



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES

COMPARACIÓN ANATÓMICA EN EL DESARROLLO DE FRUTOS DEL GÉNERO
Physalis (Solanaceae)

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE

Maestro en Ciencias Biológicas

PRESENTA

JOSÉ ALAN HERRERA GARCÍA

DIRIGIDA POR

DRA. MAHINDA MARTÍNEZ Y DÍAZ DE SALAS

QUERÉTARO, QUERÉTARO 2022



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

COMPARACIÓN ANATÓMICA EN EL DESARROLLO DE FRUTOS DEL GÉNERO
Physalis (Solanaceae)

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE

Maestro en Ciencias Biológicas

PRESENTA

JOSÉ ALAN HERRERA GARCÍA

DIRIGIDO POR

DRA. MAHINDA MARTÍNEZ Y DÍAZ DE SALAS

Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas
Presidente

Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños
Secretario

Dra. Ofelia Vargas Ponce
Vocal

Dr. María del Pilar Zamora Tavares
Suplente

Dr. Luis Gerardo Hernández Sandoval
Suplente

Querétaro, Qro., agosto de 2022

*A quienes me brindaron su apoyo, amor, cariño y
confianza de manera incondicional. Por estar siempre para mí.*

Para Paty y Alan

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Querétaro, por mi formación académica y a todos los que formaron parte de ella. Al CONACYT por haberme brindado la beca para llevar a cabo mis estudios de maestría.

A la Dra. Mahinda Martínez por su paciencia, comprensión, apoyo, confianza y cariño brindados a este estudiante durante el desarrollo de este proyecto. Por haber creído en mi capacidad para llevarlo a cabo, por recibirme con las puertas abiertas ante cualquier inquietud y permitirme ser parte de su grupo de trabajo. Por sus consejos y enseñanzas, por ayudarme a mejorar, por creer en mí. Gracias.

Al Dr. Luis Hernández por quererme como si fuera su estudiante, por los chismes compartidos, por ser un gran profesor. Por sus consejos y sus comentarios que ayudaron a mejorar este escrito.

A la Dra. Pilar Zamora por el tiempo dedicado a lo largo de la maestría, por los consejos brindados, por ser siempre tan amable y atenta. Gracias Pili. A las Dras. Ofelia Vargas y Mónica Queijeiro por sus valiosos aportes al escrito y a mi formación académica. Por la aclaración de dudas que surgieron a lo largo de la tesis. Gracias Ofe. Gracias Moni.

A mis padres y a toda mi familia que me apoyo en todo momento, desde mi licenciatura hasta el posgrado. De alguna manera este logro también les pertenece.

A todos mis amigos, Noe, Marcy, Joab, Diana, Lupita, Carla, Braulio, Fátima, Christian, Gudiño y Jos. Gracias por brindarme su amistad y tener una buena expectativa hacia mi persona.

A todos los integrantes del laboratorio de botánica y del herbario, Lucy, Yola, Olga, Betty, Natalia, Paty y Maricela.

A mis maestros, de licenciatura y posgrado. Lupita, Karina, Etzel, Ulises, Antonio, Humberto, Riesgo, Óscar, Carlos, Aurelio, Robert y Kruskaia. Gracias por enseñarme cada quien algo de su área.

A la dirección de la Facultad de Ciencias Naturales, que siempre tuvo las puertas abiertas, por el apoyo para llevar a cabo mis salidas a campo y por ayudarme con los trámites administrativos, a la Dra. Elizabeth Elton y al Dr. José Gómez.

A todas las secretarías y personal administrativo que tuvieron que lidiar con este estudiante tan latoso, no solo me aguantaron en la licenciatura, también en el posgrado. Gracias Fernanda, Lucy, Yola, Addys, Gaby y Andy. A todo el personal de la UAQ.

ÍNDICE

DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
ÍNDICE	iii
ÍNDICE DE CUADROS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	2
2.1 La familia Solanaceae	2
2.2 Anatomía y desarrollo de frutos en solanáceas	2
2.2.1 Frutos carnosos (baya)	4
2.2.2 Frutos secos	5
2.3 El género <i>Physalis</i>	6
2.3.1 <i>Physalis angulata</i>	7
2.3.2 <i>Physalis nicandroides</i>	8
2.3.3 <i>Physalis microphysa</i>	9
III. HIPÓTESIS	11
IV. OBJETIVOS	12
V. MATERIALES Y MÉTODOS	13
5.1 Material vegetal	13
5.2 Procesamiento de frutos	14
5.3 Procesamiento de semillas	14
5.4 Microscopia de luz	14
5.5 Microscopia electrónica de barrido	14
5.6 Delimitación de las zonas del fruto	15
5.7 Comparación anatómica	15
VI. RESULTADOS	16
6.1. Anatomía de los frutos	16
6.1.1. <i>Physalis angulata</i>	16
6.1.2. <i>Physalis nicandroides</i>	19
6.1.3. <i>Physalis microphysa</i>	22
6.2. Semillas	25
6.3. Comparación anatómica	28
VII. DISCUSIÓN	33
7.1 Tipos de frutos en <i>Physalis</i>	33
7.2 Anatomía de los frutos	33
7.2.1 Fruto carnoso: baya en <i>Physalis angulata</i>	33
7.2.2 Fruto seco indehiscente: Carcérulo en <i>Physalis nicandroides</i>	34
7.2.3 Fruto seco dehiscente: no capsular dehiscente en <i>Physalis microphysa</i>	35
7.3 Comparación anatómica de los tipos de fruto	35
VIII. CONCLUSIONES	38
IX. REFERENCIAS	40

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Características morfológicas y anatómicas del fruto de <i>Physalis angulata</i> , <i>Physalis nicandroides</i> y <i>Physalis microphysa</i> .	30

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	a) Cortes longitudinales del fruto de Solanaceae. Las líneas punteadas indican A= zona apical, M= zona media y B= base del fruto. b) Capas del fruto característico de frutos secos y c) Capas del fruto características de fruto carnoso. p=placenta, l= lóculo, s= septum, mv= haz vascular medio. Modificado de Pabón-Mora & Litt (2011).	3
2	Filogenia de la familia Solanaceae donde se muestran los principales tipos de frutos. Azul indica cápsulas y verde indica frutos carnosos. <i>Cestrum</i> y <i>Duboisia</i> presentan frutos carnosos, <i>Datura</i> y <i>Oryctes</i> presentan frutos secos dehiscentes. Modificado de Pabón-Mora & Litt (2011).	5
3	a) Mapa de distribución de <i>Physalis angulata</i> , b) y c) fotografías de la corola, d) y e) de fotografías del cáliz y el fruto.	8
4	a) Mapa de distribución de <i>Physalis nicandroides</i> , b) y c) fotografías de la corola, d) y e) fotografías del cáliz y el fruto.	9
5	a) Mapa de distribución de <i>Physalis microphysa</i> b) y c) fotografías de la corola d) y e) fotografías del cáliz y el fruto.	10
6	Esquema de colecta, se muestra la cantidad de frutos obtenidos de cada especie en los estadios seleccionados.	13
7	Cortes anatómicos del fruto de <i>Physalis angulata</i> . En la columna izquierda se observan imágenes de microscopia óptica y en la derecha imágenes al MEB. a-b) Estadio joven, c-d) estadio intermedio y e-f) estadio maduro. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en=endocarpo, hv= haces vasculares y p= pelos.	18
8	Desarrollo de las capas del fruto de <i>Physalis angulata</i> en tres estadios.	19
9	Cortes anatómicos de <i>Physalis nicandroides</i> . En la columna izquierda se observan imágenes de microscopia óptica y en la derecha imágenes al MEB. a- b) Estadio joven, c- d) estadio intermedio y e- f) estadio maduro. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en=endocarpo, hv= haces vasculares y p= pelos.	21
10	Desarrollo de las capas del fruto de <i>Physalis nicandroides</i> en tres estadios.	22
11	Cortes anatómicos de <i>Physalis microphysa</i> . En la columna izquierda se observan imágenes de microscopia óptica y en la derecha imágenes al MEB. a) Estadio joven, b- c) estadio intermedio y d- f) estadio maduro. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en=endocarpo, hv= haces vasculares y cu=cutícula	24
12	Desarrollo de las capas del fruto de <i>Physalis microphysa</i> en tres estadios.	25
13	Semillas de <i>Physalis</i> en vista general, al microscopio electrónico de barrido (MEB) y en cortes histológicos. t=testa, e=endospermo y em=embrión.	26
14	Imágenes al MEB de las semillas de a) <i>Physalis angulata</i> , b) <i>Physalis nicandroides</i> y c) <i>Physalis microphysa</i> . Se muestra un acercamiento para observar las perforaciones en la base de las células.	27
15	Dendrograma obtenido del análisis de conglomerados de las características anatómicas de las tres especies de <i>Physalis</i> . Se distinguen dos agrupaciones principales. Grupo I: <i>P. angulata</i> y Grupo II: <i>P. nicandroides</i> y <i>P. microphysa</i> .	31
16	Gráfico del análisis de discriminantes de las características del fruto de tres especies <i>Physalis</i> . Se distinguen tres agrupaciones que corresponden al tipo de fruto de cada especie	32

RESUMEN

El tomate de cáscara (*Physalis*) es un ingrediente principal en la cocina mexicana. En México se cultiva *Physalis angulata* y *P. philadelphica*. El fruto es una baya encerrada por un cáliz conocido como cáscara, lo que le da su rasgo distintivo. Existen parientes silvestres de morfología de frutos distinta. Tradicionalmente el fruto de *Physalis* es carnososo o seco, pero, existe una tercera condición: fruto seco dehiscente, que no se ha descrito. El objetivo fue comparar el desarrollo anatómico de frutos carnosos de *Physalis angulata*, secos indehiscentes de *Physalis nicandroides* y secos dehiscentes de *Physalis microphysa*. Se colectaron tres frutos por especie en estadio joven, intermedio y maduro de tres plantas diferentes, se fijaron en FAA y metanol. Se hicieron cortes anatómicos con técnicas histológicas para microtomo de parafina y ultramicrotomo. Se observaron al microscopio óptico y de barrido. Se midieron los grosores de las capas del fruto (exocarpo, mesocarpo, endocarpo) en diferentes etapas del desarrollo, así como el grosor de la testa y largo de la semilla. Se hicieron análisis estadísticos de Kruskal-Wallis, de conglomerados jerárquicos y de discriminantes canónico utilizando el paquete estadístico Rv.4.1.2 y JMPv.11.0. Las capas donde se puede ver un cambio durante el desarrollo son el mesocarpo y el endocarpo. El tamaño de los frutos carnosos es el resultado de expansión y duplicación celular en el mesocarpo y endocarpo. Los frutos secos indehiscentes presentan duplicación, pero poca expansión celular, en el estadio maduro aparecen espacios intercelulares en el mesocarpo y endocarpo ocasionando un adelgazamiento del fruto. Los frutos secos dehiscentes desarrollan las tres capas, a medida que el fruto madura, aparecen espacios intercelulares resultando en la degradación del mesocarpo y endocarpo, la única capa que permanece es el exocarpo, el cual se enrolla hacia los haces vasculares dejando las semillas expuestas. El análisis de conglomerados es congruente con el análisis de discriminantes canónico que muestran tres grupos definidos que corresponden a los tipos de frutos identificados. Los resultados obtenidos aportan información taxonómica relevante para elucidar las diferencias entre las especies de *Physalis*. Se comprueba la existencia de frutos carnosos, secos indehiscentes y dehiscentes para el género.

Palabras clave: anatomía vegetal, técnicas histológicas, MEB, taxonomía.

ABSTRACT

Husk tomato (*Physalis*) is known as a main ingredient in Mexican cuisine. Two species are cultivated in México, *Physalis angulata* and *P. philadelphica*. The fruit is a berry which is enclosed by an accrescent calix, and gives the genus its distinctive feature. Wild relatives present a different fruit morphology. *Physalis* fruits are described as fleshy or dry, however a third condition is present in the genus, dry dehiscent, not yet been described for the genus. The aim of this work was to compare the anatomical development of fleshy fruits of *Physalis angulata*, dry indehiscent of *Physalis nicandroides* and dry dehiscent of *Physalis microphysa*. Three fruits of each species in juvenile, middle and mature stage of development of three different individuals were collected. All fruits were fixed in either FAA or methanol. Standard plant histological techniques were used for paraffin sectioning microtome and ultramicrotome. Sections were viewed in optic and electron microscope. Thickness of the pericarp layers (exocarp, mesocarp and endocarp) were measured in different development stages as well as the seed coat and seed length. Kruskal-Wallis, hierarchical cluster and canonical discriminant analyses were made using the statistic package R v.4.1.2 and JMP v.11.0. Changes during fruit development can be seen in the mesocarp and endocarp layers. Fleshy fruits size is the result of cell expansion and duplication in the mesocarp and endocarp. Dry indehiscent fruits start with cell duplication but with little cell expansion, at maturity intercellular spaces appear in the mesocarp and endocarp and therefore the fruit wall becomes thinner. Dry dehiscent fruits develop three layers of pericarp, where intercellular spaces appear, resulting in the degradation of the mesocarp and endocarp, the only layer that remains is the exocarp which rolls towards the vascular bundles leaving the seeds exposed. Cluster and discriminant analyses are consistent, both show three defined groups, that match the three fruit types identified. These results provide relevant taxonomic information to elucidate the differences between *Physalis* species. The presence of fleshy, dry indehiscent and dry dehiscent fruits for the genus is confirmed.

Keywords: plant anatomy, plant histology, SEM, taxonomy.

I. INTRODUCCIÓN

La familia Solanaceae tiene cerca de 2,500 especies e incluye plantas de importancia agrícola como la papa, el chile, jitomates y tomates (Martínez *et al.*, 2017). Se les encuentra en gran variedad de hábitats y la mayor parte de la diversidad de especies se localiza en Sudamérica (Hunziker, 2001; Knapp *et al.*, 2004). El fruto de las solanáceas puede ser carnoso o seco, independientemente de su forma, el pericarpo de los frutos presenta tres zonas claramente diferenciadas; exocarpo, mesocarpo y endocarpo (Pabón-Mora & Litt, 2011). En el desarrollo de los frutos carnosos de la familia Solanaceae, el crecimiento se atribuye a duplicación y expansión celular, mientras que en los frutos secos la expansión celular no es tan evidente (Pabón-Mora & Litt, 2011). Los frutos secos presentan engrosamiento en las paredes del exocarpo e incluso en el endocarpo, y existen zonas de ruptura con tejido lignificado, lo que genera dehiscencia en algunas especies (Knapp, 2002; Pabón-Mora & Litt, 2011).

Los principales géneros con frutos secos en la familia Solanaceae son *Oryctes*, *Nicotiana*, *Datura* y *Petunia*, y los géneros representantes con frutos carnosos son: *Capsicum*, *Lycianthes*, *Solandra*, *Lycium*, *Jaltomata*, *Cestrum* y *Physalis* (Knapp, 2002). Algunos géneros como *Solanum* presentan más de un tipo de fruto, pudiendo ser carnoso, seco, o seco con dehiscencia (Chiarini & Barboza, 2009). Para el género *Physalis* se describe al fruto como una baya; sin embargo, existen especies que presentan frutos secos (Martínez, 1998, 1999). Trabajos que detallen la anatomía de los frutos en *Physalis* son escasos (Dyki *et al.*, 1997; Valencia, 1985) y no hay algún estudio que compare el desarrollo de los tipos de frutos presentes en el género.

El objetivo de este trabajo fue el de comparar el desarrollo anatómico de diferentes tipos de frutos en tres especies de *Physalis*. Se seleccionó a *Physalis angulata* como representante del fruto carnoso, a *Physalis nicandroides* de fruto seco indehisciente y a *P. microphysa* de fruto seco dehisciente.

II. ANTECEDENTES

2.1 La familia *Solanaceae*

La familia *Solanaceae* comprende cerca de 100 géneros y 2,500 especies (Olmstead *et al.*, 2008), incluye especies de importancia agrícola, como la papa (*Solanum tuberosum*), el chile (*Capsicum annuum*), jitomates (*Solanum lycopersicum*), y tomates (*Physalis philadelphica*) (Martínez *et al.*, 2017). Su forma de crecimiento agrupa árboles, arbustos, lianas, trepadoras y hierbas (Barboza *et al.*, 2016). En términos de hábitat se les puede encontrar desde desiertos hasta bosques tropicales. Contiene géneros de distribución mundial (como *Solanum*, *Lycium* y *Physalis*), pero la mayor diversidad de especies de la familia se encuentra en el hemisferio oeste, en Sudamérica (Hunziker, 2001; Knapp *et al.*, 2004; Olmstead *et al.*, 2008). México tiene cerca de 381 especies de solanáceas de las cuales 133 son endémicas. Los géneros más diversos son *Solanum*, *Physalis*, *Cestrum* y *Lycianthes* (Martínez *et al.*, 2017).

2.2 Anatomía y desarrollo de frutos en solanáceas

El fruto es el mecanismo mediante el cual se dispersan las semillas y es el resultado del desarrollo y diferenciación del gineceo después de la fertilización, donde la pared del ovario da lugar al pericarpo el cual cubre las semillas (Gillaspy *et al.*, 1993; Pabón-Mora & Litt, 2011). A partir de ovarios con características similares se pueden generar diferentes tipos de frutos como resultado de adaptaciones ambientales (Hunziker, 2001; Knapp, 2002).

Los miembros de la familia *Solanaceae* se caracterizan por tener un gineceo sincárpico bicarpelar con placentación axilar (Figura 1) (Pabón-Mora & Litt, 2011). El fruto de las solanáceas es una baya con numerosas semillas o una cápsula con dehiscencia diversa, en algunos casos puede ser un pixidio (subfam. Hyoscyameae) o drupas (subfam. Lycieae) (Figura 2) (Barboza *et al.*, 2016; Filippa & Bernardello, 1992; Hunziker, 2001; Knapp, 2002). Knapp (2002) reconoce al menos seis tipos diferentes de fruto; cápsula, baya, baya con esclereidas, drupa, fruto dehiscente no capsular y mericarpos. En las bayas, la placenta y el pericarpo pueden llegar a fusionarse completamente, o pueden dejar un espacio aéreo entre ellos. El pericarpo puede ser jugoso y carnoso (*Physalis*, *Jaltomata* y *Lycopersicon*) o puede ser delgado y seco y en algunas ocasiones es tan frágil que llega a romperse fácilmente en pedazos irregulares (*Quincula* y *Chamaesaracha*) (Hunziker, 2001; Pabón-Mora & Litt, 2011). La existencia de un cáliz acrecente es una característica común con diferentes grados

de presencia en la familia; puede ser rígido, suave, acanalado, inflado o apretado. Puede cubrir en la totalidad al fruto (*Physalis*) o bien parcialmente (*Chamaesaracha*) e incluso puede nunca cubrir la baya (*Jaltomata*) (Hunziker, 2001). La semilla puede tener algún grado de compresión y tener forma discoidal, reniforme o lenticular. El tamaño de las semillas va de 1.2 a 2.5 mm de largo, algunas pueden ser más pequeñas o más grandes. La testa presenta diferentes características, puede ser alada, gruesa o delgada, y las células de la testa pueden tener paredes celulares gruesas y presentar un contorno ondulado (Barboza *et al.*, 2016; Hunziker, 2001).

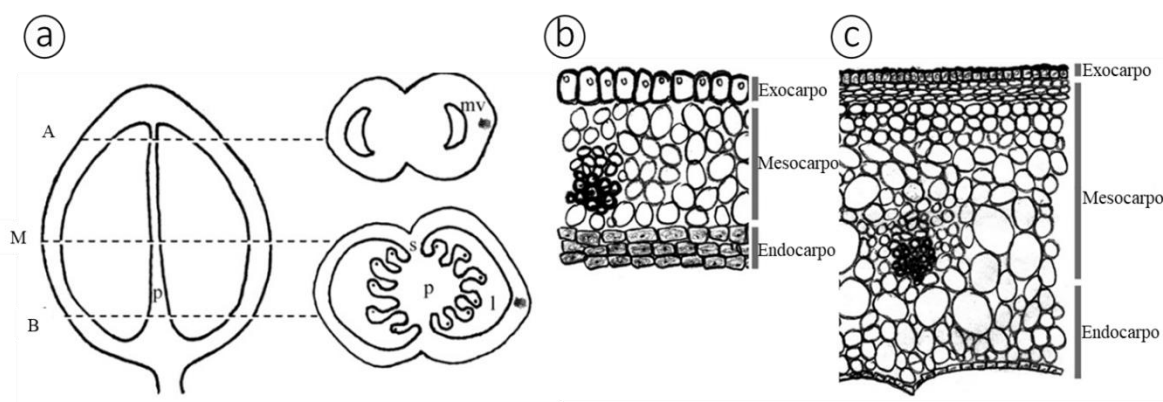


Figura 1. a) Cortes longitudinales del fruto de *Solanaceae*. Las líneas punteadas indican A= zona apical, M= zona media y B= base del fruto. b) Capas del fruto característico de frutos secos y c) Capas del fruto características de fruto carnoso. p=placenta, l= lóculo, s= septum, mv= haz vascular medio. Modificado de Pabón-Mora & Litt (2011).

En las solanáceas, el pericarpio está constituido por tres capas claramente diferenciadas; exocarpo, mesocarpo y endocarpo (Cerri & Reale, 2020; Chiarini & Barboza, 2007; Gillaspys *et al.*, 1993; Pabón-Mora & Litt, 2011). Pabón-Mora y Litt (2011) emplearon una terminología estándar para facilitar la comparación del pericarpio en diferentes tipos de fruto en la familia *Solanaceae* utilizando como referencia los haces vasculares (Figura 1).

La clasificación de los frutos es un sistema artificial que no tiene que ver con la relación entre las especies, se basa en características morfológicas como la consistencia del pericarpio, seco y duro o carnoso y suave (Crang *et al.*, 2018). Los frutos de las angiospermas se pueden

clasificar en tres categorías: carnosos, secos indehiscentes y secos dehiscentes, casi todos los órdenes tienen los tres tipos de fruto (Crang *et al.*, 2018; Esau, 1967; Seymour *et al.*, 2013; Spjut, 1994).

2.2.1 Frutos carnosos (baya)

De acuerdo con Spjut (1994) los frutos carnosos incluyen a la drupa, la baya, el pepo, el pomo y hesperidio. El fruto carnoso tiene paredes parenquimatosas cuyas células pueden conservar sus protoplastos al llegar a la madurez, se caracterizan por la expansión celular del pericarpo durante el desarrollo del fruto, son indehiscentes y no liberan las semillas (Crang *et al.*, 2018). A medida que el fruto madura, el pericarpo se hace más blando, las células de las diferentes capas pueden separarse entre sí, y dejar espacios intercelulares (Esau, 1967; Valencia, 1985; Wiemer *et al.*, 2004). La mayoría de los frutos carnosos en su maduración cambian de color, los frutos inmaduros son verdes porque tienen una gran cantidad de cloroplastos en las células más externas. La clorofila desaparece y hay un desarrollo de pigmentos carotenoides cuando el fruto madura, pasando a colores amarillos, naranjas o rojos (Esau, 1967).

Si todo el tejido del pericarpo se vuelve carnoso, el fruto es una baya. La baya contiene numerosas semillas, un exocarpo delgado y un mesocarpo carnoso, el endocarpo puede ser delgado o carnoso (Cerri & Reale, 2020; Crang *et al.*, 2018; Esau, 1967). En el jitomate (*Solanum lycopersicum*), la placenta constituye la pulpa del fruto, las células del exocarpo presentan una cutícula gruesa, el mesocarpo es parenquimatoso y el endocarpo tiene células con paredes delgadas, las semillas están envueltas en mucílago que es secretado por la placenta (Esau, 1967).

Los frutos carnosos se usan para estudios del desarrollo y morfogénesis. El tamaño del fruto depende de dos procesos generales que regulan el crecimiento del fruto: la división celular y expansión celular, siendo la expansión celular lo más evidente en el crecimiento del fruto (Esau, 1967). En los frutos carnosos de solanáceas como *Solanum lycopersicum*, *Physalis philadelphica* y *P. peruviana* se ha observado que el tamaño del fruto se debe principalmente a la expansión de las células del mesocarpo y endocarpo (Crang *et al.*, 2018; Dyki *et al.*,

Los frutos secos dehiscentes presentan un exocarpo delgado con células de paredes engrosadas, el mesocarpo y endocarpo tienen células con paredes delgadas (Esau, 1967). Conforme el fruto se desarrolla y llega a la madurez el pericarpo se seca creando tensiones que determinan la abertura del fruto a lo largo de líneas de dehiscencia. Las partes esclerificadas del pericarpo propician la dehiscencia del fruto, lo que hace que las semillas queden expuestas. Los frutos secos dehiscentes incluyen a los folículos (Asclepiadaceae), legumbres (Fabaceae) y cápsulas (Amaryllidaceae) (Cerri & Reale, 2020; Crang *et al.*, 2018; Esau, 1967; Spjut, 1994). El fruto seco indehiscente contiene generalmente una semilla (Crang *et al.*, 2018) y su pericarpo se parece en estructura a la cubierta de una semilla (Esau, 1967). Los frutos secos indehiscentes incluyen el aquenio (Asteraceae), la cariósipide (Poaceae), sámaras (Ulmaceae) y nueces (Juglandaceae) (Crang *et al.*, 2018; Spjut, 1994).

Se ha descrito que los frutos secos de la familia Solanaceae tienen un exocarpo de una sola capa de células, un endocarpo lignificado y un mesocarpo parenquimatoso con varias capas de células (Pabón-Mora & Litt, 2011) también se ha notado que los frutos secos al madurar tienen un engrosamiento de la cutícula (Chiarini & Barboza, 2007; Chiarini & Barboza, 2009). Algunos géneros que presentan frutos secos dentro de las solanáceas son: *Oryctes*, *Nicotiana*, *Datura* y *Petunia* (Knapp, 2002) (Figura 2).

2.3 El género *Physalis*

El género *Physalis* tiene su centro de diversidad en México; está integrado por 90 especies aproximadamente, de las cuales 65 crecen en el país, siendo 37 endémicas a Mega México I (Martínez, 1998; Martínez *et al.*, 2017; Rzedowski, 2006; Whitson & Manos, 2005). La mayoría son hierbas, pueden ser anuales o perennes, con hojas alternas, flores solitarias con corola campanulada o rotada de colores blancos a amarillos y presentan maculas en la base de la corola (Martínez, 1998; Whitson & Manos, 2005).

Tradicionalmente se describe al fruto de *Physalis* como una baya que puede ser verde, naranja o púrpura con numerosas semillas y pulpa acuosa. La baya de *Physalis* es bicarpelar y puede tener un pericarpo jugoso o seco (Martínez, 1998). El cáliz es acrescente y envuelve al fruto, en algunas especies el cáliz maduro se torna amarillo o naranja. La presencia de un cáliz inflado hace a *Physalis* un género fácil de identificar porque es un rasgo característico y por

eso se le conoce como tomate de cáscara (Dyki *et al.*, 1997; Whitson & Manos, 2005). En México se cultivan dos especies, *Physalis philadelphica* (tomate verde) y *Physalis angulata* (tomatillo milpero), los frutos de ambas especies son considerados elementos importantes dentro de la gastronomía del país (Vargas-Ponce *et al.*, 2016).

Además de las especies cultivadas, existen parientes silvestres de morfología muy distinta al tomate conocido. Hay especies con frutos secos (*Physalis nicandroides*, *P. patula* y *P. pruinosa*) y una especie presenta frutos secos dehiscentes (*Physalis microphysa*) (Martínez, 1998, 1999; Zamora-Tavares *et al.*, 2016). Se estudió el desarrollo del fruto carnoso en *Physalis angulata* como representante de este tipo de fruto, a *Physalis nicandroides* del fruto seco indehiscente y a *Physalis microphysa* del fruto seco dehiscente para observar y comparar las diferencias anatómicas que definen a cada uno.

2.3.1 *Physalis angulata*

Physalis angulata L. es una hierba anual que se distribuye desde el sureste de Estados Unidos hasta Uruguay (Morales Saavedra *et al.*, 2019). En México se encuentra en Aguascalientes, Baja California, Campeche, Chihuahua, Colima, Durango, Guanajuato, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Nayarit, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz, Yucatán, Zacatecas, Nuevo León y Tamaulipas (Martínez *et al.*, 2017, M. Martínez comunicación personal, 2022) (Figura 3). Su hábitat es muy diverso, crece en bosque de pino, bosque tropical caducifolio, pastizales y como maleza en cultivos, desde el nivel de mar hasta 2,400 m s.n.m. Es una planta autógama, y puede ser erecta o extendida con tallos angulados; cuando se cultiva da una gran cantidad de frutos pequeños entre 11-15 mm, de sabor ácido, con un mesocarpo firme y cáliz globoso (Vargas-Ponce *et al.*, 2016). La flor es pequeña de corola amarilla estrechamente campanulada con maculas marrones (Figura 3).

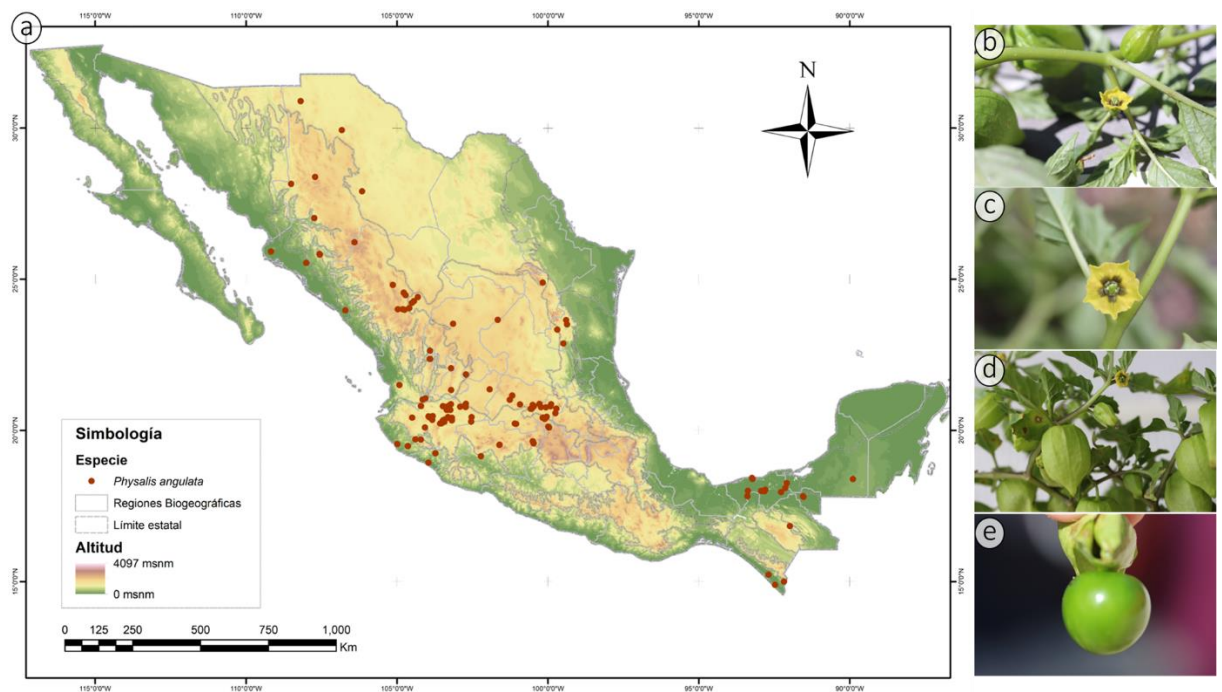


Figura 3. a) Mapa de distribución de *Physalis angulata*, b) y c) fotografías de la corola, d) y e) de fotografías del cáliz y el fruto.

2.3.2 *Physalis nicandroides*

Physalis nicandroides Schltdl. es una hierba anual que se distribuye desde Sonora hasta el sur de Nicaragua (Martínez, 1998; Martínez *et al.*, 2017). En México se encuentra en Aguascalientes, Chiapas, Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Veracruz, Yucatán, Tamaulipas, Sonora, Nuevo León, Querétaro y Baja California Sur (Martínez *et al.*, 2017, M. Martínez comunicación personal, 2022). Crece en zonas con disturbio de bosque de pino y encino, matorral y bosque espinoso, desde el nivel del mar hasta los 1,900 m s.n.m. Presenta un tallo sin ramificaciones con pubescencia, puede medir desde 40 cm hasta 3 m de alto. El fruto es una baya de 1-1.5 cm de diámetro, con un exocarpo glutinoso de color marrón oscuro con numerosas semillas marrones de hasta 2.5 mm de largo, en la madurez el pericarpo es delgado y seco. Presenta pedúnculos engrosados que soportan al cáliz del fruto maduro, el cáliz es 5-angulado. Las flores tienen una corola blanca a amarillo pálido, con maculas verdes poco contrastantes y anteras verdes o azules (Figura 4) (Martínez, 1998; Waterfall, 1967).

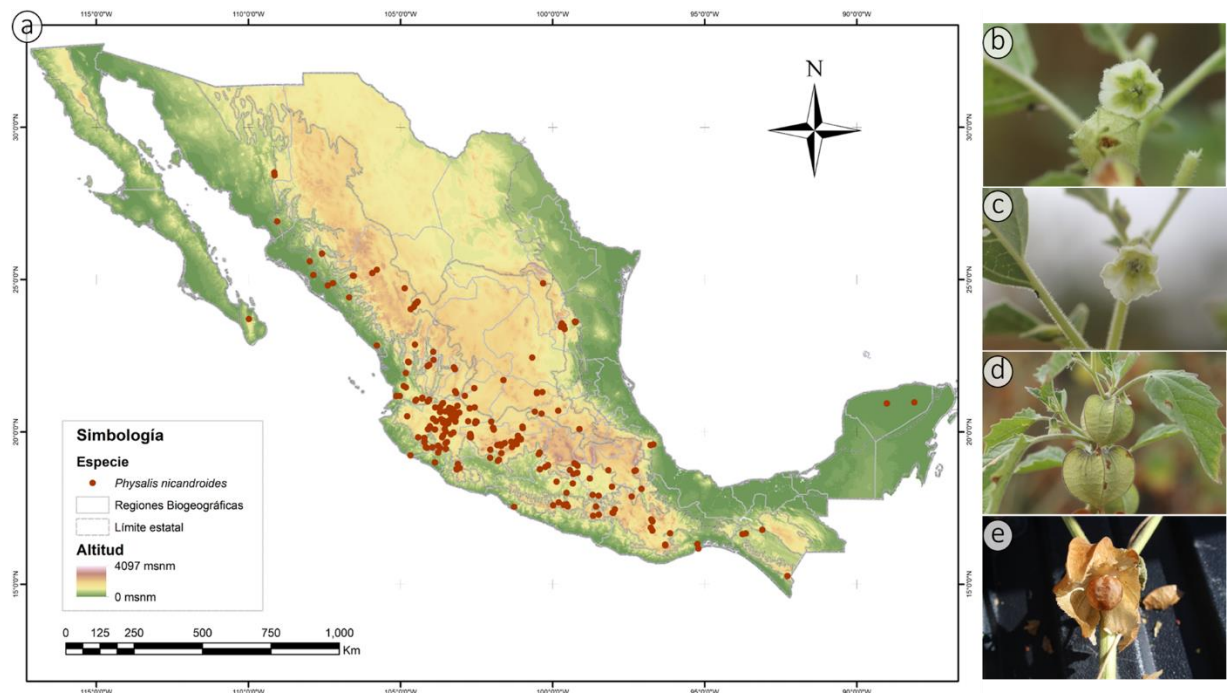


Figura 4. a) Mapa de distribución de *Physalis nicandroides*, b) y c) fotografías de la corola, d) y e) fotografías del cáliz y el fruto.

2.3.3 *Physalis microphysa*

Physalis microphysa A. Gray, es una planta herbácea perenne que se distribuye al norte de México, en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí y Tamaulipas (Martínez *et al.*, 2017). Crece en bosque de pino y zonas de disturbio en matorral, desde los 800 hasta los 2,400 m s.n.m. Presenta una base leñosa y alcanza alturas desde 15 a 60 cm, el tallo presenta pubescencia simple al igual que las hojas, cáliz y corola. El fruto tiene un pericarpio delgado y seco con pocas semillas (3-7). El cáliz es circular y no cierra por completo, la flor es de corola pequeña de color amarillo con maculas amarillo verdosas y anteras amarillas (Figura 5) (Gray, 1886; Martínez *et al.*, 2017; Waterfall, 1967).

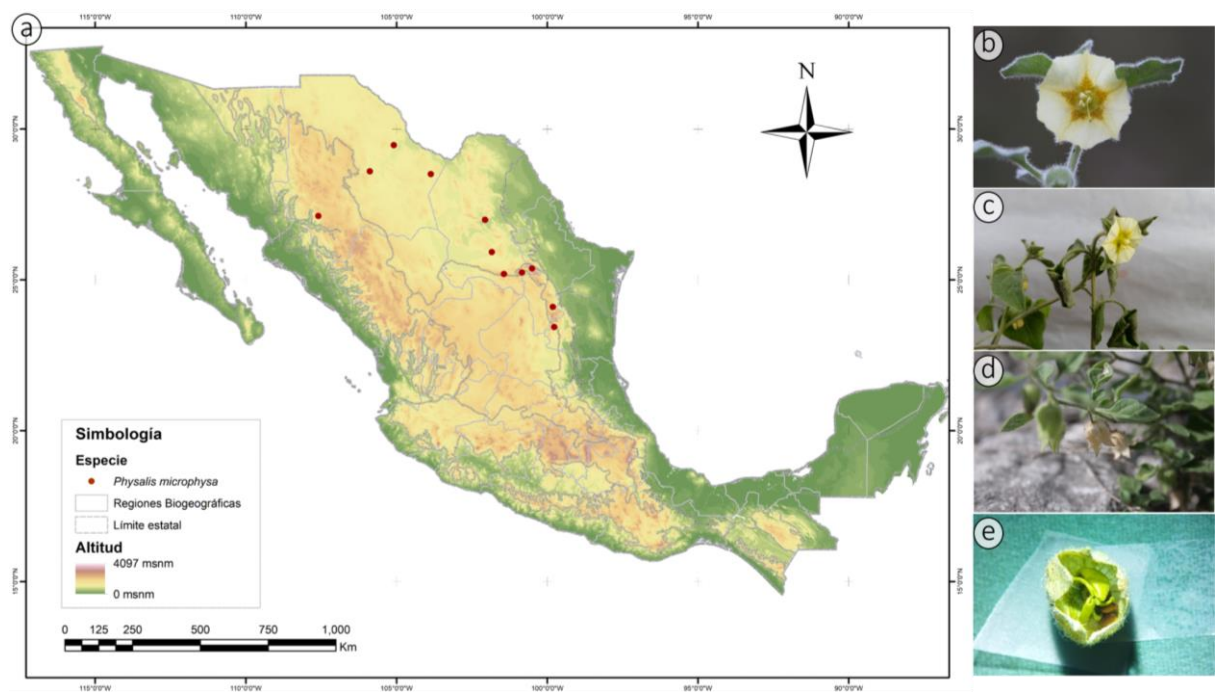


Figura 5. a) Mapa de distribución de *Physalis microphysa* b) y c) fotografías de la corola d) y e) fotografías del cáliz y el fruto.

III. HIPÓTESIS

Además de las bayas y frutos secos, existe una tercera condición de frutos secos dehiscentes que no se ha descrito para el género *Physalis*.

IV. OBJETIVOS

Objetivo general

Documentar y comparar el desarrollo anatómico de frutos carnosos de *Physalis angulata*, frutos secos indehiscentes de *Physalis nicandroides* y secos dehiscentes de *Physalis microphysa*.

Objetivos particulares

Comparar las diferencias anatómicas de frutos carnosos, secos indehiscentes y secos dehiscentes de tres especies de *Physalis*.

Identificar los estadios de las zonas del fruto carnoso, seco indehiscente y seco dehiscente mediante cortes anatómicos.

Detectar qué capa — exocarpo, mesocarpo, endocarpo — se desarrolla en cada tipo de fruto.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Material vegetal

Se revisaron ejemplares de herbario y bases de datos de GBIF para seleccionar las localidades donde se distribuyen *Physalis angulata*, *Physalis nicandroides* y *Physalis microphysa*. Debido a la disponibilidad de plantas en fructificación, solo se colectaron tres frutos de cada especie en tres estadios diferentes del desarrollo; frutos jóvenes, intermedios y maduros por triplicado (Figura 6). Todos los frutos se fijaron en FAA (formaldehído-ácido acético-alcohol) para hacer cortes histológicos y en metanol absoluto para observar al microscopio electrónico de barrido. Además, se colectaron semillas para ver su anatomía y se prepararon ejemplares de referencia que se depositaron en el Herbario QMEX.

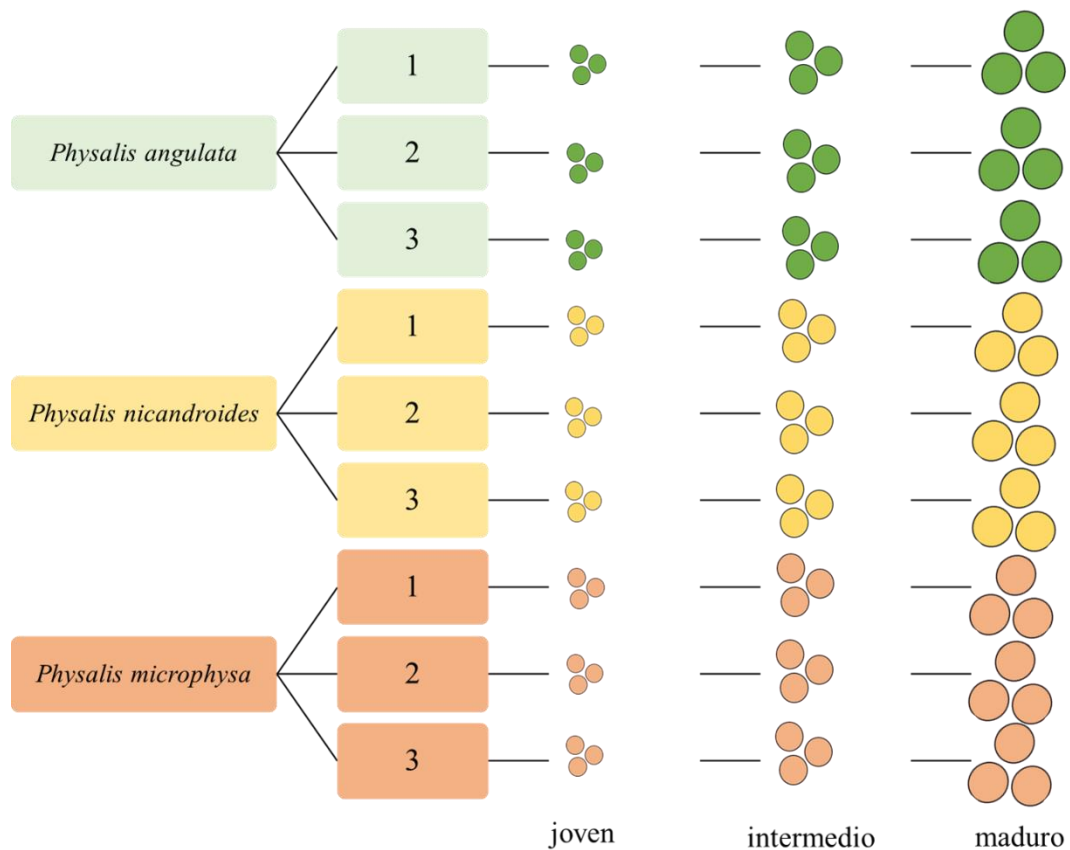


Figura 6. Esquema de colecta, se muestra la cantidad de frutos obtenidos de cada especie en los estadios seleccionados.

5.2 Procesamiento de frutos

Para el análisis anatómico, de cada especie se seleccionaron frutos jóvenes, intermedios y maduros por triplicado (Figura 6). Se siguieron técnicas histológicas clásicas descritas por Johansen (1940) y Ruzin (1999) para microtomo de parafina. Los cortes se hicieron de 12-15 μm de grosor. Se tiñeron con safranina y verde rápido (Johansen, 1940). Se hicieron muestras permanentes con Permount™ y se observaron al microscopio óptico.

5.3 Procesamiento de semillas

Las semillas colectadas se mantuvieron en refrigeración hasta su procesamiento. Se utilizaron 27 semillas de cada especie para medirlas y hacer cortes anatómicos. Se siguió el protocolo de fijación y ablandamiento de semillas descrito por Ribeiro & Oliveira (2014), así como el procedimiento modificado para incluir en resina con Leica™ Historesin Embedding Kit. Se hicieron cortes de 2-5 μm de grosor en ultramicrotomo con navajas de vidrio (Leica EM UC7). Los cortes se suspendieron en agua, se colocaron en un portaobjetos y se tiñeron con azul de toluidina al 1% durante 15 minutos en una plancha de calentamiento a 40°C. Se montaron en agua destilada y se colocaron cubreobjetos de alta precisión para observar al microscopio óptico.

5.4 Microscopia de luz

La microscopia de luz se llevó a cabo en el microscopio Olympus bx43 con cámara integrada. Con el Software Q-capture Pro 7 se tomaron fotografías y se midió la longitud del exocarpo, mesocarpo, endocarpo y testa de las semillas, así como el número de células que integraban cada capa.

5.5 Microscopia electrónica de barrido

Para la microscopia de barrido se cortaron a mano libre con navajas de doble filo por la mitad los frutos fijados en metanol de los diferentes estadios de maduración (joven, intermedio y maduro) para cada especie, se secaron a punto crítico y se recubrieron en oro. Se observó la anatomía de los frutos y se midió la longitud de las semillas en el microscopio electrónico Zeiss Evo SEM. Para una mejor apreciación de la testa de la semilla se hizo una escarificación con driselasa al 2% (Lester & Durrands, 1984).

5.6 Delimitación de las zonas del fruto

Para las medidas de las capas del fruto, se utilizó la definición y delimitación de las zonas del pericarpo tomando como referencia los haces vasculares de acuerdo con Pabón-Mora & Litt (2011). Se habla del endocarpo como la capa interna desde los haces vasculares hasta la placenta, del mesocarpo como el tejido entre el endocarpo y el exocarpo que corresponde a la epidermis (Figura 1).

5.7 Comparación anatómica

Se hicieron pruebas estadísticas no paramétricas de Kruskal-Wallis para ver las diferencias entre las variables medidas de cada especie (Cuadro 1) y en caso de ser significativas, una prueba *post hoc* de Tukey para comparar las medias. Se hizo un análisis de conglomerados jerárquico con el método de Ward utilizando las diferentes mediciones de las características de frutos maduros para ver si existía un agrupamiento por tipo de fruto y un análisis de discriminantes canónico para determinar si se separaban los grupos por tipo de fruto. Todos los análisis se hicieron los paquetes estadísticos R v.4.1.2 y JMP v.11.0.

VI. RESULTADOS

6.1. Anatomía de los frutos

El fruto de *Physalis angulata* corresponde a una baya. El fruto de *Physalis nicandroides* corresponde a un fruto de tipo carcérulo de acuerdo con la clasificación de Spjut (1994), es un fruto que asemeja una baya, pero existe un espacio vacío entre las semillas y el pericarpo, que es delgado y papiráceo cuando alcanza la maduración. *Physalis microphysa* presenta un fruto no capsular dehiscente, que de acuerdo con Knapp (2002) es un fruto seco con un pericarpo delgado que llega a romperse de manera irregular dejando las semillas expuestas.

6.1.1. *Physalis angulata*

Estadio joven

- Exocarpo: capa de 9.5-18 μm de grosor formado por una hilera de una célula de ancho. Células nucleadas. Cutícula delgada con pelos glandulares nucleados abundantes (Figura 7a y b). Las células de esta capa son isodiamétricas y más pequeñas que las células del mesocarpo y endocarpo (Figura 8).
- Mesocarpo: capa de 95-200 μm grosor formada por hileras de 7 a 11 células de ancho. Células nucleadas isodiamétricas, se incluyen los haces vasculares en desarrollo formados por células de menor tamaño que las adyacentes (Figura 7a y b).
- Endocarpo: capa de 29.92 μm de grosor, formado por hileras de 3 a 5 células de ancho. Células pequeñas isodiamétricas nucleadas. No se ven diferencias entre el tamaño de las células del endocarpo y del mesocarpo (Figura 7a y b).

Estadio intermedio

- Exocarpo: Se mantiene una hilera de una célula de ancho que engrosa a 11-22 μm de grosor, la cutícula presenta una disminución notoria de pelos glandulares. Las células del exocarpo son más pequeñas que las células del mesocarpo y endocarpo (Figura 7c y d).
- Mesocarpo: Aumenta el grosor de la capa a 189- 419 μm (Figura 8). El número de las células aumenta a hileras de 12 a 14 células de ancho. Se observa que las células aumentan de tamaño conforme se acercan al endocarpo (Figura 7c y d).

- Endocarpo: Aumenta tanto en grosor, de 57-216 μm , como en número de hileras de 4 a 6 células de ancho. Las células del endocarpo son más grandes que las células del mesocarpo. (Figura 7c y d). Se observa un incremento del tamaño de las células de esta capa (Figura 8).

Estadio maduro

- Exocarpo: No hay cambios en tamaño ni en aumento de hileras de células de esta capa (10-18 μm). La cutícula es delgada como en los estadios anteriores. Los pelos glandulares desaparecen (Figura 7e y f).
- Mesocarpo: Aumenta en grosor pasando a medir de 300-890 μm de ancho. Las hileras de células aumentan a 12 a 18. Las células son más grandes conforme se acercan al endocarpo. Se observa que en la transición de estadio intermedio a maduro hay un cese de la división celular acompañado de un incremento en el tamaño de las células (Figura 7e y f).
- Endocarpo: Aumenta de tamaño a 420-1200 μm de grosor. El número de hileras de células aumenta, pasando a estar formada de 6 a 8 células de grosor. Estas células son más grandes que las células del mesocarpo. Se observa un incremento en el grosor de la capa entre el estadio intermedio y el estadio maduro (Figura 8).

El tamaño del fruto se debe principalmente a duplicación y expansión celular en el mesocarpo y el endocarpo. En la Figura 8 se observa que el exocarpo mantiene su grosor a lo largo del desarrollo, mientras que el endocarpo y mesocarpo aumentan en tamaño, siendo el endocarpo la capa donde se da el cambio más grande en grosor, siendo más ancho que el mesocarpo.

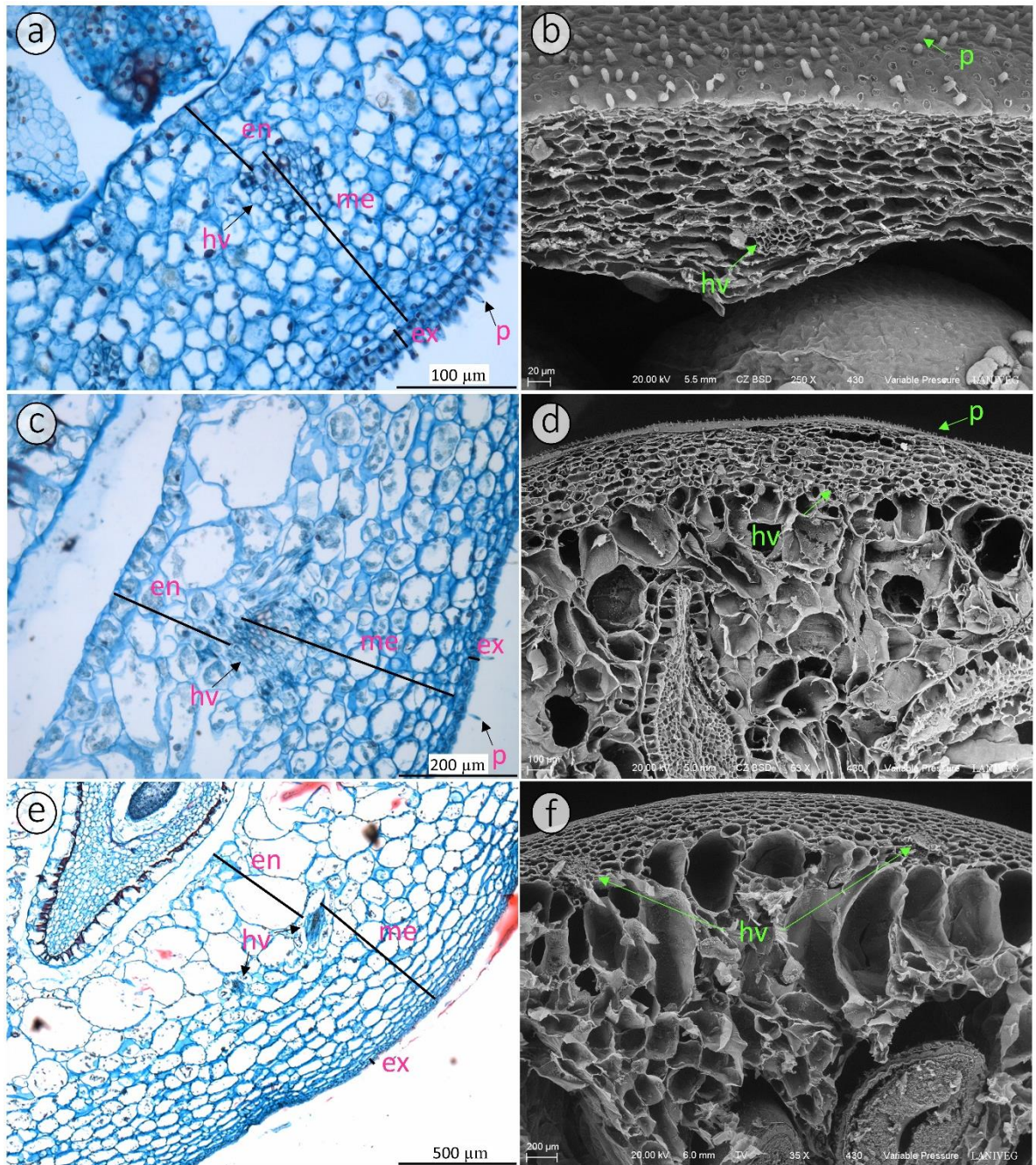


Figura 7. Cortes anatómicos del fruto de *Physalis angulata*. En la columna izquierda se observan imágenes de microscopía óptica y en la derecha imágenes al MEB. a-b) Estadio joven, c-d) estadio intermedio y e-f) estadio maduro. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en=endocarpo, hv= haces vasculares y p= pelos.

Physalis angulata

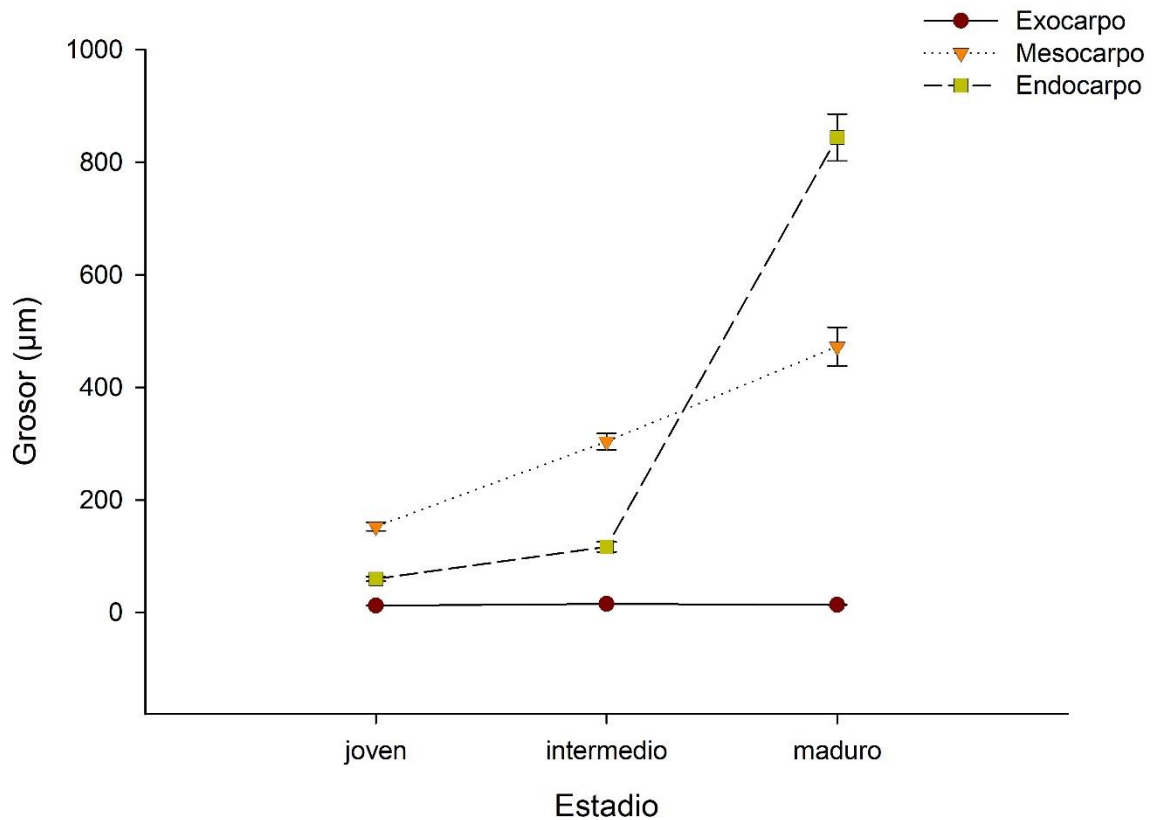


Figura 8. Desarrollo de las capas del fruto de *Physalis angulata* en tres estadios.

6.1.2. *Physalis nicandroides*

Estadio joven

- Exocarpo: capa de 9-15 µm de grosor, formada por una hilera de una célula de ancho. Presenta una cutícula engrosada con pelos glandulares nucleados. Las células de esta capa son isodiamétricas y más pequeñas que las células del mesocarpo y endocarpo (Figura 9a y b).
- Mesocarpo: capa de 65-129 µm de grosor, formada por hileras de 8 a 12 células de ancho. Las células son más grandes que el exocarpo. Se incluyen los haces vasculares formados por células de un diámetro menor a las células que los rodean. El tamaño de las células incrementa conforme se acercan al endocarpo (Figura 9a y b).

- Endocarpo: capa de 28-70 μm de grosor, formada por hileras de 4 a 5 células de ancho. Estas células son de tamaño similar que las células del mesocarpo (Figura 9a y b).

Estadio intermedio

- Exocarpo: Aumenta el grosor de la capa a 12-22 μm , formada por una hilera de una célula con cutícula engrosada. Se observa una menor densidad de pelos glandulares que el estadio joven (Figura 9c y d).
- Mesocarpo: Aumenta el grosor de la capa a 114-262 μm . El número de hileras incrementa ligeramente, de 12 a 14 células de ancho. Las células son de un tamaño similar a las células del exocarpo. No hay formación de células nuevas y las células comienzan a separarse dejando espacios entre las células (Figura 9c y d).
- Endocarpo: Aumenta el grosor de la capa de 55-240 μm . Hay poca división celular, aumentando el ancho a 5-6 hileras de células. Las células son de tamaño similar al mesocarpo. Existe un espacio entre esta capa y las semillas (Figura 9c y d).

Estadio maduro

- Exocarpo: Aumenta el grosor de la capa de 20-37 μm . El número de hileras aumenta, quedando formada por dos hileras de células de ancho. Se observa una baja en la densidad de pelos simples (Figura 9e y f).
- Mesocarpo: Disminuye el grosor de la capa de 82-280 μm . El número de hileras también disminuye, pasando a estar formada por 5 a 6 células de ancho. Al llegar a la maduración esta capa comienza a degradarse dejando espacios entre las células (Figura 9e y f).
- Endocarpo: No hay aumento de grosor en la capa (86-350 μm), el número de hileras de células disminuye quedando formada por 3 a 4 células de ancho. Hay un menor número de células que forman esta capa conforme el fruto llega a la madurez (Figura 9e y f).

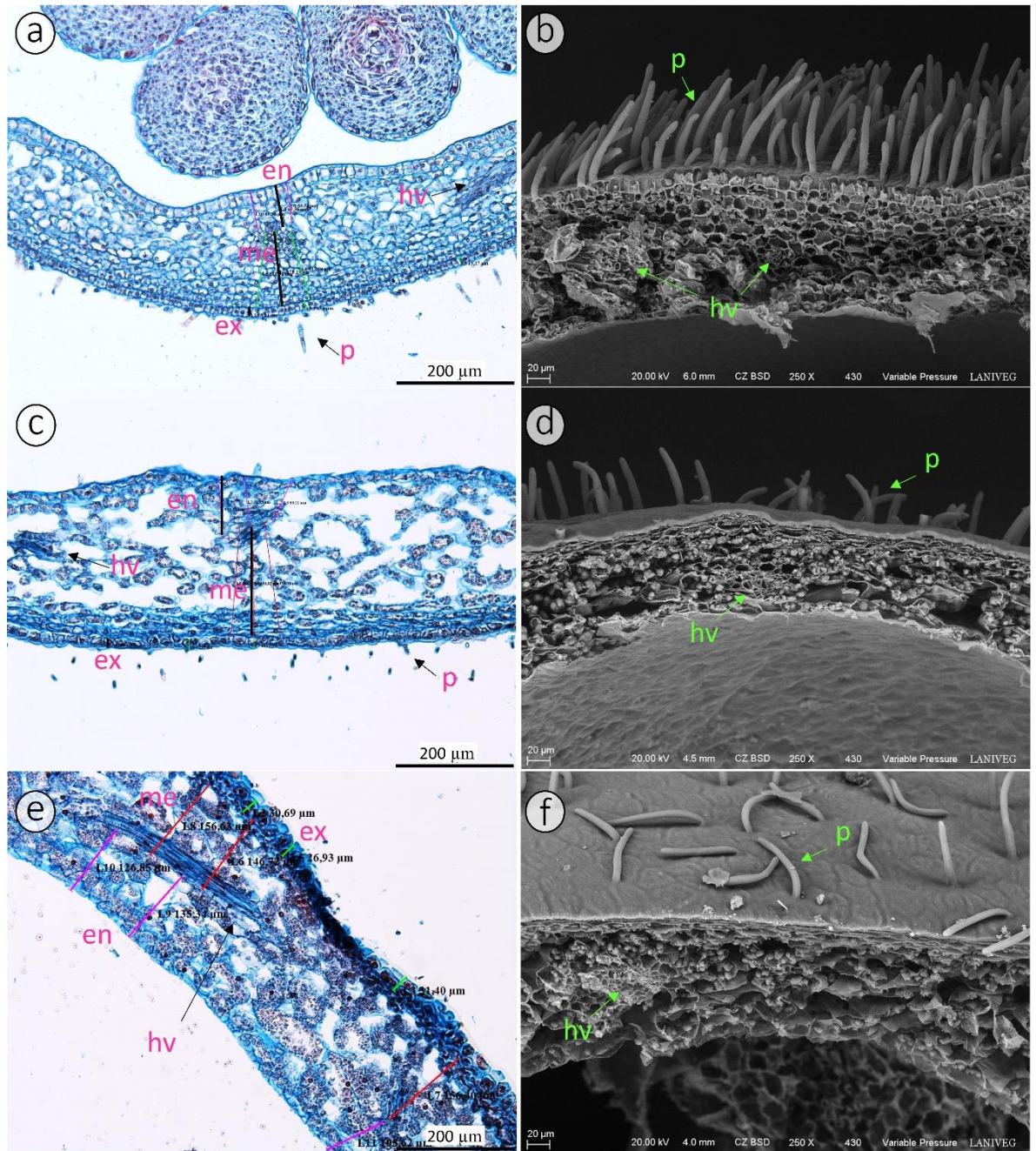


Figura 9. Cortes anatómicos de *Physalis nicandroides*. En la columna izquierda se observan imágenes de microscopia óptica y en la derecha imágenes al MEB. a- b) Estadio joven, c- d) estadio intermedio y e- f) estadio maduro. ex= exocarpio, me= mesocarpio, en=endocarpio, hv= haces vasculares y p= pelos.

En los primeros estadios el fruto de *P. nicandroides* presenta división y crecimiento celular en el mesocarpio y el endocarpio. Al llegar a la maduración, el número de células del mesocarpio y endocarpio decrementa. En la Figura 10 se puede observar que el exocarpio

aumenta su grosor a lo largo del desarrollo. El mesocarpo y endocarpo aumentan en tamaño al llegar al estadio intermedio, pero al llegar al estadio maduro estas dos capas disminuyen en grosor, llegando a tener un grosor muy similar. La maduración del fruto viene acompañada de un cambio en la coloración del exocarpo pasando de verde a café.

Physalis nicandroides

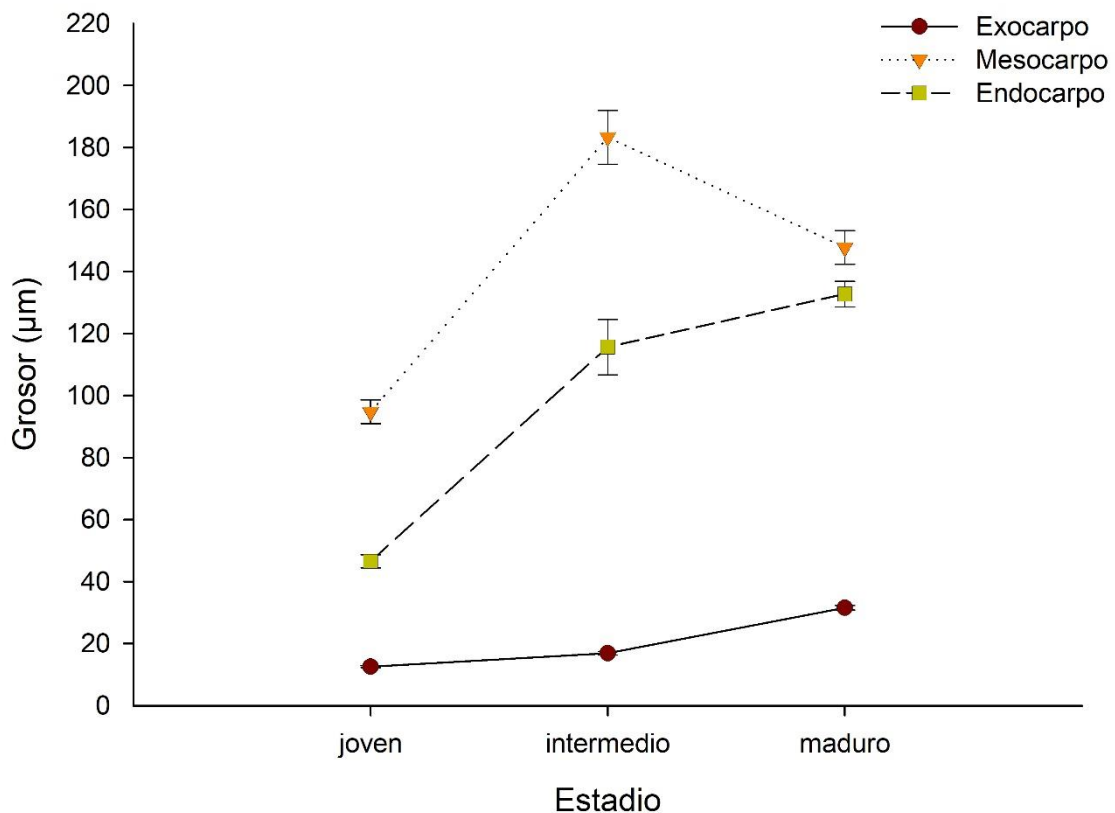


Figura 10. Desarrollo de las capas del fruto de *Physalis nicandroides* en tres estadios.

6.1.3. *Physalis microphysa*

Estadio joven

- Exocarpo: Capa de 16-23 μm de grosor, formada por una hilera de una célula de ancho con cutícula engrosada. Células isodiametricas, de tamaño similar que las células del mesocarpo y endocarpo (Figura 11a).

- Mesocarpo: Capa de 68-112 μm de grosor, formada por hileras de 5 a 7 células de ancho. Las células son de tamaño similar, solo los haces vasculares tienen menor diámetro (Figura 11a).
- Endocarpo: Capa de 30-68 μm de grosor, formada por hileras de 3 a 5 células de ancho. Las células son ligeramente más grandes que las células del mesocarpo y exocarpo (Figura 11a).

Estadio intermedio

- Exocarpo: El grosor de la capa se mantiene (15-24 μm), está formada por una sola célula y se nota un engrosamiento de la cutícula (Figura 11b y c).
- Mesocarpo: Disminuye el grosor de la capa, de 54-94 μm . El número de hileras de células también baja, quedando formada por 4 a 6 células de ancho, siendo las células de los haces vasculares las de menor diámetro, se observan espacios intercelulares (Figura 11b y c).
- Endocarpo: Disminuye el grosor de la capa a 26-71 μm . El número de hileras de células también se reduce, quedando formada por 2 a 3 células de ancho. Las células son más pequeñas que las células del mesocarpo (Figura 11c).

Estadio maduro

- Exocarpo: El grosor de la capa se mantiene de 15-25 μm , continúa formado por una sola célula con cutícula engrosada y enroscada. Es la única capa que se mantiene a lo largo de la maduración del fruto (Figura 11c).
- Mesocarpo: Disminuye el grosor de la capa, quedando de 26-59 μm de grosor. El mesocarpo se reduce a solo 2-4 células de ancho, conservando únicamente los haces vasculares. El mesocarpo desaparece casi por completo (Figura 11d, e y f).
- Endocarpo: Esta capa casi desaparece, se reduce a una célula de grosor, de 6-17 μm de ancho (Figura 11d, e y f).

En la figura 12 se observa que el grosor del exocarpo se mantiene en los tres estadios. El grosor del mesocarpo y endocarpo decreciente a lo largo del desarrollo del fruto, siendo más gruesos en el estadio joven. El endocarpo en el estadio maduro es más delgado que el

exocarpo. El fruto al madurar se abre exponiendo las semillas, pero no por líneas de dehiscencia.

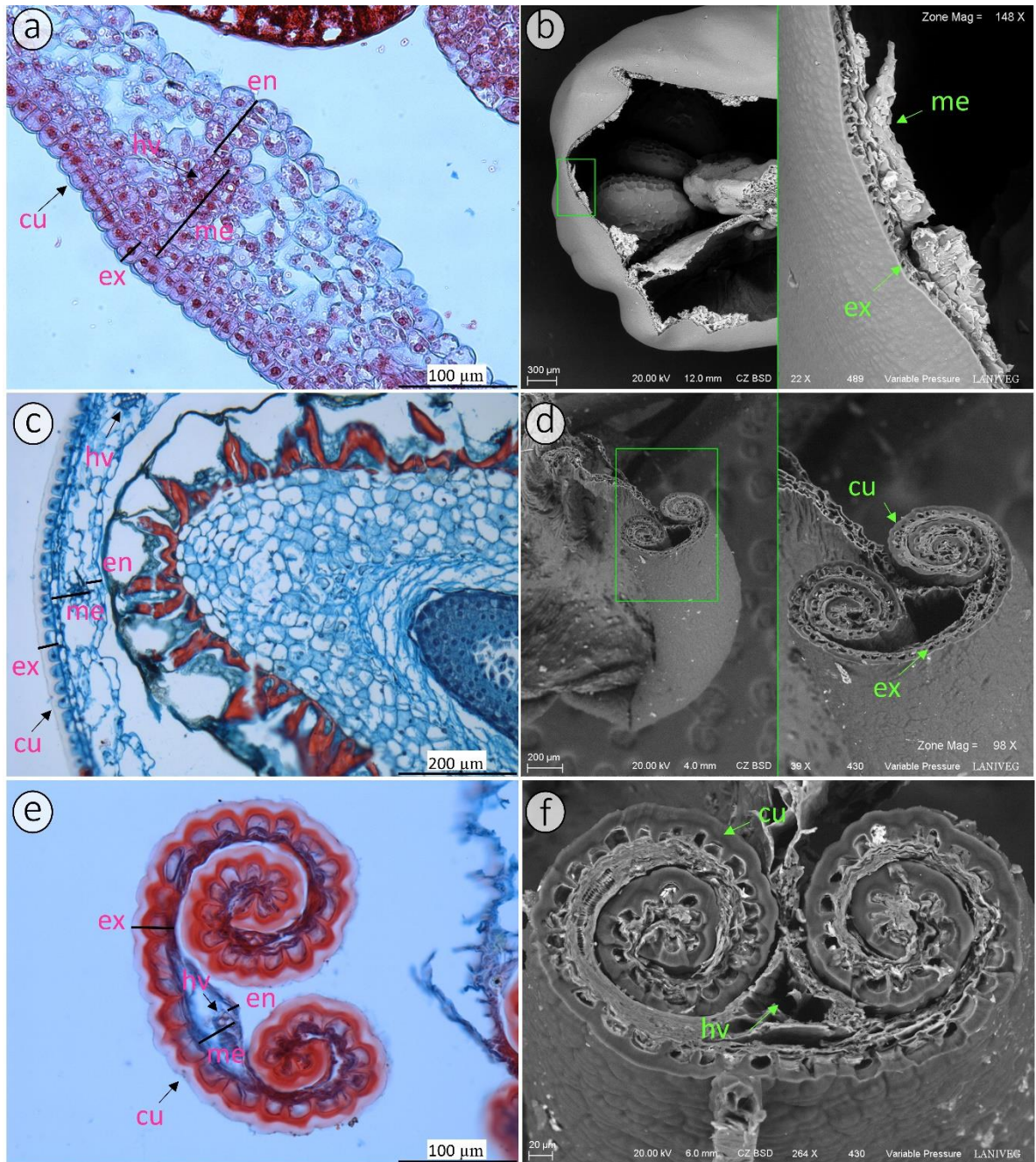


Figura 11. Cortes anatómicos de *Physalis microphysa*. En la columna izquierda se observan imágenes de microscopia óptica y en la derecha imágenes al MEB. a) Estadio joven, b- c) estadio intermedio y d- f) estadio maduro. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en=endocarpo, hv= haces vasculares y cu=cutícula

Physalis microphysa

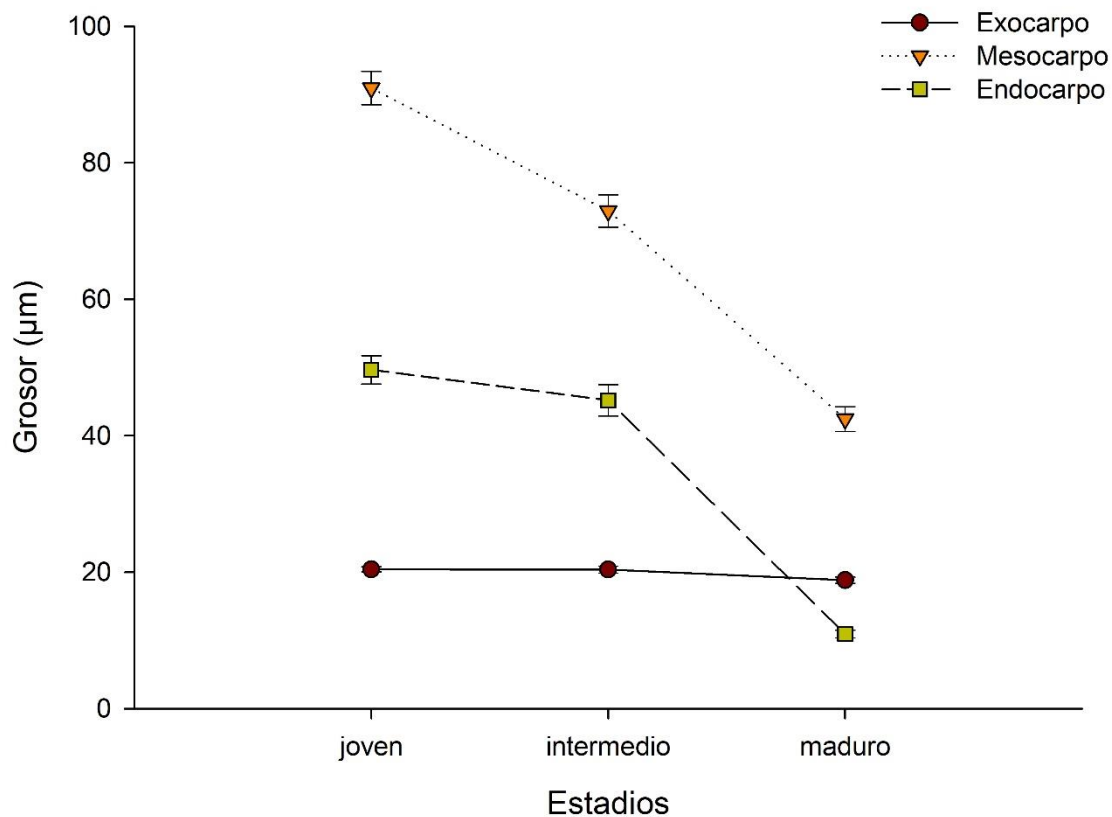


Figura 12. Desarrollo de las capas del fruto de *Physalis microphysa* en tres estadios.

6.2. Semillas

El color de las semillas es diferente en las especies estudiadas, amarilla para *P. angulata*, marrón para *P. nicandroides* y negro para *P. microphysa* (Figura 13). La longitud promedio es de 1.8 mm para *P. angulata*, 2.44 mm para *P. nicandroides* y 1.83 mm para *P. microphysa*. Todas son reniformes con embrión enroscado. La testa de las semillas varió en grosor, 74 μm en *P. angulata*, 315 μm en *P. nicandroides* y 184 μm en *P. microphysa* (Figura 13). Las paredes anticlinales de las células de la testa son onduladas y gruesas en las tres especies. Todas presentaron una pared periclinal, que fue eliminada mediante driselasa, debajo de la cual se observaron perforaciones en la base de las células que son parte de una capa de una red de tubos (Axelius, 1992) (Figuras 13 y 14).

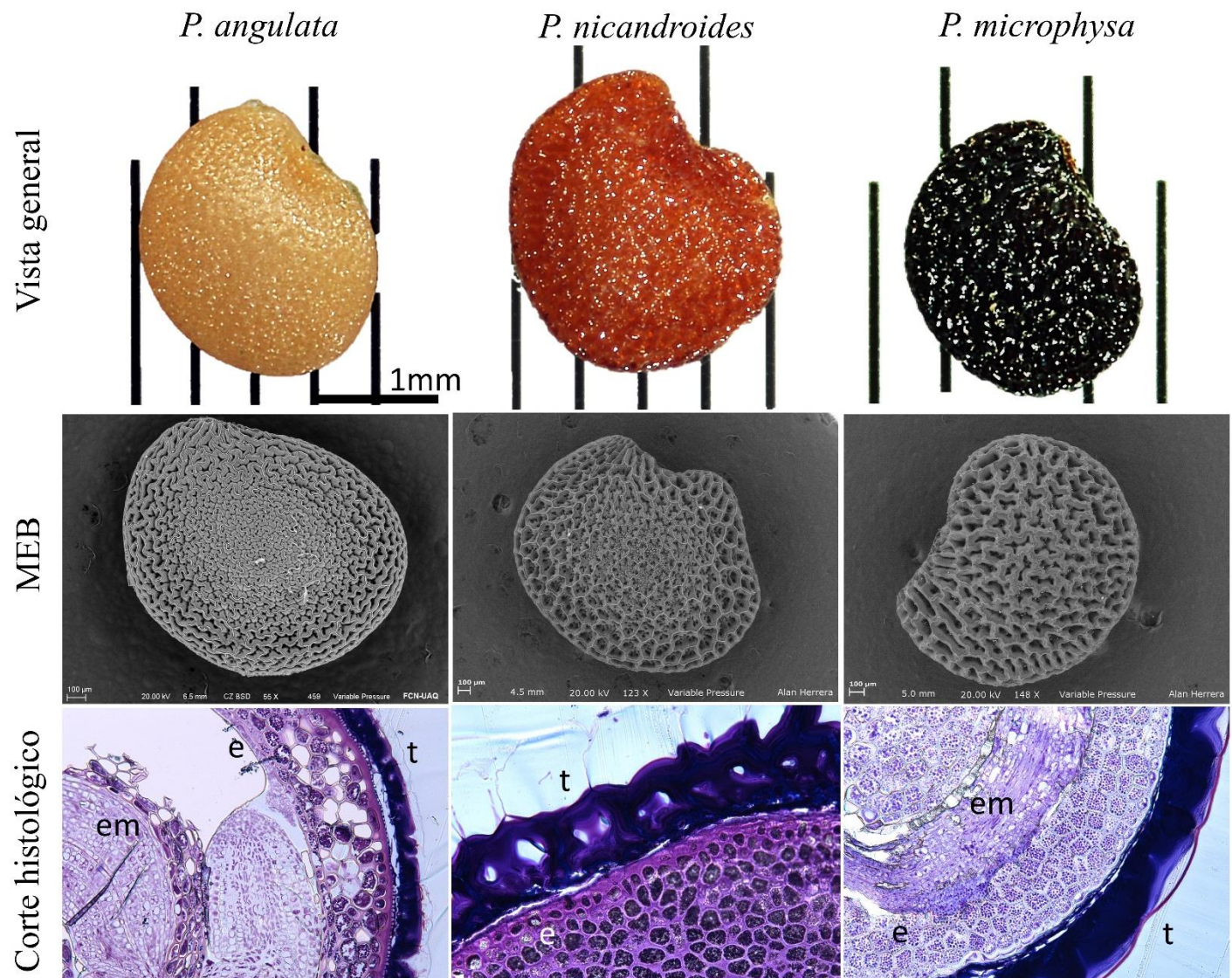


Figura 13. Semillas de *Physalis* en vista general, al microscopio electrónico de barrido (MEB) y en cortes histológicos. t=testa, e=endospermo y em=embrión.

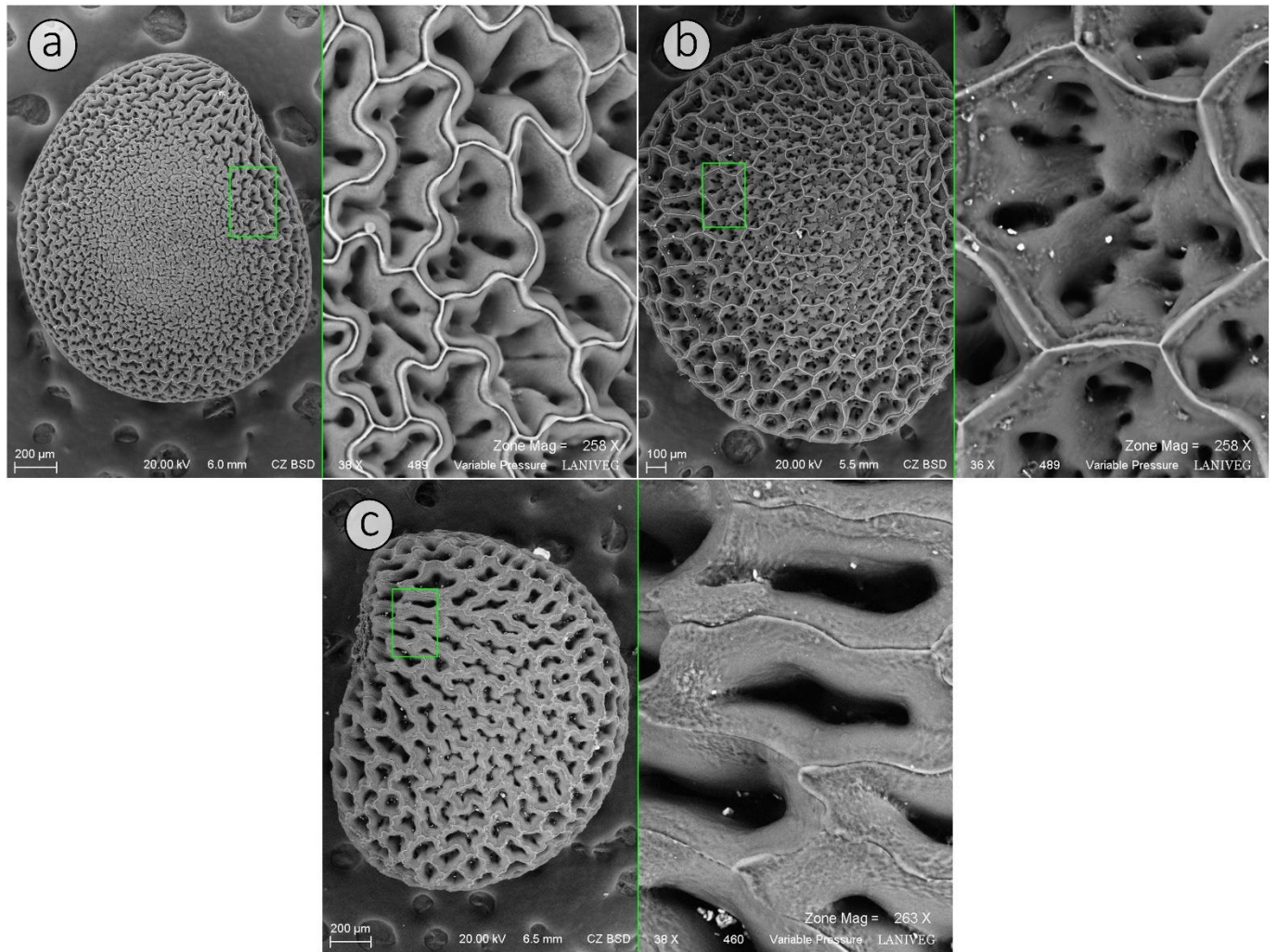


Figura 14. Imágenes al MEB de las semillas de a) *Physalis angulata*, b) *Physalis nicandroides* y c) *Physalis microphysa*. Se muestra un acercamiento para observar las perforaciones en la base de las células.

6.3. Comparación anatómica

Las mediciones y comparaciones de las características morfológicas y anatómicas de *Physalis angulata*, *P. nicandroides* y *P. microphysa* se pueden observar en el Cuadro 1. Las diferencias significativas se representan con diferentes superíndices.

Estadio joven

En el estadio joven, la capa del exocarpo está formada por una línea de una célula en las tres especies, es más gruesa en *Physalis microphysa* (20 μm , $p<0.001$), *P. nicandroides* y *P. angulata* tienen un grosor muy similar ($\sim 12 \mu\text{m}$), solo *P. angulata* y *P. nicandroides* presentaron pelos glandulares en la cutícula. El mesocarpo está formado por varias capas de células en las tres especies. El grosor de esta capa es mayor en *P. angulata* ($p<0.001$) con un valor de 152 μm , mientras que *P. microphysa* y *P. nicandroides* tienen un mesocarpo de tamaño similar, 94.9 y 90.9 μm respectivamente. El número de células que forman el mesocarpo es mayor para *P. angulata* (12 a 14) y menor para *P. microphysa* (5 a 7). El número de células que forman al endocarpo de las tres especies es similar, sin embargo *P. angulata* tiene un endocarpo más grueso (59 μm), mientras que *P. nicandroides* y *P. microphysa* tienen un endocarpo similar en grosor de 46.6 y 49.6 μm respectivamente.

Estadio intermedio

En el segundo estadio del desarrollo, el exocarpo está formado por una línea de una célula en los tres tipos de fruto. El grosor del exocarpo continúa siendo mayor en *P. microphysa* (20.3 μm , $p<0.01$) y no hay diferencias en el tamaño del exocarpo de *P. angulata* y *P. nicandroides*. Existen diferencias significativas en el grosor del mesocarpo en las tres especies, es más grueso en *P. angulata* (303 μm), seguido por *P. nicandroides* (183 μm) y *P. microphysa* (72 μm). El número de células que forman el mesocarpo es similar en *P. angulata* y *P. nicandroides* (12 a 14) y en *P. microphysa* hay un menor número de células (4 a 6). No hay diferencias en el tamaño del endocarpo entre *P. angulata* y *P. nicandroides* y el número de células que forman esta capa también es similar para ambas especies, *P. microphysa* tiene un endocarpo de menor tamaño (45 μm) y un menor número de células (2 a 3).

Maduro

Todas las características presentaron diferencias significativas en el estadio maduro ($p<0.01$). El exocarpo es de menor grosor en *P. angulata* (13.5 μm) seguido por *P. microphysa* (18.8 μm) y *P. nicandroides*, en este último el grosor es mayor (31.5 μm) así como el número de hileras que lo forman, pasando de 1 a 2 células de ancho. El grosor del mesocarpo y el número de hileras de células es mayor en *P. angulata* (472 μm , 14 a 15 células), seguido por *P. nicandroides* (147 μm , 5 a 6 células) y *P. microphysa* (42.4 μm , 2 a 4 células). Para el endocarpo se observa el mismo comportamiento, mayor grosor y número de hileras de células en *P. angulata* (843.8 μm , 7 a 8 células) que en *P. nicandroides* (132.7 μm , 3 a 4 células) y *P. microphysa* (10.93 μm , 1 célula). El endocarpo queda reducido a una sola célula en el caso de *P. microphysa*.

Además de las características anatómicas, existen diferencias morfológicas en las tres especies. Las semillas son de longitud similar en *P. angulata* y *P. microphysa* (1.85 y 1.83 mm respectivamente), mientras que *P. nicandroides* tiene una semilla más grande de 2.44 mm de largo. El grosor de la testa de la semilla es menor en *P. angulata* (74 μm), *P. microphysa* presenta una testa más gruesa que *P. angulata*, pero más delgada que *P. nicandroides* (184.6 y 315.8 μm respectivamente). *Physalis angulata* presenta un fruto más grande que *P. nicandroides* y *P. microphysa*, siendo este último el más pequeño de los tres (Cuadro 1).

Cuadro 1 Características morfológicas y anatómicas del fruto de *Physalis angulata*, *Physalis nicandroides* y *Physalis microphysa*.

Características	<i>P. angulata</i>	<i>P. nicandroides</i>	<i>P. microphysa</i>
Tipo de fruto	carnoso	seco indehiscente	seco dehiscente
Joven	Número de capas del exocarpo	1	1
	Grosor del exocarpo (μm)	12.21 ± 1.76 ^b	20.43 ± 2.02 ^a
	Número de capas del mesocarpo	12 a 14	5 a 7
	Grosor del mesocarpo (μm)	152.69 ± 39.59 ^a	90.96 ± 12.65 ^b
	Número de capas del endocarpo	3 a 5	3 a 5
	Grosor del endocarpo (μm)	59.69 ± 20.7 ^a	49.64 ± 10.84 ^b
Intermedio	Número de capas del exocarpo	1	1
	Grosor del exocarpo (μm)	15.21 ± 2.62 ^b	20.39 ± 2.58 ^a
	Número de capas del mesocarpo	12 a 14	4 a 6
	Grosor del mesocarpo (μm)	303.63 ± 75.86 ^a	72.94 ± 12.38 ^c
	Número de capas del endocarpo	4 a 6	2 a 3
	Grosor del endocarpo (μm)	116.5 ± 46.35 ^a	45.21 ± 11.9 ^b
Maduro	Número de capas del exocarpo	1	1
	Grosor del exocarpo (μm)	13.57 ± 1.96 ^c	18.84 ± 2.03 ^b
	Número de capas del mesocarpo	14 a 15	2 a 4
	Grosor del mesocarpo (μm)	472.26 ± 178.3 ^a	42.45 ± 9.49 ^c
	Número de capas del endocarpo	7 a 8	1
	Grosor del endocarpo (μm)	843.83 ± 215.3 ^a	10.93 ± 2.94 ^c
	Longitud de las semillas (mm)	1.85 ± 0.09 ^b	1.83 ± 0.08 ^b
	Grosor de la testa (μm)	74.04 ± 5.96 ^c	184.58 ± 38.02 ^b
	Longitud del fruto (mm)	17.57 ± 1.05 ^a	4.87 ± 0.46 ^c
	Ancho del fruto (mm)	19.54 ± 1.08 ^a	5.4 ± 0.55 ^c

Los valores son la media ± la desviación estándar

Kruskal-Wallis para cada característica y Tukey para comprar las medias. Superíndices diferentes representan diferencias significativas.

El análisis de conglomerados muestra una primera agrupación que distingue entre los frutos carnosos (*Physalis angulata*) y secos, y una segunda que separa a los frutos secos entre indehiscentes (*Physalis nicandroides*) y dehiscentes (*Physalis microphysa*) (Figura 15).

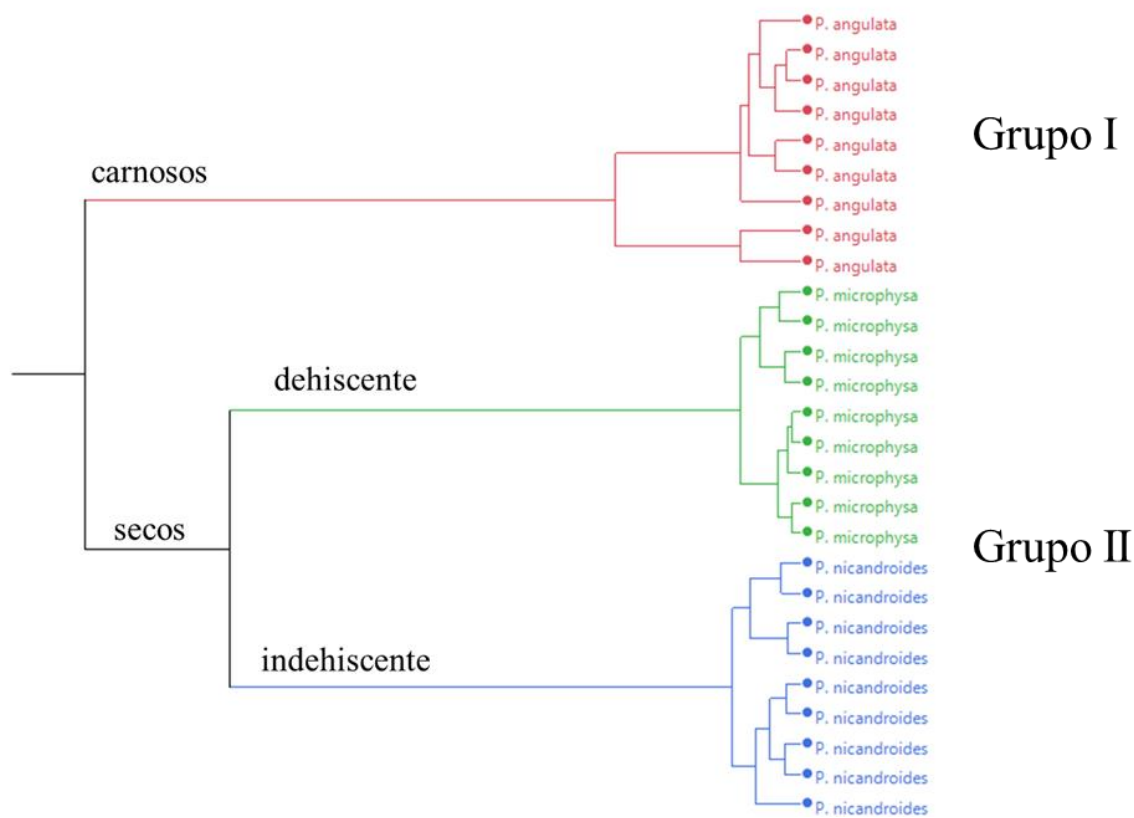


Figura 15. Dendrograma obtenido del análisis de conglomerados de las características anatómicas de las tres especies de *Physalis*. Se distinguen dos agrupaciones principales. Grupo I: *P. angulata* y Grupo II: *P. nicandroides* y *P. microphysa*.

Las dos variables discriminantes canónicas explican el 99% de la variación en las mediciones de los frutos de *Physalis*. La primera variable canónica acumuló 65% de la variación y la segunda el 34% de la variación; los caracteres más importantes fueron la longitud de la semilla, la longitud del fruto y grosor del exocarpo. El análisis de discriminantes es congruente con los resultados del análisis de conglomerados. Se muestran tres grupos definidos que concuerdan con el tipo de fruto identificado para cada especie (Figura 16).

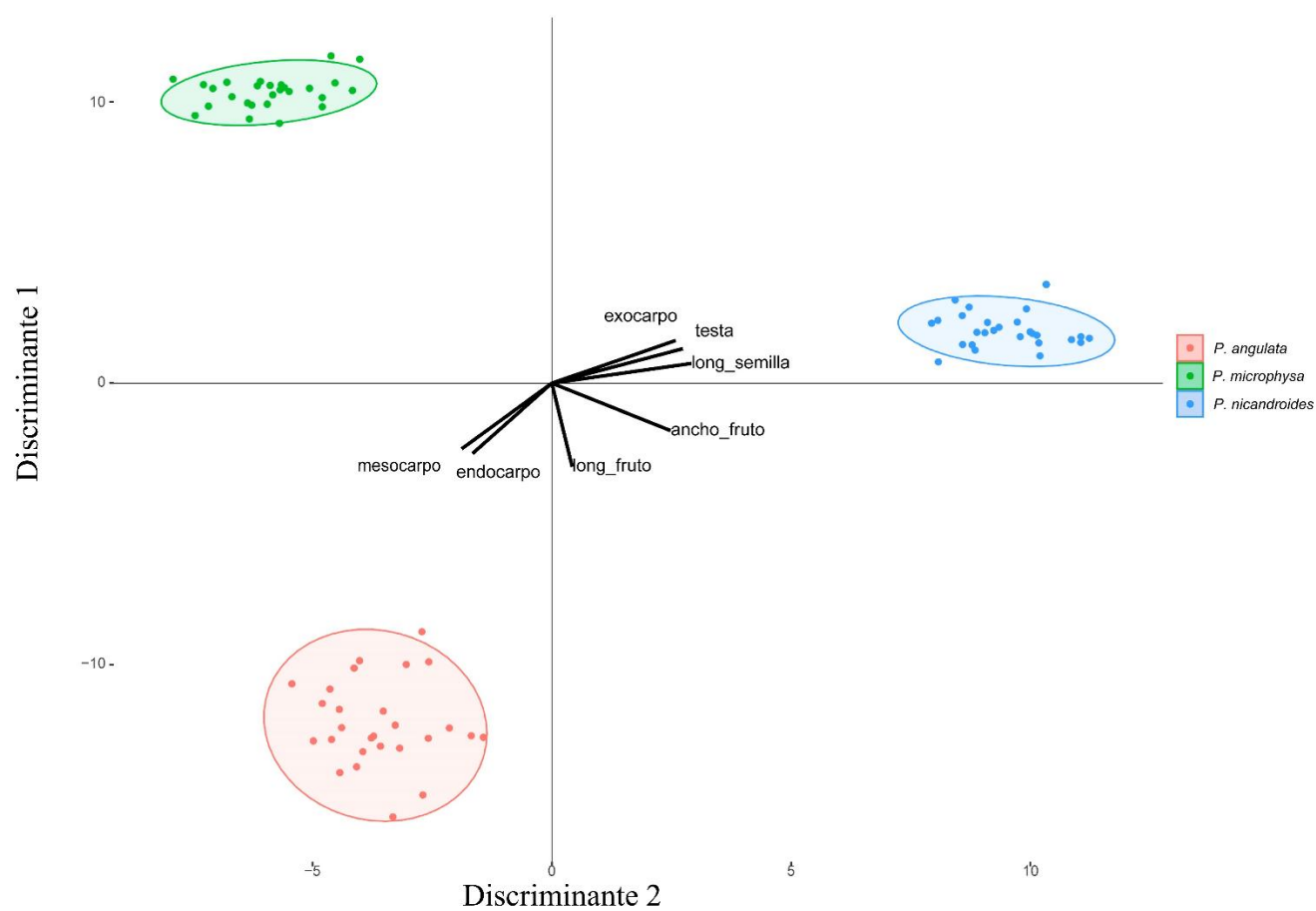


Figura 16. Gráfico del análisis de discriminantes de las características del fruto de tres especies *Physalis*. Se distinguen tres agrupaciones que corresponden al tipo de fruto de cada especie.

VII. DISCUSIÓN

7.1 Tipos de frutos en *Physalis*

Los frutos revisados en este trabajo concuerdan con los tipos de frutos encontrados en las solanáceas. Knapp (2002) identifica seis tipos de frutos para la familia, mencionando que para *Physalis* sólo existen bayas y bayas con esclereidas; sin embargo, lo que se observó de la anatomía de los frutos de las tres especies en este trabajo, es que además de bayas (*Physalis angulata*), hay frutos secos indehiscentes (*Physalis nicandroides*) y frutos secos dehiscentes (*Physalis microphysa*). Por otro lado, *Physalis microphysa* tiene un tipo de fruto que no había sido descrito para el género ya que se rompe de manera irregular dejando las semillas expuestas y de acuerdo con la clasificación de Knapp (2002), *P. microphysa* presenta un fruto no capsular dehiscente.

Dentro de las solanáceas hay una gran variedad en cuanto a los tipos de frutos (Filippa & Bernardello, 1992; Knapp, 2002; Pabón-Mora & Litt, 2011; Wiemer *et al.*, 2004). *Solanum* es el género más diverso de la familia con cerca de 1400 especies (Martínez, 1998; Olmstead *et al.*, 2008) y presenta al menos tres tipos de fruto, que son baya, carcérulo y no capsular dehiscente (Chiarini & Barboza, 2007). Por otro lado, *Physalis* tiene menos especies (*ca.* 90) (Martínez, 1998; Whitson & Manos, 2005) y una diversidad morfológica de frutos similar a *Solanum*. Una característica que tienen en común los frutos secos indehiscentes y dehiscentes de *Solanum* es que se les encuentran en hábitats áridos, sugiriendo que la morfología de los frutos es el resultado de la interacción de las plantas con el ambiente (Chiarini & Barboza, 2007; Knapp, 2002). Sin embargo, no sucede lo mismo con los frutos de *Physalis*, donde la distribución de las plantas y los tipos de frutos no está relacionada con el hábitat, dado que *P. nicandroides* y *P. angulata*, con fruto seco y fruto carnoso, respectivamente, tienen distribuciones similares y coexisten en su hábitat.

7.2 Anatomía de los frutos

7.2.1 Fruto carnoso: baya en *Physalis angulata*

El tamaño final del fruto de *Physalis angulata* se debe al crecimiento y división celular del mesocarpo y endocarpo. Pabón-Mora & Litt, (2011) detallan que en los frutos carnosos de solanáceas hay una fase de división celular acelerada seguida por expansión celular. Es decir, el crecimiento del fruto carnoso es el resultado de la expansión celular, una característica en

común en las solanáceas con bayas, particularidad que también fue observada en los frutos de *P. angulata*. En frutos carnosos de *Solanum*, *Salpichroa* y en *Physalis peruviana* se ha observado la aparición de espacios intercelulares en el mesocarpo cuando el fruto alcanza la madurez (Chiarini & Barboza, 2009; Valencia, 1985; Wiemer *et al.*, 2004), pero esto no ocurre en los frutos de *Physalis angulata* (este trabajo) ni en los de *Physalis philadelphica* (Dyki *et al.*, 1997).

Durante el desarrollo del fruto carnoso en *P. angulata* hay cambios notorios que se observan en el mesocarpo y endocarpo: un crecimiento celular, aumento de volumen de las células y aumento en el número de capas del mesocarpo, tal y como ocurre en otras bayas de solanáceas (Pabón-Mora & Litt, 2011). Chiarini & Barboza, (2009) y Valencia (1985) atribuyen el engrosamiento del pericarpo a un mayor número de capas del mesocarpo. En *P. angulata* se observó que durante el estadio intermedio aumenta el número de capas del mesocarpo y aumenta también el tamaño de las células, ambos procesos le dan el grosor al pericarpo. Otra característica notoria en *P. angulata* y en las bayas de otras solanáceas es que las células cercanas a los haces vasculares son muy grandes (Dyki *et al.*, 1997). De acuerdo con Pabón-Mora & Litt (2011) la presencia de los haces vasculares permite diferenciar al mesocarpo del endocarpo en frutos secos y carnosos de la familia, esto se comprobó en los frutos estudiados en este trabajo. En cuanto al exocarpo, se observa la presencia de pelos glandulares en el fruto carnoso joven que desaparecen con la madurez, esta capa se mantiene de una célula durante el desarrollo del fruto, con una cutícula delgada a diferencia del fruto carnoso de *Salpichroa* (Wiemer *et al.*, 2004) y frutos secos de solanáceas que al madurar tienen un engrosamiento de la cutícula (Chiarini & Barboza, 2007; Chiarini & Barboza, 2009; Konarska, 2018; Pabón-Mora & Litt, 2011).

7.2.2 Fruto seco indehisciente: Carcérulo en *Physalis nicandroides*

El fruto de *P. nicandroides* comienza a desarrollarse como un fruto carnoso en el estadio joven. Se observa una fase de división y crecimiento celular, las tres capas se desarrollan al igual que en los frutos carnosos de *P. angulata*, la única diferencia notable es la presencia de pelos glandulares en el exocarpo. Conforme el fruto de *P. nicandroides* alcanza la madurez hay un cambio notorio en el mesocarpo y endocarpo debido a que se generan espacios

intercelulares. Estos cambios se han observado en otras especies del mismo género que presentan frutos carnosos y con otras de la familia que presentan frutos secos. Su aparición se atribuye al cese de la división celular en el mesocarpo y endocarpo y al aumento de la división celular del exocarpo (Chiarini & Barboza, 2009; Pabón-Mora & Litt, 2011; Valencia, 1985). El engrosamiento de la cutícula del exocarpo y el cambio de color del fruto al llegar a la madurez son características que se observan en *Petunia*, *Nicotiana* y *Datura*, géneros que se caracterizan por sus frutos secos (Pabón-Mora & Litt, 2011).

7.2.3 Fruto seco dehisciente: no capsular dehisciente en *Physalis microphysa*

Los frutos de *Physalis microphysa* no presentan zonas lignificadas que indiquen zonas de ruptura como se observa en frutos secos con dehiscencia en *Datura* y *Nicotiana* (Pabón-Mora & Litt, 2011). Al igual que en *P. nicandroides* y otros frutos secos de solanáceas se observa que hay un desarrollo del mesocarpo y endocarpo como ocurre con frutos carnosos en el estadio joven; sin embargo, a medida que el fruto madura el mesocarpo y endocarpo se adelgazan. Como ocurre en *Physalis peruviana* (Valencia, 1985), *P. nicandroides* y otros frutos de solanáceas, aumentan los espacios intercelulares en el mesocarpo y endocarpo junto con un engrosamiento de la cutícula. Al llegar a la madurez, no se observa tejido lignificado ni la presencia de esclereidas característicos de frutos secos, solo se conservan los haces vasculares en el mesocarpo y una célula del endocarpo. Los cortes muestran un enrollamiento de la pared del fruto hacia los haces vasculares. Al no haber líneas de dehiscencia, son la deshidratación y la expansión de los espacios intercelulares los que propician el rompimiento del fruto en *P. microphysa*.

7.3 Comparación anatómica de los tipos de fruto

Los estadios utilizados sirven para comparar el desarrollo de los tres tipos de frutos. Tal como Pabón-Mora & Litt (2011) mencionan, se identificó una fase de división celular acelerada en el estadio joven al igual que en *P. peruviana* (Valencia 1985), un cese de la división celular acompañada por una fase de expansión celular en el estadio intermedio y la maduración que viene acompañada en *P. nicandroides* de un adelgazamiento del pericarpo y engrosamiento del exocarpo y en *P. microphysa* la dehiscencia del fruto, perdiendo el mesocarpo y

endocarpo quedando los haces vasculares y el exocarpo. También se observó que cuando los frutos de *Physalis* están en estadio joven su forma no es esférica, sino que presentan una pequeña constricción en la parte media del fruto que corresponde a la unión de los carpelos. A medida que el fruto llega a la madurez adquieren su forma circular, esto ya se había descrito antes para *P. philadelphica* (Valencia, 1985) y se observó con las especies seleccionadas en el presente trabajo.

Chiarini & Barboza (2007) sugieren que la presencia de un cáliz acrescente influye en el grosor del exocarpo, los frutos que lo presentan tienden a tener un exocarpo delgado y simple, mientras que aquellos frutos que no son cubiertos en su totalidad por el cáliz presentan un exocarpo más grueso. Esto no se observó en los frutos de *Physalis*, ya que *P. nicandroides* tiene un cáliz que cubre al fruto por completo y tiene un exocarpo más grueso que *P. microphysa*, este último presenta un cáliz que no cierra por completo y que deja expuesto al fruto. Valencia (1985) especula que la cara interna del cáliz del fruto en *Physalis* secreta una sustancia pegajosa y que debido a que el fruto está debajo, el mucílago lo cubre. Sin embargo, se observó que en los frutos de *P. angulata* y *P. nicandroides* existen pelos glandulares, los cuales pueden ser los responsables de secretar esa sustancia glutinosa que cubre al fruto, estos pelos desaparecen en *P. angulata* y se vuelven simples en *P. nicandroides*.

En cuanto a la morfología de las semillas de *Physalis* la testa de las especies observadas concuerda con lo que Axelius (1992) y Martínez (1998) describen para el género, todas presentan perforaciones o poros en la base de las células. El patrón de la testa es diferente para cada especie, las células pueden ser redondeadas o angulares (*Physalis nicandroides*) y a veces elongadas o irregulares (*Physalis angulata* y *Physalis microphysa*) (Figura 14). Las perforaciones que se observan en la base de las células de la testa son parte de una red de tubos que puede tener la función de mejorar la absorción de humedad en ambientes secos (Axelius, 1992). La morfología cambia dependiendo de la zona de la semilla, el tamaño de las perforaciones es mayor hacia los bordes y menor hacia el centro de las semillas, esto ocurre en otras especies de *Physalis* y en géneros de la tribu Solaneae (Axelius, 1992). Las paredes anticlinales son bajas y gruesas y las perforaciones son redondeadas en las tres

especies analizadas y se observa lo mismo en otras especies de *Physalis* (Axelius, 1992; Martínez, 1998).

El grosor de la testa fue diferente en cada tipo de fruto. Los frutos secos tienen una testa más gruesa (*Physalis nicandroides* y *P. microphysa*) y más delgada en el fruto carnoso (*Physalis angulata*). En el trabajo de Axelius (1992) la semilla de *Oryctes* presenta morfología muy distinta a las semillas de *Physalis*, esta especie tiene un fruto seco con dehiscencia; sin embargo, no se observaron diferencias en el patrón de las células de la testa por tipo de fruto en las especies de *Physalis* estudiadas en este trabajo. A pesar de que *Physalis angulata* y *Physalis microphysa* presentan condiciones de fruto diferentes, tienen semillas de tamaño similar y un patrón de las células de la testa muy parecido.

VIII. CONCLUSIONES

El género *Physalis* a pesar de tener menos especies, presenta una diversidad morfológica de frutos similar a géneros más diversos como *Solanum*. Tres tipos de fruto fueron identificados para el género, fruto carnoso, seco indehisciente y seco dehiscente. Se logró comparar el desarrollo anatómico de los diferentes tipos de fruto tomando como referencia los haces vasculares para delimitar el mesocarpo y el endocarpo.

Physalis angulata presenta un fruto carnoso glutinoso que se caracteriza por tener un mesocarpo y endocarpo grueso. Durante su desarrollo los procesos de división celular y expansión celular son más evidentes en el mesocarpo y endocarpo. Cuando el fruto es joven, presenta pelos glandulares en el exocarpo que se pierden en la maduración. El tamaño del fruto carnoso es el resultado del crecimiento de las células del mesocarpo y endocarpo. Las semillas de *P. angulata* son pequeñas y su testa es delgada en comparación con las de las otras dos especies, sin embargo, el patrón de la testa, la morfología de las células de la semilla y el tamaño de la semilla son similares a las de *P. microphysa*.

Physalis nicandroides presenta un fruto glutinoso seco indehisciente, se caracteriza por tener un exocarpo engrosado, lignificado y semillas grandes con una testa gruesa. A medida que el fruto se desarrolla surgen espacios intercelulares en las capas del mesocarpo y endocarpo, resultando en el adelgazamiento del fruto, provocando que el pericarpo sea delgado y quebradizo. En el estadio joven hay una gran cantidad de pelos glandulares que se vuelven simples y disminuyen en densidad cuando el fruto alcanza la madurez. Las semillas son más grandes incluso que en *P. microphysa* con fruto seco dehiscente, tienen una testa gruesa y no presenta variaciones morfológicas en el patrón de la testa con respecto a los otros tipos de fruto.

Physalis microphysa tiene frutos secos dehiscentes, la diferencia más notoria con los otros tipos de fruto es que se degrada el mesocarpo y endocarpo, conservando los haces vasculares y un exocarpo con una cutícula engrosada. Cuando el fruto se encuentra en el estadio intermedio se desarrollan el mesocarpo y endocarpo. Conforme el fruto madura, surgen al igual que en *P. nicandroides* espacios intercelulares, las células de estas dos capas colapsan resultando en la dehiscencia por el engrosamiento de la cutícula y adelgazamiento de las

capas internas del fruto. Las semillas son de color muy distinto a lo conocido para *Physalis*, son de tamaño similar a las semillas de *P. angulata* con fruto carnoso, aunque con una testa más gruesa. El patrón de la testa de la semilla es similar a *P. angulata*. El fruto de *Physalis microphysa* fue el único que no presentó pelos glandulares en ningún estadio y no es pegajoso en fresco.

Los tres tipos de fruto son muy parecidos en estadios tempranos del desarrollo y son prácticamente indistinguibles. Todos se desarrollan como una baya, y conforme van madurando, son más notorias las diferencias morfológicas para cada uno de los frutos. Es por eso que las comparaciones anatómicas se hicieron con frutos maduros. Las características evaluadas en este trabajo son útiles para discriminar entre especies y entre tipos de fruto en *Physalis*. Los resultados obtenidos aportan información taxonómica relevante para elucidar las diferencias entre las especies del género.

La distribución de las especies estudiadas en este trabajo es similar, *Physalis angulata* y *Physalis nicandroides* comparten hábitat y se les suele encontrar simpátricas. Aunque hay antecedentes que indican que los frutos secos y la dehiscencia son el resultado de adaptaciones de zonas áridas, los ecosistemas donde se encuentran las especies de *Physalis* con frutos secos indican otra cosa al no ser exclusivamente áridos. Los frutos de *Physalis microphysa* son dehiscentes; sin embargo, no habita únicamente en zonas áridas, sino que también se encuentra en bosques de pino y encino, lo mismo ocurre con *Physalis nicandroides* que ha sido colectado cerca de cuerpos de agua con vegetación riparia. Lo anterior sugiere que el tipo de fruto no está relacionado con las condiciones ambientales.

El estudio de la anatomía vegetal es una rama antigua de la botánica, pero que hoy en día sigue siendo importante para esclarecer diferencias o similitudes entre taxones. Trabajos que detallen el desarrollo anatómico son necesarios para un mejor entendimiento de los diferentes grupos de plantas y sus estructuras. Con este trabajo se lograron identificar las características anatómicas y morfológicas que distinguen entre frutos secos y carnosos, aportando información anatómica que confirma la presencia de al menos tres tipos de fruto para *Physalis*.

IX. REFERENCIAS

- Axelius, B. (1992). Testa patterns in some species of *Physalis* L. and some other genera in the tribe Solaneae (*Solanaceae*). In *Int. J. Plant Sci* (Vol. 153, Issue 3).
<http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- Barboza, G. E., Hunziker, A. T., Bernardello, G., Cocucci, A. A., Moscone, A. E., Carrizo García, C., Fuentes, V., Dillon, M. O., Bittrich, V., Cosa, M. T., Subils, R., Romanutti, A., Arroyo, S., & Anton, A. (2016). *Solanaceae*. In *Flowering Plants. Eudicots* (pp. 295–357). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_29
- Cerri, M., & Reale, L. (2020). Anatomical traits of the principal fruits: An overview. In *Scientia Horticulturae* (Vol. 270). Elsevier B.V.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109390>
- Chiarini, F., & Barboza, G. (2007). Anatomical study of different fruit types in Argentine species of *Solanum* subgen. *Leptostemonum* (*Solanaceae*). *Anales Del Jardín Botánico de Madrid*, 64(2), 165–175. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2007.v64.i2.172>
- Chiarini, F. E., & Barboza, G. E. (2009). Fruit anatomy of species of *Solanum* sect. *Acanthophora* (*Solanaceae*). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(2), 146–156. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.01.010>
- Crang, R., Lyons-Sobaski, S., & Wise, R. (2018). Fruits, Seeds, and Seedlings. In *Plant Anatomy* (pp. 649–678). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-77315-5_19
- Dyki, B., Jankiewicz, L. S., & Staniaszek, M. (1997). Anatomy and surface micromorphology of Tomatillo Fruit (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 66(1), 21–27. <https://doi.org/10.5586/asbp.1997.003>
- Esau, K. (1967). *Anatomía vegetal*. Omega, Barcelona; 779p.
- Filippa, E., & Bernardello, L. (1992). Estructura y desarrollo de fruto y semilla en especies de *Athenaea*, *Aureliana* y *Capsicum* (Solaneae, *Solanaceae*. *Darwiniana*, 31(1–4), 137–150. <https://about.jstor.org/terms>
- Gillaspy, G., Ben-David, H., & Gruissem', W. (1993). Fruits: A Developmental Perspective. In *The Plant Cell* 5(10), 1439.
- Gray, A. (1886). Contributions to American Botany. *Proc. of the Amer. Acad* , (Vol. 21, pp. 363–413).
- Hunziker, A. T. (2001). *Genera Solanacearum. The genera of Solanaceae illustrated, arranged according to a new system* (Gantner, Ed.). Cordoba; 500p.

- Johansen, D. (1940). *Plant microtechnique* (1st edition.). McGraw-Hill Book Company Inc. London; 530p.
- Knapp, S. (2002). Tobacco to tomatoes: A phylogenetic perspective on fruit diversity in the *Solanaceae*. *Journal of Experimental Botany*, 53(377), 2001–2022. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf068>
- Knapp, S., Bohs, L., Nee, M., & Spooner, D. M. (2004). *Solanaceae* - A model for linking genomics with biodiversity. In *Comparative and Functional Genomics* (Vol. 5, Issue 3, pp. 285–291). <https://doi.org/10.1002/cfg.393>
- Konarska, A. (2018). Microstructural and histochemical characteristics of *Lycium barbarum* L. fruits used in folk herbal medicine and as functional food. *Protoplasma*, 255(6), 1839–1854. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1277-2>
- Lester, R. N., & Durrands, P. (1984). Enzyme Treatment as an Aid in the Study of Seed Surface Structures of *Solanum* Species. In *Source: Annals of Botany* (Vol. 53, Issue 1).
- Martínez, M. (1998). Revision of *Physalis* section *Epeteiorhiza* (*Solanaceae*). *Anales Del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 69(2), 71–117.
- Martínez, M. (1999). Infrageneric taxonomy of *Physalis*. *Solanaceae IV: Advances in Biology and Utilization*, 275–283.
- Martínez, M., Vargas-Ponce, O., Rodríguez, A., Chiang, F., & Ocegueda, S. (2017). Solanaceae family in Mexico. *Botanical Sciences*, 95(1), 131–145. <https://doi.org/10.17129/botsci.658>
- Morales Saavedra, J. del C., Rodríguez Zaragoza, F. A., Cabrera Toledo, D., Sánchez Hernández, C. V., & Vargas-Ponce, O. (2019). Agromorphological characterization of wild and weedy populations of *Physalis angulata* in Mexico. *Scientia Horticulturae*, 246, 86–94. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.10.055>
- Olmstead, R. G., Bohs, L., Migid, H. A., Santiago-Valentin, E., Garcia, V. F., & Collier, S. M. (2008). A molecular phylogeny of the *Solanaceae*. *Taxon*, 57(4), 1159–1181. <https://doi.org/10.1002/tax.574010>
- Pabón-Mora, N., & Litt, A. (2011). Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of *Solanaceae*. *American Journal of Botany*, 98(9), 1415–1436. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>
- Ribeiro, R. C., & Oliveira, D. M. T. (2014). Small and hard seeds: A practical and inexpensive method to improve embedding techniques for light microscopy. *Acta Botanica Brasilica*, 28(4), 624–630. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3654>

- Ruzin, S. E. (1999). Plant microtechnique and microscopy (Vol. 198). New York: Oxford University Press; 322p.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Seymour, G. B., Ostergaard, L., Chapman, N. H., Knapp, S., & Martin, C. (2013). Fruit development and ripening. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 64, pp. 219–241). <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120057>
- Spjut, R. W. (1994). *A Systematic Treatment of Fruit Types* (Vol. 70). Memoirs of the New York Botanical Garden.
- Valencia, M. (1985). Anatomía del fruto de la uchuva. *Acta Biológica Colombiana*, 1(2).
- Vargas-Ponce, O., Sánchez Martínez, J., Zamora Tavares, M. del P., & Valdivia Mares, L. E. (2016). Traditional management of a small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 63(8), 1383–1395. <https://doi.org/10.1007/s10722-015-0326-3>
- Waterfall, U. T. (1967). *Physalis* in Mexico, Central America and the West Indies. *Rhodora*, 69(777).
- Whitson, M., & Manos, P. S. (2005). Untangling *Physalis* (*Solanaceae*) from the Physaloids: A Two-Gene Phylogeny of the Physalinae. *Systematic Botany*, 30(1), 216–230. <https://doi.org/10.1600/0363644053661841>
- Wiemer, A., Cosa, M. T., & Dottori, N. (2004). Desarrollo y estructura de fruto y semilla de *Salpichroa*. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 39(1–2), 41–50.
- Zamora-Tavares, M. del P., Martínez, M., Magallón, S., Guzmán-Dávalos, L., & Vargas-Ponce, O. (2016). *Physalis* and physaloids: A recent and complex evolutionary history. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 100, 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.03.032>