

ABORTO DE ÓVULOS Y SEMILLAS EN UNA POBLACIÓN DE *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae)

E. Avitia-García¹; E. Mark-Engleman²

¹Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. 56230, Chapingo Edo. de México. FAX (595) 40957

²Especialidad de Botánica, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. 56230 Montecillo, Edo. de México

RESUMEN

Spondias purpurea se caracteriza por presentar óvulos tendiendo a campilótropos, bitégmicos, crasinucelados, pendulares, con un funículo bien desarrollado y una protuberancia funicular. Durante la antesis los óvulos presentan acumulación de calosa y lignina en un grupo de células de la nucela, contiguas al extremo calazal del saco embrionario. En el campo la polinización no es un factor determinante para que ocurra la fructificación, debido a que se trata de frutos partenocárpicos y la falta de polen no es una causa del aborto de óvulos y semillas. La principal etapa de aborto de óvulos ocurre en preantesis y estos óvulos abortivos se caracterizan por no desarrollar nucela ni saco embrionario. Una segunda etapa de aborto ocurre en 4 a 5 semanas después de la antesis. Los porcentajes totales de aborto oscilan entre 55 y 84%. El embrión es recto con un eje muy corto (5 a 10% de la longitud total del embrión).

PALABRAS CLAVE: Silvestre, dioecismo, saco embrionario, embrión.

ABORTION OF OVULES AND SEEDS OF *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae)

SUMMARY

The ovules of *Spondias purpurea* are slightly campylotropous, bitegmic, crassinucellate, pendulous, and with a special funicular protuberance on a well developed funicle. During anthesis the ovules accumulated callose and lignin in a group of nucellar cells contiguous to the chalazal end of the embryo sac. In the field, pollination is not a limiting factor for setting fruit, and abortion of ovules and seeds is not caused by a lack of pollen. The main stage of ovule abortion occurs in preanthesis, and these abortive ovules do not develop a nucellus nor an embryo sac. A second stage of abortion occurs four to five weeks after anthesis. The total percentage of abortion of ovules varies from 55% to 84%. The mature embryo is straight with a short axis (5% to 10% of the total length of the embryo).

KEY WORDS: Wild, dioecism, embryo sac, embryo.

INTRODUCCIÓN

Los óvulos de Anacardiaceae (1-5) generalmente son anátropos, apicales, pendulares, bitégmicos, crasinucelados; tienen una rafe dorsal (del lado de la semilla opuesto a la placenta) y con frecuencia existe un obturador en la base del funículo (Cronquist, 1981; Von Teichman, 1988; Von Teichman *et al.*, 1988).

En algunas especies de la familia (*Sclerocarya birrea*, *Lannea discolor*, *Rhus lancea*) los óvulos se caracterizan por presentar un tegumento externo muy desarrollado y una protuberancia en el funículo semejante a una "rodilla" (término que se usará en lo sucesivo). En *S. birrea* y *L. discolor* el óvulo es anátropo pendular, de una placenta apical, mientras que en *R. lancea*, es anátropo de una placenta basal (Von Teichman, 1988b).

En *Anacardium occidentale* los óvulos son solitarios, apótropos. El tegumento es muy grueso y es el producto de dos tegumentos unidos; la nucela es muy grande y sin un límite definido, excepto en el micrópilo (Mitchell y Mori, 1987). Von Teichman *et al.* (1988) mencionaron que en *Mangifera indica* los óvulos tienen una paquicálaza.

En los óvulos de varios taxa de Anacardiaceae existen células nucelares, contiguas al extremo calazal del saco embrionario, con paredes ligeramente engrosadas conocida como hipostasa (Tilton, 1980); o hipostasa *sensu stricto* (Von Teichman, 1988a). Algunas veces se observa una zona de parénquima con taninos que rodea parcialmente la nucela, en la región calazal-nucelar (conocida como hipostasa por Bouman, 1984; o hipostasa *sensu lato* por Von Teichman, 1988a).

Una hipostasa *sensu stricto* probablemente se presenta en especies de *Rhus* y *Schinus*; mientras que una hipostasa *sensu lato* parece registrarse en *Anacardium occidentale*, *Toxicodendron diversiloba*, *Camptosperma minor*, *Spondias mangiferae* y especies de *Pistacia* L. (Von Teichman, 1988a). En los óvulos de *L. discolor* y *S. birrea* existen tanto una hipostasa *sensu stricto* como una *sensu lato* (Von Teichman, 1988b).

No se conoce bien la función de la hipostasa, pero Von Teichman (1988a) sugirió que sus células probablemente se comportan como un lugar de almacenamiento de productos metabólicos semejantes a taninos y en la cubierta de la semilla madura pueden tener una función protectora.

En la hipostasa de *L. discolor*, *S. birrea*, *A. occidentale*, *T. diversiloba* y *S. mangifera* se han encontrado células con taninos; en *Rhus toxicodendron* células lignificadas; en *Pistacia* células con taninos y súber, y en *S. birrea* células con taninos y paredes celulares impregnadas con lípidos (Von Teichman, 1988a y b). De acuerdo con Tilton (1980), es frecuente la lignificación de las paredes celulares de la hipostasa, mientras que Bouman (1984) registró la impregnación de sus paredes con cutina, suberina, lignina y calosa, así como la acumulación de sustancias semejantes a taninos en el citoplasma de las células de la hipostasa.

Las semillas de Anacardiaceae tienen endospermo reducido (como en *Dobinea*, *Lannea coromandelica*, *Pistacia chinensis* y *Schinus molle*) o carecen de él (como en *Sclerocarya birrea*, *Lannea discolor* y *Semecarpus anacardium*). El embrión es relativamente grande, succulento y encorvado o recto (Von Teichman y Robbertse, 1986; Von Teichman, 1988a y b).

El aborto de óvulos y semillas puede tener importancia ecológica y/o evolutiva. La explicación más común es que el aborto es un mecanismo de selección en angiospermas (Stephenson, 1981; Lovett Doust y Lovett Doust, 1983). Sin embargo, Lloyd (1980) sugirió que la regulación del número de estructuras reproductoras es una estrategia de las plantas para ajustar su inversión materna de acuerdo a los recursos disponibles. De esta manera, en una planta que produce flores hermafroditas, muchas de éstas sólo cumplirían una función masculina.

Frecuentemente se piensa que el aborto de óvulos puede ser una estrategia de las plantas para incrementar el tamaño de la semilla a expensas del número, lo cual podría tener ventajas en el establecimiento de la descendencia (Black, 1958).

Las causas del aborto pueden ser extrínsecas y/o intrínsecas. En el primer caso se incluyen: (a) daños por condiciones ambientales desfavorables; (b) daños por depredadores, plagas y enfermedades; (c) cantidad de polen transferido y su fuente. Dentro de los factores intrínsecos se incluyen: (a) número de óvulos producidos;

(b) tiempo de iniciación y posición de los óvulos y semillas dentro del fruto (c) cantidad y distribución de nutrientes y fotosintatos; (d) fecundación y (e) anomalías estructurales de óvulos y sacos embrionarios.

Independientemente de las causas del aborto, la ausencia de semillas tiene importancia, ya que en algunas especies (éste no es el caso de *Spondias*) su presencia es necesaria para el desarrollo del fruto y en programas de mejoramiento es de interés para la obtención de nuevos materiales.

Al igual que en *Cryptantha flava* (Boraginaceae, Casper y Wiens, 1981), *Quercus* (Fagaceae, Mogensen, 1975) y *Prunus* (Rosaceae, Pimienta y Polito, 1982) es probable que en *Spondias purpurea* existan tasas prede-terminadas de aborto de óvulos y semillas.

Entre árboles silvestres (espontáneos) de *S. purpurea* existe mucha variación en el número de semillas producidas por fruto (0-4), por lo cual con este trabajo se planteó conocer, mediante estudios anatómicos, las causas precigóticas y postcigóticas que conducen al aborto de óvulos y semillas dentro de flores y frutos retenidos en el árbol.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para realizar el estudio se usaron dos conjuntos de plantas de *S. purpurea* (espontáneos) ubicados en San José Pala, Morelos, a una latitud norte de 18° 32'; a una longitud oeste de 99° 00' y a una altitud aproximada de 1 200 m. Un primer conjunto consistió de cinco plantas femeninas y cuatro masculinas; mientras que el segundo conjunto fue de cinco plantas femeninas y una masculina. En ambos casos se midieron las distancias entre plantas femeninas y masculinas. Un espécimen de cotejo se depositó en el Herbario-Hortorio (CHAPA) de la Especialidad de Botánica, Colegio de Postgraduados.

Durante 1994 y 1995 se recolectaron botones, flores y frutos, los cuales se fijaron en FAA (50% de etanol al 96% + 5% de ácido acético glacial + 10% de formaldehído al 37% + 35% de agua). Después de un lavado en agua y etanol al 70%, se conservaron en GAA (25% de glicerol + 50% de 2-propanol + 0.002% de eosina + 25% de agua) hasta incluirlos en parafina y realizar cortes anatómicos de 10 µm de grosor, usando un microtomo rotatorio. Algunos cortes de óvulos se tiñeron con floroglucinol al 1% (en etanol al 96%) y ácido clorhídrico al 20% (del concentrado, diluido en agua) en proporciones iguales.

Durante 1995 se cubrieron cinco inflorescencias por árbol (5 árboles) con bolsas de papel glacine para verificar la retención de frutos partenocárpicos y su desarrollo sin necesidad de polinización.

Para la realización de polinizaciones manuales se transportaron al laboratorio ramas de plantas masculinas

y femeninas. Se verificó la viabilidad del polen de las plantas masculinas, para lo cual se usó una solución de sacarosa a 10% y se observó bajo microscopio la germinación de los granos de polen. Las ramas se colocaron en una solución de sacarosa al 10% y se mantuvieron en condiciones de invernadero. Las polinizaciones se hicieron cada 24 horas durante 5 días. Para la polinización se pusieron en contacto las flores masculinas abiertas sobre las flores femeninas.

Posteriormente, se recolectaron las flores polinizadas y se colocaron en FAA durante 24 horas, para después llevarlos a etanol al 50% (4 horas) y etanol al 70%, en donde se conservaron hasta la reanudación del proceso. El mismo procedimiento se aplicó para las flores de polinización libre.

Para la observación de los tubos polínicos se separaron los pistilos del resto de las estructuras florales y se partieron a la mitad, de tal manera que cada sección contenía uno o dos carpelos. Después, los fragmentos se colocaron en una solución de sulfito de sodio al 5% (pH = 10.5) y se ablandaron en autoclave a una presión de 1.05 kg-cm^{-2} (15 libras-pulgada²) durante 10 minutos. Luego, se colocaron sobre un portaobjetos; se hizo una incisión a los estilos; se agregó una gota de colorante (lacmoide al 10% o azul de anilina al 0.03%); se colocó el cubreobjetos y se presionó con el borrador de un lápiz. Cuando la tinción de los pistilos se realizó con lacmoide, las observaciones se hicieron en microscopio de luz blanca, y cuando la tinción se efectuó con azul de anilina, se usó un microscopio de fluorescencia Polyvar de Reichert-Jung con filtro U1. La técnica de fluorescencia involucró un testigo, que consistió en la observación de pistilos sin la aplicación de azul de anilina.

Por otra parte, se recolectaron 50 frutos inmaduros por árbol (durante 1994 y 1995) y se contó el número de semillas y número de lóculos por fruto para evaluar el porcentaje de retención de semillas por fruto.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Aunque las flores de *S. purpurea* son morfológicamente hermafroditas, fisiológicamente son unisexuales. Las flores femeninas (Figura 1) generalmente presentan 4 carpelos, pero su número puede oscilar entre 3 y 5; los estaminodios (9 a 12) son más cortos que los pétalos y presentan anteras sésiles con cuatro sacos polínicos vacíos (Figura 2), debido al aborto de las células madre de las microsporas. Las flores masculinas son semejantes a las femeninas; excepto que son más pequeñas, tienen carpeloides, no presentan células papilares estigmáticas y no contienen óvulos. Las anteras contienen granos de polen funcionales.

Cada lóculo de las flores femeninas contiene un óvulo apótropro, tendiente a campilótropo (casi anátropo). Como se observa en la Figura 5, a partir de una línea perpendi-

cular al plano de la cálaza, la nucela tuerce 60-65 grados. A causa de esta curvatura, el óvulo puede describirse como ligeramente campilótropo. Además, el óvulo es bitégmico, crasinucelado, pendular, con un funículo bien desarrollado y una "rodilla" funicular dorsal, semejante a la observada en *Lannea discolor*, *Sclerocarya birrea* y *Rhus lancea* (Von Teichman, 1988b). Dentro de cada flor los lóculos pueden tener tanto óvulos normales como abortivos (Figuras 5 y 6). La placentación es axial-apical. En las primeras etapas los óvulos presentan un funículo grueso (aproximadamente de 20 a 22 estratos celulares), con un adelanto en la diferenciación del tegumento interno, con respecto al externo, y un adelanto en el crecimiento del lado dorsal del tegumento externo, con respecto al lado ventral. En este momento de levantamiento de tegumentos, se hace patente la célula madre de la megaspora, que es una célula más grande que las circundantes, con núcleo más grande y citoplasma más denso (Figura 3).

En etapas más avanzadas el tegumento externo alcanza a cubrir totalmente el tegumento interno. El lado ventral del tegumento externo se levanta con divisiones periclinales de las células subepidermales próximas al tegumento interno. En este momento las células madre de megasporas están en profase de la meiosis II. En la nucela las células hipodermiales se han dividido periclinamente, formando una crasinucela (Figura 4).

En un óvulo desarrollado la nucela que rodea el saco embrionario tiene 9 a 12 estratos de células en la región micropilar y 5 a 6 estratos en las regiones laterales. El tegumento externo consiste de 3 a 4 estratos en el lado dorsal y 9 a 10 estratos en el lado ventral (Figura 5). Las células epidermales del tegumento externo (o exotesta) son grandes, con núcleos grandes. En etapas avanzadas de desarrollo del óvulo es poco notoria la separación entre los tegumentos interno y externo, en la región ventral. Es aparente la acumulación de taninos entre la cálaza y la nucela (hipostasa *sensu lato*, de acuerdo con Von Teichman, 1988a). Además, se observaron células taníferas en el funículo (Figura 5).

Dentro de la nucela, que tiene forma ovoide (Figura 5), el saco embrionario se observa ligeramente más separado del micrópilo que de la cálaza.

Todos los óvulos que continen saco embrionario y que no fueron fecundados, mostraron un desarrollo inicial de la nucela, pero finalmente abortaron.

Los óvulos o semillas abortivos detuvieron su crecimiento en diversas etapas del desarrollo floral o del fruto. En botones y flores se registró alta frecuencia (probablemente 50% o más) de óvulos que carecen de saco embrionario y de nucela (Figura 6). Estos óvulos son pequeños, forman la "rodilla", se encorvan y terminan en un pico con filas de células y lóbulos terminales que sugieren homología con tegumentos. Además, acumulan taninos, tanto en el funículo, como en la región micropilar.

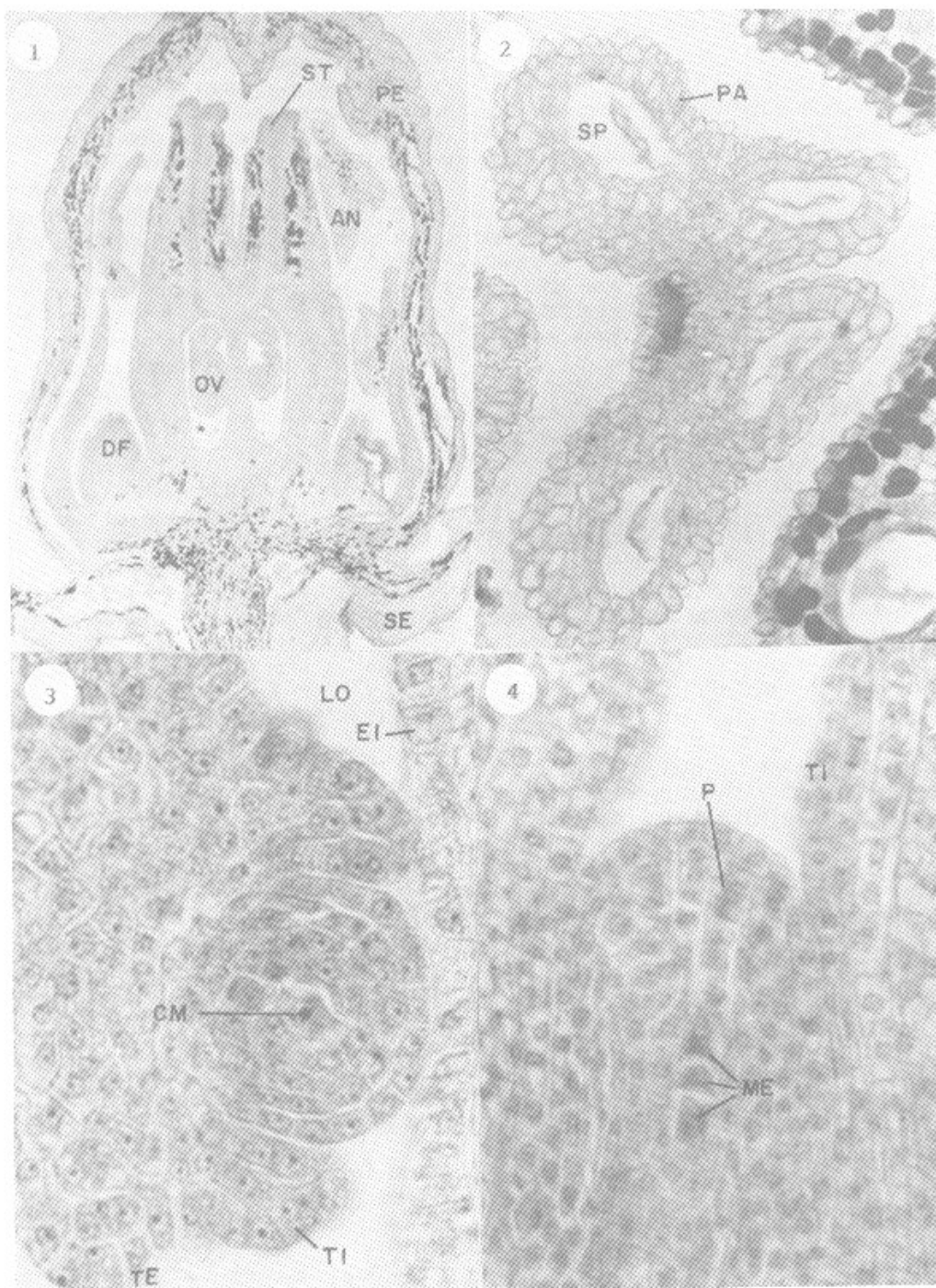


Figura 1. Corte longitudinal de la flor femenina en antesis (40X) de *Spondias purpurea* L. OV = óvulo; DF = disco floral; AN = antera; PE = pétalo; SE = sépalo; ST = estigma.

Figura 2. Corte transversal de la antera de una flor femenina en la antesis (236X) de *Spondias purpurea* L. SP = saco polínico; PA = pared de la antera.

Figura 3. Corte longitudinal del óvulo durante la iniciación de tegumentos (1,040 X) de *Spondias purpurea* L. TE = tegumento externo; TI = tegumento interno; LO = lóculo; EI = epidermis interna del ovario; CM = célula madre de megaspora.

Figura 4. Corte longitudinal del óvulo durante la megasporogénesis (325X) de *Spondias purpurea* L. TI = tegumento interno; P = fila de células de origen subepidérmico. ME = megasporas.

Óvulos sin saco embrionario también fueron observados en *Quercus gambelii* por Mogensen (1975) y en aguacate por Tomer *et al.* (1976).

En algunos óvulos después de la antesis se observó una separación anormal de tegumentos; sin embargo, el saco embrionario parece normal, por lo cual no se puede afirmar que se trate de óvulos abortivos. Por otro lado, Pimienta y Polito (1982) concluyeron para el almendro que la separación de tegumentos es indicadora de aborto.

Se registró una segunda etapa de aborto entre 4 y 5 semanas después de la antesis, la cual probablemente ocurrió por competencia entre el fruto y el embrión, ya que coinciden el endurecimiento del endocarpo y el desarrollo rápido del embrión. En este momento algunas semillas (aproximadamente 11% en promedio, adicional al primer aborto) se colapsaron y se tornaron necróticas, acumulando gran cantidad de taninos.

Al inicio del endurecimiento del endocarpo del fruto, aproximadamente un mes después de la antesis, los embriones alcanzan las etapas de aspecto globular o de corazón (Figura 8).

La semilla inmadura con el embrión en estado globular, asume una forma lanceolada. Los taninos abundan en la epidermis externa del tegumento externo y en la epidermis interna del tegumento interno (Figuras 7 y 8). El eje del extremo micropilar de la nucela se identificó por células de parénquima alargadas. La punta del saco embrionario coincidió con dichas células, pero el suspensor del embrión estuvo desviado de la punta (Figura 7). El embrión globular inicialmente tiene una forma elíptica y después se torna ovado, presentando un suspensor de aproximadamente cinco a diez células (Figura 8). Posteriormente las divisiones periclinales y algunas anticlinales dan origen a los primordios de cotiledones, pasando entonces el embrión a una etapa de corazón. Luego los cotiledones se alargan, pero no se encorvan como en *Lanea discolor*. El endospermo y la nucela van desapareciendo.

Los cotiledones continúan alargándose, dando como resultado un embrión recto maduro, con un eje embrionario de aproximadamente 5 a 10% de la longitud total del embrión. Inicialmente los cotiledones tienen 15 a 20 estratos celulares, pero al terminar su crecimiento longitudinal engrosan hasta aproximadamente 35 estratos, llenando la cubierta seminal y adhiriéndose a ella.

La polinización no es determinante para que ocurra la fructificación, porque no hubo diferencias en la retención y desarrollo de los frutos entre inflorescencias cubiertas y sin cubrir.

Con la técnica de aplastado de estilos y tinción con lacmoide o azul de anilina, se observaron tubos polínicos en los estigmas de flores polinizadas, tanto de manera

natural como manual. Sin embargo, no se pudo observar tubos polínicos en el estilo porque el parénquima del mismo tejido de transmisión tenía abundante calosa. Durante la floración de 1995 se estableció una colmena de abejas en una planta masculina de las consideradas en el estudio, y entre 1994 y 1995 no hubo diferencias en el número de semillas por fruto (Cuadro 1) en las plantas próximas a dicho árbol. Esto indica que la disponibilidad de polen no determina la retención de semillas.

CUADRO 1. Número de semillas por fruto y porcentajes de aborto en *Spondias purpurea* (espontánea) en condiciones de polinización natural. Promedios obtenidos de 50 frutos por árbol.

Número de árbol	Distancia de árbol masculino (m)	1994		1995	
		semillas por fruto	aborto (%)	semillas por fruto	aborto (%)
4	3	0.68	83.0	1.26	68.5
15	15	1.00	75.0	1.28	68.0
7	18	1.46	63.5	0.92	77.0
11	20	1.56	61.0	1.62	59.5
13	85	1.44	64.0	1.66	58.5
1	160	1.56	61.0	1.72	57.0
17	500	1.54	61.5	1.50	62.5
16	517	2.00	50.0	1.80	55.0
19	517	1.09	72.7	0.64	84.0
18	588	1.64	59.0	1.62	59.5
Promedio		1.40	65.1	1.40	64.9
Gama		0.68-2.00	50-83	0.64-1.80	55-84

El número de semillas por fruto fue variable, no se encontró relación alguna entre el número de semillas por fruto y la distancia entre plantas masculinas y femeninas (Cuadro 1).

Por otra parte, en flores abiertas se observó acumulación de calosa y lignina en células nucelares, contiguas al extremo calazal del saco embrionario (hipostasa *sensu stricto*, de acuerdo a Von Teichman, 1988a).

CONCLUSIONES

El aborto de óvulos ocurre principalmente durante la antesis y estos óvulos carecen de saco embrionario. Un segundo período de aborto se manifiesta entre cuatro y cinco semanas después de la antesis.

La falta de polinización no es causa del aborto y no se encontró relación entre el número de semillas por fruto y la distancia hasta la planta masculina más cercana.

El desarrollo del embrión es lento hasta la fase de endurecimiento del endocarpo, a partir de la cual se dispara su crecimiento. El embrión es recto, con un eje corto, y cotiledones largos y delgados.

Se encontró acumulación de calosa y lignina en células nucelares, contiguas al extremo calazal del saco em-

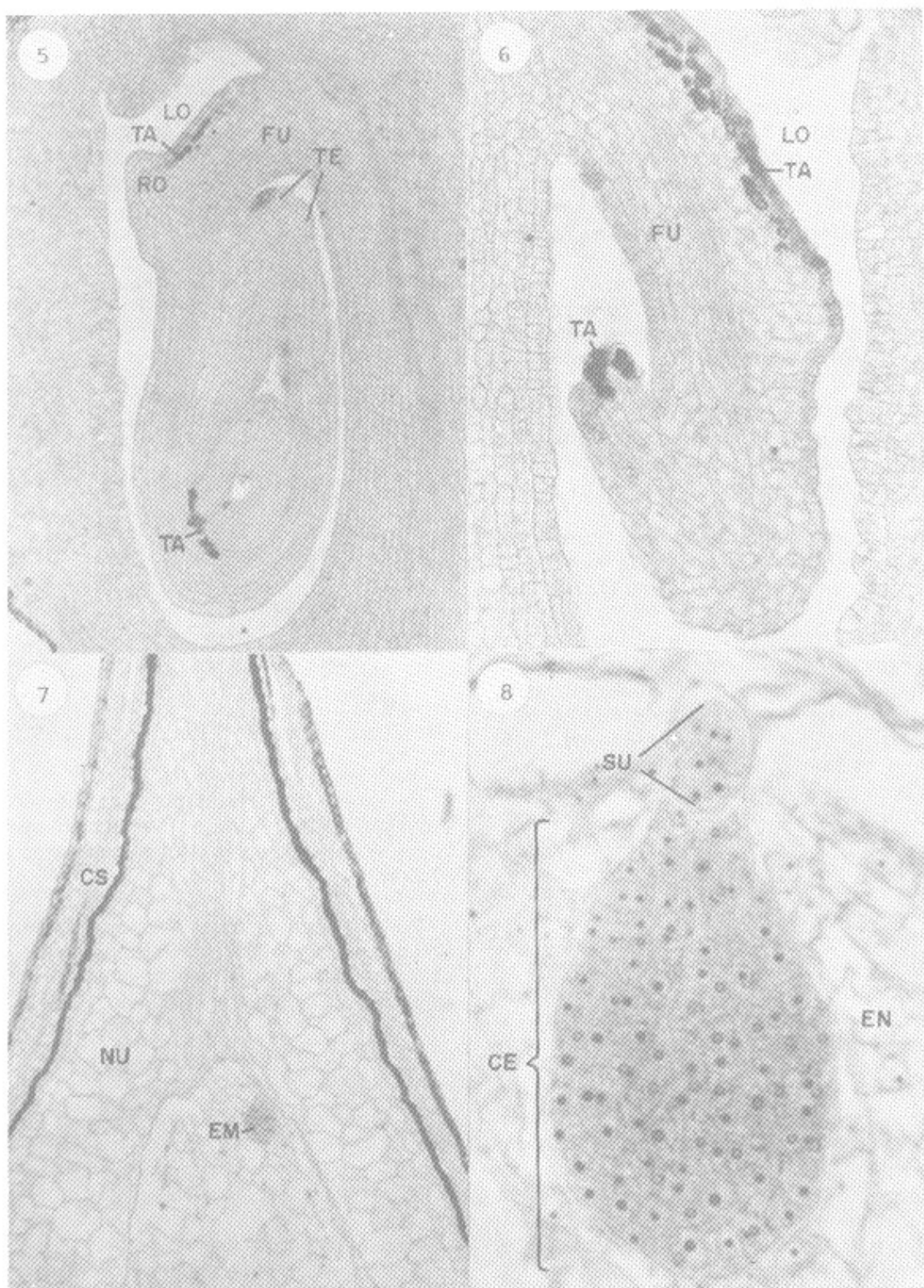


Figura 5. Corte longitudinal del óvulo durante la antesis (152X) de *Spondias purpurea* L. La curvatura de la nucela es de 65°. TE = tegumento externo; RO = "rodilla" funicular dorsal; LO = lóculo; FU = funículo; TA = taninos del funículo y cálaza.

Figura 6. Corte longitudinal de un óvulo abortivo durante la antesis. El centro del ovario se ubica a la izquierda (312X) de *Spondias purpurea* L. LO = lóculo; FU = funículo; TA = taninos en el funículo y en una posición supuestamente homóloga al micrópilo.

Figura 7. Corte longitudinal de la semilla con embrión en etapa globular (136X) de *Spondias purpurea* L. EM = embrión; NU = nucela; CS = cubierta seminal.

Figura 8. Corte longitudinal del embrión en etapa globular (754X) de *Spondias purpurea* L. CE = cuerpo del embrión; EN = endospermo en estado celular; SU = suspensor.

brionario, así como células taníferas entre la cálaza y la nucela.

Al igual que en otros miembros de la familia Anacardiaceae, se observó una protuberancia funicular a manera de "rodilla".

LITERATURA CITADA

- BLACK, J. N. 1958. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. *Austral. J. Agr. Res.* 9: 299-318.
- BOUMAN, F. 1984. The ovule. pp. 123-157. *In*: Embryology of Angiosperms. B.M. Johri (ed.). Springer-Verlag. Berlin, Germany.
- CASPER, B. B.; D. WIENS. 1981. Fixed rates of ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62: 866-869.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press, New York. USA. 1262 p.
- LLOYD, D. G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.* 86: 69-79.
- LOVETT DOUST, J.; LOVETT DOUST, L. 1983. Parental strategy: gender and maternity in higher plants. *BioScience* 33(3): 180-186.
- MITCHELL, J. D.; MORI, S.A. 1987. The cashew and its relatives (Anacardium: Anacardiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Vol. 42. The New York Botanical Garden, Bronx, New York, USA. 76 p.
- MOGENSEN, H. L. 1975. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). *Amer. J. Bot.* 62: 160-165.
- PIMENTA, B. E.; POLITO, V.S. 1982. Ovule abortion in 'Nonpareil' almond (*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb). *Amer. J. Bot.* 69(6): 913-920.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- TILTON, V. R. 1980. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperm ovules. *Can. J. Bot.* 58: 2059-2066.
- TOMER, E.; GOTTFREICH, M.; GAZIT, S. 1976. Defective ovules in avocado cultivars. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101: 620-623.
- VON TEICHMAN, I. 1988a. Development and structure of the seed-coat of *Lannea discolor* (Sonder) Engl. (Anacardiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 96: 105-117.
- VON TEICHMAN, I. 1988b. Notes on the ontogeny and structure of the seed-coat of *Sclerocarya birrea* (Richard) Hochst. subsp. *caffra* (Sonder) Kokwaro (Anacardiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 98: 153-158.
- VON TEICHMAN, I.; P.J. ROBBERTSE. 1986. Development and structure in *Sclerocarya birrea* (Richard) Hochst. subsp. *caffra* (Sonder) Kokwaro (Anacardiaceae), with special reference to the pericarp and the operculum. *Bot. J. Linn. Soc.* 92: 303-322.
- VON TEICHMAN, Y.; ROBBERTSE, P.J.; SCHOONRAAD, E. 1988. The structure of the seed of *Mangifera indica* L. and notes on seed characters of the tribe Mangiferae (Anacardiaceae). *South. Afr. J. Bot.* 54(5):472-476. (*Hort. Abstr.* 59(7): 6177. 1989., original no visto).