

DESARROLLO FLORAL EN CIRUELA MEXICANA (*Spondias purpurea* L.)

A. Hernández-Martínez; E. Avitia-García; A.M. Castillo-González
Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. 56230, Chapingo, Estado de México

RESUMEN

Esta investigación se realizó en ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) silvestre. Se hicieron muestreos de yemas, botones y flores. Al ocurrir la iniciación floral el meristemo se aplanó y fue notoria la presencia de cuatro capas de túnica. Las inflorescencias surgen como una protuberancia dentro del felógeno. Las florecillas secundarias se desarrollan justamente abajo de la flor principal y siguen una diferenciación basipetal. Las flores estaminadas presentan carpelos rudimentarios y las pistiladas estaminodios, donde las células madres de la microsporas degeneran durante la profase I de la meiosis. En las flores pistiladas hay desarrollo del óvulo y saco embrionario; sin embargo, algunos óvulos abortan.

PALABRAS CLAVE: Meristemo, diferenciación floral, anatomía, frutal.

FLOWER DEVELOPMENT IN MEXICAN PLUM (*Spondias purpurea* L.)

SUMMARY

The research was carried out in wild mexican plum (*Spondias purpurea* L.). Flowers, vegetative buds and floral buds were sampled. When the floral initiation occurs four tunic layers were evident in the apical bud, the meristem is small and flat. Inflorescences appear as a protuberance in the felogen, and the buds of secondary flowers developed just under the principal flower. The secondary flowers follow a basipetal differentiation. The staminate flowers show rudimentary carpels and the pistillate flowers has staminodes, where the microsporal mother cells degenerate during meiosis in the prophase I. In the pistillate flowers, there is ovary and embryo sac development; nevertheless some of them present abortion.

KEY WORDS: Meristem, floral differentiation, anatomy, fruit tree.

INTRODUCCIÓN

La ciruela mexicana (*Spondias purpurea* L.) pertenece a la familia Anacardiaceae y tribu Spondiadeae; tiene su origen probablemente en México y América Central; de donde fue llevada por los españoles a Sudamérica y Filipinas. Se encuentra ampliamente distribuida y cultivada desde México a Perú y Brasil; particularmente en zonas áridas, en altitudes de 1 000 a 1 800 m (León y Shaw, 1990; Cuevas, 1992). Las poblaciones silvestres (espontáneas) crecen en áreas semiáridas subtropicales, desde Sinaloa en México, hasta Colombia; en altitudes que van de 0 hasta 2 000 m (Cuevas, 1992).

Por otro lado, el desarrollo floral incluye varios eventos, entre los que se encuentran: inducción, evocación, iniciación y diferenciación. Greyson (1994) define a la inducción floral como el movimiento de una señal de las hojas hacia el ápice, donde la señal actúa sobre un proceso inductivo. La evocación consiste en procesos que se llevan a cabo en el ápice, asociados con el incremento de células para el desarrollo reproductor, en donde el

ápice se somete a un patrón de morfogénesis floral. Según Weaver (1976), la iniciación floral es la transformación de un meristemo vegetativo a uno reproductor. La diferenciación floral incluye cambios histológicos, morfológicos, histoquímicos, fisiológicos y bioquímicos en los ápices (Buban y Faust, 1982).

Durante la diferenciación, los estambres se forman por divisiones periclinales de células subepidermales. En la parte superior de éstos se encuentran la anteras; cada antera contiene dos tecas, las cuales están unidas al filamento por medio del tejido conectivo. Cada una de las tecas contiene dos sacos polínicos (microsporangios), donde se encuentran los granos de polen. La antera consta de protodermis y una masa de meristemo fundamental (Weberling, 1989). Cada uno de los cuatro microsporangios se origina por división periclinal en un grupo de iniciales hipodermiales, situadas en los lóbulos de la antera joven (Foster y Gifford, 1974).

Los carpelos constituyen las estructuras reproductoras femeninas, el conjunto de ellos es conocido como

gineceo. Se forman por divisiones periclinales en las capas subepidermales del meristemo (Cutter, 1980). En la parte basal del carpelo se encuentra el ovario, el cual contiene al lóculo o lóculos en donde se localizan los óvulos. En la parte superior del carpelo se encuentra el estigma, que es la superficie receptiva y puede ser húmedo o seco (Foster y Gifford, 1974). Los óvulos son iniciados por divisiones periclinales de las células, en la segunda y tercera capas de la región placentar de la epidermis interna del ovario. El tegumento interno se inicia por divisiones periclinales en una banda circundante de células sobre el primordio del óvulo. El tegumento externo deriva de capas epidermales y subepidermales, localizadas justamente abajo del tegumento interno, y con frecuencia es asimétrico, como un resultado de divisiones celulares más frecuentes en un lado del primordio. Los tegumentos se alargan y cubren la nucela, dejando usualmente un pequeño poro, el micrópilo, a través del cual puede entrar el tubo polínico (Gasser y Robinson-Beers, 1993).

La ciruela mexicana se puede cultivar en tierras marginales y de bajo valor agrícola; sin embargo, es una especie de la cual se conoce poco y cuya producción proviene de árboles aislados y de pequeñas plantaciones manejadas empíricamente.

Dado lo anterior, creemos que es una planta prometedora y con un gran potencial económico, que hasta ahora no se ha aprovechado. Por ello con este trabajo se plantearon los objetivos siguientes: a) aportar elementos anatómicos y morfológicos acerca del dioecismo de esta especie; b) conocer el momento de iniciación y el proceso de diferenciación floral.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó sobre ciruelos mexicanos "espon-táneos", los cuales se encuentran ubicados a 1 km hacia el sur de San José Pala, Morelos; a una latitud norte de 18° 32', a una longitud oeste de 99° 00' y una altitud aproximada de 1 200 m.

Se trabajó con un grupo de nueve plantas femeninas y otro grupo de cuatro plantas masculinas. Dichas plantas se encuentran distribuidas en un terreno cerril con vegetación de Selva Baja Caducifolia. Se realizaron tres visitas en el período de noviembre de 1996 a enero de 1997; donde se colectaron yemas florales, botones y flores en diferentes etapas de desarrollo, tanto de plantas femeninas como de plantas masculinas. En las flores de plantas femeninas para la observación de los carpelos; éstos se separaron del resto de las estructuras florales.

Los tejidos se fijaron en FAA (50% etanol al 96% + 5% de ácido acético glacial + 10% formaldehído al 37% + 35% agua); posteriormente fueron deshidratados en etanol y aclarados en xileno. Se infiltraron con parafina y se hicieron cortes de 10 µm de grosor con un microtomo

rotatorio. Para la tinción se usó safranina (0.5% de safranina en etanol al 50%) y verde fijo (0.12% de fast green en etanol al 96%). Finalmente, los tejidos se montaron en bálsamo de Canadá y se hicieron observaciones al microscopio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las flores se agrupan en inflorescencias fasciculadas y axilares, sobre ramas delgadas y sin hojas en crecimientos del año anterior. Surgen como una protuberancia redonda de la corteza, dentro del felógeno y corta las brácteas antes de emerger de la corteza, lo cual coincide con lo encontrado por Juliano (1932) en un estudio realizado en esta especie.

Iniciación de inflorescencias y desarrollo de flores estaminadas y pistiladas

Se conoce que *S. purpurea* es una especie dioica (Avitia, 1996) y en la presente investigación se observó que la iniciación floral de las flores estaminadas se presentó durante el mes de octubre y la floración inició aproximadamente dos meses después; prolongándose de mediados de enero a mediados de marzo. Por otra parte, la iniciación de las flores pistiladas se presentó a inicios del mes de noviembre y la floración comprendió de inicios de enero a finales de febrero.

El desarrollo de las flores estaminadas y flores pistiladas es similar en las primeras etapas de la diferenciación (desde la iniciación floral hasta la formación de carpelos o carpeloides); por lo cual, en este apartado se hará referencia al proceso, independientemente de si son estaminadas o pistiladas.

El meristemo vegetativo (Figura 1), antes de la iniciación floral, se nota como un domo pequeño, oculto en una serie de escamas y sólo se distingue una capa de células en la túnica. Al ocurrir la iniciación floral es notoria la presencia de cuatro capas de túnica en el cuerpo del meristemo, el cual es pequeño y aplanado (Figura 2). Se hace patente la diferenciación de un primordio de mayor tamaño, que corresponde a la flor principal de cada inflorescencia. Justamente abajo de la florecilla principal y subtenidas por brácteas se inician de manera simultánea las florecillas secundarias, las cuales se muestran como meristemos redondos (Figura 3), cuya diferenciación se inicia primero con divisiones periclinales y luego anticlinales; dichas florecillas se empiezan a formar una vez que la flor principal ha formado primordios de sépalos y de pétalos.

En el proceso de diferenciación de los órganos florales (Figura 3) primero se forman los sépalos, seguidos de los pétalos, estambres (o estaminodios) y carpelos (o carpeloides); en donde su desarrollo inicia con divisiones periclinales de las células subepidermales. El proceso de diferenciación de florecillas, dentro de una inflorescencia,

sigue un patrón basipetal; de tal manera, que la flor principal puede ya haber diferenciado todos los órganos florales, mientras que en las florecillas secundarias apenas si se inicia la formación de sépalos (Figura 4) y es probable que algunas florecillas terciarias o cuaternarias apenas se inicien.

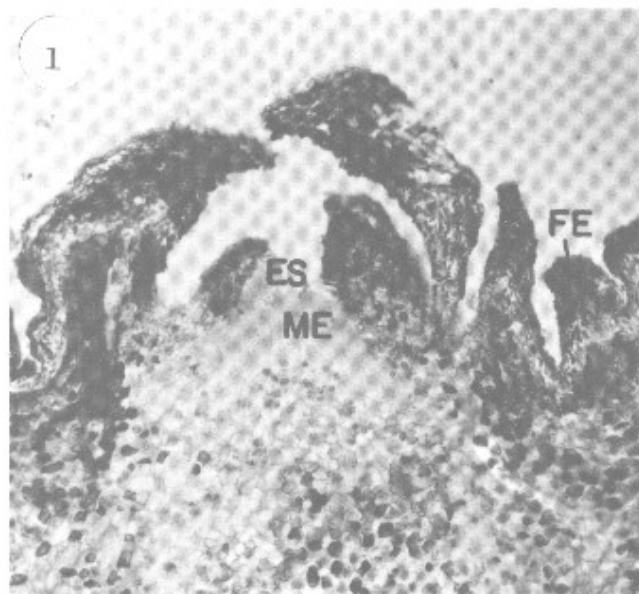


Figura 1. Sección longitudinal de una yema de planta masculina y sus escamas (90X): (FE) felógeno; (ME) meristemo; (ES) primordio de escamas de *Spondias purpurea* L.

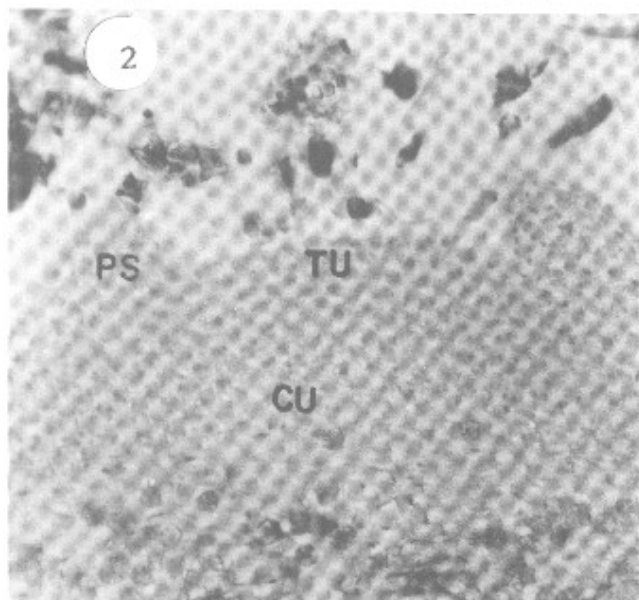


Figura 2. Sección longitudinal de un meristemo de planta femenina (280X): (PS) primordios de sépalos; (TU) túnica; (CU) cuerpo de *Spondias purpurea* L.

A lo largo del eje floral se forman canales resiníferos (Figuras 4, 5 y 6). Posteriormente, en cada sépalo y cada pétalo se forma un canal resinífero grande en el centro y uno o más de tamaño pequeño, dispersos en cada uno de los verticilos en cuestión. A medida que la flor principal

de cada inflorescencia continúa desarrollándose se alarga su pedicelo y dichos canales resiníferos continúan creciendo, abarcando un área considerable (un tercio a un medio) del volumen de los sépalos (Figuras 3 y 4); los canales se prolongan hasta el receptáculo, formando grandes cámaras separadas por tabiques de tres a doce estratos de células pequeñas (Figura 6).

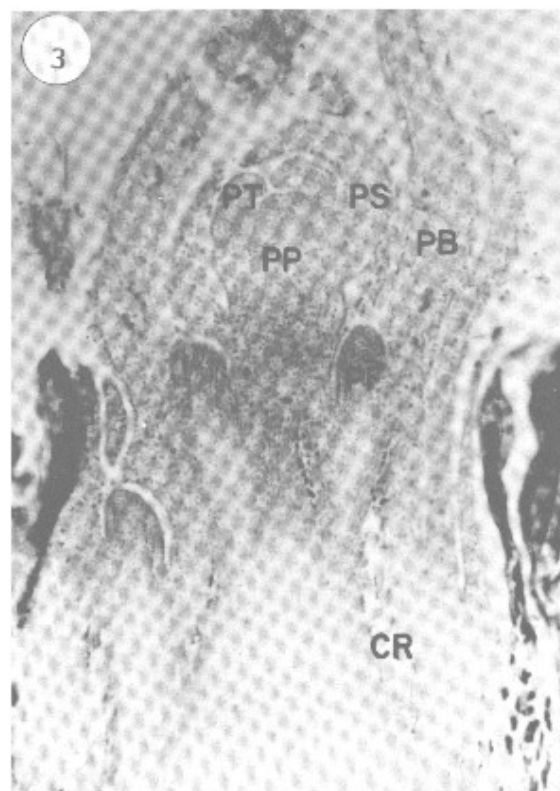


Figura 3. Sección longitudinal del desarrollo temprano de una inflorescencia con flores pistiladas de *Spondias purpurea* L. (88X): (PP) primordio de flor principal; (PS) primordio de sépalos; (PT) primordio de pétalo; (PB) primordio de bráctea; (PF) primordio de florecilla secundaria; (CU) cuerpo.

Tanto en las flores estaminadas como en las pistiladas se desarrollan primordios de estambres tetrasporangios y cada uno de los cuatro microsporangios se origina por división periclinal en un grupo de iniciales hipodermiales, situadas en los lóbulos de la antera joven, tal y como lo señalan Foster y Gifford (1974). Las células esporógenas forman una masa de células madres de microsporocitos, las cuales pueden continuar su desarrollo hasta formar el polen maduro (flores estaminadas) o en etapas posteriores pueden degenerar conjuntamente con el tapete (flores pistiladas).

En *S. purpurea* la separación en el desarrollo entre las flores estaminadas y las flores pistiladas se establece después de que las anteras se han formado; de ahí, que muchas veces se piense que se trata de flores hermafroditas.

Desarrollo final de las flores estaminadas

Aunado a las características morfológicas visibles a simple vista, tales como tamaño de flor (más pequeño en flores estaminadas) y abundancia de floración (mayor en plantas masculinas) existen otras características morfológicas internas. Así, las anteras de las flores estaminadas llevan a cabo todo el proceso meiótico, formando cantidades abundantes de polen viable (Figura 5). Se inicia el desarrollo de carpelos, con canales resiníferos dorsales y lóculos ventrales, de igual manera que en las flores pistiladas; sin embargo, dichos carpelos son de tamaño pequeño (semejando primordios de hoja), el ovario no se desarrolla y tampoco se forman óvulos. También se forma un disco floral, entre los estambres y los carpeloides, pero este no es continuo, es poco desarrollado y deforme. Durante el desarrollo del polen se forma un tapete secretorio o glandular y una vez que se tienen granos de polen maduros, el tapete prácticamente se desintegra y dentro de la pared de la antera se hace notoria una capa de células en el endotecio. En los carpelos es notorio el tejido de transmisión, pero el estigma carece de células papilares.

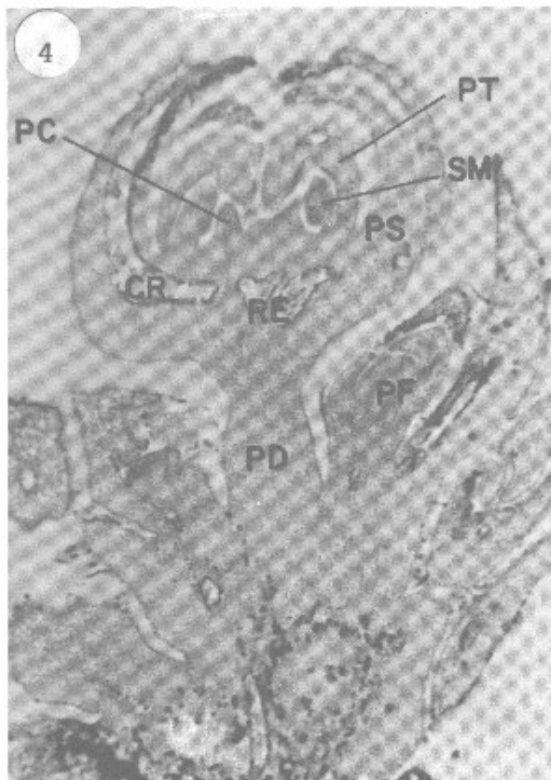


Figura 4. Sección longitudinal de una inflorescencia con flores estaminadas de *Spondias purpurea* L. (60X): (PS) primordio de sépalo; (PT) primordio de pétalo; (SM) primordio de estambre; (PC) primordio de carpeloide; (CR) canal resinífero; (RE) receptáculo; (PD) pedicelo; (PF) primordio de florecilla secundaria.

Desarrollo final de las flores pistiladas

Al igual que para las flores estaminadas, aquí también se forman las células madres de microsporas (microsporcitos); sin embargo, a diferencia de las flores estaminadas aquí se forma el tapete y se inicia la meiosis, pero tal y como lo reporta Juliano (1932), durante la profase de la primera división meiótica las células madres de los granos de polen degeneran, conjuntamente con el tapete, persistiendo durante algún tiempo restos de tapete y células abortadas en el centro de los sacos polínicos. Finalmente, los sacos polínicos quedan vacíos y las anteras se colapsan. El inicio de la diferenciación de óvulos comienza cuando las células madres de los granos de polen se encuentran en profase I de la meiosis. Los óvulos son iniciados por divisiones periclinales de las células, en la segunda y tercera capas de la región placentar axial-apical de la epidermis interna de cada lóculo; coincidiendo esto con lo observado en otras especies de angiospermas (Gasser y Robinson-Beers, 1993).

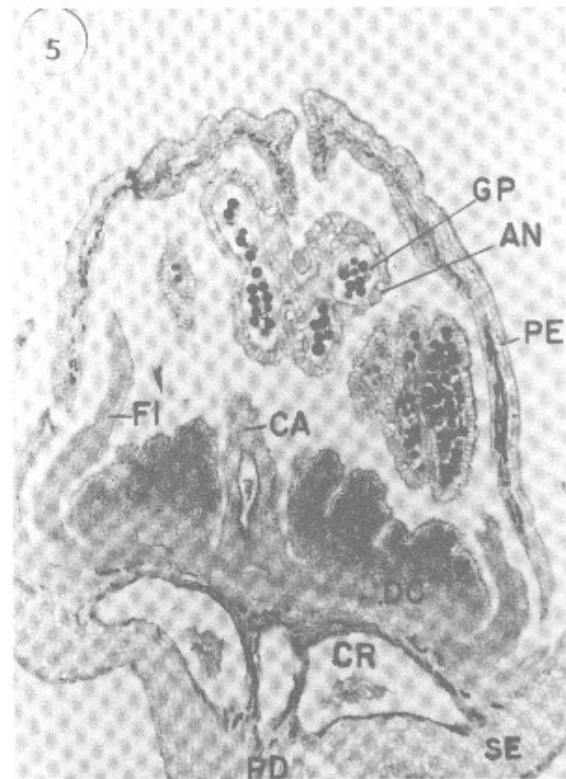


Figura 5. Sección longitudinal de una flor estaminada de *Spondias purpurea* L. (46X): (SE) sépalo; (PE) pétalo; (DC) disco; (FI) filamento; (CA) carpelo; (AN) antera; (GP) granos de polen; (CR) canal resinífero; (PE) pedicelo.

El tegumento interno se inicia por divisiones periclinales en una banda circundante de células, sobre el primordio del óvulo. El tegumento externo deriva de capas epidermales y subepidermales, localizadas justamente abajo del tegumento interno.

En un óvulo desarrollado (ligeramente campilótropo, bitégmico, crasinucelado, penduloso) la nucela que rodea al saco embrionario contiene de 5 a 12 estratos celulares y los tegumentos son muy largos, envolviendo completamente a la nucela (Figura 6). El saco embrionario (megasporangio) es de 7 células y aparentemente del tipo Polygonum. En el extremo calazal del óvulo se encuentra un grupo de células con paredes engrosadas que contienen calosa y lignina; así como un grupo de células con taninos, ubicado entre la calaza y la nucela (Avitia, 1996).

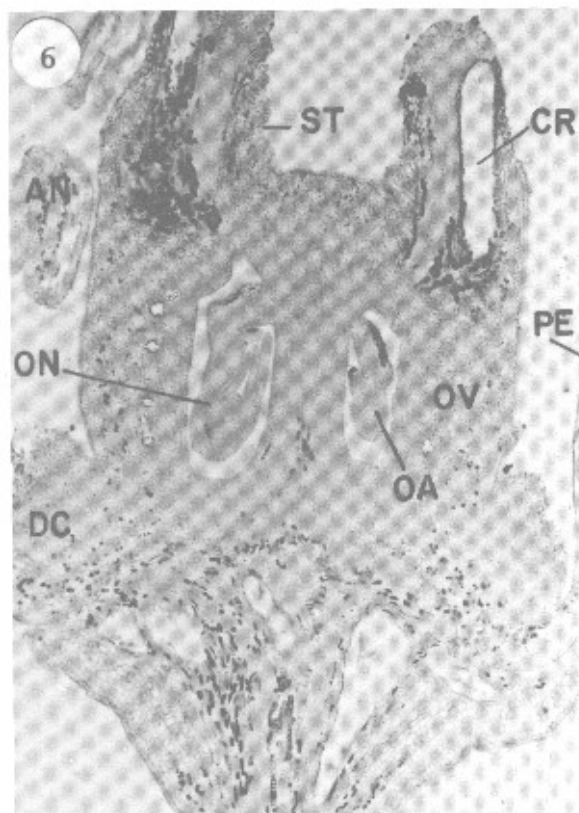


Figura 6. Sección longitudinal de una flor pistilada de *Spondias purpurea* L. (37X): (ST) estilo; (CR) canal resinífero; (OV) ovario; (DC) disco; (PE) pétalo; (AN) antera; (OA) óvulo abortivo; (ON) óvulo normal.

CONCLUSIONES

La iniciación de las flores estaminadas se presenta durante el mes de octubre, mientras que la de flores pistiladas ocurre a inicios de noviembre. El desarrollo floral inicial es similar en flores estaminadas y flores pistiladas, aparentando una flor hermafrodita.

La diferenciación de los órganos florales es acropetal; de tal manera, que se diferencian primeramente los sé-

palos, seguidos de los pétalos, estambres (o estaminodios) y carpelos (o carpeloides).

El desarrollo de los dos tipos de flores en etapas maduras diverge uno del otro; de tal manera, que las flores estaminadas presentan anteras desarrolladas y carpeloides, los cuales no contienen óvulos; mientras que las flores pistiladas presentan carpelos desarrollados con óvulos y estaminodios con anteras colapsadas, las cuales no producen polen.

Al igual que para las flores estaminadas, en las flores pistiladas también se forman las células madres de microsporas (microsporocitos); sin embargo, éstas degeneran junto con el tapete.

LITERATURA CITADA

- AVITIA G., E. 1996. Anatomía precigótica y postcigótica en relación al aborto de óvulos y semillas en *Spondias purpurea* L. Tesis de Doctor en Ciencias, Especialista en Botánica. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 118 p.
- BUBAN, T.; FAUST, M. 1982. Flower bud induction in apple trees: internal control and differentiation. Hort. Rev. 4: 174-176.
- CUEVAS, J. A. 1992. Jocote, ciruelo (*Spondias purpurea* L.), pp. 109-113. In: Cultivos Marginados. Otra Perspectiva de 1492. H. J. E. Bermejo y L. León (eds.). Colección FAO: Producción y Protección Vegetal No. 26, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- CUTTER, E. G. 1980. Plant Anatomy. Experiment and Interpretation. Part 2. Organs. Edward Arnold. Great Britain. 343 p.
- FOSTER, A. S.; GIFFORD JR., E. M. 1974. Comparative morphology of vascular plants. Second edition. W. E. Freeman and Company. San Francisco, CA. USA. 751 p.
- GASSER, CH.; ROBINSON-BEERS, K. 1993. Pistil development. The Plant Cell 5: 1231-1239.
- GREYSON, R. Y. 1994. The development of flowers. Oxford Univ. Press. New York, USA. 313 p.
- JULIANO, J. B. 1932. The cause of sterility of *Spondias purpurea* Linn. Philipp. Agric. 21(1): 15-24. (Hort. Abstr. No.14334, 1933., original no visto).
- LEON, J.; SHAW, P.E. 1990. *Spondias*. The red mombin and related fruits, pp. 116-126. In: Fruits of Tropical and Subtropical Origin. Composition, Properties, and Uses. S. Nagy; P.E. Shaw, and N.F. Wardowski (eds.). Florida Science Source, Lake Alfred, Florida, USA.
- WEAVER, R. J. 1976. Reguladores del Crecimiento de las Plantas en la Agricultura. Trad. del inglés por Agustín Contin. Editoria Trillas, México. 622 p.
- WEBERLING, F. 1989. Morphology of Flowers and Inflorescences. Trad. of the German by R. J. Pankhurst. Cambridge Univ. Press. Great Britain. 405 p.