Anatomía del desarrollo de la semilla de *Hippocratea celastroides*¹

GUADALUPE ESPINOSA OSORNIO y E. MARK ENGLEMAN²

RESUMEN. El estudio embriológico de *Hippocratea* se restringe a pocas especies, e indica similitudes entre *Hippocratea* y las celastráceas. Sin embargo, diferencias basadas en *H. grahamii* han originado controversia sobre la posición taxonómica del género. Se estudió el desarrollo de semillas de *H. celastroides* H.B.K., mediante microscopía fotónica. Esta especie presenta óvulos anátropos y bitégmicos. En anthesis, el micrópilo se forma sólo por el tegumento interno. Hay depósito de taninos en el endotegmen y exotesta desde estados tempranos. Después de la fertilización, el tegumento externo crece abundantemente; él solo forma el ala. El desarrollo del endospermo es de tipo nuclear. El cigoto presenta un periodo de reposo de tres meses después de la singamia. La mesotesta desarrolla aerénquima que se diferencia gradualmente en células traqueoidales. Un estrato de endospermo permanece hasta la madurez. Los cotiledones son connados y dan un giro de 90°. Con base en estos resultados, aquí se considera a *Hippocratea* dentro de la familia Celastraceae.

ABSTRACT. Embryological studies of *Hippocratea* are restricted to few species, and they show similarity between *Hippocratea* and Celastraceae. Nevertheless, differences based on *H. grahamii* have originate controversy on the taxonomic position of the genus. We have examined the seed development of *H. celastroides* H.B.K., by lighth microscopy. This specie has anatropous and bitegmic ovules. At anthesis, the micropyle is formed only by the inner integument. In the endotegmen and exotesta there are tannin deposits beginning in early stages. After fertilization, the outer integument increases abundantly, it alone forms the wing. The endosperm development is of the nuclear type. After syngamy the zygote rests for 3 months before dividing. The mesoteste develops aerenquima, wich differentiates gradually into tracheoidal cells. One layer of endosperm remains at maturity. The cotyledons are connate and rotate 90°. On the basis of these results, we consider that *Hippocratea* belongs the Celastraceae.

¹Este trabajo es parte de la tesis de Maestría del primer autor, presentada en Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. Enero de 1992.

²Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, México.

La posición taxonómica de los géneros *Hippocratea* y *Salacia* es incierta. Autores como David (1938) y Corner (1976) los consideran dentro de la familia Celastraceae, y otros como Standley (1920-1926); Jorhi (1963) y Cronquist (1981) la familia Hippocrateaceae. En este trabajo se considera a estos géneros dentro de la familia Celastraceae.

La embriología del género *Hippocratea* está poco estudiada; sólo *H. cinerascens*, *H. clematioides*, *H. grisebachii*, *H. indica* e *H. grahamii*, de las 100 especies del género, se han estudiado. Sin embargo, existen estudios de otras celastráceas como *Celastrus paniculata*, *C. orbiculatus*, *C. scandens*, *Campylostemon* sp., *Elaeodendron glaucum*, *Euonymus bungeanus*, *E. europaeus*, *E. latifolius*, *Gymnosporia rothiana*, *G. spinosa*, *Salacia oblonga* y *Tripterygium wilfordii* (Anderson, 1931; Mauritzon, 1936; Adatia y Gavde, 1962).

Las principales características embriológicas compartidas por *Hippocratea* y el resto de la familia son: a) dos a quince óvulos triangulares, anátropos y con placentación axial por lóculo; b) óvulos bitégmicos, con un tapete tegumentario; c) desarrollo del saco embrionario de tipo Polygonum y d) desarrollo del endospermo de tipo nuclear (Adatia y Gavde, 1962; Davis, 1966).

Adatia y Gavde (1962) y Johri (1963) compararon la embriología de *Celastrus paniculata*, *Elaeodendron glaucum*, *Gymnosporia rothiana*, *G. spinosa* e *Hippocratea grahamii*. Mencionaron algunas diferencias embriológicas para soportar la separación de *Hippocratea* de las Celastraceae. *H. grahamii* presenta: a) anteras extrorsas con dehiscencia transversal, b) óvulos tenuinucelados, c) micrópilo formado sólo por el tegumento interno y, d) semillas aladas. Sin embargo, estudios realizados con *H. indica*, *Gymnosporia* spp y *Salacia oblonga* revelan gran variabilidad de estas características dentro del género y la familia (David, 1938).

Por la poca información existente sobre la embriología de este género, y porque la información disponible ha creado controversia sobre la posición taxonómica de este grupo, se planteó como objetivo del trabajo: estudiar, mediante microscopía fotónica, el desarrollo de la semilla de *H. celastroides* H.B.K.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material biológico se colectó de octubre de 1990 a septiembre de 1991, de diferentes arbustos a las orillas de la Laguna de Tequesquitengo, Morelos, en una barranca principal del Ramal Coverston y varias barrancas pequeñas del Ramal Playa Larga. Especímenes de respaldo se han depositado en el herbario CHAPA. Los sitios tienen una altitud de 900 m, con una temperatura media anual de 25.3°C y una precipitación anual de 930 mm.

Se realizaron nueve visitas, una cada seis semanas aproximadamente, para encontrar todos los estados de desarrollo de la semilla. Secciones de frutos y semillas se fijaron en Craff III (Sass, 1968) antes de su traslado al laboratorio. El material se lavó y se colocó en GAA (glicerol, alcohol, agua, 1:2:1) para su preservación y posterior manejo. Los trozos de tejido se incluyeron en parafina, y se obtuvieron cortes de 10 micrómetros (μm) de grosor. Los cortes fueron teñidos con safraninaverde fijo. La tinción para lípidos se realizó con rojo "O" de aceite.

En semillas maduras (sin fijar, ni incluidas en parafina) se realizaron cortes de 12 μm de grosor y se tiñeron con verde fijo al 0.001% en alcohol al 70%, para determinar la presencia de gránulos de proteína. Para observar el tipo de células que constituyen el ala, se utilizó una técnica para transparentar, ya que los taninos presentes, impiden observar la forma de las células.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Observaciones de Campo. Adatia y Gavde (1962) y Jorhi (1963) indican que las celastráceas pueden presentar inflorescencias panículadas, cimosas o fasciculadas, mientras que *Hippocratea* sólo puede presentar inflorescencias paniculadas. Sin embargo, Standley (1920-1926) indica que las inflorescencias de este género pueden ser cimosas o paniculadas. En *H. celastroides* las inflorescencias son cimosas, lo que apoya la afirmación de Standley. Las flores aparecen en febrero y marzo: son actinomorfas, pequeñas y verdes. En una misma inflorescencia se encontraron flores en diferentes grados de madurez, a las cuales se les calificó como: botón, cuando los pétalos no se han abierto; flor antes de anthesis, cuando los pétalos están abiertos pero los estambres cubren el estigma; y flor en anthesis, cuando los estambres han abierto hacia los pétalos y el estigma queda receptivo.

La forma de dehiscencia de las anteras es otra característica morfológica de *H. grahamii* que Adatia y Gavde (1962) y Jorhi (1963) mencionan como distintiva entre este género y el resto de la familia. En *H. celastroides* las flores presentan tres anteras extrorsas, con dos tecas y cuatro esporangios.

De las diferencias mencionadas por estos autores la presencia de anteras con dehiscencia extrorsa es el único carácter aceptable para distinguir *Hippocratea* de las demás Celastraceae.

El fruto es una cápsula coreácea trilobular, fuertemente comprimida verticalmente. Cada carpelo produce un lóbulo de 65 mm en el fruto maduro. El fruto tarda un año en alcanzar la madurez.

Las semillas son aladas. Normalmente hay tres semillas por lóculo, ocasionalmente dos o cuatro. En septiembre, seis meses después de la floración, las semillas han empezado a crecer rápidamente, y es frecuente encontrar tres semillas en desarrollo normal por lóculo y una que ha detenido su crecimiento. En octubre, las semillas han

terminado de crecer y durante varios meses no se observan cambios externos ni en tamaño ni en color. Es en marzo, cuando la semilla se torna de color café y el ala se seca. La dispersión por viento incluye el giro de la semilla similar al de la hélice de un helicóptero.

Embriología. En *Hippocratea celastroides* hay cuatro óvulos anátropos, bitégmicos y con placentación axial en cada uno de los tres lóculos del fruto. Esto corresponde al tipo de óvulos reportado para la familia Celastraceae y el género *Hippocratea* por Standley (1920-1926); Adatia y Gavde (1962); Cronquist (1981) y otros.

En los botones florales y flores colectadas en marzo, se encontraron sacos embrionarios casi maduros, de 165 μ m de longitud en promedio, en los cuales hay dos sinérgidas notables, la ovocélula, dos núcleos polares y tres antípodas (fig. 1).

Fig. 1. Saco embrionario maduro. (A) antípodas; (C) calaza; (Mi) micrópilo; (N) núcleos polares; (O) aparato ovocelular; (Te) tegumento externo; (Ti) tegumento interno.

Las sinérgidas son piriformes, como en la mayoría de las especies de esta familia, con una longitud en promedio de 18.5 μ m. Presentan unas protuberancias a manera de ganchos como los descritos por Adatia y Gavde (1962) para las sinérgidas de *H. grahamii* y por Anderson (1931) en *Celastrus scandens*.

Los núcleos polares están fusionados y se encuentran más o menos en el centro del saco embrionario. La fusión de los núcleos polares ha sido observada por Anderson (1931), Mauritson (1936) y Adatia y Gavde (1962) en *Hippocratea cinerascens*, *H. clematioides*, *H. grisebachii*, *Celastrus orbiculatus*, *C. scandens*, *Campylostemon* sp, *Gymnosporia rothiana*, *Euonymus bungeanus*, *E. europaeus*, *E. latifolius* y *Tripterygium wilfordii*.

Las antípodas son grandes y efímeras. Antípodas efímeras se han reportado también como características de la familia; sin embargo, en *Hippocratea grahamii* y *Gymnosporia spinosa* persisten hasta la fecundación. Estas especies comparten varias características que difieren del resto de la familia.

En *Hippocratea celastroides* encontramos una crasinucela, formada por una célula parietal y divisiones periclinales de la epidermis. Dichas células de la crasinucela se

reabsorben en estados jóvenes del saco embrionario. A este respecto, David (1938) encontró que *H. indica* poseía crasinucela, al igual que *Celastrus* y *Elaeodendron*. Sin embargo, Adatia y Gavde (1962) indican que *Hippocratea grahamii* presenta tenuinucela y, al igual que Jorhi (1963), consideran que ésta es una de las diferencias importantes para separar *Hippocratea* de las celastráceas. Nuestros resultados, junto con los de David (1938), indican que dentro del género *Hippocratea* el tipo de nucela es un carácter variable. Además, los resultados de Adatia y Gavde (1962) y Davis (1966) señalan que en el resto de la familia también el tipo de nucela es variable, pues *Euonymus* spp., *Salacia oblonga*, las dos especies de *Gymnosporia* e *Hippocratea grahamii* poseen tenuinucela, mientras que *H. celastroides*, *H. indica*, *Celastrus* spp. y *Elaeodendron* spp. poseen crasinucela.

En *Hippocratea celastroides*, al igual que en *H. grahamii*, el micrópilo en anthesis está formado únicamente por el tegumento interno (fig.1). Sin embargo, en *H. indica*, *Celastrus* spp., *Elaeodendron* spp., *Gymnosporia* spp. y *Salacia oblonga* el micrópilo se forma por ambos tegumentos. Es decir, el número de tegumentos que forman el micrópilo también es una característica variable en el género *Hippocratea*.

El tegumento interno crece antes que el externo, pues mientras el primero casi ha envuelto al saco embrionario, el segundo no ha alcanzado aún la parte media. Al momento de la fecundación, ambos tegumentos tienen cuatro o cinco estratos; el tegumento interno mide aproximadamente 14 μm de grosor y el externo 17 μm . El tegumento interno en la parte del micrópilo alcanza un grosor de 27 μm , porque tiene cinco a siete estratos y las células son más grandes. Es sólo después de la fertilización que el tegumento externo rebasa en longitud al interno y crece abundantemente en grosor.

En las preparaciones no se observó la fecundación; sin embargo, se supo que había ocurrido por la presencia del endospermo cenocítico. La condición cenocítica refleja el desarrollo de tipo nuclear del endospermo consignado para la familia. Los núcleos endospermicos, al igual que en *Celastrus scandens*, *C. paniculata* y *Gymnosporia spinosa*, se dividen antes que el cigoto y se agregan en las zonas calazal y micropilar del saco embrionario. La formación de las paredes se inicia en la periferia, justo debajo de la cutícula nucelar, y continúa de manera centripeta.

A diferencia de lo señalado por Adatia y Gavde (1962) y Jorhi (1963) como característico de *Hippocratea*, en *H. celastroides* el endospermo persiste en las semillas maduras. Es una capa uni ó biestratificada, de 12 μm de grosor cuando es biestratificada, entre las cutículas nucelar y cotiledonar.

La primera división del cigoto ocurre tres meses después de la fecundación (fig. 2). Así, *Hippocratea celastroides* tiene un periodo de reposo del cigoto, como en *Gymnosporia spinosa* y *Celastrus paniculata*. No se observó la poliembrionía. Sin embargo, el suspensor está desviado de la punta micropilar del saco embrionario, como si fuera un embrión adventicio.

Fig. 2. Embrión bicelular de semilla de tres meses. (Em) embrión; (Mi) micrópilo; (Te) tegumento externo; (Ti) tegumento interno.

El embrión empieza a desarrollarse lentamente. Embriones en estado globular con $40\ \mu\text{m}$ de longitud fueron observados cuatro o cinco meses después de la fecundación, en semillas que alcanzaban una longitud de 18 mm con todo y ala.

A los seis meses después de la fecundación, los embriones han alcanzado $500\ \mu\text{m}$ de longitud y comienzan un crecimiento rápido. Los cotiledones inician su connación postgénita cuando miden unos $210\ \mu\text{m}$ (fig. 3). Además, empiezan a girar lentamente hasta 90° . El giro se efectúa cerca del meristemo apical del vástago, y hace que, en la mayor parte de los cotiledones, el plano de las epidermis adaxiales quede en el plano mediano de la semilla. Cerca del meristemo apical del vástago, las superficies adaxiales de los cotiledones quedan perpendiculares al plano mediano de la semilla. Siempre el eje del embrión, con los cotiledones, queda recto (fig. 4). En tan sólo un mes más, los cotiledones alcanzan su tamaño final y de ahí en adelante el único cambio es la acumulación de reservas. Es difícil, a partir de este momento, observar en corte transversal la línea de unión entre los dos cotiledones, ya que no existen cutículas ni epidermis en la zona de unión. La única zona con cutícula y epidermis es la cercana al meristemo apical del vástago (dentro de $120\ \mu\text{m}$). Sin embargo, esta zona es de gran importancia, ya que es el espacio por donde la plúmula abre camino durante la germinación.

Fig. 3. Embrión de semilla de seis meses. (C) cotiledón; (E) endospermo; (M) mesotesta; (Mi) micrópilo; (S) suspensor.

En los cotiledones de semillas maduras se observaron gránulos de proteína, que ocupan aproximadamente el 16% del volumen del protoplasma. Además se observaron cuerpos lipídicos grandes y ocasionalmente, se encontraron drusas en forma aislada a partir de siete meses después de la fecundación.

Con respecto a la cubierta seminal, ambos tegumentos toman parte en su formación, y prácticamente desde la fecundación se pueden observar taninos en la futura exotesta

Fig. 4. Giro de cotiledones connados durante la ontogenia. El último dibujo tiene menor aumento que los demás.

y en el futuro endotegmen (fig. 5A). Durante el desarrollo subsecuente ambos estratos taniníferos se emplearon como puntos de referencia para ubicar los demás estratos.

Fig. 5. Cubierta seminal de *Hippocratea celastroides* en diferentes estados de desarrollo después de la fecundación. A) Cubierta de un mes. B) Seis meses. C) Doce meses, semilla madura. (CE) cutícula externa; (M) mesotesta; (E) epidermis del cotiledón; (Ed) endospermo; (en) endotegmen; (Ex) exotesta.

Antes de la fecundación, cuando los tegumentos están en crecimiento para cubrir el saco embrionario, el tegumento externo se forma por dos estratos celulares. El más externo está constituido por células grandes e isodiamétricas, que constituirán la exotesta. Cuando los tegumentos han cubierto el saco embrionario, el tegumento externo se forma por tres y ocasionalmente cuatro estratos. Sin embargo, no se observan diferencias entre los estratos debajo de la futura exotesta, y en el material estudiado no se encontraron evidencias de las divisiones que puedan indicar el origen de estas células. En el trabajo le llamamos mesotesta a la capa pluriestratificada que se encuentra por debajo de la exotesta, pero se desconoce su origen.

Después de la fecundación el tegumento externo de *Hippocratea celastroides* crece más que el interno. Este fenómeno ha sido observado también por Adatia y Gavde (1962) para *Gymnosporia spinosa* y *Celastrus paniculata*.

A un mes después de la fecundación, una gruesa cutícula "cutícula externa", cubre la exotesta, cuyas células isodiamétricas miden $15\text{ }\mu\text{m}$ de grosor. La mesotesta por divisiones periclinales ha aumentado de uno o dos estratos en la fecundación hasta tres estratos, de cerca de $5\text{ }\mu\text{m}$ cada uno, a un mes después de la fecundación. Algunas veces se encuentra una delgada cutícula intertegumentaria. El exotegmen uniestratificado mide casi $3\text{ }\mu\text{m}$ de espesor; sus células están aplanadas periclinalmente. El mesotegmen pluriestratificado ha aumentado de uno o dos estratos en la fecundación, hasta tres o cuatro estratos de células alargadas transversalmente; el grosor del mesotegmen es casi de $9\text{ }\mu\text{m}$. El endotegmen se compone de células isodiamétricas con abundancia de taninos, de $9\text{ }\mu\text{m}$ de grosor. La cutícula nucelar es tan gruesa como la cutícula externa.

A los tres meses después de la fecundación, las tres cutículas, la exotesta, el exotegmen y el endotegmen prácticamente no han tenido cambios. La mesotesta y el

mesotegmen, en cambio, han incrementado su grosor por divisiones periclinales. La mesotesta llega a tener hasta once o doce estratos y medir cerca de 50 μm , o más en la zona de la rafe. El mesotegmen llega a tener hasta cinco estratos con un grosor total de 40 a 44 μm .

Durante el siguiente mes, el mesotegmen se degrada hasta desaparecer por completo. Las células de la mesotesta inician, sin divisiones, un proceso de expansión hasta de casi 60 μm . Las cutículas, la exotesta, el exotegmen y el endotegmen no presentan cambios.

A los seis meses después de la fecundación las células de la exotesta han crecido bastante; ahora alcanzan 34 μm de espesor y muestran aún gran cantidad de taninos. El endotegmen permanece sin cambios. La mesotesta se engrosa bastante, hasta 147 μm , desarrollando muchos espacios intercelulares y dando la apariencia de aerénquima (fig. 5B). El aerénquima es común en la cubierta seminal de celastráceas, tales como *Bhesa robusta*, *Euonymus glandulosus* y *Sarawakodendron*, según descripciones de Corner (1976). El exotegmen en *Hippocratea celastroides* degenera poco tiempo después que el mesotegmen. Entonces la cubierta se forma sólo por exotesta, mesotesta y endotegmen.

A los siete meses después de la fecundación los cotiledones han crecido lo suficiente para casi dejar en contacto la cutícula cotiledonar y la cutícula nucelar. La cutícula cotiledonar es menos gruesa que la externa y la nucelar, pero más gruesa que la intertegumentaria. En la parte más externa de la mesotesta las células empiezan a diferenciarse, adquiriendo forma de traqueida con punteaduras alternas y opuestas en una pared secundaria lignificada. Esta diferenciación avanza gradualmente en sentido centrípeto a la vez que las paredes se engrosan. Estas células traqueoidales dan rigidez a la cubierta seminal.

El término de "células traqueoidales" fue aplicado por Olatunji y Nengim (1980) para células con engrosamientos helicoidales similares a los de los elementos traqueales, pero que no forman parte de haces vasculares. Los autores los encontraron en el mesófilo de *Oncidium ciboletta*, una orquídea. Este mismo tipo de células ha sido reconocido por Koller y Rost (1988) en el mesófilo de *Sansevieria*, una agavácea, en donde funcionan como almacenadoras de agua.

Corner (1976) observó células semejantes a las de *Hippocratea celastroides* en el exotegmen de *Euonymus europeus*, en endotegmen de *Bhesa robusta* y en el exotegmen y la cálaza de *Sarawakodendron*. Sin embargo, no se sabe si estas células cumplen con una función además de la estructural en la cubierta seminal de estas celastráceas.

Aún cuando la semilla de *Hippocratea celastroides* a los siete meses después de la fecundación casi ha alcanzado su tamaño final, el tejido con engrosamientos de las paredes no rodea la semilla por completo, lo cual permite a la mesotesta engrosar un poco aún. La mesotesta alcanza 183 μm de grosor sin involucrar más divisiones.

En su madurez, la cubierta queda formada por tres capas. La exotesta taninífera es uniestratificada y mide 35 μm de grosor. La mesotesta ha reducido su grosor a unos 120

μm y está formada casi totalmente por células traqueoidales. El endotegmen tanífero parece colapsado o intacto entre la cutícula intertegumentaria y la nucelar (fig. 5C).

El ala empieza a formarse un mes después de la fecundación, cuando el saco embrionario rebasa los $200\ \mu\text{m}$ de longitud. La mesotesta del ala presenta una gran cantidad de divisiones perpendiculares al plano mediano de la semilla. Estas divisiones acompañan un ensanchamiento, sobre todo en la zona de la rafe, donde alcanza un grosor de hasta $47\ \mu\text{m}$. Las divisiones ocurren a ambos lados del haz vascular, por lo que éste pronto estará separado del cuerpo de la semilla.

A diferencia de las células mesotestales del cuerpo de la semilla, las células que forman el ala se mantienen con los espacios intercelulares pequeños. En la semilla madura, el ala tiene células traqueoidales en la zona de contacto con el cuerpo de la semilla (fig. 6). En la parte central, atravesando el ala longitudinalmente, se encuentra el haz vascular de la rafe. Por la orilla del lado del micrópilo se encuentra un engrosamiento similar al ocasionado por el haz vascular, formado por células traqueoidales no organizadas en haces. Este engrosamiento, se describió por Hallé (1983) en otras especies del género como una nervadura marginal muy poco irrigada. Este engrosamiento marginal parece participar en el mecanismo de vuelo, por desviar el centro de gravedad fuera del centro de levantamiento del aire, y por hacer roma la orilla del ala, lo que también fue mencionado por Hallé (1983). La exotesta del ala presenta también un alto contenido de taninos, los cuales le proporcionan coloración jaspeada.

Si bien es cierto que *Hippocratea* difiere de las demás celastráceas en tener ala en la semilla, esto podría interpretarse como una tendencia de la familia, incluyendo *Hippocratea*, de presentar semillas con apéndices que se desarrollan a partir del tegumento externo, ya que Adatia y Gavde (1962) mencionan que el arilo en *Celastrus paniculata* y *Gymnosporia spinosa* se originan del tegumento externo cerca del funículo.

Fig. 6 A la de semilla madura. (CS) cuerpo de la semilla; (H) hilo; (P) célula parénquima; (T) células traqueoidales; (V) haz vascular de la rafe; (sombra de rayas) zona con células traqueoidales en la mesotesta.

CONCLUSIONES

La producción o no de una célula parietal en la nucela y el número de tegumentos que forman el micrópilo en anthesis son características variables dentro del género *Hippocratea*.

La ocurrencia de un periodo de reposo del cigoto después de la fecundación, la presencia en la cubierta seminal de aerénquima y células traqueoidales son características compartidas entre las Celastraceae e *Hippocratea celastroides*.

Los cotiledones son connados, y existe epidermis y cutícula entre ellos sólo en la zona cercana al meristemo apical del vástago. Además presentan un giro de 90° sobre el mismo eje del embrión. El ala se forma tempranamente, y en su formación sólo intervienen la meso y la exotesta.

LITERATURA CITADA

- ADATIA, R.D., y S.G. GAVDE. 1962. Embryology of the Celastraceae. En: Council of Scientific and Industrial Research. Plant embryology, a symposium. New Delhi, India. pp. 1-11.
- ANDERSON, 1931. Studien über die embryologie der familien Celastraceae, Oleaceae und Apocynaceae. Acta Univ. Lund 29: 1-112.
- CORNER, E.J.H. 1976. The seeds of dicotyledons. Cambridge University Press, London. 2 v.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York. 1262p.
- DAVID, E. 1938. Embryologische untersuchungen an Myoporaceen, Salvadoraceen, Sapindaceen und Hippocrateaceen. (Estudios embriológicos en Myoporaceae, Salvadoraceae, Sapindaceae e Hippocrateaceae). Planta 28:680-703.
- DAVIS, G.L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. Wiley. New York. 528p.
- HALLE, N. 1983. Révision des Hippocrateae (Celastraceae): 3. Fruits, graines et structures placentaires. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris), Sect B, Adansonia 5(1):11-25.
- JOHRI, B.M. 1963. Embryology and taxonomy. En: P. Maheswari (Ed.). Recent advances in the embryology of angiosperms. Catholic Press, New Delhi, India. pp. 395-444.
- KOLLER, A.L., y T.L. ROST. 1988. Leaf anatomy in *Sansevieria* (Agavaceae). Amer. J. Bot. 75(5):615-633.
- MAURITZON, J. 1936. Embryologische angaben über Stackhousiaceae, Hippocrateaceae und Icacinaceae. Svensk. bot. Tidskr. 30:541-550.
- OLANTUNJI, O.A., y R.O. NENGIM. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in Orchidaceae. J. Linn. Soc. Bot. 80:357-370.
- SASS, J.E. 1968. Botanical microtechnique. 3ª ed. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 228 p.
- STANDLEY, P.C. 1920/1926. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U. S. Natl. Herb. 23:676-687.