2003). El elaiosoma se define como un tejido esponjoso que se desprende fácilmente y es rico en nutrientes (van Rheede y van Rooyen, 1999; Rojas-Aréchiga, 2009). En este sentido, los apéndices seminales antes descritos son considerados como elaiosomas (van der Pijl, 1972; Gómez y Espadaler, 1997; Severino *et al.*, 2012).

### **2.1.7. Controversia en algunos términos de apéndices seminales**

Actualmente se conocen tres clasificaciones de los apéndices seminales con apariencia carnosa en las cuales, a pesar de que se respetan las definiciones para cada uno, existe cierta controversia en el

término ariloide. En el caso de la clasificación de van der Pijl (1972), menciona que los **ariloides** son apéndices formados del funículo y de otros tejidos adyacentes. Dentro de esta categoría se encuentran el ariloide completo, el ariloide parcial, la carúncula y el estrofiolo. **El ariloide completo** es un apéndice formado a partir del tejido tanto de funículo como de tegumento, mientras que **el ariloide parcial** está conformado por tejido del funículo y el tejido del tegumento (más adyacente funículo), por lo que lo considera una transición entre el arilo y la carúncula.

En la segunda clasificación, Gorb y Gorb (2003), también respetan el nombre de **arilo** para aquel tejido que se origina únicamente del funículo, y el nombre de **sarcotesta** para el apéndice cuyo origen sea el tegumento externo. E su clasificación incluyen en la categoría de ariloide a la carúncula, el estrofiolo y a los apéndices que se originan de la cálaza. Gorb y Gorb (2003) también optan por segregar al apéndice originado a partir del funículo y el tegumento de la región micropilar nombrándolo **arilo complejo**, el cual consideran como una combinación entre arilo y carúncula, una interpretación similar a la de van der Pijl (1972).

Silveira *et al.* (2016) menciona que cualquier otro tejido que no provenga del funículo es considerado **ariloide o falso arilo**, es decir, tanto la carúncula como el estrofiolo son considerados ariloides. La diferencia entre dichas clasificaciones se encuentra en que van der Pijl (1972) y Gorb y Gorb (2003) segregar al “ariloide verdadero” o “arilo complejo” como un apéndice más y diferente a causa de los tejidos que le dan origen (funículo más tegumento), mientras que Silveira *et al.* (2016) no lo consideran (Tabla 1). Este tipo de incongruencias en las definiciones, puede hacer que estudios taxonómicos y evolutivos relacionados con las semillas, pierdan validez por inconsistencia en el uso de los términos.

**Tabla 1.** Comparación de las distintas clasificaciones de los apéndices seminales. Las zonas sombreadas en azul claro representan las zonas de las cuales se forma cada apéndice.

Tejidos Autores	Funículo	Funículo + Tegumento	Tegumento en zona micropilar	Rafe
van der Pijl (1972)	Arilo (arilo verdadero)	Ariloide completo Falso arilo	Carúncula	Estrofiolo
Gorb y Gorb (2003)	Arilo (arilo verdadero)	Arilo complejo	Arilo micropilar Carúncula Ariloide (falso arilo)	Arilo rafal Estrofiolo
Silveira <i>et al.</i> (2016)	Arilo verdadero	-	Carúncula “Ariloides”	Estrofiolo

## 2.2. La familia Cactaceae

La familia Cactaceae es nativa del continente americano, a excepción de *Rhipsalis baccifera* con distribución Africana (Anderson, 2001). Cuenta con cerca de 1450 especies pertenecientes a 127 géneros (Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Filogenéticamente, Cactaceae pertenece al orden Caryophyllales, siendo Portulacaceae su grupo hermano (Byng *et al.*, 2016). Está conformada por cuatro subfamilias: Pereskioideae, Maihuenioideae, Opuntioideae y Cactoideae (Anderson, 2001; Nyffeler, 2002; Nyffeler y Egli, 2010).

La familia Cactaceae ha sido ampliamente utilizada como modelo para estudiar las características anatómicas especializadas (Ogburn y Edwards, 2009), la anatomía de los sistemas vasculares, la evolución y la adaptación de las formas de vida de las plantas suculentas (Hernández-Hernández *et al.*, 2011, 2014; Alvarado-Cárdenas *et al.*, 2013; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017). Sin embargo, la atención que ha recibido en cuanto a la morfología y origen de los apéndices seminales es escasa, aun cuando la morfología de las semillas, en muchos casos está directamente relacionada con los mecanismos de dispersión (van der Pijl, 1972; van Rheede van Oudtshoorn y van Rooyen, 1999; Gorb y Gorb, 2003; Levin *et al.*, 2003).

## 2.3. Apéndices seminales en Cactaceae

El estudio de los apéndices seminales en Cactaceae es muy escaso. Existen pocas investigaciones que muestran la importancia de los apéndices seminales para la familia. Otros trabajos mencionan de manera implícita la importancia que tienen dichos apéndices en la taxonomía (Arias y Sánchez-Martínez, 2010), ecología (Bregman y Bouman, 1983; Bregman, 1988; Rojas-Aréchiga, 2009) y evolución (Lengyel *et al.*, 2010). En la actualidad sólo existe un trabajo que detalla los mecanismos de dispersión de algunas especies de cactáceas, realizado por Bregman (1988), en donde señala las características morfológicas de las semillas que facilitan la dispersión. En él se menciona la presencia de alas en el género *Pterocactus*, de la subfamilia Opuntioideae, y las describe como un arilo poco leñoso y muy aplanado que funciona como ala, asociado a la dispersión por viento. También menciona que la sinzoocoria (semillas transportadas por animales) por medio de hormigas es la forma más común de dispersión entre las cactáceas, y está dada por la presencia de elaiosomas en semillas de los géneros *Parodia*, *Blossfeldia*, *Mammillaria*, *Strombocactus*, *Aztekium*, *Rebutia*, *Notocactus* y *Gymnocalycium*.

El trabajo de Bregman (1988) es pionero en el tema de los apéndices seminales en la familia, por lo que falta complementarlo con estudios sobre el desarrollo de los elaiosomas que menciona, para conocer detalladamente su origen ontogenético y composición química. De igual forma, en la subfamilia Pereskioideae se ha mencionado la presencia de otro apéndice, la carúncula (Dau y Labouriau, 1974), sin embargo, tampoco se conoce su origen. Aunque se conocen otros trabajos que abordan el desarrollo de semillas en cactáceas (Engleman, 1960; Barthlott y Porembski, 1996; Jiménez-Durán *et al.*, 2014; Paredes, 2016), no se ha prestado atención al desarrollo de los apéndices.

### **3. Objetivos**

#### **3.1. Objetivo general**

Determinar el origen ontogenético de los apéndices seminales en algunas especies de la subfamilia Cactoideae (Cactaceae).

#### **3.2. Objetivos particulares**

1. Conocer la ontogenia de los apéndices seminales de algunas especies de la subfamilia Cactoideae.
2. Conocer la composición química de los apéndices seminales.
3. Reconocer patrones evolutivos de los apéndices seminales dentro de la familia Cactaceae.



## 4. Materiales y métodos

### 4.1. Revisión bibliográfica de apéndices seminales en Cactaceae

Se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva para listar las especies donde se menciona la presencia de apéndices seminales. Se consideraron aquellas referencias en donde se mencionara explícitamente la presencia de arilo, ariloide, carúncula, estrofiolo o elaiosoma y también en donde se hiciera referencia a la presencia de un apéndice carnoso blanquecino o amarillento. Las especies con nombres científicos no reconocidos o considerados sinónimos no se estimaron en la revisión.

### 4.2. Sistemas de estudio

Con la revisión bibliográfica, se seleccionaron ocho especies representantes de clados mayores con el fin de conocer el desarrollo de los apéndices seminales a lo largo de la subfamilia Cactoideae, que es donde se encuentra mayor variación morfológica y donde hay mayor carencia de estudios de ontogenia seminal. A continuación, se presenta una breve descripción (tamaño, forma, color de flor, distribución y estado de conservación) de cada una de las ocho especies, basada en Anderson (2001) (Anexo 1).

*Blossfeldia liliputana* Werderm. Especie considerada grupo hermano del resto de las especies de la subfamilia Cactoideae. Se distribuye en Argentina y Bolivia. Son plantas globosas, consideradas las más pequeñas de la familia Cactaceae. Las flores son de color blanco. Están adaptadas a ambientes de muy baja humedad.

*Aztekium ritteri* (Boed.) Boed. Plantas pequeñas, globosas con costillas evidentes. Flores apicales de color rosa. Se distribuye en México en la Sierra Madre Oriental. Representante del clado *Echinocactus*, *Aztekium*, *Geohintonia* y *Astrophytum*, de la tribu Cacteeae.

*Thelocactus leucacanthus* subsp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanov. Planta con crecimiento cespitoso de tallos globosos. Flores de color amarillo, violeta o rojo. Se distribuye en México en Hidalgo y Querétaro. Representante del clado *Ferocactus* de la tribu Cacteeae.

*Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K. Schum. Planta que crece al nivel del suelo con los tubérculos lateralmente divergentes, triangulares y aplanados. Flores de color magenta. Se distribuye en México desde Coahuila hasta Querétaro. Está incluida en el apéndice I de la CITES como especie en peligro de extinción. Especie representante del clado ATEP (*Ariocarpus*, *Turbincarpus* y *Epithelantha*).

*Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult. Plantas con crecimiento frecuentemente cespitoso, tallos globosos de color verde azulado. Flores de color rosa. Se distribuye en México en el estado de San Luis Potosí. Está incluida en el apéndice I del CITES como especie en peligro de extinción. Especie representante del clado *Mammilloid* de la tribu Cacteeae.

*Parodia ottonis* (Lehm.) N.P. Taylor. Plantas solitarias al inicio, tallos globosos. Flores generalmente amarillas. Se distribuye en Brasil, Uruguay y Argentina. Representante de la tribu Notocacteeae.

*Rebutia minuscula* K. Schum. Plantas con crecimiento cespitoso, pequeñas. Tallos globosos aplanados. Flores de color rojo. Se distribuye en el norte de Argentina. Representante del clado BTC (Browningieae, Trichocereae, Cereae).

*Gymnocalycium mihanovichii* (Frič & Gürke) Britton & Rose. Plantas solitarias, globosas, frecuentemente con el tallo rojizo. Flores de color verdoso. Se distribuye en Paraguay. Representante del clado *Gymnocalycium*, de la tribu Trichocereae.

Para las subfamilias Pereskioideae y Opuntioideae se realizó una revisión bibliográfica para conocer estudios y el estado actual sobre el desarrollo de la semilla y con base en los resultados, discutir sobre el origen de los apéndices seminales.

#### **4.3. Colecta del material biológico**

El material biológico de *Lophophora williamsii*, *Aztekium ritterii* y *Ariocarpus kotschoubeyanus*, fue obtenido en el Invernadero de la Colección de Cactáceas del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM. El material biológico de *Blossfeldia liliputana*, *Parodia ottonis*, *Rebutia minuscula* y *Gymnocalycium mihanovichii* fue colectado en el Invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM y el material de *Thelocactus leucacanthus* se colectó en una localidad de Vizarrón, Querétaro. El material colectado constó de flores en anthesis, frutos en diferentes etapas de desarrollo y frutos maduros. Los frutos en desarrollo se separaron en tres etapas, basándose en el tamaño y color de las semillas inmaduras. El material se fijó en FAA durante 24 horas, para su procesamiento histológico, se hicieron dos lavados con agua de 10 minutos cada uno y se deshidrataron gradualmente hasta etanol al 70% (10 minutos en cada etanol; 30%, 50%). Posteriormente el material se disectó en un microscopio estereoscópico. Una parte del material se reservó para su procesamiento y observación en el microscopio electrónico de barrido (MEB), mientras que otra parte se incluyó en LR-White (resina sintética) y en Paraplast (medio de inclusión e infiltración a base de parafina). Las semillas

que fueron apartadas para el procesamiento histológico fueron escarificadas para facilitar la inclusión, dada la dureza de la cubierta seminal de las mismas.

#### **4.4. Procesamiento del material biológico**

*Inclusión en LR-White.* Concluida la disección, el material se deshidrató en etanoles graduales en un tiempo de una hora por cada concentración (70%, 85%, 96%, 100%, 100%). Enseguida las muestras se colocaron en diferentes concentraciones de etanol 100%:LR-White (3:1, 1:1, 1:3) durante hora y media en cada una y a temperatura ambiente, después se impregnaron en LR-White puro durante 24 horas a 4°C. Para la polimerización las muestras fueron colocadas en cápsulas de gelatina con LR-White puro en ausencia de oxígeno, en una estufa a 56 °C. Se realizaron cortes de 1-2 µm de grosor en un ultramicrotomo JMC-MT 990, con cuchillas de vidrio. Los cortes se tiñeron con azul de toluidina 1% (López *et al.*, 2005).

*Inclusión en Paraplast.* Después de la deshidratación, el material se pasó a concentraciones de xilol-etanol (1:1) y xilol puro durante 15 minutos cada uno, posteriormente se pasó a una mezcla de xilol-paraplast (1:1) durante 24 horas dentro de una estufa a una temperatura de 55-60 °C. A continuación, las muestras de óvulos y semillas jóvenes se colocaron en paraplast puro durante 24 horas y mínimo 48 horas para semillas maduras escarificadas. Enseguida se incluyeron en paraplast puro en moldes cúbicos de metal. Los cortes obtenidos fueron de 4-5 µm de grosor en un micrótopo de rotación American Optical 820. Los cortes se desparafinaron en una estufa a 55-60 °C, y pasaron por dos cambios de xilol puro, xilol-etanol (1:1) y se deshidrataron hasta etanol 96% durante tres minutos en cada concentración. Finalmente se tiñeron con safranina-verde rápido en metilcelosolve (López *et al.*, 2005). Los cortes obtenidos se observaron y fotografiaron en un fotomicroscopio Olympus Provis AX70.

*Microscopía electrónica de barrido (MEB).* Para conocer el desarrollo de los apéndices seminales desde una vista de morfología externa, el material se deshidrató gradualmente hasta etanol absoluto durante una hora en cada concentración de etanol (70%, 85%, 96%, 100%, 100%). Posteriormente el material se desecó en una desecadora de punto crítico con CO<sub>2</sub> modelo CPD-030 Bal-Tec. Al finalizar, el material se montó sobre portamuestras metálico con cinta conductora de carbón de doble cara para posteriormente cubrirlas con oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk-II. A continuación, se observaron y fotografiaron en el microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5310LV. Adicionalmente se utilizaron semillas maduras secas, para describir la micromorfología con base en

los caracteres propuestos por Barthlott y Hunt (2000) para la descripción de semillas de la subfamilia Cactoideae.

#### **4.5. Pruebas histoquímicas**

Para las pruebas histoquímicas se utilizaron semillas maduras en fresco, a las cuales se les agregó el colorante, reactivo de Schiff para la detección de polisacáridos insolubles y Rojo “O” de aceite para la detección de lípidos. Las muestras fueron observadas en un microscopio estereoscópico.

#### **4.6. Reconstrucción de caracteres ancestrales**

La reconstrucción de caracteres ancestrales se realizó en el programa Mesquite (versión 3.10), con el método de reconstrucción de máxima verosimilitud para caracteres categóricos, usando el modelo Mk1 (Markov k-state 1) (Maddison y Maddison, 2011). La topología del árbol se construyó con taxones a nivel de género, basado en la filogenia de la familia Cactaceae (<https://treebase.org>; Studio ID: S11087) propuesta por Hernández-Hernández *et al.* (2011), utilizando *Portulaca* como grupo externo. El carácter analizado fue la presencia de apéndices seminales; los estados de carácter fueron: (0) ausencia, (1) arilo, (2) cubierta funicular, (3) cubierta funicular alada, (4) cubierta funicular lanosa, (5) ariloide.

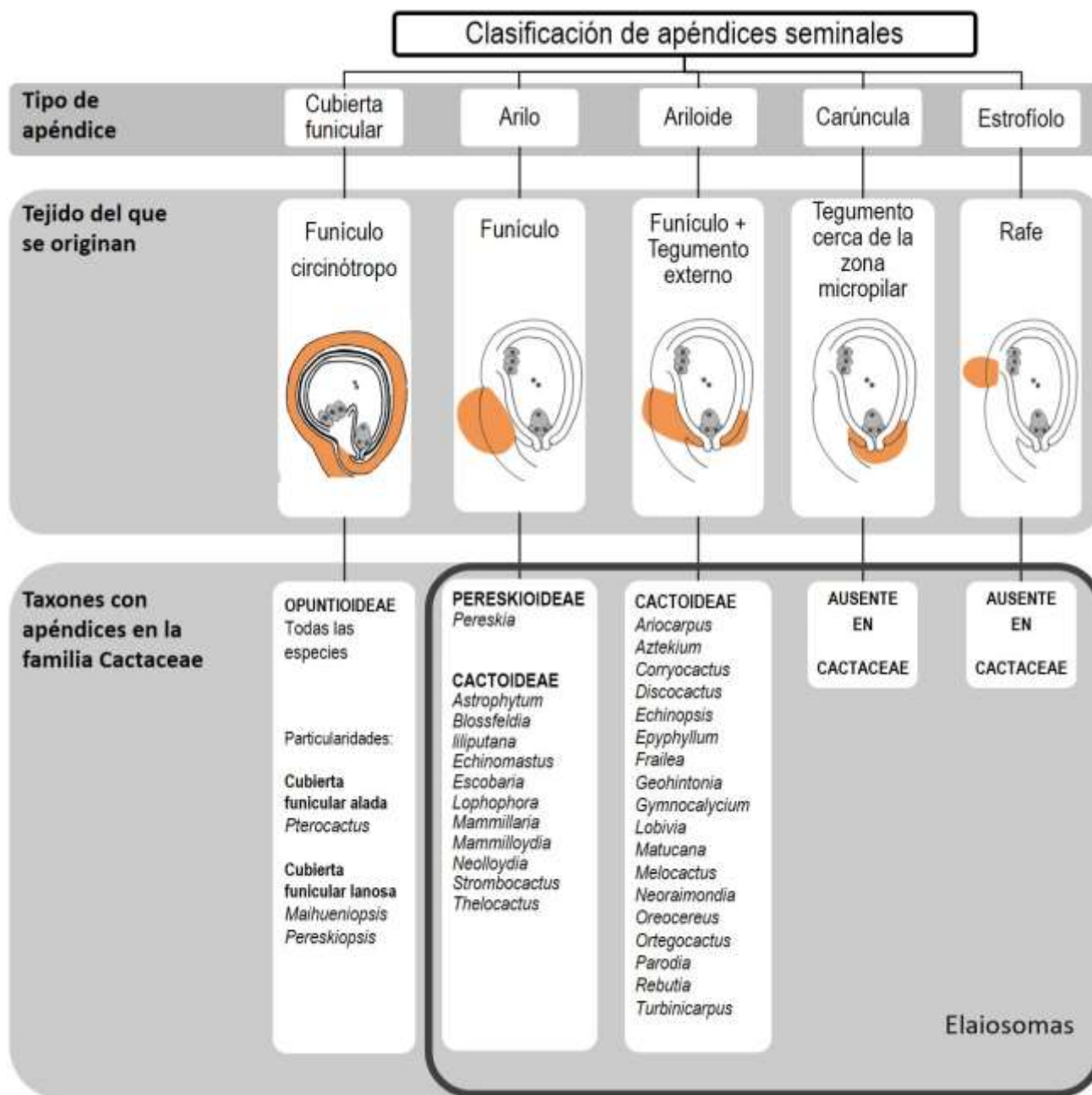
## 5. Resultados

### 5.1. Apéndices seminales en Cactaceae

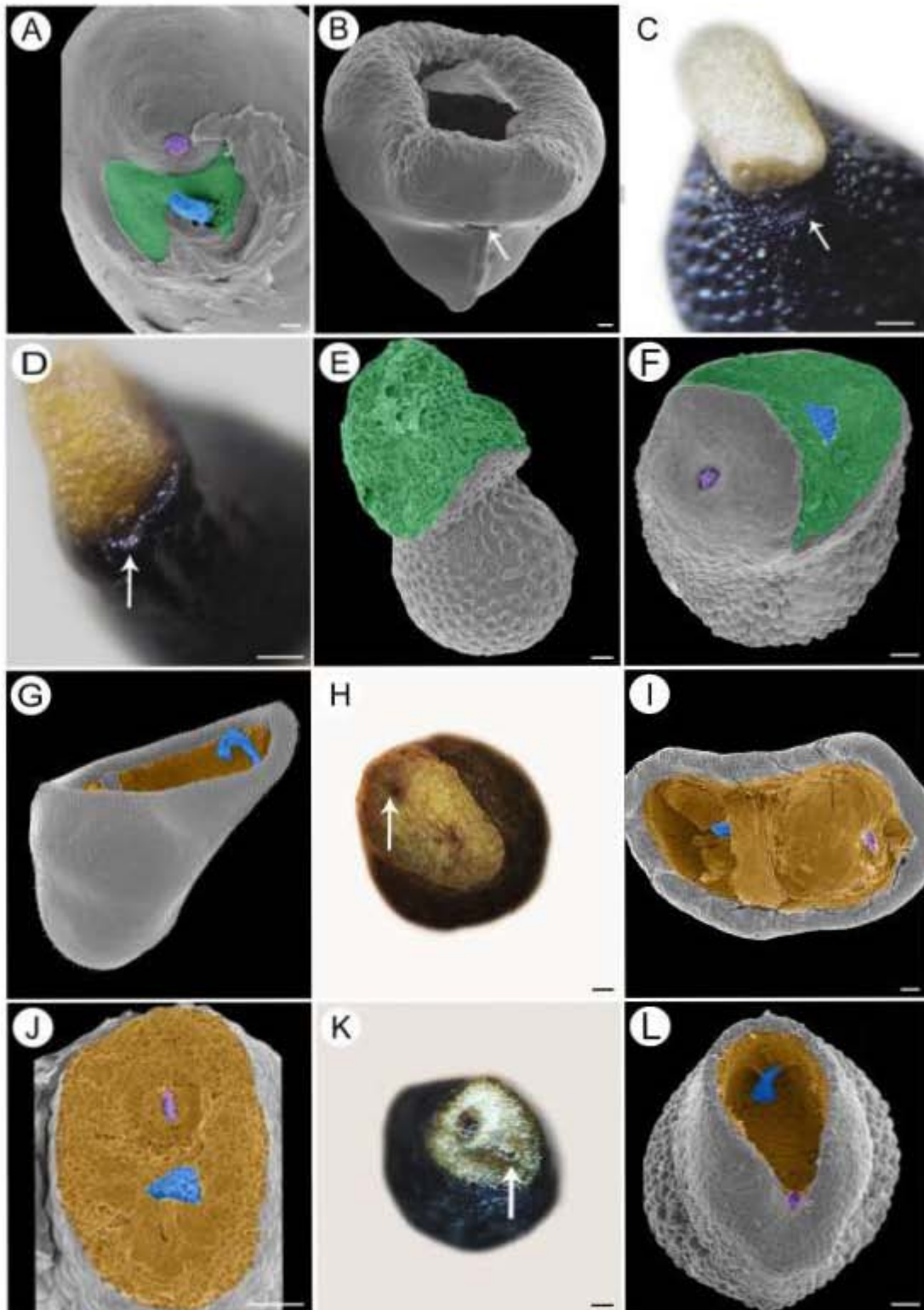
Los apéndices seminales se encuentran en tres de las cuatro subfamilias. Con el desarrollo de éstos, se demuestra que la familia Cactaceae únicamente presenta arilo, ariloide y cubierta funicular. Asimismo, se propone una clasificación de apéndices seminales, basada en las semillas de la familia Cactaceae cuyo desarrollo parte de óvulos campilótrpos (Fig. 1). El arilo se presenta en Pereskioideae (Fig. 2A) y Cactoideae, el ariloide únicamente en Cactoideae y la cubierta funicular es exclusiva de Opuntioideae. En total, los apéndices seminales tanto arilo como ariloide se presentan en 30 géneros de la familia Cactaceae (Figura 1, Anexo 2).

En el presente trabajo se encontró que en la subfamilia Cactoideae existen apéndices seminales que se originan por excrecencia de la parte distal del funículo (Anexo 3, Fig. I) y que además presentan la zona hilo-micropilar disyunta (Anexo 3, Fig. II), por lo tanto, son arilos, y están presentes en: *Blossfeldia liliputana* Werderm., *Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult., *Thelocactus leucacanthus* subsp. *Schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanov., *Astrophytum* Lem. (Fig. 2B), *Echinomastus mariposensis* Hester., *Escobaria* Britton & Rose (Fig. 2C), *Mammillaria* Haw. (Fig. 2D, E), *Mammilloidya* Buxb., *Neolloydia* Britton & Rose (Fig. 2F) *Strombocactus* Britton & Rose y *Thelocactus* (K. Schum.) Britton & Rose.

En Cactoideae los apéndices seminales originados tanto de la parte distal del funículo y de la zona circundante al micrópilo (tegumento) se denominan ariloides (Anexo 3, Fig. I), además, la zona hilo-micropilar es conjunta (Anexo 3, Fig. II). Este tipo de apéndice se encuentra en: *Ariocarpus* Scheidw., *Aztekium* Boed., *Corryocactus* Britton & Rose, *Discocactus* Pfeiff., *Echinopsis* Zucc., *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw., *Frailea* Britton & Rose (Fig. 2G), *Geohintonia mexicana* Glass & Fitz (Fig. 2H), *Gymnocalycium* Pfeiff., *Lobivia gonjiani* (R. Kiesling) R. Kiesling, *Matucana* Britton & Rose (Fig. 2I), *Melocactus* Link & Otto. (Fig. 2J), *Neoraimondia arequipensis* (Meyen) Backeb., *Oreocereus* (A. Berger) Riccob., *Ortegocactus macdougallii* Alexander (Fig. 2K), *Parodia* Speg., *Rebutia* K. Schum. y *Turbinicarpus pseudomacrolele* (Backeb.) Buxb. & Backeb. (Fig. 2L)



**Figura 1. Esquema con la clasificación de los apéndices seminales, basada en el presente estudio de semillas en la familia Cactaceae.** Se presentan los apéndices seminales reportados para la familia Cactaceae seguido del tejido del óvulo (campilótrofo) que los origina. También se listan los géneros, por subfamilia, que presentan arilo, cubierta funicular y ariloide. Los elaiosomas reportados en Cactaceae pueden ser de tipo arilo o ariloide. El color naranja corresponde al apéndice en semilla madura.



**Figura 2.** Apéndices seminales en Cactaceae. **A-F. Arilo, zona hilo-micropilar disyunta.** A. *Pereskia lychnidiflora*. B. *Astrophytum capricorne*. C. *Escobaria abdita*. D. *Mammillaria* sp. E. *Mammillaria pennispinosa*. F. *Neolloydia conoidea*. **G-L. Ariloide, zona hilo-micropilar conjunta.** G. *Frailea castanea*. H. *Geohintonia mexicana*. I. *Matucana madisoniorum*. J. *Melocactus* sp. K. *Ortegocactus macdougallii*. L. *Turbinicarpus pseudomacrolele*. La flecha señala al micrópilo. Color azul= funículo; verde= arilo; amarillo= ariloide; morado= micrópilo. Barras: 100 µm.

## 5.2. Ontogenia de los apéndices seminales

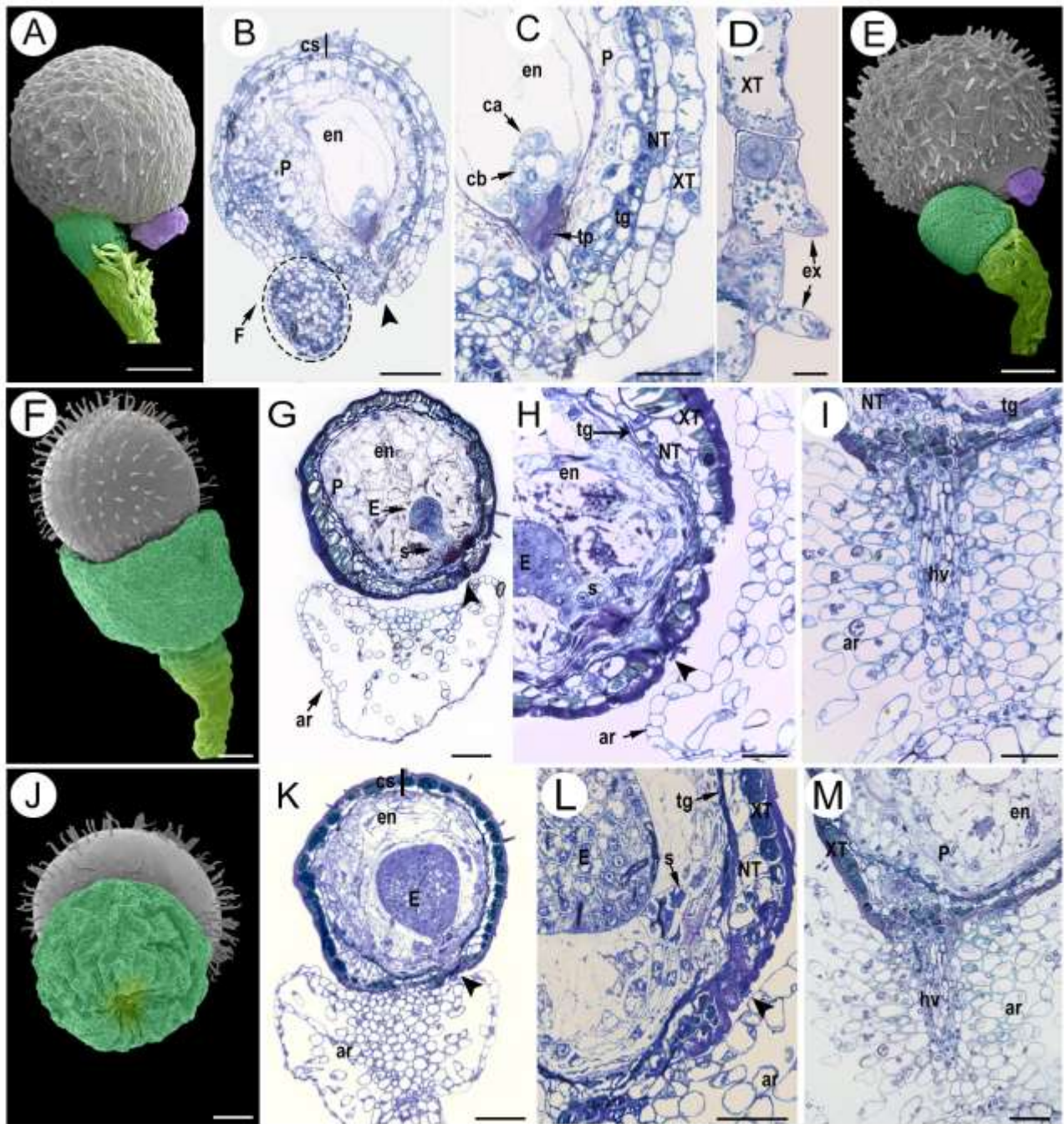
A continuación, se presentan los resultados obtenidos del estudio del desarrollo de los apéndices seminales en ocho especies de la subfamilia Cactoideae, donde se describen los tejidos que dan origen a los apéndices y al final se muestra una tabla con la comparación entre los apéndices de las especies estudiadas (Tabla 2).

### 5.2.1. Arilo

*Blossfeldia liliputana* Werderm.

El óvulo es campilótropo con el micrópilo endóstomo. Presenta pequeñas excrecencias filamentosas (tricomas) en la pared externa del tegumento externo. El funículo está provisto de papilas en la zona ventral a modo de obturador (Fig. 3A). El desarrollo del arilo comienza después de la fecundación. En etapa de proembrión bicelular y cuando el endospermo es aún nuclear, se observa proliferación celular en la parte distal del funículo por medio de divisiones anticlinales, principalmente (Fig. 3B). En la misma etapa, cuando aún se aprecian restos de tubo polínico, así como la célula basal y la célula apical que darán origen al suspensor y embrión respectivamente, se observa el surgimiento de las excrecencias (pared) de la epidermis externa del tegumento externo (Fig. 3C). En una etapa posterior, las excrecencias filamentosas de la exotesta de la semilla joven son más alargadas (Fig. 3D), mientras que la proliferación en la zona distal del funículo continúa hasta formar un pequeño abultamiento (Fig. 3E). Más adelante, la proliferación en dicha zona aumenta, de tal manera que el arilo que se origina comienza a cubrir parte de la semilla, incluyendo el micrópilo. En esta etapa los ápices de las excrecencias se curvan (Fig. 3F, Anexo 4 Fig. III). En etapa de embrión globular, las excrecencias se observan lignificadas, al igual que la exotesta. El arilo está conformado por tejido aerenquimatoso con grandes espacios intercelulares (Fig. 3G). En la zona micropilar se aprecia que, ni la testa ni el tegmen, participan en la formación del arilo (Fig. 3H). En la zona distal del funículo el haz vascular de esta estructura está inmerso en el tejido aerenquimatoso del arilo (Fig. 3I). En etapas más avanzadas el apéndice ha cubierto por completo la zona hilo micropilar (Fig. 3G, J). En etapa de embrión acorazonado se observa que los tegumentos no forman parte del arilo, sino únicamente la parte distal del funículo II (ver Anexo 3, Fig. I), por lo tanto, el apéndice de *B. liliputana* es un arilo (Fig. 3K-M). En semilla madura el apéndice luce turgente, cuando se deshidrata se torna papiráceo.



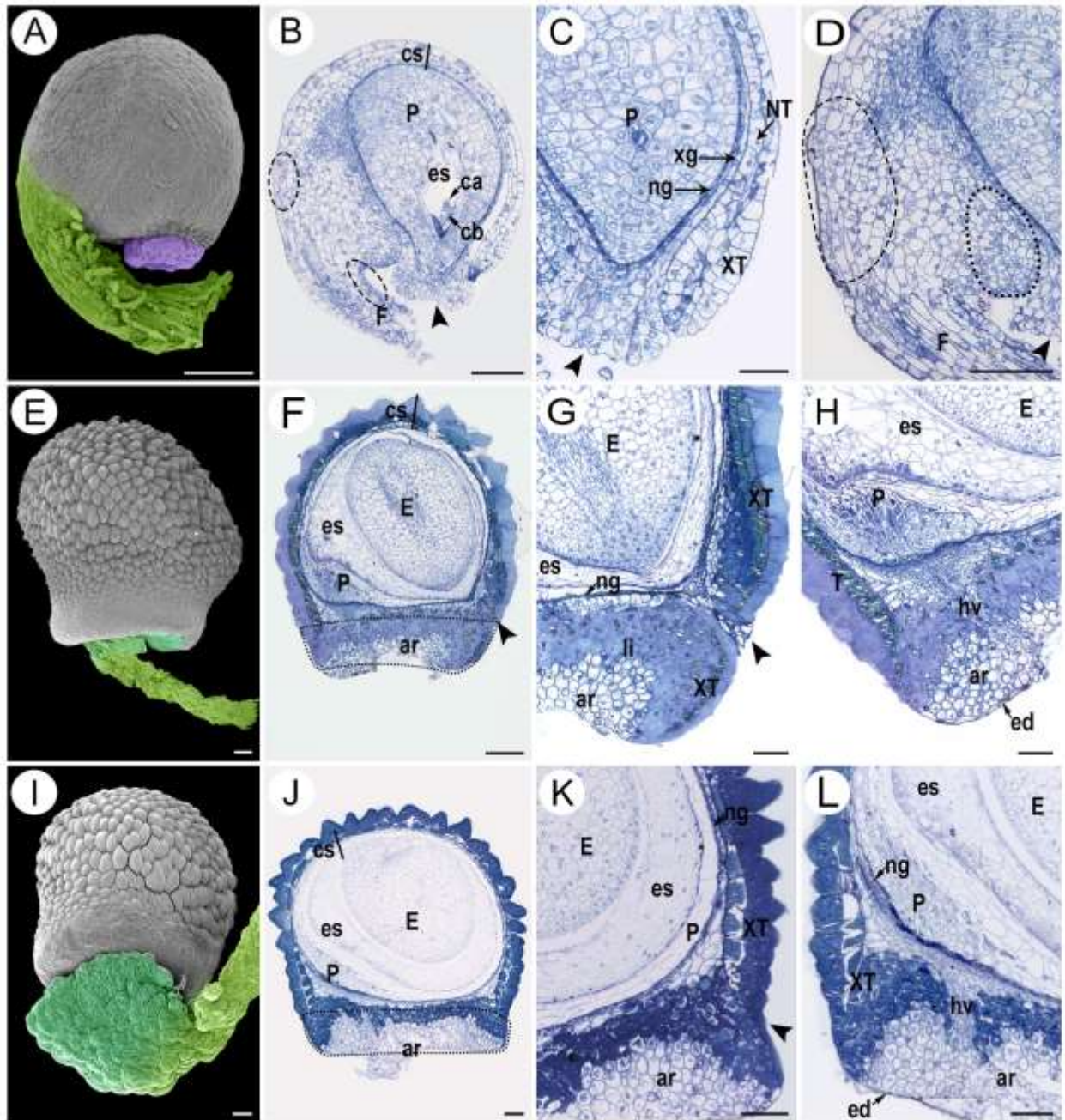


**Figura 3. Ontogenia del arilo de *Blossfeldia liliputana*.** A. Óvulo de flor en antesis visto en MEB. B. Corte longitudinal de semilla joven, después de la fecundación mostrando la proliferación celular en la zona distal del funículo que dará origen al arilo (zona punteada). C. Acercamiento de la zona micropilar donde se muestra el inicio del desarrollo de las excrecencias de la exotesta. D. Excrecencias de la epidermis externa de la exotesta. E. Semilla joven con la zona distal del funículo (arilo) ensanchada, vista en MEB. F. Semilla vista MEB, con el arilo cubriendo la zona hilo-micropilar y con los ápices de las excrecencias ya desarrolladas. G. Corte longitudinal de semilla en etapa de embrión globular, mostrando el apéndice aerenquimatoso, las excrecencias y la exotesta se han lignificado. H. Acercamiento a la zona micropilar donde se ve el tegmen y la testa diferenciados. I. Acercamiento al haz vascular inmerso en el arilo. J. Semilla madura vista en MEB donde el micrópilo está cubierto por el arilo. K. Corte longitudinal de semilla en etapa de embrión acorazonado. L. Acercamiento al micrópilo, cubierto por el arilo. M. Zona distal del funículo diferenciado en arilo aerenquimatoso. ar, ariloz; ca, célula apical; cb, célula basal; cs, cubierta seminal; E, embrión; en, endospermo; ex, excrecencia de la exotesta; F, funículo; hv, haz vascular; NT, endotesta; P, perispermo; s, suspensor; tg, tegmen; tp, tubo polínico; XT, exotesta. La cabeza de flecha señala al micrópilo. Barras: D= 8 μm; E= 40 μm; , H, I, L, M= 50 μm C, G= 80 μm; A, B, F, J, K=100 μm. El color verde fuerte señala el arilo (zona distal del funículo), el verde claro señala el funículo que no forma parte del arilo, el morado señala el micrópilo.

*Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult.

El óvulo es campilótropo y el micrópilo es endóstomo. El funículo está cubierto de papilas en la parte ventral (obturador) (Fig. 4A). El apéndice seminal comienza su desarrollo en etapa de proembrión bicelular (célula basal y célula apical) La proliferación se da en la parte distal del funículo en las zonas I y II (Fig. 4B; Anexo 3, Fig. I). El tegumento externo cercano al micrópilo del lado funicular (ver Anexo 3, Fig I) no presenta proliferación. Las células de la exotesta en la zona micropilar se dividen periclinalmente aumentando el número de estratos (Fig. 4C). También se pueden ver divisiones periclinales en el tegumento externo en la zona micropilar del lado del funículo, que formarán la copa hilar (Fig. 4D). En etapa de embrión de torpedo, la cubierta seminal se encuentra diferenciada y es posible ver al arilo diferenciado y conformado por aerénquima contenido en la copa hilar, la cual luce como un reborde formado por la proliferación celular de la parte distal del funículo y de la endotesta con engrosamientos de lignina en la pared celular (Fig. 4E-G). Estos engrosamientos también se presentan en un conjunto de células que forman una barrera que separa al arilo de la parte interna de la semilla (Fig. 4G). El haz vascular que corre por el funículo y que atraviesa la barrera antes mencionada, se encuentra rodeado por el tejido aerénquimatoso del arilo. En la periferia, el arilo está delimitado y protegido por una epidermis de células parenquimáticas alargadas periclinalmente (Fig. 4H). En semilla madura, el arilo es más conspicuo y se observa abultado (Fig. 4I). En etapa de semilla madura se ve el embrión cotiledonario rodeado de endospermo y restos de perispermo. El arilo aerénquimatoso es de mayor tamaño y la copa hilar es más ancha. Las células de la exotesta se vuelven cónicas y presentan engrosamientos de lignina en las paredes periclinales (Fig. 4J, K). En la zona distal del funículo I se observa el tejido aerénquimatoso, así como la epidermis del arilo con las células alargadas colapsadas en la vista externa de la semilla (Fig. 4L). Dado que el tejido que se diferencia en arilo de origen funicular de la zona distal I, se trata de un arilo. En semilla fresca el arilo es más conspicuo, cuando se seca, tiene una textura papirácea.



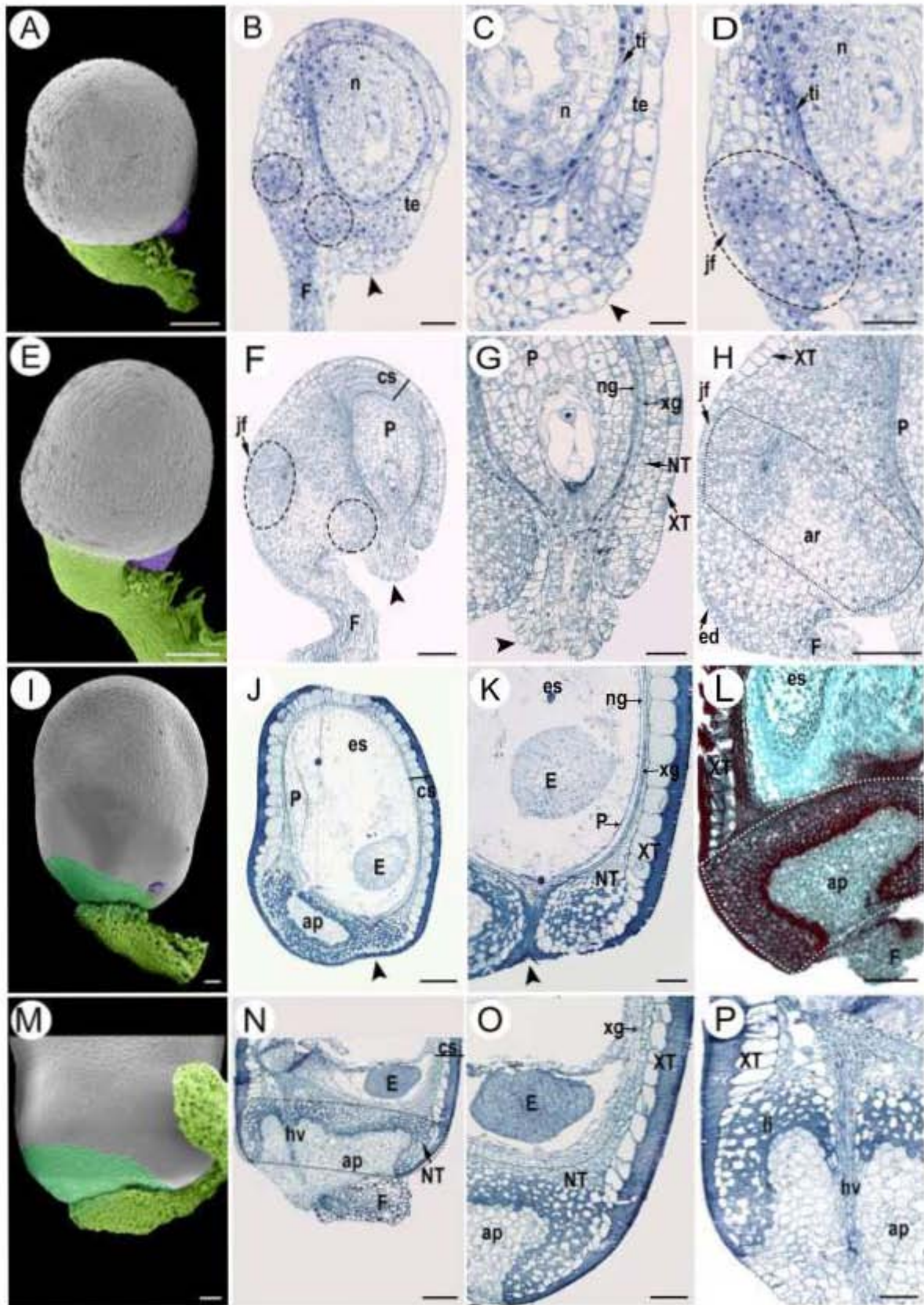


**Figura 4. Ontogenia del arilo de *Lophophora williamsii*.** A. Óvulo de flor en antesis visto en MEB. B. Semilla joven con las zonas de proliferación del arilo marcadas con círculos punteados. C. Las células de la endotesta y la exotesta se dividen periclinalmente en la zona del micrópilo. D. Parte distal del funículo I con las zonas de proliferación que en semilla madura formarán el arilo (círculo con línea discontinua) y testa del lado funicular que formará la copa hilar (círculo punteado). E. Semilla con la cubierta seminal diferenciada y arilo contenido en la copa hilar. F. Semilla en etapa de embrión de torpeda. Copa hilar (rectángulo punteado) circundada por algunas células lignificadas de la endotesta. G. Zona micropilar con el tegmen reducido y la testa diferenciada. Ninguno de estos tejidos participa en la formación del arilo. H. Haz vascular del funículo inmerso en el arilo. I. Semilla madura con el arilo conspicuo y abultado. J. Corte longitudinal de semilla en etapa de embrión cotiledonario. La copa hilar es más grande y hay mayor cantidad de aerénquima en el arilo. K. Acercamiento a la zona del micrópilo, el cual queda fuera del arilo. L. Acercamiento a la zona del funículo. Se observa la epidermis del arilo. ar, arilo; ca, célula apical; cb, célula basal; cs, cubierta seminal; E, embrión; ed, epidermis del arilo; es, endospermo; F, funículo; hv, haz vascular; li, engrosamientos de lignina; ng, endotegmen; NT, endotesta; P, perispermo; xg, exotegmen; XT, exotesta; cabeza de flecha, micrópilo. Barras: C= 40  $\mu$ m; B, D, G, H= 80  $\mu$ m; A, E, I, J, K, L=100  $\mu$ m; F=200  $\mu$ m. El color verde claro señala el funículo, el verde fuerte señala el arilo y el morado señala el micrópilo.

*Thelocactus leucacanthus* subsp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanov.

El óvulo es campilótropo, con el micrópilo endóstomo y el funículo provisto de papilas en la parte ventral (Fig. 5A). El desarrollo del arilo comienza antes de la fecundación. En esta etapa, en el óvulo se aprecian las zonas de proliferación celular en la parte distal del funículo (Fig. 5B, D). En la zona micropilar, el tegumento externo se divide periclinalmente para formar varios estratos, pero no formará parte del apéndice (Fig. 5C). La proliferación en la zona distal del funículo se da por medio de divisiones anticlinales en la epidermis y periclinales en tejidos subepidérmicos, lo que dará origen a una joroba funicular (Fig. 5D). Después de la fecundación, no hay diferencias entre la morfología externa de la semilla joven y el óvulo (Fig. 5E). En cuanto a la estructura interna, la joroba funicular es evidente y las zonas de proliferación continúan su actividad celular (Fig. 5F). En etapa de semilla joven es posible diferenciar los componentes de la cubierta seminal, exotesta, endotesta, exotegmen y endotegmen (Fig. 5G). En la parte central de la joroba funicular las células son de mayor tamaño y con grandes espacios intercelulares (aerénquima) rodeado por tejido parenquimático que, en semilla madura estará lignificado y conformará la copa hilar (Fig. 5H). En etapas posteriores, la cubierta seminal está diferenciada. El arilo, de células más grandes y globosas, sobresale de la copa hilar. Se aprecia la zona hilo micropilar disyunta (Fig. 5I; Anexo 3, Fig. II). En etapa de embrión se observa abundante endospermo y restos de perispermo. La pared externa de la exotesta presenta engrosamientos de lignina, y se aprecian las diferencias entre la copa hilar y el arilo (de aerénquima) contenido en ella (Fig. 5J), el micrópilo se encuentra rodeado por tejido endotestal lignificado que conforma la copa hilar, indicando que el tegumento externo no participó en la formación del apéndice puesto que no proliferó ni se diferenció en aerénquima (Fig. 5K). En la figura 5L se muestra al arilo formado por la parte distal del funículo I y II (Anexo 3, Fig. I). En semilla madura el apéndice es más conspicuo (Fig. 5M), la copa hilar es más amplia y contiene mayor cantidad de aerénquima; en ella se observa el haz vascular que persiste en este tejido. El embrión es cotiledonario y el endotegmen ha colapsado. La copa hilar está conformada por células de la endotesta con engrosamientos de lignina en toda la pared, y en el borde, por células de la exotesta (Fig. 5N-P). Puesto que el origen del apéndice es de la zona distal del funículo I y II, se trata de un arilo. Éste es conspicuo cuando la semilla es fresca, cuando se seca se colapsa y luce papiráceo.





**Figura 5. Ontogenia del arilo de *Thelocactus leucacanthus* sub. sp. *schmollii*.** A. Óvulo de flor en antesis visto en MEB. B. Corte longitudinal de óvulo, zonas de proliferación celular del funículo en círculos punteados. C. Acercamiento

a la zona micropilar, el tegumento externo se divide periclinalmente, pero no prolifera. **D.** Acercamiento a la parte distal del funículo mostrando las zonas de proliferación en el círculo punteado. **E.** Semilla después de la fecundación, con la cubierta seminal poco diferenciada. **F.** Corte longitudinal de semilla joven, se observa la joroba funicular y las zonas de proliferación en círculos punteados. **G.** Acercamiento a la zona micropilar donde se ven las capas de la cubierta seminal. **H.** Acercamiento a la joroba funicular que se diferencia en la copa hilar (zona punteada) y aerénquima. **I.** Semilla en etapa avanzada, el arilo es más conspicuo. **J.** Corte longitudinal de semilla, embrión en etapa de torpedo. La copa hilar se encuentra lignificada y rodea al arilo aerenquimatoso. **K.** Acercamiento a la zona del micrópilo que queda fuera del arilo aerenquimatoso. **L.** Acercamiento al arilo aerenquimatoso inmerso en la copa hilar (zona punteada). **M.** Semilla madura con el arilo conspicuo y el funículo ensanchado. **N.** Corte longitudinal de semilla madura. La copa hilar es más amplia (zona punteada). **O.** Acercamiento a la zona micropilar. El embrión es cotiledonario y el endotegmen ha colapsado. **P.** Haz vascular que persiste en el arilo. ap, apéndice; ar, aerénquima; cs, cubierta seminal; E, embrión; es, endospermo; F, funículo; hv, haz vascular; jf, joroba funicular; li, engrosamientos de lignina; n, nucela; ng, endotegmen; NT, endotesta; P, perispermo; te, tegumento externo; ti, tegumento interno; xg, exotegmen; XT, exotesta; cabeza de flecha, micrópilo; rectángulo punteado, copa hilar. Barras: C= 20  $\mu\text{m}$ ; F, H, K, P= 80  $\mu\text{m}$ ; A, E, I, M, O=100  $\mu\text{m}$ ; J, L, N=200  $\mu\text{m}$ . El color verde señala el funículo, el morado señala el micrópilo, el verde fuerte señala el arilo.

---

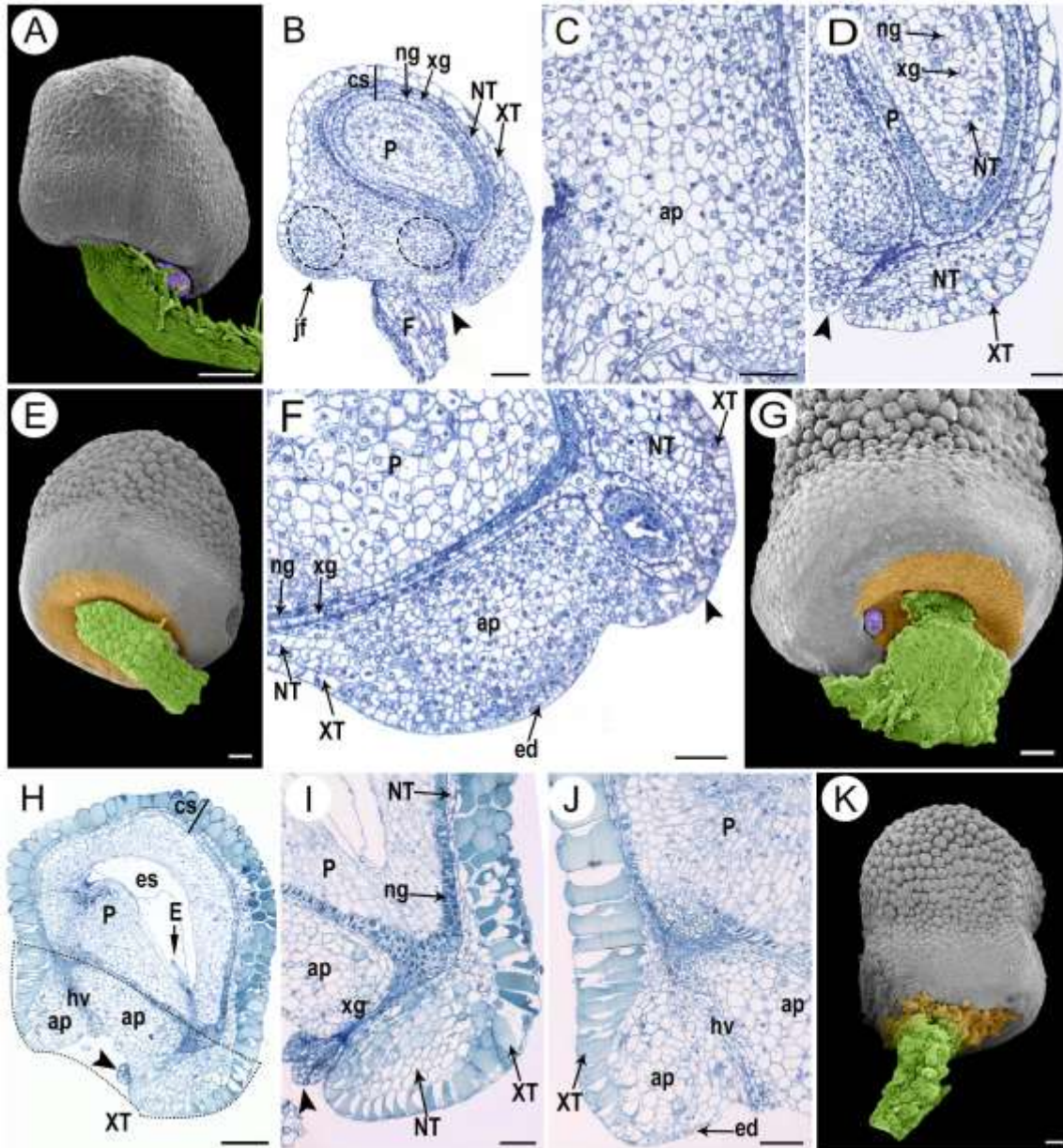
### 5.2.2. Ariloide

*Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K. Schum.

El óvulo es campilótropo, con micrópilo endóstomo. El funículo está cubierto por papilas en la parte ventral (Fig. 6A). El desarrollo del ariloide comienza después de la fecundación. La parte distal del funículo comienza a proliferar. La proliferación se da por divisiones anticlinales en la epidermis la zona distal del funículo dando como resultado una joroba funicular incipiente, y por divisiones periclinales del tegumento externo, próximo al micrópilo del lado del funículo (zona de la rafe) (Fig. 6B; ver Anexo 3, Fig. I). El ariloide comienza a diferenciarse en aerénquima en la zona distal del funículo, el cual prolifera (Fig. 6C). En etapa de semilla joven, las células que formarán la exotesta son alargadas, mientras que las de la endotesta proliferan en la zona del micrópilo opuesta al funículo (antirafe). En la antirafe, la exotesta experimenta divisiones extendiéndose hasta el micrópilo (Fig. 6D). En etapas posteriores la diferencia anatómica y morfológica entre las células del apéndice y de la testa son sutiles, excepto porque las células del apéndice se muestran menos turgentes (Fig. 6E). La proliferación continúa en la zona distal del funículo I y en la endotesta cerca del micrópilo de lado opuesto al funículo. La exotesta continúa diferenciándose (Fig. 6F). En la Fig. 5G se observa la zona del ariloide coloreado artificialmente con amarillo. El micrópilo (coloreado de morado) se encuentra adosado a la zona del apéndice, es decir, la zona hilo-micropilar no es conjunta ni disyunta. En etapa de embrión globular, el ariloide se conforma por aerénquima. La exotesta se encuentra diferenciada y las células presentan engrosamientos de lignina. A diferencia de las especies anteriores, la copa hilar está conformada por endotegmen en la base y por exotesta en los bordes la cual cubre parte del ariloide (Fig. 6H). La endotesta está conformada por 1-2 capas de células, el exotegmen ha colapsado y las células del endotegmen presentan engrosamientos de lignina en la zona micropilar opuesta al funículo



(Fig. 6I). En esta misma etapa, el haz vascular se observa inmerso en el tejido aerenquimático (Fig. 6J). En etapa de semilla madura se observa que las células del ariloide, incluso algunas del funículo (zona distal II), son totalmente de tipo aerénquima. El ariloide es más conspicuo y ha cubierto totalmente al micrópilo (Fig. 6K). Dado que el apéndice se formó tanto del tejido funicular (Zonas I y II) como del tejido del tegumento externo próximo al funículo, se trata de un ariloide. En semilla madura fresca el apéndice es de color blanquecino y sobresale de la semilla, cuando ésta se seca, el tejido se contrae quedando contenido en la copa hilar.



**Figura 6. Ontogenia del ariloide de *Ariocarpus kotschoubeyanus*.** A. Óvulo de flor en antesis visto en MEB. B. Corte longitudinal de semilla joven mostrando zonas de proliferación celular y la joroba funicular. C. Acercamiento a la zona distal del funículo diferenciándose en aerénquima. D. Acercamiento a la zona micropilar donde se observa la

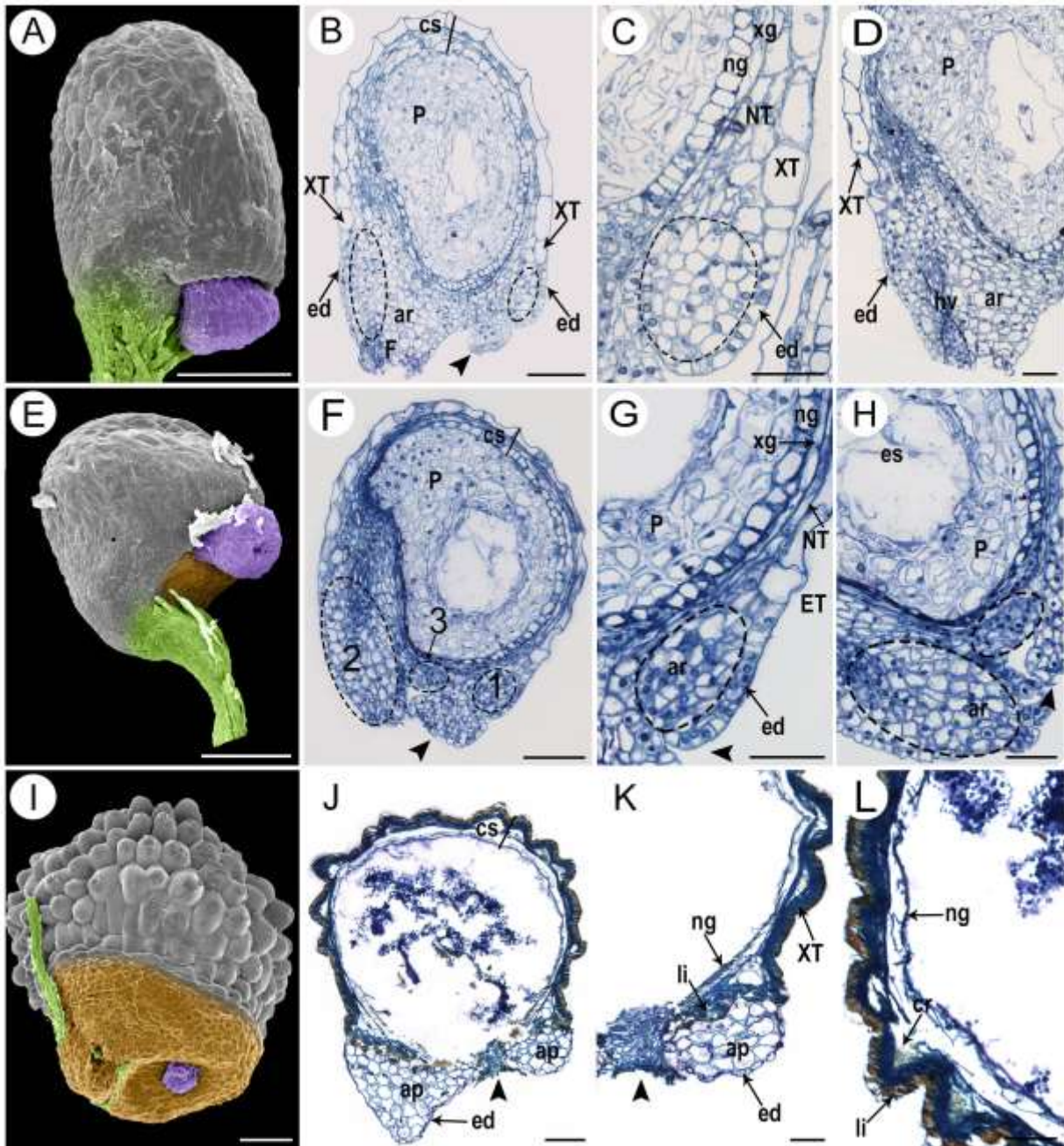
diferenciación de la endotesta y exotesta. **E.** Semilla en etapa temprana del desarrollo vista en MEB donde ya se aprecia el ariloide. **F.** Corte longitudinal de semilla joven mostrando la proliferación celular en la parte distal del funículo y en la endotesta del lado opuesto al funículo. **G.** Semilla joven vista en MEB. El micrópilo se encuentra adosado al ariloide. **H.** Semilla en etapa de embrión globular con el ariloide completamente diferenciado y contenido en la copa hilar. **I.** Acercamiento a la zona micropilar donde se observa del lado funicular, tejido aerenquimatoso y del lado opuesto al funículo, la endotesta y exotesta con engrosamientos de lignina. **J.** Zona distal del funículo con el apéndice diferenciado en aerénquima y el haz vascular inmerso en él. **K.** Semilla madura con el ariloide cubriendo al micrópilo vista en MEB. ap, apéndice (ariloide); cs, cubierta seminal; E, embrión; ed, epidermis del apéndice; es, endospermo; F, funículo; hv, haz vascular; jf, joroba funicular; ng, endotegmen; NT, endotesta; P, perispermo; xg, exotegmen; XT, exotesta; cabeza de flecha, micrópilo; círculo punteado, zonas de proliferación celular; rectángulo punteado, copa hilar. Barras: C, D, F, I, J= 40  $\mu\text{m}$ ; B= 80  $\mu\text{m}$ ; A, E, G= 100  $\mu\text{m}$ ; H, K= 200  $\mu\text{m}$ . El color verde señala el funículo, el morado señala el micrópilo, el amarillo señala el ariloide.

---

### *Aztekium ritteri* (Boed.) Boed.

El óvulo es campilótropo, con el micrópilo endóstomo de gran tamaño y el funículo está cubierto de papilas del lado ventral (Fig. 7A). Después de la fecundación, la semilla joven presenta dos zonas de proliferación celular, una en la zona distal del funículo I, donde se puede ver el haz vascular, y la segunda en el tegumento externo del lado opuesto al funículo. En esta etapa hay diferencias entre la epidermis del apéndice conformada por células pequeñas e isodiamétricas, y la exotesta, conformada por células de mayor tamaño y alargadas en un plano periclinal (Fig. 7B-D). En una etapa previa a la de semilla madura, el micrópilo y el funículo están separados por tejido de la testa (tegumento externo del lado funicular en óvulo), que en semilla madura conformará el apéndice seminal (Fig. 7E, en amarillo). En la misma etapa, se han diferenciado tres zonas de proliferación celular (Fig. 7F). La primera zona corresponde a la testa del lado opuesto al funículo, donde la endotesta prolifera y la epidermis del ariloide se diferencia de la exotesta (Fig. 7G). En la segunda zona, el tegumento externo del lado del funículo se divide activamente, al igual que en la tercera zona, la parte distal del funículo, donde las células son más grandes y con espacios intercelulares indicando su diferenciación en aerénquima (Fig. 7H). Lo anterior evidencia que el apéndice es un ariloide de origen funicular y tegumentario. En semilla madura, el funículo y el micrópilo se encuentran rodeados por el ariloide (Fig. 7I). En un corte longitudinal de semilla madura, el micrópilo está rodeado por el aerénquima del ariloide (Fig. 7J), cuya epidermis es delgada y con células amorfas, además queda separado del interior de la semilla por una barrera de células con engrosamientos de lignina (Fig. 7K). En esta etapa, la exotesta presenta cristales y engrosamientos de lignina. El endotegmen es persistente, aunque muy reducido (Fig. 7L). El ariloide de *Aztekium ritteri* tiene textura papirácea en semilla seca.



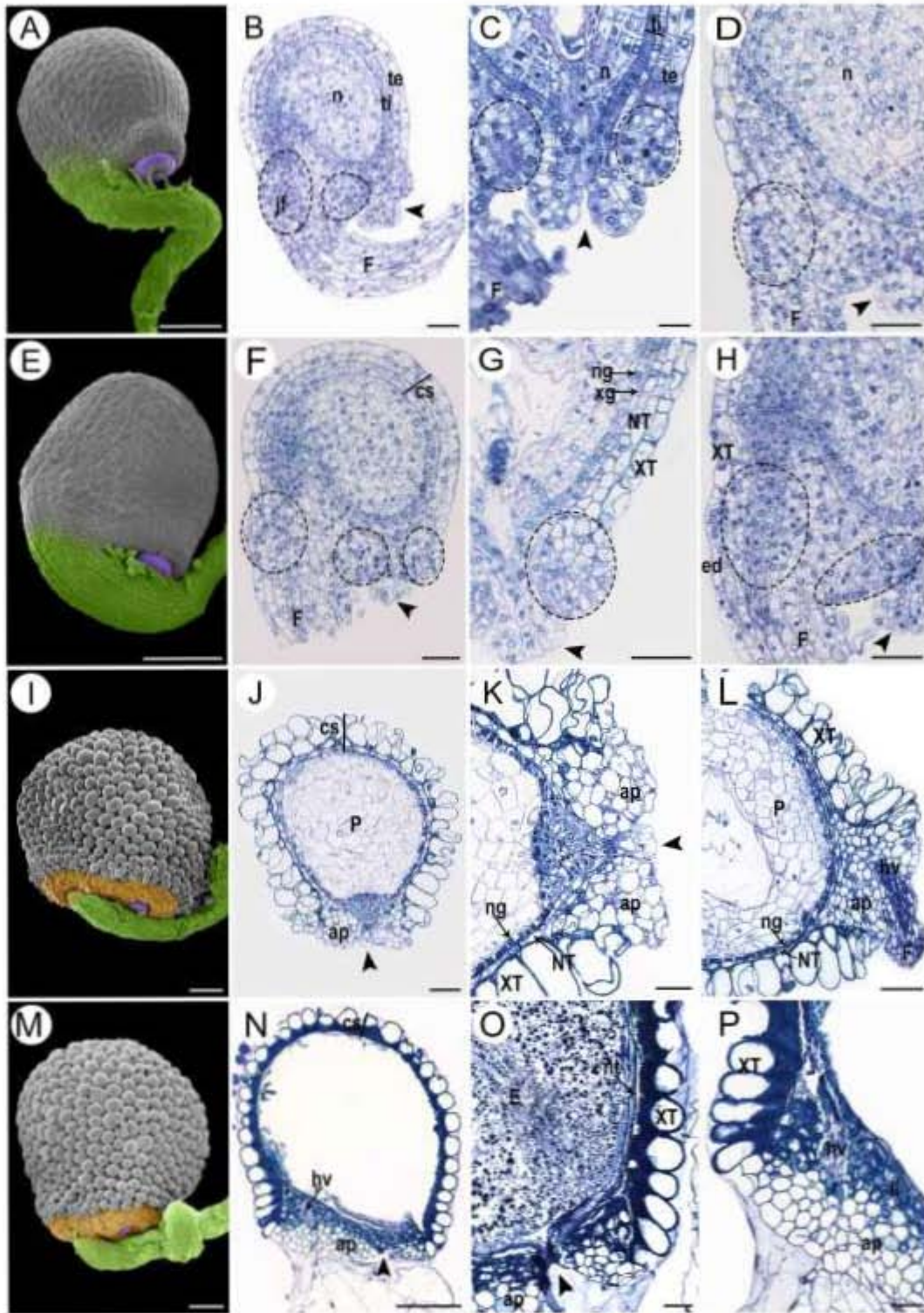


**Figura 7. Ontogenia del ariloide de *Aztekium ritteri*.** **A.** Óvulo de flor en antesis visto en MEB. **B.** Corte longitudinal de semilla joven con dos evidentes zonas de proliferación. **C.** Acercamiento a la zona de proliferación de la testa en la zona micropilar del lado opuesto al funículo. **D.** Acercamiento a zona de proliferación de la parte distal del funículo. **E.** Semilla joven con el ariloide haciéndose evidente entre el micrópilo y el funículo. **F.** Corte longitudinal de semilla en la misma etapa con tres zonas de proliferación celular. **G.** Acercamiento a la zona micropilar mostrando las capas de la cubierta seminal y el ensanchamiento en la zona del micrópilo. **H.** Acercamiento a la testa en la zona micropilar del lado funicular. **I.** Semilla madura. **J.** Corte longitudinal de semilla madura con el ariloide conformado por aerénquima. **K.** Acercamiento al micrópilo con el aerénquima a ambos lados. Barrera de células lignificadas de la endotesta. **L.** Acercamiento a una zona de la cubierta seminal. ap, apéndice; ar, aerénquima; cr, cristales; cs, cubierta seminal; ed, epidermis del apéndice; es, endospermo; F, funículo; hv, haz vascular; li, engrosamientos de lignina; ng, endotegmen; NT, endotesta; P, perispermo; XT, exotesta; xg, exotegmen; cabeza de flecha, micrópilo; círculo punteado, zonas de proliferación celular. Barras: C, D, G, H, K, L= 40  $\mu$ m; B, F, J= 80  $\mu$ m; E, I=100  $\mu$ m; A=200  $\mu$ m. El color verde señala el funículo, el morado señala el micrópilo, el amarillo señala el ariloide.

*Gymnocalycium mihanovichii* (Frič & Gürke) Britton & Rose

El óvulo es campilótropo con el micrópilo endóstomo y el funículo cubierta de papilas en la zona ventral (Fig. 8A). En corte longitudinal de óvulo se ven ambos tegumentos, la nucela y se aprecian tres zonas de proliferación celular (Fig. 8B). La primera es en la zona micropilar que experimenta divisiones periclinales y anticlinales en el tegumento externo del lado del funículo. La segunda es en el tegumento externo de la zona micropilar del lado del funículo (Fig. 8C). La tercera es en la zona distal del funículo I, donde la proliferación celular se acentúa formando una joroba funicular (Fig. 8D). Después de la fecundación el ensanchamiento en la zona distal funicular se hace más evidente, el óvulo se curva, provocando que el funículo se encuentre en contacto con el micrópilo (Fig. 8E). Las zonas de proliferación son más marcadas en la exotesta alrededor del micrópilo y la parte distal del funículo (Fig. 8F). En consecuencia, la exotesta en la zona del micrópilo y opuesta al funículo (zona de antirafe) está ensanchada (Fig. 8G). La joroba funicular y la exotesta del lado funicular (zona de la rafe) continúan proliferando (Fig. 8H). En una etapa más avanzada la cubierta seminal está diferenciada y el apéndice seminal es evidente en la zona hilo-micropilar (Fig. 8I, J). La cubierta seminal presenta endotegmen con engrosamientos, endotesta y exotesta conformada por células alargadas. El ariloide está diferenciado en aerénquima y tanto el micrópilo (Fig. 8K) como el funículo (Fig. 8L) se encuentran rodeados por este tejido. En semilla madura se observa que el ariloide no proliferó más, por lo que es poco conspicuo (Fig. 8M). Se presenta una barrera de células provenientes de la endotesta, con engrosamientos (Fig. 8N). La cubierta seminal está completamente diferenciada, la exotesta presenta engrosamientos en los límites periclinales internos, la endotesta ha degenerado y el endotegmen es más delgado (Fig. 8O). En la zona funicular, el tejido aerénquimático se extiende hasta parte del funículo. La barrera de células endotestales lignificadas es persistente (Fig. 8P). Cuando la semilla se seca el apéndice luce deshidratado con textura papirácea, cuando se hidrata regresa a su apariencia turgente.





**Figura 8. Ontogenia del ariloide de *Gymnocalycium mihanovichii*.** A. Óvulo de flor en antesis visto en MEB. B. Corte longitudinal de óvulo con las tres zonas de proliferación. C. Zonas del tegumento externo que proliferan. D. Parte distal del funículo que prolifera. E. Semilla joven después de la fecundación con la cubierta seminal poco diferenciada. F. Semilla joven con las tres zonas de proliferación celular. G. Zona micropilar mostrando las capas de la cubierta seminal y la testa ensanchada. H. Joroba funicular inconspicua y testa del lado funicular ensanchados. I. Semilla inmadura con el ariloide más conspicuo. J. Ariloide diferenciado en aerénquima. K. Micrópilo rodeado por aerénquima. L. Funiculo ensanchado y haz vascular rodeado por aerénquima. M. Semilla madura con el ariloide totalmente desarrollado. N. Corte

longitudinal de semilla madura con el haz vascular del funículo y el micrópilo inmersos en el aerénquima del ariloide. **O.** Zona micropilar. El embrión es cotiledonario y la cubierta seminal está conformada por endotegmen y exotesta, ambos con engrosamientos. **P.** Haz vascular atravesando el tejido del ariloide. Barrera de células de la endotesta con engrosamientos de lignina. ap, apéndice; cs, cubierta seminal; E, embrión; F, funículo; hv, haz vascular; jf, joroba funicular; li, engrosamientos de lignina; n, nucela; ng, endotegmen; NT, endotesta; P, perispermo; te, tegumento externo; ti, tegumento interno; xg, exotegmen; XT, exotesta; cabeza de flecha, micrópilo; círculo punteado, zonas de proliferación celular. Barras: C, D= 20  $\mu\text{m}$ ; B, F, G, H, J, K, O, P= 40  $\mu\text{m}$ ; L= 80  $\mu\text{m}$ ; A, E, I, M=100  $\mu\text{m}$ ; N=200  $\mu\text{m}$ . El color verde señala el funículo, el morado señala el micrópilo, el amarillo señala el ariloide.

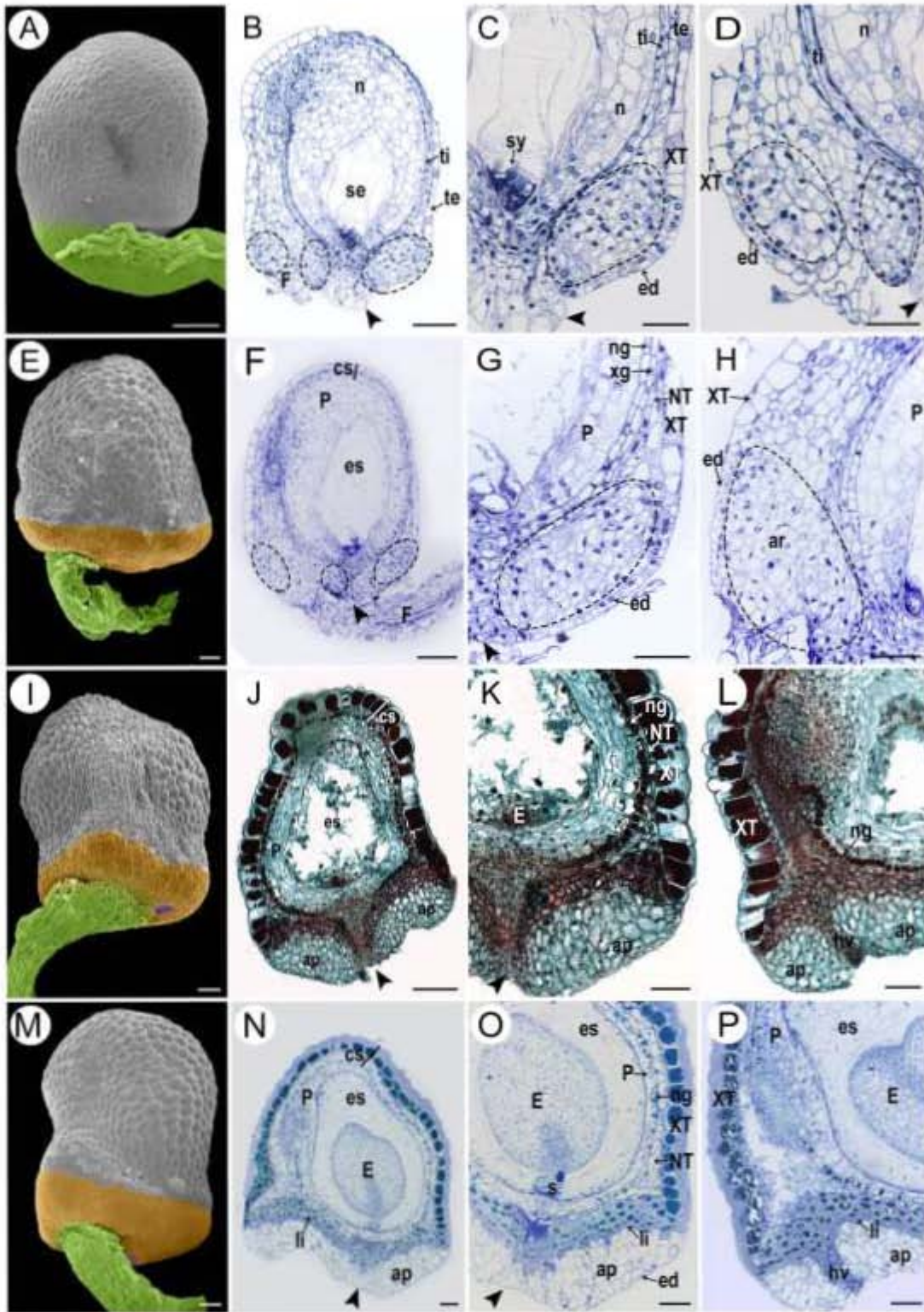
---

*Parodia ottonis* (Lehm.) N.P. Taylor.

Tiene óvulo campilótropo con el micrópilo endóstomo con el funículo cubierto de papilas en la parte ventral (Fig. 9A). Desde esta etapa se pueden notar tres zonas de proliferación celular que indican que el futuro apéndice corresponde a un ariloide (Fig. 9B). La primera zona es el tegumento externo en la zona que rodea al micrópilo del lado opuesto al funículo. Prolifera mayormente por medio de divisiones anticlinales, seguida de divisiones periclinales (Fig. 9C). En la segunda zona de proliferación que corresponde al tegumento externo del lado funicular, las divisiones son menos pronunciadas que en la zona anterior. La tercera zona de proliferación celular se encuentra en la parte distal del funículo I, donde las divisiones anticlinales y periclinales de la epidermis contribuyen al ensanchamiento de esta zona (Fig. 9D). Después de la fecundación, el tejido del ariloide se nota desde el exterior a simple vista (Fig. 9E). En la misma etapa persisten las zonas de proliferación, pero son más grandes (Fig. 9F). En lado opuesto al funículo se ve la diferencia morfológica entre las células de la exotesta que son más grandes, a diferencia de la epidermis del ariloide que son más pequeñas (Fig. 9G). Del lado del funículo (zona de la rafe) también se nota la diferencia morfoanatómica entre la exotesta y la epidermis del ariloide. Las células de la parte central de la parte distal del funículo I ahora son de mayor tamaño, indicando el inicio de la diferenciación en aerénquima (Fig. 9H). En etapa de embrión globular, el ariloide es más conspicuo y las paredes periclinales externas de la exotesta son cóncavas (Fig. 9I). Éstas presentan engrosamientos de lignina, así como las células del endotegmen y las células que forman una barrera multiestratificada de origen endotestal, que separa el apéndice del resto de la parte interna de la semilla (Fig. 9J). En esta etapa el apéndice está diferenciándose en aerénquima, las células son más grandes, aunque aún no son evidentes los espacios intercelulares. La cubierta seminal está conformada por exotesta, endotesta y endotegmen (Fig. 9K). El haz vascular rodeado de aerénquima es evidencia de en el desarrollo del ariloide intervienen tejidos funiculares (Fig. 9L). En semilla madura el ariloide es más grande, turgente y sobresale de ésta (Fig. 9M). En esta etapa, el ariloide está totalmente diferenciado en aerénquima ocupando toda la zona hilo-micropilar (Fig. 9N). La cubierta seminal está completamente diferenciada, la exotesta presenta

engrosamientos secundarios en la pared periclinal externa, la endotesta presenta células con espacios intercelulares, el endotegmen también presenta engrosamientos de lignina. La epidermis del ariloide es más delgada y con las células alargadas. Las células de la endotesta de la zona micropilar presentan engrosamientos de lignina, en conjunto forman una barrera entre el ariloide y el interior de la semilla (Fig. 9O, P). Cuando la semilla se seca, el apéndice se contrae y adquiere una apariencia papirácea, cuando se hidrata regresa su apariencia turgente.





**Figura 9. Ontogenia del ariloide de *Parodia ottonis*.** **A.** Óvulo de flor en antesis visto en MEB. **B.** Corte longitudinal de óvulo con las tres evidentes zonas de proliferación. **C.** Zona micropilar del lado opuesto al funículo con proliferación del tegumento externo. **D.** Parte distal del funículo mostrando proliferación celular de éste y del tegumento externo. **E.** Semilla joven con la cubierta seminal poco diferenciada y con el ariloide conspicuo. **F.** Corte longitudinal de semilla joven con las tres zonas de proliferación celular. **G.** Zona micropilar donde se ve la diferencia en tamaño, entre la exotesta y la epidermis del ariloide. **H.** Zona distal del funículo I proliferando junto con la endotesta del lado funicular, donde comienza

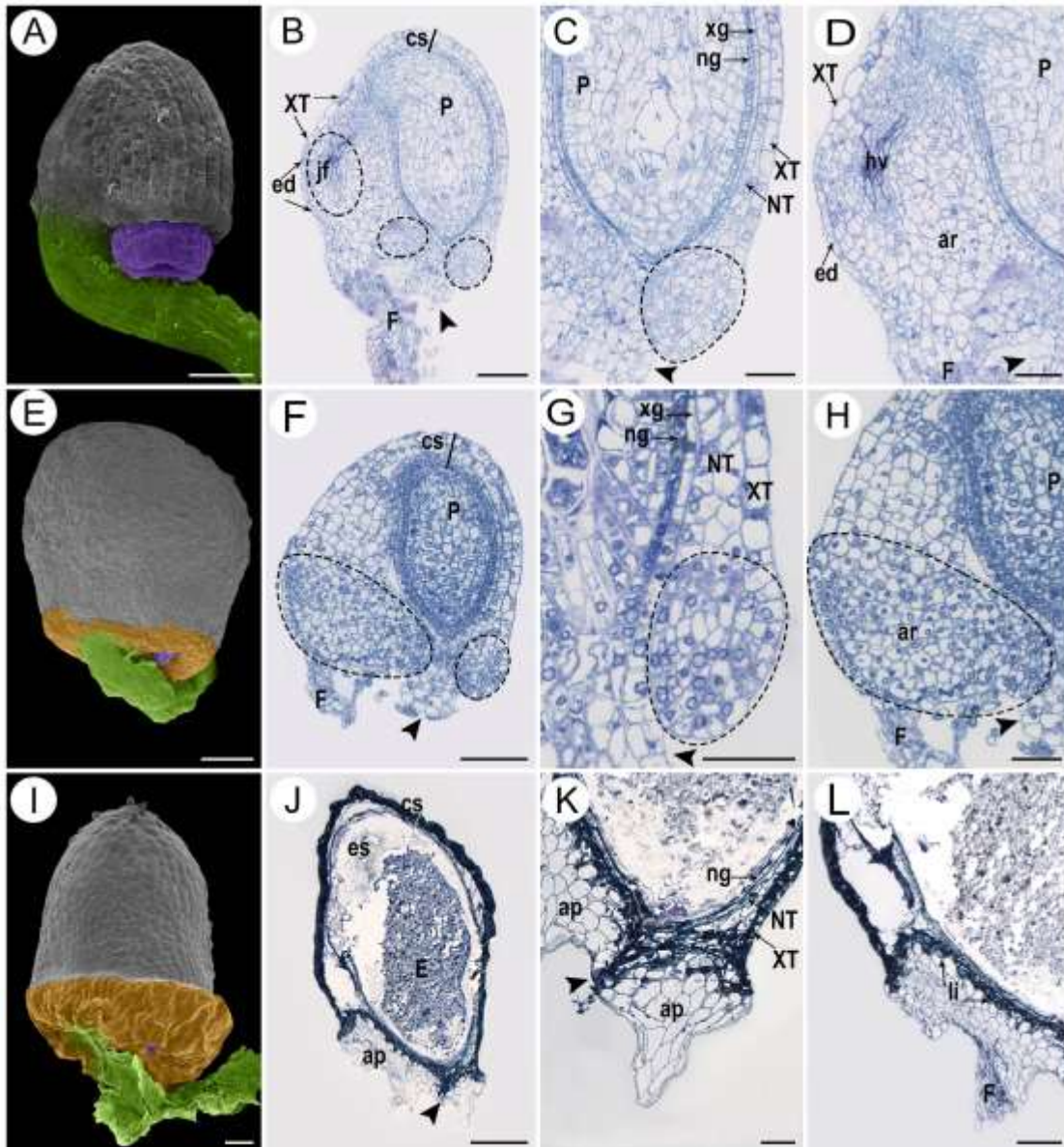
la diferenciación en aerénquima. **I.** Semilla en etapa avanzada del desarrollo con el ariloide más conspicuo. **J.** Corte longitudinal de semilla con el ariloide evidente y parcialmente diferenciado en aerénquima. **K.** Micrópilo rodeado por aerénquima. Exotesta y endotegmen presentan engrosamientos de lignina. **L.** Haz vascular rodeado por aerénquima. **M.** Semilla madura con el ariloide totalmente desarrollado. **N.** Corte longitudinal de semilla madura con el ariloide cubriendo toda la región hilo-micropilar. **O.** Cubierta seminal con exotesta, endotesta y endotegmen. **P.** Acercamiento al haz vascular persistente atravesando el tejido del ariloide. Barrera de células de la endotesta, entre el apéndice y el endotegmen con engrosamientos de lignina. ap, apéndice; ar, aerénquima; cs, cubierta seminal; E, embrión; ed, epidermis del apéndice; es, endospermo; F, funículo; hv, haz vascular; li, barrera de células de la endotesta con engrosamientos de lignina; n, nucela; ng, endotegmen; NT, endotesta; P, perispermo; s, suspensor; se, saco embrionario; sy, sinérgidas; te, tegumento externo; ti, tegumento interno; xg, exotegmen; XT, exotesta; cabeza de flecha, micrópilo; círculo punteado, zonas de proliferación celular. Barras: C, D= 40  $\mu\text{m}$ ; G, H= 50  $\mu\text{m}$ ; B= 80  $\mu\text{m}$ ; A, E, F, I, K, L, M, N, O, P=100  $\mu\text{m}$ ; J=200  $\mu\text{m}$ . El color verde señala el funículo, el morado señala el micrópilo, el amarillo señala el ariloide.

---

### *Rebutia minuscula* K. Schum.

Óvulo campilótropo con el micrópilo endóstomo, el funículo está provisto de papilas en la parte ventral y se aprecia una joroba funicular (Fig. 10A). Después de la fecundación se hacen evidentes tres zonas de proliferación celular, una en la parte distal del funículo donde la joroba funicular se hace evidente, la segunda y la tercera en la testa alrededor del micrópilo (Fig. 10B). En esta etapa la cubierta seminal se compone de exotesta, endotesta, exotegmen y endotegmen. La testa ubicada en la zona micropilar del lado opuesto al funículo prolifera por medio de divisiones periclinales, principalmente (Fig. 10C). En la zona de la joroba funicular es posible diferenciar las células grandes y abovedadas de la exotesta, de las células pequeñas alargadas y lisas de la epidermis del ariloide. Algunas células del centro de la zona I de la parte distal del funículo comienzan a diferenciarse en aerénquima (Fig. 10D). En semilla inmadura el apéndice se hace conspicuo (Fig. 10E) y las zonas de proliferación se mantienen y aumentan su actividad celular en la zona distal del funículo I más que en el lado opuesto al funículo (Fig. 10F). Aquí la testa prolifera, mientras que el endotegmen comienza a presentar engrosamientos de lignina (Fig. 10G). En el lado funicular, conformado por la parte distal del funículo más la testa, se aprecia el aumento en el tamaño de las células en la parte central, indicando el inicio de la diferenciación en aerénquima (Fig. 10H). En semilla madura el apéndice está completamente desarrollado y la morfología externa indica que las células de la epidermis del ariloide son alargadas periclinamente (Fig. 10I). En un corte longitudinal de semilla madura se observa como el apéndice seminal cubre completamente la zona hilo-micropilar (Fig. 10J). En un acercamiento a la zona micropilar, se ve que las células de la endotesta que proliferaron, se diferenciaron en aerénquima, por lo que se trata de un ariloide. En esta etapa la cubierta seminal está conformada por exotesta, endotesta, y endotegmen, ya que el exotegmen ha degenerado (Fig. 10K). Se observa una barrera de células engrosadas provenientes de la endotesta que queda entre el ariloide y el endotegmen (Fig. 10L).

Cuando la semilla es fresca o se encuentra hidratada, el ariloide es turgente, cuando éste seca adquiere una apariencia papirácea.



**Figura 10. Ontogenia del ariloide de *Rebutia minuscula*.** A. Óvulo de flor en antesis visto en MEB. B. Corte longitudinal de semilla joven con las tres zonas de proliferación celular. C. Zona micropilar del lado opuesto al funículo con proliferación de la endotesta. D. Parte distal del funículo donde se muestran las zonas de proliferación y la diferencia morfológica entre la epidermis de la testa y del ariloide. E. Semilla inmadura con la pared periclinal externa de la cubierta seminal poco diferenciada y con el ariloide poco conspicuo. F. Corte longitudinal con las zonas de proliferación celular. G. Zona micropilar donde se ve la proliferación celular de la endotesta mediante divisiones periclinales. H. Parte distal del funículo proliferando junto con la testa del lado funicular. Se muestra el inicio de la diferenciación en aerénquima. I. Semilla madura con el ariloide totalmente desarrollado. J. Corte longitudinal de semilla madura con el ariloide cubriendo toda la región hilo-micropilar. K. Cubierta seminal con exotesta, endotesta y endotegmen. Micrópilo rodeado por aerénquima. L. Funículo rodeado por aerénquima. Barrera de células entre el apéndice y el endotegmen con engrosamientos de lignina. ap, apéndice; ar, aerénquima; cs, cubierta seminal; E, embrión; ed, epidermis del apéndice; es, endospermo; F, funículo; hv, haz vascular; jf, joroba funicular; li, engrosamientos de lignina; ng, endotegmen; NT, endotesta; P, perispermo; xg, exotegmen; XT, exotesta; cabeza de flecha, micrópilo; círculo punteado, zonas de proliferación celular. Barras: C, D, G, H, K= 40  $\mu$ m; A= 50  $\mu$ m; B, F, L= 80  $\mu$ m; E, I=100  $\mu$ m; J=200  $\mu$ m. El color verde señala el funículo, el morado señala el micrópilo, el amarillo señala el ariloide.

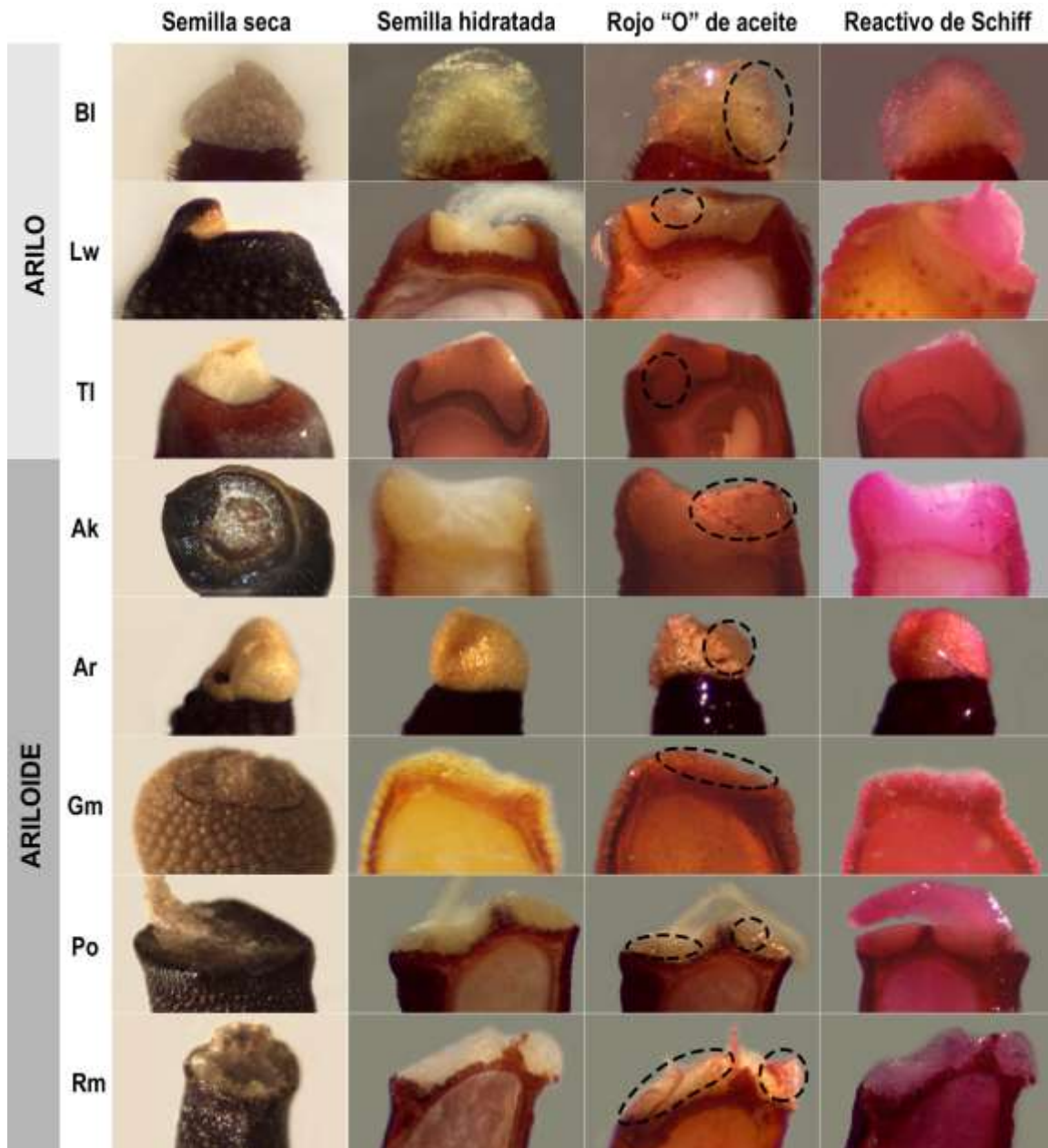


Tabla 2. Comparación de los atributos ontogenéticos y morfoanatómicos de los apéndices seminales de las especies estudiadas

Atributo	<i>Blossfeldia liliputana</i>	<i>Lophophora williamsii</i>	<i>Thelocactus leucacanthus</i>	<i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i>	<i>Aztekium ritteri</i>	<i>Gymnocalycium mihanovichii</i>	<i>Parodia ottonis</i>	<i>Rebutia minuscula</i>
Tipo de apéndice	arilo	arilo	arilo	ariloide	ariloide	ariloide	ariloide	ariloide
Etapa en la que inicia el desarrollo del apéndice	post fecundación	post fecundación	previo a la fecundación	post fecundación	post fecundación	previo a la fecundación	previo a la fecundación	post fecundación
Zonas de proliferación que forman al apéndice								
Zona distal del funículo I	no	sí	sí	sí	sí	sí	sí	sí
Zona distal del funículo II	sí	sí	sí	sí	no	no	no	no
Tegumento externo del lado funicular	no	no	no	sí	sí	sí	sí	sí
Tegumento externo opuesto al funículo (antirafe)	no	no	no	no	sí	sí	sí	sí
Tipo de tejido que conforma el apéndice	aerénquima	aerénquima	aerénquima	aerénquima	aerénquima	aerénquima	aerénquima	aerénquima
Joroba funicular	ausente	ausente	presente	presente	ausente	presente	ausente	presente
Copa hilar	ausente	presente	presente	presente	ausente	ausente	ausente	ausente
Tejidos que forman la copa hilar								
Exotesta	-	sí	sí	sí	-	-	-	-
Endotesta	-	sí	sí	sólo en la zona del antirafe	-	-	-	-
Endotegmen	-	no	no	sí	-	-	-	-
Barrera de células endotestales	ausente	presente	presente	ausente	presente	presente	presente	presente
Apariencia del apéndice en semilla seca	papiráceo	papiráceo	papiráceo	papiráceo	papiráceo	papiráceo	papiráceo	papiráceo
Conformación de la zona hilo-micropilar	disyunta	disyunta	disyunta	no aplica*	conjunta	conjunta	conjunta	conjunta
Presencia de lípidos	sí	sí	sí	sí	sí	sí	sí	sí
Presencia de polisacáridos	sí	sí	sí	sí	sí	sí	sí	sí

### 5.3. Histoquímica de semillas. Elaiosomas.

Todas las especies dieron reacción positiva para las pruebas histoquímicas de Rojo "O" de aceite para la detección de lípidos, y para Reactivo de Schiff que detecta polisacáridos insolubles (Fig. 11).



**Figura 11. Pruebas histoquímicas en apéndices seminales.** Se muestran los apéndices en semilla seca comparado con los apéndices en semillas hidratadas que funcionan como control. En la tercera columna se encuentran los resultados con la tinción Rojo "O" de aceite, donde los lípidos se destacan en las áreas teñidas de anaranjado-rojo (círculo punteado). La cuarta columna muestra las reacciones con el Reactivo de Schiff donde los polisacáridos insolubles se ven de color rosa. Ak, *Aricarpus kotschoubeyanus*; Ar, *Aztekium ritteri*; Bl, *Blossfeldia liliputana*; Gm, *Gymnocalycium mihanovichii*; Lw, *Lophophora williamsii*; Po, *Parodia ottonis*; Rm, *Rebutia minuscula*; Tl, *Thelocactus leucacanthus* subsp. *schmollii*.

#### 5.4. Reconstrucción de caracteres ancestrales de los apéndices seminales

La reconstrucción de caracteres de los apéndices seminales muestra que el arilo es el carácter ancestral con una alta probabilidad (Tabla 3). La subfamilia Opuntioideae presenta cubierta funicular en todos sus miembros con dos especializaciones, *Pterocactus* con cubierta funicular alada, y *Maihueniopsis* y *Pereskiaopsis* con cubierta funicular lanosa. La presencia de arilo continúa hasta el clado de la subfamilia Cactoideae, iniciando con *Blossfeldia liliputana*, especie hermana del resto del clado. El arilo únicamente se encuentra en la tribu Cacteae. En la misma tribu, aparece el ariloide en tres clados. Primero en el clado que incluye a *Aztekium* y *Geohintonia*, el segundo en el clado ATEP donde se encuentran *Turbiniacarpus* y *Ariocarpus*, y el tercero ocurre en *Ortegocactus* del clado Mammilloid.

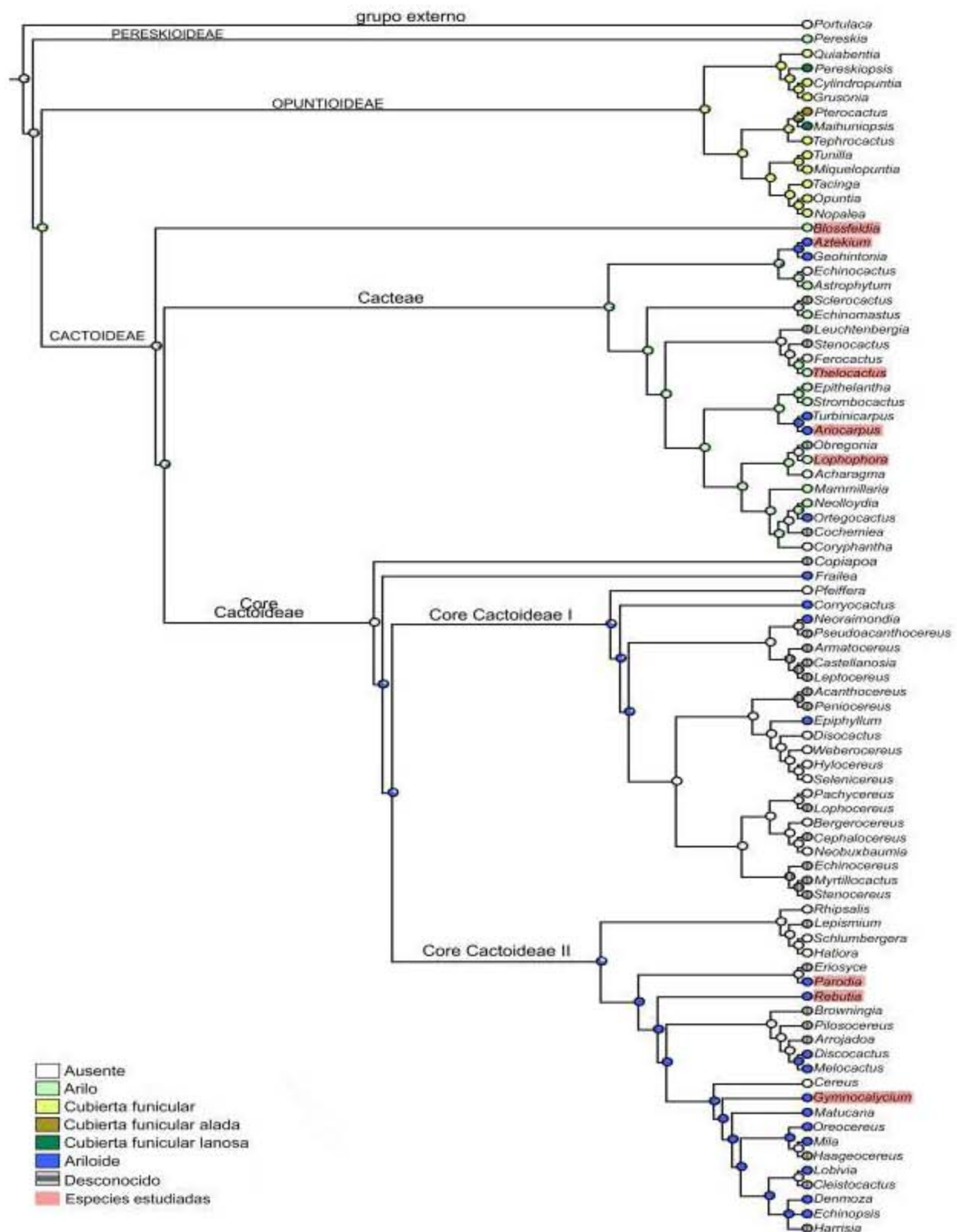
La cuarta aparición de ariloide ocurre en el clado Core Cactoideae. Cabe destacar que, aunque hay clados en donde no se sabe si las semillas presentan apéndices, se puede inferir que sí lo presentan, dadas las probabilidades por nodo para cada uno de los diferentes apéndices (Tabla 3, Fig. 12). El ariloide es un carácter homoplásico, ya que tiene cuatro orígenes diferentes a lo largo de la subfamilia Cactoideae. Además, es posible reconocer patrones, por ejemplo, en los clados que incluyen a las especies columnares y epífitas, las semillas no presentan apéndices seminales, con excepción de *Epiphyllum*.

Tabla 3. Probabilidades significativas de cada carácter por nodo

Clado	ausente	arilo	cf	cfa	cfl	ariloide
Cactaceae	0.149	0.774*	0.048	0.007	0.007	0.010
Opuntioideae	0.007	0.056	0.918*	0.005	0.008	0.004
Cactoideae	0.014	0.927*	0.023	0.003	0.003	0.027
Cacteae	0.006	0.924*	0.001	0.001	0.001	0.065
Core Cactoideae	0.074	0.104	0.007	0.006	0.006	0.800*

Cf, cubierta funicular; cfa, cubierta funicular alada; cfl, cubierta funicular lanosa

\* Probabilidades significativas, indica mayor probabilidad de ser el carácter ancestral.



**Figura 12. Reconstrucción de caracteres ancestrales de los apéndices seminales en la familia Cactaceae.** El arilo se muestra como carácter ancestral. El ariloide es un carácter convergente con cuatro orígenes. La cubierta funicular es exclusiva de la subfamilia Opuntioideae con sus respectivas variaciones. Topología del árbol basada en filogenia de Hernández-Hernández *et al.* (2011).

## 6. Discusión

### 6.1. Apéndices seminales en Cactaceae

La literatura consultada, así como las observaciones realizadas en el presente estudio muestran que en 30 géneros de Cactaceae se presentan apéndices seminales, entre los que destacan el arilo, el ariloide, el estrofiolo, la carúncula o el elaiosoma (ver Anexo 2). De estos géneros se descarta la presencia de apéndice en el género *Pachycereus*, ya que las semillas no exhiben un crecimiento conspicuo como los apéndices seminales del resto de los géneros. *Mammillaria* y *Parodia* son los géneros mejor representados con un mayor número de especies descritas con apéndices seminales.

En Pereskioideae Dau y Labouriau (1974) reportan la presencia de carúncula en *Pereskia aculeata*, mientras que Jiménez-Durán *et al.* (2014) describen el desarrollo de *P. lychnidiflora* donde se observa el origen del apéndice, aunque no lo mencionan explícitamente. Con la información anterior junto con observaciones de la zona hilo-micropilar de la semilla de *P. lychnidiflora* se concluye que el apéndice es un arilo, puesto que el tejido diferenciado se encuentra en la parte distal del funículo I. En Opuntioideae se reporta arilo para todos los géneros de la subfamilia (Scheinvar, 2004; Griffith y Porter, 2009), con algunas particularidades como alas en *Pterocactus* (Bregman, 1988) y pelos alargados a manera de lana en *Maihueniopsis* (Anderson, 2001) y *Pereskiopsis* (Bravo-Hollis, 1978).

Comparando las principales clasificaciones de los apéndices seminales con el estudio del desarrollo de semillas aquí presentado, se comprueba que el ariloide sí difiere anatómicamente del arilo. Por lo tanto, la propuesta del presente trabajo, concuerda con la de van der Pijl (1972), ya que el ariloide es reconocido como un apéndice diferente del resto que se forma a partir del funículo y del tegumento externo circundante al micrópilo. También se sugiere no incluir a la carúncula y al estrofiolo dentro de la clasificación de ariloides para evitar confusiones.

### 6.2. Arilo y ariloide

Hasta el momento, el presente estudio es el primero en detallar el origen ontogenético de los apéndices seminales en la familia Cactaceae. En la familia Cactaceae se muestra una diversidad en el tipo de arilo y ariloides que presentan las semillas de las diferentes especies. Una característica compartida durante la ontogenia del arilo y ariloide, se da al inicio del desarrollo, y consiste en la formación de una joroba funicular como se observó en *Ariocarpus kostchoubeyanus*, *Gymnocalycium mihanovichii*, *Rebutia minuscula* (ariloides) y *Thelocactus leucacanthus* subsp. *schmollii* (arilo).

El arilo de *Blossfeldia liliputana* presenta un tipo de crecimiento que se encuentra en semillas de familias como Fabaceae (Rodríguez-Riaño *et al.*, 2006), Passifloraceae (Zhang 2013), Turneraceae (Gonzalez y Arbo, 2013) y Thymelaeaceae (Venugopal y Marbaniang, 2015). En los casos donde el arilo cubre la zona hilo micropilar (ZHM), es confuso determinar el tipo de apéndice, lo cual puede ser la razón por la que los términos no está asignados correctamente. Otro problema se presenta en los óvulos de tipo campilótropo, ya que la curvatura de la nucela y de los tegumentos hace difícil la delimitación de la rafe, puesto que la antirrafe es más amplia que en los óvulos anátropos.

Los arilos que presentan las especies de la tribu Cactaeae quedan contenidos en una copa hilar formada por células de la testa, como ocurre en *Lophophora williamsii* y *Thelocactus leucacanthus* descritos en el presente trabajo. En el caso de *Astrophytum myriostigma* se sabe que la proliferación celular que da origen al apéndice proviene del funículo (Engleman, 1960), por lo que se concluye que se trata de un arilo y no de un estrofiolo como ha sido descrito para otras especies del mismo género (Scheinvar 2004). En *Thelocactus bicolor* (Engleman 1960) el desarrollo es similar al de *T. leucacanthus*, por lo que se propone que esta especie también presenta arilo. En Cactaceae, también hay especies con ariloide que queda contenido en una copa hilar formada por células de la endotesta y endotegmen como ocurre en *Ariocarpus kostchoubeyanus*.

Un carácter clave para identificar un ariloide sin conocer necesariamente su ontogenia, es observando la disposición del micrópilo con respecto al hilo. Si la zona hilo-micropilar es conjunta, el apéndice en cuestión, muy seguramente es un ariloide. Sin embargo, en el caso de las semillas del género *Ariocarpus* es difícil de distinguir, ya que desde una vista externa se ven muy juntos o bien, parecen disyuntos. En este caso, por medio del estudio del desarrollo de la semilla se sabe que el tegumento externo en la zona micropilar, del lado del funículo sí participa en la diferenciación del ariloide. En el caso de la zona hilo-micropilar de *Ariocarpus*, el micrópilo se encuentra adosado al ariloide, cuestión que también se observó en las semillas del género *Turbinicarpus* (obs. pers.). Así como los ariloides, los arilos también se pueden inferir viendo las características externas de la semilla, particularmente la zona hilo-micropilar, si ésta es disyunta, seguramente se trata de un arilo como en *Lophophora*, *Mammillaria* y *Neolloydia* (Barthlott y Hunt 2000) (ver Fig. 2)

Generalmente, el desarrollo del arilo y ariloide en Cactaceae comienza después de la fecundación, como en *Passiflora citrina* (Zhang, 2013), sin embargo, el arilo de *Thelocactus leucacanthus*, y el ariloide de *Gymnocalycium mihanovichii*, *Parodia ottonis* y *Rebutia minuscula*, comienzan su desarrollo en etapa de óvulo maduro. Esto se ha reportado también para el arilo de

*Cytisus striatus* y *C. multiflorus* (Fabaceae) (Rodríguez-Riaño *et al.*, 2006). Una de las diferencias entre los apéndices de Cactaceae es que la textura tanto del arilo como del ariloide son papiráceos en semilla madura debido a que el aerénquima se deshidrata. Este carácter también se ha reportado para especies como *Aquilaria malaccensis* (Thymelaeaceae) (Venugopal y Marbaniang, 2015) y en los géneros *Turnera* y *Piriqueta* (Turneraceae) donde el arilo adquiere una consistencia membranácea cuando se deshidrata. La característica papirácea o membranácea del apéndice deshidratado difiere de las definiciones generales, donde se describe al arilo como una estructura carnosa (van der Pijl, 1972; Boesewinkel y Bouman, 1984; Johri *et al.*, 1992; Gorb y Gorb, 2003).

### **6.3. Cubierta funicular en Opuntioideae**

Diversos autores mencionan que la familia Opuntioideae se caracteriza por tener arilo, llamándolo arilo funicular endurecido (“bony”) (Kiesling, 1984; Bregman, 1988; Barthlott y Hunt, 1993; Nyffeler 2002). Griffith y Porter (2009) mencionan que la presencia del arilo en Opuntioideae es una sinapomorfía para el grupo. Otros autores, cuyos estudios se han realizado en *Opuntia*, llaman cubierta funicular a la estructura que se origina del funículo y que se caracteriza por tener estratos celulares con engrosamientos de lignina, seguida de capas de células parenquimatosas que conforman un tejido suave que se desprende fácilmente de la semilla (Flores y Engleman, 1976; Orozco-Segovia *et al.*, 2007).

Por otra parte, en la revisión hecha por Stuppy (2002) enfocada en las características de las semillas de Opuntioideae, destaca la importancia de la cubierta funicular como elemento de gran valor para la clasificación de las especies dentro de la subfamilia. De hecho, propone algunos términos relacionados con la cubierta funicular como “funicular girdle” que se refiere al abultamiento que rodea a la semilla, formado por el haz vascular más varias capas de células esclerenquimatosas; y “flanks” que son las partes de la cubierta funicular que quedan a los costados del “funicular girdle”. En este sentido, este autor hace la descripción de los géneros de Opuntioideae destacando las características morfo-anatómicas de la cubierta funicular, además sugiere usar este término en lugar de “arilo funicular”.

A diferencia de los apéndices seminales carnosos en estado hidratado (arilo, ariloide, carúncula, estrofiolo), la cubierta funicular en Opuntioideae comienza su desarrollo cuando el funículo envuelve al óvulo (circundándolo y fusionándose lateralmente) tempranamente durante el desarrollo de la flor (Silva, 2007; Paredes, 2016) lo que se conoce como funículo circinótrofo (Flores y Engleman, 1976; Núñez-Mariel *et al.*, 2001). Dadas las diferencias ontogenéticas que presenta esta

estructura en Opuntioideae, con el arilo, en el presente trabajo se sigue la propuesta de Flores y Engleman (1976) y de Stuppy (2002) de llamarle cubierta funicular, ya que en esta investigación se hace la distinción de arilo como un apéndice externo de tejido blando que se forma a partir de la parte distal del funículo, generalmente, después de la fecundación. Además, el término arilo funicular es redundante puesto que el arilo por sí mismo, indica que es de origen funicular. Asimismo, a las estructuras especializadas en los géneros *Pterocactus* y *Pereskiopsis*, cuyos apéndices son alas y lana respectivamente, se les nombra como cubierta funicular alada y cubierta funicular lanosa. Con ello queda implícito el origen funicular de la estructura, y también que surgieron como una modificación de la cubierta funicular característica de la subfamilia Opuntioideae.

La cubierta funicular en la subfamilia Opuntioideae (Griffith y Porter, 2009) ha sido relacionada con la protección y germinación de las semillas más que con la dispersión (Orozco-Segovia et al., 2007; Paredes, 2016). En aquellas especies en donde la cubierta funicular está asociada a un mecanismo de dispersión son *Pterocactus*, con la cubierta funicular alada cuya dispersión se lleva a cabo por anemocoria (Bregman 1988), y *Pereskiopsis* y *Maihueniopsis* de quienes no se conoce con certeza la función de los tricomas alargados que conforman la cubierta funicular lanosa. En estos casos, la evolución de la forma externa de las semillas puede representar una adaptación a las condiciones del hábitat donde se distribuyen las especies, cuestión que hace falta comprobar con estudios ecológicos y evolutivos.

#### **6.4. Elaiosomas en Cactaceae**

El elaiosoma se define como un tejido esponjoso que se desprende fácilmente y es rico en nutrientes como lípidos, proteínas, almidón y vitaminas (van Rheede y van Rooyen, 1999; Rojas-Aréchiga, 2009). En este sentido, por su contenido celular, los apéndices seminales como el arilo y el ariloide de Cactaceae son considerados elaiosomas (van der Pijl, 1972; Gómez y Espadaler, 1997; Severino et al. 2012). Las primeras descripciones que se hicieron de los elaiosomas en las semillas fueron para referirse a aquellas estructuras con contenidos exclusivamente lipídicos y especializadas en la dispersión de las semillas por las hormigas (mirmecocoria) (Sernander 1906). En la actualidad, el término elaiosoma se utiliza en un sentido más amplio para referirse a todas las estructuras con contenidos nutritivos que representen una recompensa como mecanismo de atracción para las hormigas dispersoras (Hughes y Westoby, 1992; Mark y Olesen, 1996; Gómez et al., 2005; Leal et al., 2007; Lengyel et al., 2010; Linhart, 2014). El elaiosoma puede presentarse tanto en las semillas como



en los frutos (Gorb y Gorb, 2003) y pueden o no ser carnosos, pero sí llamativos, ya sea por el color, consistencia o contenido.

### **6.5. Evolución de los apéndices seminales en Cactaceae**

En la reconstrucción de la evolución los apéndices seminales dentro de la familia Cactaceae, se reconocen linajes donde aparecen los apéndices. La presencia de arilo se observa en paralelo, en Pereskioideae y en la tribu Cacteae. Por otra parte, en el Core Cactoideae aparece el ariloide en diferentes linajes. La diferencia entre las especies en donde se presentan el arilo, el ariloide y la cubierta funicular, tiene implicaciones en la sistemática y taxonomía de los grupos, y posiblemente esté relacionado con el modo de dispersión (Hughes y Westoby 1992, Lengyel *et al.* 2010).

Entre las características que se observan en la reconstrucción de caracteres ancestrales es la aparición de ariloide en diferentes grupos, es decir, se presenta como un carácter convergente. Las convergencias se definen como un fenómeno en donde distintos linajes con diferentes ancestros con fenotipos diferentes, resultan en fenotipos similares (True y Haag, 2001). También puede tratarse de deriva ontogenética del desarrollo o DSD por sus siglas en inglés (developmental system drift) y se refiere a las diferentes rutas durante el desarrollo que resultan en un fenotipo similar o idéntico, a partir de un mismo ancestro (True y Haag, 2001, Nahmad *et al.*, 2008).

Aunque este proceso se ha descrito en términos moleculares, en el caso de las semillas de la familia Cactaceae se puede hacer una analogía con la ontogenia de los apéndices. De hecho, el nombre que se le asigna al apéndice (arilo o ariloide) nos habla de las diferentes rutas del desarrollo por las cuáles se origina el apéndice. Este fenómeno se observa en el clado de *Turbinicarpus* + *Ariocarpus* con ariloide y *Epithelantha* + *Strombocactus* con arilo. Para comprobar esta hipótesis, es necesario realizar estudios moleculares que demuestren las diferentes rutas del desarrollo en un contexto genético para conocer los genes involucrados en el desarrollo tanto de arilo, como de ariloide.

Adicionalmente, con la reconstrucción de caracteres ancestrales es posible hacer predicciones sobre el curso evolutivo de los apéndices seminales. El arilo se muestra como carácter ancestral, mientras que ariloide se encuentra con mayor frecuencia en los clados más tempranamente divergentes. Con esto se observa que hay una tendencia hacia la presencia de ariloide. Asimismo, se puede predecir el tipo de apéndice seminal que presentan los taxones donde no hay información al respecto. Un ejemplo es en el clado Core Cactoideae, donde la presencia de apéndice seminal en varias terminales se desconoce. En este caso, la probabilidad del nodo (ancestro hipotético del clado) es de  $P=0.8$  para ariloide, por lo que se espera que dichos taxones presenten este apéndice.

Finalmente, para poder tener un panorama más amplio sobre los fenómenos evolutivos que ocurren en la familia Cactaceae y para completar esa información faltante que se observa en la reconstrucción de caracteres ancestrales, son necesarios más estudios de desarrollo de semilla, más trabajos ecológicos donde se demuestre la función de los apéndices seminales en la dispersión de las semillas y sobre todo, estudios de evolución que esclarezcan el valor adaptativo de los apéndices seminales para la familia.

## 7. Conclusiones

La presencia de apéndices seminales en las semillas habla indirectamente del modo de dispersión. También representa una característica diagnóstica en términos taxonómicos, y la incidencia de los apéndices a nivel de grupo, habla de la evolución de caracteres a distintos niveles.

Los apéndices seminales se encuentran distribuidos en las tres subfamilias de la familia Cactaceae. La subfamilia Pereskioideae tiene representantes con arilo por lo que se considera el carácter ancestral, aunque éste es reducido. La subfamilia Opuntioideae tiene cubierta funicular en todos sus representantes, más dos estados de carácter diferentes, la cubierta funicular alada en *Pereskiopsis* y la cubierta funicular lanosa en *Maihueniopsis* y *Pereskiopsis*.

En la subfamilia Cactoideae se presentan la mayoría de las especies con arilo y todas las especies que presentan ariloide. El arilo se forma a partir de la parte distal del funículo en *Blossfeldia liliputana* (zona II), *Lophophora williamsii* y *Thelocactus leucacanthus* subsp. *schmollii* (zonas I y II). El ariloide se forma a partir de células de la parte distal del funículo y de células del tegumento externo en la zona micropilar en *Ariocarpus kotschoubeyanus*, *Aztekium ritteri*, *Gymnocalycium mihanovichii*, *Parodia ottonis* y *Rebutia minuscula*. Ambos apéndices se componen de aerénquima con apariencia papirácea cuando la semilla se deshidrata.

La característica diagnóstica en semilla madura para saber si es un arilo, es cuando las semillas presentan la zona hilo-micropilar disyunta, mientras que para el ariloide la zona hilo-micropilar es conjunta. En las ocho especies donde se estudió el desarrollo completo del apéndice, éste presenta lípidos y polisacáridos, por lo que se consideran elaiosomas.

Aunque este es el primer trabajo comparativo del desarrollo de los apéndices seminales en la familia Cactaceae, aún existen especies por estudiar y de las cuales no se sabe si presentan apéndices. Con la presente investigación, se espera que se esclarezca el origen de éstos y su distribución general en la familia Cactaceae. Además, se sugiere que en futuras descripciones se opte por utilizar el término correcto.

## 8. Bibliografía

- Almeida, O. J. G., S. Paoli, L. a. Souza y J. H. Cota-Sánchez. 2013. Seedling morphology and development in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Cactaceae: Hylocereeae). *The Journal of the Torrey Botanical Society* 140(2):196–214.
- Alvarado-Cárdenas, L. O., E. Martínez-Meyer, T. P. Feria, L. E. Eguiarte, H. M. Hernández, G. Midgley y M. E. Olson. 2013. To converge or not to converge in environmental space: testing for similar environments between analogous succulent plants of North America and Africa. *Annals of Botany* 111(6):1125–1138.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Página (T. Press, editor). Timber Press, Portland, Or.
- Arias, S. y E. Sánchez-Martínez. 2010. Una especie nueva de *Strombocactus* (Cactaceae) del río Moctezuma, Querétaro, México. *Revista mexicana de biodiversidad* 81(3):619–624.
- Bâillon, H. 1874. Sur l'origine du macis de la muscade et des arilles en général. *Séanc. Acad. Sri., Paris* 78:779–782.
- Barthlott, W. y D. Hunt. 2000. *Seed diversity in the Cactaceae (Succulent Plant Research, vol. 5)*. D. Hunt, editor. Sherborne, UK.
- Barthlott, W. y D. Hunt. 1993. Cactaceae. en K. Kubitzki, J. G. Rohwer y V. Bittrich, editores. *The families and genera of vascular plants. Vol. II. Flowering Plants · Dicotyledons*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania. Páginas 161–197.
- Barthlott, W. y S. Porembski. 1996. Ecology and morphology of *Blossfeldia liliputana* (Cactaceae): A poikilohydric and almost astomate succulent. *Botanica Acta* 109(2):161–166.
- Bewley, J. D., K. J. Bradford, H. W. M. Hilhorst y H. Nonogaki. 2013. *Seeds. Physiology of Development, Germination and Dormancy*. Tercera. Springer, Nueva York, EU.
- Boesewinkel, F. D. y F. Bouman. 1984. The Seed: Structure. En B. M. Johri, editor. *Embryology of Angiosperms*. Springer- Verlag, Alemania. Páginas 567–610.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México Vol. III*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bregman, R. 1988. Form of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Botanica Neerlandica* 37(3):395–402.
- Bregman, R. y F. Bouman. 1983. Seed germination in Cactaceae. *Society*:357–374.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1919. *The Cactaceae. Vol. I*. Press of Gibson Brothers, Washington.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1920. *The Cactaceae. Vol. II*. Press of Gibson Brothers, Washington.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1922. *The Cactaceae. Vol. III*. Press of Gibson Brothers, Washington.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1923. *The Cactaceae. Vol IV*. Press of Gibson Brothers, Washington.
- Byng, J. W., M. W. Chase, M. J. Christenhusz, M. F. Fay, W. S. Judd, D. J. Mabberley, A. N. Sennikov, D. E. Soltis, P. S. Soltis, P. F. Stevens, B. Briggs, S. Brockington, A. Chautems, J. C. Clark, J. Conran, E. Haston, M. Moore, R. Olmstead, M. Perret, L. Skog, J. Smith, D. Tank, M. Vorontsova y A. Weber. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1):1–20.
- Corner, E. J. H. (Edred J. H. 1976. *The seeds of dicotyledons. Volume 1*. Primera edición. Cambridge University Press, Cambridge, Gran Bretaña.
- Dau, L. y L. G. Labouriau. 1974. Temperature control of seed germination in *Pereskia aculeata* Mill. *Anais Academia Brasileira de Ciencias* 46:311–322.
- Endress, P. K. 1973. Arils and aril-like structures in woody Ranales.

- Endress, P. K. 2011. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. *Annals of Botany* 107(9):1465–1489.
- Engelman, E. M. 1960. Ovule and Seed Development in Certain Cacti. *American Journal of Botany* 47(6):460–467.
- Flores, E. M. y E. M. Engelman. 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas. I. Desarrollo y estructura. *Revista de Biología Tropical* 24(2):199–227.
- Font Quer, P. 1993. *Diccionario de botánica*. Ed. Labor, SA, Barcelona.
- Glass, C. y W. A. Fitz Maurice. 1992. Nuevos taxa de cactáceas de Nuevo León, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 37(1):11–21.
- Gómez, C. y X. Espadaler. 1997. Manipulación por hormigas de semillas de *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae) dentro del hormiguero. *Scientia Gerundensis* 23:53–61.
- Gómez, C., X. Espadaler y J. M. Bas. 2005. Ant behaviour and seed morphology: A missing link of myrmecochory. *Oecologia* 146:244–246.
- Gonzalez, A. M. y M. M. Arbo. 2013. Morfoanatomía del óvulo y la semilla en *Turnera* y *Piriqueta* (Turneraceae). *Botanical Sciences* 91(4):399–416.
- Gorb, E. y S. Gorb. 2003. *Seed dispersal by ants in a deciduous forest ecosystem : mechanisms, strategies, adaptations*. Kluwer Academic Publishers, Holanda.
- Grear, J. W. y N. G. Dengler. 1976. The Seed Appendage of *Eriosema* (Fabaceae). *Brittonia* 28(3):281–288.
- Griffith, M. P. y J. M. Porter. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 170(1):107–116.
- Hernández-Hernández, T., J. W. Brown, B. O. Schlumberger, L. E. Eguiarte y S. Magallón. 2014. Beyond aridification: Multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202(4):1382–1397.
- Hernández-Hernández, T., H. M. Hernández, J. Arturo De-Nova, R. Puente, L. E. Eguiarte y S. Magallón. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98(1):44–61.
- Hughes, L. y M. Westoby. 1992. Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 73(4):1300–1312.
- Jiménez-Durán, K., S. Arias-Montes, A. Cortés-Palomé y J. Márquez-Guzmán. 2014. Embryology and seed development in *Pereskia lychnidiflora* (Cactaceae). *Haseltonia* 19:3–12.
- Johri, M., B. Ambegaokar y S. Srivastava. 1992. *Comparative Embryology of Angiosperms Vol. I*. Primera edición. Springer- Verlag, Berlín, Alemania.
- Karaki, T., Y. Watanabe, T. Kondo y T. Koike. 2012. Strophiole of seeds of the black locust acts as a water gap. *Plant Species Biology* 27(3):226–232.
- Kiesling, R. 1973. Especies nuevas o críticas de la provincia de Jujuy. V. Una nueva especie de cactáceas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15(1):132–135.
- Kiesling, R. 1984. Estudios en Cactaceae de Argentina: *Maihueniopsis*, *Tephrocactus* y géneros afines (Opuntioideae). *Darwiniana* 25(1–4):171–215.
- Leal, I. R., R. Wirth y M. Tabarelli. 2007. Seed dispersal by ants in the semi-arid caatinga of north-east Brazil. *Annals of Botany* 99(5):885–894.
- Lengyel, S., A. D. Gove, A. M. Latimer, J. D. Majer y R. R. Dunn. 2010. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12(1):43–55.
- Levin, S. a, H. C. Muller-Landau, R. Nathan y J. Chave. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecological and Evolutionary Systematics* 34:575–604.

- Linhart, Y. 2014. Plant Pollination and Dispersal. En R. K. Monson, editor. *Ecology and Environment*. Springer, Nueva York. Páginas 89–117.
- López, M., J. Márquez y G. Murguía. 2005. *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas*. Las prensas de Ciencias, Mexico, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2011. Studying the History of Character Evolution. <http://mesquiteproject.org>.
- Mark, S. y J. M. Olesen. 1996. Importance of elaiosome size to removal of ant-dispersed seeds. *Oecologia* 107(1):95–101.
- Martens, H., H. B. Jakobsen y O. B. Lyshede. 1995. Development of the strophiole in seeds of white clover (*Trifolium repens* L.). *Seed Science Research* 5(3):171–176.
- Meeuse, A. D. J. y F. Bouman. 1974. The inner Integument - Its probable origin and homology. *Acta Bot. Neerl.* 23(3):237–249.
- Mihalte, L., R. E. Sestras y G. Feszt. 2011. Methods to improve seed germination of Cactaceae species. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 17(3):288–295.
- Moreno, N., J. J. López G. y L. Arce G. 1992. Aspectos sobre la semillas y su germinación de *Echinomastus mariposensis* Hester. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 37(1):21–27.
- Moreno, N. P. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Primera edición. Compañía editorial continental, Veracruz, México.
- Nahmad, M., L. Glass y E. Abouheif. 2008. The dynamics of developmental system drift in the gene network underlying wing polyphenism in ants: a mathematical model. *Evolution and Development* 10(3):360–374.
- Núñez-Mariel, C., E. M. Engleman y J. Márquez-Guzmán. 2001. Embriología de *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68:5–13.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany* 89(2):312–326.
- Nyffeler, R. y U. Eggli. 2010. A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia* 6:109–149.
- Ogburn, R. M. y E. J. Edwards. 2009. Anatomical variation in Cactaceae and relatives: Trait lability and evolutionary innovation. *American Journal of Botany* 96(2):391–408.
- Orozco-Segovia, A., J. Márquez-Guzmán, M. E. Sánchez-Coronado, A. Gamboa De Buen, J. M. Baskin y C. C. Baskin. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). *Annals of Botany* 99(4):581–592.
- Paredes, R. I. 2016. Desarrollo de la semilla de *Opuntia stenopetala* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. 2da edición. Springer-Verlag, Berlín.
- Plaza, L., I. Ferná, Â. Ndez, R. Juan, J. Pastor y A. Pujadas. 2004. Micromorphological studies on seeds of *Orobanchae* species from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands, and their systematic significance. *Annals of Botany* 94:167–178.
- Reppenhagen, W. 1991. *Die Gattung Mammillaria: Monographie*. Ge Icones, KR.
- van Rheede, K. y M. W. van Rooyen. 1999. *Dispersal biology of desert plants*. Springer-Verlag, Alemania.
- Rodríguez-Riaño, T., F. J. Valtueña y A. Ortega-Olivencia. 2006. Megasporogenesis, megagametogenesis and ontogeny of the aril in *Cytisus striatus* and *C. multiflorus* (Leguminosae: Papilionoideae). *Annals of Botany* 98(4):777–791.
- Rojas-Aréchiga, M. 2009. ¿Qué es el elaiosoma? *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas* 6(2):10–12.
- Rojas-Aréchiga, M. 2012. La importancia de la semilla en Cactaceae para estudios taxonómicos y filogenéticos. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas* 9(3):15–17.

- Scheinvar, L. 2004. *Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza*. Fondo de Cultura Económica, Mexico, DF.
- Schmidt, L. 2007. *Tropical Forest Seed*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Sernander, R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Almqvist & Wiksells* 41(7).
- Serrato-Valenti, G., M. de Vries y L. Cornara. 1995. The hilar region in *Leucaena leucocephala* Lam. (De Wit) seed: structure histochemistry and the role of the lens in germination. *Annals of Botany* 75:569–574.
- Severino, L. S., O. J. Cordoba G, M. D. Zanotto y D. L. Auld. 2012. The influence of the caruncle on the germination of castor seed under high salinity or low soil water content. *Seed Science and Technology* 40(1):139–143.
- Silva Martínez, J. A. 2007. Embriología de *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Silveira, S. R., M. C. Dornelas y A. P. Martinelli. 2016. Perspectives for a framework to understand aril initiation and development. *Frontiers in plant science* 7:1919.
- Sporne, K. R. 1980. A re-investigation of character correlations among dicotyledons. *New Phytologist* 85(3):419–449.
- Stuppy, W. 2002. Seed characters and the generic classification of the Opuntioideae. En D. Hunt, editor. *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. Vol. 6. Milborne Port, Milborne Port. Páginas 25–58.
- Tobe, H. 1989. The embryology of angiosperms: its broad application to the systematic and evolutionary study. *Bot. Mag. Tokyo* 102:351–367.
- Tokuoka, T. 2007. Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *Journal of Plant Research* 120(4):511–522.
- True, J. R. y E. S. Haag. 2001. Developmental system drift and flexibility in evolutionary trajectories. *Evolution and Development* 3(2):109–119.
- Valencia-Avalos, S., M. Martínez-Gordillo, R. Cruz-Durán, J. Jiménez-Ramírez y E. T. Rodríguez-Pérez. 2012. *Glosario Ilustrado de Embriofitas*. Primera edición. Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, D. Grego-Valencia y S. Arias. 2017. Growth form and wood evolution in the tribe Cacteae (Cactaceae). *Willdenowia* 47(1):49–67.
- Venugopal, N. y E. J. Marbaniang. 2015. Observations on the presence of an aril in the seeds of *Aquilaria malaccensis* Lam. (syn. *A. agallocha* Roxb.) (Thymelaeaceae) growing in Meghalaya, North-east India. *The International Journal of Plant Reproductive Biology* 7(2):189–194.
- Zhang, X. 2013. The evolutionary origin of the integument in seed plants. International Graduate School of Biosciences Ruhr-Universität Bochum.
- Zhang, X., Z. Zhang y T. Stützel. 2011. Aril development in Celastraceae. *Feddes Repertorium* 122(7–8):445–455.
- Zhang, X., Z. Zhang y T. Stützel. 2014. Ontogeny of the ovule and seed wing in *Catha edulis* (Vahl) Endl. (Celastraceae). *Flora* 209(3–4):179–184.

## 9. Anexos

**Anexo I.** Imágenes de las especies estudiadas. A. *Ariocarpus kostchoubeyanus*. B. *Aztekium ritterii*. C. *Blossfeldia liliputana*. D. *Gymnocalycium mihanovichii*. E. *Lophophora williamsii*. F. *Parodia ottonis*. G. *Rebutia minuscula*. H. *Thelocactus leucacanthus* sub. sp. *schmollii*.





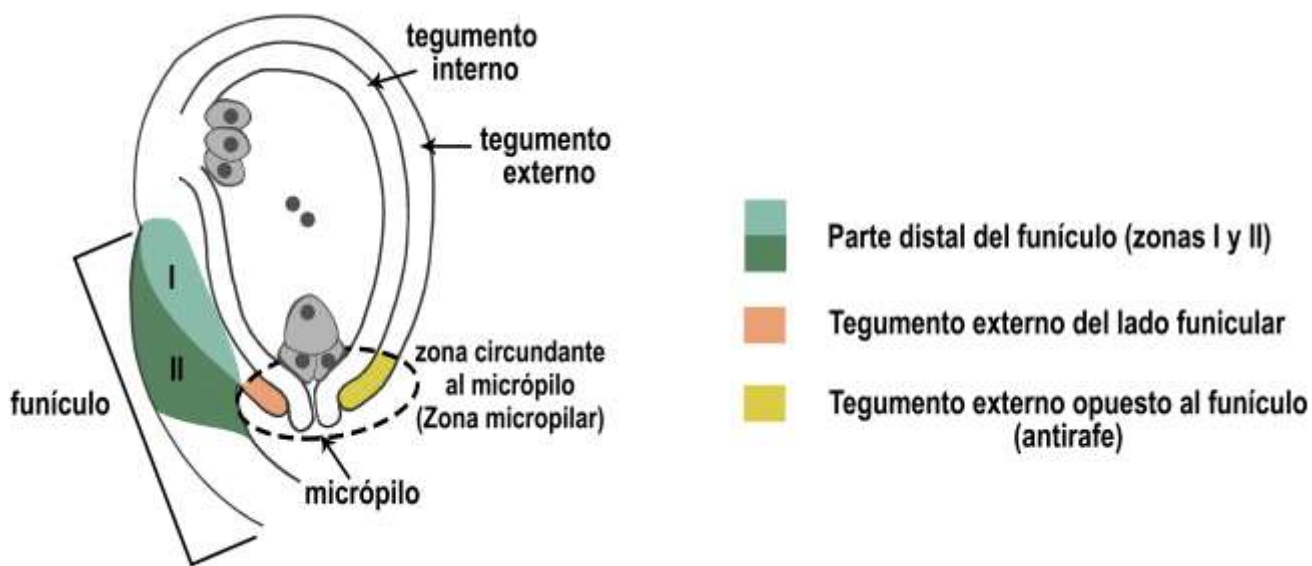
**Anexo II.** Tabla con los taxones en los que se han descrito o mencionado semillas con algún tipo de apéndice seminal, incluyendo las que se estudiaron y revisaron en el presente trabajo. CF= cubierta funicular, CFA= cubierta funicular alada, CFL=, cubierta funicular con pelos a manera de lana. <sup>1</sup>Reportes de zona blanquecina abultada en la zona hilo-micropilar.

Taxón	Arilo	Carúncula	Estrofiolo	Otro <sup>1</sup>	Rios-Carrasco
<b>PERESKIOIDEAE</b>				Anderson, 2001	arilo
<i>Pereskia</i>					arilo
<i>P. acuelata</i>		Dau y Labouriau, 1974			arilo
<i>P. lychnidiflora</i>					arilo
<b>OPUNTIOIDEAE</b>	Scheinvar, 2004 Griffith y Porter, 2009				CF
<i>Austrocylindropuntia</i>				Anderson, 2001	CFL
<i>Brasiliopuntia</i>				Anderson, 2001	CF
<i>Consolea</i>	Anderson 2001				CF
<i>Cumulopuntia</i>				Anderson, 2001	CF
<i>Grusonia</i>	Anderson 2001				CF
<i>Maihueniopsis</i>				Anderson, 2001, L	CFL
<i>Miquelopuntia miquelii</i>				Anderson, 2001, P	CF
<i>Nopalea</i>	Britton y Rose, 1919				CF
<i>Opuntia</i>	Britton y Rose, 1919				CF
<i>O. stenopetala</i>				Paredes, 2016, CF	CF
<i>O. karwinskiana</i>	Bravo-Hollis, 1978				CF
<i>Pereskiopsis</i>	Anderson 2001				CF
<i>P. blakeana</i>				Bravo-Hollis, 1978	CFL
<i>P. kellermanii</i>				Bravo-Hollis, 1978 Arias-Montes, 1996, P	CFL
<i>P. porteri</i>				Bravo-Hollis, 1978, L Arias-Montes, 1996, P	CFL
<i>P. rotundifolia</i>				Arias-Montes, 1996, P	CFL
<i>P. diguetii</i>	Scheinvar, 2004			Bravo-Hollis, 1978, P Arias-Montes, 1996, P	CFL
<i>Pterocactus</i>	Anderson, 2001			Bregman, 1988, A	CFA
<i>Quiabentia</i>	Anderson, 2001			Anderson, 2001	CF
<i>Tacinga</i>	Briton y Rose, 1919				CF
<i>Tephrocactus</i>				Anderson, 2001	CF
<i>Tunilla</i>				Anderson, 2001	CF
<b>CACTOIDEAE</b>					
<i>Ariocarpus kostchoubeyanus</i>					ariloide
<i>Astrophytum</i>			Scheinvar, 2004	Anderson, 2001	arilo

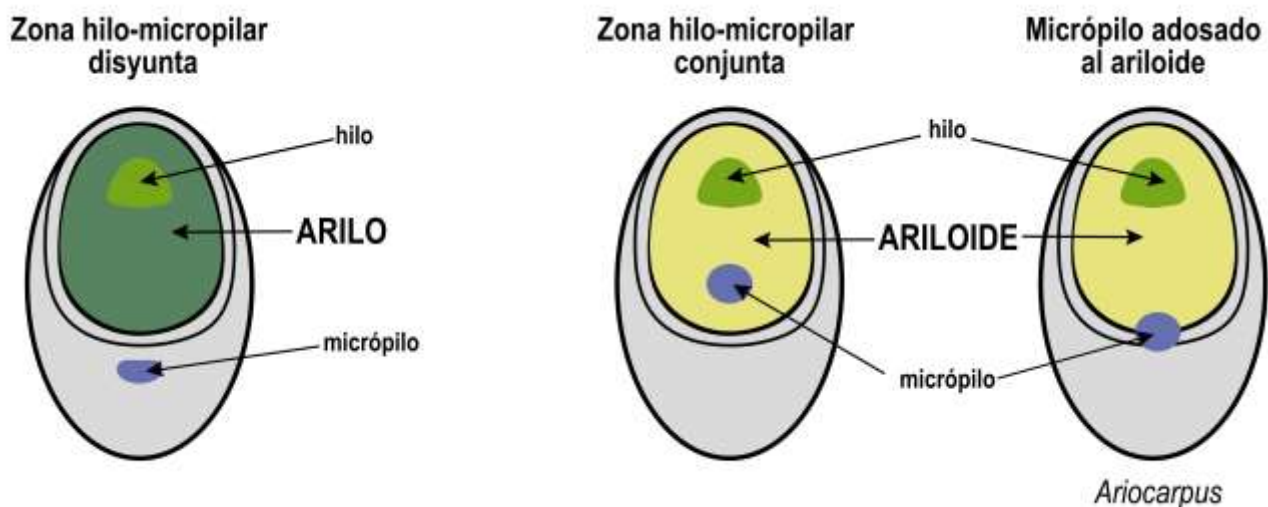
<i>A. ornatum</i>				Engleman, 1960	arilo
<i>Aztekium</i>			Anderson, 2001 Rojas-Aréchiga, 2012		ariloide
<i>A. hintonii</i>			Glass y Fitz Maurice, 1992		ariloide
<i>A. riterii</i>			Barthlott y Hunt, 2000	Rojas-Aréchiga 2009, E	ariloide
<i>Blossfeldia liliputana</i>	Barthlott y Porembski, 1996		Barthlott y Hunt, 2000 Rojas-Aréchiga, 2012	Rojas-Aréchiga 2009, E	arilo
<i>Corryocactus</i>				Anderson 2001	ariloide
<i>Discocactus</i>				Anderson 2001	ariloide
<i>Echinomastus mariposensis</i>				Moreno et al. 1992, E	arilo
<i>Echinopsis</i>					ariloide
<i>Epyphyllum phyllanthus</i>	Almeida <i>et al.</i> , 2013				ariloide
<i>Escobaria</i>	Britton y Rose, 1923				arilo
<i>E. missouriensis</i>	Britton y Rose, 1923				arilo
<i>Frailea</i>				Anderson 2001 Lengyel <i>et al.</i> , 2010, E	ariloide
<i>Geohintonia mexicana</i>					ariloide
<i>Gymnocalycium</i>				Rojas-Aréchiga, 2009, E	ariloide
<i>Lobivia gonjani</i>			Kiesling, 1973		ariloide
<i>Lophophora</i>				Britton y Rose, 1922 Anderson 2001	arilo
<i>Mammillaria bocasana</i>				Anderson, 2001	arilo
<i>M. bombycina</i>				Anderson, 2001	arilo
<i>M. crinita ssp. painteri</i>	Reppenhagen, 1991				arilo
<i>M. crinita ssp. wildii</i>			Barthlott y Hunt, 2000		arilo
<i>M. decipiens ssp. camptotricha</i>			Barthlott y Hunt, 2000		arilo
<i>M. erectacantha</i>			Mihalte <i>et al.</i> 2011		arilo
<i>M. guelzowiana</i>			Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991	Bregman 1988, E	arilo
<i>M. mercadensis</i>			Barthlott y Hunt, 2000		arilo
<i>M. napina</i>			Barthlott y Hunt, 2000		arilo
<i>M. pennispinosa</i>	Britton y Rose, 1923		Anderson, 2001		arilo
<i>M. tetrancistra</i>	Britton y Rose, 1923		Barthlott y Hunt, 2000	Anderson 2001	arilo
<i>Mammiloydia candida</i>			Barthlott y Hunt, 2000		arilo
<i>Matucana aurantiaca</i>				Rojas-Aréchiga, 2009, E	ariloide
<i>Neolloydia</i>				Britton y Rose, 1923 Anderson, 2001	arilo
<i>N. conoidea</i>			Scheinvar, 2000		arilo
<i>Neoraimondia</i>				Britton y Rose, 1920 Anderson, 2001	ariloide

<i>Neoraimondia arequipensis</i>					ariloide
<i>Oreocereus</i>					ariloide
<i>Ortegocactus macdougallii</i>			Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991	Anderson 2001	ariloide
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>			Bravo-Hollis, 1978	Bravo-Hollis, 1978	sin apéndice
<i>Parodia</i>		Anderson, 2001	Barthlott y Hunt, 2000 Anderson, 2001	Rojas-Aréchiga, 2009, E	ariloide
<i>P. ottonis</i>					ariloide
<i>P. ayopayana</i>		Anderson, 2001			ariloide
<i>P. comarapana</i>			Barthlott y Hunt, 2000		ariloide
<i>P. crassigibba</i>				Anderson, 2001	ariloide
<i>P. chrysacanthion</i>		Anderson, 2001			ariloide
<i>P. mammusola</i>				Anderson, 2001	ariloide
<i>P. microsperma</i>		Anderson, 2001	Barthlott y Hunt, 2000		ariloide
<i>P. schwebsiana</i>		Anderson, 2001			ariloide
<i>Rebutia</i>					ariloide
<i>Rebutia minúscula</i>					ariloide
<i>Strombocactus disciformis</i>			Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991 Anderson, 2001 Rojas-Aréchiga, 2012	Rojas-Aréchiga, 2009, E	arilo
<i>S. disciformis ssp. esperanzae</i>			Bravo y Sánchez-Mejorada 1991, Barthlott y Hunt, 2000 Rojas-Aréchiga, 2012	Rojas-Aréchiga, 2009, E	arilo
<i>Thelocactus</i>				Britton y Rose, 1923 Scheinvar, 2004	arilo
<i>Thelocactus bicolor</i>					arilo
<i>Thelocactus leucacanthus</i>					arilo
<i>Turbincarpus</i>				Anderson, 2001	ariloide
<i>T. pseudomacroechele</i>				Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991 Scheinvar, 2004	ariloide

**Anexo III. Esquemas de óvulo y de semillas para ubicar las zonas que se describen en los resultados.**

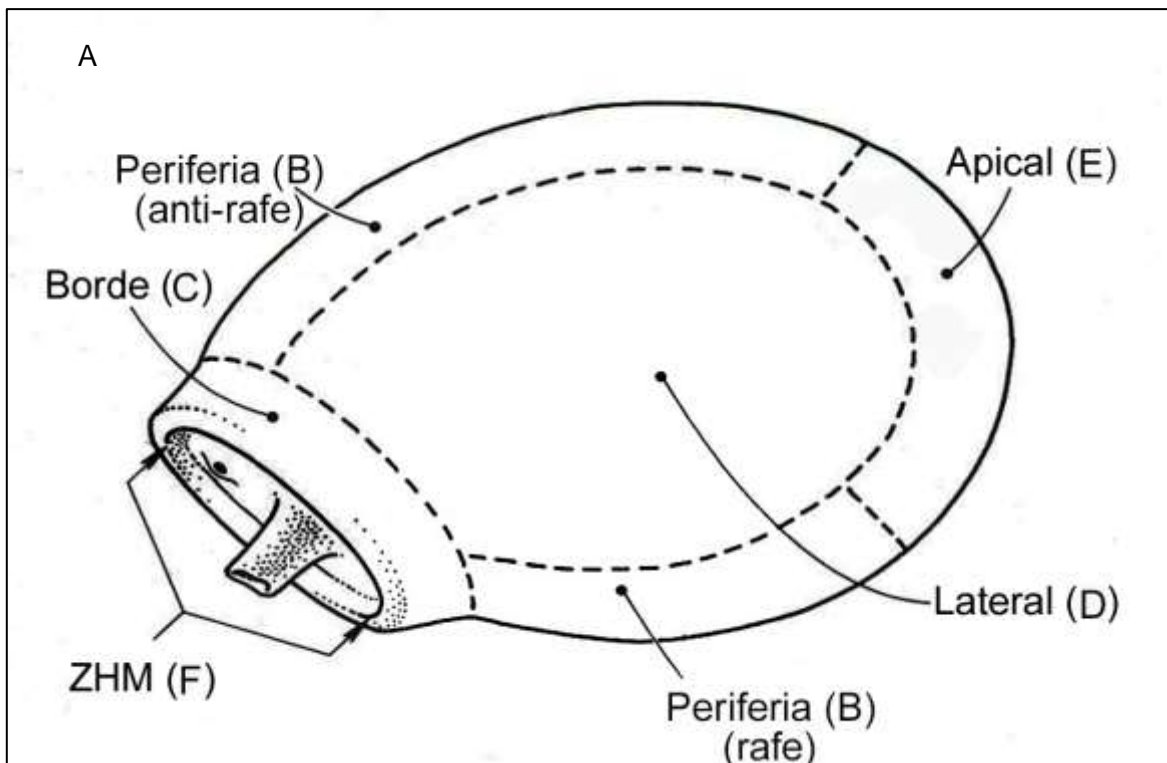


**Figura 1.** Esquema con las partes del óvulo que se mencionan en las descripciones del desarrollo de los apéndices seminales.



**Figura 2.** Esquema de la zona hilo-micropilar en semillas de Cactaceae con arilo y ariloide.

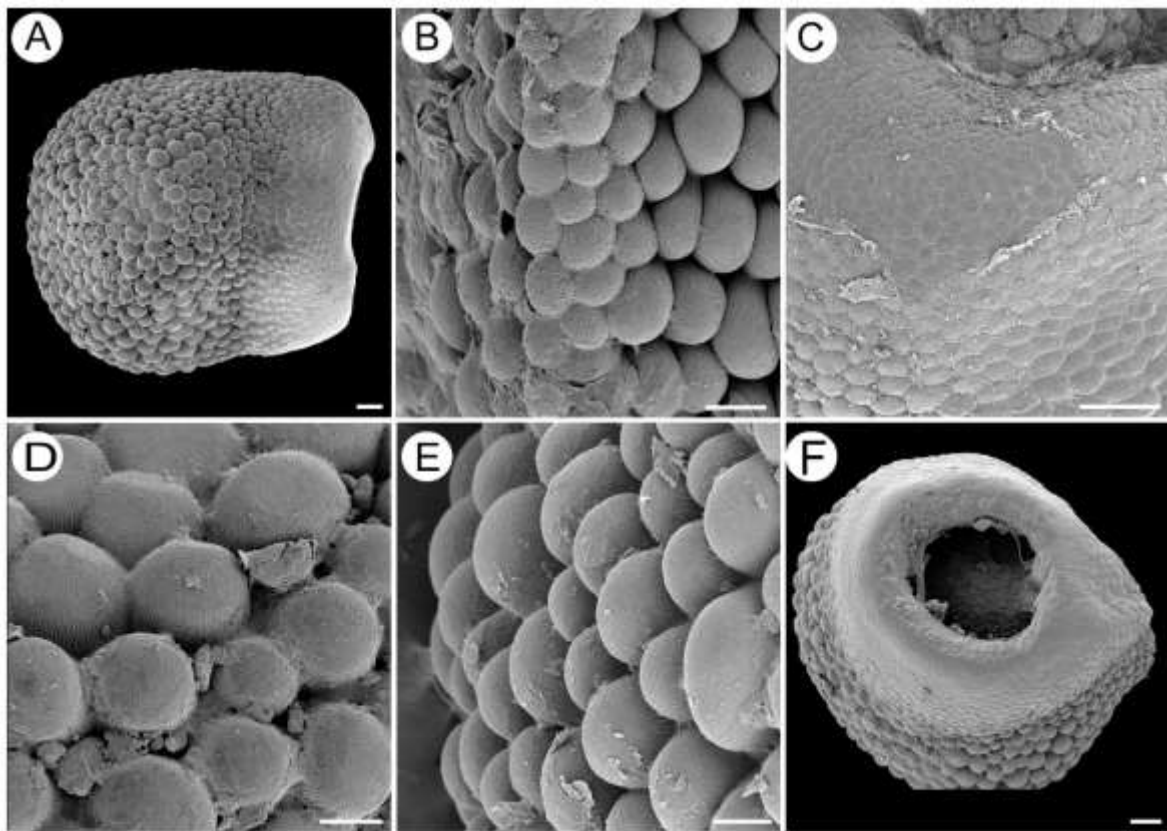
**Anexo IV. Micromorfología de las semillas de las especies con apéndices seminales estudiadas en el presente trabajo.**



**Figura 1. Esquema de una semilla con las diferentes zonas en que se ha dividido para su estudio.** Las letras corresponden a las zonas fotografiadas de las semillas que se muestran en las figuras de cada una de las descripciones. ZHM, Zona hilo-micropilar. Tomado y modificado de Barthlott y Hunt (2000).

### *Ariocarpus kotschoubeyanus*

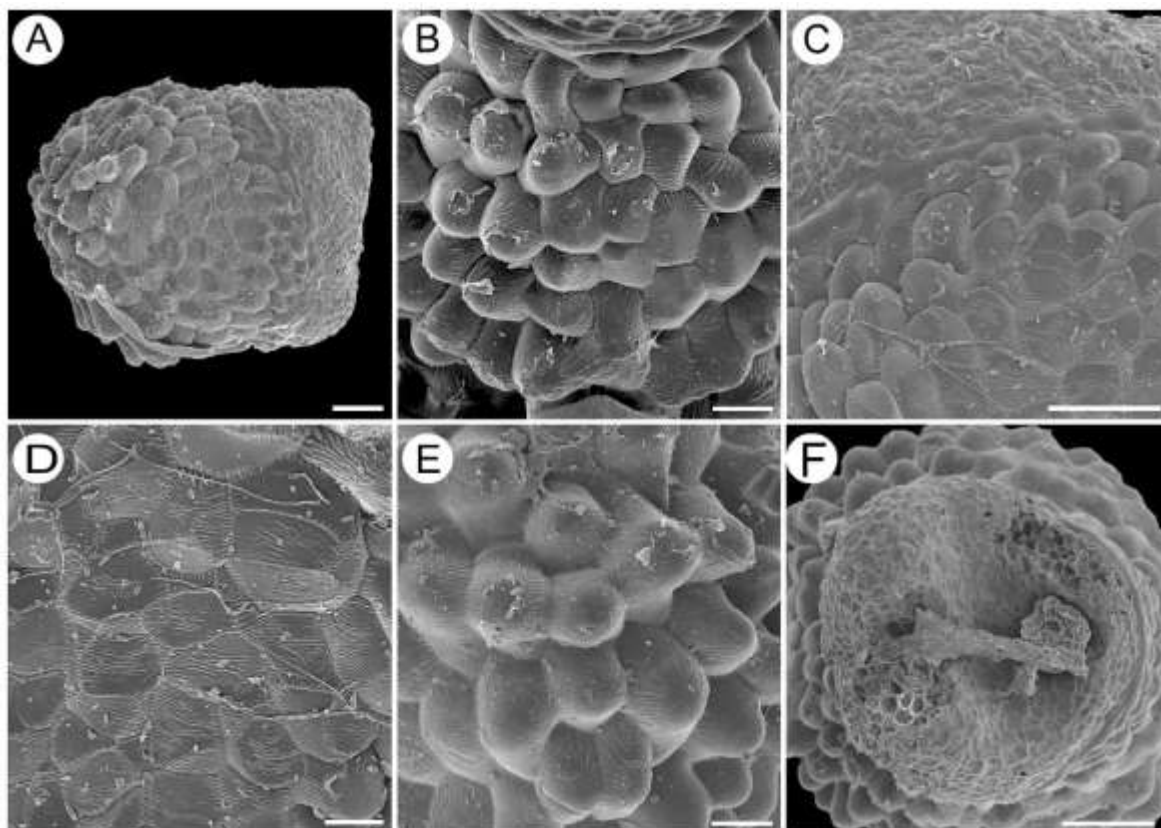
Semilla casi simétrica en vista lateral con el hilo basal, forma ampliamente ovalada con la base trunca, de tamaño mediano de aproximadamente 1.30 mm de diámetro (Fig. 2A). Testa rugosa, papilosa de color café oscuro, mate, pero cambia a negro cuando se seca (no mostrado), periferia poco diferenciada (Fig. 2B), borde ligeramente expandido alrededor del hilo. Células de la testa circulares e isodiamétricas, abruptamente más pequeñas en la proximidad de la zona hilo micropilar (Fig. 2C). Los límites de las paredes anticlinales no se distinguen (Fig. 2D). La pared periclinal externa es convexa, altamente abovedada, con la cutícula estriada (Fig. 2E). La región hilo-micropilar es mediana, basal, impresa, con el hilo y el micrópilo conjuntos y de forma redonda (Fig. 2F). Presenta ariloide.



**Figura 2. Micromorfología de semilla de *Ariocarpus kotschoubeyanus*.** A. Vista panorámica. B. Periferia. C. Zona de borde. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Zona hilo-micropilar. Escala: B, D, E= 40  $\mu$ m; A, C, F= 100  $\mu$ m.

### *Aztekium ritteri*

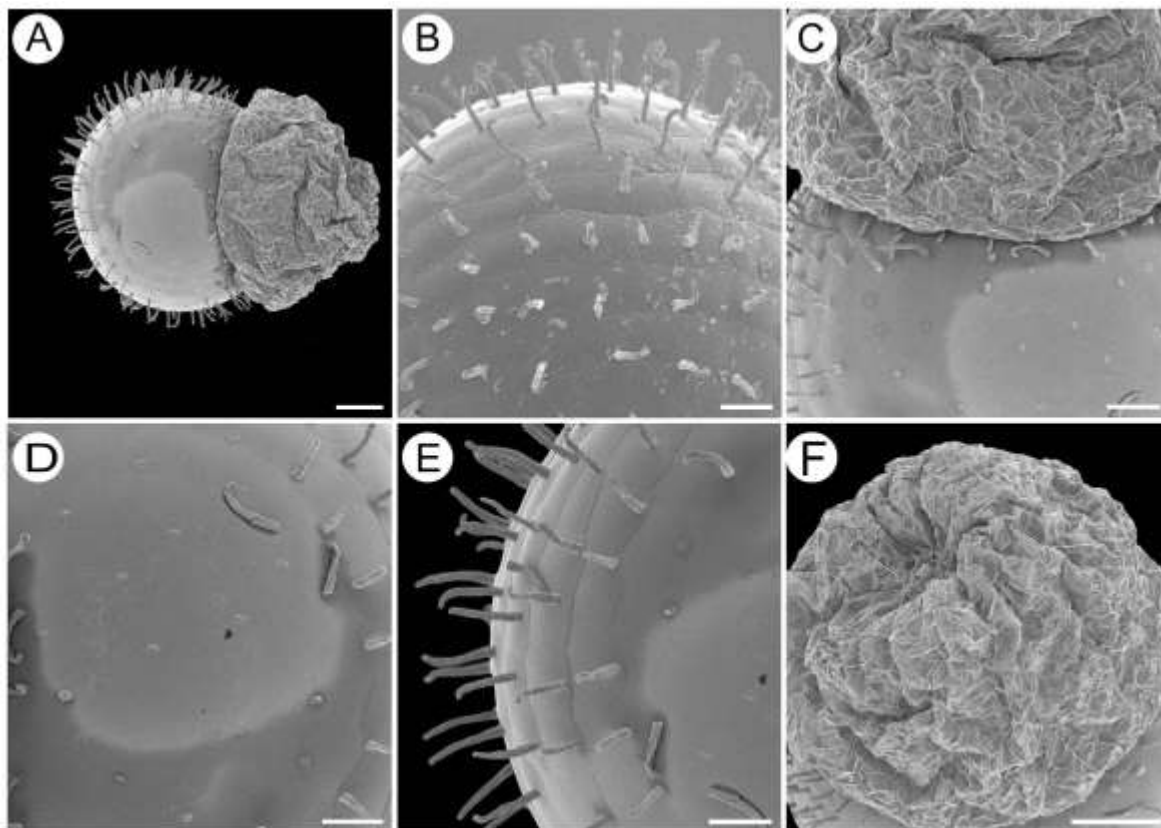
Semilla casi simétrica en vista lateral con el hilo basal, forma ovalada con la base trunca, de tamaño muy pequeño de 0.66 mm de diámetro aproximadamente (Fig. 3A). Testa de color negro, mate (no mostrada), superficie rugosa, periferia no diferenciada (Fig. 3B), borde expandido alrededor del hilo. Células de la exotesta irregularmente alargadas y gradualmente más pequeñas hacia la zona hilo micropilar (Fig. 3C). Los límites de las paredes anticlinales son acanalados, irregularmente curvos, con intersticios no diferenciados. La pared periclinal es convexa, altamente cónica, con la cutícula lisa en el campo central y estriada en el campo anticlinal (Fig. 3D, E). La región hilo-micropilar es mediana, basal, superficial, con el hilo y el micrópilo conjuntos y de forma oval. Presenta ariloide (Fig. 3F).



**Figura 3. Micromorfología de semilla de *Aztekium ritteri*.** A. Vista panorámica. B. Periferia. C. Zona de borde. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Zona hilo-micropilar. Escala: B, D, E= 40  $\mu$ m; A, C, F= 100  $\mu$ m.

### *Blossfeldia liliputana*

Semilla simétrica en vista lateral con el hilo basal, forma circular, de tamaño muy pequeño de 0.60 mm de diámetro aproximadamente (Fig. 4A). Testa de color café, lustrosa (no mostrada), superficie armada con excrescencias de la pared periclinal externa, parecidos a tricomas, periferia no diferenciada (Fig. 4B), borde no expandido alrededor del hilo. Testa de células isodiamétricas de tamaño uniforme hacia la zona hilo-micropilar (Fig. 4C). Los límites anticlinales de las células de la exotesta son inconspicuos, con intersticios no diferenciados en la zona lateral (Fig. 4D), y son acanalados e irregularmente curvos en las zonas periférica y apical (Fig. 4E). La pared periclinal externa es plana, con la cutícula lisa. La región hilo-micropilar es pequeña, basal, superficial, con el hilo y el micrópilo disyuntos. Presenta prominente arilo (Fig. 4F).

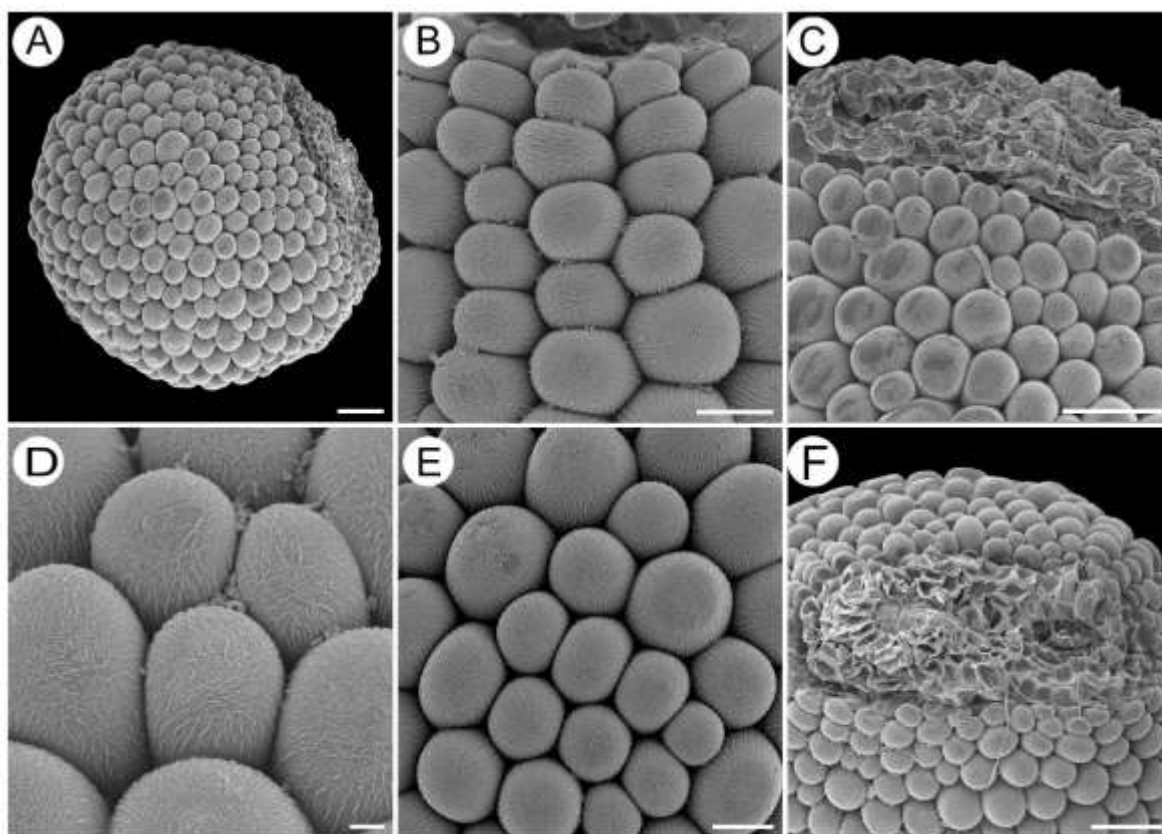


**Figura 4. Micromorfología de semilla de *Blossfeldia liliputana*.** A. Vista panorámica. B. Periferia. C. Zona de borde. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Arilo. Escala: B, D, E= 40  $\mu$ m; C= 50  $\mu$ m; A, F= 100.



### *Gymnocalycium mihanovichii*

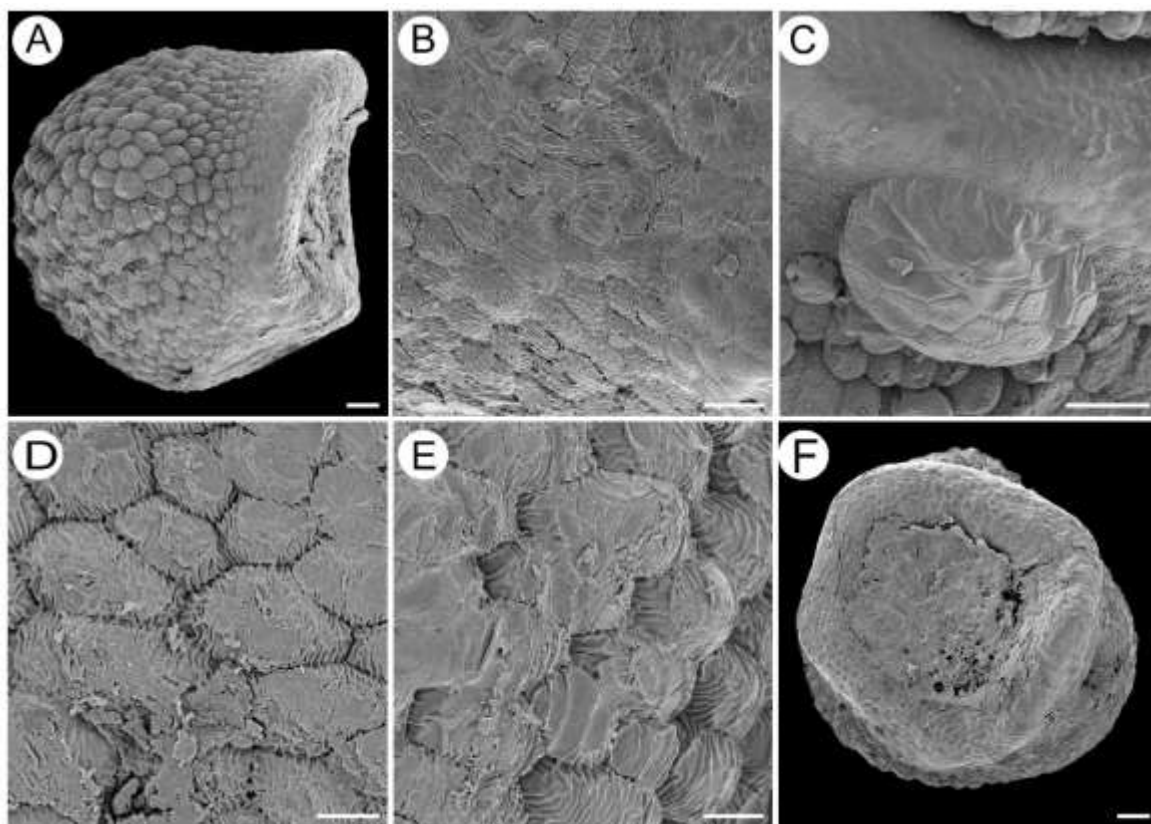
Semilla casi simétrica en vista lateral con el hilo basal, forma ampliamente orbicular, de tamaño muy pequeño de 0.64 mm de diámetro aproximadamente (Fig. 5A). Testa de color café claro semi-mate (no mostrada), superficie rugosa, periferia no diferenciada (Fig. 5B), borde ligeramente expandido alrededor del hilo. Células de la exotesta isodiamétricas, gradualmente más pequeñas hacia la zona hilo-micropilar (Fig. 5C). Los límites anticlinales no se observan. La pared periclinal es convexa, altamente abovedada, con la cutícula reticulada en la zona central y ligeramente estriada en el campo anticlinal (Fig. 5D, E). La región hilo-micropilar es mediana, basal, superficial, con el hilo y el micrópilo conjuntos y de forma oval. Presenta ariloide (Fig. 5F).



**Figura 5. Micromorfología de semilla de *Gymnocalycium mihanovichii*.** A. Vista panorámica. B. Periferia. C. Zona de borde. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Zona hilo-micropilar. Escala: D= 10  $\mu$ m; B, E= 40  $\mu$ m; A, C, F= 100.

### *Lophophora williamsii*

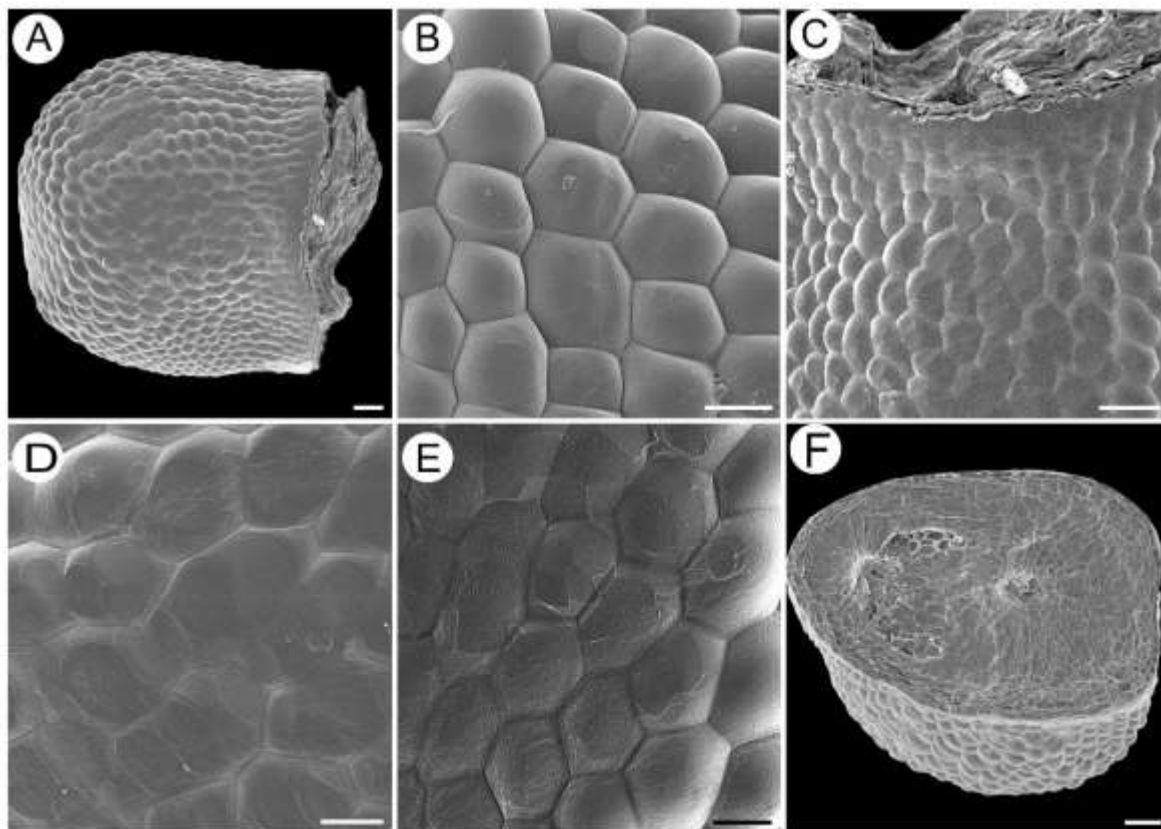
Semilla casi simétrica en vista lateral, con el hilo basal, forma ampliamente ovalada, con la base trunca, de tamaño pequeño de 1 mm de diámetro aproximadamente (Fig. 6A). Testa de color negro con apariencia mate (no mostrado), superficie rugosa, con la periferia no diferenciada (Fig. 6B), borde expandido alrededor del hilo. Células de la exotesta poligonales (penta- a hexagonales), ligeramente alargadas, gradualmente más pequeñas hacia la zona hilo-micropilar, en donde se forman abultamientos a manera de glándulas que contienen polisacáridos (Fig. 6C). Los límites anticlinales celulares son acanalados e irregularmente curvos, sin intersticios diferenciados (Fig. 6D). La pared periclinal externa es convexa, cónica en la zona apical de la semilla (Fig. 6E), y domos inconspicuos en el resto de la semilla, con la cutícula corrugada. La región hilo-micropilar es mediana, basal, impresa, con el hilo y el micrópilo disyuntos y de forma oval. Presenta arilo (Fig. 6F).



**Figura 6. Micromorfología de la semilla de *Lophophora williamsii*.** A. Vista panorámica. B. Periferia. C. Zona de borde con glándula con polisacáridos. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Zona hilo-micropilar. Escala: B, D, E= 40  $\mu$ m; A, C, F= 100  $\mu$ m

### *Parodia ottonis*

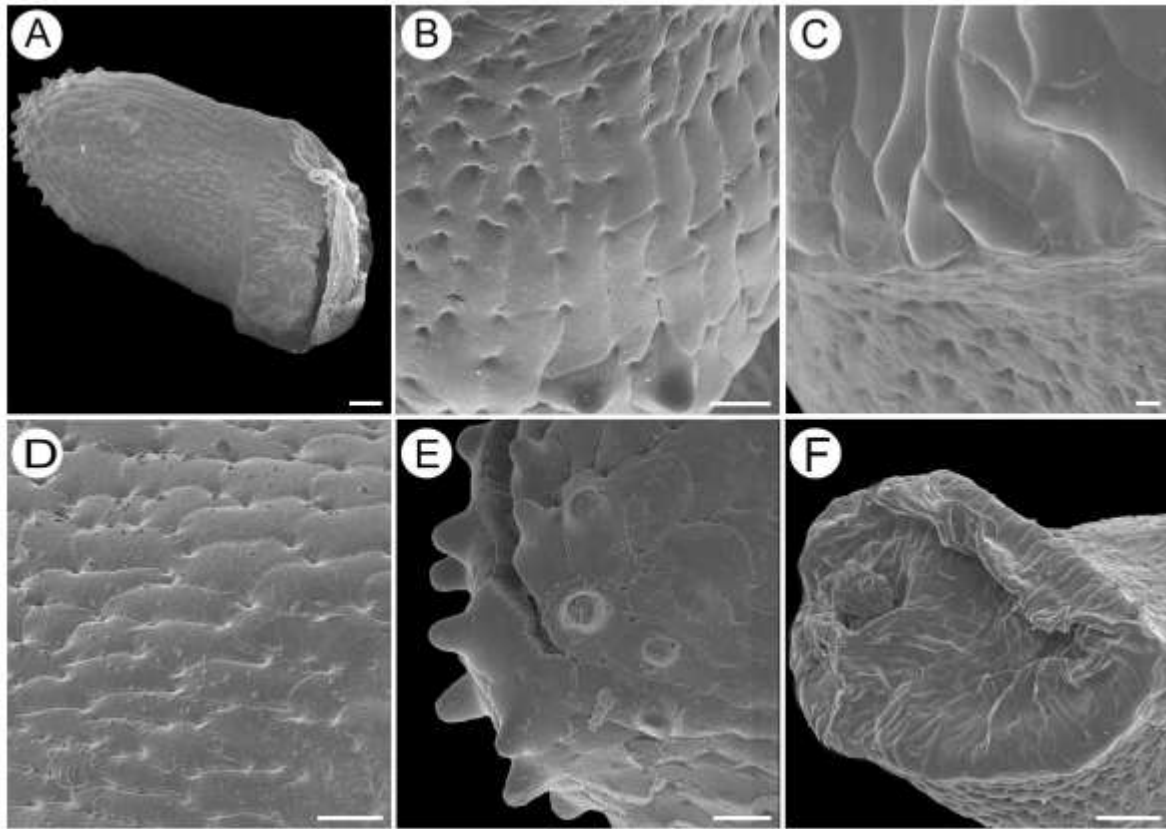
Semilla simétrica en vista lateral, con el hilo basal, forma oval a circular con la base trunca, de tamaño pequeño de 0.9 mm de diámetro aproximadamente (Fig. 7A). Testa de color café oscuro con apariencia semi-mate (no mostrado), superficie rugosa con la periferia no diferenciada (Fig. 7B), borde expandido alrededor del hilo. Células de la exotesta poligonales, ligeramente alargadas, gradualmente más pequeñas hacia la zona hilo-micropilar (Fig. 7C). Los límites anticlinales celulares son acanalados, rectos, sin intersticios diferenciados. La pared periclinal es convexa, ligeramente cónica, con la cutícula rugulada (Fig. 7D, E). La región hilo-micropilar es grande, basal, impresa, con el hilo y el micrópilo conjuntos de forma oval. Presenta ariloide (Fig. 7F).



**Figura 7. Micromorfología de la semilla de *Parodia ottonis*.** A. Vista panorámica. B. Periferia. C. Zona de borde. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Zona hilo-micropilar. Escala: B, D, E= 40  $\mu$ m; A, C, F= 100  $\mu$ m

### *Rebutia minuscula*

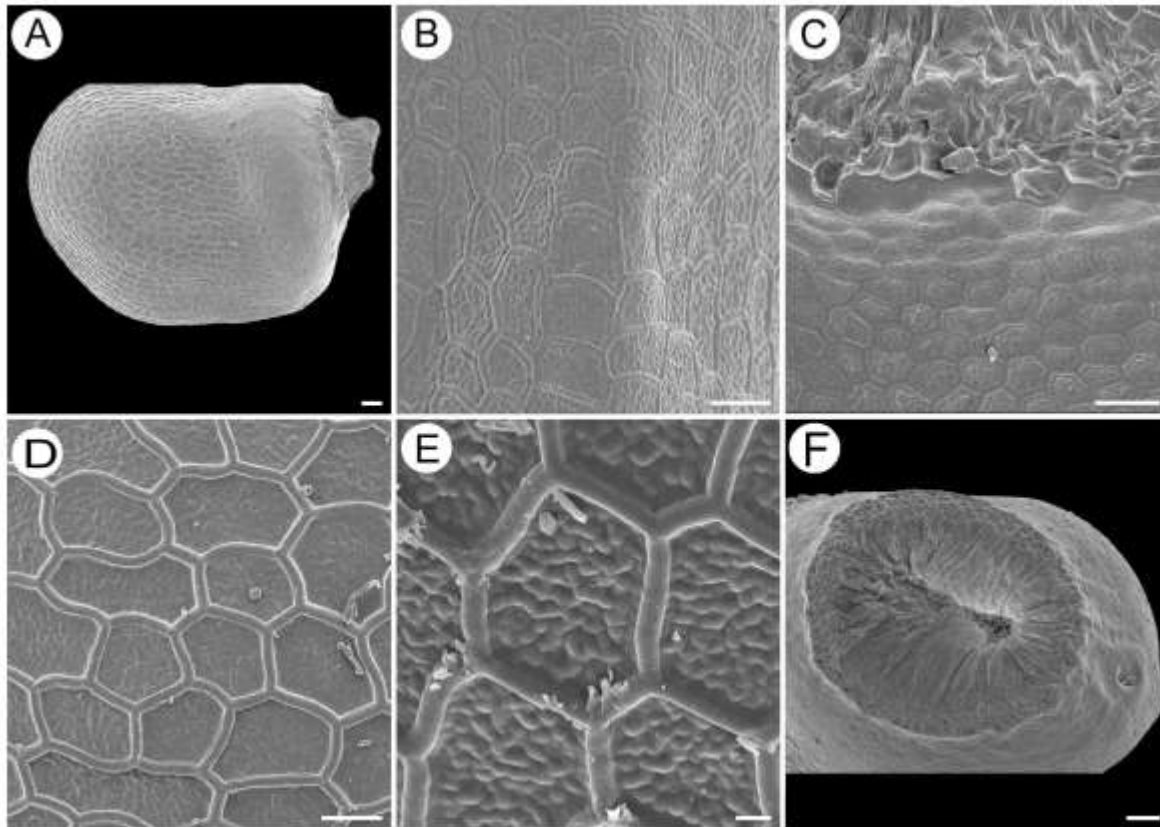
Semilla casi simétrica en vista lateral, con el hilo basal de forma ampliamente ovalada, con la base trunca, de tamaño muy pequeño de aproximadamente 0.62 mm de largo (Fig. 8A). Testa es de color café oscuro con apariencia semi-mate (no mostrado), superficie rugosa con la periferia no diferenciada (Fig. 8B), borde expandido alrededor del hilo. Células poligonales y alargadas, gradualmente más pequeñas hacia la zona hilo-micropilar (Fig. 8C). Los límites anticlinales celulares son acanalados e irregularmente curvos, con intersticios perforados (Fig. 8D). El relieve de la pared periclinal externa es convexo, altamente par-cónico en la zona apical de la semilla (Fig. 8E), y ligeramente abovedados en el resto de la semilla, con la cutícula finamente reticulada. La región hilo-micropilar es mediana, basal, superficial, con el hilo y el micrópilo conjuntos y en forma oval. Presenta ariloide (Fig. 8F).



**Figura 8. Micromorfología de la semilla de *Rebutia minuscula*.** A. Vista panorámica. B. Periferia. C. Zona de borde. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Zona hilo-micropilar. Escala: C= 10  $\mu$ m; B, D, E= 40  $\mu$ m; A, F= 100  $\mu$ m

***Thelocactus leucacanthus subsp. schmollii***

Semilla asimétrica en vista lateral, con el hilo basal, forma ampliamente ovalada, con la base trunca, de tamaño mediano (Fig. 9A). Testa de color café oscuro con apariencia mate (no mostrado), superficie reticulada, con la periferia ligeramente diferenciada (Fig. 9B), borde expandido alrededor y constreñido sobre del hilo. Células de la testa poligonales, isodiamétricas, abruptamente más pequeñas en la zona hilo-micropilar (Fig. 9C). Los límites anticlinales de las células de la exotesta son elevados (a manera de reborde), de rectos a ligeramente ondulados, sin intersticios diferenciados (Fig. 9D). La pared periclinal externa con la cutícula ampollosa (Fig. 9E). La región hilo-micropilar es mediana, basal, impresa, con el hilo y el micrópilo disyuntos y en forma oval. Presenta arilo (Fig. 9F).



**Figura 9. Micromorfología de la semilla de *Thelocactus leucacanthus*.** A. Vista panorámica. B. Periferia ligeramente diferenciada por células pequeñas e isodiamétricas. C. Zona de borde. D. Zona lateral. E. Zona apical. F. Zona hilo-micropilar. Escala: E= 10  $\mu\text{m}$ ; 40 B, C, D= 40  $\mu\text{m}$ ; A, F= 100  $\mu\text{m}$ .