



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Desarrollo floral en *Erythrina americana*  
(LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE),  
una especie polinizada por colibríes.

TESIS

que para obtener el título de  
**B I Ó L O G A**

PRESENTA:

**MIRIAM SALINAS PINEDA**

ASESORA DE TESIS:

Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

## AGRADECIMIENTOS

- A la Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo por su tiempo, paciencia y el apoyo brindado en todo momento para la realización de este trabajo, muchas gracias.
- A mis sinodales por sus observaciones: Dra. Fabiola Soto Trejo, Dra. Silvia Aguilar Rodríguez, Mtra. Leonor Ana María Abundiz Bonilla y Mtro. Fernando Tapia Pastrana.
- A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias del Laboratorio de Microscopía Electrónica y Fotografía de la Biodiversidad, Instituto de Biología, por la toma de fotografías.
- A el DCG Eric Misael Salinas Talavera por la elaboración de las ilustraciones de *Erythrina americana*.

## DEDICATORIA

A la UNAM, por abrirme las puertas desde el bachillerato y por todo lo que aprendí y viví siendo parte de nuestra comunidad.

A mis padres Andrea y Lino, nunca terminaré y no me bastarán las palabras para agradecerles todo el apoyo y los sacrificios que han hecho por mí. Por todo lo que me han enseñado, yo soy gracias los dos. Por ustedes llegué hasta aquí y por ustedes iré más lejos.

A mis abuelos: Felipa y Aurelio, por enseñarme el valor de la familia y apoyarme en todo momento. Esther y Lino, por su apoyo y por sus consejos, por hacerme sentir parte suya siempre.

A todos mis tíos y tías, en especial a Beatriz por su apoyo en todos los sentidos y en todos los momentos, Karina por todo su apoyo y los consejos, Mario y José Luis, por las enseñanzas y por su ayuda incondicional. A Rocío porque desde pequeña me ha brindado su mano y me ha hecho sentir parte de su familia al igual que Raymundo y Guadalupe, gracias.

A Oscar, por todo el camino recorrido y el que falta por recorrer, por soportarnos y acompañarnos. No sé a dónde nos llevará la vida pero espero que sigamos siendo estigüis.

A mis amigos: Karla, por esa vez en la que tu abuelito nos corrió de tu casa cuando estábamos todas sin zapatos o cuando venías a comer a mi casa casi todos los días saliendo de CCH. A Daniela, por juntarnos con puros niños hasta la fecha y ser la ley. A Jocelyn, por curarme la gripa con un mejunje en la práctica de Paleontología y por ser muy pequeñita pero una gran amiga. A Lorena, por escucharme y aconsejarme, por ser muy alta y wereja. A Sergio, por las veces en las que me llevabas en tu bicicleta a ver a Daniela a ver si la dejaban salir con nosotros y por ser un gran amigo. A Manuel, por todas las orquídeas, los libros, los consejos, la música y la comida compartidos.

A Duque, Rufo, Body, Coco, Lula, Flor, Foster, Rony, Peluda, por su compañía.

# ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>5</b>
Familia Leguminosae	
Subfamilia Papilionoideae	
Género <i>Erythrina</i>	
La flor	
Desarrollo floral	
<b>JUSTIFICACIÓN</b>	<b>17</b>
<b>OBJETIVOS</b>	<b>117</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODO</b>	<b>17</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>18</b>
Bracteólas	
Cáliz	
Corola	
Androceo	
Gineceo	
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>27</b>
Bracteólas	
Cáliz	
Corola	
Androceo	
Gineceo	
Polinización	
Síndromes de polinización	
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>38</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>39</b>

### Familia Leguminosae

La familia de las leguminosas (Leguminosae) es la tercer familia más grande dentro de las angiospermas, con alrededor de 727 géneros y 19 325 especies en todo el mundo, y la segunda más grande en México después de Asteraceae (Arenas, 2014), donde se registran alrededor de 139 géneros y 1 850 especies. Sousa y Delgado (1998) mencionan que los géneros más diversos de las leguminosas en nuestro país son: *Dalea* (113 spp.), *Desmodium* (100 spp.), *Astragalus* (88 spp.), *Lonchocarpus* (74 spp.), *Brongniartia* (65 spp.) y *Lupinus* (65 spp.) (Olvera et al., 2012).

La familia presenta una distribución cosmopolita y ocupa una amplia diversidad de ecosistemas de tierras bajas y medias de todo el mundo. La gran mayoría de las leguminosas son plantas herbáceas, pero sus miembros varían en tamaño, desde hierbas efímeras a arbustos, lianas y árboles, además de algunas acuáticas (Grether, 2005).

Nutricionalmente, las legumbres son especialmente buenas fuentes de proteínas, hidratos de carbono, minerales, vitaminas y fibra. La mayoría de las leguminosas que se explotan a gran escala lo son por sus semillas, varias de las cuales han sido desde tiempos ancestrales componentes básicos de la dieta en ciertas regiones del mundo, como es el caso del frijol común (*Phaseolus vulgaris*) en el sur de México y Centroamérica; el frijol lima (*P. lunatus*), en Sudamérica; la lenteja (*Lens culinaris*), el chícharo (*Pisum sativum*) y el garbanzo (*Cicer arietinum*) en Medio Oriente, regiones de África y en la India; el haba (*Vicia faba*) alrededor del Mediterráneo y la soya o soja (*Glycine max*) en el Lejano Oriente (Fraile, et al., 2007). Las leguminosas también son importantes como plantas de cobertura para mantener y estabilizar los suelos, como alimento rico en nutrientes para el ganado y como abono verde. Algunas especies también son valiosas porque pueden ser cultivadas en suelos pobres o en zonas de bajas precipitaciones. Otros derivados incluyen medicamentos, aromas alimentarios, taninos, gomas, resinas y tintes (Smith, 2015).

En los últimos 30 años se han realizado contribuciones muy importantes en morfología, biología, biogeografía y clasificación tradicional de este grupo, en los últimos 10 años destacan los análisis filogenéticos de diversos grupos al interior de la familia (Grether, 2005). Las flores juegan un papel importante en este tipo de estudios; la mayoría de las especies en la familia

comparten un plan pentámero básico con cinco sépalos, cinco pétalos, dos verticilos de cinco estambres y un solo carpelo, sumando un total de 21 órganos florales. Así tradicionalmente, Leguminosae estaba dividida en tres subfamilias: Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae, entre las cuales existen diferencias prominentes en este patrón floral como la simetría, estivación de los pétalos y sépalos, fusión, pérdida o incremento de órganos florales (Tucker, 2003). Es importante resaltar que en la actualidad, la familia fue subdividida en seis subfamilias, de las cuales Papilionoideae quedó sin ningún cambio (Azani et al., 2017).

### **Subfamilia Papilionoideae**

Se considera a Papilionoideae como la más grande y diversa de las subfamilias, con 30 tribus, 455 géneros y cerca de 12000 especies ampliamente distribuidas desde selvas hasta los bordes de los desiertos; juegan un importante rol en la nutrición humana así como en la fertilización del suelo (Prenner, 2004). Esta subfamilia presenta hábito variado, hojas 1-plurifoliadas, la mayoría trifoliadas, digitadas o pinnadas, flores generalmente zigomórficas (excepto en *Swartzia* y la tribu Sophoreae), cáliz gamosépalo con iniciación unidireccional de los sépalos, corola papilionácea con vexillum o estandarte, frutos de tipo legumbre y sus variaciones como lomento, folículo, samara o drupa y las semillas tienen la región del hilio bien delimitada (Dutra et al., 2009). Es un grupo monofilético especializado que deriva de la subfamilia Caesalpinioideae

### **Género *Erythrina***

Dentro de la tribu Phaseolae, se encuentra el género *Erythrina* que incluye 115 especies, las cuales presentan una gran variedad morfológica y diversidad ecológica. Se distribuyen principalmente en regiones tropicales y subtropicales. La mayoría de las especies son árboles o matorrales, pero existen hierbas perennes con grandes raíces leñosas de reserva (Neil, 1993).

Este género ha sido de especial interés en el desarrollo de sistemas agroforestales en América. El uso de *Erythrina* como poste para cercas vivas, sombra para cultivos perennes como el café y el cacao, cultivo intercalado, forraje para el ganado además de su rápido crecimiento, altas producciones de biomasa, fácil propagación por medio vegetativo y su habilidad para soportar

podas regulares hacen de este género una opción interesante cuando se considera la selección de las especies (Russo, 1993).

Las inflorescencias de este género son mayoritariamente racimos y en muchas especies se pueden presentar erectas u horizontales. Las flores son relativamente grandes y vistosas con pétalos de color rojo brillante, rosa o naranja, el pétalo medio es siempre conspicuo y mucho más largo que las alas y quillas (Neil, 1993).

Todas las especies de *Erythrina* son polinizadas por aves; es un grupo típicamente ornitófilo por sus flores rojas o naranjas, inodoras, con néctar copioso y anthesis diurna (Bruneau, 1997). Todas las especies del Viejo Mundo así como 17 del Nuevo Mundo son visitadas y polinizadas por un gran número de aves percheras (Cruden y Toledo, 1977), las inflorescencias de estas especies están orientadas de tal manera que las aves puedan perchar mientras se alimentan de néctar; el pétalo medio es usualmente amplio, las flores son abiertas y exponen las partes reproductivas, mientras que muchas de las especies del Nuevo Mundo, 55 de las 70 existentes, son polinizadas por colibríes. El pétalo medio de las eritrinas polinizadas por colibríes es estrecho y está doblado formando un pseudotubo escondiendo a las alas y quillas como partes reproductivas, el pseudotubo no está sellado en el lado ventral, donde los márgenes del estandarte se encuentran. El eje de la inflorescencia es erecto y sus flores están orientadas hacia el exterior así que no proveen percha para los colibríes (Fig. 1) (Neill, 1987).

Estas diferencias entre polinizadores han tenido implicaciones en la estructura floral de las eritrinas, en donde es posible apreciar que las flores de especies con síndrome de polinización por colibríes es notablemente diferente comparada con aquellas que son polinizadas por aves grandes (Fig.1). Es importante resaltar que las flores son entidades morfológicas altamente dinámicas con un gran potencial taxonómico y evolutivo (Gómez-Acevedo et al., 2007; Ronse de Craene, 2010) y que la diferenciación de sépalos protectores, nectarios, estambres y/o pétalos llamativos son parte de las herramientas que conllevan a una fertilización efectiva. De manera particular, las diferentes modificaciones de los pétalos se encuentran directamente correlacionadas con el polinizador, por ejemplo, la formación de plataformas de aterrizaje, contenedores de néctar, etcétera (Ronse de Craene, 2010).

En México se encuentran 28 especies de este género, de las cuales 17 son endémicas (Sousa y Delgado, 1998). Algunas de ellas han sido estudiadas desde el punto de vista citogenético (p.

ej. *Erythrina americana*, Tapia y Jiménez, 2011), de desarrollo floral (p. ej. *E. caffra*, Tucker, 1987), morfológico, de distribución, y principalmente respecto a su composición química, de aminoácidos y alcaloides (García et al., 2001). El nombre *Erythrina* alude al color de las flores y proviene del griego *erythros* que significa rojo. El género se divide en 5 subgéneros y 26 secciones. *Erythrina americana* pertenece al subgénero *Erythrina* y a la sección *Erythrina* (García et al., 2001).

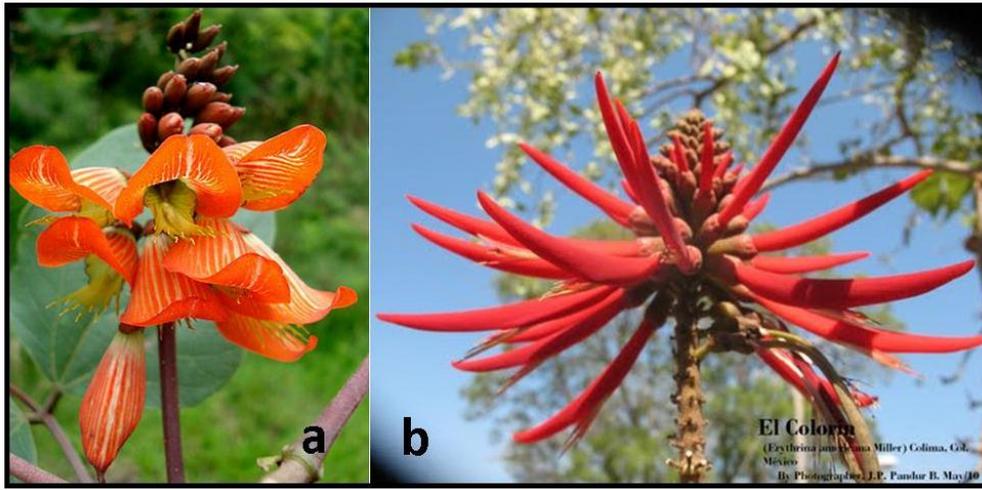


Figura 1. Diferencias morfológicas entre las flores de *Erythrina*. a) *Erythrina breviflora* Sessé & Moc. ex DC. b) *Erythrina americana* Mill.

### ***Erythrina americana* Miller.**

*Erythrina americana* Miller es un árbol pequeño de 3 a 6m de altura, de ramas espinosas. Las hojas están divididas, son de color verde pálido y tiene grupos de flores rojas alargadas dispuestas en racimos piramidales. Los frutos son vainas comprimidas, las semillas son de color rojo escarlata con una línea negra (Fig. 2).

Según MacClintock (1993), *Erythrina americana* fue introducida al continente europeo por William Houston, un cirujano y naturalista que viajó a México y a las islas del Caribe. Houston colectó semillas provenientes de Veracruz y se las envió a Philip Miller en 1731 quien describió a la especie casi 40 años después (Miller, 1768).

Se distribuye en climas cálido-húmedo, cálido-subhúmedo, semicálido-subhúmedo, y secos (García et al., 2001), desde Arizona hasta México donde pueden encontrarse ejemplares de *Erythrina americana* de manera silvestre en el centro del país (Veracruz, Hidalgo, Estado de México, Morelos, Guerrero, Puebla, Oaxaca), en el área de influencia del Balsas. Ecológicamente se encuentran en tierras bajas y elevaciones moderadamente altas (1000-2100 m.s.n.m). Crece en bosques estacionales tropicales, bosques tropicales perennes y matorrales xerófilos.

Es una especie multiusos y con gran potencial económico. Se le conoce comúnmente como “colorín” y es utilizada como árbol ornamental; árbol de sombra en cultivos de café y cacao; soporte en otros cultivos; cercas vivas; e incluso como abono y alimento para el ganado. En medicina tradicional, se ha utilizado como antifebril (hoja y corteza), para provocar la menstruación (raíces), diurético (semillas, corteza y hojas), para afecciones del tórax (flor), como sedativo y como alimento (flores). Las semillas son consideradas tóxicas debido a la presencia de alcaloides de acción paralizante tales como  $\alpha$ -eritroidina,  $\beta$ -eritroidina, erisovina y erisopina. En cáliz y corola: erisodina, eritralina, eritrinina, cristamidina,  $\alpha$ -eritroidina,  $\beta$ -eritroidina y 8-oxo- $\alpha$ -eritroidina, en corteza: eritratidina además de erisotina y  $\alpha$ -eritroidina en las hojas. Siendo los alcaloides, metabolitos secundarios característicos de éste género (Ruiz, 2012). *E. americana* es un recurso versátil para México, no sólo por la belleza de sus flores, sino también como parte de los ecosistemas agroforestales, por el alto contenido de proteínas de su semillas, y por su potencial en medicina (García et al., 2001).

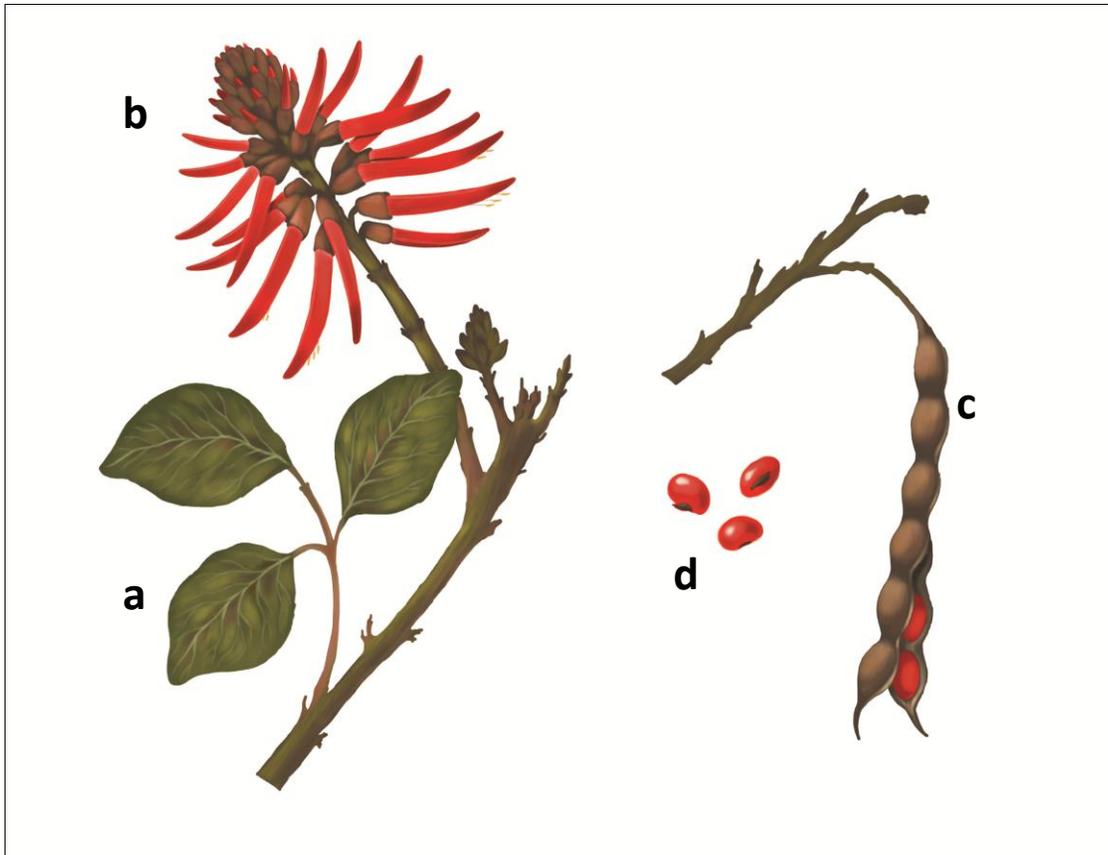


Figura 2. *Erythrina americana* Mill. "colorín". Detalle de las hojas (a), inflorescencia (b), fruto (c) y semillas (d).

## La flor

Las flores de *Erythrina americana* son hermafroditas y pentámeras, con las piezas de cada verticilo alternando radialmente con las de los verticilos adyacentes (Fig. 3).

El cáliz, órgano protector de la flor, es gamosépalo, con una clara tendencia hacia la zigomorfía. Esta zigomorfía es muy notoria en la corola, la llamada corola papilionácea o amariposada. Aunque los primeros pétalos en desarrollarse son los de la quilla, el estandarte o pétalo medio es la pieza de la corola que protege al resto de los pétalos en el estado de botón floral. Dicho pétalo posee simetría bilateral, mientras que las dos alas y los dos pétalos de la quilla se desarrollan asimétricamente, aunque como imágenes especulares (Figura 4) (Tucker, 1987).

El androceo es pentámero y se compone de dos verticilos alternos. De importancia en el androceo es la fusión de los estambres, los cuales se unen por sus filamentos formando un fascículo de 9 estambres (diadelfia). El gineceo consta de un solo carpelo. Se trata de flores fuertemente zigomórficas, característica que aparece ya desde el momento en que se inician los primeros órganos (Fig. 4).



Figura 3. Diagrama floral de *Erythrina* mostrando la disposición de los órganos florales (Modificado de Jaramillo, 2006).

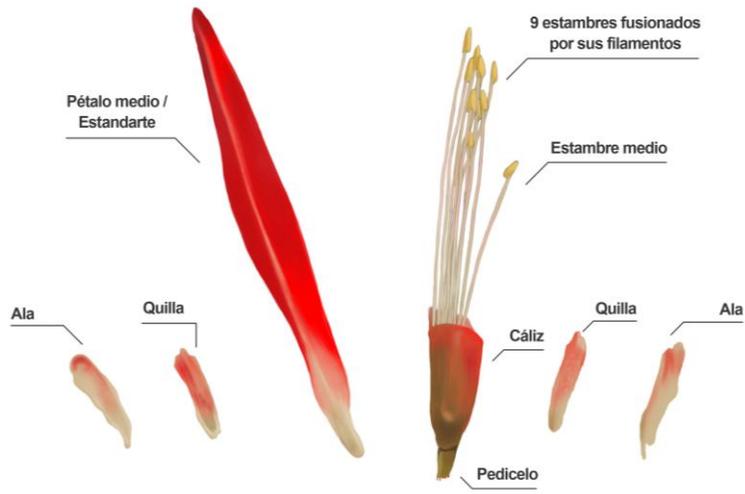


Figura 4. *Erythrina americana* Mill. Detalle de una flor madura.

## Desarrollo Floral

El desarrollo floral se refiere a la integración de los eventos involucrados en la transformación del meristemo vegetativo para producir un meristemo floral y finalmente una flor funcional (Gómez, 2004). Tucker (1992) reconoce tres etapas en este proceso: estadio temprano, intermedio y tardío. El estadio temprano comprende la organogénesis, el intermedio comienza después de que todos los órganos se han iniciado, continúa durante su alargamiento y termina antes de la diferenciación celular. Los estadios tardíos incluyen eventos de diferenciación celular.

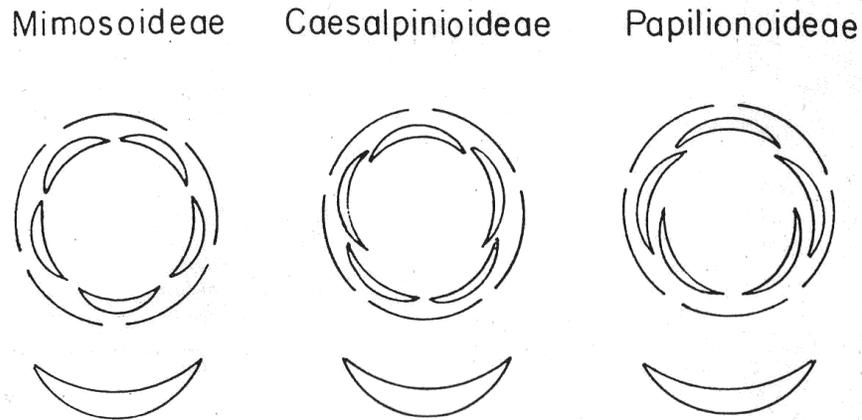
Las tres subfamilias tradicionales de leguminosas se distinguen comúnmente sobre la base de la simetría floral, número de estambres y estivación de los pétalos (Tabla 1) (Tucker, 1989). En la iniciación de los sépalos Mimosoideae presenta orden helicoidal y simultáneo, Caesalpinioideae tiene un orden helicoidal o raramente unidireccional y Papilionoideae unidireccional. Las tres subfamilias son también distinguibles en estadios tempranos por la posición de los pétalos. Caesalpinioideae y Papilionoideae tienen el pétalo medio o estandarte en el lado superior o adaxial de la flor, mientras que Mimosoideae lo presenta en el lado inferior o abaxial (Fig. 5).

**Tabla 1. Características ontogénicas de las subfamilias de Leguminosae (Tomado de Tucker 1989).**

	<b>MIMOSOIDEAE</b>	<b>CAESALPINIOIDEAE</b>	<b>PAPILIONOIDEAE</b>
<i>Orden de iniciación de los sépalos</i>	Simultáneo o helicoidal	Helicoidal o raramente unidireccional	Unidireccional
<i>Orden de iniciación de los órganos en la corola y estambres</i>	Simultáneo	Raramente helicoidal o unidireccional	Unidireccional
<i>Posición de los órganos</i>	Pétalo medio abaxial	Pétalo medio adaxial	Pétalo medio adaxial
	Sépalo medio adaxial	Sépalo medio abaxial	Sépalo medio abaxial
<i>Estadios a los cuales la zigomorfía se hace evidente</i>	Raro: estadio intermedio durante el alargamiento de los estambres	En la mayoría, en la iniciación de los pétalos	En la iniciación de los sépalos

En general se acepta que la iniciación de los órganos florales en las leguminosas es acrópeto; es decir, se inician los sépalos, seguidos de pétalos y a continuación los estambres (Tucker

1984). Este patrón acrópeto se caracteriza además por la unidireccionalidad, con los primeros miembros de los verticilos de órganos iniciados abaxialmente y los miembros posteriores adaxialmente. La unidireccionalidad domina en el desarrollo floral de las leguminosas papilionoideas (Tucker, 2003).



**Figura 5. Diagramas florales de las tres subfamilias de leguminosas mostrando las posiciones de los sépalos y la estivación de los pétalos (Diagrama Tomado de Tucker, 1989).**

Las comparaciones ontogenéticas proveen información sobre las diferencias en la estructura floral, relaciones sistemáticas o las bases en el desarrollo para las distinciones morfológicas entre taxa tales como: simetría, posición de los órganos y su orden de iniciación. Estas comparaciones son especialmente útiles en el estudio de las flores, las cuales son estructuras determinadas, que tienen partes con números fijos producidos en posiciones y secuencias predecibles (Tucker, 1992).

Los estudios de desarrollo floral han sido utilizados para diferentes propósitos incluyendo la identificación de homologías o convergencias, respuestas acerca de la pérdida de órganos florales, hacer distinciones entre géneros, tribus o subfamilias así como determinar si el tiempo de los cambios es o no terminal. Adicionalmente los datos obtenidos de estos trabajos ha contribuido a la sistemática entre taxa de categorías superiores como Magnoliidae y monocotiledóneas, para la reclasificación de subfamilias y tribus de Palmae, así como para

establecer relaciones filogenéticas entre taxa de Zingiberales, Cactaceae, Scrophulariaceae entre otros (Uhl y Dransfiel, 1984; Kirchoff, 1988; Leins y Schwitalla, 1988; Kampny y Canne-Hilliker, 1988, citados en Gómez, 2004).

Hasta el momento no se han reportado estudios con especies de *Erythrina* donde se presente el patrón completo de desarrollo ontogenético. Como se muestra en la tabla 2, las características estudiadas son pocas y no incluyen todas las etapas de desarrollo. La referencia más antigua proviene de Payer (1857); la mayor aportación al género la realizó Shirley Tucker en sus estudios sobre desarrollo floral comparativo entre leguminosas. De ellos, la especie sobre la cual presentó más características es *E. caffra*; en esta especie Tucker (1987) reportó una condición llamada pseudomonadelfia (nueve estambres fusionados más el estambre principal que se encuentra parcialmente fusionado al tubo estaminal), presente también en otros géneros de Papilionoideae como *Erythrina*. A pesar de que Tucker trabajó con cerca de 300 especies de las tres subfamilias de leguminosas, no publicó un patrón completo de desarrollo específico, sin embargo, demostró que la comparación de la morfología floral y la ontogenia podían ser usadas en estudios de evolución vegetal, sistemática y filogenia.

**Tabla 2. Especies de *Erythrina* empleadas en estudios de desarrollo floral.**

ESPECIE	AUTOR	ÓRGANO O CARACTERÍSTICA ESTUDIADA
<i>E. corallodendron</i>	Payer, 1857 (citado en Tucker, 1987)	Orden de iniciación de los órganos
<i>E. laurifolia</i>	Rohrbach 1870 (citado en Tucker, 1987)	Orden de iniciación de los órganos
<i>E. caffra</i>	Tucker, 1987	Simetría de la flor Brácteas Androceo pseudomonadelfo
<i>E. herbacea</i>	Tucker, 1987	Fusión y diferenciación de los órganos
<i>E. perrieri</i>	Tucker, 1987	Bracteólas Estigma globoso
<i>E. variegata</i>	Tucker, 1987	Orden de iniciación de los órganos Tipo de tricomas en cáliz
<i>E. arborescens</i>	Tucker, 1994	Estructura de los estambres

---

<i>E. rubrinervia</i>	Prenner, 2004	Simetría del androceo
<i>E. crista-galli</i>	Basso et al., 2011	Estructura del estigma
<i>E. speciosa</i>	Basso et al., 2011	Estructura del estigma

---

## JUSTIFICACIÓN

Como ha podido notarse, el desarrollo de las flores se encuentra correlacionado con el modo de polinización, por lo que en el presente trabajo se pretende analizar el desarrollo floral de *Erythrina americana*, a fin de elucidar el tiempo y el modo en el que suceden las características florales asociadas a la polinización por colibríes. Cabe resaltar que al presente sólo se ha reportado el desarrollo floral para una especie de *Erythrina* (*E. caffra* Thunberg) lo cual es lamentable, ya que este género representa una gran oportunidad para el entendimiento del síndrome de polinización por aves. En este sentido, los resultados obtenidos aportarán información valiosa a fin de complementar el contexto general de la evolución de dicho síndrome y en particular, del cambio evolutivo hacia la polinización por colibríes en el Nuevo Mundo.

## OBJETIVO GENERAL

Analizar las características florales asociadas a la polinización por colibríes en *Erythrina americana* mediante un estudio de organogénesis floral

### Objetivos particulares:

1. Establecer el patrón de desarrollo floral de los cuatro verticilos florales (cáliz, corola, androceo y gineceo).
2. Establecer el tiempo de desarrollo al cual suceden los cambios morfológicos relacionados con la polinización por colibríes.

## MATERIALES Y MÉTODO

Se colectaron inflorescencias de *Erythrina americana* en los árboles situados al interior de la FES Iztacala, en todos los estadios de maduración: en estado de botón floral (incluyendo flores en anthesis) menores de 1 cm de longitud y hasta 4cm y flores completamente maduras; el que las inflorescencias de esta especie sean asincrónicas, permitió obtener todos los estadios antes mencionados con pocos ejemplares. Las muestras fueron fijadas en etanol al 70%, para su posterior disección al microscopio estereoscópico Labomed 4Z. Después de esto los botones florales y las flores en anthesis se disectaron removiendo el cáliz, la corola o las anteras según el estadio que se estuviera buscando. Una vez disectadas, las muestras fueron

preparadas para su observación al microscopio electrónico de barrido bajo el siguiente procedimiento: el material fue deshidratado en etanol al 100%, posterior a ello fue secado a punto crítico con CO<sub>2</sub> (Emitech K850), montado en portamuestras metálicos y cubierto con oro (Quorum Q150R ES) para su observación al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) (Hitachi SU1510).

## RESULTADOS

*Erythrina americana* presenta flores agrupadas en racimos. Cada flor es hermafrodita, cuenta con dos bracteólas y está compuesta por los siguientes verticilos: (1) cáliz con cinco sépalos; (2) corola con cinco pétalos; (3) androceo con 10 estambres y (4) gineceo con un carpelo. El orden de iniciación entre verticilos es acrópeto: sépalos, pétalos, estambres, carpelo. El orden de iniciación de los órganos es unidireccional ascendente. El desarrollo de las bracteólas y de los cuatro verticilos se describe a continuación.

### Bracteólas

A partir del primordio floral (Fig. 6 A) surgen simultáneamente dos primordios opuestos en posición lateral, los cuales corresponden a las bracteólas (Fig. 6 B) que se alargan paralelamente a la iniciación de los sépalos (Fig. 6 C) y conservan esta condición hasta la formación del botón floral. Posteriormente al llegar a la antesis estas bracteólas ya no se encuentran visibles.

### Cáliz

El primer primordio en emerger es el correspondiente al sépalo medio en posición abaxial con respecto a la bráctea subyacente (Fig. 6 C), posteriormente surgen simultáneamente los cuatro primordios restantes (Fig. 6 D, E). En este punto se establece la zigomorfía del cáliz. Posterior a la inserción de los cinco primordios es posible apreciar la presencia de tricomas exclusivamente en el sépalo medio, así como la fusión congénita del cáliz (Fig. 6 E, F). Esta fusión se hace más evidente a medida que continúa el desarrollo de los sépalos, los cuales en

estadios tempranos cubren por completo a todos los órganos florales encerrándolos en su interior, la presencia de tricomas es muy notoria a partir de fases tempranas. En estadios intermedios y tardíos los sépalos están cubiertos en su totalidad por tricomas (Fig. 6 G, H). En las flores maduras puede apreciarse la unión de los sépalos formando un tubo en su base (Fig. 6 J).

## **Corola**

La formación de la corola comienza con el surgimiento de dos primordios en posición abaxial correspondientes a las quillas (Fig. 7 A). En seguida y de acuerdo con el patrón unidireccional de desarrollo, emergen de manera simultánea dos primordios laterales que dan origen a las alas y un primordio en posición adaxial que corresponde al pétalo medio o estandarte (Fig. 7B).

Desde las etapas intermedias de desarrollo el estandarte difiere en tamaño y forma de los cuatro pétalos restantes siendo éste de un mayor tamaño (Fig. 7 C). Esta condición perdura hasta los estadios de desarrollo más avanzados donde los cuatro pétalos restantes, alas y quillas difieren en tamaño y forma entre ellos mismos y el estandarte, el cual desarrolla una curvatura y sobresale del resto de los órganos florales (Fig. 7 D, E, F). Ninguno de los pétalos presenta tricomas. La marcada zigomorfía de la corola se expresa en la simetría bilateral del estandarte; las alas y quillas se desarrollan lateral y asimétricamente como imágenes en espejo (Fig. 7 F).

Hasta este punto todos los pétalos, así como los demás órganos florales, han permanecido ocultos bajo la unión del cáliz (Fig. 6 G). Sin embargo, y a medida que el desarrollo continúa, el pétalo medio o estandarte es el primer componente que sale de esta unión por su parte apical (Fig. 7 G), aumentando de tamaño hasta formar el pseudotubo observado en los estadios maduros. Este pseudotubo, a su vez, cubre por completo a los otros pétalos (alas y quillas) los cuales nunca sobrepasan el tamaño del pétalo medio, aún en la antesis, manteniendo esta característica que se presentó desde etapas intermedias (Fig. 4, 7 E, F).

## Androceo

El primer verticilo del androceo comienza con la aparición de una yema correspondiente al estambre medio que emerge antes de que el verticilo de la corola se haya completado y se sitúa entre los dos primordios de pétalos ubicados en posición abaxial (Fig. 8 A). Es solo después de que los cinco primordios de la corola han aparecido, cuando surgen los cuatro primordios restantes del primer verticilo de estambres de manera unidireccional: en primer lugar dos yemas en posición lateral situadas por debajo de las alas, seguidos de las últimas dos yemas cercanas al estandarte (Fig. 8 B). Los cinco primordios del segundo verticilo de estambres se colocan de manera alterna respecto al primer verticilo (Fig. 8 C).

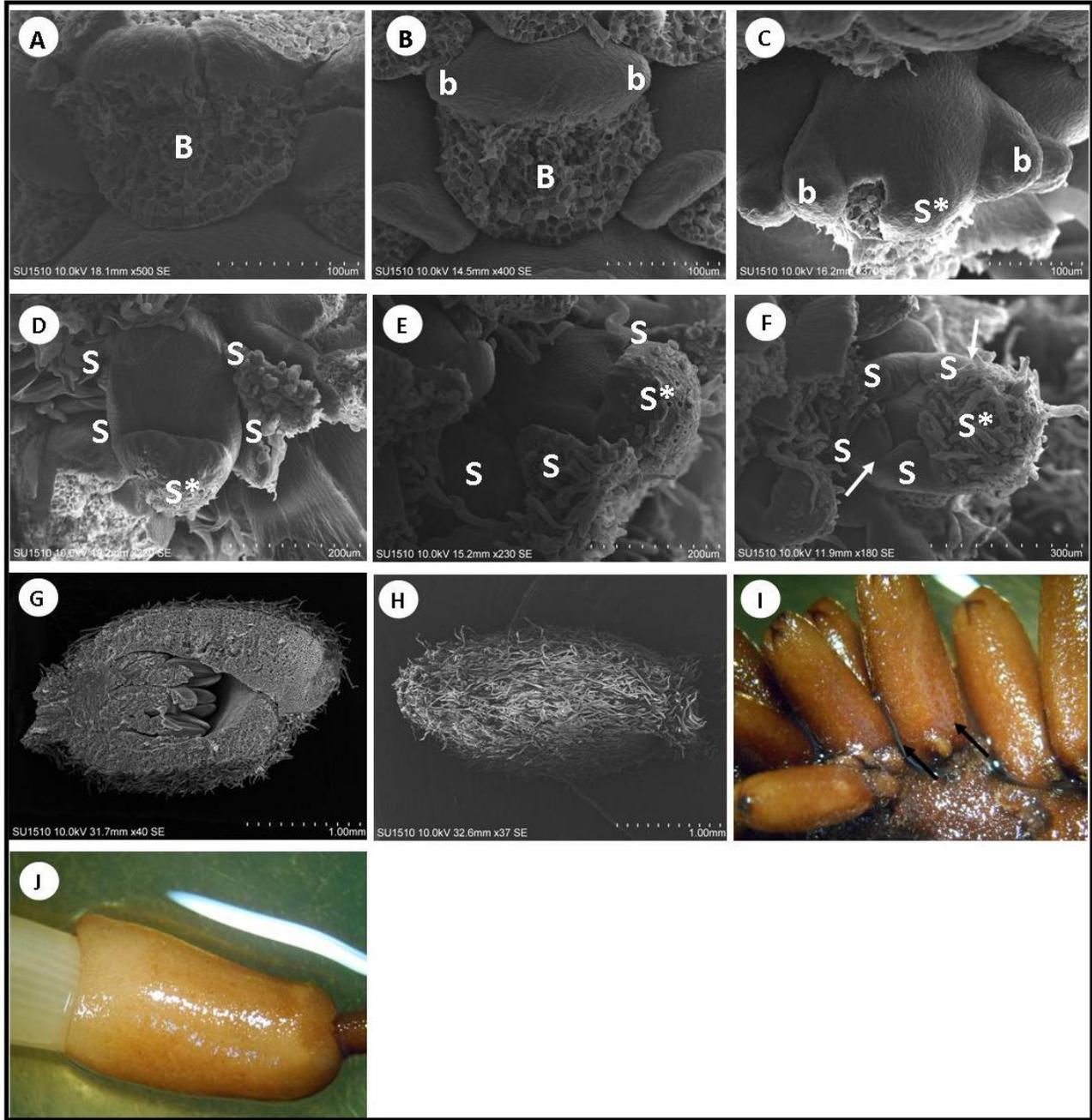
Se observa que los primordios del primer verticilo de estambres se desarrollan más rápido que los primordios de la corola aún cuando éstos últimos emergen primero. El proceso de diferenciación entre los dos verticilos del androceo es asincrónico. A medida que se diferencian las anteras, los filamentos también aumentan de tamaño provocando que presenten longitudes distintas (Fig. 7 D, E, F), así el segundo verticilo de estambres comienza a desplazarse hacia la periferia de la flor, hasta quedar intercalados con los estambres del primer verticilo, aparentando entonces la presencia de un solo verticilo en el androceo (Fig. 7 C, 8 C).

Posteriormente en estadios intermedios de desarrollo, con excepción del estambre medio, los filamentos de las anteras comienzan a fusionarse, formando finalmente un pequeño tubo estaminal. El estambre medio queda libre y su filamento se inclina en su base hacia el lado derecho del plano de la flor, formando así un espacio o ventana de acceso al nectario (Fig. 8 D, E). Previo a la antesis los filamentos se alargan quedando totalmente rectos aunque difieren en longitud entre el primer y segundo verticilo de estambres, siendo más grandes los filamentos del primer verticilo respecto a los del segundo (Fig. 8 J). Las anteras son bitecas, dorsifijas (Fig. 8 F, G) y contienen polen triporado con tectum reticulado (Fig. 8 H, I).

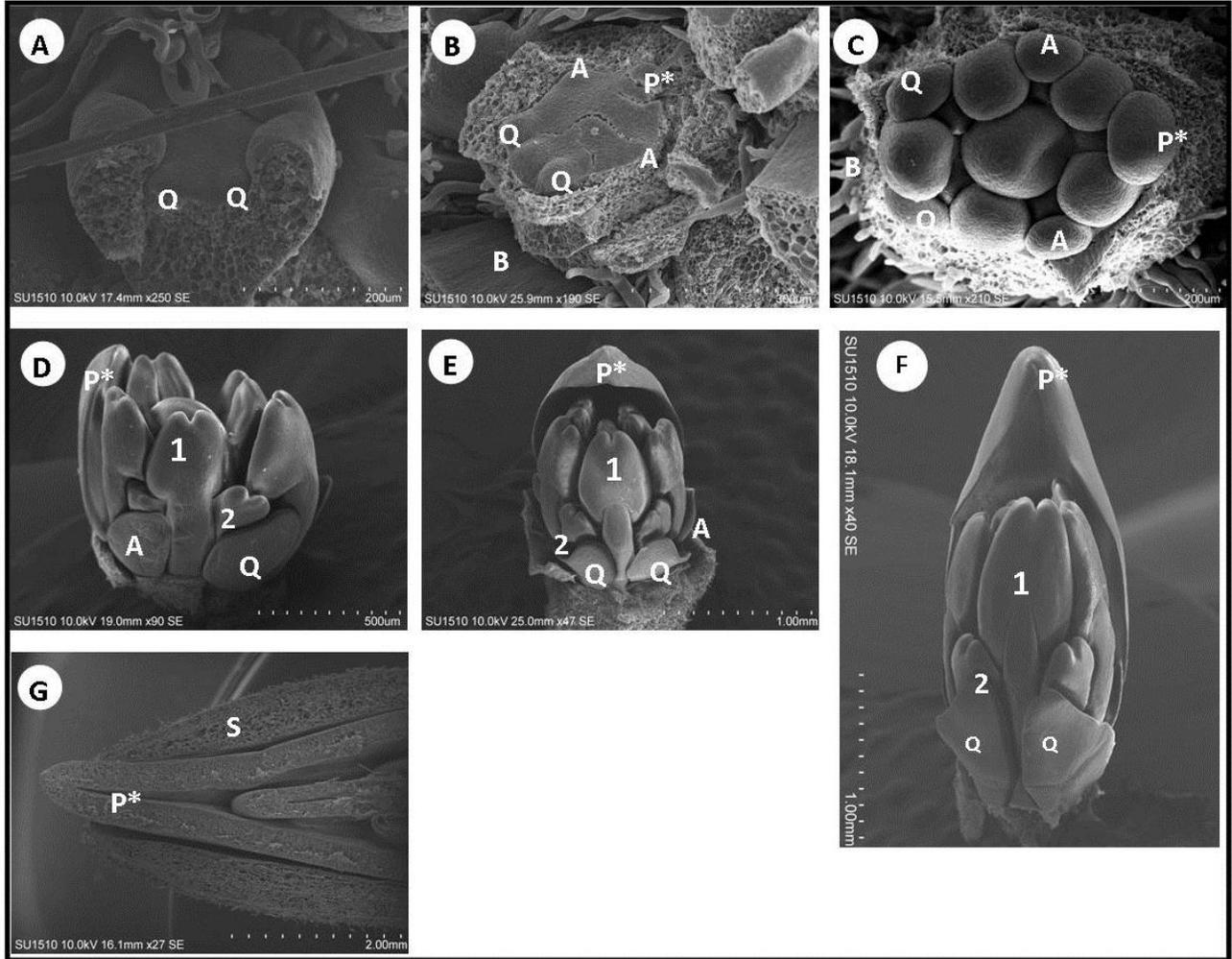
## Gineceo

El primordio del gineceo ubicado al centro del meristemo floral es evidente una vez que los primordios de la corola y el estambre medio del primer verticilo de estambres han aumentado un poco su tamaño (Fig. 9 A). Una vez que han terminado de surgir las yemas del primer verticilo de estambres, se forma una depresión en la que se desarrolla la hendidura del carpelo (Fig. 8 C). El carpelo mantiene esta forma hasta estadios correspondientes a la etapa de diferenciación de anteras y filamentos del androceo. Posteriormente la parte apical del carpelo

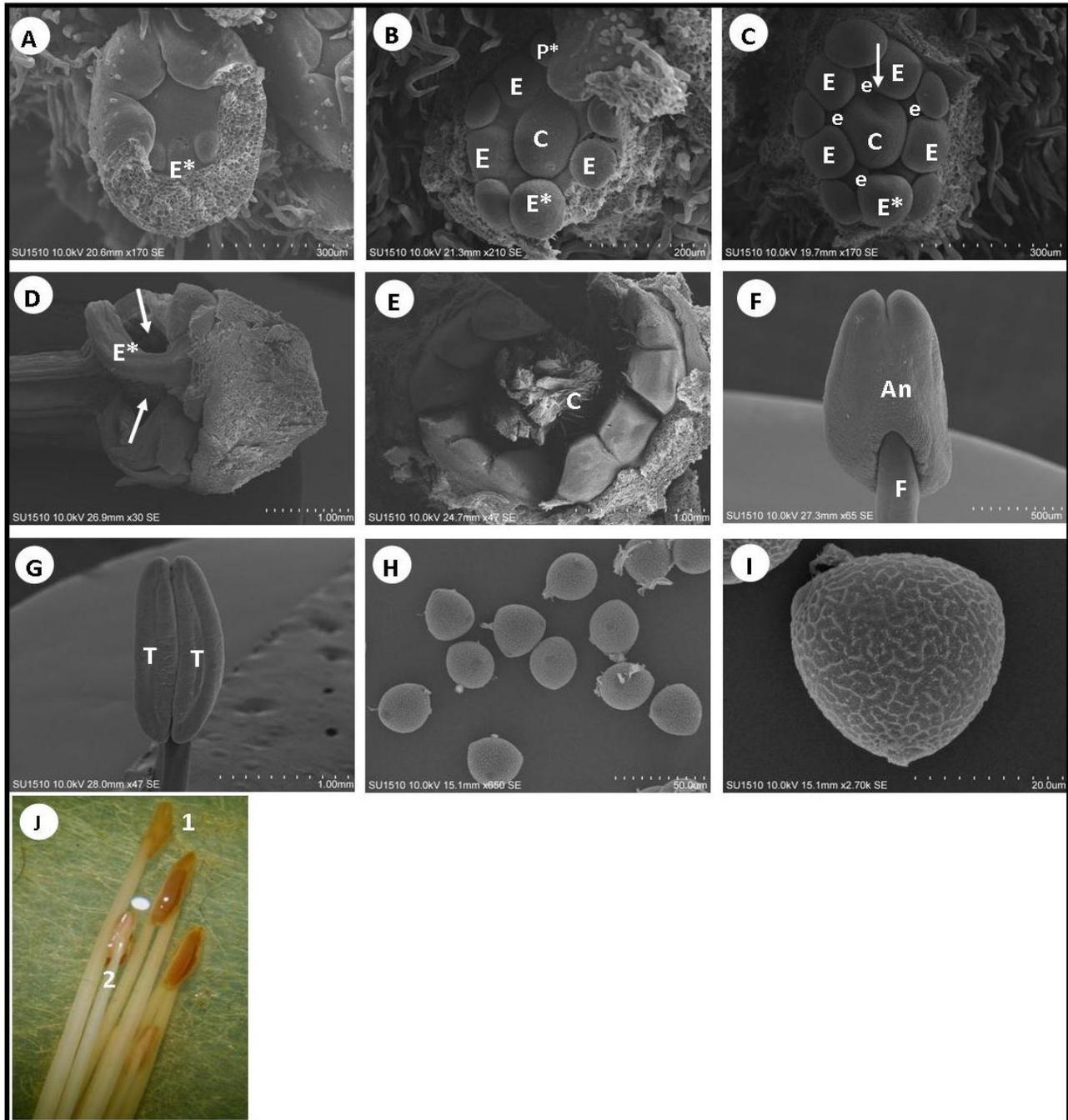
se alarga, creciendo doblado sobre sí mismo y comienza la formación del estilo y estigma (Fig. 9 B, C, D). Concomitantemente a la formación del estilo y estigma se aprecia la aparición de tricomas abundantes en el ovario, mismo que en etapas maduras está sustentado por un pequeño estipe, también con tricomas (Fig. 9 C, D, E, F, G). Al interior del ovario es posible apreciar los óvulos (Fig. 9 H). El estigma de las flores maduras es glabro y presenta papilas (Fig. 9 G).



**Figura 6. Surgimiento de bracteólas e iniciación del cáliz. (A-E)** A. Primordio floral y bráctea subyacente. B. Iniciación de bracteólas en posición opuesta. C. Primordio del sépalo medio en posición abaxial. D, E. Surgimiento de los cuatro primordios correspondientes a los cuatro sépalos restantes. F. Sépalo medio con tricomas, las flechas señalan la fusión congénita del cáliz. G. Corte longitudinal de botón floral mostrando los sépalos fusionados cubiertos en su totalidad por tricomas. H. Corte longitudinal de un botón floral, se aprecia el engrosamiento de los sépalos que cubren por completo a los demás órganos florales además de los abundantes tricomas en su superficie. I. Botón floral, se pueden observar las bracteólas aún presentes. J. Unión de los sépalos en una flor madura, se aprecia la formación de un tubo en su base. B: bráctea subyacente; b: bracteóla, S\*: sépalo medio; S: sépalo.

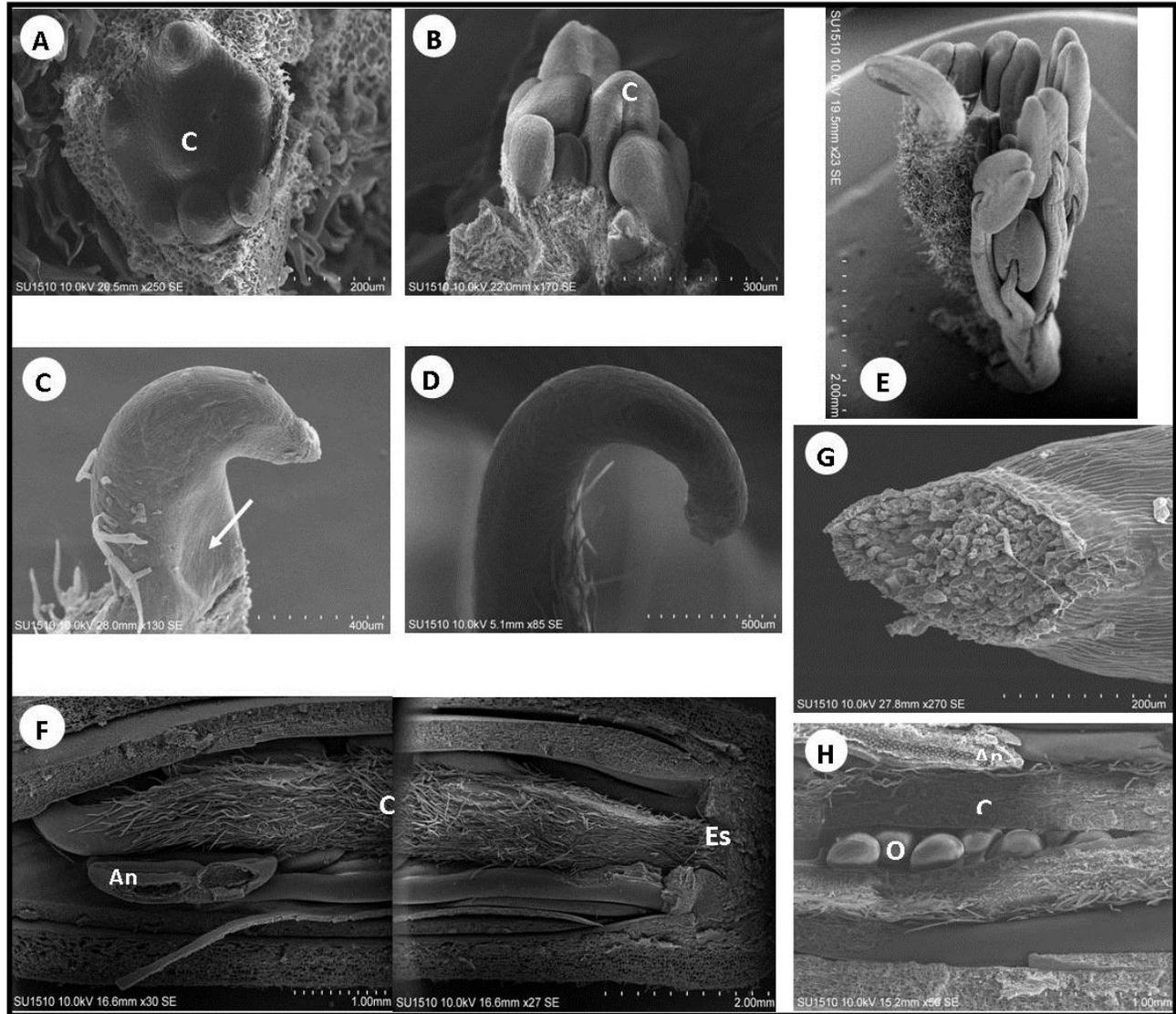


**Figura 7. Desarrollo y disposición de los pétalos. A.** Surgimiento de dos primordios correspondientes a las quillas en posición abaxial. **B.** Surgimiento de los tres primordios faltantes, alas en posición lateral y pétalo medio en posición adaxial. **C.** Se muestran los cinco primordios de los pétalos mostrando diferenciación en estadios tempranos de desarrollo **D.** Etapa intermedia de desarrollo, se observa el estandarte de un mayor tamaño respecto a los demás pétalos. **E.** Curvatura del estandarte y posición de los cuatro pétalos restantes. Se aprecia también la diferenciación de las anteras y filamento en los estambres. **F.** Simetría bilateral de la corola, las alas dispuestas lateralmente al igual que las quillas y el estandarte en posición intermedia. **G.** Estandarte saliendo de la unión del cáliz. **B:** bráctea subyacente; **P\*:** pétalo medio o estandarte; **A:** alas; **Q:** quillas; **E, e:** estambre; **An:** antera; **F:** filamento. **1:** primer verticilo de estambres, **2:** segundo verticilo de estambres



**Figura 8. Iniciación del androceo.** A, B. Iniciación de los cuatro primordios del primer verticilo de estambres y estambre medio (E\*). C. Presencia de los cinco primordios del segundo verticilo de estambres, se encuentran curvados hacia el centro de la flor, no existe aún diferenciación de anteras y filamentos, la flecha señala la hendidura del carpelo. D. Base del androceo de una flor madura mostrando el estambre principal desplazado hacia el lado derecho formando las aperturas de acceso al nectario (flecha). E. Detalle del nectario F. Vista frontal de una antera madura biteca. G. Vista dorsal de una antera madura, mostrando la unión por el dorso del filamento a la antera. H. Vista general del polen. I. Grano de polen triporado con ornamentaciones en el tectum. J. Anteras de una flor madura mostrando las diferencias en longitud de los filamentos.

B: bráctea subyacente; P\*: estandarte; A: alas; Q: quillas; E: estambre del primer verticilo, e: estambre del segundo verticilo; An: antera; F: filamento; T; Teca; C: carpelo. 1: primer verticilo de estambres, 2: segundo verticilo de estambres.



**Figura 9. Desarrollo del gineceo. A.** primordio del carpelo. **B.** Alargamiento del carpelo e iniciación del estilo, ausencia de tricomas en esta fase del desarrollo. **C, D.** Carpelo inmaduro, se aprecia la curvatura del incipiente estilo y la hendidura (flecha). **E** Carpelo rodeado por los estambres, cubierto de tricomas, estambre medio removido. **F.** Corte longitudinal de una flor en fase intermedia de desarrollo, se observa el estipe del gineceo y la presencia de abundantes tricomas. **G.** Detalle del estigma en una flor madura. **H.** Detalle del corte longitudinal de una flor en fase intermedia, se observan los óvulos y polen en las anteras.

**P\*:** estandarte; **A:** alas; **Q:** quillas; **E\*:** estambre medio; **An:** antera; **C:** carpelo; **Es:** estipe.

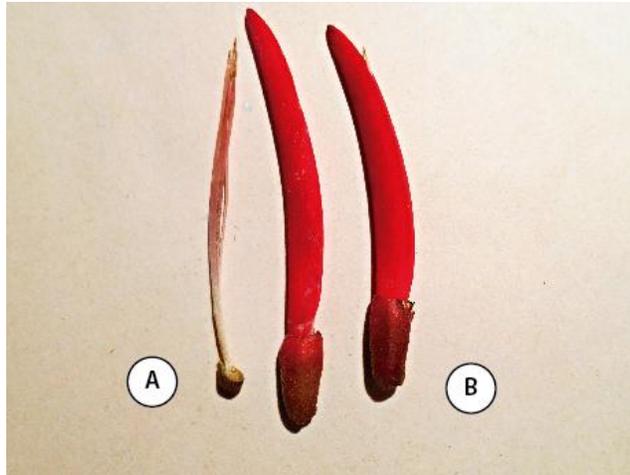


Figura 10. Flores de *Erythrina americana* en el último estadio de maduración. A. Fusión del androceo. B. Pétalo estandarte formando un pseudotubo, unión del cáliz formando un tubo en la base de la flor.

Tucker (1989) estableció gracias al análisis de aproximadamente 160 taxa que el orden usual de iniciación de los verticilos florales en leguminosas es acrópeto, es decir, se inician primero los sépalos, posteriormente los pétalos, estambres y carpelo. Esta característica se cumple en las flores de *Erythrina americana*, sin embargo, se encontró superposición en el tiempo de iniciación de los órganos, es decir, iniciación *precoz* de los miembros de un verticilo antes de que todos los miembros del verticilo anterior se hubieran formado por *completo* incluso emergido. Por ejemplo, el primordio del estambre medio se inicia cuando los 5 primordios del cáliz aún no están bien formados (Figs. 7 B, 8 A), al igual que el primordio del cáliz que surge, en algunas flores, casi desde la inepción de los sépalos o cuando el segundo verticilo de estambres comienza a formarse (Figs. 8 B, C, 9 A) por lo tanto el ápice produce dos tipos de órganos al mismo tiempo. Esta característica es aparentemente común en algunos miembros de esta subfamilia como *Lupinus affinis*, *Genista tinctoria*, y *Pisum sativum* (Naghiloo et al., 2012) y está mediada, posiblemente, por los niveles de auxinas en los meristemos (Tucker, 1984).

El orden de iniciación de los órganos de cada verticilo en *Erythina americana* es unidireccional ascendente lo cual concuerda con los patrones que establecen las características ontogenéticas de Papilionoideae (Tabla 1) y que como se ha mencionado anteriormente, también ha servido para distinguir las subfamilias en estadios tempranos de la ontogenia. La unidireccionalidad de la organogénesis se ha encontrado en Caesalpinioideae y Papilionoideae, pero se expresa tempranamente en el desarrollo en esta última que generalmente se considera la más especializada (Tucker, 1984).

### **Bractéolas**

Tucker (1987) define a las bractéolas como estructuras foliares pareadas y opuestas, las cuales son los primeros productos del ápice floral. Estas estructuras tienen dos funciones importantes en la ontogenia floral: la primera es una morfogenética, como los dos primeros órganos en el eje floral y median el inicio del espiral del cáliz; la segunda función es ecológica, y fungen como órganos protectores del ápice floral y del primordio de los sépalos (Prenner, 2004).

La presencia de estos órganos varía dentro de la familia, así Tucker (1987) reporta que en 27 tribus de la subfamilia Papilionoideae se pueden encontrar bractéolas, en Caesalpinioideae están presentes en 5 tribus y Mimosoideae no las presenta ya que en esta subfamilia la ontogenia comienza directamente con la iniciación de los sépalos.

Verificar la ocurrencia de bractéolas puede ser útil debido a que frecuentemente se emplean los términos ausente o caduco, lo que podría llevar a conclusiones erróneas acerca de su ausencia en etapas posteriores del desarrollo, por lo cual la falta de estas estructuras en los estadíos tardíos de desarrollo no significa que no hayan estado presentes (Prenner, 2004). La presencia de bractéolas en el género *Erythrina* es reportada por Tucker (1987) en *E. caffra* y *E. perrieri*, y se encuentran colocadas en la misma posición (lateral) que en *E. americana* (Fig. 6 B).

Prenner (2004) analizó el desarrollo floral de 30 taxones de las 15 tribus de Papilionoideae, y presenta como un nuevo carácter en la subfamilia un estado de bractéolas iniciadas pero suprimidas en etapas tempranas del desarrollo ontogenético; se incluye en este estudio a *Erythrina rubrinervia* especie donde esta nueva característica no se presenta ya que, al igual que lo encontrado en *Erythrina americana*, cuenta con dos bractéolas bien desarrolladas que se inician a la izquierda y derecha del primordio floral y se agrandan en paralelo a la iniciación de los sépalos (Fig. 6 B, C). Prenner considera que la aparición de bractéolas puede ser visto como un carácter plesiomórfico en Papilionoideae si se tiene en cuenta la evidencia morfológica y molecular que muestra que esta subfamilia es un grupo derivado de Caesalpinioideae.

En *Erythrina americana* las bractéolas funcionan sólo por un corto tiempo como estructuras protectoras para posteriormente dejar este papel a los sépalos que son los siguientes primordios en aparecer en el meristemo floral (Fig. 6 G, H). En las flores maduras estas estructuras ya no pueden encontrarse, lo cual indica que, en estadios previos a la antesis, se desprenden de la flor, por lo cual pueden clasificarse como caducas.

## **Cáliz**

Como se mencionó anteriormente el rol de protección de la flor en *Erythrina americana* es asumido tempranamente por el cáliz (Fig. 6 G) y perdura hasta que el pétalo medio emerge de su unión para elongarse hasta ocupar la función protectora (Fig. 7 G). En los taxa herbáceos de

zonas templadas los sépalos tienden a ser delgados y delicados, pero en algunos taxa tropicales leñosos como *Bauhinia*, *Erythrina* y *Alexa* pueden ser gruesos, envainantes y elaborados (Tucker, 1987). Concretamente Tucker encontró un cáliz gamosépalo, de paredes gruesas, densamente piloso e inflado en los estadios intermedios de la ontogenia de *Erythrina variegata* muy similar al encontrado aquí en *Erythrina americana* (Fig. 6 G, H), producto de un tipo de fusión conocido como fusión congénita que hace referencia a la unión de los órganos florales desde el momento de su inyección (Fig. 6 F).

El tiempo en el cual un carácter es expresado durante el desarrollo puede cambiar durante la evolución. Se sabe que el orden de iniciación de los órganos entre las subfamilias Caesalpinioideae y Papilionoideae es similar a excepción del cáliz (Tabla 1), en caesalpinioideas el orden es usualmente helicoidal, considerado más ancestral que el unidireccional presente en papilionoideas. Además la precocidad de una característica se considera una especialización, en el tiempo de expresión de la zigomorfía de la flor las papilionoideas son las más especializadas ya que esta condición es expresada desde la iniciación de los sépalos (Fig. 6 C, D, E).

El desarrollo unidireccional del cáliz en el género *Erythrina* se ha reportado para *E. variegata* (Tucker, 1987) y *E. corallodendron* (Payer, 1857, citado en Tucker 1987, 1984) sin embargo, en esta última especie se presenta un patrón descendente, es decir, el desarrollo de los primordios comienza desde el sector adaxial hacia el abaxial, contrario a lo que se encontró en *E. americana* donde el patrón es ascendente (Figs. 6 D, 7 B, 8 A, B). Algunos autores consideran a *E. americana* y *E. coralloides* como una misma especie (Neil, 1988, Krukoff y Barneby, 1973), ante esto García et al. (2001) señalan que las características morfológicas que permiten distinguir a *E. americana* de *E. coralloides* son: *E. americana* presenta cáliz y pedicelos puberulentos a corto-pubescentes (que son rojizos-vellosos en *E. coralloides*) y la condición cerífera de las hojas en el envés. Químicamente, las semillas de *E. coralloides* contienen eritralina, erisotramidina y erisonina, alcaloides de los que *E. americana* carece (García et al., 2001). Aunado a esto, las dos especies se consideran ecológicamente distintas, ya que *E. coralloides* crece en latitudes más altas que *E. americana*, la cual es considerada calcícola. A estas evidencias podemos sumarlas diferencias encontradas en el patrón ontogénico de sus flores, no sólo en el desarrollo del cáliz sino también del androceo que, para el caso de *E. coralloides* es verticilado en contraste con *E. americana* donde el patrón es unidireccional ascendente (Fig. 6 D, E); con esto se podría diferenciar estas dos especies desde las etapas

más tempranas de su desarrollo y contribuir a la aclaración o reafirmación de su situación taxonómica.

Es importante mencionar que el patrón de iniciación del cáliz en *Erythrina americana* puede considerarse de acuerdo con Prenner (2004) y Naghiloo et al. (2012) como una modificación a la unidireccionalidad que caracteriza a Papilionoideae. Estos autores consideran que la iniciación del sépalo medio en posición abaxial, seguido de la inyección simultánea de los cuatro sépalos restantes (Fig. 6 D, E, F,) puede tomarse como una *tendencia hacia la iniciación verticiliada de los sépalos*, característica que Prenner encontró en *Laburnum alpinum*, *Lespedeza thunbergii* y *Teline nervosa*, miembros de la subfamilia Papilionoideae y la cual recuerda el patrón conocido para Caesalpinioideae. Gracias a esto y a los otros 5 patrones de iniciación de los sépalos que encontró en la subfamilia, el autor considera que la derivación de la forma helicoidal de Caesalpinioideae y la amplia variabilidad de la iniciación de los sépalos vinculan a la flor papilionoidea más estrechamente con la flor caesalpinioidea de lo que se pensaba antes (e.g. Tucker y Douglas, 1994, citado en Tucker, 2003).

## **Corola**

Mientras que la diferenciación de los pétalos es mínima en Mimosoideae, la mayoría de las corolas en Caesalpinioideae y Papilionoideae son complejas y con un alto grado de zigomorfía, condición que se presenta en 28 de las 30 tribus que componen la subfamilia Papilionoideae (Tucker, 2003).

En la iniciación de este verticilo se mantiene la unidireccionalidad reportada para la subfamilia y se confirma el patrón encontrado para *Erythrina corallodendron*, *E. laurifolia*, *E. variegata* y *E. caffra* (Tabla 1). Sin embargo, en el desarrollo ontogenético de *E. caffra*, una especie polinizada por aves paseriformes (percheras), Tucker (1987) muestra que los cinco pétalos se mantienen uniformes en forma y tamaño hasta llegar a estadios intermedios poco tiempo antes de la diferenciación, al igual que en *E. americana* (Fig. 7, C), lo que indica que los cambios en la morfología del estandarte y la consecuente formación del pseudotubo ocurren tarde en la ontogenia. La cercana similitud de estas especies en los estadios intermedios del desarrollo indica la enorme diversificación que ocurre en los estados tardíos de las flores en Leguminosae, particularmente en Papilionoideae.

Las típicas flores de las leguminosas consideradas primitivas son regularmente bisexuales, con un perianto pentámero biseriado, numerosos estambres y un solo carpelo. Estas flores amplias y abiertas son accesibles a la mayoría de los polinizadores. El especializado estandarte, alas y quillas de las flores papilionáceas pudo derivar fácilmente de una corola pentámera (Leppik, 1966). La tendencia general de la evolución floral es a modificar sucesivamente sus tipos actinomorfos y abiertos originales, visitados por varios grupos de polinizadores, hacia los tipos zigomorfos, los cuales son accesibles sólo a visitantes especializados ya que esta es la vía más segura para conducir el polen hacia diferentes plantas de la misma especie.

## **Androceo**

En la ontogenia las anteras de las leguminosas son siempre basifijas al principio (Fig. 7, D), posteriormente en muchos taxa, se elongan basalmente y el conectivo se expande hasta que la unión del filamento comienza a desplazarse en dirección adaxial hasta llegar a la posición dorsifija (Figs. 8 F-G, 9 E). Con respecto al tamaño de los estambres Tucker (1996) consideró que los filamentos y anteras grandes están asociados a la polinización por aves, como es el caso de Papilionoideae y Caesalpinioideae, mientras que Mimosoideae (mayormente entomófila) presenta estambres pequeños. Esta característica está presente en el género *Erythrina*, p. ej., *E. arborescens*, sus estambres miden 4.6 cm de longitud mientras que los estambres de *E. americana* llegan a alcanzar una longitud de 6.3 cm en las flores maduras (Fig. 10 A). En contraste, en las flores de *Acacia* (Mimosoideae), la longitud de los estambres, así como el tamaño de la flor pueden variar hasta alrededor de un centímetro o un poco más (Kenrick y Knox, 1989 y Madsen, 1990, citados en Gómez, 2004).

La fusión de los filamentos en leguminosas, puede encontrarse en muchos taxa de Papilionoideae (a excepción de la tribu Sophoreae), en la tribu Ingeae de Mimosoideae y en menor medida en las tribus Amherstieae y Detarieae de Caesalpinioideae (Tucker 1997).

A diferencia del cáliz, la fusión del androceo de *E. americana* es postgénita, esto es, la unión en etapas tardías del desarrollo de órganos que inicialmente fueron libres. El androceo fusionado es considerado como una condición derivada, comparada con el estado libre. La connación, un tipo de fusión, es muy común en el androceo de Papilionoideae donde se presentan tres tipos: monadelfia (diez estambres totalmente fusionados), diadelfia (nueve

estambres fusionados más el estambre principal libre) y pseudomonadelfia (nueve estambres fusionados más el estambre principal que se encuentra parcialmente fusionado al tubo estaminal). De las tribus pertenecientes a Papilionoideae que presentan un cilindro estaminal, 16 mostraron monadelfia, 20 diadelfia y 10 pseudomonadelfia (Tucker 1997).

El androceo de *Erythrina americana* presenta una condición en la que el filamento del estambre principal se adhiere a los filamentos adyacentes por fusión marginal superficial, involucrando generalmente capas epidérmicas, se crea así un par de orificios o ventanas en la base (fenestras) (Fig. 8 D), a esta condición Tucker (2003) la denominó pseudomonadelfia, llamada así porque imita a un androceo monadelfo, pero es resultado de una ontogenia diferente que pasa por el estado de diadelfia. Esta misma condición fue encontrada en el androceo de *E. caffra* (Tucker 1987) así como en especies de *Desmodium*, *Robinia*, *Canavalia* y *Dioclea*.

Rodríguez et. al. (1999) mencionan, respecto al androceo pseudomonadelfo que presenta fenestras basales que una de las ventajas más importantes de esta condición podría ser la protección del nectario intraestaminal frente a polinizadores no especializados, o incluso proporcionar una mayor salvaguarda del mismo en contra de la desecación o dilución del néctar (por viento, lluvia o radiación solar).

El androceo connado en Papilionoideae, aporta una ventaja adaptativa fortaleciendo a la flor, disminuyendo el número de polinizadores que visitan las flores. Muchos ejemplos de androceo connado o adnado son asociados específicamente con un mecanismo de polinización, posiblemente resultado de coevolución (Tucker, 1987).

Respecto a las anteras, Bruneau (1997) menciona que *Erythrina brevipflora*, polinizada por paseriformes, posee anteras ventrales que hacen contacto con el pecho o la garganta del ave, mientras que *E. americana* tiene anteras dorsales así el polen es depositado en la cabeza o el pico del colibrí. Aunado a esto, se ha sugerido que la morfología del polen está relacionada al tipo de polinización. Las especies polinizadas por colibríes tienen polen bastante uniforme, mediano en tamaño, con ornamentación reticulada, mientras que el polen de las especies polinizadas por paseriformes es mucho más variable en tamaño y ornamentación (Hemsley y Ferguson, 1985), la descripción del polen típico de las especies polinizadas por colibríes concuerda con el polen encontrado aquí en *Erythrina americana* (Fig. 8 H, I).

## Gineceo

La presencia de un solo carpelo junto con el tipo de fruto es una característica unificadora en las leguminosas. Existen flores acarpeladas, con carpelos rudimentarios o no funcionales, pero la ocurrencia de estas especies es muy escasa. En contraparte las flores multicarpeladas son comunes en taxa de la tribu Ingeae (Mimosoideae), *Caesalpinia*, *Ceratonia*, *Cassia* (Caesalpinioideae) y *Swartzia* (Papilionoideae) (Tucker, 1987).

Tucker (1987) menciona que en muchas de las especies estudiadas a través de MEB, encontró que el carpelo se origina durante la iniciación de los pétalos y el verticilo exterior de estambres, sobreponiéndose el tiempo de iniciación entre verticilos. Para el caso de *Erythrina americana* el primordio del gineceo también surge al tiempo de la aparición del estambre medio del verticilo exterior. La precocidad del carpelo se ha reportado, dentro de Papilionoideae en *E. crista-galli*, *Lupinus albus*, *Pisum sativum*, *Dioclea* aff. *ucayalina* y *Abrus precatorius*.

Por otro lado la presencia de indumento en el carpelo (Fig. 9 E, F) ha sido reportada para especies como *Buhinia malabarica* (Tucker, 1984) o *Abrus precatorius* (Prenner, 2013), los tricomas se forman en patrones de distribución característicos y a tiempos específicos en la pared del carpelo, de acuerdo con la especie (Tucker, 1984). Tucker (1987) también menciona que se han reportado tres tipos de tricomas presentes en algunas especies incluyendo los de tipo globoso característicos de muchas especies de *Bauhinia*, para el caso de *Erythrina americana* los tricomas encontrados son de tipo simple, largos, de extremo agudo (Fig. 9 E, F).

*Erythrina americana* presenta un estigma terminal pequeño y glabro que puede clasificarse como semi-seco, de acuerdo a las descripciones de Heslop et al. (1975) y Hiscock et al. (2002) (citados en Basso et al., 2011) (Fig. 9 G), este tipo de estigma tiene células superficiales que sobresalen típicamente como papilas y producen exudados lipídicos, una cutícula cerosa y una película proteínica. Los estigmas son las porciones receptoras de los tejidos femeninos, unen el polen y median la migración del tubo al estilo (Basso et al., 2011; Edlund et al., 2004).

Según Tucker (1987), el tipo de nectario más común en papilionoideas es el llamado circular o nectario en forma de disco posicionado alrededor de la base del carpelo como en *Phaseolus vulgaris*, *Macroptilium erythroloma* (Drewes, 1998), *Glycine max* (Horner et al., 2002), sin embargo en *E. americana* este disco parece estar segmentado (Fig. 8, E) condición que al parecer no ha sido reportada dentro de la subfamilia.

## Polinización

La polinización por insectos fue probablemente precursora de la polinización por colibríes, no solo debido a que los insectos se originaron primero, sino que debido a que los estados intermedios del proceso se pueden encontrar hoy en día como en el género *Costus* (Stiles 1981). Se piensa que los cambios hacia la polinización por aves en linajes polinizados por insectos han ocurrido en numerosos grupos de angiospermas a nivel tanto de géneros como de especies. En las leguminosas, ampliamente entomófilas, la polinización por aves es muy rara, a pesar de esto, ocurre en varios géneros no relacionados en las tres subfamilias, lo que sugiere que este cambio ha surgido varias veces en el grupo (Bruneau, 1997).

Bruneau (1997) menciona la subdivisión del género *Erythrina* en cinco subgéneros y 26 secciones, colocando a las especies polinizadas por colibríes en siete secciones secuenciales del subgénero *Erythrina*. Cruden y Toledo (1977) y Neill (1987) sugieren que la polinización por colibríes ha surgido varias veces en el género: una vez en cada sección *Pseudo-edules* y *Leptorhizae*, una vez en *E. speciosa*, y una vez en las secciones mesoamericanas, principalmente *Erythrina*, *Corallodendra*, *Gibbosae*, *Cubenses*; cada evento implica un cambio no sólo en la morfología floral sino también en la composición del néctar (Etcheverry y Alemán, 2005). Existen además otros planteamientos, como el que sugiere que la polinización paseriforme es un estado plesiomórfico en el género, que en el Nuevo Mundo la polinización por colibríes se deriva con respecto a la polinización paseriforme, y que los cambios secundarios a la polinización paseriforme en linajes polinizados por colibríes son poco probables (Bruneau, 1997).

Etcheverry y Alemán (2005) estudiaron la biología reproductiva de *Erythrina falcata*, especie que posee caracteres reproductivos intermedios entre el tipo de flores polinizadas por colibríes y paseriformes. Las flores están orientadas hacia el exterior como las polinizadas por colibríes. Sin embargo, como se espera para las flores polinizadas por paseriformes, el estandarte es amplio y las partes reproductivas están expuestas cuando la flor se encuentra abierta. Los autores consideran a los dos tipos de aves visitantes legítimos de la especie, lo que sugiere un sistema de polinización por colibríes-paseriformes o en general un sistema ornitófilo del cual evolucionaron los modos más especializados: aves paseriformes y colibríes.

## Síndromes de polinización

Fenster et al. (2004) definen síndrome de polinización como un conjunto de características florales (incluyendo recompensas), asociadas con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores, de esta manera una planta presenta polinización especializada si es exitosamente polinizada por un subgrupo de polinizadores potenciales que probablemente comparten atributos en su comportamiento y pueden ser predichos en función de las características de los síndromes, por ejemplo, el color de la flor, fragancia, recompensa o morfología. El concepto de síndrome de polinización implica que las plantas se especializan en grupos funcionales particulares de polinizadores que ejercen presiones selectivas similares sobre las características florales.

Se ha mencionado anteriormente que la flor de *Erythrina americana* presenta características morfológicas relacionadas con el síndrome de polinización ornitófilo, particularmente por colibríes: el pétalo medio forma una corola tubular, de color rojo intenso, el eje de la inflorescencia es erecto y sus flores están orientadas hacia el exterior por lo cual no proveen percha para los colibríes (Fig. 5 A, B). Diversos autores (Cruden y Toledo, 1977, Stiles, 1981, Hemsley y Ferguson 1985, Neil, 1987, Bruneau, 1997, Etcheverry y Alemán 2005, Mendonça y Anjos 2006, Rocca y Sazima 2010) han hecho mención de la presencia de las características relacionadas a este síndrome en el género *Erythrina* y de sus visitantes florales (p. ej, *Amazilia sp* y *Heliomaster sp.*).

Por otra parte, mientras que se espera que los síndromes de polinización reflejen la adaptación a los polinizadores primarios, los rasgos del síndrome no pueden impedir la intervención de visitantes florales menos eficientes, es decir, polinizadores secundarios, que también pueden desempeñar un papel en la evolución floral (Rosas et al., 2014). Debido a esto y a lo que según Ollerton et al. (2009) ha sido un mínimo esfuerzo para someter la hipótesis de los síndromes de polinización a cualquier forma de prueba rigurosa en una escala grande (por ejemplo, a nivel de comunidad), estos autores han propuesto que para lograr una comprensión completa de las interacciones entre plantas y polinizadores en la evolución del síndrome floral, se debe evaluar la eficiencia relativa de todos los visitantes florales para probar la utilidad de los tradicionales síndromes de polinización animal.

Por su parte, Rosas et. al (2014) muestra que en algunos casos, los polinizadores secundarios de plantas pertenecen a grupos de polinizadores que se originaron más temprano en la historia evolutiva que el grupo de polinizadores primarios predicho por el síndrome. Por ejemplo, el principal grupo de polinizadores secundarios de las plantas polinizadas por aves fueron las abejas, cuyo origen está fechado antes de la diversificación de los colibríes (Cretácico medio y Oligoceno, respectivamente), idea que concuerda con lo anteriormente citado (Bruneau, 1997) para el caso de las leguminosas, en su mayoría entomófilas (p. ej. Mimosoideae). Además, los resultados obtenidos en este estudio apoyan la opinión de que los síndromes de polinización reflejan patrones de adaptación al grupo polinizador más eficiente al diferenciarse, durante la ontogenia, la corola tubular y adaptada a la forma del pico de los colibríes.

Aunado a esto, Ollerton et al. (2009), en una de las pocas evaluaciones mundiales de los síndromes de polinización en varias comunidades de todo el mundo, encontraron apoyo a esta hipótesis sólo para alrededor del 30% de las especies estudiadas, sin embargo, aclara que no toman sus resultados como evidencia contra la adaptación floral convergente resultante de la selección natural mediada por un polinizador, de hecho, apoyan la opinión de que muchos rasgos florales reflejan respuestas adaptativas a la selección por los polinizadores, y que la dirección de la selección es una función de las propiedades de la morfología y el comportamiento de los mismos. Sin embargo, proponen que el pensamiento sólo en términos de selección por un único "polinizador más eficaz" es muy limitado, así, se deberían tomar en cuenta factores como: visitantes florales antagónicos o "menores", mezclas de polinizadores de diferentes tipos funcionales, estudios sobre la química de las fragancias florales o la presentación del polen y sus variaciones entre especies.

Respecto a lo anterior Hemsley y Ferguson (1985) dividen el polen encontrado en el género *Erythrina* en seis tipos, siendo el polen del tipo "b" de tamaño mediano, forma redondeada a triangular, lumen de tamaño mediano, con gránulos muy esparcidos o sin presencia de ellos, el tipo que se presenta en especies del Nuevo Mundo que son polinizadas por colibríes, descripción que concuerda con lo encontrado en *Erythrina americana* (Fig. 3 H,I). En contraste, el polen de tipo "d" perteneciente a especies polinizadas por aves paseriformes tiene un lumen de mayor tamaño, con granularidad moderada a densa y formas variables. La posición dorsifija de las anteras en *E. americana* provoca que el polen sea depositado en el pico o la cabeza del colibrí a diferencia de *E. breviflora* (polinizada por aves paseriformes) donde la posición de sus

anteras provoca que el polen entre en contacto con la garganta o el pecho del ave (Cruden y Toledo 1977).

Las características morfológicas del polen antes mencionadas, consideradas típicas del síndrome de polinización por colibríes, ocurren principalmente en miembros de las secciones *Erythrina*, *Corallodendra*, *Cubenses*. La relativa uniformidad del polen en estas secciones puede indicar una radiación relativamente reciente en el grupo, esto es apoyado por Barneby (citado en Hemsley y Ferguson, 1985) quien señala que estas especies están separadas por discontinuidades morfológicas más estrechas de lo que otras especies lo están dentro del género.

Finalmente se espera que estudios sobre temas como lo son redes tróficas, palinología, bioquímica de las recompensas y ontogenias florales ayuden a comprender la evolución de los fenotipos florales. La hipótesis de los tradicionales síndromes de polinización han contribuido mucho al desarrollo de la ecología de la polinización, pero los conocimientos adquiridos en diversos campos de estudio sugiere que el camino a seguir es buscar más allá de ellos.

## CONCLUSIONES

- ∇ Se reporta por primera vez el patrón completo de desarrollo floral para una especie del género *Erythrina*.
- ∇ El desarrollo de los verticilos florales en *Erythrina americana* es acrópeto; con superposición en el tiempo de iniciación de los órganos, en los verticilos correspondientes a la corola, androceo y gineceo.
- ∇ El patrón de desarrollo de los órganos es unidireccional ascendente para el caso de cáliz, corola y androceo, con tendencia hacia la iniciación verticiliada para el caso del cáliz.
- ∇ Las adaptaciones florales encontradas que se relacionan con la polinización por colibríes son: la formación del pseudotubo en el pétalo medio y la fusión en los filamentos del androceo, mismas que suceden en los estadios tardíos de desarrollo ontogenético.
- ∇ El androceo de *E. americana* presenta una condición denominada pseudomonadelfia.
- ∇ Las diferencias encontradas en el patrón de desarrollo de *E. americana* y *E. corallodendron* pueden ayudar a discernir entre las dos especies desde las etapas más tempranas de su desarrollo y contribuir a la aclaración o reafirmación de su situación taxonómica.
- ∇ La cercana similitud que muestran las especies en el género *Erythrina* en los estadios intermedios del desarrollo indica la enorme diversificación que ocurre en los estados tardíos de las flores en Leguminosae, particularmente en Papilionoideae.
- ∇ Los estudios de ontogenia floral pueden aportar datos importantes al campo de la ecología de la polinización, sobre todo para complementar la información existente sobre los cambios evolutivos que se presentan entre fenotipos florales dentro de un mismo género.

## LITERATURA CITADA

1. Arenas, N. M. (2014). Biogeografía de las Leguminosae de México: patrones de riqueza, endemismo y diversidad beta. (Tesis de Maestría) Universidad Nacional Autónoma de México, México. 101 p.
2. Azani, N., Babineau, M., Bailey, C. D., Banks, H., Barbosa, A. R., Pinto, R. B., ... y Candido, E. (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon*, 66(1): 44-77.
3. Basso A. J. P., Agostini, K., y de Pádua T. S. (2011). Pollen and stigma morphology of some Phaseoleae species (Leguminosae) with different pollinators. *Plant Biology*, 13(4): 602-610.
4. Bruneau, A. (1997). Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae). *American Journal of Botany*, 84(1), 54-71.
5. Cruden, R. W., y Toledo, V. M. (1977). Oriole pollination of *Erythrina breviflora* (Leguminosae): Evidence for a polytypic view of ornithophily. *Plant Systematics and Evolution*, 126(4): 393-403.
6. Drewes, S. I. (1998). Nectarios en *Macroptilium erythroloma* (Fabaceae). *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 69(1): 23-35.
7. Dutra, V. F., Garcia, F. C. P., y Lima, H. C. D. (2009). Papilionoideae (Leguminosae) nos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 23(1): 145-157.
8. Edlund, A. F., Swanson, R., y Preuss, D. (2004). Pollen and stigma structure and function: the role of diversity in pollination. *The Plant Cell*, 16(1): S84-S97.
9. Etcheverry, A. V., y Alemán, C. E. T. (2005). Reproductive Biology of *Erythrina falcata* (Fabaceae: Papilionoideae) 1. *Biotropica*, 37(1): 54-63.

10. Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., y Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375-403.
11. Fraile, M. E., García-Suárez, D., Martínez-Bernal, A., y Slomianski, R. (2007). Nutritivas y apetecibles: conozca de leguminosas comestibles. Parte I. Hojas, vainas y semillas. *Contactos*, 66: 27-35.
12. García-Mateos, R., M. Soto-Hernández y H. Vibrans. (2001). *Erythrina americana* Miller ("Colorín"; Fabaceae), a versatile resource from Mexico: a review. *Economic Botany* 55 (3): 391-400.
13. Gómez A. S. L. (2004). Desarrollo floral en tres especies de *Acacia* (Mimosoideae, Leguminosae). (Tesis de Maestría) Universidad Nacional Autónoma de México, México. 67 p.
14. Gómez-Acevedo, S.L., S. Magallón y L. Rico-Arce (2007). Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 55 (1): 30-41.
15. Grether, R. (2005). Reseña de "Legumes of the world" de Lewis, G.; Schrire, B.; Mackinder, B.; Lock, M. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 77: 75-77.
16. Hemsley, A. J., y Ferguson, I. K. (1985). Pollen morphology of the genus *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoideae) in relation to floral structure and pollinators. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1,570-590.
17. Horner, H. T., Healy, R. A., Cervantes-Martinez, T., y Palmer, R. G. (2003). Floral nectary fine structure and development in *Glycine max* L. (Fabaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 164(5): 675-690.
18. Leppik, E. E. (1966). Floral evolution and pollination in the Leguminosae. In *Annales Botanici Fennici* (pp. 299-308). Societas Zoologica Botanica Fennica Vanamo.

19. Mendonça, L. B., y Anjos, L. D. (2006). Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae) flowers in an urban area, Londrina, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1): 42-49.
20. McClintock, E. (1993). A botanical history of *Erythrina* introductions. *Erythrina in the new and old worlds. Nitrogen Fixing tree Research Reports Special Issue*, 1, 68-71
21. Naghiloo S., Dadpour M. R. y Movafeghi A. (2012). Floral ontogeny in *Astragalus compactus* (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae): variable occurrence of bracteoles and variable patterns of sepal initiation. *Planta* 235: 793 –805
22. Neill, D. A. (1987). Trapliners in the trees: Hummingbird pollination of *Erythrina* sect. *Erythrina* (Leguminosae- Papilionoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 27-41.
23. Neill, D. A. (1988). Experimental studies on species relationships in *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 886-969.
24. Neill, D. A. (1993). The genus *Erythrina*: taxonomy, distribution and ecological differentiation. *Erythrina in the new and old worlds. Nitrogen fixing tree research reports special issue, Nitrogen Fixing Tree Association, Paia, HI*, 15-27.
25. Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C. I. y Rotenberry, J. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of botany*, 103 (9): 1471-1480.
26. Olvera-Luna, R., Gama-López, S. y Delgado-Salinas A. (2012). Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Fabaceae*. Fascículo, 107.
27. Prenner, G. (2004). New aspects in floral development of Papilionoideae: initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals. *Annals of Botany*, 93(5): 537-545.

28. Prenner, G. (2013). Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilionoideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilionoideae. *South African Journal of Botany*, 89: 210-218.
29. Rodríguez R. T., Olivencia, A. O. y Devesa, J. A. (1999). *Biología floral en Fabaceae* (Vol. 16). Editorial CSIC-CSIC Press.
30. Rouse de Craene, L.P. (2010). Floral diagrams. An aid to understand floral morphology and evolution. Cambridge, Cambridge University Press. 441 p.
31. Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martín-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J. M., y Quesada, M. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, 17(3): 388-400.
32. Ruiz L. C. X. (2012). Efecto de la fracción de alcaloides liberados y erisopina alcaloide aislado de *Erythrina americana*, sobre una tarea de laberinto T elevado. (Tesis de Licenciatura) Universidad Nacional Autónoma de México, México, 93 p.
33. Russo, R. O. (1993). *The use of Erythrina species in the Americas* (No. EARTH FA 62).
34. Smith, D. G. (2015). Legumes. *Salem Press Encyclopedia of Science*. 510 p.
35. Sousa, S.M. y A. Delgado. 1998. Leguminosas mexicanas: fitogeografía, endemismo y orígenes. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. pp. 449-500.
36. Stiles, F. G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 323-351.
37. Tapia-Pastrana, F., y A. Jiménez-Salazar. 2011. Los cariotipos de *Cologania grandiflora* y *Erythrina americana* (Leguminosae-Papilionoideae-Phaseoleae) de la reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 776-781.

38. Tucker, S. (1984). Unidirectional Organ Initiation in Leguminous Flowers. *American Journal of Botany*, 71(8): 1139-1148.
39. Tucker, S.C. (1987). Floral initiation and development in legumes. C.H. Stirton (Ed.) *Advances in Legume Systematics part. 3*. Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 183-239.
40. Tucker, S. C. (1989). Evolutionary implications of floral ontogeny in legumes. *Advances in legume biology. Proceedings of the 2nd International Legume Conference, St. Louis, Missouri* (pp. 23-27).
41. Tucker, S. C. (1992). The role of floral development in studies of legume evolution. *Canadian Journal of Botany*, 70(4), 692-700.
42. Tucker, S. C. (1996). Stamen structure and development in legumes, with emphasis on poricidal stamens of Caesalpinoid tribe Cassieae. *The anther: form, function and phylogeny*, pp. 236-254 Cambridge University Press.
43. Tucker, S. C. (1997). Floral evolution, development, and convergence: the hierarchical-significance hypothesis. *International Journal of Plant Sciences*, 158 (6): S143-S161.
44. Tucker, S. C. (2003). Floral development in legumes. *Plant Physiology*, 131(3): 911-926.