

136
dey.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA DEL PISTILODIO
DURANTE EL DESARROLLO DE
LAS FLORES MASCULINAS DE
Chamaedorea elegans
(ARECACEAE)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A :
ANA INES RIVAS SALAS



MEXICO, D. F.



1995

FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

CIUDAD UNIVERSITARIA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios
Profesionales
Exp. Núm. 55

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Universidad Nacional Autónoma de México.
P r e s e n t e .

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo
revisado el trabajo de tesis que realiz^ó la pasante RIVAS SALAS
ANA INES
con número de cuenta 8552591-1 con el título: ESTRUCTURA
DEL PISTILODIO DURANTE EL DESARROLLO DE LAS FLORES MASCULINAS DE
Chamaedorea elegans (Arecaceae).

Consideramos que reúne los méritos necesarios para que pueda conti-
nuar el trámite de su Examen Profesional para obtener el título de
BIOLOGA.

GRADO NOMBRE Y APELLIDOS COMPLETOS

FIRMA

DRA. GUADALUPE JUDITH MARQUEZ GUZMAN
Director de Tesis
DRA. CLARA ESQUIVEL HUESCA.

DR. GUILLERMO LAGUNA HERNANDEZ.

M.en C. ALEJANDRO MARTINEZ MENA.
Suplente
M.en C. SONIA VAZQUEZ SANTANA
Suplente

Ciudad Universitaria, D.F., a 27de FEBRERO de 1995

Esta tesis fue realizada bajo la dirección de la
Dra. Judith Márquez Guzmán, en el laboratorio
de Citología de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Judith Márquez Guzmán, por aceptarme como tesista, por su amistad y por echarme la mano.

A la Dra. Clara Esquivel Huesca, que me enseñó a procesar el material para microscopía electrónica e intentó que trabajara con orden.

Al Dr. Guillermo Laguna, por el interés mostrado durante la realización del presente trabajo y por la revisión del manuscrito.

A la M. en C. Sonia Vázquez Santana, por su ayuda y por haber revisado desde el contenido hasta los espacios del manuscrito.

Al M. en C. Alejandro Martínez Mena, por la revisión del manuscrito y su colaboración en la toma de las fotomicrografías de luz que ayudaron a definir la estructura interna del pistilodio y que ilustran este trabajo.

A la Biol. Lourdes Lopez Curto, su amistad y ejemplo.

A la Biol. Enriqueta Cervantes, por el apoyo y asesoría durante el desarrollo de la tesis.

Al Biol. Jose Antonio Hernández, por la impresión de las fotos de microscopía de transmisión y por la toma del material fotográfico para la presentación de este trabajo.

Al Biol. Rolando Mendoza, por haber realizado el esquema de la flor.

A la Biol. Guadalupe Lopez Campos, del Laboratorio de Acarología por permitirme utilizar la cámara clara.

A la Biol. Olga Canseco, del Departamento de Fitopatología de la Dirección General de Sanidad Vegetal, SARH, por su valiosa colaboración y asesoría al utilizar el Microscopio Electrónico de Transmisión.

A la M. en C. Yolanda Hornelas del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por su colaboración y la toma de fotografías en Microscopía Electrónica de Barrido.

A todos los compañeros del Laboratorio de Citología por el interés mostrado durante la realización de este trabajo, por su paciencia y su ayuda.

RESUMEN

En palmas se ha reportado al pistilodio como una estructura secretora. La flor masculina de *Chamaedorea elegans* presenta un pistilodio, sin embargo, en la literatura revisada, no se encontraron trabajos sobre la estructura ni la ultraestructura del mismo, ni sobre la función secretora de éste. El propósito de esta investigación fue estudiar la estructura del pistilodio durante la etapa presecretora y secretora de la gota de néctar que presentan las flores en antesis. Se trabajó con una planta masculina mantenida en interior y con luz indirecta. Se colectaron botones florales y flores en diferentes etapas de desarrollo. El material biológico se procesó para ser analizado bajo el microscopio de luz, electrónico de transmisión (MET) y electrónico de barrido (MEB). Las observaciones indican que en el pistilodio hay un canal que va desde la parte inferior del estilodio hasta el estigmodio. Las células que bordean este canal fueron analizadas al MET y se observó que poseen las características típicas de células secretoras: citoplasma denso rico en ribosomas, retículo endoplásmico, dictiosomas, mitocondrias, grandes vacuolas, cutícula delgada; distinguiéndose una etapa presecretora y una secretora.

INDICE

Introducción.....	1
Antecedentes.....	2
I.Descripción del género <i>Chamaedorea</i>	4
II.Descripción de <i>Chamaedorea.elegans</i>	5
III.Polinización.....	6
IV.Nectarios.....	7
Objetivos.....	10
Material y métodos.....	11
Resultados y discusión.....	14
Conclusiones.....	33

INTRODUCCIÓN

Chamaedorea elegans es una palma muy apreciada comercialmente por la gran demanda que existe para su uso ornamental. Su sobreexplotación la ha llevado a figurar en las listas de especies en peligro de extinción (Barba y Romero, 1993).

Es una planta dióica que se reproduce por semillas. Los individuos masculinos presentan inflorescencias panniculadas con cientos de flores. Las flores masculinas son trímeras, en el centro poseen un pistilodio rodeado por 6 estambres que están unidos en la base. En otras especies de palmas como *Cocos nucifera* (Narayana, 1937), *Ptychosperma macarthurri* (Uhl y Moore, 1977b; Essig, 1973), *Asterogyne martiana* (Schmid, 1983), *Maxuberretia sp.* e *Hyophorbe sp.* (Tomlinson, 1990) se ha establecido que el pistilodio es una estructura secretora, sin que en la literatura consultada aparezca ningún reporte estructural o bioquímico al respecto en *C. elegans*.

En la madurez, las flores masculinas de *C. elegans* producen una gota de néctar que se localiza en el estigmodio del pistilodio. La presencia del néctar, el color de las flores y su dioicismo hacen pensar en una polinización zoófila o entomófila, sin embargo nada se conoce al respecto.

El propósito del presente estudio fue demostrar estructuralmente la naturaleza secretora del pistilodio de *C. elegans* mediante el conocimiento de la anatomía y la ultraestructura de las células que bordean el canal interno.

ANTECEDENTES

La familia de las palmas (Arecaceae) está compuesta por 206 géneros y cerca de 2700 especies con distribución tropical y subtropical (Cronquist, 1981). Las palmas son Angiospermas de gran importancia económica y biológica. Constituyen uno de los grupos de plantas tropicales que mejor se conocen taxonómicamente, aunque no se sabe mucho sobre su fisiología, y debido al gran significado que tienen en las comunidades se han realizado diversos estudios ecológicos sobre ellas (Tomlinson, 1990).

Los productos de las palmas se utilizan tanto en las localidades donde se encuentran como en todo el mundo. Entre las de mayor importancia tenemos a la palma de aceite o *Elaeis guineensis*, al cocotero o *Cocos nucifera*, y a *Phoenix dactylera* o palma de dátíl; las de menor importancia económica son fuente de cera, como *Copernicia cerifera*, de caña, azúcar, fibra, almidón, etc. (Hickey y King, 1981; Tomlinson, 1990). En México se utilizan los productos de las palmas desde tiempos remotos (Rzedowski, 1978). Los frutos y semillas de muchas especies nativas son comestibles. Los troncos se emplean en la construcción de casas y las hojas, que son lo que más se utiliza y de lo que mayor beneficio se obtiene, se usan como material para tejados, techos, bolsos, etc. (Castillo, Gallardo y Johnson, 1994; Rzedowski, 1978; Tomlinson, 1990).

Las palmas son plantas muy antiguas y se encuentran entre las primeras familias de Angiospermas que han sido reconocidas en el registro fósil (Barba y Romero, 1993).

En México, ha habido recientes hallazgos de palmeras fósiles en el Norte de la República (Ricalde, 1994).

Moore (1973) con base en los caracteres morfológicos y criterios de especialización, ordenó a las palmas en cinco líneas evolutivas reconociendo 15 grupos principales. Aunque esta clasificación no es formal, es adecuada y en ella se basan Dransfield y Uhl (1986) que utilizan las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Botánica para seleccionar los nombres. De acuerdo a esta clasificación el género *Chamaedorea* se ordena de la siguiente manera:

Clase: Monocotiledonea

Superorden: Areciflorae

Orden: Principes

Familia: Arecaceae

Subfamilia: Ceroxyloideae

Supragénero: Hyophorbeae

Género: *Chamaedorea*

I. DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO *Chamaedorea* Willd (ARECACEAE)

Stanley y Steyermark (1958) Aguilar (1986).

El género *Chamaedorea* Willd. es un grupo de palmas dióicas que varían en tamaño y forma. Son plantas arbustivas o herbáceas, perennes, erectas y con raíces fulcrantes. Tienen diferentes tipos de tallos: múltiples, erectos, largos solitarios y, algunas veces, rizomatosos. Hojas simples o bífidas, raramente redondeadas en el ápice, pinnatisectas o paripinnadas, peciolo delgado y cilíndrico. Presentan una vaina en la base del peciolo que rodea al tallo, la cual puede ser corta o elongada, estar muy cerrada o casi totalmente abierta. La inflorescencia es simple o ramificada, con un eje o raquis que se subdivide en raquillas. Nace entre o debajo de las hojas. La forma y tipo de la inflorescencia es considerada como característica secundaria para la identificación de algunas especies. Las flores, están subinmersas en las raquillas, generalmente son muy numerosas y arregladas en forma densa o laxa en el raquis o raquilla; son pequeñas, sésiles, trímeras (3 sépalos, 3 pétalos, 3 carpelos, 6 estambres). Las flores pistiladas con gineceo sincárpico, estilo ausente, ovario súpero, trilobulado.

Las "camedoras", como se les conoce comunmente, son endémicas de América y se extienden desde México hasta Brasil y Bolivia, ocupando principalmente las regiones tropicales y templadas, la mayoría se encuentran en Centroamérica y, especialmente, en México que tiene 49 especies, Guatemala 35, Costa Rica 29 y Panamá 30 (Barba y Romero, 1993). Los hábitats naturales de *Chamaedorea* en México son zonas de selva alta, selva baja perennifolia y zonas de selva alta o mediana subperennifolia, localizadas en áreas de las serranías de los estados de

Oaxaca, Tabasco, Chiapas, Veracruz, Campeche y Quintana Roo (Barba y Romero, 1993).

II. DESCRIPCIÓN DE *Chamaedorea elegans* Mart. (ARECACEAE)

Stanley (1920), Stanley y Steyermark (1958), Aguilar (1986).

La camedora que siempre encabeza la lista de las palmas de ornato es *C. elegans* o palma elegante como se le conoce comunmente, ya que tiene gran tolerancia a la sombra, resiste temperaturas hasta de pocos grados bajo cero y largos períodos sin agua (Barba y Romero, 1993). Para su mejor comercialización en arreglos y adornos florales, el follaje no debe estar dañado; por ello, en las localidades de colecta se escogen las pinnas de las hojas más jóvenes, contribuyendo así a la mortalidad de los individuos. Debido a que la recolección de hojas se realiza en comunidades naturales, algunas de las poblaciones ya han desaparecido, por lo que los colectores se han trasladado a otras localidades para explotarlas (Barba y Romero, 1993; Rzedowski, 1978).

Vosters (1975) observó que en México *C. elegans* estaba en peligro de extinción. En 1988 la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y Recursos Naturales la reportó junto a otras 13 especies de camedoras, en la categoría de "amenazada" (Barba y Romero, 1993).

C. elegans es una planta dióica, y su inflorescencia con flores masculinas tarda más o menos 3 meses en desarrollarse completamente. Las flores, a pesar de no medir

más de 3 mm, son muy llamativas por ser de color amarillo canario y podemos encontrar decenas de ellas. Son trímeras y en el centro presentan un pistilodio rodeado por seis estambres. En la madurez presentan una gota de néctar sobre el estigmodio trilobulado que sobresale de sus pétalos. Cervantes (1993) al describir el desarrollo de la antera en *C. elegans* encontró que los granos de polen ya están maduros cuando la flor está en antesis.

Generalmente los estudios se concentran más en el pistilo de las flores pistiladas que en el pistilodio de las flores estaminadas de los taxa con flores unisexuales (Schmid, 1983). *Maxuberretia rupicola*, *M. fortadoana* (Uhl, 1978b) y las cinco especies del género *Hyophorbe* (Uhl, 1978a) presentan pistilodio (Fahn, 1979).

En la literatura revisada no se encontraron reportes sobre la estructura del pistilodio de *C. elegans*, ni sobre la función secretora que éste pudiera tener.

III. POLINIZACIÓN

La idea de que la polinización en palmas es exclusivamente anemófila ha sido sustituida por observaciones de campo que han demostrado que aunque la polinización por viento ocurre frecuentemente, existen otros mecanismos de transporte de polen (Henderson, 1986; Tomlinson, 1990; Schmid, 1983). Debido a que muchas veces las inflorescencias se encuentran muy altas y con flores pequeñas, y a que las flores masculinas y femeninas tienen períodos de antesis y receptividad muy cortos y desfasados, es difícil observar a los polinizadores.

Existen observaciones de campo en las que se sugiere que el color de las flores y el hábitat con poco viento y poca lluvia, en el que se encuentran algunas palmas, se relaciona con la polinización por insectos. *Ptychosperma macarthurii*, *Hydriastele microspadix*, *Nypa fracticans* y *Bractis sp.* son visitadas por abejas, moscas y escarabajos, pero no se ha observado que transporten el polen de una flor masculina a una femenina (Essig, 1971 y 1973; Uhl y Moore, 1977b).

Existen áreas del conocimiento sobre las palmas en las que no existen muchos estudios aplicados, se conoce poco sobre las enfermedades económicamente importantes de las palmas, y tampoco se sabe mucho sobre la genética, nutrición y desarrollo (Moore, 1977, cit. en Tomlinson, 1990).

Debido a la importancia que tienen los polinizadores en la biología reproductiva de las palmas se han empezado a estudiar las estructuras secretoras de néctar (Tomlinson, 1990), puesto que se ha demostrado que éstas se encuentran asociadas con la polinización biótica.

IV. NECTARIOS

Las estructuras relacionadas con la secreción varían ampliamente en el grado de especialización y en su localización en la planta. Encontramos estructuras secretoras externas como los tricomas, hidátodos, nectarios, así como estructuras secretoras internas, los laticíferos (Cutter, 1978; Esau, 1972).

Caspary (1848) demostró que el néctar es producido por un tejido especial y no por los haces vasculares. Behrens (1879) clasificó a los nectarios no sólo anatómicamente sino por el modo de secreción. Bonnier (1879) los clasificó por su localización en las diferentes partes de la flor (citados en Fahn, 1952). Los órganos secretores de néctar de las plantas varían en su estructura y topografía así como en la manera en la que secretan.

Daumann (1970) define a los nectarios como regiones más o menos localizadas, en las partes de la planta en las que el néctar es exudado regularmente. Un nectario consiste en un tejido especializado que difiere histológicamente del tejido vecino (Fahn, 1974).

Según su ubicación en la planta, los nectarios pueden ser florales, si se encuentran en la flor, o extraflorales si se encuentran en las partes vegetativas. Pueden estar a nivel superficial del órgano que los presenta, formar una protuberancia o estar inmerso en él (Fahn, 1979).

El nectario septal sólo se presenta en las Monocotiledóneas y es el más frecuente en las palmas (Esau, 1972; Schmid, 1983). Nectario septal es la cavidad nectarífera (secretora de néctar o azúcar) que resulta de la fusión incompleta de los carpelos adyacentes (Esau, 1972; Schmid, 1985, 1988; Tomlinson, 1990). Puede ser estrictamente externo, interno con abertura no nectarífera al exterior, o combinado (Schmid, 1985). Entre las palmas estos nectarios los poseen: *Arenga*, *Asterogyne*, *Borassus*, *Butia*, *Calyptrocalyx*, *Cocos*, *Corypha*, *Geonoma*, *Hyophorbe*, *Hyphaene*, *Latania*, *Ptychosperma* y *Sabal* (Tomlinson, 1990).

El néctar es una solución secretada por los nectarios, que contiene azúcar (Fahn, 1974; Schmid, 1988). Éste puede ser exudado directamente al exterior del nectario ya sea por tricomas unicelulares como en *Lonicera*, por tricomas multicelulares como en *Abutilon* (Fahn, 1979) o por estomas como en *Tropaeolum* y *Vinca* (Rachmilevitz y Fahn, 1973, 1975).

Las células responsables de la secreción de néctar en los nectarios presentan características ultraestructurales que las diferencian de las células adyacentes no secretoras. Presentan un citoplasma denso rico en ribosomas, retículo endoplásmico, dictiosomas, mitocondrias, grandes vacuolas, pared celular delgada, aumento del plasmalema y proyecciones de la cutícula (Cutter, 1978; Luttge, 1971; Fahn y Benouaiche, 1979; Durkee, 1983; Arumugasamy *et al*, 1990). El retículo endoplásmico es el principal organelo involucrado en la secreción de néctar. El aumento del plasmalema forma espacios extracitoplásmicos que con las invaginaciones, pueden facilitar el contacto de la membrana con el retículo endoplásmico y mitocondrias (Luttge, 1971).

Eymè (1966) menciona que el néctar de *Musa paradisiaca* es secretado mediante vesículas; Fahn y Rachmilevitz (1970) encuentran que las vesículas son derivadas del retículo endoplásmico. Daumann (1970) menciona que la secreción puede ser por la cutícula y la pared celular. En ocasiones la cutícula no se rompe por lo que el néctar se secreta por capilaridad como en *Asterogyne martiana* (Schmid, 1983).

OBJETIVO GENERAL.

Estudiar la estructura del pistilodio en las flores masculinas de *C. elegans* y relacionarla con la actividad secretora del néctar.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Estudiar la estructura del pistilodio en dos etapas diferentes del desarrollo: la etapa presecretora y la etapa secretora.
2. Estudiar la ultraestructura de las células que bordean el canal del pistilodio.

MATERIAL Y MÉTODOS

Este trabajo se realizó con botones florales y flores en diferentes etapas de desarrollo de una planta masculina de *C. elegans* cultivada en el interior del Laboratorio de Citología, de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Los cambios de coloración que presentaron las flores durante el desarrollo de la inflorescencia se utilizaron para determinar los tiempos de colecta.

De esta manera se consideró como:

Etapa I- la base del botón floral está amarilla; once semanas después de que la inflorescencia emerge de la bráctea.

Etapa II- el botón floral está totalmente amarillo; doce semanas después de que la inflorescencia emerge de la bráctea.

Etapa III- la flor está en antesis; de uno a dos días después de que la flor está totalmente amarilla.

Etapa IV- cuando aparece la gota de néctar sobre el estigmodio del pistilodio; un día después de la antesis.

PRUEBAS HISTOQUÍMICAS

El material que se utilizó para las pruebas histoquímicas fue fijado en F.A.A (formol-alcohol etílico-ácido acético) y se incluyó en parafina (Johansen, 1940). Se realizaron las siguientes pruebas histoquímicas:

- 1.- Azul Negro de Naftol para proteínas (M. E. Engleman, com. per.).
 - 2.- Rojo "O" de Aceite para lípidos. (M. E. Engleman, com. per.).
 - 3.- Ácido peryódico reactivo de Schiff para polisacáridos insolubles (Jenzen, 1962).
- Los cortes (8 a 10 μm) fueron realizados en un microtomo de rotación *American Optical*.

ESTUDIO ESTRUCTURAL Y ULTRAESTRUCTURAL

El material colectado fue fijado en glutaraldehido-paraformaldehido 6:3 en amortiguador de colidina 0.1 M, pH 7.2 con sacarosa al 8% durante 20 h a 4 °C. La mitad de este material fue postfijado en tetraóxido de osmio por 1 h a 4 °C. Todo fue deshidratado en alcoholes graduales y se realizó una preinclusión lenta en óxido de propileno-Epon 812 1:1 por 48 h, óxido de propileno-Epon 812 1:2 por 72 h y en resina pura durante 24 h; se polimerizó a 60 °C.

Los cortes transversales y longitudinales fueron realizados en un ultramicrotomo *Sorvall mt2-b* con cuchilla de diamante Polyscience de 3mm. Los cortes semifinos (0.8 a 2 μm de grosor) se tiñeron con azul de toluidina y se observaron bajo el microscopio fotónico.

Los cortes ultrafinos (90nm de grosor) fueron contrastados con acetato de uranilo y citrato de plomo y se observaron en el microscopio electrónico de transmisión *Zeiss 109*.

Material fijado en F.A.A. fue deshidratado en series graduales de alcoholes hasta el alcohol absoluto y un cambio en acetona pura. El material se desecó a punto crítico de 2 (Campana de presión Chamber C.P.A. II) para posteriormente bañarlo con oro en una campana de ionización (Joel-JFC 1100). Se observó al microscopio electrónico de barrido *JMS-35*.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La inflorescencia de *C. elegans* de plantas mantenidas en condiciones de laboratorio tiene alrededor de 1050 flores y tarda tres meses en desarrollarse. Durante este período, se observan diferentes características morfológicas: cuando la inflorescencia emerge de la bráctea es de color verde amarillento (lámina 29 B7; Kornerup y Wanscher, 1978) y después de ocho o nueve semanas, los botones florales adquieren un color verde oscuro (lámina 29 E7; Kornerup y Wanscher, 1978). Aproximadamente once semanas después de que la inflorescencia emerge de la bráctea, la base de los botones florales es de color amarillo cadmio (lámina 2 A8; Kornerup y Wanscher, 1978) y éstos tardan más o menos una semana en estar totalmente amarillos y uno o dos días más en estar en antesis. Después de uno o varios días en antesis, la flor presenta una gota de néctar sobre el estigmodio y se secreta durante tres días. La flor se seca y cae si se le quita el néctar en cualquier momento de la secreción. Este patrón de coloración y antesis de las flores no fue siempre igual en todas las inflorescencias observadas; en algunas ocasiones, la flor estaba en antesis a pesar de tener las puntas de los pétalos, e incluso en ocasiones hasta la mitad de ellos, de color verde obscuro. Estas características son asincrónicas en la inflorescencia, a diferencia de lo observado por Cervantes en esta especie (com.per. 1993).

El néctar secretado, se va acumulando desde la región del cuello, y al aumentar su volumen sube hasta alcanzar el estigmodio acumulándose en forma de una gota.

Morfología externa del pistilodio

El pistilodio de *C. elegans* es una estructura adaptada para la secreción de néctar que se localiza en las flores masculinas de la planta y corresponde a la definición de pistilodio de Font Quer (1973). Está formado por tres carpelos (carpelodios) fusionados y, morfológicamente se pueden distinguir tres regiones: la región basal, la región media y la región apical. Esta misma conformación fue reportada para *C. elegans* por Cervantes (1993).

La región basal es globosa y correspondería al ovario en un pistilo funcional (Fig. 1); la región media es más angosta y tiene forma de tubo, con entrantes y salientes que dan la apariencia de costillas externas y corresponde al estilodio (Fig. 2); la región apical, formada por los ápices de los carpelos unidos en toda su longitud exceptuando el final donde se encuentran libres formando la zona del estigmodio en la que cada carpelo posee un abultamiento central (Fig. 2). La epidermis externa del pistilodio está cubierta por una cutícula y presenta estomas (Fig. 1). Los seis estambres están alrededor del pistilodio insertados en la parte media de la región basal del pistilodio a través de un filamento corto (Fig. 1).

Esta morfología corresponde en general, a los pistilodios descritos para algunos géneros de la familia Arecaceae; *Cocos nucifera* (Narayana, 1937), *Pseudophoenix sargentii*, *Metroxylon sp.*, *Roystonea hispaniolana* (Tomlinson, 1990), *Ptychosperma macarturii* (Essig, 1973; Uhl 1976) y *Asterogyne martiana* (Schmid, 1983).

Estructura

La estructura interna del pistilodio es compleja y se observan adaptaciones tendientes a desempeñar la función secretora. La región basal del pistilodio está formada, en la capa más externa, por una cutícula y una capa de células epidérmicas que rodean un cuerpo sólido de células parenquimáticas. Dispersos en el tejido parenquimático hay seis haces vasculares que irrigan a cada una de las anteras penetrando a través del filamento (Esq. 1A). En el centro del tejido del receptáculo hay tres haces vasculares que penetran hasta la base del estilodio en donde se encuentran las células con características secretoras (Esq. 1A y Fig.6). El tejido vascular no está en contacto con las células con características secretoras y están separadas por varios estratos de células de parénquima semejantes a las descritas por Durkee (1983). La región basal del pistilodio está formada por una masa celular sólida en casi todo su volumen y no presenta lóculos como se describe para el pistilodio de *Ptychosperma* (Uhl, 1976) (Esq. 1A), sin embargo en la región de transición entre éste y el estilodio (cuello), aparece una abertura o canal de forma triangular bordeada por las células secretoras de néctar (Esq. 1B; Figs. 2, 5, 6 y 7). Esta estructura triangular se prolonga a lo largo del estilodio formando un canal con tres radios cuyas paredes también están tapizadas de células secretoras (Fig. 8). En la parte media del estilodio, las paredes internas del canal y de los tres radios se hacen irregulares y protruyen hacia la luz del canal formando abultamientos que pueden ser tan grandes que llegan a abarcar casi toda la luz del canal (Esq. 1C). Las células que bordean esta parte del canal no muestran las características de las células secretoras (Figs. 2 y 4).

La parte interna de la abertura triangular en la base del estilodio (Fig. 5, 6 y 7), así como las paredes internas de los radios, están formadas por células epidérmicas con claro aspecto secretor que se va acentuando a medida que ésta estructura madura y se vuelve funcional en cuanto a la secreción de néctar se refiere. Estas células secretoras sólo se encuentran desde la región basal del estilodio hasta antes de que las paredes del canal se hagan irregulares. Bajo microscopía fotónica, las células secretoras presentan el citoplasma densamente teñido, núcleo relativamente grande, son isodiamétricas y presentan una cutícula delgada. Durkee (1983) da estas mismas características para las células secretoras, Fahn y Benouaiche (1979) las describen para *Musa paradisiaca*.

La función secretora de néctar del pistilodio de *C. elegans* la presentan también otras especies de palmas (Narayana, 1937; Essig, 1973; Uhl, 1976, 1978a; Schmid, 1983; 1985; Tomlinson, 1990).

El nectario septal sólo lo presentan las Monocotiledóneas y es el más común en la familia Arecaceae (Fahn, 1979; Daumann, 1970; Schmid, 1983). Entre los géneros citados con nectarios septales encontramos a *Arenga*, *Asterogyne*, *Borassus*, *Butia*, *Calypocalyx*, *Cocos*, *Corypha*, *Geonoma*, *Hyophorbe*, *Hyphaene*, *Latania*, *Ptychosperma* y *Sabal* (Tomlinson, 1990). *C. elegans* presenta un nectario septal que está localizado en la base del estilodio.

La ubicación del nectario de *C. elegans* en la zona de transición entre la región basal del pistilodio y el estilodio, coinciden con la clasificación morfológica de los nectarios septales en palmas que hace Schmid (1983). En ella los separa en dos

tipos: nectarios externos, en los que la secreción del néctar es en los surcos externos que se encuentran en el radio septal y nectarios internos, en los que cuando hay surcos externos no son secretores siendo la secreción sólo en las cavidades internas que están en el radio septal del ovario. En este tipo de nectarios, las aberturas nectaríferas pueden estar localizadas en diferentes partes: 1) en la parte inferior del ovario, 2) en la parte media del ovario, 3) en la parte superior del ovario, 3) en la parte superior del ovario o base del estilo y 4) en la parte media o apical del estilo.

Al observar cortes transversales la cavidad nectarial puede ser de diferentes formas: lineal, elíptica o lenticular, ondulada y laberíntica (Schmid, 1985; 1988). A diferencia de *Cocos nucifera* que presenta tres nectarios septales separados, *C. elegans* tiene una cavidad nectarial trirradiada del tipo no-laberíntica en la base del estilodio, (Esq. 1b; Fig. 5, 6, 7 y 8) igual a la descrita para *Asterogyne martiana* (Schmid, 1983; 1985) y en la parte media una cavidad común tendiendo a ser laberíntica (Esq. 1b y Fig. 2). Siendo nuevamente trirradiada no laberíntica en el ápice del estilodio (Esq. 1d y Fig. 3) Esta descripción coincide con la dada por Bernardello *et al.* (1991) para el pistilo de *Deuterocolmia schreiteri* (Bromeliaceae), quien también menciona que las irregularidades de las paredes de la cavidad que se forman dan como resultado un aumento de la superficie de secreción. Al igual que sucede en *C. elegans*.

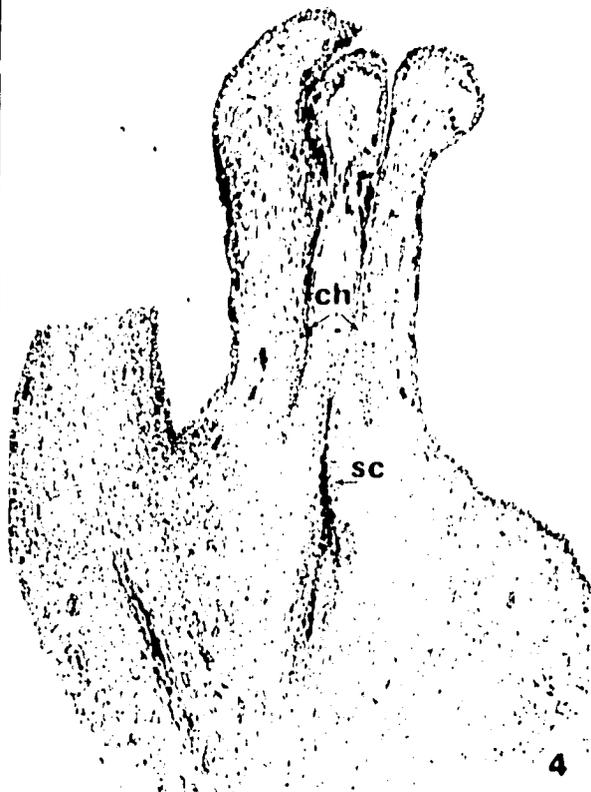
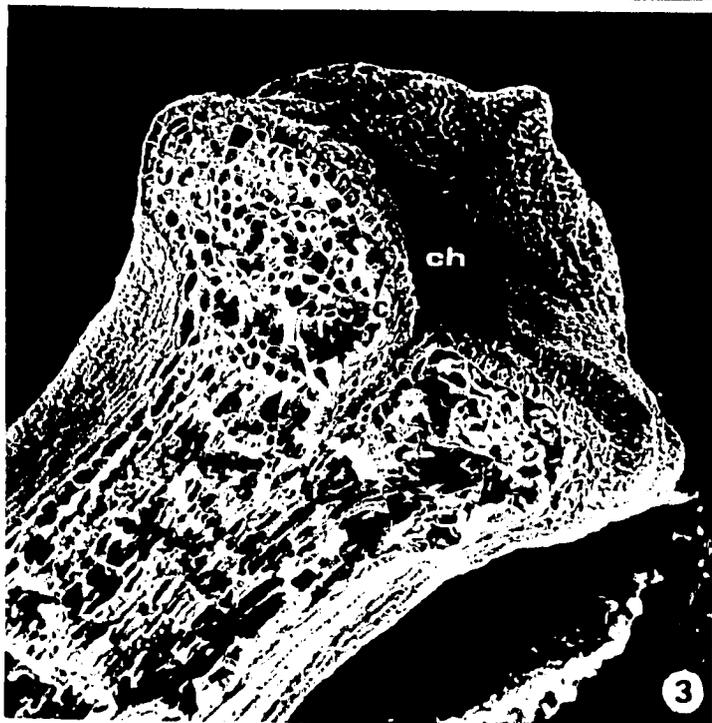
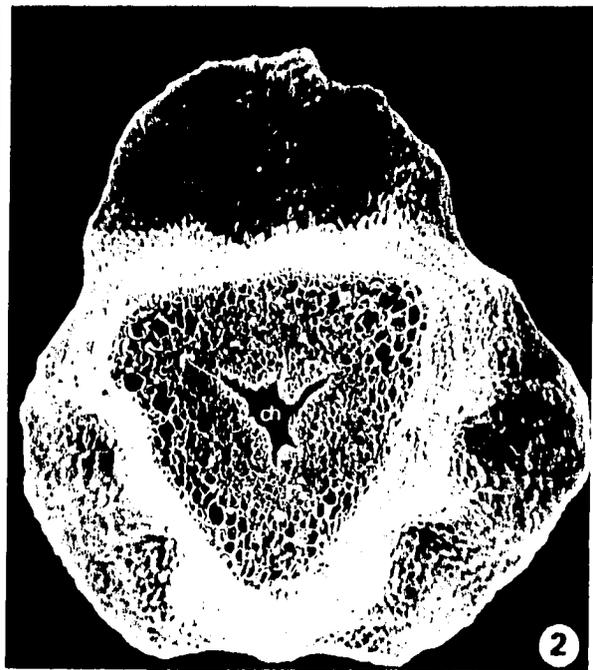
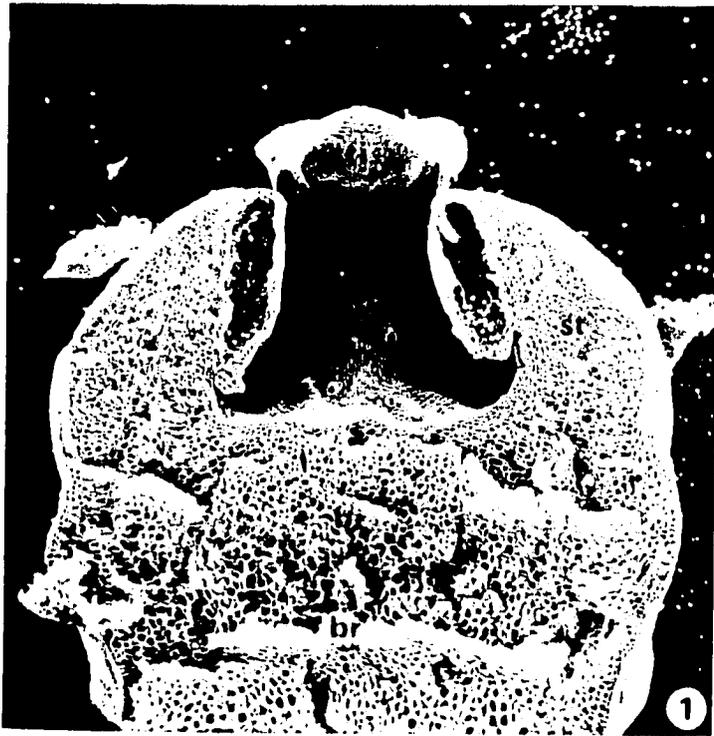
LAMINA I

Fig. 1. Corte longitudinal de una flor masculina en anthesis.
Se observa: estambres (st); estilodio (sty); estigmoide (sti); región basal (br). M.E.B. X 360

Fig. 2. Corte transversal de la región media del estilodio.
Se observa: canal (ch); radios (r). M.E.B. X 120

Fig. 3. Corte longitudinal del estilodio y de la zona del estigmodio.
Se observa: canal (ch); células epidérmicas (ec) M.E.B. X 120

Fig. 4. Corte longitudinal del pistilodio. Se observa: canal (ch); epidermis de células secretoras (sc). C.C. X 43



ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

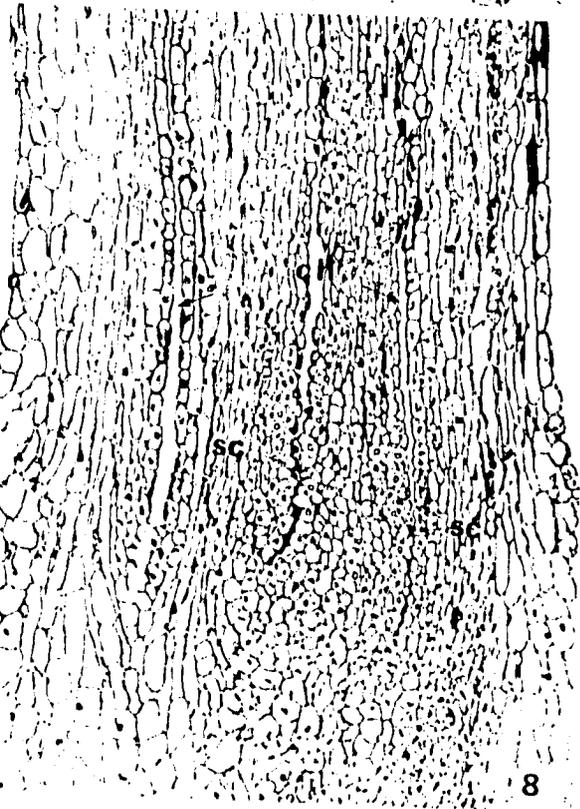
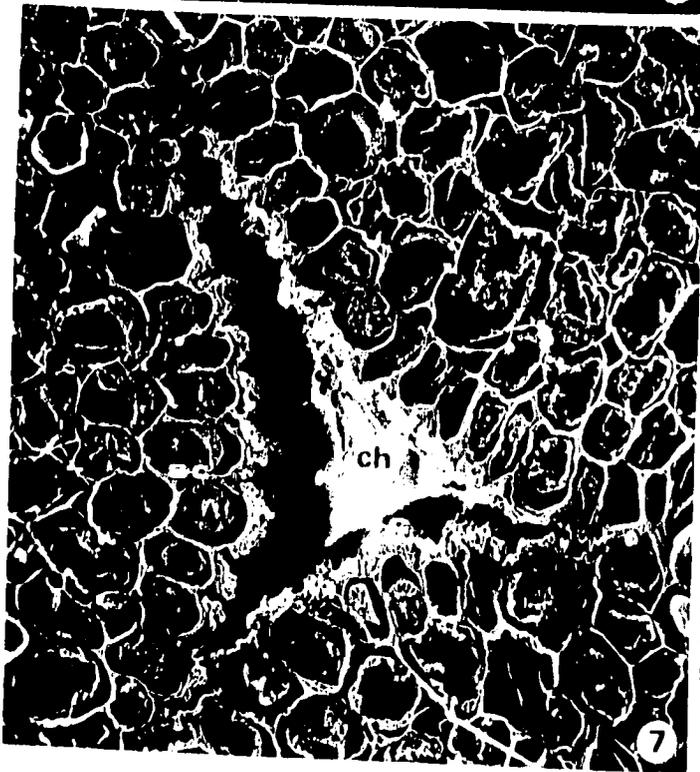
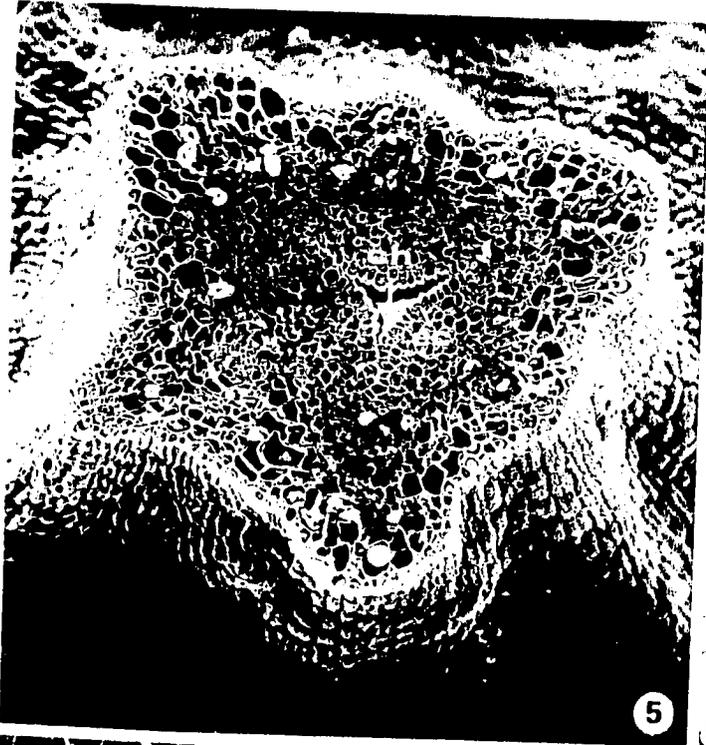
LAMINA II

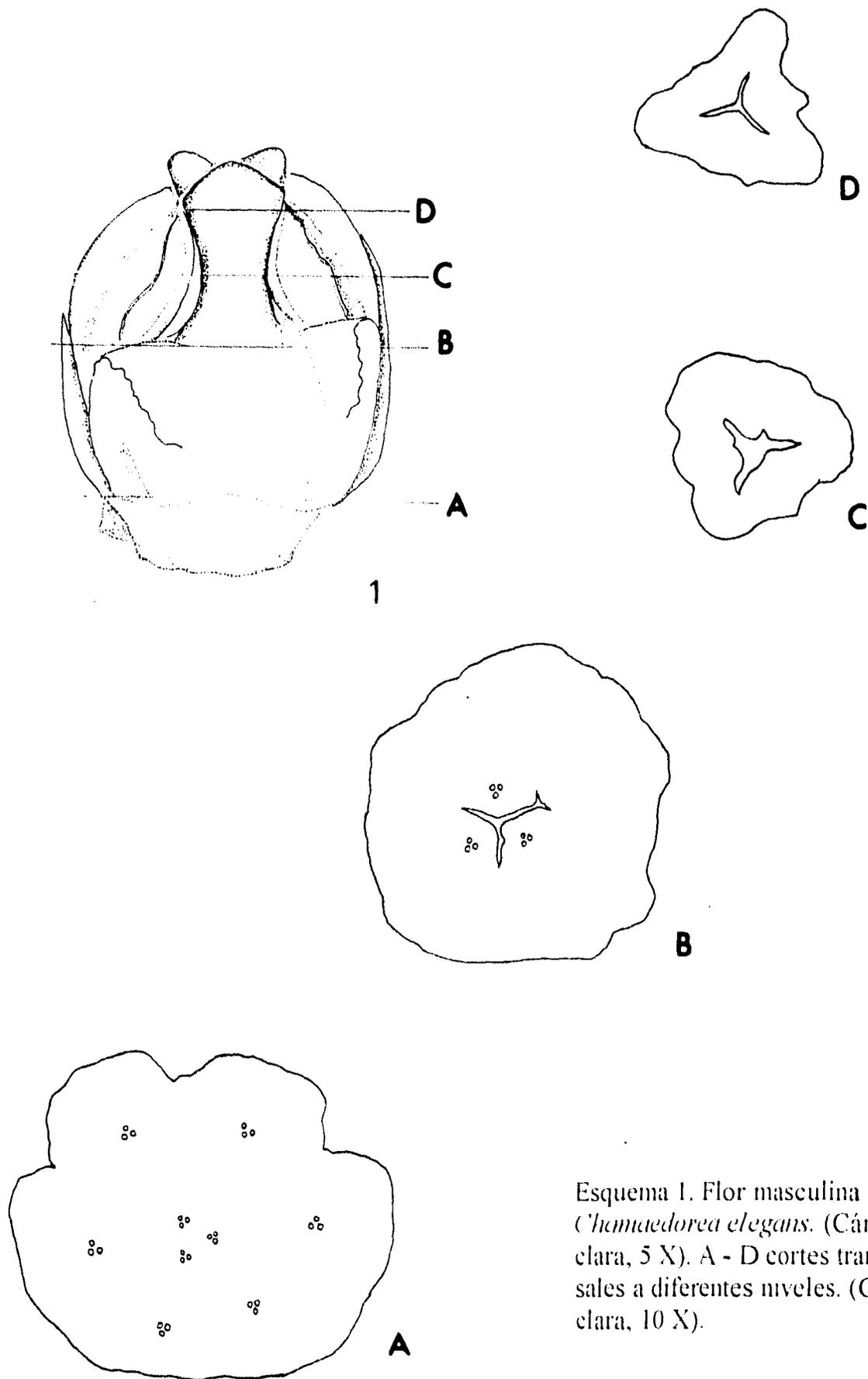
Fig.5. Corte transversal de la base del estilodio. Se observa: células epidérmicas (ec); canal (ch). M.E.B. X 180

Fig.6. Corte transversal de la base del estilodio. Se observa: células secretoras (sc); haces vasculares (vb); canal (ch). C.F. X 1733

Fig.7. Corte transversal de la base del estilodio. Se observa: canal (ch); cutícula (c); células epidérmicas (sc). M.E.B. X 860

Fig.8. Corte longitudinal del pistilodio. Se observa: células secretoras (sc); canal (ch). C.F. X 100





Esquema 1. Flor masculina de *Chamaedorea elegans*. (Cámara clara, 5 X). A - D cortes transversales a diferentes niveles. (Cámara clara, 10 X).

Secreción

Durante el desarrollo de la flor masculina de *C. elegans*, se pueden apreciar dos etapas en el proceso de secreción del néctar: una etapa presecretora y una etapa secretora.

Etapas presecretora

La pared interna de la cavidad nectarífera del pistilodio está formada por células epidérmicas con claro aspecto secretor que se va acentuando a medida que esta estructura madura y se vuelve funcional en cuanto a la secreción de néctar se refiere. Estas células secretoras sólo se encuentran en la parte basal del estilodio (Esq. 1b y Fig. 6) hasta antes de que las paredes del canal se hagan irregulares a la mitad del estilodio.

En la etapa presecretora los botones florales son verdes con la base amarilla. Durante esta etapa, las células secretoras que bordean el canal presentan una cutícula delgada (Fig. 9). El citoplasma es denso y granuloso con numerosos organelos. Hay un alto número de mitocondrias (Figs. 10 y 11). El núcleo es grande y más o menos central con cromatina densa o condensada, adosada a la envoltura nuclear y en pequeños grumos distribuidos en el nucleoplasma. Presentan un gran nucleolo (Fig. 11). Hay retículo endoplásmico distribuido por todo el citoplasma, observándose un alto contenido de ribosomas, tanto unidos al R.E como libres (Figs. 12 y 17). Se observan dictiosomas distribuidos en el citoplasma y cerca del núcleo (Figs. 10 y

14). Hay vacuolas de diferentes tamaños con material electrodenso en su interior pero en su mayoría se observan pequeñas vacuolas que coalescen (Figs. 11 y 12). Se encuentran plasmodesmos en células subepidérmicas y epidérmicas y se pueden apreciar pequeñas vesículas cerca de ellos (Fig. 14). El plasmalema empieza a separarse en algunas regiones de la pared celular, dejando un espacio denominado "espacio extracitoplásmico" (Fig. 13).

Las características descritas para esta etapa, son básicamente las mismas que se encontraron en la literatura para diferentes nectarios de diferentes especies (Fahn y Benouaiche, 1979; Rachmilevitz y Fahn, 1973; Durkee, 1983). Estas características se presentaron en los botones florales correspondientes a la etapa I descrita en la metodología.

Etapa secretora

Esta etapa corresponde a las etapas II, III y IV descritas en la metodología. Durante esta etapa las flores presentan diferentes características que van desde un color totalmente amarillo, hasta presentar en su parte apical una abertura triangular que marca la antesis y con la gota de néctar en el estigmodio.

Las células epidérmicas que bordean el canal de secreción en esta etapa son células polarizadas, encontrándose grandes vacuolas en la parte adyacente al canal y el citoplasma condensado en el extremo basal (Figs. 15 y 16). Hay numerosas

invaginaciones de la pared celular (Figs. 15 y 16). El R.E aumenta, en algunos sitios se observa acomodado en forma de lamelas paralelas, los extremos de las cisternas de R.E se ensanchan por la acumulación de material. Se observa retículo endoplásmico rugoso (Figs. 15, 16 y 17).

El espacio extracitoplásmico es mayor y en él se observa material electrodenso que puede ser producto de la secreción del néctar (Fig. 18). A diferencia de *Plumeria* (Mohan e Inamdar, 1986) y *Euphorbia nerifolia* (Arumugasamy *et al*, 1990) en *C. elegans* no se observó la desaparición de la lamina media.

La presencia de R.E rugoso en ambas etapas sugiere un papel importante en la síntesis y/o en el transporte de la secreción. El arreglo paralelo del R.E. igual al que presenta *C. elegans* en la etapa secretora se ha descrito en *Musa* (Fahn & Benouaiche, 1979) que secreta una gran cantidad de néctar, y en *Vinca major* quien presenta un nectario pequeño y que en poco tiempo secreta una gran cantidad de néctar (Rachmilevitz & Fahn, 1973).

Las invaginaciones del plasmalema también han sido mencionadas para *Musa paradisiaca* (Fahn & Benouaiche, 1979) y *Euphorbia nerifolia* (Arumugasamy *et al*, 1990). Fahn y Rachmilevitz (1970) consideran que las células secretoras de néctar alcanzan el mayor número de invaginaciones con el inicio de la secreción. El plasmalema invaginado y el espacio extracitoplásmico que se forma, facilitan el contacto de la membrana con el retículo endoplásmico y el vaciado de las vesículas de secreción (Luttge, 1971).

La presencia de la cutícula en *C. elegans* se detectó mediante la prueba histoquímica con Rojo "O" de aceite. Schmid (1985) considera la ausencia o presencia de cutícula delgada como una de las características distintivas de los nectarios septales, así también menciona que la secreción puede ser a través de la pared celular y de la cutícula ya sea que esta última permanezca intacta o se rompa. Daumann (1970) encontró que en seis especies de palmas el néctar se secretaba a través de la pared celular y que la cutícula permanecía intacta (Schmid, 1983). En *C. elegans* se encontraron proyecciones de la cutícula en las que se observa lo que podrían ser canales de secreción (Fig. 19), y en algunas de las proyecciones se observaron lo que podrían ser zonas de ruptura de la cutícula (Fig. 15). En la literatura consultada no se encontró información sobre el modo en que el néctar es secretado ni tampoco estudios ultraestructurales en nectarios de palmas.

Las etapas que se determinaron con base a las características que presentan los botones durante su desarrollo hasta la antesis, no coinciden con las características ultraestructurales que presentan las células secretoras. Esto dificultó la delimitación entre la etapa presecretora y la secretora. Sin embargo, la etapa presecretora aquí descrita podría considerarse como una etapa próxima a la de secreción. Por ello no se pudo determinar si el número de dictiosomas cambia de una etapa a otra.

Hasta hace poco tiempo se creía que la polinización en palmas era exclusivamente anemófila (Uhl y Moore, 1977b). Existen observaciones de campo en las que se muestra que la polinización entomófila existe en muchas palmas (Henderson, 1986; Uhl y Dransfield, 1987). Entre los polinizadores observados están las avispas y abejas de las familias Halictidae y Apidae, las moscas de tamaño mediano de las

familias Syrphidae y Calliphoridae, y las pequeñas de la familia Drosophilidae, así como los escarabajos Nitidulidae y Curculionidae (Essig, 1973).

La investigación sobre aspectos de la biología reproductiva de *C. elegans* podría continuarse haciendo un estudio químico fino sobre el contenido del néctar y, quizá, a través de su composición, podrían relacionarse con un posible polinizador.

También el estudio de campo es indispensable, así como conocer el desarrollo de las flores femeninas y de la semilla. Estos conocimientos permitirían saber como se reproducen en la naturaleza estas palmas y así poder proponer estrategias para su conservación.

LAMINA III

Fig.9. Célula presecretora. Cutícula (c); citoplasma(cy); canal (ch)
M.E.T. X 12,500

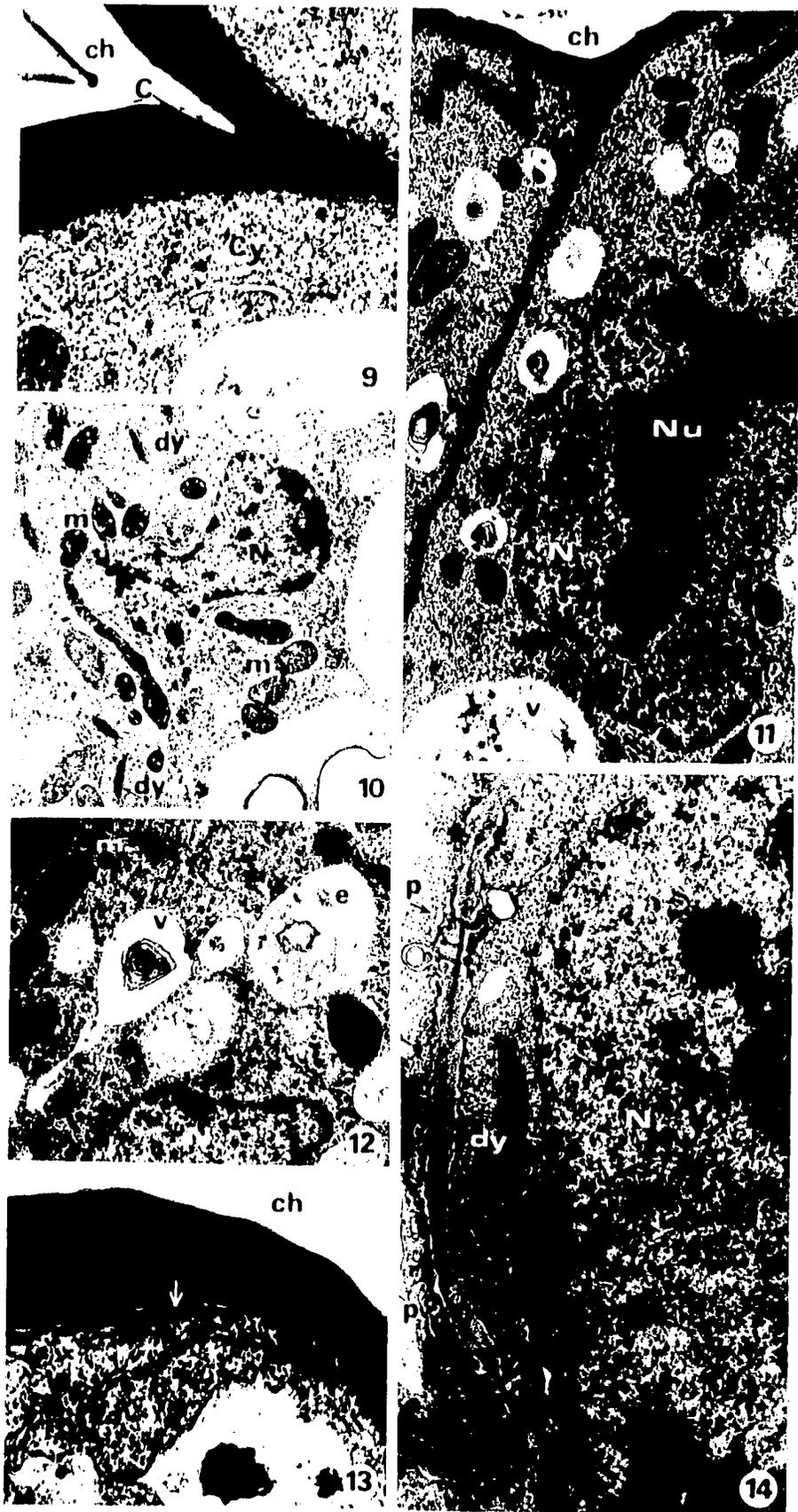
Fig.10. Célula presecretora. Mitocondrias (M); dictiosoma (dy); núcleo (N);
M.E.T. X 24,000

Fig.11. Célula presecretora. Canal (ch); núcleo (N); nucleolo (Nu); vacuolas (v).
M.E.T X 10,500

Fig.12. Célula presecretora. Vacuolas (v); material electrodensso (e); mitocondrias
(m). M.E.T.X 12,500

Fig.13. Célula presecretora. Canal (ch); espacio extracitoplásmico (←); ribosomas
(r). M.E.T. X 12,500

Fig.14. Célula presecretora. Núcleo (N); dictiosoma (dy), plasmodesmos (p). M.E.T.
X 23,000



LAMINA IV

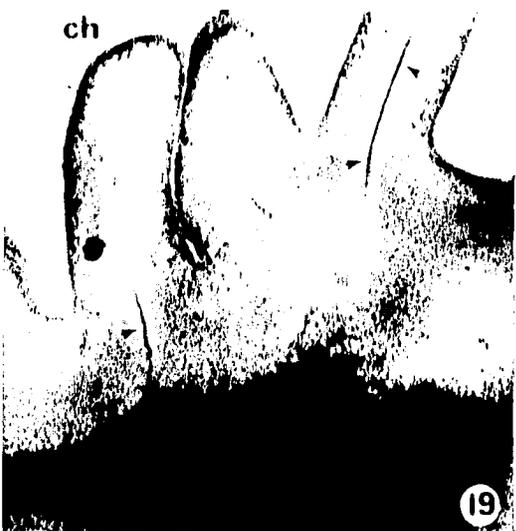
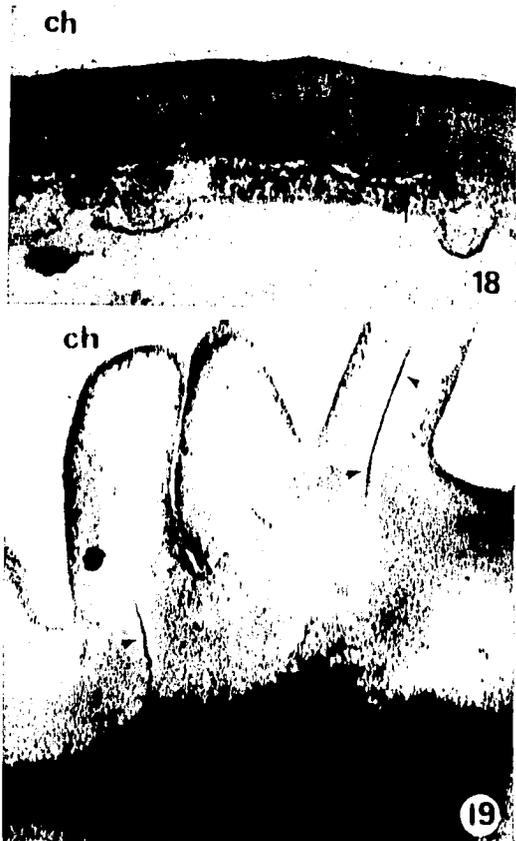
Fig.15. Célula secretora. Canal (ch); pared celular (cw); retículo endoplásmico (er). M.E.T. X 5,800

Fig.16. Célula secretora. Retículo endoplásmico (er); mitocondrias (M). M.E.T. X 9,000

Fig.17. Célula secretora. Retículo endoplásmico (er); invaginaciones de la pared (cw.in); núcleo (N); vacuola (v); canal (ch). M.E.T. X 5,800

Fig .18.Célula secretora . Canal (ch); espacio extracitoplasmático (◀); material electrondenso (e). M.E.T. X 30,000

Fig.19.Célula secretora . Canal (ch); canales de secreción (▶). M.E.T. X 31,400



CONCLUSIONES

En la base del estilodio se localiza una abertura triangular que forma un canal central a todo lo largo de esta estructura. La pared interna de este canal está formada por células epidérmicas con claro aspecto secretor, coincidiendo estas características secretoras con el tiempo de secreción del néctar. El pistilodio de *C. elegans* es la estructura floral involucrada en la secreción del néctar. La inflorescencia de *C. elegans* con flores tan llamativas, la gota de néctar durante la antesis, los granos de polen maduros cuando la flor está en antesis y la colocación interna de las anteras nos lleva a pensar que la polinización puede ser entomófila.

BIBLIOGRAFIA.

AGUILAR, A. R. 1986. EL Género *Chamaedorea* Willd. (Palmae) en el estado de Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Veracruzana. México. 138 pp.

ARUMUGASAMY, K.; SUBRAMANIAN, R.B. y J.A. INAMDAR. 1990. Cyathial nectaries of *Euphorbia neriifolia* L.: Ultrastructure and secretion. *Phytomorphology* 40: 281-288.

BARBA, A y J. ROMERO. 1993. La palma camedor. Historia natural y cultivo. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. U.N.A.M. 146 pp.

BARRY, D. 1957. Comments on *Chamaedorea* palms. *Principes* 1: 91-93.

BEHRENS, W. J. 1879. Die Nectarien del Blüten. *Flora* 62: 2-457.

BERNARDELLO, L. M.; GALETTO, L. y H. R. JULIANI. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67: 401-411.

BONNIER, G. 1879. Les Nectaires. Thèses Fac. Sci. Paris.

CASPARY, R. 1848. De nectariis. Elberfeldas.

CASTILLO, J.J; GALLARDO, N.R. y D.V. JOHNSON. 1994. The Pacaya Palm (*Chamaedorea tepejilote*;Arecaceae) and its Food Use in Guatemala. *Economic Botany* 48: 68-75.

CERVANTES, E. 1993. Desarrollo e histoquímica de las estructuras reproductivas de las flores masculinas de *Chamaedorea elegans* (Arecaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 63pp.

CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 1261 pp.

CUTTER, G.E. 1978. Plant Anatomy Part I. Ed. Arnold. London. 315 pp.

DAUMANN, E. 1970. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repertorium* **80**: 463-590.

DRANSFIELD, J y N.W. UHL. 1986. An outline of classification of palms. *Principes* **30**: 3-11

DOUGLAS, R. 1987. Growing Chamaedoreas: six simple leaved ones. *Principes* **3**: 55-63.

DURKEE, L.D. 1983. Ultrastructure of nectaries. In: "The Biology of nectaries".pp. 3-29. eds. B. BENTLEY y T. ELIAS (New York, U.S.A.: Columbia University Press).

ESAU, K. 1972. Anatomía Vegetal. Ed. Omega. Barcelona. 779 pp.

ESSIG, F.B. 1971. Observations on pollination in *Bractis*. *Principes* **15**: 20-24.

-----, 1973. Pollination in some New Guinea palms. *Principes* **17**: 75-83.

EYME, J. 1967. Nouvelles observations sur l'infrastructure de tissus nectarigènes floraux. *Botaniste* **50**: 169-183.

FAHN, A. 1952. On the structure of floral nectaries. *Botanical Gazette* **113**: 464-470.

-----, 1974. Plant Anatomy. Pergamon Press. Great Britain. 611 pp.

-----, 1979. Secretory tissues in plants. London Academic Press. 277 pp.

-----, y P. BENOUAICHE. 1979. Ultrastructure, development and secretion in the nectary of Banana flower. *Annals of Botany* **44**: 85-93.

-----, y T. RACHMILEVITZ. 1970. Ultrastructure and nectar secretion in *Lonicera japonica*. In: "New Research in plant Anatomy". pp. 51-56. ed. Cutter, R. London Academic Press.

FONT QUER, P. 1973. Diccionario de Botánica. Ed. Labor. Barcelona. 1244 pp.

HENDERSON, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review* **52**: 221-259.

HICKEY, M. y C.J. KING. 1981. 100 Families of flowering plants. Cambridge University Press. pp. 479-483.

JENSEN, D. A. 1940. Botanical Histochemistry. W. H. Freeman and Company. Sn. Francisco and London Co. 408 pp.

JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. Mc. Graw-Hill. New York. pp. 126-154.

KORNERUP, A. y J. H. Wanscher. 1978. Methuen Handbook of colour. Methuen 3rd Edition. 251 pp.

LUTTGE, U. 1971. Structure and function of glands. *A. Rev. Pl. Physiol.* **22**: 23-24.

MOHANE, J. S. y J. A. INAMDAR. 1986. Ultrastructure and secretion of extrafloral nectaries of *Plumeria rubra*. L. *Annals of Botany* **57**: 389-401.

NARAYANA, G. V. 1937. On the nectary secretion in the coconut flowers (*Cocos nucifera* Linn.). *Procc. Indian. Acad. Sci. Sect. B.* **6**: 224-229.

RACHMILEVITZ, T. y A. FAHN. 1973. Ultrastructure of nectaries of *Vinca rosea* L., *Vinca mayor* L. *Citrus sinensis* Osbeck cv. Valencia and its relation to the mechanism of nectar secretion. *Ann. Bot.* **37**: 19.

-----, y -----, 1975. The floral nectary of *Tropaeolum majus* L. The nature of the secretory cells and the manner of nectar secretion. *Ann. Bot.* **39**: 721-8.

RICALDE, O. 1994. Anatomía de ejes vegetativos de palmeras fósiles del Norte de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.

RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 432 pp.

STANLEY, P. C. 1920. Trees and shrubs of México. J.Cramer (Ed.)Germany pp.7b7-82.

----- y J. STEYERMARK. 1958. Palmae. En Flora de Guatemala. *Fieldiana. Bot.* **24**: 196-299.

SCHMID, R. 1983. Septal nectaries of *Asterogyne martiana* and other Palmae. *Principes* **27**: 168-174.

-----, 1985. Funtional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries. *Act. Bot. Neerl.* **34**: 125-128.

-----, 1988. Reproductive versus-extra-reproductive nectaries-historical perspective and terminological recomendations. *The Botanical Review* **54**: 179-232.

TOMLINSON, P. B. 1990. The structural biology of Palms. Oxford Science Publications. 463 pp.

UHL, N. W. 1976. Developmental studies in *Ptychosperma* (Palmae).I. The inflorescence and the flower cluster. *Amer. J.Bot.* **63**: 82-96.

-----, II. The staminate and pistillate flowers. *Amer. J. Bot.* **63**: 82-96.

-----, 1978a. Floral anatomy of the five species of *Hyophorbe* (Palmae). *Gentes Herbarum* **11**: 246-267.

-----, 1978b. Floral anatomy of *Maxburretia* (Palmae). *Gentes Herbarum* **11**: 200-211.

UHL, N. W y J. DRANSFIELD. 1987. Genera Palmarum. Allen Press, Inc. 610 pp.

UHL, N. W. y H. E. MOORE JR. 1977a. Centrifugal stamen initiation in Phytelephantoid palms. *Amer. J. Bot.* **64**: 1152-1161.

-----, y -----, 1977b. Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica* **9**: 170-190.

VOSTERS, J. 1975. Comercial use of *Chamaedorea elegans*. *Principes* **19**:149-150.