



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**"DESARROLLO FLORAL EN TRES ESPECIES DE *Acacia*
(Mimosoideae, Leguminosae)"**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

BIOL. SANDRA LUZ GÓMEZ ACEVEDO

DIRECTORA DE TESIS: DRA. SUSANA AURORA MAGALLÓN PUEBLA

MEXICO, D. F.



ENERO 2004

COORDINACIÓN



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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Sandra Luz Gómez Acevedo

FECHA: 21 - Enero - 2004

FIRMA: José María

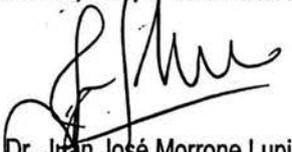
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de octubre de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno(a) Gómez Acevedo Sandra Luz, con número de cuenta 91160630, con la tesis titulada: "Desarrollo floral en tres especies de Acacia (Mimosoideae, Leguminosae)", bajo la dirección del(a) Dra. Susana Aurora Magallón Puebla.

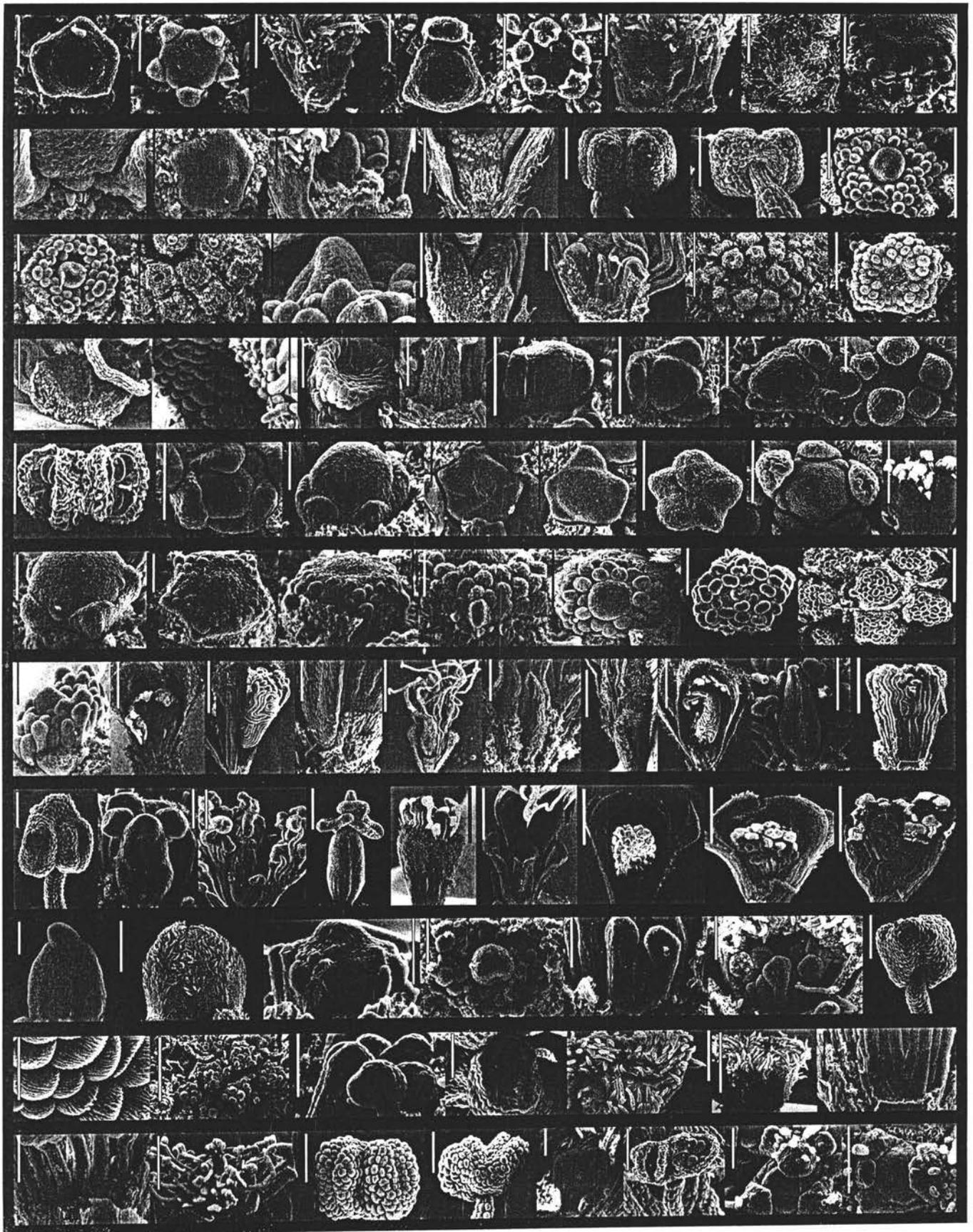
Presidente:	Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán
Vocal:	Dra. Sonia Vázquez Santana
Secretario:	Dra. Susana Magallón Puebla
Suplente:	Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas
Suplente:	Dra. María de Lourdes Rico Arce

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 09 de enero de 2004.


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado



A la UNAM

A las Acacias

Con un gran amor y especial dedicación para Fer.

Con mucho cariño para Monse, Ilse y Rafa.

Para mi familia: Lilí, Nora, Bertha, Vero, Pao, Ara, Osvaldo, y Salvador.

Para Gis, Gissellita, Eli, Nelly, Cari y Selene.

A Lulú, Diana, Ruth, Silvia, Pati, Bere, Itzel,
Chayito, Lore, Ragde, Claus, Norma y Jimena.

Mi mayor agradecimiento para la Dra. Susana Magallón, por haberme aceptado en su laboratorio y por confiar en mí para realizar este trabajo.

Agradezco de manera particular a mis sinodales por sus observaciones y sugerencias para que este trabajo llegara a buen término: Dra. Susana Magallón P., Dra. Judith Márquez G., Dra. Lourdes Rico A., Dra. Sonia Vázquez S. y Dr. Alfonso Delgado S.

Agradezco el apoyo y enseñanzas extra-aula recibidos por parte de mis asesores durante todo este tiempo: Dra. Susana Magallón, Dra. Judith Márquez y Dr. Alfonso Delgado.

Un agradecimiento especial para la Dra. Lourdes Rico Arce por haberme facilitado toda la información posible acerca de las acacias y por su apoyo a pesar de las distancias.

Asimismo, reitero un enorme agradecimiento a la M. en C. Berenit Mendoza G., por todo el apoyo y ayuda en el microscopio electrónico. Así como también por su compañía y amistad sincera.

Agradezco a la M. en C. Esthela Sandoval Z. por la ayuda recibida en la realización de algunos cortes histológicos.

También agradezco sinceramente a la Dra. Judith Márquez y a la Dra. Clara Esquivel Huesca por las facilidades otorgadas en el laboratorio para realizar los cortes al ultramicrotomo.

Asimismo, reitero mi agradecimiento a CONACyT por el financiamiento durante la realización de esta tesis (No. becario 167194).

Finalmente, reitero un agradecimiento a todos los profesores que participaron en mi formación académica a lo largo de todo este tiempo, en particular a la Dra. Helga Ochoterena y al Dr. Enrique Martínez.

Resumen	7
Introducción	8
Género <i>Acacia</i> Miller	10
Relaciones entre los subgéneros	13
Importancia de las acacias	16
La flor	18
Las flores en la familia Leguminosae	18
Flores de <i>Acacia</i>	20
Desarrollo floral	23
Desarrollo floral en Leguminosae	24
Justificación	26
Material y método	27
Resultados	29
<i>Acacia berlandieri</i> Benth.	30
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	34
<i>Acacia saligna</i> (Labill.) H.L. Wendl.	37
Discusión	40
Conclusiones	55
Literatura citada	57

Se analizó el desarrollo floral en una especie de cada subgénero de *Acacia*, a fin de proveer información adicional para el esclarecimiento del estatus de este género. Las especies seleccionadas fueron: *A. berlandieri* Benth. (subg. *Aculeiferum*), *A. pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth. (subg. *Acacia*) y *A. saligna* (Labill.) H.L.Wendl. (subg. *Phyllodineae*). Los parámetros evaluados fueron: surgimiento del cáliz, corola, androceo y gineceo; fusión congénita, fusión postgénita y unión postgénita; etapas de diferenciación de estructuras (tubo del cáliz y de la corola; estilo).

Se adicionan dos patrones de surgimiento del cáliz al género *Acacia* y a la subfamilia Mimosoideae, el unidireccional descendente (*A. berlandieri*) y el irregular (*A. pennatula*). Se confirma que el surgimiento simultáneo de la corola es altamente conservado entre taxa de Mimosoideae. *Acacia berlandieri* se reporta por primera vez como especie andromonoica, presentando inflorescencias con flores masculinas (en donde se interrumpe la maduración del carpelo) localizadas proximalmente e inflorescencias completamente masculinas (carentes de primordio del carpelo). En las flores de estas últimas, aumenta el número de estambres y la extensión del disco estaminal. En *A. berlandieri* hay crecimiento zonal meristemático por debajo de los primordios de estambres, a partir del cual se forma una base para los estambres y un disco estaminal. En las tres especies, el primordio del carpelo surge antes de la inyección del último nodo de estambres. Asimismo, la orientación de la hendidura es variable y en este caso, se discute la posibilidad de que esta característica sea atribuible al grado de especialización floral junto con el tipo de polinizador.

Con base en los resultados obtenidos puede considerarse que el desarrollo floral dentro de *Acacia* es heterogéneo. Los patrones de surgimiento del cáliz y del androceo son diferentes en cada una de las especies analizadas, mientras que los de la corola y del gineceo son similares. Las diferencias encontradas en el surgimiento del cáliz no corresponden necesariamente con cada subgénero. No obstante, se observaron características que podrían caracterizarlos, tales como el surgimiento del androceo; la presencia o ausencia de fusión congénita y unión postgénita en cáliz y corola; las etapas de diferenciación de los tubos del cáliz y de la corola; la presencia o ausencia de fusión de filamentos en el androceo y la etapa de diferenciación del estilo. No obstante, se recomienda analizar un mayor número de especies a fin de obtener una visión más integral de estas características y su correlación con cada subgénero.

La familia Leguminosae es, junto con las familias Asteraceae y Orchidaceae, una de las más grandes, cuenta con 720 géneros y 18,000 especies (Lewis *et al.*, en prensa). En México es la segunda familia en importancia después de las Asteraceae y se encuentra representada por 26 tribus, 135 géneros y 1724 especies, de las cuales 893 (51.8%) son endémicas, de aquí que se considere que México es uno de los mayores centros secundarios de radiación de las leguminosas. Además de formar parte importante de la extensa vegetación de México, se encuentran presentes en todo el país y en todos los hábitats posibles, siendo más numerosas en zonas tropicales. Esta riqueza y diversidad constituyen un reto formidable para estudios ecológicos, taxonómicos, filogenéticos, citológicos y evolutivos (Sousa y Delgado, 1998).

Tradicionalmente, había sido considerado que las Leguminosae pertenecían al grupo de las Rosidae, junto con las familias Connaraceae, Chrysobalanaceae, Crossosomataceae, Krameriaceae y aún Sapindaceae, como posibles grupos afines. Sin embargo, Chase y colaboradores (1993) realizaron un estudio filogenético basado en secuencias de *rbcL*, en donde señalaron que los grupos hermanos de Leguminosae son las familias Polygalaceae y Surianaceae, mientras que aquellas familias sugeridas con anterioridad resultaron estar más distantes. Esta relación ha sido verificada en estudios posteriores donde se ha empleado información de *rbcL* en 2,538 taxa (Källersjö, 1998), *rbcL* y *atpB* (Savolainen *et al.*, 2000) y *rbcL*, *atpB* y 18S rDNA (Soltis *et al.*, 2000). Soltis y colaboradores (2000) remarcaron además que las Leguminosae se ubican dentro de un gran clado (Eurosida I) que comprende a todas las angiospermas que forman asociaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno, involucrando nódulos de raíz especializados.

La familia Leguminosae se encuentra dividida en tres subfamilias: Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae. La evidencia molecular ha señalado que la familia es monofilética, sin embargo, sólo dos subfamilias son monofiléticas (Doyle *et al.*, 1997). La subfamilia Caesalpinioideae ocupa la posición basal en los esquemas filogenéticos intrafamiliares (Doyle, 1995; Doyle *et al.*, 2000; Bruneau *et al.*, 2001). Asimismo, análisis morfológicos (Chappill, 1995) y moleculares (Doyle *et al.*, 2000; Luckow *et al.*, 2000) han evidenciado que tanto Mimosoideae como Papilionoideae son subfamilias monofiléticas derivadas a partir de Caesalpinioideae.

La subfamilia Caesalpinioideae consta de 4 tribus, 170 géneros y 3,000 especies. Los géneros más arcaicos de esta subfamilia y de Leguminosae en general son *Gleditsia*, *Gymnocladus*, *Ceratonia* y *Cercis* (Cowan, 1981). Papilionoideae es la subfamilia más grande, consta de 30 tribus, 440 géneros, y más de 12,000 especies ampliamente distribuídas. Las tribus Sophoreae, Swartzieae y en menor extensión Dalbergieae han sido consideradas como basales (Polhill, 1994; Pennington *et al.*, 2001).

La subfamilia Mimosoideae abarca 5 tribus, 65 géneros y 3,000 especies. Es la menos estudiada desde una perspectiva filogenética. Bentham (1875), Polhill y colaboradores (1981) y Chappill (1995) señalaron que esta subfamilia derivó a partir de un ancestro caesalpinioide del grupo *Dimorphandra*. Este grupo consiste de 10 géneros de Caesalpinioideae y ha sido reconocido como un grupo monofilético y transicional entre Caesalpinioideae y Mimosoideae (Elias, 1981). Lo anterior se debe a que los taxa de tal grupo comparten características morfológicas con Mimosoideae, tales como hojas bipinnadas, nódulos de raíz similares, inflorescencias en espigas alargadas o panículas, pequeñas flores bisexuales, anteras introrsas y ausencia de ranura estilar (Polhill *et al.*, 1981; Chappill, 1995). En concordancia, mediante un análisis filogenético con base en *rbcL*, Wojciechowski (2003) señaló que *Erythroleum*, taxón del grupo *Dimorphandra*, es hermano de Mimosoideae.

Las relaciones a nivel de tribu dentro de Mimosoideae son problemáticas. Los géneros *Pentaclethra* y *Parkia* forman la tribu Parkieae en los tratamientos de Elias (1981) y Lewis y Elias (1981). Esta tribu ha sido considerada generalmente como basal en la subfamilia Mimosoideae, y se distingue porque las especies integrantes presentan sépalos fusionados basalmente con estivación imbricada de los lóbulos. Las otras cuatro tribus reconocidas por Lewis y Elias (1981) son Mimosoideae, la cual presenta sépalos libres imbricados, y Mimoseae, Acacieae e Ingeae, con sépalos y pétalos valvados, pero que difieren en los caracteres del androceo: Mimosoideae con 10 estambres o menos; Acacieae con muchos estambres libres e Ingeae, con muchos estambres fusionados. La tribu Mimoseae es considerada actualmente como un ensamblaje parafilético con respecto a Parkieae, Acacieae e Ingeae (Luckow *et al.*, 2000). Asimismo, Guinet (1969, 1990) propuso que Acacieae e Ingeae tienen su origen dentro del grupo *Piptadenia* de Mimoseae. Polhill y colaboradores (1981), así como un análisis cladístico reciente (Chappill y Maslin 1995) apoyan esta propuesta.

Acacia Mill. es un género cosmopolita de árboles y arbustos tropicales y subtropicales (Ross, 1981). Se ubica taxonómicamente dentro de la subfamilia Mimosoideae y es el segundo género más grande entre las Leguminosae. Consta de aproximadamente 1200 especies, la mayoría de las cuales (950) son endémicas a Australia, con otros centros de diversidad en África y el Nuevo Mundo (Maslin y Stirton, 1997).

México cuenta con 85 especies, de las cuales 46 son endémicas. Se encuentran prácticamente en todo el país, desde las regiones más secas como el Norte de Baja California, con 250-300 mm de lluvia anual (*A. greggii*), hasta las zonas más húmedas como el Sureste de Veracruz, el Noroeste de Tabasco y el Noreste de Chiapas, con 3000-6000 mm de lluvia anual (*A. chiapensis*). También se localizan en un amplio intervalo altitudinal, desde el nivel del mar hasta los 2500-3000 msnm (Cházaro, 1977). Sin embargo, la mayoría de las especies se desarrollan en las regiones áridas y semiáridas, lo que da una idea bien clara de su tolerancia ecológica (Rico, 1984).

La taxonomía del género ha estado en constante cambio desde que fue descrito por Miller en 1754. Bentham (1841) propuso la tribu Acacieae Rchb. como una de las tres tribus del suborden Mimoseae (subfamilia Mimosoideae en la actualidad). Inicialmente, Bentham (1842) circunscribió la tribu Acacieae con diez géneros: *Acacia* Mill., *Albizia* Durazz., *Calliandra* Benth., *Lysiloma* Benth., *Zygia* Walp., *Enterolobium* Mart., *Pithecellobium* Mart., *Serianthes* Benth., *Inga* Mill. y *Affonsea* A. St.-Hil.. Posteriormente, Bentham (1865) realizó cambios substanciales restringiendo la tribu al género *Acacia* y formó la tribu Ingeae Benth. con los nueve géneros restantes. Las tribus fueron separadas tomando en consideración la presencia o ausencia de fusión estaminal. De este modo, los taxa con filamentos libres fueron agrupados en Acacieae, mientras que aquellos taxa con filamentos fusionados basalmente se ubicaron en la tribu Ingeae (Vassal, 1981).

No obstante, algunas especies africanas y americanas de *Acacia* presentan filamentos unidos basalmente (Vassal, 1981) y en algunos casos de Ingeae (*Lysiloma* y algunas especies de *Calliandra*), los filamentos se encuentran parcialmente libres (Guinet, 1990). Debido a lo anterior, se ha mencionado que la presencia o ausencia de unión estaminal no es un carácter que apoye la separación de estos grupos, además estas dos tribus comparten la presencia de estambres numerosos y ocho poliadadas por antera (Chappill y Maslin, 1995). Incluso se ha propuesto que las tribus Acacieae e Ingeae deben ser reagrupadas (Guinet, 1981; Pedley, 1986; Miller y Bayer, 2001).

Por otra parte, Bentham (1875) dividió al género *Acacia* en seis series (*Gummiferae*, *Vulgares*, *Filicinae*, *Botrycephalae*, *Pulchellae* y *Phyllodineae*) basándose principalmente en caracteres vegetativos (follaje y espinescencia) y de la inflorescencia, sin considerar caracteres del fruto. Esta clasificación ha sido ampliamente aceptada como base para todas las revisiones subsecuentes del género (Harvey y Sonder, 1894; Chevalier, 1928; Ewart, 1930; Burkart, 1952, citados en Cialdella, 1984), en cuyos casos se ha buscado un arreglo más natural de los grupos de estas especies.

Una de las revisiones con mayor aceptación es la de Vassal (1972). En su propuesta, Vassal emplea datos palinológicos tomados de Guinet (1969) para complementar sus observaciones ontogenéticas y morfológicas. De este modo, propone un esquema filogenético en el cual, el género es dividido en tres subgéneros, mismos que corresponden ampliamente con el agrupamiento en series establecido por Bentham (1875): *Acacia* Vassal (= *Gummiferae* Benth.), *Aculeiferum* Vassal (= *Vulgares* y *Filicinae* Benth.) y *Phyllodineae* (DC.) Ser. (= *Botrycephalae*, *Pulchellae* y *Phyllodineae* Benth.). Cabe señalar que Guinet (1969) examinó el polen de más de 1000 especies de *Acacia*, y a partir de tales observaciones estableció tres grupos (que difieren en la estructura de la exina y en las aberturas distales de cada mónada), mismos que coinciden con los macrocaracteres de los tres grupos sistemáticos propuestos por Vassal (1972).

No obstante, la clasificación taxonómica dentro del género, basada en caracteres morfológicos externos, es complicada debido a la considerable variación de caracteres y a la variabilidad genética (Guinet y Vassal, 1978; Rico, 1980; Shukor *et al.*, 1994). Sin embargo, en términos generales, las especies del subgénero *Acacia* presentan hojas bipinnadas, nectarios extraflorales bien desarrollados, estípulas espinescentes y polen sincolpado con exina lisa y columelar (Rico-Arce, 2003), mientras que las especies del subgénero *Aculeiferum* poseen hojas bipinnadas con estípulas no espinescentes, pero pueden presentar de dos a tres espinas cerca de las estípulas, y polen porado con exina lisa y granular. *Phyllodineae* es el más diverso y variable de los tres subgéneros, la mayoría de sus especies presentan hojas reducidas a filodios verticalmente achatados, con una gran diversidad en formas y tamaños, mientras que otras presentan hojas compuestas bipinnadas. No portan espinas, sin embargo pueden ser espinescentes. El polen es de tipo porado o extraporado con exina reticulada y granular (Vassal, 1981). En comparación, una gran cantidad de taxa de la tribu Ingeae presentan polen porado con exinas lisas o areoladas, sin columelas (Miller y Bayer, 2000).

El subgénero pantropical *Acacia* incluye aproximadamente 120-130 especies (Madsen, 1990). En el Nuevo Mundo está representado por alrededor de 57 especies (Rico-Arce, 2003), mismas que han sido postuladas en siete grupos pequeños, mientras que en Asia sólo se han propuesto dos grupos. Los grupos del Nuevo Mundo son: *Acacia rigidula* (con 5 especies), *Acacia constricta* (con 4 especies), *Acacia farnesiana* (con 13 especies, dos de ellas africanas), *Acacia acuífera* (con 10 especies), *Acacia choriophylla* (comprende sólo a *A. coriophylla*), grupo mirmecófilo (con 17 especies) y *Acacia macracantha* (con 3 especies, entre ellas *A. pennatula*). Los grupos asiáticos son: *Acacia harmandeana* (con 3 especies) y *Acacia inopinata* (con 2 especies) (Maslin y Stirton, 1997). Robinson y Harris (2000), Clarke y colaboradores (2000) y Miller y Bayer (2003) propusieron que los taxa del Viejo y Nuevo Mundos de este subgénero tienen un origen separado.

El subgénero pantropical *Aculeiferum* incluye alrededor de 180-190 especies (Madsen, 1990), agrupadas en tres secciones: *Aculeiferum*, *Monacantha* y *Filicinae*. Las especies de la sección *Aculeiferum* se encuentran confinadas a África y Asia. Forman un grupo natural distinto de la sección *Monacantha* (Evans *et al.*, 1977; Brain, 1990; Chappill y Maslin, 1995). No hay ninguna especie de este subgénero común a África y América, sin embargo, algunas especies muestran similitudes (Ross, 1981). En el Nuevo Mundo se encuentran 116 especies aproximadamente (Rico-Arce, 2003), postuladas en cinco grupos: *Acacia acatlensis* (con 10 especies), *Acacia berlandieri* (con 14 especies), *Acacia riparia* (con 5 especies), *Acacia glomerosa* (con 7 especies) y *Acacia amazonica* (con 5 especies) (Maslin y Stirton, 1997). Las especies africanas de esta sección han sido agrupadas con base en el tipo de inflorescencia, resultando en el grupo de especies con inflorescencia en espiga (que incluye a 4 especies) y el grupo con inflorescencias en cabezuela (con 13 especies) (Maslin y Stirton, 1997). La sección *Filicinae* se distribuye ampliamente (desde casi el nivel del mar hasta los 2800 msnm) y forma un grupo altamente distintivo pero poco conocido (Rico-Arce, 2003). Se caracteriza por la ausencia de caracteres tradicionales de *Acacia*, como espinas, nectarios extraflorales y glándulas estaminales, además presenta poliadas con ocho granos. La única característica que mantiene a estas especies dentro del género *Acacia* es la presencia de numerosos estambres libres, algunas veces más de 300 por flor (Rico-Arce, 2003).

El subgénero *Phyllodineae*, con 950 especies, se encuentra confinado a Australia (Ross, 1981; Maslin y Stirton, 1997). Este subgénero se encuentra agrupado actualmente en siete secciones propuestas por Pedley (1978), quien tomó en consideración el tipo de nervadura del filodio y la estructura de la inflorescencia. Estas secciones corresponden al agrupamiento en series y subseries definidas por Bentham (1842, 1865, 1875). Las secciones son: *Botrycephalae* (con 42 especies), *Pulchellae* (con 27 especies), *Alatae* (con 21 especies), *Lycopodiifoliae* (con 17 especies), *Phyllodineae* (con 387 especies), *Plurinerves*

(con 212 especies) y *Juliflorae* (con 235 especies) (Maslin y Stirton, 1997). Los agrupamientos dentro de cada subgénero no son naturales, sin embargo, proporcionan un esquema que ha sido de gran utilidad para la investigación de estas especies (Brain y Maslin, 1996; Chappill y Maslin, 1995; Miller y Bayer, 2000).

☞ Relaciones entre los subgéneros

Guinet y Vassal (1978) realizaron un estudio filogenético extenso a fin de establecer de manera precisa las subdivisiones del género y entender mejor las relaciones entre grupos y especies. La designación de caracteres primitivos (no especializados) y derivados (altamente especializados) fue basada en los procesos evolutivos más frecuentemente aceptados, por ejemplo, tomaron en consideración la gran probabilidad de que en un género natural, la complejidad del polen representa un nivel evolutivo avanzado. De este modo, entre los caracteres no especializados consideraron: el polen sin columelas, con abertura simple, porada; números cromosómicos diploides $2n= 26$; semillas pequeñas con endospermo abundante; cotiledones con pecíolo largo o mediano, aurículas bien desarrolladas; espinas no estipulares; hojas adultas bipinnadas; inflorescencias en espiga, dispuestas en racimos; vainas dehiscentes y semillas dispuestas en una línea dentro de la vaina. En contraparte, propusieron como altamente especializados la presencia de polen tipo colporado; números cromosómicos octoploides o 16-ploides ($2n= 104, 208$); semillas grandes (más de 10 mm), sin endospermo; cotiledones sin pecíolo, con aurículas fusionadas; dos espinas infraestipulares y algunas veces una infrapeciolar; primeras hojas bipinnadas; inflorescencias en cabezuela, solitarias; vainas indehiscentes con semillas dispuestas en dos o tres líneas dentro de la vaina. Con base en tales observaciones, los autores sugirieron que el género se originó en el Oeste de Gondwana, debido a que los grupos representados en América presentaron preponderancia de caracteres no especializados. Asimismo, concluyeron que las relaciones filogenéticas son más estrechas entre los subgéneros *Aculeiferum* y *Phyllodineae*, a pesar de que sus áreas geográficas no coinciden. En contraparte, los subgéneros *Aculeiferum* y *Acacia*, cuyas distribuciones geográficas son semejantes, no mostraron relaciones cercanas.

Posteriormente, en un intento por resolver la prevaleciente confusión concerniente a la clasificación de *Acacia*, Pedley estableció a partir de 1978 un gran banco de datos con diversos caracteres como la morfología de plántulas, hojas, flores, inflorescencias, la anatomía de las vainas, presencia de nectarios extraflorales, aminoácidos en las semillas, flavonoides, cianogénesis, susceptibilidad al moho, y polen, e incluyó aquellos caracteres obtenidos por Vassal (1972). Con base en el análisis de estas características, Pedley (1986) propuso tres géneros, mismos que coinciden con los subgéneros propuestos por Vassal (1972): *Acacia* Miller (subgénero *Acacia*), *Senegalia* Rafinesque (subgénero *Aculeiferum*) y *Racosperma* Martius (subgénero *Phyllodineae*). Pedley sugirió además que *Racosperma* derivó de *Senegalia* y que

estos dos géneros evolucionaron independientemente de *Acacia sensu stricto* a partir de una línea independiente dentro de Ingeae, lo cual a su vez sugiere que la tribu Ingeae no es monofilética. Pedley (1986) confirma las relaciones filogenéticas propuestas por Guinet y Vassal (1978), sin embargo, en cuanto al origen geográfico, propone que *Acacia* y *Senegalia* pudieron haberse originado en las regiones tropicales de África.

Asimismo, estudios posteriores donde se ha tomado en consideración la anatomía y estructura de los cotiledones (Grosso *et al.*, 1994), pruebas inmunológicas (Brain, 1987, 1990) y químicas (Chappill y Maslin, 1995), entre otros aspectos (Maslin, 1988; Vassal, 1988), son también concordantes con la propuesta de Guinet y Vassal (1978). No obstante, mediante un análisis de RFLP del cloroplasto, Bukhari y colaboradores (1999) señalaron que los subgéneros más relacionados son *Acacia* y *Phyllodineae*. Asimismo, Grimes (1999), con base en la morfología de la inflorescencia, propuso que son los subgéneros *Acacia* y *Aculeiferum* los que se encuentran más estrechamente relacionados, y al igual que Miller y Bayer (2000, 2003) correlaciona al subgénero *Phyllodineae* con la tribu Ingeae.

De manera semejante, Barneby y Grimes (1996) y Jawad y colaboradores (2000), mencionaron que *Acacia* se relaciona particularmente con el género *Lysiloma* de la tribu Ingeae. Es importante resaltar que la estrecha relación entre las tribus Acacieae e Ingeae ha sido señalada por varios autores (Guinet, 1981; Vassal, 1981; Chappill y Maslin, 1995; Miller y Bayer, 2001), lo cual no es sorprendente debido a que, como fue mencionado anteriormente, estas dos tribus formaban parte de la descripción original de la tribu Acacieae propuesta por Bentham en 1842 y no hay ningún carácter definitivo que separe estas dos tribus (Chappill y Maslin, 1995).

La evidencia proporcionada a partir de análisis morfológicos (Chappill y Maslin, 1995, Grimes, 1999), de ADN nuclear (Miller y Bayer, 2000) y de ADN del cloroplasto (Clarke *et al.*, 2000; Miller y Bayer 2000, 2001, 2003; Robinson y Harris, 2000; Luckow *et al.*, 2003), han confirmado que el género *Acacia* no es monofilético. Polhill y colaboradores (1981) mencionaron que Acacieae e Ingeae derivaron a partir de Mimoseae. De igual forma, varios autores (Chappill y Maslin, 1995; Robinson y Harris, 2000; Maslin, 2001; Miller y Bayer, 2001) han considerado que *Acacia* representa al menos tres radiaciones dentro de un grupo de clados mimosoideos estrechamente relacionados.

En concordancia, Luckow y colaboradores (2003) realizaron un estudio filogenético donde analizaron el ADN del cloroplasto de varios taxa de Mimosoideae. Observaron que el subgénero *Acacia* se localiza en la base dentro de la tribu Mimoseae, en tanto que en un clado separado se encuentran los subgéneros *Aculeiferum* (considerado como basal) y *Phyllodineae*, separados a su vez por la tribu Ingeae. Por su parte, Guinet (1990) consideró que el subgénero *Acacia* presenta estrechas afinidades con *Piptadeniopsis* (Mimoseae), y que la sección *Filicinae* (subg. *Aculeiferum*) se relaciona con el grupo *Piptadenia* (grupo natural de Mimoseae). De igual manera, Chappill y Maslin (1995) reconocieron al grupo *Piptadenia* como hermano del clado que comprende a las tribus Acacieae e Ingeae.

No obstante, a pesar de que en los estudios anteriores se refuta claramente la monofilia del género *Acacia*, los resultados no demarcan las relaciones entre los clados mayores. Incluso en algunos análisis moleculares se ha demostrado que los subgéneros *Acacia* y *Phyllodineae* forman clados monofiléticos separados (Miller y Bayer, 2000, 2001; Robinson y Harris, 2000; Clarke *et al.*, 2000; Luckow *et al.*, 2003), sin embargo, persisten algunas dudas acerca de las relaciones filogenéticas del subgénero *Aculeiferum* (Maslin *et al.*, 2003; Miller y Bayer, 2003).

Al respecto, Luckow y colaboradores (2003) reportaron los siguientes linajes evolutivos dentro del subgénero *Aculeiferum sensu lato*: 1) subg. *Aculeiferum sensu stricto*, 2) sección *Filicinae* y 3) grupo *Acacia coulteri*. Pedley (1978) mencionó que la sección *Filicinae* presenta suficientes diferencias en comparación con las demás especies de *Acacia*, de tal forma que podría ser elevada hasta el rango genérico. Asimismo, Clarke y colaboradores (2000) señalaron que esta misma sección se encuentra más relacionada con la tribu Ingeae que con cualquier otra sección del subgénero *Aculeiferum*.

De cualquier modo, existe un acuerdo creciente en cuanto a que el género *Acacia* necesita ser dividido, sin embargo, no hay certeza respecto al número de taxa involucrados, sus interrelaciones y su rango taxonómico (Maslin y Stirton, 1997). En particular, el desacuerdo se encuentra en las interrelaciones de los tres subgéneros (Miller y Bayer, 2003), en consecuencia, ha sido sugerido examinar un mayor número de estos taxa así como de Ingeae y Mimoseae para tratar de resolver estas incógnitas (Guinet, 1990; Miller y Bayer, 2000).

☞ Importancia de las acacias

Las especies del género *Acacia*, al igual que otras leguminosas, son componentes clave de los ecosistemas áridos y semiáridos pues modifican gradualmente el ambiente, creando bajo sus copas las llamadas islas de fertilidad, es decir, zonas de mayor acumulación de nutrimentos en las que existe más sombra, temperaturas menos elevadas y una mayor disponibilidad de agua y materia orgánica en comparación con otras zonas abiertas. Estas características son similares a las que existen en sitios ubicados bajo el dosel de muchos árboles desérticos y hacen de estas leguminosas especies nodrizas (Durand, 1996). De este modo, mantienen una enorme biomasa y diversidad de invertebrados y vertebrados herbívoros (Krüger y Mc Gavin, 1998).

De igual modo, en las sociedades humanas, han sido recursos económicamente muy importantes por su alto valor forestal, industrial, ornamental, forrajero, maderable y silvícola entre otros. Por ejemplo, son utilizadas para el control de la erosión eólica e hídrica dado que son buenas estabilizadoras del suelo y protectoras de cuencas hidrológicas. Pueden prosperar en plantaciones cercanas a la costa por su resistencia a la salinidad, lo que las hace organismos indispensables para el control de dunas. *Acacia melanoxylon* es muy utilizada en Australia como cortina rompedora, debido a la resistencia al mismo (Gómez *et al.*, 1970). Entre las más recomendadas como rehabilitadoras de ambientes forestales se encuentra *A. dealbata* (Farfán, 1988).

Asimismo, *A. arabica* (India), *A. catechu* (Asia e India) y *A. decurrens* (Australia) han sido explotadas ampliamente para la obtención de taninos. Durante mucho tiempo, la corteza de *A. arabica* fue considerada como materia prima principal para la extracción de goma arábiga, sin embargo, alrededor de 24 especies más de *Acacia* producen diferentes grados comerciales de esta goma. En la actualidad, *A. senegal* provee el 90% de la goma empleada en el mercado. Esta goma es utilizada en la producción de alimentos, fármacos, cosméticos, pinturas, adhesivos, pulidores, tintas, entre otros (Glicksman y Schachat, 1959, citado en Rico y Griffiths, 2002).

Debido a que las flores son fragantes, han adquirido gran valor en la industria de la perfumería (Atchison, 1948; Gómez *et al.*, 1970). Entre las especies utilizadas en la manufactura de perfumes se encuentran *A. cavenia* y *A. farnesiana*, cuyas flores proveen la base de las esencias preparadas por Cassie Ancienne y Cassie Romaine (Allen y Allen, 1981, citado en Rico y Griffiths, 2002).

Las acacias son plantas muy apreciadas en Australia, África y en varios países europeos. Están consideradas por la IUFRO (International Union of Forestry Research Organisations) como especies prioritarias de usos múltiples (Wickneswari y Norwati, 1993), sin embargo, en nuestro país no se le ha dado la importancia debida pues su utilización es mínima e inclusive algunos habitantes las consideran perjudiciales ya que les impide sembrar vegetales que en su opinión, podrían tener mayor rendimiento (Gómez *et al.*, 1970; Niembro, 1990). No obstante, dentro del territorio nacional se emplean principalmente las vainas para obtener tintas y como alimento para el ganado, aún cuando pueden llegar a contener cantidades considerables de alcaloides tóxicos. Cabe señalar que el forraje de algunas especies de este género es comparable al valor alimenticio de la avena (Farfán, 1988).

Tradicionalmente se ha considerado a las flores como combinaciones estáticas de caracteres morfológicos primitivos y derivados, cuyo propósito es atraer la atención de polinizadores y llevar a cabo la fecundación. No sólo cumplen con esta función, sino que además optimizan el tráfico de polen hacia estigmas compatibles; repelen mamíferos, aves e insectos herbívoros no deseados; llevan a cabo la esporogénesis, la gametogénesis y la embriogénesis, así como una adecuada protección para el desarrollo de semillas (Schrire, 1989). Por tales motivos, las flores deben ser vistas como estructuras dinámicas, puesto que las fuerzas evolutivas actúan fuertemente en la forma floral para optimizar el potencial reproductivo de la planta (Kevan, 1984). Asimismo, las principales tendencias en especialización floral, esto es, caracteres derivados y primitivos, deben ser vistos en combinación con otras características en términos de “necesidades” biológicas de historia de vida (Schrire, 1989).

Las flores en la familia Leguminosae

Actualmente, es conocido que los géneros más arcaicos de la familia Leguminosae son *Gleditsia* y *Gymnocladus*, leñosas extratropicales de la subfamilia Caesalpinioideae. Las flores de estos dos géneros son unisexuales o bisexuales, con simetría radial y un número inestable de sépalos escasamente diferenciados. Los sépalos no cubren los primordios florales durante el desarrollo, el estigma es generalmente bilobado y la sutura placentaria se extiende como una ranura hasta el estilo (Polhill *et al.*, 1981).

El patrón general de la mayoría de las flores en Leguminosae es pentámero, con cinco sépalos, cinco pétalos, 10 estambres y un solo carpelo en posición superior (un total de 21 órganos florales). De manera general se ha considerado que el tipo de flor que presentan los taxa de la subfamilia Papilionoideae es representativo de la familia, sin embargo, las flores de Mimosoideae y algunas de Caesalpinioideae son diferentes. Las flores de las tres subfamilias de Leguminosae difieren en simetría floral, en estivación de los pétalos, y en fusión, pérdidas o incrementos en el número de órganos (Tucker, 2003).

La simetría floral de Caesalpinioideae es altamente variable, reflejando el hecho de que la subfamilia es basal y polifilética. Algunos taxa presentan simetría radial (actinomorfa) hasta el estadio medio de desarrollo, mientras que en otros, persiste hasta la antesis como en *Gleditsia triacanthos*, *Ceratonia siliqua* y *Saraca declinata*. Asimismo, otros taxa tienen simetría moderadamente a fuertemente zigomórfica en la antesis, como *Paramacrolobium coeruleum*, *Gilbertiodendron klainei* y *Amherstia*

nobilis. La estivación de los pétalos es imbricada ascendente. El número de órganos florales es generalmente 21, sin embargo, algunos taxa han sufrido la pérdida completa de algunos sépalos, pétalos y estambres (Tucker, 1988b).

En Mimosoideae, la simetría floral es radial y la estivación de los pétalos es predominantemente valvada, a excepción de la tribu Parkieae, cuyos pétalos son imbricados. La mayoría de los taxa presentan cinco sépalos y cinco pétalos, sin embargo, en algunos casos de *Acacia* y *Mimosa*, las flores son tetrámeras. Los taxa de las tribus Mimoseae y Parkieae presentan diez estambres, en tanto que en las tribus Acacieae e Ingeae, los estambres son numerosos. Algunos taxa de Ingeae tienen varios carpelos (Tucker, 1988b).

En Papilionoideae, 28 de las 30 tribus que conforman esta subfamilia tienen flores zigomórficas, las excepciones son las tribus Sophoreae y Swartzieae, en donde la simetría es radial, y además no presentan la típica corola papilionoidea. La estivación de los pétalos es imbricada descendente, sin embargo, en *Cadia purpurea* (Sophoreae), la estivación es al azar. El número de órganos florales es generalmente 21. Las pérdidas o incrementos son raros en esta subfamilia, pero ambos están presentes en la tribu Swartzieae, además, algunos taxa de esta tribu pueden presentar numerosos estambres, desde 20 hasta 200 por flor (Tucker, 1988b).

La evolución floral en Leguminosae se ha caracterizado por una clara tendencia hacia maximizar la economía del polen y del néctar. Cada una de las subfamilias ha alcanzado un grado característico de avance, la máxima expresión es encontrada en las flores papilionoideas, con liberación explosiva del polen. En Papilionoideae, la unidad de polinización es la flor. En este caso, los pétalos tienen una función muy definida, el pétalo medio o estandarte sirve como atracción, los pétalos quilla sirven a modo de protección de la columna estaminal y los pétalos alas actúan como plataforma para los polinizadores. Estas funciones son intercambiables (Arroyo, 1981).

En un contexto ecológico, las flores de la subfamilia Caesalpinioideae son menos especializadas en comparación con las flores de las otras dos subfamilias. Tales flores son abiertas, usualmente con polen expuesto y néctar viable para polinizadores tanto especializados como no especializados. No obstante, las anteras porosas de *Cassia*, *Senna* y *Chamaecrista* pueden ser vistas como una de las expresiones más avanzadas de la economía de polen entre Caesalpinioideae. La unidad de polinización en Caesalpinioideae es básicamente la flor, o muy raramente la inflorescencia como en *Brownea* y *Browneopsis* (Arroyo, 1981).

En la subfamilia Mimosoideae, la tendencia se expresó hacia la reducción en el tamaño de la flor, acompañado por la aparición de flores radialmente simétricas con pétalos más erectos. Esta reducción fue compensada eventualmente por la compactación de la inflorescencia y por la transferencia de atracción hacia la inflorescencia entera, en vez de las flores individuales, de aquí que actualmente se considere que la unidad de polinización en Mimosoideae es la inflorescencia. Las flores femeninas, masculinas y neutras juegan una parte integral en esta tendencia, culminando en géneros como *Dichrostachys* y *Parkia*, en donde las cabezuelas se han diferenciado en porciones fértiles y estériles. La presencia de poliadas se encuentra asociada también con la eficiencia en la transferencia del polen (Arroyo, 1981). Las flores son relativamente simples en su organización estructural, sin embargo, el agrupamiento en cabezuela ofrece notables adaptaciones para la polinización por insectos, aves y murciélagos (Arroyo, 1981; Hopkins, 1984; Knox *et al.*, 1985). Los filamentos de los estambres son, en la mayoría de los casos, responsables de la talla, forma y color de las inflorescencias (Kenrick y Knox, 1989).

Las Leguminosae son polinizadas principalmente por abejas, y es mediante esta relación que se ha propuesto que esta familia ha sido tan exitosa en distribución. De cualquier forma, las flores de Caesalpinioideae y Mimosoideae no requieren de una manipulación especial y son relativamente menos dependientes de las abejas que las flores de Papilionoideae (Arroyo, 1981).

Flores de *Acacia*

A primera vista, las flores de todas las especies de *Acacia* son notablemente uniformes, con un perianto tubular y numerosos estambres exertos (Madsen, 1990). Las flores son relativamente simples en organización estructural (Kenrick, 2003). El perianto es poco variable con respecto a la pubescencia y el tamaño del cáliz y de la corola. El color del perianto es frecuentemente del mismo color que el de los estambres (blanco hasta amarillo brillante), sin embargo, en algunas especies puede ser de color rosa, rojo oscuro, púrpura o negruzco (Ross, 1979). En *A. reniformis*, las flores son de color rojo intenso (Rico y Griffiths, 2002).

El androceo está formado por numerosos estambres exertos con anteras dorsifijas, pequeñas y cuadrangulares (Vassal, 1978; Cialdella, 1984). La longitud de los estambres, y por lo tanto, el tamaño de la flor (Kenrick y Knox, 1989), puede variar hasta alrededor de 1 cm o un poco más (Madsen, 1990). La variación interespecífica en el número de anteras por flor es muy grande, desde 34 en *Acacia pycnantha* hasta 537 en *A. myrtifolia* (Kenrick y Knox, 1989); incluso también se presenta variación intraespecífica de este carácter, sin embargo, es mucho menor (Madsen, 1990). De manera general, todas las anteras de las especies africanas (Ross, 1979) y asiáticas (Nielsen, 1985a,b, citados en Madsen, 1990) de los

subgéneros *Acacia* y *Aculeiferum* están provistas de una pequeña glándula estipitada. En contraparte, en las especies americanas es un carácter variable (Madsen, 1990). Los estambres de las especies del subgénero *Aculeiferum* son generalmente blancos, blanco verduzcos o amarillos pálidos, mientras que los del subgénero *Acacia* son amarillos brillantes.

El gineceo es unicarpelar con ovario pequeño (1-1.5 mm), glabro o con tricomas. El estilo es filiforme exerto (Vassal, 1978; Cialdella, 1984) y el estigma es inconspicuo. El sitio receptivo del estigma tiene forma de platillo con un borde altamente cutinizado (Kenrick y Knox, 1989). En el subgénero *Aculeiferum*, los ovarios son estipitados, mientras que en los subgéneros *Acacia* y *Phyllodineae*, son sésiles o cortamente estipitados. Las flores del subgénero *Aculeiferum* se distinguen por presentar un anillo situado entre el androceo y el gineceo. Ancibor (1969) mencionó que esta estructura es un nectario floral, con forma de cojín parenquimático abultado, formado por células isodiamétricas con espacios intercelulares grandes y un contenido denso de taninos.

Las flores pueden ser sésiles, subsésiles o pediceladas. Al respecto, Robbertse (1974) consideró a las flores pediceladas (encontradas hasta ese momento sólo en especies del subgénero *Aculeiferum*), como menos avanzadas. Ross (1981) incluso sugirió que los ancestros de *Acacia* poseían flores pediceladas. Sin embargo, recientemente, Pedley (1986) encontró que el pedicelo puede ocurrir indistintamente en los tres subgéneros. Por otra parte, Madsen (1990) sugirió que las flores pediceladas de las especies de la sección *Filicinae* podrían ser de gran significado, debido a que en este grupo, los pedicelos parecen ser morfológicamente diferentes de los pedicelos que se encuentran dentro de los otros grupos.

Las flores de *Acacia* se disponen en espigas típicas, capituliformes o raramente en racimos espiciformes muy contraídos. Las inflorescencias son pedunculadas. El número de flores por inflorescencia varía considerablemente de una especie a otra; algunas presentan pequeñas cabezuelas con sólo 2-3 flores como en *A. myrtifolia*, y otras poseen espigas con más de 1000 flores, como *A. cornigera* (Janzen, 1974, citado en Madsen, 1990). Al respecto, Kenrick y Knox (1989) mencionaron que existe una relación recíproca entre el número de estambres y el número de flores por cabezuela. Incluso se ha registrado variación en el tipo de flores dentro de las cabezuelas. Algunas flores son masculinas mientras que otras son hermafroditas (Morrison, 1986, citado en Kenrick y Knox, 1989; Sedgley *et al.*, 1992). En especies africanas de *A. tortilis*, *A. nilotica* y *A. karroo*, las flores hermafroditas se localizan distalmente en cada cabezuela (Gordon-Gray y Ward, 1975; Tybirk, 1993), sin embargo, el número de flores sin carpelo o con carpelo rudimentario es variable. Asimismo, Aronson (1992) reportó que la proporción de flores masculinas y hermafroditas en *A. caven* varía en respuesta a la disponibilidad de agua.

La recompensa que ofrecen las flores de *Acacia* a los polinizadores es principalmente polen (poliadas) y néctar (floral y extrafloral). Las poliadas son presentadas en la superficie de las inflorescencias (Kenrick, 2003) y su liberación es acompañada por una discreta emisión de esencia, usualmente fuerte y distintiva, mientras que el néctar floral es accesible sólo a aquellos insectos con partes bucales suficientemente largas para adentrarse en las flores. Stone y colaboradores (2003) consideraron que la secreción de néctar floral no es común en *Acacia*, sin embargo, es secretado por algunas especies del subgénero *Acacia* (*A. zanzibarica*, *A. tortilis* en Tanzania) y del subgénero *Aculeiferum*, como en *A. brevispica*, *A. mellifera* y *A. senegal* (Stone *et al.*, 1998; Tandon y Shivanna, 2001, citados en Stone *et al.*, 2003). Hasta el momento no existen registros de secreción en especies del subgénero *Phyllodineae* (Kenrick, 2003).

Por otra parte, varios autores (Janzen, 1966; Hocking, 1970; Raine *et al.*, 2002, citados en Stone *et al.*, 2003) han considerado que el néctar extrafloral (secretado por las glándulas situadas en el pecíolo y raquis de las hojas) es ofrecido a modo de recompensa principalmente para las hormigas del género *Myrmecia* (*M. simillima* y *M. pilosa*). Estas hormigas forman asociaciones con algunas especies africanas y americanas de *Acacia*, protegiendo a las flores en contra de una depredación excesiva por parte de insectos y de aves. Debido a lo anterior, y tomando en consideración que las flores de *Acacia* no presentan características morfológicas complejas que permitan el acceso sólo visitantes de taxa específicos, Stone y colaboradores (2003) propusieron que la forma de estas flores podría ser la causa de la evolución de defensas alternativas, como la asociación con hormigas.

Greyson (1994) consideró el desarrollo floral como la integración de los eventos involucrados en la transformación de un meristemo vegetativo para producir un meristemo floral y finalmente una flor funcional. Asimismo, Leins y colaboradores (1988) han puntualizado que el desarrollo de una flor representa la morfología floral en el sentido más amplio. De tal forma que en la actualidad, los estudios de forma floral deberán incluir no sólo la estructura floral madura, sino también la sucesión de cambios durante la ontogenia. Tucker (1992b) consideró que el desarrollo de una flor abarca básicamente tres estadios: el temprano (organogénesis), el intermedio (crecimiento y alargamiento) y el tardío (diferenciación celular). Los límites entre los estadios intermedio y tardío no están definidos formalmente, sin embargo, los términos son empleados continuamente (Tucker, 1984a, 1988b).

La información obtenida de los estudios de desarrollo floral ha sido utilizada con diferentes propósitos, ya sea para aclarar anomalías morfológicas, como aquellas reportadas en *Prosopis* (Palacios *et al.*, 2000), o para mostrar cómo distintos tipos de desarrollo entre las especies de un género (*Bauhinia*) resultan en diferentes estrategias reproductivas (Tucker, 1988c). En este sentido, los estudios de desarrollo floral son una herramienta más en el análisis de trabajos comparativos, los cuales han sido por mucho tiempo las bases tradicionales para los estudios sistemáticos.

Recientemente, el desarrollo floral ha sido importante en análisis filogenéticos. Para tal fin se han tomado en consideración características tales como el número de partes florales, la simetría, la arquitectura (posición y relaciones entre órganos), el orden de inicio de los órganos, la fusión, la pérdida y/o el incremento de órganos (Tucker, 1987). La información obtenida a partir de los estudios de este tipo ha contribuido a la sistemática entre taxa de categorías superiores como Magnoliidae y monocotiledóneas (Erbar, 1988). Asimismo, han sido empleados en la reclasificación de subfamilias y tribus de Palmae (Uhl y Dransfield, 1984), así como para establecer las relaciones filogenéticas entre taxa de Zingiberales (Kirchoff, 1988), Cactaceae (Leins y Schwitalla, 1988), en las tribus de Scrophulariaceae (Kampny y Canne-Hilliker, 1988) y dentro de la subfamilia Tillandsioideae (Brown y Gilmartin, 1988).

De igual manera, la información obtenida ha sido empleada para mostrar caracteres diagnósticos de desarrollo a nivel de subfamilia o tribu (Tucker, 1984a, 1987, 1989), o como base para postular las relaciones entre especies de un género (Tucker, 1992b), así como para revelar homologías (Tucker, 1988a, 1990; Tucker y Stirton, 1991), divergencias, homoplasias (paralelismos, convergencias), sinapomorfías,

neotenia (Tucker, 1987), distinciones de desarrollo (Tucker, 1992b), e incluso para demostrar si la carencia de algún órgano se debió a la ausencia del primordio (Tucker, 1990) o a la interrupción del desarrollo después de haberse iniciado (Tucker, 1988 a, b, c). Actualmente, el desarrollo floral comparativo ha adquirido un nuevo enfoque, siendo usado no sólo como una propuesta para el entendimiento de las relaciones entre estructura, sistemática y filogenia, sino incluso como un puente entre la morfología floral y la fisiología de la flor (Leins et al., 1988).

☞ Desarrollo floral en Leguminosae

Los primeros estudios sobre la ontogenia floral en la familia Leguminosae fueron realizados por Payer (1857), Rohrbach (1870) y Hartog (1888) (citados en Tucker, 1987), en los cuales, los estadíos florales fueron descritos e ilustrados con base en las técnicas disponibles en aquel tiempo. Posteriormente, a partir de 1984, Tucker y colaboradores han realizado una extensa investigación acerca del desarrollo floral en esta familia y han acumulado una gran cantidad de evidencia para alrededor de 200 taxa. A partir de tales investigaciones, han mostrado que las tres subfamilias de Leguminosae son distinguibles con base en sus características florales. En Mimosoideae, las flores son radialmente simétricas durante el desarrollo, algunas Caesalpinioideae se vuelven zigomórficas al momento de la iniciación de los pétalos, y las flores de Papilionoideae son zigomórficas desde la inyección de los sépalos.

La posición de sépalos y pétalos es reconocida como un carácter taxonómico que separa a las subfamilias. Estas posiciones son determinadas durante la ontogenia y permanecen constantes a través del desarrollo. En Mimosoideae, el sépalo medio es adaxial y el pétalo medio es abaxial en relación a la bráctea subyacente. En Caesalpinioideae y Papilionoideae, el sépalo medio es abaxial y el pétalo medio es adaxial. Estos caracteres permiten separar a las tres subfamilias en dos grandes grupos: Mimosoideae y Caesalpinioideae-Papilionoideae (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990).

Asimismo, la iniciación de los sépalos en Caesalpinioideae puede ser helicoidal o raramente unidireccional y en Papilionoideae, la condición más frecuente es la unidireccional. En Mimosoideae puede ser helicoidal, simultánea (Tucker, 1987), bidireccional o como un anillo meristemático (Ramírez-Domenech y Tucker, 1988, 1990). Los pétalos surgen de manera simultánea en Mimosoideae, mientras que en las otras subfamilias se originan en secuencia unidireccional. Referente a los estambres, las especies de Leguminosae (con excepción de las tribus Acacieae e Ingeae de Mimosoideae), presentan generalmente dos verticilos: los antesépalos (verticilio exterior) y los antepétalos (verticilio interior), los caules surgen de manera simultánea en cada uno (Tucker, 1984a).

En Leguminosae, los órganos de cada verticilio alternan radialmente con aquellos de los verticilios adyacentes, incluso cuando se llegan a presentar flores tetrámeras como en algunas especies de *Acacia* y *Mimosa* (Tucker, 1987). Asimismo, en las tres subfamilias, la estivación de los sépalos es valvada, mientras que la de los pétalos es variable: valvada en Mimosoideae, imbricada ascendente en Caesalpinioideae e imbricada descendente en Papilionoideae (Tucker, 1987).

Es importante señalar que la gran mayoría de las especies analizadas por Tucker y colaboradores pertenecen a las subfamilias Papilionoideae y Caesalpinioideae. La subfamilia Mimosoideae ha sido poco estudiada en este aspecto, con datos disponibles sólo para 15 géneros de las tribus Mimoseae, Acacieae e Ingeae (Tucker, 1987). Recientemente, Ramírez-Domenech y Tucker (1990) realizaron una comparación entre los patrones de surgimiento del perianto en 39 especies de esta subfamilia, incluyendo 9 especies de la tribu Acacieae, 18 especies de la tribu Mimoseae y 12 especies de la tribu Ingeae.

Particularmente, en el género *Acacia*, se ha dado escasa atención a los estudios de este tipo, y en pocos casos se cuenta con la secuencia completa del desarrollo floral. Newman fue el primero en realizar estudios de anatomía floral y de embriología mediante cortes histológicos en *A. baileyana* (1933, 1934a,b), *A. longifolia* y *A. suaveolens* (1936). Estudios semejantes fueron realizados en *A. farnesiana* (Narasimhachar, 1948), *A. auriculiformis* (Dnyansagar, 1958), *A. oxycedrus* (Rohrbach, 1870, citado en Derstine y Tucker, 1991) y *A. pycnantha* (Buttrose *et al.*, 1981). Posteriormente, aún con el empleo de nuevas técnicas como la de microscopía electrónica, los estudios en este género son escasos, analizándose hasta el momento sólo los patrones de inyección del perianto en *A. baileyana*, *A. smallii*, *A. retinoides* (Ramírez-Domenech y Tucker, 1988), *A. berlandieri*, *A. greggii*, *A. hindsii*, *A. pennatula*, *A. pinetorum*, *A. acuífera* (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990) y *A. baileyana*, en donde los autores incluyen además, el desarrollo de la inflorescencia (Derstine y Tucker, 1991).

Acacia es un género muy importante tanto ecológicamente como económicamente, ya que además de fungir como especies nodrizas y como formadoras de islas de fertilidad en todos los ecosistemas donde se encuentran, se obtienen grandes cantidades de taninos, pulpa, esencias, entre otros beneficios. La IUFRO ha señalado que la investigación de estas especies de usos múltiples es prioritaria, máxime si se toma en consideración el continuo avance de las zonas desérticas en todo el mundo. Por tal motivo, la carencia de información (en cualquier aspecto) de las especies de este género, es lamentable.

Aunado a esto, recientemente se ha generado controversia con respecto al reconocimiento de *Acacia* como un solo género dada su diversidad morfológica, floral, frutal y vegetativa. En un intento por resolver esta situación se ha propuesto una lista de “especies críticas”, la cual fue creada bajo el consenso de varios expertos estudiosos del género, cuya finalidad fue la selección de especies representativas de cada grupo y de esta manera procurar esclarecer el estatus genérico de la tribu Acacieae. De igual modo, existe un consenso respecto a la necesidad de generar una mayor cantidad de estudios comparativos, entre ellos, los de organogénesis floral, ya que como ha sido puesto de manifiesto, los estudios de este tipo pueden ayudar en la elucidación de las relaciones entre especies de un determinado género. A pesar de esta propuesta, han sido escasos los estudios de este tipo, y desde 1991 no se cuenta con información al respecto. Además, en ningún trabajo previo se ha contemplado la secuencia completa de desarrollo floral.

Con base en lo anterior, y tomando en consideración que los atributos de las flores de *Acacia* son caracteres taxonómicos de gran utilidad en la delimitación de especies, en la presente investigación se analizan de manera detallada, los patrones de surgimiento y desarrollo de los verticilios en una especie de cada subgénero de *Acacia* (*Aculeiferum*, *Acacia* y *Phyllodineae*), a fin de detectar similitudes y diferencias en su desarrollo floral.

Las especies estudiadas fueron seleccionadas con base en la lista de “especies críticas” (Maslin y Stirton, 1997), así como la facilidad de obtener las muestras con el menor costo y esfuerzo. Las especies colectadas y las localidades de colecta se describen a continuación.

1) *Acacia berlandieri* Benth. (subg. *Aculeiferum*). Hidalgo, Municipio de Metzquititlán. 3 km antes de llegar a San Agustín Metzquititlán. Arbusto de 1.5 m, con inflorescencias en estadíos juveniles de maduración principalmente; sin frutos. Colectada el 17 de marzo del 2002 (SL-07).

2) *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth. (subg. *Acacia*). Chiapas, San cristóbal de las Casas, colectada el 17 de mayo del 2001 por Ericka Pérez; y Veracruz, Municipio de Naolinco, 6 km al NE de Naolinco, sobre la carretera a Jalapa. Pastizal. Árbol de 3-4 m, con inflorescencias inmaduras y frutos en varios estadíos de maduración. Colectada el 18 de marzo del 2002 (SL-14).

3) *Acacia saligna* (Labill.) H.L. Wendl. (subg. *Phyllodineae*). Distrito Federal, arboretum de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Campus II, UNAM. Árbol 4-5 m, gran cantidad de inflorescencias y frutos en todos los estadíos de maduración. Colectada el 2 de enero del 2002 (SL-05). Todos los especímenes de herbario fueron depositados en el Herbario Nacional MEXU.

Para cada especie se colectaron inflorescencias en diferentes etapas de desarrollo. Todo el material floral fue fijado inmediatamente en FAA (etanol 50%, ác. acético glacial y formalina al 37% 18:1:1). Parte del material colectado fue disectado bajo un microscopio estereoscópico Olympus CO11 en alcohol etílico al 70%. Posteriormente, el material disectado fue deshidratado en una serie de alcohol etílico 70%-90% por lo menos durante dos horas en cada concentración, y al menos durante 24 horas en alcohol etílico al 100%. A continuación, el material floral fue secado a punto crítico con CO₂ en una secadora Emitech K550. El material seco fue adherido a portamuestras de aluminio con grafito coloidal y fue recubierto con una mezcla de oro-paladio utilizando una recubridora Emitech K850. Finalmente, las flores en diferentes etapas de desarrollo ontogenético fueron examinadas en un microscopio electrónico de barrido (MEB) Hitachi S-2460N a diferentes magnificaciones y a 15 Kv.

El origen del disco estaminal situado entre el androceo y el gineceo de las flores maduras de *Acacia berlandieri* fue investigado mediante cortes histológicos. La técnica empleada fue la siguiente: parte del material floral en varias etapas de desarrollo y sin disectar, fue deshidratado en alcohol etílico al 100%, durante un periodo de 24 horas por lo menos. Posteriormente, el material fue preincluído en resina sintética JB4 durante un lapso de 48 horas y luego de este tiempo fue incluído en JB4 más un catalizador. La polimerización se llevó a cabo a temperatura ambiente. Se realizaron cortes longitudinales de 3 μm en el ultramicrotomo rotatorio MT 990, colocando las secciones en portaobjetos desengrasados. Posteriormente, el material fue teñido con azul de toluidina durante unos segundos. Las laminillas resultantes se revisaron en un microscopio óptico Leyca DM LB 11501200 y se fotografiaron en un fotomicroscopio Olympus AX70.

Por otra parte, algunas flores en postantesis fueron incluídas en parafina (mediante las técnicas convencionales de este tipo de inclusión) a fin de realizar pruebas histoquímicas para evidenciar la presencia de aceites. Se realizaron cortes de 10 μm en un micrótopo de rotación American Optical. Las secciones fueron montadas en portaobjetos e introducidas en estufa a 60°C a fin de retirar el excedente de parafina. Posteriormente, las secciones fueron rehidratadas en una serie de alcohol etílico 100%-50% durante 10 minutos en cada concentración y se agregó rojo "O" de aceite durante 25 minutos aproximadamente. Después de este lapso de tiempo, las laminillas fueron enjuagadas con agua destilada y observadas al microscopio óptico Axioscop Carl Zeiss.

Los patrones de inyección de cada verticilio fueron establecidos tomando en consideración el criterio de orden de aparición de primordios. Los términos adaxial, abaxial, fusión congénita, fusión postgénita y unión postgénita son referidos continuamente. El término abaxial es empleado para describir el lado de la flor que está alejado del eje de la inflorescencia (Esau, 1965) y cercano a la bráctea subyacente (Tucker, 1984a). El término adaxial se refiere al lado de la flor que está cercano al eje de la inflorescencia y alejado de la bráctea subyacente (Derstine y Tucker, 1991).

La fusión congénita se refiere a la unión de elementos estructurales a partir del comienzo del desarrollo. Este tipo de fusión es formado mediante una base común que se desarrolla como un anillo, el cual puede formar eventualmente un tubo. En contraparte, la fusión postgénita se refiere a la unión (en etapas tardías de desarrollo) de elementos estructurales originalmente libres (Endress, 1994). El término unión postgénita es empleado cuando los elementos estructurales originalmente libres se encuentran en estrecha proximidad, y se mantienen así mediante presión epidérmica o por entrelazamiento de tricomas ubicados en los márgenes. Cabe señalar que la definición anterior (unión postgénita) ha sido expresada también para el término fusión postgénita (Tucker, 1987), sin embargo, en este trabajo se prefiere emplear el término unión postgénita cuando el proceso es temporal.

♂ *Acacia berlandieri* Benth.
(subgénero *Aculeiferum*)

Las flores de esta especie se encuentran agrupadas en cabezuelas, con un promedio de 64 flores en cada una. Se analizaron 155 flores en total, abarcando todos los estadíos. El desarrollo de las flores en la inflorescencia es sincrónico. Esta especie se encuentra registrada en la literatura como hermafrodita, sin embargo, en algunas casos se observaron flores masculinas localizadas en la mitad proximal de la inflorescencia. Ambos tipos de flores constan de los siguientes verticilios: 1) cáliz con cinco sépalos, 2) corola con cinco pétalos, 3) androceo con un promedio de 91 estambres y 4) gineceo con un solo carpelo. En las flores masculinas, el gineceo no alcanza la etapa de madurez. Asimismo, se encontraron inflorescencias únicamente masculinas. En las flores de estas inflorescencias no hay surgimiento del primordio del gineceo y es evidente el aumento en el número de estambres, el cual es de aproximadamente 130 por flor.

♂ Flores hermafroditas

♣ Cáliz

El meristemo floral se alarga lateralmente y emerge primero un primordio en posición adaxial, que corresponde al sépalo medio (Fig. 1). Posteriormente, surgen dos primordios inferiores lateralmente opuestos, e inmediato a ello surgen otros dos primordios opuestos localizados abaxialmente (Fig. 2). En este momento queda establecida la pentamería del cáliz así como su simetría radial mediante un patrón de surgimiento unidireccional descendente, esto es, del sector adaxial hacia el abaxial.

Durante el desarrollo, cada uno de los cinco primordios engrosan y se alargan recurvándose hacia el centro del meristemo floral (Fig. 3). Son notorios ya los tricomas unicelulares. Los sépalos continúan su crecimiento en esta forma hasta que sus ápices se entrelazan por medio de los prominentes tricomas presentes (Fig. 4). En esta etapa puede observarse el tubo proximal originado mediante fusión congénita de los cinco sépalos (Fig. 5). La formación de este tubo es posterior a la inyección de los pétalos. La parte media longitudinal de cada sépalo es delgada y se mantiene así durante el desarrollo, a consecuencia de lo cual, no hay unión postgénita en la parte media longitudinal de cada sépalo. El crecimiento posterior del cáliz es lento, y conforme los órganos internos aumentan en tamaño, los ápices de los sépalos se van separando paulatinamente. En la antesis y después de ella, el tubo del cáliz es pequeño, abarcando menos de un tercio de longitud. El tercio distal abaxial de cada uno de los sépalos es cóncavo y con tricomas prominentes (Fig. 7). La estivación de los sépalos es valvada.

☉ Corola

El surgimiento de los primordios de la corola es simultáneo y en sectores alternos al cáliz. El primordio correspondiente al pétalo medio se localiza en posición abaxial (Fig. 6). La pentamería de la corola así como la simetría radial de la misma, quedan establecidas al momento de la inyección. Conforme al desarrollo de este verticilio, los primordios se hacen prominentes y se alargan recurvándose hacia el centro del meristemo floral hasta que sus bordes y ápices quedan muy juntos entre sí y los ápices se unen postgenitalmente. Cabe señalar que no hay fusión congénita proximal de los pétalos (Fig. 8), por lo tanto, la corola carece de tubo formado por connación. A cambio de esto, en estadíos posteriores, equivalentes a la diferenciación de primordios de estambres, la parte proximal de cada pétalo comienza a fusionarse con la prolongación del receptáculo floral. De tal forma que en flores maduras, la parte proximal de cada pétalo se encuentra adnada con el receptáculo floral (Fig. 9).

En las flores maduras, los pétalos son de mayor tamaño que los sépalos. El tercio distal de cada pétalo es muy notorio, de forma romboidal engrosada con abundantes tricomas delgados en el ápice abaxial (Fig. 7). En la parte apical adaxial tienen células globosas con estomas (Fig. 10). Asimismo, el interior de los tricomas localizados en el ápice de los pétalos presentan aceites (Fig. 40). La estivación de la corola es valvada.

☉ Androceo

La aparición de los primordios del tercer verticilio ocurre en estadíos tempranos de maduración de la flor, apenas cuando han crecido un poco los pétalos. El surgimiento de los primordios de estambres ocurre en cinco sectores alternos a los pétalos. Inicialmente, surge sólo un primordio por sector, formando lo que llamaré el primer nodo de estambres (Fig. 11). Posteriormente, en cada sector surgen dos primordios laterales acrópetos con respecto al primer primordio, formando el segundo nodo de estambres (Fig. 12). El surgimiento de primordios posteriores es siempre de manera lateral y acrópeta con respecto a los primordios anteriores (Fig. 13), hasta completar un total de cinco a seis nodos de estambres. Cabe señalar que al finalizar el surgimiento del androceo, los primordios del último nodo de estambres no quedan en estrecho contacto con el primordio del gineceo, sino que persiste un espacio vacío entre estos órganos (Fig. 14). Asimismo, es posible observar que por debajo de estos primordios hay crecimiento meristemático zonal (Figs. 15 y 36).

Una vez que se han establecido todos los primordios de estambres, adquieren forma cilíndrica. Posterior a esta etapa comienza el proceso de diferenciación, el cual es asincrónico. El ápice de cada primordio se ensancha y se forman dos lóbulos con una ligera protuberancia apical, misma que desaparece en estadíos posteriores (Fig. 16). Conforme se van diferenciando los lóbulos de las anteras, los filamentos aumentan diferencialmente en longitud, mostrando a consecuencia de ello, diferentes tallas (Fig. 17). En estadíos previos a la antesis, los filamentos se encuentran notablemente plegados sobre sí mismos (Fig. 18). En flores en postantesis, los estambres están constituidos por una antera biteca con dehiscencia longitudinal y un filamento, ambos de apariencia celular globosa (Fig. 19). La antera se une al filamento por la parte central del dorso, mediante un puente de células delgadas y rectangulares (Fig. 20).

El disco estaminal se forma a partir del crecimiento meristemático zonal mencionado anteriormente (Fig. 36). Esta zona meristemática se alarga, formando una base para los filamentos de los estambres (Fig. 37) y posteriormente se expande hacia el centro de la flor (Fig. 38), de tal forma que en flores en preantesis, el disco estaminal se encuentra completamente formado. Su apariencia es esponjosa y se localiza entre los filamentos más internos y el estipe del gineceo (Figs. 21 y 39). La expansión de la zona meristemática hacia el interior de la flor es tardía, en etapas de desarrollo posteriores a la formación del estipe del carpelo (Fig. 28).

● Gineceo

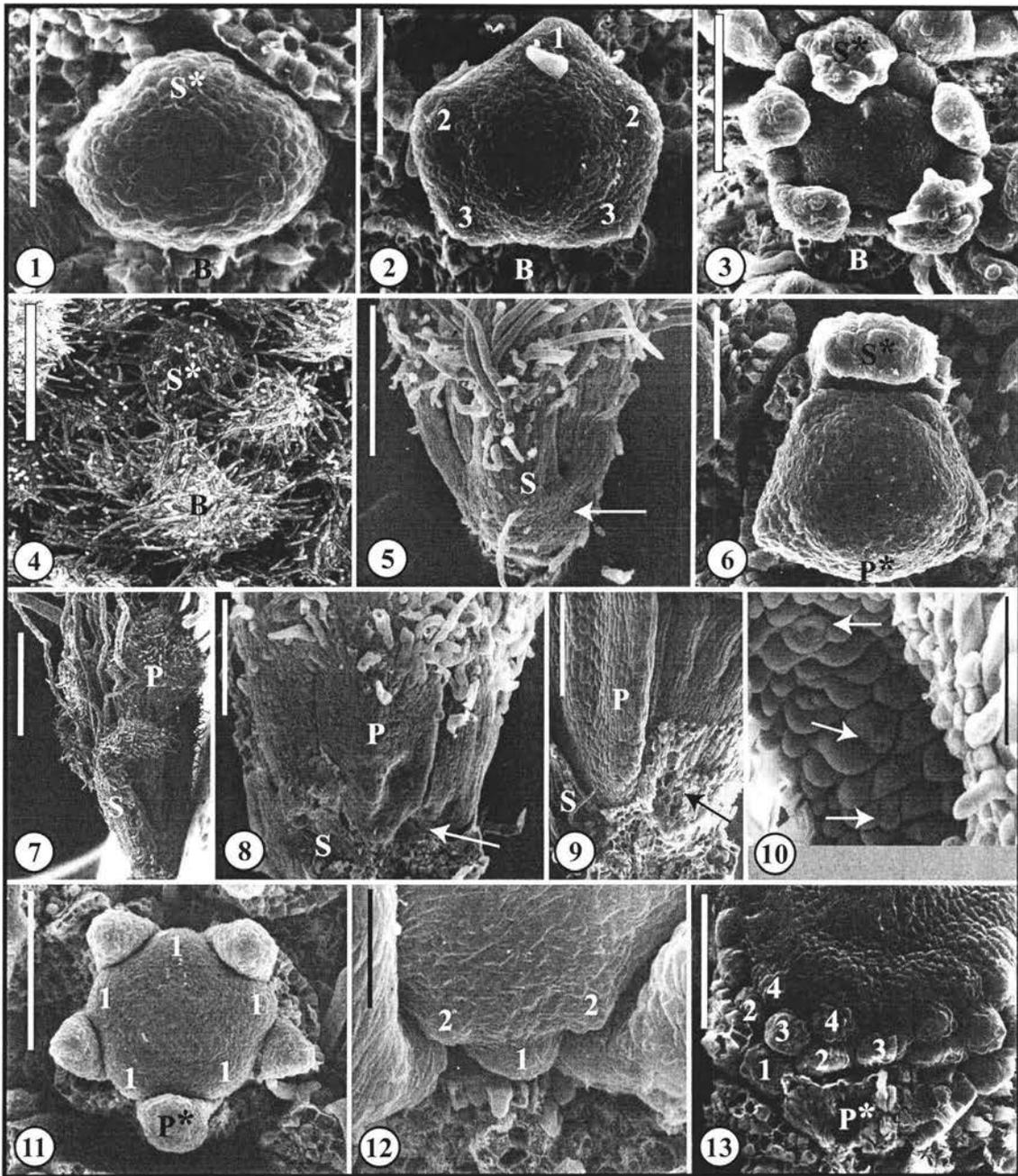
El primordio del gineceo surge al centro del meristemo floral aproximadamente durante la formación del tercer nodo de estambres (Fig. 22). Este primordio se alarga y se forma una depresión lateral (Fig. 14). En el ápice resultante se encuentra la zona determinada para la diferenciación del estilo, mientras que en la zona de depresión comienza la formación de la hendidura correspondiente al ovario. Esta hendidura se hace más notoria, localizándose en la parte media del primordio, sin llegar a la parte proximal ni a la parte distal (Fig. 23). La hendidura se sitúa exclusivamente en el ovario y su orientación es variable en las flores dentro de una misma inflorescencia (Fig. 24).

Posteriormente, el ápice del carpelo se adelgaza y comienza la formación del estilo. En este momento, el tamaño del carpelo es mayor que los primordios de estambres, mismos que apenas han comenzado su proceso de maduración (Fig. 25). El estilo continúa desarrollándose a la vez que se pliega sobre sí mismo (Fig. 26a). Previo a la antesis, en el ápice del estilo puede reconocerse al estigma, el cual tiene forma semejante a una copa no muy profunda (Fig. 26b). El gineceo consiste de un carpelo con ovario ovoide ligeramente constreñido en la parte media y con abundantes tricomas, un estilo filiforme y un estigma inconspicuo (Fig. 27).

La porción proximal del carpelo está formada por un estipe glabro y delgado (Figs. 21 y 27). La formación del estipe comienza al momento de la diferenciación de la hendidura correspondiente al ovario (Fig. 14) y su crecimiento es lento durante las primeras etapas. El estipe es notorio en estadíos equivalentes a la maduración de las anteras (Fig. 28).

✂ Flores masculinas

Como se mencionó anteriormente, se encontraron flores masculinas localizadas en la parte proximal de algunas inflorescencias. En estas flores, el carpelo no concluye su maduración. El proceso se interrumpe siempre antes de que pueda formarse un estilo. Asimismo, los ovarios tampoco se encuentran sellados (Figs. 29-32). En algunos casos, los carpelos atrofiados presentan un estipe (Figs. 29-31). Respecto a las inflorescencias constituídas exclusivamente por flores masculinas (Fig. 33), en estas flores no surge el primordio del gineceo y presentan un aumento en el número de nodos de estambres (Fig. 34). Asimismo, en este tipo de flores, el disco estaminal ocupa toda la parte central (Fig. 35). Debido a que no se observaron diferencias notables en el surgimiento de los verticilios en todos los ejemplares revisados, se asume que el surgimiento y desarrollo de los verticilios en este tipo de flores es similar al descrito anteriormente para las flores hermafroditas.



Figs. 1-13. *Acacia berlandieri*. Surgimiento y maduración del perianto y formación del androceo. 1. Surgimiento del primordio correspondiente al sépalo medio en posición adaxial. 2. Cáliz pentámero, los números señalan la secuencia de surgimiento de los sépalos. En Figs. 1 y 2, barra= 50 μ m. 3. Engrosamiento y recurvamiento de los sépalos. Barra= 100 μ m. 4. Entrelazamiento de los sépalos mediante tricomas. Barra=500 μ m. 5. Vista lateral de una flor en donde la flecha señala la fusión congénita proximal del cáliz. Barra= 200 μ m. 6. Surgimiento simultáneo de los pétalos en cinco sectores alternos a los sépalos. El pétalo medio se localiza abaxialmente. Barra= 50 μ m. 7. Flor en postantesis. Se aprecian las dimensiones relativas de los componentes del perianto. Barra= 1 mm. 8. Vista lateral de la corola en estadio intermedio de maduración. La flecha señala la ausencia de fusión congénita proximal de los pétalos. Los sépalos fueron disectados. Barra= 100 μ m. 9. Parte proximal de una flor madura. La flecha señala la cicatriz de la disección de un pétalo adnado al receptáculo floral. Barra= 200 μ m. 10. Apariencia de la parte apical adaxial de un pétalo maduro. Las flechas señalan los estomas. Barra= 40 μ m. 11. Surgimiento simultáneo de os cinco primeros primordios de estambres (señalados por el número uno) en sectores alternos a los pétalos. Barra= 100 μ m. 12-13. Surgimiento de primordios subsecuentes de estambres en forma lateral acrópeta. Los números señalan el orden de aparición. En la Fig. 12, la barra= 20 μ m, y en la Fig. 13, barra= 50 μ m. S, sépalo; S*, sépalo medio; P, pétalo; P*, pétalo medio; B, bráctea subyacente.

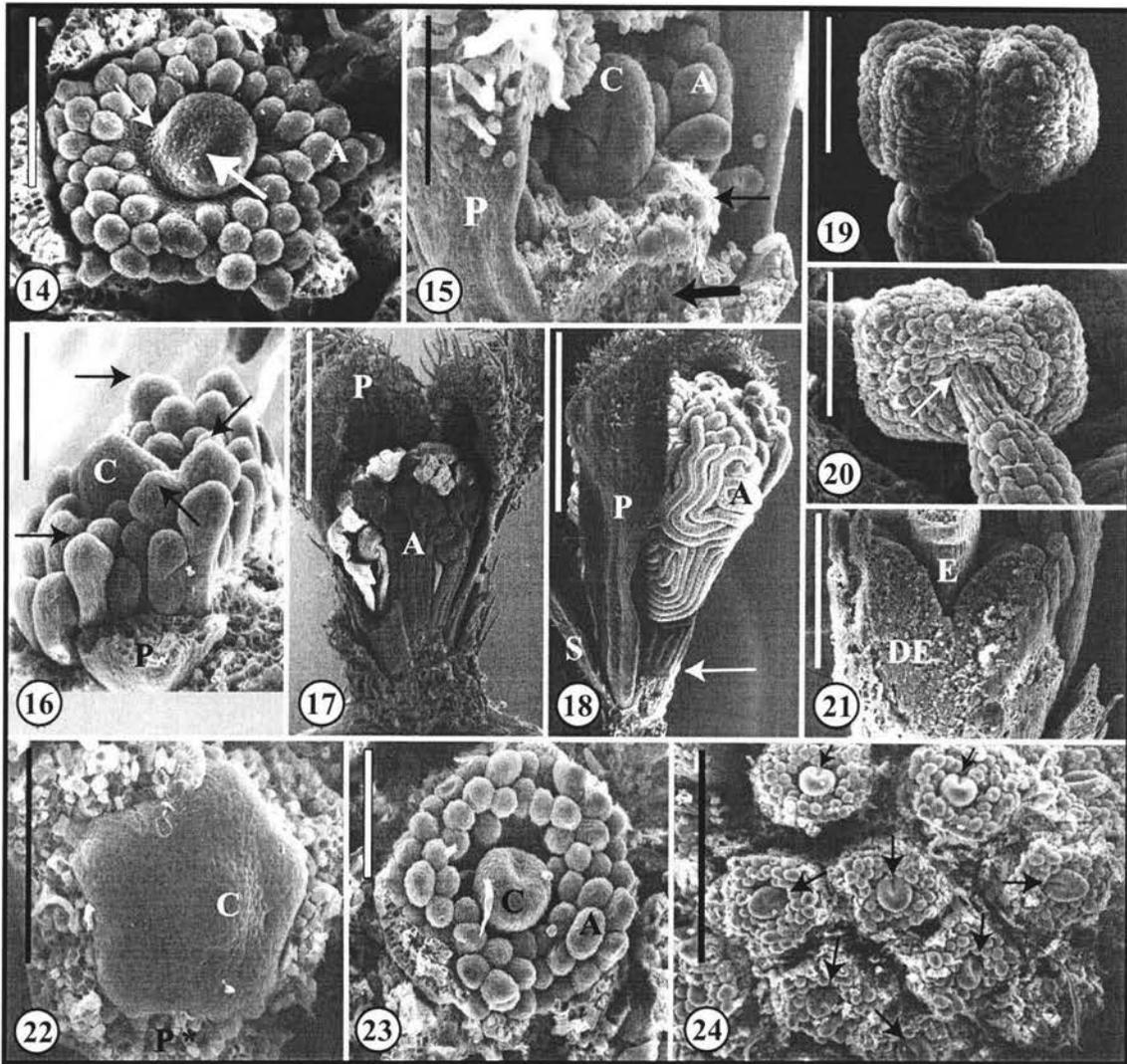
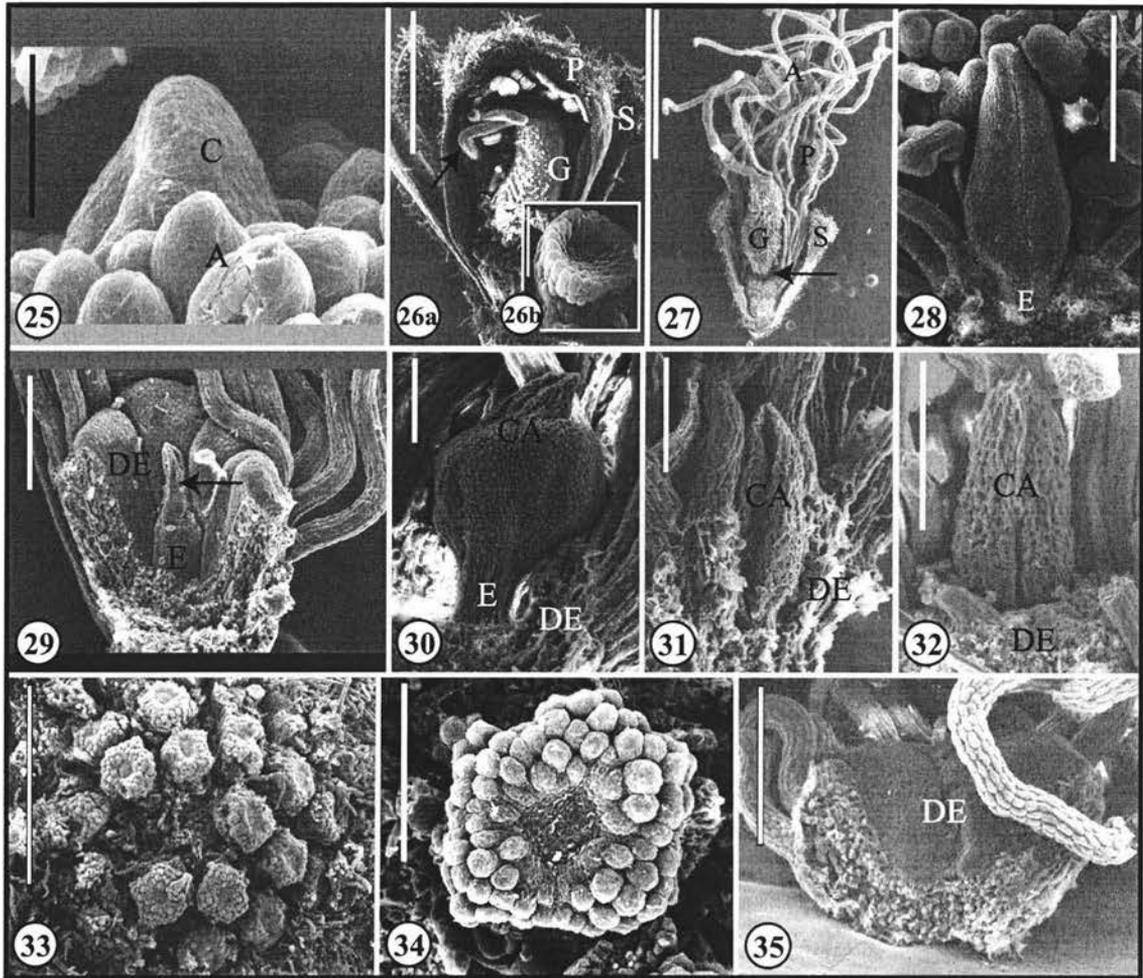
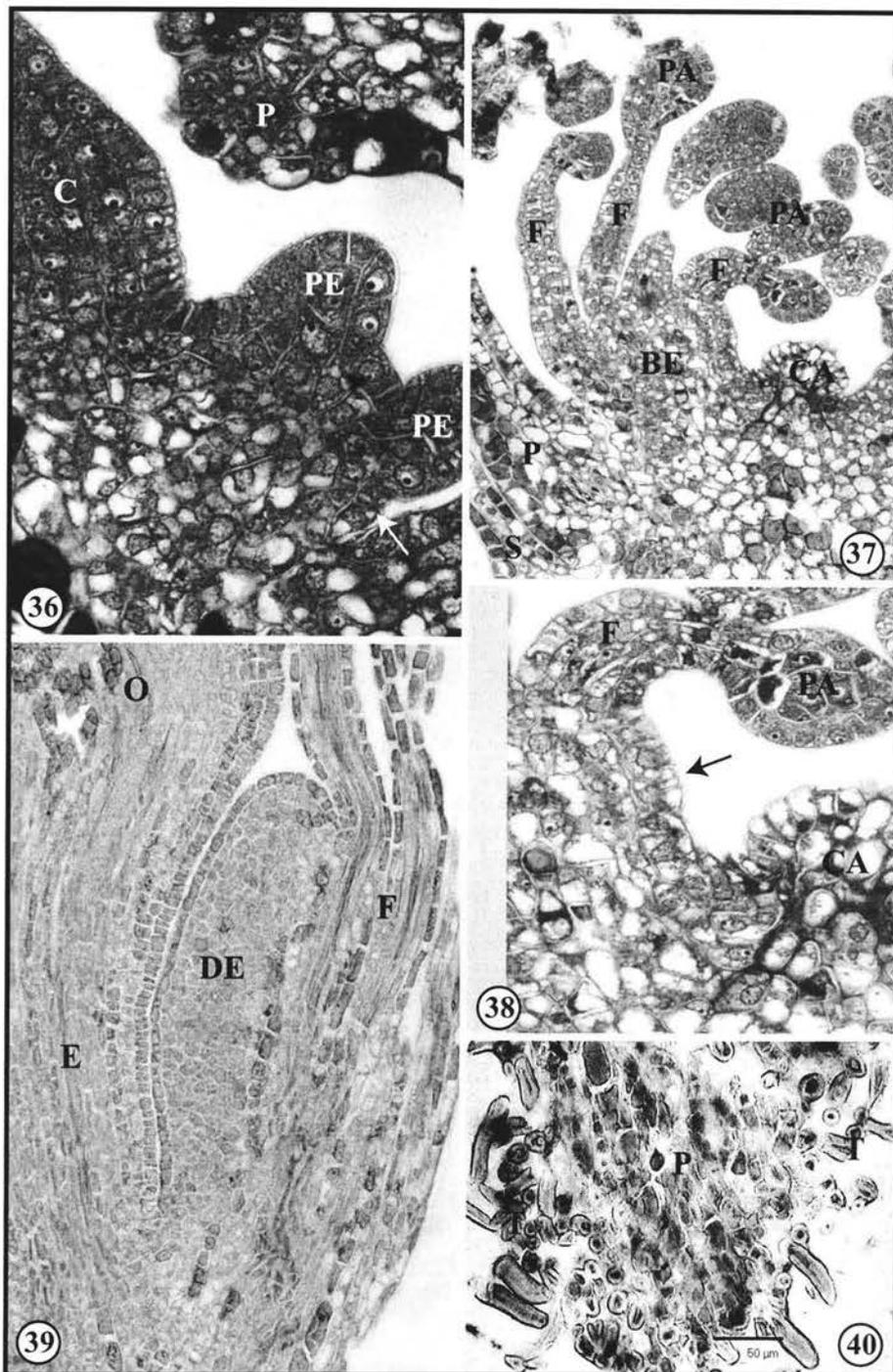


Fig. 14-24. *Acacia berlandieri*. Maduración del androceo y surgimiento del carpelo. 14. Etapa final de surgimiento de primordios de estambres. Es notoria la depresión entre los primordios más internos de estambres y el primordio del carpelo. La flecha gruesa señala la formación de la hendidura del ovario y la flecha delgada la formación del estipe del ovario. Barra= 100 μ m. 15. Alargamiento de los primordios de estambres y del carpelo. La flecha delgada señala el crecimiento zonal por debajo de las bases de los estambres. La flecha gruesa indica la zona de adnación de las bases de los pétalos con el receptáculo floral. Barra= 100 μ m. 16. Maduración asincrónica del androceo. Las flechas señalan la protuberancia apical de algunos primordios de estambres. Barra= 100 μ m. 17. Flor en etapa de crecimiento. Los estambres se encuentran ya diferenciados en tecas y filamentos. Se aprecian las diferencias longitudinales de los filamentos de estambres. Barra= 400 μ m. 18. Flor en preantesis. Los filamentos se aprecian notablemente plegados sobre sí mismos. La flecha señala la base de los estambres resultante de crecimiento zonal. Barra= 1 mm. 19. Vista frontal de una antera madura. Se aprecian las líneas de dehiscencia longitudinal. Barra= 100 μ m. 20. Antera madura. La flecha señala el puente de unión de la antera con el filamento. Barra= 100 μ m. 21. Disco estaminal de apariencia esponjosa, rodeando al estipe del ovario. Barra= 400 μ m. 22. Surgimiento de la yema del carpelo. Barra= 100 μ m. 23. Vista superior de una flor donde la hendidura del ovario es más notoria. Barra= 100 μ m. 24. Vista lateral de una inflorescencia. Las flechas señalan la orientación de la hendidura de los carpelos. Barra= 500 μ m. S, sépalo; P, pétalo; P*, pétalo medio; A, androceo; C, carpelo; E, estipe; DE, disco estaminal.



Figs. 25-35. *Acacia berlandieri*. Maduración del gineceo y flores masculinas. 25. Formación del estilo en el ápice del primordio del carpelo. La hendidura no se prolonga hasta el estilo. El tamaño del carpelo es mayor en comparación con los primordios del androceo. Barra= 40 μ m. 26a. Flor en etapa intermedia de maduración. La flecha señala el plegamiento del estilo. Barra= 1 mm. 26b. Acercamiento al estigma. Barra= 50 μ m. 27. Flor en postantesis. Se aprecian las dimensiones relativas de los componentes de la flor. La flecha señala al estipe del ovario. Barra= 2 mm. 28. Estipe notorio en estadios correspondientes a la maduración de las tecas y del sellado del carpelo. Barra= 200 μ m. 29-31. Ejemplos de flores masculinas localizadas en la parte proximal de algunas inflorescencias. En todos los casos, la maduración del carpelo se detiene antes de que pueda formarse un estilo. En algunos casos se aprecia el estipe. En la Fig. 29, la flecha señala el carpelo atrofiado, barra= 200 μ m, y en las Figs. 30-32, barra= 100 μ m. 33. Vista lateral de una inflorescencia completamente masculina. Barra= 500 μ m. 34. Vista frontal de una flor de la figura anterior. Es notoria la ausencia del primordio del carpelo y el aumento en el número de nodos de estambres. Barra= 100 μ m. 35. Flor masculina en postantesis. El centro de la flor lo ocupa el disco estaminal. Barra= 200 μ m. S, sépalo; P, pétalo; A, androceo; C, carpelo; CA, carpelo atrofiado; G, gineceo; E, estipe; DE, disco estaminal.



Figs. 36-40. *Acacia berlandieri*. Cortes longitudinales de flores en diferentes etapas de desarrollo. 36. Flor hermafrodita en etapa de formación del androceo y gineceo. La flecha señala el crecimiento zonal por debajo de los primordios de estambres. 257x. 37. Flor masculina en etapa de maduración del androceo. Se aprecia la base de los estambres. 100x. 38. Acercamiento de la figura anterior. La flecha señala la expansión de la zona meristemática hacia el centro de la flor. 297x. 39. Flor hermafrodita en preantesis, con el disco estaminal completamente formado. 62x. 40. Ápice del pétalo de una flor postantética. Se muestra la reacción positiva en respuesta al rojo "O" de aceite, evidenciando la presencia de aceites. Barra= 50 µm. S, sépalo; P, pétalo; T, tricomas; PE, primordios de estambres; BE, base de los estambres; F, filamento; PA, primordio de antera; DE, disco estaminal; C, carpelo; CA, carpelo atrofiado; O, ovario; E, estipe del ovario.

☞ *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth.
(subgénero *Acacia*)

Como fue mencionado anteriormente, para esta especie se analizó material de las poblaciones de San Cristóbal de las Casas, Chiapas (figuras marcadas con un asterisco) y Naolinco, Veracruz. Sin embargo, no se cuenta con material correspondiente a la antesis y estadíos posteriores, de tal forma que la descripción abarca hasta estadíos maduros preantéticos. Se analizaron en total 208 flores, 61 de ellas de la población de San Cristóbal de las Casas. No se encontraron variaciones interpoblacionales en las características analizadas.

Las flores de esta especie se agrupan en inflorescencias de tipo cabezuela, con alrededor de 61 flores hermafroditas en cada una. El desarrollo floral es sincrónico en la inflorescencia. Las flores son en su gran mayoría pentámeras, sin embargo, ocasionalmente se observaron algunas flores con cáliz trímero o tetrámero, aunque no se contabilizó su presencia. La descripción de la formación de los verticilos está basada en las flores pentámeras. En cada flor se identificaron cuatro verticilos, correspondientes a: 1) cáliz, formado por cinco sépalos, 2) corola, formada por cinco pétalos, 3) androceo, con un promedio de 55 estambres y 4) gineceo unicarpelado.

☼ Cáliz

El desarrollo del primer verticilio floral es irregular. Inicialmente, se originan dos primordios lateralmente opuestos (Fig. 41*). Los tres primordios subsecuentes surgen secuencialmente o simultáneamente en posiciones variables, esto es, pueden localizarse abaxialmente, adaxialmente o intercalados con respecto al par inicial, desplazándolo algunas veces de su posición original (Figs. 42*-44*). Es posible encontrar meristemas florales donde se observan sólo tres o cuatro sépalos en estadio intermedio de maduración (Figs. 45-46), aunque finalmente, las flores maduras observadas presentaron un cáliz pentámero. Debido al surgimiento irregular de los primordios de este verticilio, la posición del sépalo medio (adaxial) sólo puede reconocerse con certeza cuando han ocupado su lugar los cinco primordios correspondientes (Fig. 44*). Al momento en que se aprecian los cinco sépalos es evidente la formación precoz del tubo del cáliz, originado mediante fusión congénita proximal de estos primordios (Fig. 44*).

Posteriormente, el crecimiento longitudinal es sincrónico, tanto del tubo del cáliz como de las partes libres distales. Durante este periodo, la parte distal de cada sépalo se recurva hacia el centro del meristemo floral hasta que sus bordes se tocan unos a otros, y se mantienen unidos mediante los tricomas presentes. A partir de este estadio, sólo el tubo proximal aumenta longitudinalmente y conforme al desarrollo de los

verticilios florales internos, los bordes distales se van separando paulatinamente. En cuanto los verticilios internos emergen del cáliz, el crecimiento de éste último es muy lento o casi nulo, de tal forma que momentos previos a la antesis es posible observar un cáliz casi completamente cilíndrico, de menor tamaño respecto a las demás partes de la flor. La parte media distal del cáliz así como la línea media abaxial de cada sépalo se encuentran ornamentadas con tricomas (Fig. 47*). La estivación del cáliz es valvada.

☉ Corola

El segundo verticilio se forma de manera simultánea, con sus órganos ocupando una posición alterna respecto a los órganos del primer verticilio. Al igual que en el cáliz, la formación del tubo proximal de la corola, mediante fusión congénita, es precoz (Fig. 48). El pétalo medio queda ubicado en posición abaxial y durante el proceso de crecimiento, los pétalos se alargan y se recurvan hacia el centro de la flor.

La maduración de los pétalos consiste del alargamiento del tubo proximal y posterior unión postgénita del tercio distal de cada pétalo (Fig. 49). Los pétalos maduros preantéticos son más largos que los sépalos y presentan en su tercio distal y en la línea media abaxial abundantes tricomas. La estivación de los pétalos es valvada. Cabe señalar que debido a que el tubo proximal abarca dos tercios de longitud, los límites de cada pétalo son visibles solamente en el tercio distal de la corola (Fig. 50*).

☉ Androceo

El androceo se forma de manera particular. En los sectores alternos a los pétalos surge simultáneamente un primordio de estambre (ocasionalmente dos en cualquier sector), a excepción del sector adaxial, formando el primer nodo de estambres (Fig. 48). De manera casi inmediata, surgen primordios laterales y acrópetos formando el segundo nodo de estambres, a excepción nuevamente del sector adaxial (Fig. 51). El surgimiento de primordios posteriores sucede también de manera lateral y acrópeta con respecto a los primordios anteriores. El surgimiento de primordios de estambres en el sector adaxial ocurre cuando en los demás sectores han comenzado a surgir los primordios correspondientes al cuarto o quinto nodo de estambres (Fig. 52). No obstante el retraso, el llenado de este sector es rápido, de tal forma que en estadíos posteriores, la diferencia temporal de inyección no es apreciable. El surgimiento del androceo concluye cuando se han formado de seis a siete nodos de estambres.

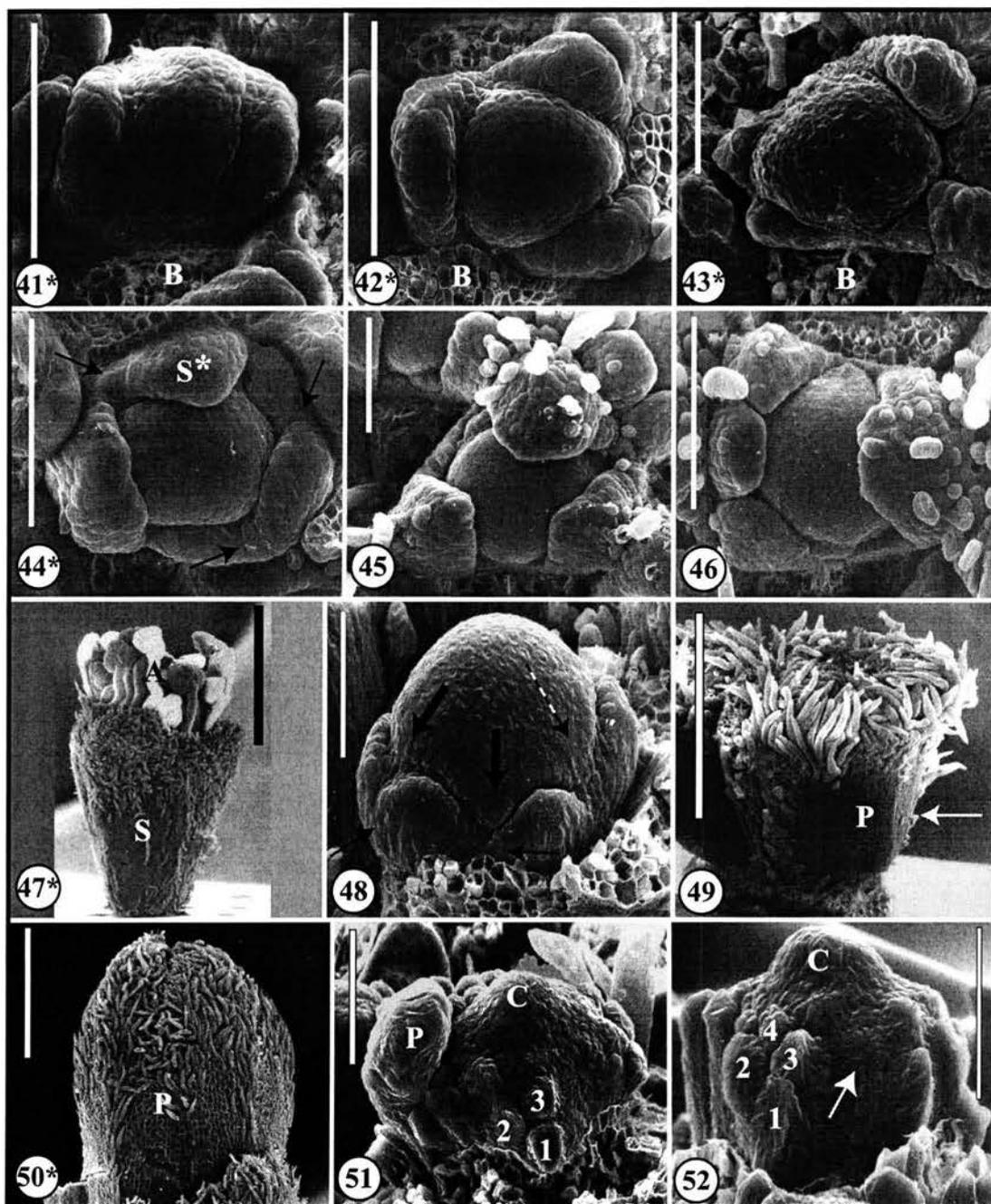
Cabe señalar que la maduración del androceo es asincrónica y precoz, en otras palabras, los primordios comienzan a alargarse conforme a su surgimiento (Figs. 51-52), de esta manera, al momento en que ha concluído el surgimiento de primordios de estambres, el tamaño de los primordios es diferente (Fig. 53). No obstante, el proceso de diferenciación es similar. Cada primordio se alarga proximalmente, para formar el filamento; mientras que la parte distal se ensancha notablemente para formar las estructuras correspondientes a los lóbulos de la antera. De manera concomitante, es posible apreciar que las bases de los filamentos comienzan a fusionarse postgenitalmente (Fig. 54). Posteriormente, en los lóbulos de la antera, se distingue la formación de una protuberancia apical entre ellos (Fig. 55*).

En estadíos previos a la antesis, es evidente la fusión postgénita proximal de los filamentos de estambres (Fig. 56*). Los filamentos son de tamaños variables (Fig. 57*). Las anteras son bitecas, con dehiscencia longitudinal y con tejido conectivo apical abundante (Fig. 58*) y permanente (observación realizada en flores abiertas de material depositado en el Herbario Nacional MEXU). El filamento está inserto en el lado dorsal de la antera mediante un segmento estrecho formado por hileras de células cuadrangulares (Fig. 59*). Las células del filamento y de la antera, a excepción de las células del punto de unión, son estriadas y globosas de varios tamaños (Fig. 60*).

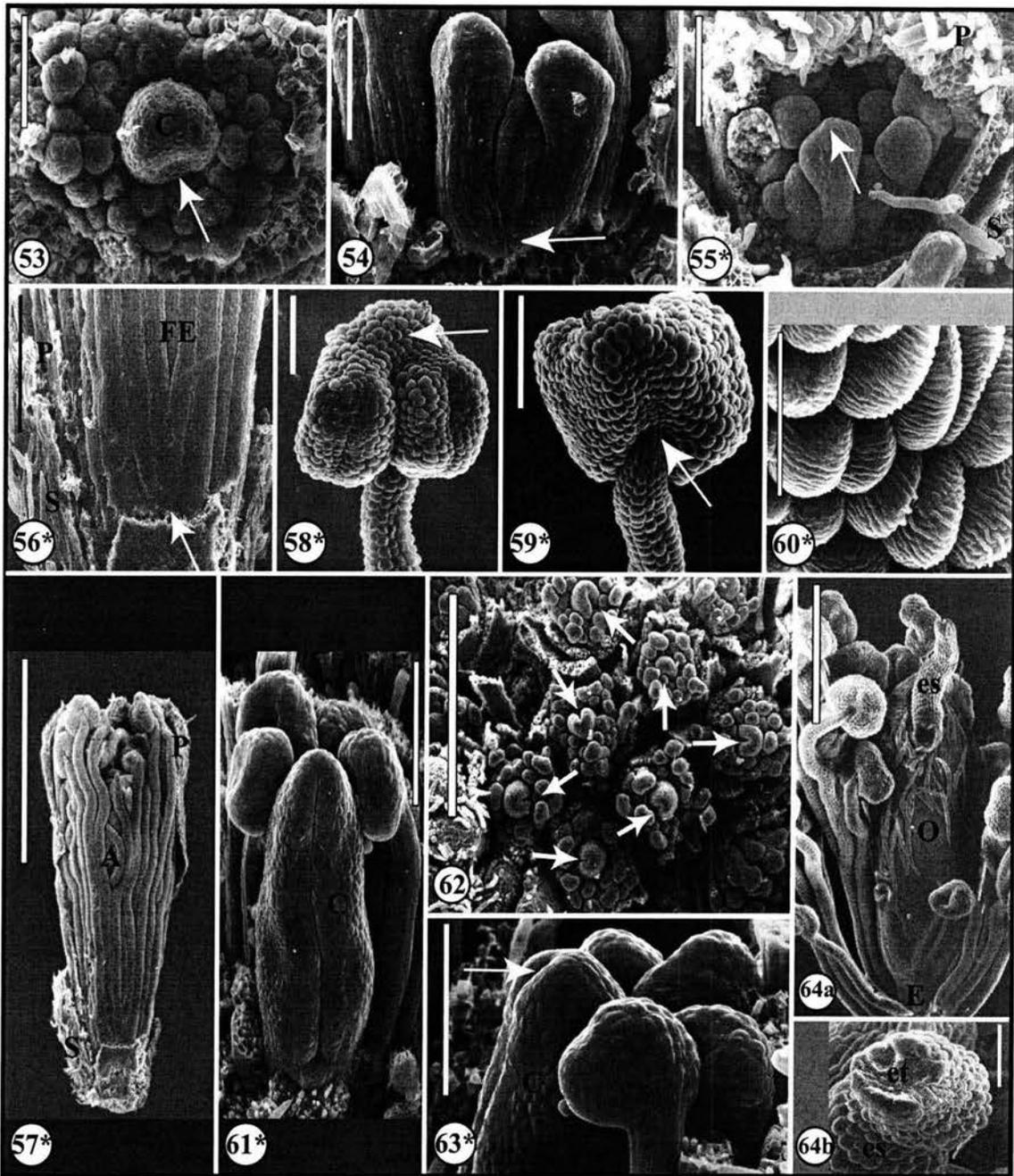
● Gineceo

El primordio del carpelo empieza a ser evidente durante la etapa correspondiente a la formación de los primordios del tercer nodo de estambres (Fig. 51). En la etapa equivalente a la finalización del surgimiento de primordios de estambres, el meristemo del carpelo se aprecia de forma oblonga y de mayor tamaño en relación a las yemas de estambres circundantes. En esta etapa comienza la diferenciación del carpelo, con la formación de la hendidura (apenas perceptible) correspondiente al ovario (Fig. 53). En estadíos subsecuentes, el carpelo adquiere forma cilíndrica y la hendidura se hace más evidente, localizándose desde el ápice hasta poco arriba de la base. Esta línea es sinuosa en la mayoría de las flores observadas (Fig. 61*). La orientación de la hendidura es variable en las flores de una misma inflorescencia (Fig. 62).

En el ápice del carpelo comienza la formación del estilo, en donde es notorio además la prolongación de la hendidura (Fig. 63*). Esta hendidura puede persistir en el estilo hasta etapas intermedias de desarrollo. Conforme al alargamiento, el estilo se va plegando sobre sí mismo y a la par de este proceso, el ovario se ensancha. El gineceo de las flores preantéticas consiste de un carpelo con ovario ovoide y estipe corto. La parte media superior del ovario se encuentra ornamentada con pocos tricomas unicelulares gruesos. El estilo es filiforme y se encuentra plegado (Fig. 64a). El estigma tiene forma de copa no muy profunda y no es evidente a simple vista (Fig. 64b).



Figs. 41*-52. *Acacia pennatula*. Surgimiento y maduración del perianto, y surgimiento del androceo. 41*. Surgimiento simultáneo de dos primordios lateralmente opuestos. Barra= 100 μ m. 42*-44*. Surgimiento irregular de los tres primordios subsiguientes del cáliz. En la Fig. 44*, las flechas señalan la fusión congénita proximal precoz del cáliz. En las Figs. 42* y 44*, barra= 100 μ m, en la Fig. 43* barra= 50 μ m. 45-46. Primordios florales en estadios intermedios de maduración con cáliz de tres y cuatro sépalos respectivamente. En ambos casos barra=100 μ m. 47*. Flor en preantesis. Vista lateral donde se aprecia la casi completa fusión de los sépalos. La parte media distal de cada sépalo se encuentra ornamentada con tricomas. Los pétalos fueron disectados. Barra= 1 mm. 48. Surgimiento de la corola en sectores alternos a los sépalos. Las flechas delgadas señalan la fusión precoz de los primordios de pétalos. Las flechas gruesas indican los primordios del androceo. La flecha discontinua señala el sector adaxial carente de primordio de estambre. Barra= 50 μ m. 49. Flor en etapa intermedia de desarrollo. La flecha señala el tubo de la corola. Los sépalos fueron disectados. Barra= 400 μ m. 50*. Corola de una flor madura. El tercio distal de cada pétalo se encuentra ornamentado con tricomas y aún ligeramente fusionado. Barra= 500 μ m. 51. Surgimiento y secuencia de nodos de estambres posteriores. Los números indican el orden de aparición. Al centro se localiza el primordio del carpelo. Barra= 50 μ m. 52. Secuencia de surgimiento de primordios de estambres, la flecha señala el surgimiento de primordios de estambres en el sector adaxial. Barra= 40 μ m. B, cicatriz de la bráctea subyacente; S, sépalo; S*, sépalo medio; P, pétalo; A, androceo; C, carpelo.



Figs. 53-64. *Acacia pennatula*. Maduración del androceo y del gineceo. 53. Meristemo floral donde ha concluido el surgimiento de primordios del androceo. Se aprecian los diferentes tamaños de los primordios de estambres. Al centro se localiza el primordio del carpelo. La flecha señala la formación de la hendidura. Barra= 50 μ m. 54. Diferenciación de los primordios del androceo en filamentos y anteras. La flecha señala la fusión basal de los filamentos. Barra= 50 μ m. 55*. Flor en etapa de diferenciación del androceo. Se aprecian las diferentes longitudes de los primordios de estambres. La flecha señala la protuberancia apical. Barra= 100 μ m. 56*. Acercamiento a la parte proximal de una flor en etapa anterior a la antesis. La flecha señala los filamentos de estambres fusionados basalmente. Barra= 200 μ m. 57*. Flor en preantesis. Se aprecia el acomodo de los estambres al interior del botón floral. Barra= 1 mm. 58*. Antera biteca, con dehiscencia longitudinal. La flecha señala la protuberancia apical. Barra= 100 μ m. 59*. Cara abaxial de una antera. La flecha señala la unión de la antera con el filamento. Barra= 100 μ m. 60*. Superficie de las células de las anteras y del filamento. Barra= 200 μ m. 61*. Hendidura en el ovario. El tamaño del carpelo es similar al de los estambres más internos. Barra= 100 μ m. 62. Vista lateral de una inflorescencia. Las flechas señalan la orientación de las hendiduras en los ovarios. Barra= 500 μ m. 63*. Formación del estilo. La flecha señala la prolongación de la hendidura hasta el ápice. Barra= 100 μ m. 64a. Gineceo de una flor en preantesis. Los sépalos, pétalos y algunos estambres fueron disectados. El ovario presenta tricomas y un estipe grueso y corto. El estilo se encuentra plegado. Barra= 500 μ m. 64b. Acercamiento al estigma del gineceo de la figura anterior. Barra= 50 μ m. S, sépalo; P, pétalo; A, androceo; FE, filamentos de estambres; C, carpelo; O, ovario; es, estilo; et, estigma; E, estipe.

☞ *Acacia saligna* (Labill.) H.L. Wendl.
(subgénero *Phyllodineae*)

Las flores de esta especie se encuentran agrupadas en inflorescencias de tipo cabezuela. Cada cabezuela porta un promedio de 46 flores hermafroditas, mismas que se desarrollan de manera sincrónica. En cada flor se identificaron cuatro verticilios, correspondientes a: 1) cáliz, formado por cinco sépalos, 2) corola, formada por cinco pétalos, 3) androceo, con 65 estambres en promedio y 4) gineceo unicarpelado. El patrón del desarrollo floral se obtuvo a partir de la observación de 118 flores en total.

☼ Cáliz

El surgimiento de los primordios del cáliz es simultáneo en los cinco sectores. El primordio del sépalo medio surge en posición adaxial (Fig. 65). El crecimiento de los primordios es asincrónico, esto es, cada primordio crece a ritmo diferente, sin embargo, es notorio que el primordio correspondiente al sépalo medio es el que generalmente presenta un crecimiento más acelerado (Fig. 66). Posteriormente, estos primordios se recurvan hacia el centro del meristemo, de tal modo que la mitad distal de cada uno de ellos se engrosa y adopta una forma cóncava (Fig. 67). La parte proximal del cáliz se encuentra fusionada congénitamente (Figs. 69-70). Esta fusión congénita es posterior a la inyección de los primordios de la corola (Fig. 71).

Los sépalos continúan su crecimiento hasta que sus bordes se unen postgenitalmente (Fig. 68). Esta unión postgénita se pierde en estadios de maduración subsecuentes conforme al crecimiento de los órganos internos (Fig. 69). Cabe señalar que es en esta etapa cuando los sépalos detienen su crecimiento o éste es casi nulo, de tal forma que al momento de la antesis y en estadios posteriores, son de menor tamaño que los demás componentes de la flor (Fig. 70). Los sépalos maduros son glabros a excepción de los bordes y de la línea media abaxial de cada uno de ellos, en donde son observables pequeños tricomas unicelulares esparcidos (Figs. 69-70). La estivación del cáliz es valvada.

☼ Corola

Una vez que se han desarrollado un poco los sépalos, comienzan a diferenciarse los primordios correspondientes a los órganos del segundo verticilio floral, los pétalos. Estos se originan de manera simultánea y ocupan una posición alterna respecto a la posición de los sépalos, de tal modo que el primordio correspondiente al pétalo medio se ubica en posición abaxial (Fig. 71). Contrario al verticilio anterior, el crecimiento de estos primordios es simultáneo.

La formación de cada pétalo es semejante a la de los sépalos, consistente en el engrosamiento cóncavo de su tercio distal. La formación del tubo proximal de la corola mediante fusión congénita, es evidente en estadios tempranos de desarrollo, al momento en que comienza la inyección del androceo (Fig. 72). Concomitante al crecimiento, los bordes distales de los pétalos se unen postgenitalmente mediante papilas interdigitales localizadas en la parte distal adaxial de cada uno de ellos (Fig. 69). Esta unión postgénita continúa hasta el momento de la antesis, cuando la corola permanece unida congénitamente en sus dos tercios proximales. Los pétalos maduros son de mayor tamaño que los sépalos pero de menor tamaño en comparación con los estambres y el gineceo. Asimismo, cada pétalo presenta escasos y pequeños tricomas unicelulares sólo a nivel de la línea media abaxial (Fig. 70). La estivación de la corola es valvada.

☉ Androceo

La diferenciación de los primordios del tercer verticilio, el androceo, comienza en un estadio muy temprano, usualmente cuando aún no han crecido mucho ni los sépalos ni los pétalos. La formación de estambres inicia con el surgimiento de un primordio (ocasionalmente dos en cualquier sector) en cada uno de los cinco sectores alternos a los pétalos, formando el primer nodo de estambres (Fig. 72). Posteriormente, puede surgir un primordio opuesto o dos primordios laterales con respecto a los primeros primordios, formando el segundo nodo de estambres (Fig. 73). A partir de este momento, la formación de primordios de estambres posteriores ocurre de manera lateral y acrópeta, hasta cubrir la superficie del meristemo floral correspondiente al androceo. El número de nodos de estambres finales puede ser seis o siete. Una vez que ha finalizado el surgimiento de primordios de estambres, puede apreciarse que todos ellos son de un tamaño relativamente homogéneo (Fig. 74).

El proceso de maduración es sincrónico durante la etapa correspondiente al alargamiento paulatino de cada primordio (Fig. 75) y posterior ensanchamiento en la parte apical hasta formar dos lóbulos, la división entre los cuales se orienta hacia el centro del meristemo floral (Fig. 76). Sin embargo, en la etapa correspondiente a la diferenciación de cada lóbulo en una teca, el crecimiento de los filamentos es asincrónico. Esto ocasiona que los estambres situados hacia el centro de la flor posean filamentos más largos, mientras que los estambres más externos tengan filamentos más cortos (Fig. 77). Durante el desarrollo, los filamentos permanecen libres en la base (Fig. 78).

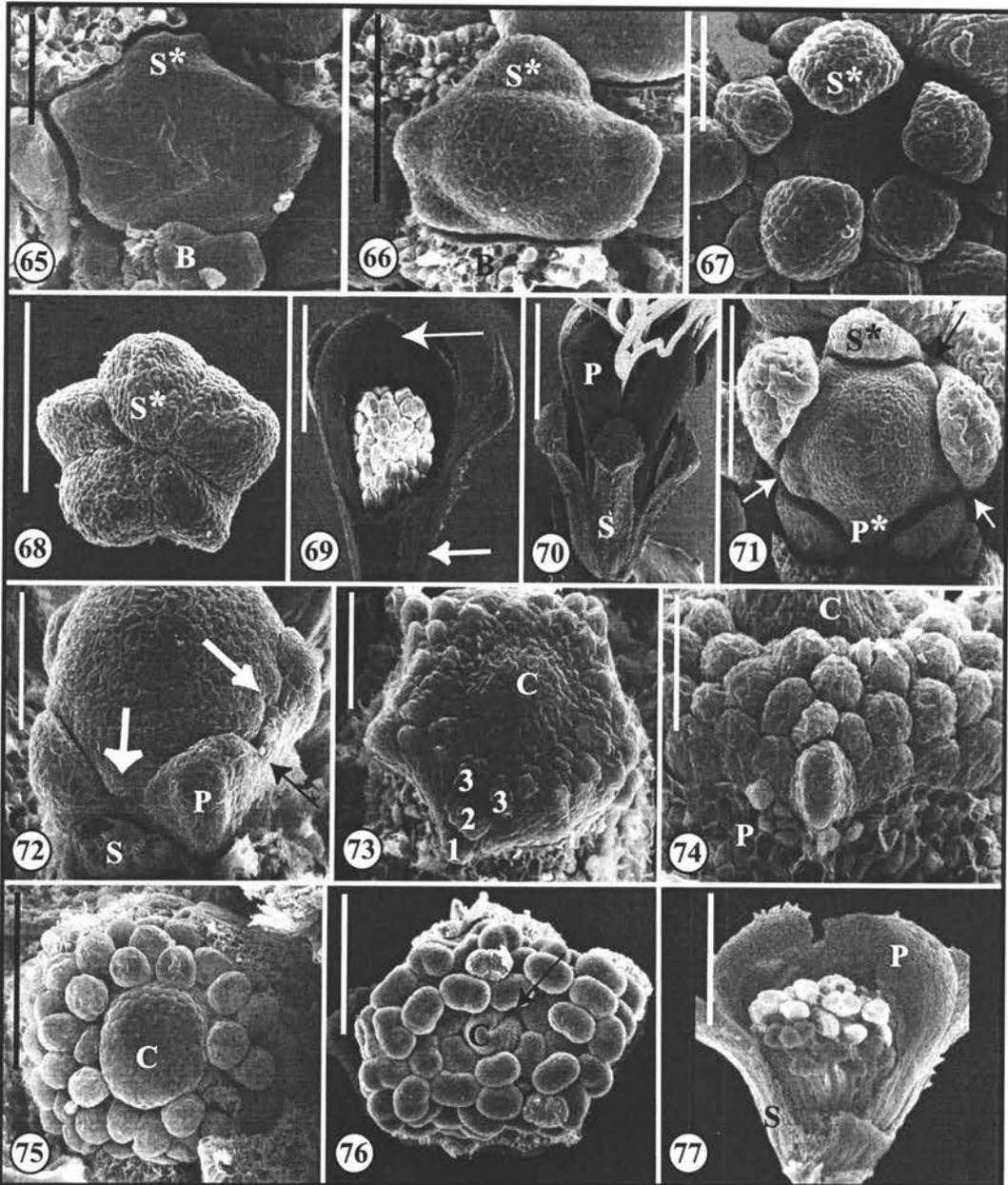
Posteriormente, conforme aumentan en longitud, los filamentos se van plegando sobre sí mismos, y las anteras de los diferentes estambres quedan muy juntas unas sobre otras (Figs. 69 y 79). Esto se debe a que los pétalos aún no abren y por lo tanto queda un espacio reducido para el crecimiento de los estambres. No obstante, al momento de la antesis, los filamentos comienzan a desplegarse y alcanzan una longitud similar. Algunas anteras se caen posteriormente (Fig. 80).

Las anteras son bitecas con dehiscencia longitudinal, y están constituídas por células globosas de tamaños variables (Fig. 81). Los filamentos también presentan esta constitución celular, sin embargo, las células son más pequeñas en la región de unión con la antera (Fig. 82). En el interior de cada teca se encuentran cuatro polfadas (Fig. 83).

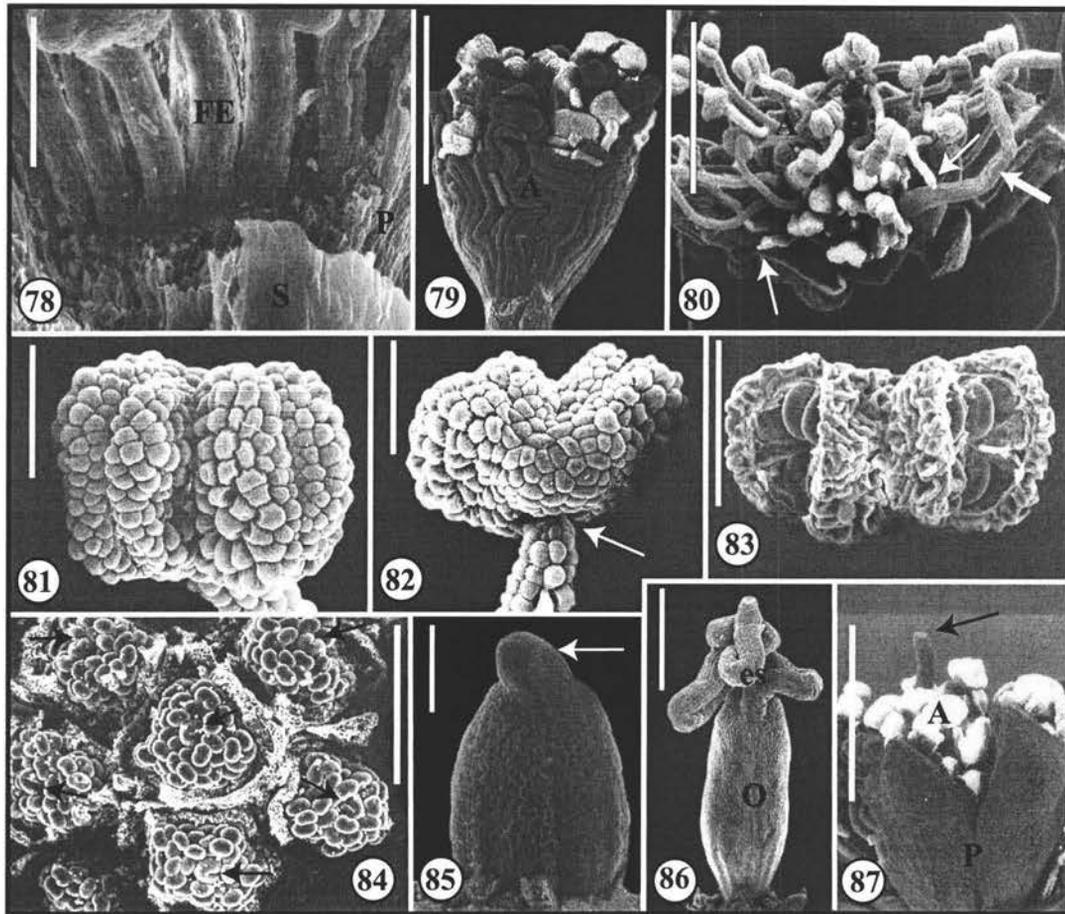
● Gineceo

El surgimiento del primordio del carpelo se distingue por el ligero abultamiento central del meristemo floral. Esta etapa corresponde aproximadamente con la formación del tercer o cuarto nodo de estambres (Fig. 73). El proceso de diferenciación consiste en el rápido alargamiento de este primordio central (Fig. 75). Posteriormente, se forma la hendidura del ovario, la cual se encuentra bien diferenciada al momento en que en los componentes del androceo pueden distinguirse los lóbulos que darán origen a las tecas (Fig. 76). La orientación de la hendidura es variable en cada flor dentro de la misma inflorescencia (Fig. 84).

Al momento en que es notoria la hendidura, el tamaño del carpelo y de los estambres circundantes es similar (Fig. 76), sin embargo, cuando los estambres se encuentran en un estado avanzado de maduración, el ovario se encuentra apenas engrosado y de él sobresale una pequeña porción de lo que será el estilo. La hendidura se prolonga hasta el estilo (Fig. 85). El crecimiento del carpelo es lento en las primeras etapas, quizás atendiendo a razones de espacio. Posteriormente, en etapas previas a la antesis, el ovario se encuentra alargado, con el estilo plegado y con el estigma ya formado (Fig. 86). Al momento de la antesis, el estilo se despliega y emerge de la flor antes que los estambres (Fig. 87).



Figs. 65-77. *Acacia saligna*. Surgimiento y maduración del perianto y del androceo. 65. Surgimiento simultáneo del cáliz. El sépalo medio se localiza en posición adaxial. Barra= 50 μ m. 66. Crecimiento asincrónico de los primordios de sépalos. Barra= 100 μ m. 67. Engrosamiento y recurvamiento de los sépalos. El crecimiento de los sépalos es aún asincrónico. Barra= 100 μ m. 68. Vista superior de una flor donde el cáliz se encuentra fusionado postgenitalmente. Barra= 400 μ m. 69. Botón floral donde la flecha gruesa señala el tubo del cáliz. La flecha delgada señala la fusión de la corola. Las anteras se encuentran en etapa de maduración. Barra= 500 μ m. 70. Parte proximal de una flor en postantesis. Se aprecian las dimensiones relativas de los sépalos y de los pétalos. Barra= 1 mm. 71. Surgimiento simultáneo de los primordios de la corola en cinco sectores alternos a los sépalos. El pétalo medio se localiza en posición abaxial. Las flechas señalan el tubo proximal del cáliz. Barra = 100 μ m. 72. Vista lateral oblicua de una flor donde se aprecia el surgimiento del androceo en sectores alternos a los pétalos. Las flechas gruesas señalan los primordios de los estambres. La flecha delgada señala la fusión de la corola. Barra= 50 μ m. 73. Secuencia de surgimiento de los primordios de estambres subsiguientes. Al centro del meristemo floral se localiza el primordio del carpelo. Barra= 50 μ m. 74. Etapa de finalización del surgimiento de los primordios de estambres. El tamaño de los primordios es similar. Barra= 50 μ m. 75. Alargamiento sincrónico de los primordios de estambres. El primordio del carpelo también se encuentra alargado y en este estadio es de un tamaño mayor en comparación con los primordios del androceo. Barra= 100 μ m. 76. Flor en etapa de diferenciación de los lóbulos de las anteras. Al centro se localiza el carpelo. La flecha señala la hendidura del ovario. Barra= 200 μ m. 77. Crecimiento diferencial de los filamentos de estambres. Barra= 100 μ m. B, bráctea subyacente; S, sépalo; S*, sépalo medio; P, pétalo; P*, pétalo medio; C, carpelo.



Figs. 78-87. *Acacia saligna*. Maduración del androceo y del gineceo. 78. Acercamiento a la base del androceo de la figura anterior. Los filamentos permanecen libres en la base. Barra= 100 μ m. 79. Vista lateral de una flor en preantesis, los sépalos y los pétalos fueron disectados. Se aprecia el plegamiento de filamentos de estambres. Barra= 1 mm. 80. Vista superior de una flor postantética. Se aprecian las dimensiones relativas de los estambres y del estilo (flecha gruesa). Las flechas delgadas señalan algunos filamentos sin anteras. Barra= 1 mm. 81. Antera biteca. Se aprecian las líneas de dehiscencia longitudinal (estomio). Barra= 100 μ m. 82. Parte posterior de una antera. La flecha señala el punto de unión del filamento con la antera. Barra= 100 μ m. 83. Antera de una flor postantética. Se aprecian las cuatro políadas por teca. Barra= 100 μ m. 84. Vista lateral de una inflorescencia. Las flechas señalan la orientación de las hendidura en los carpelos. Barra= 500 μ m. 85. Ovario engrosado de una flor en etapa de maduración de las anteras. La flecha señala la formación del estilo. Barra= 100 μ m. 86. Gineceo de una flor en preantesis. Se aprecia el alargamiento del ovario y el plegamiento del estilo. Barra= 500 μ m. 87. Flor en antesis. El estilo (flecha) emerge de la flor antes que los estambres. Barra= 1 mm. S, sépalo; P, pétalo; A, androceo; FE, filamentos de estambres; O, ovario; es, estilo.

El sitio de inyección de los órganos florales es una característica muy estable en muchas flores, y se expresa tempranamente en el desarrollo, donde la estabilidad es crucial con respecto a eventos de desarrollo posteriores. Asimismo, estos sitios son importantes a nivel taxonómico. En el caso de la familia Leguminosae, las tres subfamilias pueden ser caracterizadas en estadios tempranos con base en la posición del sépalo medio, el cual se encuentra adaxialmente en Mimosoideae y abaxialmente en Caesalpinioideae y Papilionoideae. En contraparte, el pétalo medio es abaxial en Mimosoideae y adaxial en las otras dos subfamilias (Tucker, 1987). En *Acacia berlandieri* (Fig. 3), *A. pennatula* (Fig. 44*) y *A. saligna* (Fig. 71) se conservan las características de ubicación del sépalo y pétalo medio propios de la subfamilia Mimosoideae.

En las especies estudiadas, el desarrollo floral es sincrónico en toda la inflorescencia (Figs. 24, 33, 62 y 84). Este tipo de desarrollo es característico de Mimosoideae, mientras que en Caesalpinioideae y Papilionoideae, es secuencial (Tucker, 1991b). Esto es comprensible si consideramos que la unidad de polinización en Mimosoideae es la inflorescencia, mientras que en las otras dos subfamilias es la flor (Arroyo, 1981). Acorde con esto último, en aquellos casos raros de Caesalpinioideae, donde la unidad de polinización es la inflorescencia como en *Brownea* (Arroyo, 1981), el desarrollo también es sincrónico (Tucker, 2000).

El surgimiento de los órganos florales puede ser considerado entre los verticilios y dentro de los verticilios (Tucker, 1987). En las especies estudiadas, el surgimiento entre los verticilios se inicia básicamente en secuencia acrópeta, comenzando con los sépalos. Sin embargo, esta secuencia se interrumpe posteriormente debido a que el surgimiento del primordio del carpelo ocurre antes de la formación del último primordio de estambre (Figs. 22, 51 y 73). La precocidad del carpelo ha sido registrada también en otras especies de *Acacia* (Newman, 1936) así como en *Erythrina crista-galli*, *Lupinus albus* (van Heel, 1981); *Bauhinia purpurea*, *Pithecellobium dulce* (van Heel, 1983); *Dioclea* aff. *ucayalina*, *Pisum sativum*, *Psoralea macrostachya* y *Neptunia pubescens* (Tucker, 1987, 1988a), entre otras leguminosas. Asimismo, esta característica se ha reportado también en palmas poliandras (Uhl y Moore, 1980), y en especies de la familia Limnocharitaceae como en *Hydrocleis nymphoides* (Singh y Sattler, 1973) y en *Limnocharis flava* (Sattler y Singh, 1977).

Respecto al surgimiento dentro de los verticilios, en la literatura (Ramírez-Domenech y Tucker, 1988, 1990) se encuentran señalados cuatro tipos de formación del cáliz para leguminosas de la subfamilia Mimosoideae, estos son: helicoidal, simultáneo, bidireccional y anillo meristemático (meristemo circular). Los tres primeros han sido encontrados indistintamente dentro de las tribus Acacieae (Ramírez-Domenech y Tucker, 1988, 1990 y Derstine y Tucker, 1991), Ingeae y Mimoseae, mientras que el último ha sido reportado sólo en la tribu Mimoseae (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990). En la presente investigación se reporta a una especie con surgimiento simultáneo del cáliz (*Acacia saligna*, Fig. 65) y se adicionan dos patrones más al género y a la subfamilia Mimosoideae: el unidireccional descendente (*A. berlandieri*, Figs. 1-2) y el irregular (*A. pennatula*, Figs. 41*-44*).

Es importante señalar que en un estudio previo donde se analizó el surgimiento del perianto en taxa mimosoideos, Ramírez-Domenech y Tucker (1990) reportaron que tanto en *Acacia berlandieri* como en *A. pennatula*, el surgimiento del cáliz era de tipo helicoidal (aunque no mostraron evidencia fotográfica para *A. pennatula* y sólo una imagen para *A. berlandieri*). Esta diferencia no puede ser adjudicada a cambios ambientales o temporales, puesto que para las dos poblaciones de *A. pennatula* aquí estudiadas, los patrones de surgimiento y desarrollo son semejantes, aún con clima y fecha de colecta diferentes. Tomando esto en consideración, podría decirse que la diferencia observada respecto al surgimiento del cáliz reportada en Ramírez-Domenech y Tucker (1990) se debe a la etapa de observación, ya que después del establecimiento de las yemas del cáliz (*A. berlandieri*, Fig. 3) o durante el establecimiento de las mismas (*A. pennatula*, Figs. 41*-44*), el crecimiento de los sépalos es asincrónico, lo cual ocasiona que en estadíos inmediatos a su inyección, se puedan apreciar patrones diferentes. De cualquier modo, los resultados aquí obtenidos para *A. berlandieri* coinciden con el reporte de Ramírez-Domenech y Tucker (1990), según el cual, el primer primordio del cáliz en surgir es el que ocupa la posición media adaxial.

Por otra parte, el surgimiento unidireccional había sido reportado anteriormente para ciertas leguminosas (Rohrbach, 1870; Frank, 1876; Eichler, 1878; Hartogg, 1888, citados en Tucker, 1984b), pero la importancia de su ocurrencia, al igual que la dirección de iniciación de los órganos había recibido poca atención. Al respecto, Tucker (1984b) mencionó que la unidireccionalidad en leguminosas es siempre del sector abaxial hacia el adaxial. Sin embargo, en *Acacia berlandieri* el surgimiento unidireccional del cáliz comienza adaxialmente (Fig. 1). De manera semejante, Mair (1977, citado en Tucker, 1984b) describió que el verticilio externo de estambres en *Lespedeza* (Papilionoideae), surgía a partir del sector adaxial hacia el abaxial. En este sentido, es conveniente analizar un mayor número de especies para establecer la frecuencia de dirección de iniciación unidireccional dentro de cada subfamilia de Leguminosae, y la importancia de esta característica, así como su relación con la posición del sépalo medio.

La iniciación floral mediante un patrón completamente unidireccional ha sido reportada en relativamente pocas taxa además de Leguminosae, como en *Pinguicula* y *Utricularia* de la familia Lentibulariaceae (Buchenau, 1865, citado en Tucker, 1984b), *Reseda* Resedaceae; (Payer, 1857, citado en Tucker, 1984b), y en las familias Juglandaceae, Salicaceae (Sattler, 1973), Scrophulariaceae (Payer, 1857, citado en Tucker, 1984b), Solanaceae (Mair, 1977, citado en Tucker, 1984b), Labiatae, Plantaginaceae y Verbenaceae (Payer, 1857; Lang, 1906, citados en Tucker, 1984b). Con excepción de *Reseda* y *Pinguicula*, la dirección de iniciación es a partir del sector abaxial, como en la mayoría de las Leguminosae.

Como ha podido notarse, las tres especies de *Acacia* aquí estudiadas presentan un tipo diferente de surgimiento del cáliz, sin embargo, no puede afirmarse si tales patrones corresponden particularmente a cada subgénero, máxime cuando en estudios previos de Ramírez-Domenech y Tucker (1988, 1990), aunque sin hacer referencia al subgénero de cada especie analizada, no se observa correlación alguna en correspondencia con cada subgénero de *Acacia*. Incluso, ha sido señalado que en *Acacia baileyana*, el surgimiento del cáliz es variable de una flor a otra (Derstine y Tucker, 1991). De igual manera, el patrón más frecuente (helicoidal) se encuentra indistintamente en los subgéneros *Acacia*, *Aculeiferum* y *Phyllodineae*. Cabe señalar también que dentro de las tribus Mimoseae e Ingeae (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990), los diferentes patrones de iniciación de los sépalos se encuentran entremezclados. Asimismo, a pesar de los diferentes tipos de surgimiento del cáliz en las especies aquí analizadas, la simetría en flores maduras es radial (actinomórfica). Este tipo de simetría está correlacionado con la secuencia de inyección en *Acacia berlandieri* (Figs. 1-2) y en *A. saligna* (Fig. 65), mientras que en *A. pennatula* es evidente una vez que se han completado los cinco primordios de los sépalos (Figs. 41*-44*).

✿ Corola

Respecto a la corola, se ha considerado que el tipo característico de surgimiento dentro de la subfamilia Mimosoideae es el simultáneo (Tucker, 1987). Este patrón fue confirmado para *Acacia berlandieri* (Fig. 6), *A. pennatula* (Fig. 48) y *A. saligna* (Fig. 71), quedando establecida de este modo, la simetría radial al momento de la inyección. Algunos reportes previos en *Acacia* (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990; Derstine y Tucker, 1991) son también concordantes, sin embargo, Newman (1936) reporta para *Acacia longifolia* y *A. suaveolens* surgimiento helicoidal de los pétalos, mientras que Rohrbach (1870, citado en Derstine y Tucker, 1991) considera que en *A. oxycedrus* puede ser simultáneo o unidireccional, comenzando por el sector abaxial.

Como ha podido notarse, el desarrollo del perianto entre las especies estudiadas se caracteriza por diferencias en el orden de inicio de los sépalos y por uniformidad en la inyección de la corola. Estas diferencias no afectan la simetría floral, la cual es radial en todos los casos. Cabe señalar que los patrones de surgimiento son indistinguibles en estadios posteriores en las tres especies analizadas.

La estivación de los sépalos y pétalos en flores maduras de las tres especies estudiadas es valvada. Tomando en consideración que la subfamilia Caesalpinioideae es considerada como el grupo central a partir del cual divergieron las subfamilias Mimosoideae y Papilionoideae (Bruneau *et al.*, 2001; Chappill, 1995; Doyle, 1995; Doyle *et al.*, 2000; Luckow *et al.*, 2000), se ha propuesto que la condición valvada es una característica derivada (Tucker, 1987). En este mismo sentido, las tribus Parkieae y Mimozygantheae, son consideradas primitivas dentro de Mimosoideae debido a que presentan sépalos imbricados como en Caesalpinioideae y Papilionoideae.

♂ Androceo

En relación al androceo, la presencia de estambres múltiples ha sido considerada tradicionalmente como una condición primitiva en taxa no especializados como *Ranunculus*; Ranunculaceae (Tepfer, 1953), *Drymis*; Winteraceae (Tucker y Gifford, 1966) y *Pseudowintera*; Winteraceae (Sampson, 1963) (citados en Derstine y Tucker, 1991). En estas flores, todos los estambres surgen de uno en uno en orden aproximadamente helicoidal, como en un ápice vegetativo. En contraparte, la multiestamnia es interpretada como una especialización en palmas (Palmae) (Uhl y Dransfield, 1984) y en leguminosas de las tribus Acacieae e Ingeae de Mimosoideae (Elias, 1981); Swartzieae (*Swartzia*, *Baphiopsis*, *Cordyla*, *Aldina*), Detarieae (*Maniltoa*, *Colophospermum*) y Amherstieae (*Polystemonanthus*) de Caesalpinioideae (Tucker, 1987), debido a que en estos taxa, los numerosos estambres resultan de ontogénias más complejas (Derstine y Tucker, 1991).

Al respecto, Gemmeke (1982) menciona que en *Acacia neriifolia*, los estambres surgen a partir de un anillo meristemático. Posteriormente, Ramírez-Domenech (1989) reporta para Acacieae e Ingeae, surgimiento simultáneo de primordios de estambres en cinco sectores, con “proliferación sectorial” en dirección lateral, acrópeta y helicoidal. Derstine y Tucker (1983, 1985) confirman este patrón en más especies de *Acacia*, *Albizia* y *Lysiloma*. Mencionan además que en *Acacia*, la formación de primordios de estambres puede darse incluso en dirección basípeta (Derstine y Tucker, 1985). Sin embargo, no hacen mención detallada del proceso y sugieren que es compartido en el género.

En el presente estudio se encontraron diferencias en cuanto al surgimiento de los primeros primordios de estambres. En *Acacia berlandieri*, los cinco primordios iniciales (primer nodo de estambres) se forman de manera simultánea, y posteriormente surgen dos primordios laterales acrópetos con respecto a cada primordio inicial, formando el segundo nodo estambres (Figs. 11-12). En *A. pennatula*, los primordios de estambres surgen simultáneamente con un primordio (ocasionalmente dos) en sólo cuatro sectores, quedando vacío el sector adaxial hasta el tiempo de formación correspondiente a los primordios del cuarto o quinto nodo de estambres. Posteriormente, surge un primordio opuesto o dos primordios laterales acrópetos (segundo nodo) con respecto a los primeros primordios (Figs. 51-52). En *A. saligna*, los primordios que forman el primer nodo surgen de manera simultánea en los cinco sectores, con un primordio u ocasionalmente dos en cualquier sector, luego de lo cual surge ya sea un primordio opuesto o dos laterales acrópetos con respecto a los primeros primordios (Figs. 72-73). El surgimiento de primordios de estambres posteriores (formación del tercer nodo en adelante) es similar en las tres especies, ocurriendo siempre de manera lateral acrópeta con respecto a los primordios anteriores. Cabe señalar que la observación del patrón de surgimiento del androceo es difícil en estas especies, debido a lo cual, después del tercer nodo de estambres no pudo establecerse con certeza cuántos primordios de estambres surgían por cada nodo subsecuente. Asimismo, además del gran número de primordios presentes, el llenado de la superficie correspondiente al androceo es temporalmente rápido, casi de manera instantánea.

La mayoría de las especies de Leguminosae presentan una antera y un filamento diferenciados. A nivel de desarrollo, durante los primeros estadios, las anteras son siempre basifijas. En la mayoría de los taxa, las anteras se alargan basalmente y el tejido conectivo se expande, de tal forma que el filamento es desplazado hasta ocupar una posición dorsal, en este caso, las anteras son dorsifijas. Las anteras de las especies de *Acacia* aquí estudiadas son dorsifijas (Figs. 20, 59 y 82). En algunos taxa de Leguminosae, las anteras permanecen en posición basifija durante todo el desarrollo, como en *Aeschynomene katangensis* y *Myroxylon balsamum* entre las Papilionoideae; y *Bauhinia malabarica*, *Senna* y *Chamaecrista* entre las Caesalpinioideae (Tucker, 1996). Por otra parte, Grimes (1990, citado en Tucker, 1996) reportó que en las especies de Psoraleae del Nuevo Mundo, las anteras de los dos verticilios de estambres son alternadamente basifijas y dorsifijas.

Por otra parte, tanto las anteras como los filamentos de las tres especies estudiadas están formados por células globosas, éstas son lisas en *Acacia berlandieri* (Figs. 19-20) y en *A. saligna* (Figs. 81-82), en tanto que en *A. pennatula* son estriadas (Fig. 60*). Las anteras de esta última especie se caracterizan además por presentar tejido conectivo apical abundante. Los filamentos de las especies analizadas se mantuvieron plegados simultáneamente al crecimiento de la flor (Figs. 18, 57* y 79), hasta el momento de la antesis,

aunque fue más notorio en *A. berlandieri* y en *A. saligna*. Este plegamiento es característico en las especies de Mimosoideae (Tucker, 1996). Al respecto, Tucker (1984a) menciona que en flores maduras es imposible determinar el orden de iniciación de los estambres, sin embargo, en las especies aquí analizadas pueden reconocerse los patrones de surgimiento del androceo a partir del estadio de alargamiento de los filamentos, ya que correlacionan positivamente con la longitud de los filamentos en *A. berlandieri* (Fig. 17) y en *A. pennatula* (Figs. 55* y 57*), mientras que en *A. saligna* (Fig. 77) la relación es inversa. Cabe señalar que en *A. pennatula*, la diferenciación y crecimiento de los estambres es simultánea a su surgimiento (precoz), mientras que en las otras dos especies, tales procesos son posteriores al surgimiento de todos los primordios de estambres.

☞ Fusión y unión

Por otra parte, la fusión es una característica diagnóstica importante en Leguminosae (Tucker, 1987). Generalmente, se han aceptado dos tipos de fusión: la congénita y la postgénita. La fusión congénita ha sido referida también como crecimiento zonal (Cusick, 1966, citado en Tucker, 1987), fusión meristemática (Hagemann, 1970, citado en Endress, 1994) o crecimiento interprimordial (Sattler, 1978). El tubo del cáliz es formado mediante este tipo de fusión en las especies estudiadas, sin embargo, se establecieron dos patrones temporales de observación. En *Acacia berlandieri* (Fig. 5) y en *A. saligna* (Fig. 71), el tubo es apreciable después de la inyección de los pétalos, mientras que en *A. pennatula* es concomitante al surgimiento de los sépalos (Fig. 44*). Cabe señalar que el tubo del cáliz en flores maduras comprende sólo el tercio proximal en *A. berlandieri* (Fig. 7) y en *A. saligna* (Fig. 70), en tanto que en *A. pennatula* (Fig. 47*), los sépalos se encuentran fusionados en la mayor parte de su longitud, formando un cáliz casi completamente tubular.

Asimismo, con respecto al tubo de la corola, también se establecieron dos patrones temporales de observación. En *Acacia pennatula*, la fusión congénita es concomitante al surgimiento de los primordios de los pétalos (Fig. 48). Al respecto, Gould (1977) menciona que la precocidad de una cierta característica puede ser considerada como una especialización. En *A. saligna*, el tubo es apreciable al momento del surgimiento de los estambres (Fig. 72). Es importante resaltar que *A. berlandieri* carece de tubo formado por connación de los pétalos (Fig. 8). En otros verticilos, la fusión congénita fue apreciable sólo en el androceo de *A. berlandieri* (Fig. 36). En este caso, las bases de los primordios de estambres se fusionan después de haberse establecido. Esta base aumenta longitudinalmente (Fig. 37) y en etapas posteriores se expande hacia el centro de la flor, formando el disco estaminal (Fig. 38).

Por otra parte, la fusión postgénita ha sido referida también como fusión de superficie (Sattler, 1978, citado en Tucker, 1987). En *Acacia berlandieri*, los pétalos se encuentran adnados con el receptáculo floral (Fig. 9). Asimismo, este tipo de fusión fue observada particularmente en el androceo de *A. pennatula*, en donde los filamentos se fusionan proximalmente durante la etapa de diferenciación de anteras y filamentos (Fig. 54). De igual forma, en las tres especies, el sellado del carpelo es mediante fusión postgénita (Figs. 28, 61 y 85).

Con respecto a la unión postgénita, se observó característicamente en el perianto de las especies estudiadas. En *Acacia berlandieri* el cáliz se mantiene unido postgenitalmente sólo en el tercio distal mediante los tricomas presentes (Fig. 4 y 5). Esta unión es fácilmente separable; tal peculiaridad no había sido reportada para ninguna especie del género, sin embargo, en *Zapoteca portoricensis* (Ingeae) los bordes de los sépalos permanecen libres durante el desarrollo (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990). En contraparte, la corola de *A. berlandieri* se mantiene unida postgenitalmente no sólo al traslape de los tricomas distales, sino también a la presión epidérmica de los bordes de cada sépalo (Fig. 8). Esta unión es más resistente en comparación con la unión del cáliz.

En *Acacia pennatula*, los sépalos y los pétalos se mantienen unidos postgenitalmente debido a los tricomas localizados en la parte distal de cada órgano, aunque esta unión es más evidente en la corola (Fig. 49). Asimismo, los pétalos de esta especie también presentan papilas interdigitales localizadas en los bordes distales, lo cual ocasiona que la unión de la corola tenga mayor resistencia. Por su parte, *A. saligna* carece de tricomas prominentes en cáliz y corola, sin embargo, los sépalos y los pétalos se mantienen unidos fuertemente mediante las papilas interdigitales (Figs. 68, 69 y 77).

En todos los casos, la unión postgénita de la corola es más resistente en comparación con la unión del cáliz, y persiste hasta el momento de la antesis. Derstine y Tucker (1991) mencionan que el empaquetamiento de los órganos internos, ocasionado por este tipo de unión (aunque tales autores emplean el término fusión postgénita), podría funcionar a modo de protección. En efecto, desde el punto de vista ecológico, el empaquetamiento es importante a modo de protección contra la desecación, el clima y el daño por predadores (Berg, 1990a, citado en Endress, 1994).

Arroyo (1981) señaló que la andromonoecia se presenta en algunos géneros de Caesalpinioideae, en unas cuantas especies de Papilionoideae, y en casi la mitad de los géneros de Mimosoideae. Considera que en esta última subfamilia, tal característica se presenta con mayor frecuencia en especies cuyas inflorescencias son cabezuelas, como en los géneros *Albizia* y *Calliandra*. Incluso menciona que la esterilidad femenina se encuentra íntimamente relacionada a la diversificación de la inflorescencia, evolucionando aparentemente en la condición en cabezuela.

En el género *Acacia* existen pocos reportes acerca de especies andromonoicas, entre ellas se encuentran citadas *A. nilotica* (Sinha, 1971); *A. macracantha*, donde la proporción de flores masculinas varía de 0-100% por inflorescencia (Ruíz, 1976); *A. caven* en proporción de 1.8-100% (Peralta *et al.*, 1992; Baranelli *et al.*, 1995) y *A. karroo*, con una variación de 44-100% por inflorescencia por población (Gordon-Gray y Ward, 1975). Gordon-Gray y Ward (1975) señalan además que *A. karroo* porta flores en el involucre que “carecen de gineceo, desarrollo de anteras; las flores son de mayor tamaño, y tienen estaminodios”. Tybirk (1993) reporta la presencia de flores masculinas localizadas principalmente en la región proximal de las cabezuelas de *A. tortilis* (subg. *Acacia*) y *A. nilotica* (subg. *Acacia*), sin embargo, no hace mención si en estas flores el gineceo está ausente o atrofiado. En el subgénero *Phyllodineae* se ha registrado hasta el momento pocos casos de andromonoecia: *A. suaveolens* con una proporción de 17-50% de flores masculinas por cabezuela (Morrison, 1986, citado en Kenrick y Knox, 1989), y el híbrido de *A. mangium* x *A. auriculiformis*, con una proporción de 0-30% de flores masculinas (Sornsathapornkul y Owens, 1998). Los autores señalan que en tales flores, el pistilo está ausente o es rudimentario, sin embargo, no indican el estado de avance en el desarrollo del estilo y del estigma.

La presente investigación reveló que la andromonoecia está presente en *Acacia berlandieri*, característica que no había sido reportada con anterioridad. En esta especie hay flores masculinas localizadas en la parte proximal de la inflorescencia, así como también inflorescencias completamente masculinas (Fig. 33). En ambos casos, las flores son actinomorfas. En comparación, Tucker (1984c) menciona que las flores masculinas de *Neptunia pubescens* (Mimosoideae) son zigomorfas a consecuencia de las diferencias entre los grupos de estambres abaxiales y adaxiales. Asimismo, remarca que en Mimosoideae, los ejemplos de zigomorfía son raros y que éstos se manifiestan tardíamente en el desarrollo.

En *Acacia berlandieri*, las flores masculinas localizadas proximalmente en inflorescencias que también tienen flores hermafroditas, son resultado de la interrupción del proceso de maduración del gineceo. En todas las flores analizadas de este tipo, este proceso se interrumpe siempre antes de la formación del estilo y antes del sellado del carpelo (Figs. 29-32). En contraparte, las flores de las inflorescencias completamente masculinas se distinguen por la ausencia del primordio del gineceo, y a consecuencia de ello se aprecia un mayor número de estambres (Fig. 34). Esto último es concordante con la propuesta de Tucker (1987), quien menciona que la pérdida de algún verticilio o cualquiera de sus componentes tiene profundas consecuencias en el número de partes formadas posteriormente. En efecto, en el caso de *A. berlandieri*, la ausencia del gineceo tuvo incidencia en el número de estambres (el cual fue mayor) y en la extensión del disco estaminal, mismo que ocupa en estos casos, la parte central de la flor (Fig. 35).

Es importante señalar que en las especies andromonoicas del subgénero *Acacia* mencionadas anteriormente (*A. caven*, *A. karroo*, *A. macracantha* y *A. nilotica*), la interrupción de la maduración del gineceo es posterior a la diferenciación del estilo, mientras que en *A. berlandieri* (subg. *Aculeiferum*) es anterior a la formación del estilo (Figs. 29-32). Tomando esto en consideración, podría suponerse que el grado de desarrollo morfológico alcanzado por el gineceo antes de que se suprima su maduración, podría caracterizar a cada subgénero, sin embargo, es necesario analizar un mayor número de especies para establecer con certeza si existe alguna tendencia dentro del género.

Tucker (1989) menciona que la interrupción del desarrollo de ciertos órganos ha sido importante en la evolución de las leguminosas debido a que estos cambios pueden ser considerados como mecanismos de macromutación que conllevan a la formación de nuevas formas y estrategias florales. Se han reportado especies en las que se suprimen ya sea los sépalos, los pétalos o los estambres en algún momento del desarrollo. En otros taxa, los carpelos son rudimentarios o no funcionales, como en *Albizia lebbeck*, *Gleditsia*, *Bauhinia malabarica*, *B. reticulata* y *B. thonningii* (Urban, 1885; de Wit, 1956; Hutchinson, 1964; Tucker, 1984c, citados en Tucker, 1987). Asimismo, las flores sin carpelo son muy raras, ocurriendo ocasionalmente en *Ceratonia siliqua* (Thompson, 1944, citado en Tucker, 1987), algunas especies de *Bauhinia* (Tucker, 1988b), *Ateleia herbert-smithii* (Tucker, 1988a) y en *Saraca* (Zuijderhoudt, 1968). En los dos primeros casos, tal interrupción tiene relación con la expresión de flores masculinas y femeninas.

Se han propuesto algunas hipótesis acerca del origen de la andromonoecia en Leguminosae. Elias (1981) considera que la evolución hacia hábitos herbáceos (especialmente evidente en Mimosoideae) coincide con el desarrollo de características especializadas tales como la monoecia, andromonoecia y flores neutras. Otras propuestas involucran la energía reproductiva, como en el caso de la subfamilia Caesalpinioideae, donde la andromonoecia se ha interpretado como una respuesta selectiva a la pérdida de polen, consistente con el empleo de polinizadores de mayor tamaño. De este modo, la esterilidad femenina podría ser un medio para incrementar la proporción de polen/óvulo cuando la actividad del polinizador es baja y cuando cada polinizador debe transferir grandes cantidades de granos de polen para mantener un alto nivel de producción de semillas (Arroyo, 1981). Acorde con esto último, Cruden (1976) observó en *Caesalpinia pulcherrima* un gradiente altitudinal en la proporción de flores masculinas, con proporciones mayores de flores unisexuales en poblaciones localizadas a mayor altitud, coincidentes con una actividad relativamente baja del polinizador.

Solbrig y Cantino (1975) y Ruíz y Arroyo (1978) proponen que las flores masculinas en Mimosoideae juegan un papel importante en la atracción del polinizador, optimizando el uso de energía reproductiva sin disminuir el atractivo de la inflorescencia. Esta tendencia es desarrollada además en los géneros *Parkia* y *Dichrostachys* con flores masculinas especializadas para la producción de néctar o atracción visual (Arroyo, 1981). Asimismo, Tybirk y Jörgensen (1994) proponen que la presencia de flores masculinas en la parte proximal de la inflorescencia adicionan una mayor cantidad de polen como recompensa a los polinizadores de las flores hermafroditas. De manera semejante, en *Acacia berlandieri*, las flores e inflorescencias masculinas podrían cumplir con esta función. En concordancia, se ha comprobado que las características más importantes en la atracción de polinizadores en *Acacia* son el olor y la alta recompensa de polen, de tal forma que un aumento en el número de estambres, y por lo tanto de polen, garantiza una buena colecta de polen para los insectos visitantes. Esta estrategia ha sido exitosa en especies de áreas tropicales, subtropicales y semiáridas (Tybirk, 1997).

🐝 Recompensas florales

El tipo de recompensa ofrecida a los polinizadores es también de interés en el estudio de la biología floral. La mayoría de las especies de Leguminosae ofrecen néctar, el cual es secretado en la base de los filamentos estaminales y se acumula en el espacio creado entre los estambres y el gineceo (Bonnier, 1879; Müller, 1883, citados en Rodríguez-Riaño *et al.*, 1999). Los nectarios florales de las leguminosas se presentan generalmente como un disco lobulado, el cual es típico de las flores de Papiliodoideae (Waddle y Lersten, 1973). Sin embargo, difieren en talla y forma (Davis *et al.*, 1988), y pueden variar desde una simple epidermis glandular o una pequeña área secretora apenas perceptible como en *Parkia*, hasta un

abultado cojín parenquimático como en *Acacia*, *Prosopis*, *Inga* y *Calliandra* (Ancibor, 1969). Desde el punto de vista ecológico, los nectarios son sumamente importantes debido a que son los sitios donde se producen y ofrecen sustancias involucradas en las interacciones planta-animal. No obstante, el término nectario no implica en sí una estructura morfológica o anatómica definida (Pacini *et al.*, 2003).

Ancibor (1969) y Robbertse (1974) señalaron que todas las especies del subgénero *Aculeiferum* se caracterizan por la presencia de un disco en forma de copa, al cual se encuentran unidos los estambres, mientras que los taxa de los subgéneros *Acacia* y *Phyllodineae* carecen de tal estructura (Ancibor, 1969; Pedley, 1986). Ancibor (1969) propuso que el disco es un nectario, debido a que presenta estomas bien desarrollados mas o menos numerosos. Las observaciones realizadas en este estudio concuerdan con lo mencionado anteriormente, puesto que sólo *Acacia berlandieri* (*Aculeiferum*) presenta un disco estaminal (Fig. 21, 29, 35 y 39), sin embargo, no puede asegurarse la función nectarífera de esta estructura, ya que no fue posible confirmar la secreción de néctar.

Por otra parte, Moore (1936) consideró que los nectarios de papilionoideas representan un verticilio reducido de estambres. Algunos autores (Frey-Wyssling, 1955; Rao, 1971, citados en Davis *et al.*, 1988; Waddle y Lersten, 1993) han propuesto que los nectarios en general, corresponden a una prolongación del receptáculo floral. Mediante el análisis histológico realizado en *Acacia berlandieri* fue posible establecer que este disco es de origen androécico (Figs. 36-38). Referente al desarrollo, Tucker (1987) propuso que la diferenciación de los nectarios es probablemente tardía. En efecto, en *A. berlandieri*, el desarrollo del disco estaminal es posterior a la inyección de los primordios del androceo y comienza a ser evidente en etapas equivalentes a la diferenciación de los estambres en filamentos y anteras (Figs. 37-38), alcanzando su máximo desarrollo en etapas previas a la antesis (Fig. 39).

Tradicionalmente, los discos estaminales han sido referidos como nectarios, y por lo tanto, la producción de néctar floral se ha considerado exclusiva del subgénero *Aculeiferum*. Hasta el momento se desconoce si alguna especie de los subgéneros *Acacia* y *Phyllodineae* producen néctar floral (Kenrick, 2003). No obstante, *A. zanzibarica* y *A. tortilis*, ambas del subgénero *Acacia*, secretan néctar extrafloral (Stone *et al.*, 2003). Tybirk (1993) señaló que uno de los resultados más importantes de los estudios de polinización desde una perspectiva evolutiva, es que aparentemente no se ha encontrado una clara diferencia en el número y diversidad de insectos visitantes de especies del género *Acacia* con y sin nectarios. El mismo autor sugiere además que es sorprendente que en el subgénero *Aculeiferum* se mantenga la producción de néctar floral, cuando aparentemente no es ventajosa.

Particularmente, en los subgéneros *Acacia* y *Aculeiferum*, la recompensa floral para los polinizadores consiste de polen y néctar, mientras que las especies del subgénero *Phyllodineae* solo ofrecen polen (Stone *et al.*, 2003). La liberación de polen es acompañada por una discreta emisión de esencia, usualmente de olor fuerte y distintivo (Stone *et al.*, 2003). El olor es un importante atrayente de polinizadores (Tybirk, 1997). En *Acacia senegal* y *A. tortilis* el olor es dulce y agradable, mientras que *A. nilotica* expele un aroma a frutas. Tybirk (1993) menciona que el olor es producido principalmente por el estomio de las anteras e incluso por la copa estigmática, los sépalos y los pétalos. Por su parte, Elias (1981) señaló que el néctar en Mimosoideae es secretado algunas veces por la parte interna de los pétalos. En acuerdo con Elias (1981) y Tybirk (1993), en la parte apical adaxial de los pétalos de *A. berlandieri* se encontraron estomas de mayor tamaño (Fig. 10), lo cual sugiere que la corola podría participar en los procesos de polinización, bien sea como probable secretora de néctar o más bien como emisora de fragancias, puesto que mediante el análisis histoquímico se evidenció la presencia de aceites en el interior de los tricomas circundantes (Fig. 40).

☞ Gineceo

La característica unificadora de todas las leguminosas es la presencia de un carpelo solitario y el tipo de fruto. En las especies de esta familia estudiadas hasta el momento, el carpelo se origina a la par de la iniciación de los pétalos y/o del verticilio externo de estambres (Tucker, 1987). El surgimiento del carpelo en *Acacia berlandieri* (Fig. 22), en *A. pennatula* (Fig. 51) y en *A. saligna* (Fig. 73) concuerda con lo anterior. En los tres casos, el primordio es evidente al momento del surgimiento del tercer nodo de estambres.

Los primordios de los gineceos en las tres especies estudiadas están redondeados al momento de su surgimiento, posteriormente se forma una depresión lateral y comienza la formación de la hendidura del ovario. La porción apical resultante de esta depresión corresponde al sitio de diferenciación y crecimiento del estilo (Figs. 14 y 52). En este sentido, puede considerarse que el lugar donde se forma la depresión indica la orientación de la hendidura. Al respecto, Derstine y Tucker (1991) mencionaron que la hendidura en leguminosas se orienta siempre en posición adaxial. Sin embargo, las especies aquí estudiadas no presentan un patrón definido de orientación (Figs. 24, 62 y 84). Esta peculiaridad concuerda con un estudio realizado en *Acacia baileyana*, sin embargo, las autoras consideran esta característica como “aberrante” (Derstine y Tucker, 1991).

Es importante remarcar que la aseveración propuesta por Derstine y Tucker (1991) con respecto a la orientación de la hendidura está basada en observaciones realizadas principalmente en flores de Papilionoideae y en taxá de Caesalpinioideae considerados como avanzados. En general, las flores de tales taxa son estructuralmente más complejas (Arroyo, 1981), requiriendo de polinizadores y estrategias de polinización específicos. En contraparte, las flores de *Acacia* (Mimosoideae), son simples en organización estructural, con estrategias entomófilas generalistas y por lo tanto, no requieren de patrones especializados para la polinización (Arroyo, 1981; Tybirk, 1993; Tybirk y Jørgensen, 1994). En este sentido, tomando en consideración que presiones adaptativas, como los polinizadores, determinan algunas características de la flor (Stebbins, 1950) y que la plasticidad fenotípica, expresada en número y posición de órganos, es característica de estructuras florales primitivas (Endress, 1987), en este trabajo se postula que el grado de especialización floral junto con el polinizador, determinan la orientación de la hendidura.

En efecto, la constancia de la orientación de la hendidura en Caesalpinioideae y Papilionoideae posiblemente refleja la pérdida de plasticidad debido a una alta especialización floral; mientras que las flores de *Acacia*, mismas que conservan la estructura floral primitiva de la familia, mantienen esa plasticidad que es expresada en las diferentes posiciones de la hendidura. Esta propuesta se ve reforzada con el hecho de que los casos más extremos han sido encontrados en especies de *Gleditsia* y *Ceratonia siliqua*, géneros considerados como arcaicos de Leguminosae (Polhill *et al.*, 1981), en donde la hendidura del carpelo puede incluso estar orientada en posición abaxial (Tucker, 1991, 1992a). Esto adquiere mayor sentido si consideramos que el sitio de sellado del carpelo es un área crítica puesto que es el sitio de crecimiento del tubo polínico desde el estigma hacia los óvulos, el sitio de selección de los gametofitos masculinos y el sitio de las reacciones de incompatibilidad, por lo tanto, es una zona importante en los eventos de biología reproductiva (Endress e Igersheim, 2000).

La alta plasticidad en la posición de la hendidura del ovario en *Acacia*, consecuencia de su no especialización floral (postulado en este estudio), junto con el hecho de presentar características altamente especializadas como las poliadas e inflorescencias como unidades de polinización, parecería ser contradictorio, sin embargo, refleja un sistema de polinización altamente flexible (Tybirk, 1997). La plasticidad en la orientación de la hendidura podría ser característica incluso de Mimosoideae, sin embargo, los pocos estudios de desarrollo floral realizados en esta esta subfamilia se han abocado exclusivamente al perianto, careciéndose por lo tanto, de información complementaria.

Por otra parte, Polhill y colaboradores (1981) señalaron que en los géneros más arcaicos de Leguminosae como *Gleditsia* y *Gymnocladus*, la hendidura se extiende como una ranura hasta el estilo. Asimismo, mencionaron también que en Mimosoideae, esta ranura desaparece al momento del alargamiento del estilo. En las especies analizadas, la prolongación de la hendidura hasta el estilo caracterizó a *Acacia pennatula* (Fig. 63*) y a *A. saligna* (Fig. 85). Contrariamente, en *A. berlandieri* la hendidura se sitúa exclusivamente en el ovario (Fig. 25). La prolongación de la hendidura en estadíos tempranos podría ser una característica diagnóstica, sin embargo, esto tendrá que corroborarse con un análisis que incluya más especies de los tres subgéneros de *Acacia*.

A nivel de desarrollo, existe muy poca información acerca del estilo y estigma en Leguminosae (Tucker, 1987). En el presente estudio se encontraron dos patrones temporales de diferenciación del estilo. En *Acacia berlandieri* (Figs. 25 y 74) y en *A. pennatula* (Fig. 63*), la formación comienza en estadíos equivalentes a la diferenciación de los primordios del androceo, mientras que en *A. saligna* corresponde a la etapa de alargamiento de los filamentos y maduración de las anteras (Fig. 85). Al igual que la prolongación de la hendidura, la etapa de formación del estilo podría caracterizar a los subgéneros de *Acacia*. Asimismo, en las tres especies, el estilo se va plegando sobre sí mismo conforme a su crecimiento, lo cual es característico de las especies del género. Al respecto, Kenrick y Knox (1981) señalaron que este plegamiento podría ser una adaptación para asegurar la rápida ejerción del estilo e inmediata receptividad del estigma para la captura del polen.

Por otra parte, los estigmas de las especies de Mimosoideae están clasificados como húmedos no papilados (tipo WNP en el sentido de Heslop-Harrison, 1981). La forma del estigma en Mimosoideae varía de tipo embudo en *Dinizia*, tubular en *Entada* y *Prosopis*, y porado en *Adenantha* y *Piptadenia* (Lewis y Elias, 1981). En el género *Acacia*, tanto la forma del estilo como del estigma parecen ser notablemente uniformes. El sitio receptivo del estigma tiene forma cóncava con un borde cutinizado (Kenrick y Knox, 1981). La forma de los estigmas de las especies aquí estudiadas concuerda con la descripción anterior. Es importante señalar que el estigma es la última estructura en formarse, y puede observarse en etapas previas a la antesis (Figs. 26b, 64b y 86).

El gineceo de las tres especies analizadas es unicarpelado, con estilo filiforme y estigma inconspicuo. El ovario de *Acacia berlandieri* está ligeramente constreñido en la parte media, presenta tricomas y tiene un estipe (Fig. 27). El ovario de *A. pennatula* también presenta tricomas y estipe (Fig. 64a), mientras que el ovario de *A. saligna* es sésil y glabro (Fig. 86). El estipe es una característica distintiva de una gran parte de flores de leguminosas. En el género *Acacia*, la presencia de un estipe es considerada por Chappill y Maslin (1995) como un carácter primitivo o ancestral, en tanto que los ovarios sésiles o subsésiles son considerados como una especialización.

☞ Antesis

Finalmente, con respecto a la antesis, sólo fue observada en *A. saligna* (subg. *Phyllodineae*), en donde el estilo es la primera estructura en emerger al momento de la apertura de los pétalos (Fig. 87). Kenrick y Knox (1989) y Tybirk y Jörgensen (1994) mencionan que la fenología de la inflorescencia ha evolucionado de manera distinta en los tres subgéneros de *Acacia*. En los subgéneros *Acacia* y *Aculeiferum*, la apertura floral es sincrónica en las inflorescencias en cabezuela tanto de especies africanas (Tybirk, 1989, 1993; Stone *et al.*, 1998, citado en Stone *et al.*, 2003) como mexicanas (Raine, 2001, citado en Stone *et al.*, 2003), y las flores abren y senescen el mismo día. En tanto que las inflorescencias en espiga de ambos subgéneros pueden abrir ya sea sincrónicamente el mismo día o en secuencia a lo largo de varios días, comenzando la apertura por las flores proximales (Tybirk, 1993; Stone *et al.*, 1998, 1999, citados en Stone *et al.*, 2003). La apertura floral involucra la ejerción de los estambres y la liberación del polen, seguido del alargamiento de los estigmas. En el subgénero *Phyllodineae*, independientemente de la forma de la inflorescencia, la apertura floral es frecuentemente asincrónica, incluso en el mismo individuo, e implica la ejerción primera del estilo. Las flores permanecen en buenas condiciones durante algunos días, aunque las anteras se encogen y pierden la pigmentación (Kenrick, 2003). Bernhardt (1989) señala además que el tiempo de vida de esta fase femenina parece ser dependiente, en parte, de la humedad del ambiente y de la temperatura. La subsecuente fase masculina es identificada por la oclusión de los estilos mediante el alargamiento de los filamentos estaminales y por la dehiscencia de las anteras.

☞ Se reporta por primera vez los patrones detallados de desarrollo floral para las especies en cuestión. En relación al cáliz, se confirma una especie más con surgimiento simultáneo (*Acacia saligna*, subgénero *Phyllodineae*) y se corrigen reportes previos para las otras dos especies, con lo cual se adicionan dos patrones más al género y a la subfamilia Mimosoideae: el unidireccional descendente (*Acacia berlandieri*, subgénero *Aculeiferum*) y el irregular (*Acacia pennatula*, subgénero *Acacia*). Debido a que el surgimiento del cáliz es variable aún dentro de Mimosoideae, se considera que los diferentes patrones encontrados en las especies estudiadas no son característicos de cada subgénero de *Acacia*.

☞ Las tres especies conservan las características de ubicación del sépalo medio (adaxial), pétalo medio (abaxial), así como el desarrollo sincrónico de la inflorescencia, propios de la subfamilia Mimosoideae. Asimismo, este estudio confirma que el patrón de surgimiento de la corola (simultáneo) en especies de Mimosoideae es altamente conservado.

☞ Los patrones de surgimiento y desarrollo semejantes, observados en las dos poblaciones de *Acacia pennatula* sugieren que el desarrollo floral de esta especie no se ve afectado por características climáticas ni temporales.

☞ Los patrones de surgimiento del androceo pueden ser reconocidos a partir de los estadios intermedios de maduración, tomando en consideración la longitud de los filamentos. Correlacionan positivamente en *Acacia berlandieri* (subgénero *Aculeiferum*) y en *Acacia pennatula* (subgénero *Acacia*), mientras que en *Acacia saligna* (subgénero *Phyllodineae*) la relación es inversa.

☞ Se reporta por primera vez que *Acacia berlandieri* es una especie andromonoica. Las flores masculinas localizadas proximalmente en inflorescencias que también presentan flores hermafroditas, presentan un carpelo rudimentario, el cual consta de un ovario atrofiado sin estilo ni estigma. En contraparte, las flores de las inflorescencias completamente masculinas, carecen de gineceo. En ambos casos, las flores masculinas mantienen la simetría radial durante todo su desarrollo.

☞ El tipo de estructuras que alcanzan a formarse en el gineceo de las especies andromonoicas (ovario en *Acacia berlandieri*, ovario-estilo en especies del subgénero *Acacia*) podría ser característico de cada subgénero.

☞ Tybirk (1997) ha señalado que la evolución de flores proximales masculinas como donadoras de polen, es una especialización del subgénero *Acacia*. Sin embargo, con el reporte de Sornsathapornkul y Owens (1998) y con la presente investigación, se demuestra que la andromonoecia está presente en los tres subgéneros, aunque de cualquier modo, podría ser más frecuente en el subgénero *Acacia*.

☞ El disco estaminal de *Acacia berlandieri* es de origen androécico.

☞ El grado de especialización floral, junto con el tipo de polinizador, podrían determinar la orientación de la hendidura del carpelo.

☞ La plasticidad expresada en la orientación de la hendidura podría ser característica no sólo del género *Acacia*, sino también de especies de Mimosoideae, sin embargo, se requiere de datos complementarios a esta propuesta.

☞ El desarrollo floral dentro del género *Acacia* es heterogéneo.

- * Ancibor, E. 1969. Los nectarios florales en Leguminosas-Mimosóideas. *Darwiniana* 15: 128-142.
- * Aronson, J. 1992. Evolutionary biology of *Acacia caven* (Leguminosae, Mimosoideae): infraspecific variation in fruit and seed characters. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 958-968.
- * Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill, R.M. y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Biology. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29: 723-769. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Atchison, E. 1948. Studies in the Leguminosae. II. Cytogeography of *Acacia* (Tourn.) L. *American Journal of Botany* 35: 651-655.
- * Baranelli, J.L., A.A. Cocucci y A.M. Anton. 1995. Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in the central region of Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119: 65-76.
- * Barneby, R.C. y J.W. Grimes. 1996. Silk tree, Guanacaste, monkey's earring. A generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. Part. I. *Abarema*, *Albizia* and allies. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 74: 1-292.
- * Bentham, G. 1841. Observations on the distinctive character of the Papilionaceae and Caesalpinieae, Suborders of Leguminosae. *Journal of Botany* 3: 125-133.
- * Bentham, G. 1865. Leguminosae. In: G. Bentham y J.D. Hooker, *Genera Plantarum*. pp 434-600. Lovell Reeve and Co. and Williams and Norgate, London.
- * Bentham, G. 1875. Revision of the suborder Mimoseae. *Transactions of the Linnean Society of London* 30: 335-664.
- * Bernhardt, P. 1989. The floral ecology of Australian *Acacia*. In: C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.). *Advances in Legume Biology. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29: 263-281. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Brain, P. 1987. Immunology and phylogeny: a preliminary study of *Acacia*. *South African Journal of Science. Suid-Afrikaanse Tijdskrif vir Wetenskap* 83: 422-427.
- * Brain, P. 1990. Immunology and phylogeny II: further studies on *Acacia*. *South African Journal of Science. Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap* 86: 195-199.
- * Brain, P. y B.R. Maslin. 1996. A serological investigation of the classification of *Acacia* subgenus *Phyllodineae* (Leguminosae: Mimosoideae). *Biochemical Systematics and Ecology* 24: 379-392.
- * Brown, G.K. y A.J. Gilmartin. 1988. Comparative ontogeny of bromeliaceous stigmas. In: P. Leins, S.C. Tucker y P.K. Endress (eds.). *Aspects of Floral Development*. pp 191-204. Berlin.

- * Bruneau, A., F. Forest, P.S. Herendeen, B.B. Klitgaard y G.P. Lewis. 2001. Phylogenetic relationship in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. *Systematic Botany* 26: 487-514.
- * Bukhari, M.Y., K. Koivu y P.M.A. Tigerstedt. 1999. Phylogenetic analysis of *Acacia* (Mimosaceae) as revealed from chloroplast RFLP data. *Theoretical and Applied Genetics* 98: 291-298.
- * Buttrose, M.S., W.J.R. Grant y M. Sedgley. 1981. Floral development in *Acacia pycnantha* Benth. in Hook. *Australian Journal of Botany* 29: 385-395.
- * Cialdella, A.M. 1984. El género *Acacia* (Leguminosae) en la Argentina. *Darwiniana* 25 (1- 4): 59-111.
- * Chapill, J.A. 1995. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit hypothesis. In: M.D. Crisp y J.J. Doyle (eds.) *Advances in Legume Systematics* 7. pp 1-9. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Chapill, J.A. y B.R. Maslin. 1995. A phylogenetic assessment of tribe Acacieae. In: M.D. Crisp, J.J. Doyle (eds.). *Advances in Legume Systematics* 7. pp. 77-99. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Chase, M.W., D.E. Soltis, R.G. Olmstead, D. Morgan, D.H. Les, B.D. Mislser, M.R. Duvall, R.A. Price, H.G. Hills, Y.-L. Qiu, K.A. Kron, J.H., Retiig, E. Conti, J.D. Palmer, H.R. Manhart, K.J. Sytsma, H.J. Michaels, W.J. Kress, K.G. Karol, W.D. Clark, M. Hedren, B.S. Gaut, R.K. Jansen, K.-J. Kim, C.F. Wimpee, J.F. Smith, G.R. Furnier, S.H. Strauss, Q.-Y. Xiang, G.M. Plunkett, P.S. Soltis, S.M. Swensen, S.E. Williams, P.A. Gadek, C.J. Quinn, L.E. Eguiarte, E. Golenberg, G.H. Learn, Jr., S.W. Graham, S.C.H. Barret, S. Dayanandan y V.A. Albert. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- * Cházaro, B.M. 1977. El huizache: *Acacia pennatula* (Schlechtendal & Chamisso) Benth, del centro de Veracruz. Su importancia y forma de dispersión. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.
- * Clarke, H.D., S.R. Downie y D.S. Seigler. 2000. Implications of chloroplast DNA restriction site variation for systematics of *Acacia* (Fabaceae: Mimosoideae). *Systematic Botany* 25: 618-632.
- * Cowan, R.S. 1981. Caesalpinioideae. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* I. pp. 57-63. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Cruden, R.W. 1976. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion. Preliminary evidence of ecotypic adaptation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 277-289.
- * Davis, A.R., R.L. Peterson y R.W. Shuel. 1988. Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae). *Canadian Journal of Botany* 66: 1435-1448.

- * Derstine, K.S. y S.C. Tucker. 1983. Comparative floral ontogeny of *Parkinsonia aculeata* (Caesalpinioideae), *Lupinus havardii* (Papilionoideae), and *Acacia baileyana* (Mimosoideae). *American Journal of Botany* 70 (5, pt. 2): 19.
- * Derstine, K.S. y S.C. Tucker. 1985. Histological floral ontogeny of *Acacia baileyana* (Mimosoideae: Leguminosae). *American Journal of Botany* 72 (6): 812-813.
- * Derstine, K.S. y S.C. Tucker. 1991. Organ initiation and development of inflorescences and flowers of *Acacia baileyana*. *American Journal of Botany* 78 (6): 816-832.
- * Dnyansagar, V.R. 1958. Embryological studies in the Leguminosae. VIII. *Acacia auriculaeformis* A. Cunn., *Adenantha pavonina* Linn., *Calliandra hemocephala* Hassk., and *Calliandra grandiflora* Benth. *Lloydia* 21(1): 1-25.
- * Doyle, J.J. 1995. DNA and data legume phylogeny: A progress report. In: M.D. Crisp y J.J. Doyle (eds.). *Advances in Legume Systematics* 7. pp. 11-30. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Doyle, J.J., J.L. Doyle, J.A. Ballenger, E.E. Dickinson, T. Kajita y H. Ohashi. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84(4): 541-554.
- * Doyle, J.J., J.A. Chappill, C.D. Bailey y T. Kajita. 2000. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from *rbcL* sequences and non-molecular data. In: P.S. Herendeen y A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics* 9. pp 1-20. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Durand, L. 1996. El palo fierro, especie clave del Desierto de Sonora. *Ciencias* 43: 24-26.
- * Elias, T.S. 1981. Mimosoideae. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* 1. pp 143-152. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Endress, P.K. 1987. Floral phyllotaxis and floral evolution. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 108: 417-438.
- * Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. 511 p.
- * Endress, P.K. y A. Igersheim. 2000. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *International Journal of Plant Science* 161 (6 suppl.): S211-S223.
- * Erbar, C. 1988. Early developmental patterns in flowers and their value for systematics. In: P. Leins, S.C. Tucker y P.K. Endress (eds.) *Aspects of Floral Development*. pp 7-23. Berlin.
- * Esau, K. 1965. *Plant anatomy*, 2d ed. John Wiley, New York.
- * Evans, C.S., M.Y. Qureshi y E.A. Bell. 1977. Free amino acids in the seeds of *Acacia* species. *Phytochemistry* 16: 565-570.
- * Farfán, V.E. 1988. Uso actual y perspectiva de dos especies del género *Acacia* en el suroeste de Puebla. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de Chapingo.

- * Gemmeke, V. 1982. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Mimosaceen-Blüten. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 103: 185-210.
- * Gómez, L.F., P.J. Signoret y M.C. Abuin. 1970. *Mezquites y Huizaches*. Ediciones del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables A.C. México. 192 p.
- * Gordon-Gray, K.D. y C.J. Ward. 1975. A contribution to the knowledge of floral variation in *Acacia karroo* in eastern South Africa. *Boissiera* 24: 279-84.
- * Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press, Harvard University, Boston.
- * Greyson, R.I. 1994. *The development of flowers*. Oxford University Press. 314 pp.
- * Grimes, J. 1999. Inflorescence morphology, heterochrony, and phylogeny in the mimosoid tribes Ingeae and Acacieae (Leguminosae: Mimosoideae). *The Botanical Review* 65 (4): 317-347.
- * Grosso, B., M. Saint-Martin y J. Vassal. 1994. Stomatal types of the genus *Acacia* (Fabaceae, Mimosoideae): an appraisal of diversity and taxonomic interest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116: 325-341.
- * Guinet, P. 1969. Les Mimosacées, étude de palynologie fondamentale, corrélations, évolution. *Travaux de la section scientifique et technique, Institut français de Pondichéry* 9: 1-293.
- * Guinet, P. 1981. Mimosoideae: the characters of their pollen grains. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* 2. pp. 835-855. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Guinet, P. 1990. The genus *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae): its affinities as borne out by its pollen characters. *Plant Systematics and Evolution* (Suppl. 5): 81-90.
- * Guinet, P. y J. Vassal. 1978. Hypotheses on the differentiation of the mayor groups in the genus *Acacia* (Leguminosae). *Kew Bulletin* 32: 509-527.
- * Heslop-Harrison, Y. 1981. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. *Nordic Journal of Botany* 1: 401-420.
- * Hopkins, H.C. 1984. Floral biology and pollination and ecology of the neotropical species of *Parkia*. *Journal of Ecology* 72: 1-23.
- * Jawad, J.T., D.S. Seigler y J.E. Ebinger. 2000. A systematic treatment of *Acacia coulteri* (Fabaceae, Mimosoideae) and similar species in the New World. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87: 528-548.
- * Källersjö, M., J. S. Farris, M.W. Chase, B. Bremer, M.F. Fay, C.J. Humphries, G. Petersen, O. Seberg, y K. Bremer. 1998. Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbcL* DNA sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, seed plants, and flowering plants. *Plant Systematics and Evolution* 213: 259-287.

- * Kampny, C.M. y J.M. Canne-Hilliker. 1988. Aspects of floral development in Scrophulariaceae. Striking early differences in three tribes. In: P. Leins, S.C. Tucker y P.K. Endress (eds.). *Aspects of Floral Development*. pp 147-157. Berlin.
- * Kenrick, J. 2003. Review of pollen-pistil interactions and their relevance to the reproductive biology of *Acacia*. *Australian Systematic Botany* 16: 119-130.
- * Kenrick, J y R.B. Knox. 1981. Structure and histochemistry of the stigma and style of some Australian species of *Acacia*. *Australian Journal of Botany* 29: 733- 745.
- * Kenrick, J y R.B. Knox. 1989. Pollen-pistil interactions in Leguminosae (Mimosoideae). In: C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.). *Advances in Legume Biology. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29: 127-156.
- * Kevan, P.G. 1984. Pollination by animals and angiosperms biosystematics. In: W.F. Grant (ed.). *Plant Biosystematics*. Academic Press, Toronto. pp: 271-292.
- * Kirchoff, B.K. 1988. Floral ontogeny and evolution in the ginger group of the Zingiberales. In: P. Leins, S.C. Tucker y P.K. Endress (eds.). *Aspects of Floral Development*. pp 45-56. Berlin.
- * Knox, R.B., J. Kenrick, S. Jobson, P. Bernhardt, R. Marginson, G. Beresford, I. Baker y H.G. Baker. 1985. Extra-floral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis*. *American Journal of Botany* 72: 1185-1196.
- * Krüger, O. y G.C. McGavin. 1998. The insect fauna of *Acacia* species in Mkomazi Game Reserve, north east Tanzania. *Ecological Entomology* 22: 440-444.
- * Leins, P., y S. Schwitalla. 1988. Placentation in Cactaceae. In: P. Leins, S.C. Tucker y P.K. Endress (eds.) *Aspects of Floral Development*. pp 57-68. Berlin.
- * Leins, P, S.C. Tucker y P.K. Endress. 1988. *Aspects of Floral Development*. J. Cramer, Berlin, Stuttgart. 239 pp.
- * Lewis, G.P. y T.S. Elias. 1981. Mimosae. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* 1. pp. 155-168. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Lewis, G., B. Schrire, C. Hackinder y M., Lovle (eds.) *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew. *En prensa*.
- * Luckow, M., P.J. White y A. Bruneae. 2000. Relationships among the basal genera of Mimosoid legumes. In: P.S. Herendeen y A. Bruneau (eds.) *Advances in Legume Systematics* 9. pp 165-180. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Luckow, M., J.T. Miller, D.J. Murphy y T. Livshultz. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. In: B.B. Klitgaard y A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics* 10. pp 1-24. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Madsen, E.B. 1990. The genus *Acacia* Mill. in Ecuador. M.Sc. Thesis, Aarhus.

- * Maslin, B.R. 1988. Should *Acacia* be divided?. *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 16: 54-76.
- * Maslin, B.R. 2001. Introduction to *Acacia*. In: A.E. Orchard y A.J.G. Wilson (eds.). *Flora of Australia*. Vol. 11A, part. 1. pp 3-13 CSIRO Publishing Melbourne.
- * Maslin, B.R. y C.H. Stirton. 1997. Generic and infra-generic classification in *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae): a list of critical species on which to build a comparative data set. *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 20: 22-44.
- * Maslin, B.R., J.T. Miller y D.S. Seigler. 2003. An overview of the generic status of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Australian Systematic Botany* 16: 1-18.
- * Miller, P. 1754. *A Gardeners Dictionary*, abrd. 4th ed. London.
- * Miller, J.T. y R.J. Bayer. 2000. Molecular systematics of the tribe Acacieae (Leguminosae: Mimosoideae). In: P.S. Herendeen y A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics* 9. pp. 181-200. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Miller, J.T. y R.J. Bayer. 2001. Molecular phylogenetics of *Acacia* (Fabaceae: Mimosoideae) based on chloroplast *matK* coding sequence and flanking *trnK* intron spacer regions. *American Journal of Botany* 88: 698-706.
- * Miller, J.T. y R.J. Bayer. 2003. Molecular phylogenetics of *Acacia* subgenera *Acacia* and *Aculeiferum* (Fabaceae: Mimosoideae), based on the chloroplast *matK* coding sequence and flanking *trnK* intron spacer regions. *Australian Systematic Botany* 16: 27-33.
- * Moore, J.A. 1936. The vascular anatomy of the flower of the papilionaceous Leguminosae. II. *American Journal of Botany* 23: 349-355.
- * Narasimhachar, S.G. 1948. A contribution to the embriology of *Acacia farnesiana* (L.) Willd.. *Proceedings of the Indian Academic Scientific Section B* 28: 144-149.
- * Newman, I.V. 1933. Studies in the Australian Acacias. II. The life history of *Acacia baileyana* F.V.M. Part 1. *Botanical Journal of the Linnean Society of London* 49: 145-171.
- * Newman, I.V. 1934a. Studies in the Australian Acacias III. Supplementary observations on the habit, carpel, spore production and chromosomes of *Acacia baileyana*. *Proceedings of the Linnean Society New South Wales* 59: 237-251.
- * Newman, I.V. 1934b. Studies in the Australian Acacias IV. The life history of *Acacia baileyana* F.V.M. Part. 2. Gametophytes, fertilization, seed production and germination, and general conclusion. *Proceedings of the Linnean Society New South Wales* 59: 277-313.
- * Newman, I.V. 1936. Studies in the Australian Acacias.VI. The meristematic activity of the floral apex of *Acacia longifolia* and *A. suaveolens* as a histogenetic study of the ontogeny of the carpel. *Proceedings of the Linnean Society New South Wales* 61: 56-88.

- * Niembro, R.A. 1990. Árboles y arbustos útiles de México. Naturales e introducidos. Ed. Limusa. México. 206 p.
- * Pacini, E., M. Nepi, y J.L. Vesprini. 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution* 238: 7-21.
- * Palacios, R.A., P.S. Hoc, A.D. Burghardt y A.E. Vilela. 2000. *Prosopis* L.: Biodiversidad y clasificación, estrategias adaptativas, reproductivas e importancia económica. En: Frías-Hernández J.T., V. Olalde-Portugal y E.J. Vernon-Carter (Eds.). *El mezquite, árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México*. Universidad de Guanajuato, México. pp. 13-35.
- * Pedley, L. 1978. A revision of *Acacia* Mill. in Queensland. *Austrobaileya* 1: 75-234.
- * Pedley, L. 1986. Derivation and dispersal of *Acacia* (Leguminosae), with particular reference to Australia, and the recognition of *Senegalia* and *Racosperma*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 92: 219-254.
- * Pennington, R.T., M. Lavin, H. Ireland, B. Klitgaard, J. Preston y J-M Hu. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast intron *trnL*. *Systematic Botany* 26: 537-556.
- * Peralta, I., J.G. Rodríguez y M.T.K. Arroyo. 1992. Breeding system and aspects of pollination in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae: Mimosoideae) in the mediterranean-type climate zone of central Chile. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 114 (3): 297-314.
- * Polhill, R.M. 1994. Classification of the Leguminosae. In: F.A. Bisby, J. Buckingham, y J.B. Harborne (eds.). *Phytochemical dictionary of the Leguminosae*. Chapman and Hall, New York, N.Y.
- * Polhill, R.M., P.H. Raven, y C.H. Stirton. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* 1. pp 1-26. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Ramírez-Domenech, J.I. 1989. Floral ontogenetic studies in mimosoid legumes. Ph.D. dissertation. Louisiana State University. Baton Rouge.
- * Ramírez-Domenech, J.I. y S.C. Tucker. 1988. Patterns of organ development in mimosoid legume flowers. In: P. Leins, S.C. Tucker y P.K. Endress (eds.). *Aspects of Floral Development*. Berlin-Stuttgart 1988. 171-180.
- * Ramírez-Domenech, J.I. y S.C. Tucker. 1990. Comparative ontogeny of the perianth in mimosoid legumes. *American Journal of Botany* 77 (5): 624-635.
- * Rico, A.M. de L. 1984. The genus *Acacia* in Mexico. *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 12 : 50-59.

- * Rico-Arce, L. 2003. Geographical patterns in neotropical *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Australian Systematic Botany* 16: 41-48.
- * Rico, A.M. de L. y P. Griffiths. 2002. Two little known *Acacia* species from Mexico. *Leguminosae-Mimosoideae*. pp 152-159. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Robbertse, P.J. 1974. The genus *Acacia* in South Africa. II. with special reference to the morphology of the flower and inflorescence. *Phytomorphology* 24: 1-15.
- * Robinson, J. y S.A. Harris. 2000. A plastid DNA phylogeny of the genus *Acacia* Miller (Acacieae, Leguminosae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 132: 195-222.
- * Rodríguez-Riaño, T., A. Ortega-Olivencia y J.A. Devesa. 1999. Types of androecium in the Fabaceae of SW Europe. *Annals of Botany* 83: 109-116.
- * Ross, J.H. 1979. A conspectus of the African *Acacia* species: their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia* 13: 389-413.
- * Ross, J.H. 1981. An analysis of the African *Acacia* species: their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia* 13: 389-413.
- * Ruíz, T. 1976. Estrategias reproductivas y aspectos fenológicos de árboles, trepadoras y hemiparásitas de un bosque caducifolio secundario tropical. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- * Ruíz, T. y K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- * Sattler, R. 1973. Organogenesis of flowers. A Photographic Atlas. University of Toronto Press, Toronto, Canada.
- * Sattler, R. y V. Singh. 1977. Floral organogenesis in *Limnocharis flava*. *Canadian Journal of Botany* 55: 1076-1086.
- * Savolainen, V. M.W. Chase, S.B. Hoot, C.M. Morton, D.E. Soltis, C. Bayer-Clemens, M.F. Fay, A.Y. de Bruijn, S. Sullivan y Y.L. Qiu. 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Systematic Biology* 49: 306-362.
- * Schrire, B.D. 1989. A multidisciplinary approach to pollination biology in the Leguminosae. In: C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.) *Advances in Legume Biology. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29: 183-242.
- * Sedgley, M., J. Harbard, R-MM Smith, R. Wickneswari y A.R. Griffin. 1992. Reproductive biology and interspecific hybridisation of *Acacia mangium* Willd. and *Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. (Leguminosae: Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 40: 37-48.
- * Shukor, N. A. Ab., M. Abd Rashid y K. Itam. 1994. Karyotypic comparison of *Acacia mangium* Willd., *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. and their F1 and F2 hybrids. *Silvae Genetica* 43: 65-68.

- * Singh, V. y R. Sattler. 1973. Floral development of *Hydrocleis nymphoides*. *Canadian Journal of Botany* 51: 2455-2458.
- * Sinha, S.C. 1971. Floral morphology of Acacias. *Caribbean Journal of Science* 11: 137-153.
- * Solbrig, O. y P.D. Cantino. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae: Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 185-210.
- * Soltis, D.E., P.S. Soltis, M.W. Chase, M.E. Mort, D.C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W.H. Hahn, S.B. Hoot, M.F. Fay, M. Axtell, S.M. Swensen, L.M. Prince, W.J. Kress, K.C. Nixon y J.S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL* and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-461.
- * Sornsathapornkul, P. y J.N. Owens. 1998. Pollination biology in a tropical *Acacia* hybrid (*A. mangium* Willd. x *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.). *Annals of Botany* 81: 631-645.
- * Sousa, S.M. y S.A. Delgado. 1998. Leguminosas mexicanas: fitogeografía, endemismo y orígenes. En: *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa. compiladores. Instituto de Biología UNAM. México. pp. 449-500.
- * Stebbins, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, Cambridge, Mass.
- * Stone, G.N., N.E. Raine, M. Prescott y P.G. Willmer. 2003. Pollination ecology of acacias (Fabaceae, Mimosoideae). *Australian Systematic Botany* 16: 103-118.
- * Tucker, S.C. 1984a. Origin of symmetry in flowers. In: R.A. White y W.C. Dickinson (eds.), *Contemporary Problems in Plant Anatomy*. pp. 351-394. Academic Press, London.
- * Tucker, S.C. 1984b. Unidirectional organ initiation in leguminous flowers. *American Journal of Botany* 71: 1139-1148.
- * Tucker, S.C. 1984c. Developmental basis for heteromorphy in *Neptunia plena* (Leguminosae: Mimosoideae). *American Journal of Botany* 71: 50.
- * Tucker, S.C. 1987. Floral initiation and development in legumes. In: C.H. Stirton (ed.). *Advances in Legume Systematics* 3. pp. 83-239. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Tucker, S.C. 1988a. Heteromorphic flower development in *Neptunia pubescens*, a mimosoid legume. *American Journal of Botany* 75: 205-224.
- * Tucker, S.C. 1988b. Loss versus suppression of floral organs. In: P. Leins, S.C. Tucker y P. Endress (eds.) *Aspects of Floral Development*. pp. 69-82 Gebrüder Borntraeger, Stuttgart.
- * Tucker, S.C. 1988c. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. *American Journal of Botany* 75: 205-224.
- * Tucker, S.C. 1989. Evolutionary implications of floral ontogeny in legumes. In: C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.) *Advances in Legume Biology. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29: 59-75.

- * Tucker, S.C. 1990. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *American Journal of Botany* 77: 750-761.
- * Tucker, S.C. 1991a. Helicoidal floral organogenesis in *Gleditsia*, a primitive caesalpinoid legume. *American Journal of Botany* 78: 1130-1149.
- * Tucker, S.C. 1991b. The role of floral development in studies of legume evolution. *Canadian Journal of Botany* 70: 692-700.
- * Tucker, S.C. 1992a. The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae). *American Journal of Botany* 79: 318-327.
- * Tucker, S.C. 1992b. The role of floral development in studies of legume evolution. *Canadian Journal of Botany* 70: 692-700.
- * Tucker, S.C. 1996. Stamen structure and development in legumes, with emphasis on poricidal stamens of caesalpinoid tribe Cassieae. In: D'Arcy, W.G. y R.C. Keating (eds.). *The anther. Form, function and phylogeny*. pp 236-254 Cambridge University Press.
- * Tucker, S.C. 2000. Floral development in Tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American Journal of Botany* 87: 1385-1407.
- * Tucker, S.C. 2003. Floral development in legumes. *Plant Physiology* 131: 911-926.
- * Tucker, S.C. y C.H. Stirton. 1991. Development of the cymose inflorescence, cupulum and flower of *Psoralea pinnata* (Leguminosae: Papilionoideae: Psoraleeae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 106: 209-227.
- * Tybirk, K. 1989. Flowering, pollination and seed production in *Acacia nilotica*. *Nordic Journal of Botany* 9: 338-375.
- * Tybirk, K. 1993. Pollination, breeding system and seed abortion in some African acacias. *Botanical Journal of the Linnean Society* 112: 107-137.
- * Tybirk, K. 1997. Reproduction biology and evolution of the genus *Acacia*. *Bulletin for International Group for the Study of Mimosoideae* 20: 45-53.
- * Tybirk, K. y A. Jörgensen. 1994. Floral biology and pollination of some African acacias and *Faidherbia albida*. In: Seyani, J.H. y A.C. Chikuni (eds.): Proc. 13. Plenary meeting AETFAT, Malawi, Vol. 1: 589-602.
- * Uhl, N.W. y H.E. Moore. 1980. Androecial development in six polyandrous genera representing five major groups of palms. *Annals of Botany* 45: 57-75.
- * Uhl, N.W. y J. Dransfield. 1984. Development of the inflorescence, androecium, and gynoecium with reference to palms. In: R.A. White y W.C. Dickinson (eds.) *Contemporary problems in plant anatomy*. Academic Press, New York. pp 397-450.

- * van Heel, W.A. 1981. A S.E.M. investigation on the development of free carpels. *Blumea* 27: 499-522.
- * van Heel, W.A. 1983. The ascidiform early development of the carpels, a S.E.M. investigation. *Blumea* 28: 231.
- * Vassal, J. 1972. Apport des recherches ontogéniques et séminologiques a l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. *Bulletin de la Société D'Histoire Naturelle de Toulouse*. 108: 125-247.
- * Vassal, J. 1981. Acacieae. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.) *Advances in Legume Systematics*, Part 1, pp. 169-171. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Vassal, J. 1988. Some remarks about the taxonomy of *Acacia*. *International Group for the Study of Mimosoideae*, Bulletin 16: 77-82.
- * Waddle, R.M. y N.R. Lersten. 1973. Morphology of discoidal floral nectaries in *Leguminosae*, especially tribe *Phaseoleae* (*Papilionoideae*). *Phytomorphology* 23: 152-161.
- * Wickneswari, R. y M. Norwati. 1993. Genetic diversity of natural populations of *Acacia auriculiformis*. *Australian Journal of Botany* 41: 65-77.
- * Wojciechowski, M.F. 2003. Reconstructing the phylogeny of legumes (Fabaceae): an early 21st century perspective. In: B.B. Klitgaard y A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics* 10. Royal Botanic Gardens, Kew.
- * Zuijderhoudt, G.F.P. 1968. A revision of the genus *Saraca* (Legum.-Caes.). *Blumea* 15: 413-425.