



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

DESARROLLO FLORAL DE *Acaciella angustissima* (FABACEAE,
CAESALPINIOIDEAE).

TESIS

Que para obtener el título de:

Licenciada en Biología.

PRESENTA

María Daniela Rico Alvarado

DIRECTOR DE TESIS

Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo



Los Reyes Iztacala, Estado de México.

2019



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.

DEDICATORIA

Dedico de manera especial el siguiente trabajo a mis padres: Guadalupe Alvarado Castañeda y José Francisco Rico Escamilla, por estar siempre presente en todos los momentos de mi vida, por sus constantes consejos y apoyo que me han servido en el transcurso de mi carrera y por motivarme a siempre salir adelante y luchar por mis sueños.

A mi hermano menor, mi Eduardito, que siempre ha sido una luz en mi camino, a quién, me enseñaron a ponerle el ejemplo y he intentado hacerlo a lo largo de los años. Y al resto de mi familia, que me han ofrecido el amor y la calidez en momentos importantes para mí.

Con amor y especial dedicación a mi novio, quién me ha apoyado a lo largo de la carrera, motivándome a salir adelante y nunca darme por vencida, y que, aunque a veces sentía que no podía más, siempre me dio ánimos para continuar; así mismo, a los profesores que hicieron este proyecto posible: la Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo, por aceptarme en el proyecto y a cada uno de mis sinodales: Fabiola, Víctor, Silvia y Lourdes por apoyarme e instruirme en el desarrollo del mismo. Finalmente, a la M. en C. Berenit por el apoyo otorgado en la toma de fotografías.

AGRADECIMIENTOS

Gracias Dios, por tu amor y tu bondad, por permitirme sonreír ante mis logros que son resultado de tu ayuda, por acompañarme y levantarme cada vez que me sentía detenida, por permitirme aprender de mis errores y ayudarme a crecer en diversos ámbitos. Por mejorar el ser humano que soy. Gracias por estar presente en cada momento de mi vida, ofreciéndome lo mejor. Gracias por cada una de las personas que pusiste a mí alrededor, quiénes me han ayudado a ser parte de lo que soy. Gracias a mis padres por darme todo lo que necesitaba para salir adelante, por apoyarme y motivarme en cada decisión que he tomado, por estar para mí en cada paso durante la carrera. A mi hermano por motivarme a seguir luchando por cada uno de mis sueños.

Agradezco a la UNAM, específicamente a la FES Iztacala, por haberme aceptado a ser parte de ella y el haberme abierto las puertas de su seno científico para estudiar mi carrera, así como también a los diferentes docentes que brindaron sus conocimientos y su apoyo para seguir adelante día a día. Agradezco la gran disposición que mostraron (la mayoría de ellos) para brindarnos una excelente educación y guía en cada una de sus asignaturas.

Mi mayor agradecimiento a la Dra. Sandra L. Gómez Acevedo, por haberme brindado la oportunidad de recurrir a su capacidad y conocimiento científico, así como, por haberme tenido la paciencia para guiarme durante el desarrollo del trabajo, además de la confianza para realizarlo. Agradezco de manera particular a mis sinodales por sus observaciones y sugerencias para que este trabajo llegara a buen término: Dra. María de Lourdes Rico Arce, , Dr. Víctor Manuel Salazar Rojas, Dra. Fabiola Soto Trejo y Dra. Silvia Aguilar Rodríguez.

Asimismo, un enorme agradecimiento a la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, responsable del “Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad” por todo su apoyo y ayuda en el procesamiento de secado y recubrimiento del material, la observación y toma de fotografías en el microscopio de electrónico de barrido.

ÍNDICE

Tema	Página
1 Resumen	5
2 Introducción	6
2.1 Clado Mimosoideae	9
3 GÉNERO <i>Acaciella</i> Britton & Rose	11
3.1 <i>Acaciella angustissima</i> .	11
3.2 Importancia de la especie	14
4 Justificación	16
5 Material y Método	17
6 Resultados	18
6.1 Flores hermafroditas	18
6.2 Flores masculinas	28
6.3 Análisis Fenético	29
7 Discusión	33
8 Conclusiones	40
9 Literatura Citada	41

RESUMEN

La morfología y el desarrollo ontogenético de una flor son empleados actualmente como caracteres diagnósticos para establecer relaciones filogenéticas entre familias o categorías jerárquicas más inclusivas. En este trabajo, se reporta por primera vez el desarrollo floral de *Acaciella angustissima*, especie de importancia ecológica, económica y forestal. De esta manera, se contribuye al poco acervo de información sobre este tipo de estudios y a la información insuficiente sobre el género y propiamente de la especie. Los parámetros evaluados fueron: surgimiento del cáliz, corola, androceo y gineceo.

Acaciella angustissima presenta flores dispuestas en cabezuelas, en las inflorescencias se observaron dos tipos de flores: hermafroditas y funcionalmente masculinas. Ambos tipos de flores constan de cuatro verticilos: cáliz y corola 5-lobulados, androceo de 280 a 360 estambres libres unidos en la base a un nectario y gineceo unicarpelar estipitado, en las flores funcionalmente masculinas el gineceo es rudimentario.

La especie presenta una maduración acrópeta y ligeramente asincrónica de la inflorescencia. Además, se observó un surgimiento simultáneo en el perianto y en el androceo, carácter importante en este último verticilo, debido a que no ha sido reportado para ninguna otra especie multiestaminada. Por otro lado, el carpelo surge anteriormente a la inyección de los primordios del androceo, manteniendo la precocidad de su surgimiento, tal y como se ha reportado para otras leguminosas.

Finalmente, dentro de las características observadas a resaltar encontramos la presencia de tricomas pequeños y unicelulares en el ápice o borde de sépalos y pétalos, observables sólo al microscopio electrónico; así como, la presencia de estomas al interior de los pétalos, esto ha sido reportado en otras especies de leguminosas en donde han sido relacionados con la atracción a polinizadores.

INTRODUCCIÓN

En los últimos 15 años se ha dado una revolución en el entendimiento del desarrollo ontogénico; en las plantas se ha visto que este proceso se perpetúa en el organismo adulto, y ocurre a partir de los meristemos (grupos de células indiferenciadas); uno de estos meristemos es el axilar, el cual da lugar a un meristemo floral, a partir del que se generan los cuatro verticilos que dan lugar a una flor funcional: cáliz, corola, androceo y gineceo (Álvarez-Buylla, 2002). Tucker (1992) consideró que el desarrollo de una flor abarca tres estadios: el temprano (organogénesis), el intermedio (crecimiento y alargamiento) y el tardío (diferenciación celular).

La morfología y el desarrollo ontogenético de una flor son empleados en la actualidad como caracteres diagnósticos para establecer las relaciones filogenéticas entre las familias o en categorías jerárquicas más inclusivas, las distinciones florales significativas que resultan informativas son la simetría de la flor; la organización de los órganos en los verticilos; el número de órganos por verticilo; la posición del carpelo con relación a los órganos circundantes; la fusión entre órganos dentro de un verticilo o entre verticilos diferentes y si los órganos masculinos y femeninos están presentes en la misma flor (Tucker, 2003; Garzón-Venegas y Orozco, 2006). El desarrollo floral ha sido utilizado en análisis filogenéticos de familias como Orchidaceae, Cactaceae, Begoniaceae, Solanaceae, Fabaceae, entre otras (Figuerola et al., 2011; Barrón, 2017; Chávez-García y Vázquez-Santana, 2012; Garzón-Venegas y Orozco, 2006; Noriega, 2017; Tucker, 2003; Zaia, 2004; Gómez, 2004; Prenner, 2004, 2011).

Por ejemplo, dentro de la familia Solanaceae, Garzón-Venegas y Orozco (2006) describieron el desarrollo floral de algunas especies de los géneros *Acnistus*, *Dunalia*, *Deprea* y *Larnax*, con la finalidad de aportar información diagnóstica para la diferenciación intergenérica; y aunque sus resultados no presentaron implicaciones

directas sobre la posición o relación de parentesco, sí contribuyen con información para futuras investigaciones sobre la filogenia de la familia. Asimismo, Noriega (2017) describió el desarrollo floral de *Solanum tridynamum*, taxa andromonoico perteneciente al subgénero *Leptostemonum*, y comparó la morfología de las estructuras sexuales entre las flores hermafroditas y masculinas de la especie.

Los estudios de desarrollo floral también han servido para describir el desarrollo de los morfos florales presentes en una misma especie como el realizado por Barrón (2017), cuyo trabajo con *Echinocereus mombergerianus* (Cactaceae) fue realizado con la finalidad de establecer el momento del desarrollo en el que se define el sexo de la especie. De igual manera, Figueroa et al. (2011) describieron e ilustraron el desarrollo floral de *Dichromanthus michuacanus* (subtribu Spitanthinae, Orchidaceae) poniendo énfasis en el desarrollo del ginostemio (estructura floral de importancia taxonómica en estas especies), con el fin de sentar una base para posteriores estudios comparativos del desarrollo y la estructura de la subtribu.

Por otro lado, los trabajos desarrollados por Tucker (2003), Zaia (2004), Gómez-Acevedo et al. (2007) y Prenner (2004, 2011) son buenos ejemplos de aplicación de estudios de desarrollo floral para establecer relaciones filogenéticas entre los distintos niveles jerárquicos dentro de la familia Fabaceae. Sin embargo, como Álvarez-Buylla (2002) y Tucker (2003) mencionan, los estudios en grupos con amplia variación morfológica, como lo es la familia Fabaceae, aún son limitados.

Al respecto, dicha familia es considerada como excepcionalmente diversa debido a la gran variabilidad morfológica, fisiológica y ecológica que presentan las especies que la integran. Fabaceae representa uno de los más espectaculares ejemplos de diversificación evolutiva en plantas, incluye a 770 géneros y 19,500 especies; y por ello es la tercer

familia de plantas vasculares a nivel mundial, después de las familias Asteraceae y Orchidaceae (Azani et al., 2017). En México se han encontrado alrededor de 1,913 especies y taxa intraespecíficos (Villaseñor, 2016), de los cuales 893 son endémicos, razón por la cual se considera a México como uno de los mayores centros secundarios de diversificación de las leguminosas (Sousa y Delgado, 1993). Los organismos de esta familia se han encontrado prácticamente en todos los hábitats del país siendo más abundantes en áreas tropicales y templadas. Además, muchas de las especies de Fabaceae son de gran importancia económica y ecológica, debido a que son usadas como comestibles, fijadoras de nitrógeno, maderables, ornamentales, medicinales, entre otros (Téllez, 2009).

Respecto al desarrollo floral de la familia Fabaceae, Tucker (2003) consideró que la mayoría de las flores presentan un patrón general pentámero y Azani et al. (2017) mencionan que las características conspicuas de la familia, con pocas excepciones, son: un único carpelo superior con un lóculo, placentación marginal y generalmente dos a varios óvulos dispuestos en dos filas alternas en una sola placenta. A la fecha se ha acumulado una gran cantidad de información morfológica que involucra caracteres reproductivos para alrededor de 200 taxa dentro de esta familia (Tucker, 1984).

De manera tradicional, la familia Fabaceae estaba integrada por tres subfamilias (Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae), las cuales eran distinguibles con base en un pequeño conjunto de caracteres florales conspicuos, como los patrones de estivación de los pétalos y la simetría floral. Aunque estos caracteres son básicamente constantes en Papilionoideae y Mimosoideae, son extremadamente variables en Caesalpinioideae (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990). Recientemente, Azani et al. (2017) propusieron una nueva clasificación basada en un análisis filogenético empleando secuencias del gen *matK*, mediante la cual reconocen seis subfamilias, las

cuales se mencionan a continuación partiendo del grupo más basal: 1) Cercidoideae, con 12 géneros y aproximadamente 335 especies; 2) Detarioideae, con 84 géneros y 760 especies aproximadamente; 3) Duparquetioideae, subfamilia monotípica (*Duparquetia orchidacea*); 4) Dialioideae, la cual abarca 17 géneros y cerca de 85 especies; 5) Caesalpinioideae, dentro de la cual queda incluida en un clado la anterior subfamilia Mimosoideae, por lo que Caesalpinioideae ahora consta de 148 géneros y 4400 especies aproximadamente, y 6) Papilionoideae con 503 géneros y 14,000 especies. Cabe mencionar que con esta nueva clasificación, la diversidad en cuanto a estivación y simetría floral en Caesalpinioideae se verá aumentada al contener como un clado a Mimosoideae.

⌘ Clado Mimosoideae

El clado Mimosoideae se conforma por cuatro tribus: Acacieae, Ingeae, Mimoseae y Mimosygantheae. La tribu Mimosygantheae (Burkart) consta de un género y una especie, distribuida en Sudamérica (Grether et al., 2006). La tribu Mimoseae (Bronn) se distribuye en regiones tropicales y subtropicales de América, África, Asia y Madagascar, con cerca de 39 géneros y 650-725 especies, la mayoría pertenecientes al género *Mimosa* (Grether et al., 2006). Por otro lado, la tribu Ingeae (Benth), considerada como pantropical, es representada por 35 géneros y cerca de 1000 especies, siendo los géneros *Calliandra* e *Inga* los más numerosos. La tribu Acacieae (Dunset) contenía al anterior género pantropical *Acacia* (con más de 2000 especies), el cual con base en evidencias moleculares fue dividido en cinco géneros correspondientes con una clasificación anterior basada en subgéneros y grupos, a saber: *Acacia* sensu stricto (=subgénero *Phyllodineae*), *Vachellia* (=subgénero *Acacia*), *Senegalia* (=subgénero *Aculeiferum*), *Mariosousa* (=grupo *Acacia coulteri* del subgénero *Aculeiferum*) y *Acaciella* (sección *Filicinae* del subgénero *Aculeiferum*) (Lewis et al., 2005; Miller y Seigler, 2012).

Las cuatro tribus presentan diferencias morfológicas florales (Tucker, 2003), Mimosygantheae presenta sépalos libres imbricados, mientras que en las otras, los sépalos y pétalos son valvados (Gómez-Acevedo et al., 2007). El androceo permite distinguir entre Mimoseae, cuyas especies portan diez o menos estambres y Acacieae e Ingeae, cuyas flores portan numerosos estambres, generalmente libres en Acacieae o fusionados basalmente, formando un tubo de longitud variable, como en Ingeae (Grether et al., 2006).

GÉNERO *Acaciella* Britton & Rose

El género *Acaciella* consta de 15 especies y 6 variedades, cuyas flores presentan un nectario floral situado entre los estambres y el gineceo, carácter que es compartido con las especies del anterior subgénero *Aculeiferum* (Rico-Arce y Bachman, 2006). A pesar de que estas especies se ubicaban taxonómicamente dentro del género *Acacia s.l.*, mediante estudios moleculares se ha mostrado su cercanía filogenética con especies de Ingeae (Gómez-Acevedo et al., 2010), en particular con el género *Calliandra*, con quien además comparte la presencia de poliadas de ocho granos. La única característica que los retenía en el género *Acacia s.l.* era el número de estambres, que llegan a ser más de 300 por flor, así como la presencia de filamentos libres (Rico-Arce y Bachman, 2006).

Se puede encontrar a *Acaciella* desde el sur de los Estados Unidos hasta Argentina; sin embargo, la mayoría de las especies se encuentran solo en México, en una amplia gama de tipos de suelo y de hábitats, incluyendo bosques de *Pinus-Quercus*, semidesérticos y estacionalmente secos (Rico-Arce y Bachman, 2006).

☞ *Acaciella angustissima*.

La especie más representativa del género *Acaciella* es *Acaciella angustissima* (Mill.) (Britton & Rose), la cual presenta 3 variedades: *texensis*, *filicioides* y *angustissima*. La primera de ellas presenta un foliolulo reducido en el primer par de pinnas; mientras que *A. angustissima* var. *filicioides* y *A. angustissima* var. *angustissima* son diferenciables por las características de los tricomas, que aunque ambas variedades los presentan, su coloración es amarillenta o blanquecina-crema respectivamente (L. Rico, com. pers. 2018). La especie se encuentra distribuida en casi todo México, formando parte de varios tipos de vegetación, aunque es más frecuente en sitios donde el deterioro de los ecosistemas es muy notorio, como en ciertas regiones de Oaxaca, Coahuila, Tamaulipas,

Querétaro, Puebla y Chiapas (Guízar-Nolasco, 2010; Rico-Arce, 2001; Rincón-Rosales y Gutiérrez-Miceli, 2008). Se desarrolla en zonas cerriles, rocosas, barrancas escarpadas, orillas de ríos y caminos; aunque también es frecuente en pastizales con matorral, bosques de encino y pino-encino abiertos y selvas deciduas o subdeciduas perturbadas. Se ubica desde el nivel del mar hasta los 2600 m., por lo que los requerimientos de precipitación y temperatura abarcan un rango bastante amplio (Pérez y Pliego, 1992; Vargas y Munguía, 2011).

A. angustissima se puede encontrar como árbol o arbusto de 3-12 m de altura, con ramas glabras. Presenta estípulas lineales de 2- 2.5 mm de largo, persistentes. Hojas de 10-13.5 (21) cm de largo; pecíolo de 1.2- 2 (3.5) cm de largo, región superior canalizada, escasamente estrigulosa; tiene un raquis de 6.5-8 cm de largo, poco estriguloso, glabro con la edad, con 11-17 pares de pinnas. Las pinnas son de 2.5-4 (5) cm de largo; parafilidios de hasta 3 mm de largo; foliolos de 20-40 pares por pinna, de 2.4-3.2 x 0.5 mm, linear, base auriculada, ápice agudo, el nervio central solo es evidente en la superficie inferior, glabro, brevemente ciliado, membranoso. Presenta inflorescencias consistentes en fascículos axilares; pedúnculos de 1- 1.5 cm de largo, glabros; con una bráctea de inflorescencia por cada racimo, de 1 mm de largo, glabra, muy ampliamente ovada, caducada, dejando una cicatriz protuberante; bráctea floral de 1.3 mm de largo, glabra, clavada, caducada; pedicelos 0.6- 0.8 mm de largo, glabros. Presenta flores blancas, en forma de racimos de hasta 1.5 cm de diámetro en la antesis. Cáliz de 0.5- 0.8 mm de largo, 5- lobulado (los lóbulos menores a $\frac{1}{4}$ de la longitud del cáliz), glabros. Corola de 4.5 mm de largo, 5- lobulada (los lóbulos de más de media longitud de la corola), glabras. Estambres de 6 mm de largo. Ovario de 1.2 mm de largo, glabro, poco estipitado, el estipe más corto que el ovario, con un nectario basal de 0.5 mm de alto. El fruto es una legumbre de 4-9 x 1-1.5 x 0.17-0.2 cm, plano, recto, con valvas cartáceas, conspicuamente reticuladas, glabras, agudas en la base y el ápice; estípite 0.7-1.2 cm de

largo; pico 2-5 (7) mm de largo, recto o curvo. Semillas 8-12 por fruto, de contorno circular, esférico (2.6) 2.9-3.2 × 2.5-3 × 1.7-2 mm (Rico-Arce y Bachman, 2006) (Figura 1).

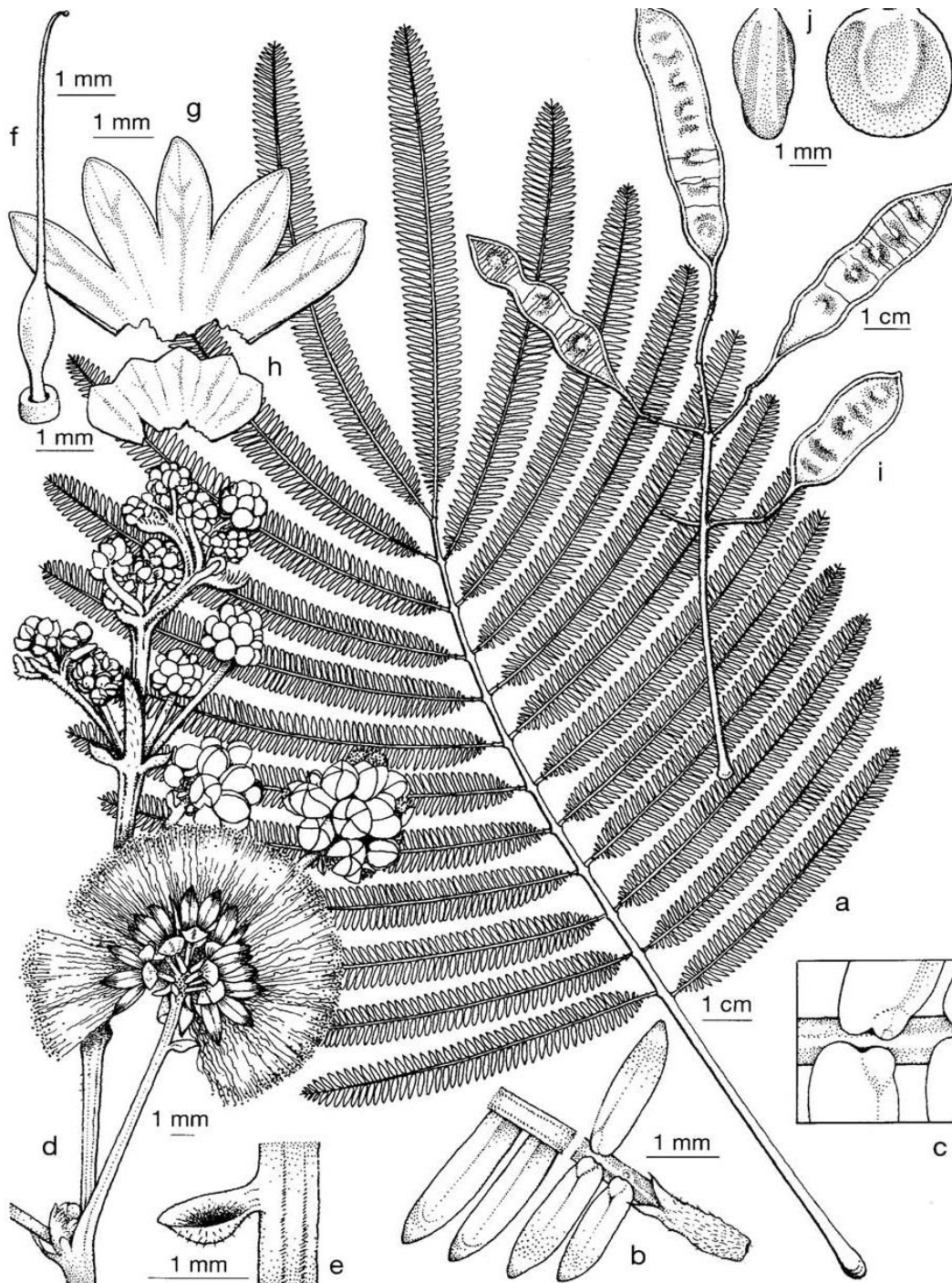


Fig. 1. *Acaciella angustissima* var. *angustissima*: **a.** Hoja ; **b.** detalle de los foliolos y base de la pinna mostrando parafilidia y pubescencia, la venación de los foliolos en ambas superficies; **c.** Detalle de la inserción de los foliolos; **d.** Inflorescencia; **e.** Bráctea de la inflorescencia; **f.** Ginoceo y nectario basal; **g.** Corola abierta; **h.** Cáliz abierto; **i.** Infrutescencia; **j.** Semillas (dos vistas). (Tomado de Rico-Arce y Bachman, 2006).

☞ **Importancia de la especie.**

De acuerdo con Durand (1996), las leguminosas generalmente son componentes clave de los ecosistemas cálidos o semicálidos en que se desarrollan, pues modifican gradualmente el ambiente situado bajo sus copas, estas características hacen de las leguminosas especies nodrizas. *Acaciella angustissima* es considerada además como una especie fijadora de nitrógeno, con la capacidad de formar islas de fertilidad al incrementar el contenido de materia orgánica del suelo, prevenir la erosión y formar un refugio para la flora y fauna (Rincón-Rosales y Gutiérrez-Miceli, 2008).

En las sociedades humanas, *A. angustissima* ha sido un recurso económicamente importante por su alto valor forrajero, forestal, medicinal, industrial y silvícola entre otros. Por ejemplo, la corteza de su tallo representa un recurso natural importante para las pequeñas y medianas industrias peleteras, debido a que produce una gran cantidad de ácido tánico, el cual es utilizado principalmente para el curtido de pieles (Ruiz-Valdiviezo et al., 2009). Asimismo, en algunos sitios le dan uso medicinal y la clasifican como la cuarta especie más importante para curar la diarrea sanguinolenta, la séptima en el tratamiento de la diarrea mucoide, incluso la emplean para curar dolor de muelas, reumatismo y lesiones en la piel, entre otras cosas (Orwa et al., 2009).

El cultivo de esta leguminosa en Honduras y Costa Rica muestra que la planta presenta un rápido crecimiento y una cantidad importante de biomasa para forraje (Ruiz-Valdiviezo et al., 2009). De acuerdo con Rico-Arce y Bachmann (2006), los agroforestosores han probado que aunque *A. angustissima* crece fácilmente fuera de su intervalo natural en parcelas experimentales y son productivas en términos de follaje y ramas jóvenes, su madera es débil, las ramas tienden a caer sobre los cultivos más bajos y se rompen con vientos ligeros. Sin embargo, *A. angustissima* parece ser un prometedor árbol multipropósito.

No obstante, a pesar de los usos reales o potenciales de *A. angustissima*, y aunque hay un nuevo interés en su uso dentro de programas de agroforestería y reforestación, no se le ha dado la importancia debida, e inclusive se le ha considerado perjudicial por algunos habitantes (Ruiz-Valdiviezo et al., 2009). De acuerdo con Vargas y Munguía (2011), esta especie sufre un uso indiscriminado, lo cual la ha convertido en un taxa vulnerable, a pesar de su importante papel ecológico. A la fecha existen pocos trabajos acerca de esta especie, y han sido enfocados básicamente en cuestiones agrícolas, dejando de lado estudios básicos como los de organogénesis floral.

JUSTIFICACIÓN

Los estudios de desarrollo floral son de gran utilidad para establecer los patrones propios de cada especie y género. Sin embargo, no obstante a la accesibilidad de las técnicas de microscopía electrónica, no se registra ningún estudio de desarrollo floral para el género *Acaciella*, lo cual es lamentable ya que representan un grupo de plantas que recientemente ha sido elevado a rango genérico y, como se ha mencionado, son especies con importancia ecológica, económica y forestal. Además entre los taxones de las leguminosas la evidencia ontogenética ha tenido una gran importancia para la evaluación de las relaciones filogenéticas.

Debido a lo anterior, el objetivo de la presente investigación incluye contrastar la ontogenia floral de la especie más representativa del género *Acaciella* (*A. angustissima*) contra los patrones de desarrollo floral reportados para *Acacia s.l.* (género del cual se segregó *Acaciella*) y de *Calliandra* (género de la tribu Ingeae con el que tiene una mayor cercanía filogenética), lo cual, implica el análisis detallado de los patrones de surgimiento y desarrollo de cada uno de los verticilos que conforman la flor de la especie estudiada, así como, la codificación de los caracteres del desarrollo floral de las tres especies a comparar, con la finalidad de aportar información morfológica propia de los grupos.

MATERIAL Y MÉTODO

Se realizó una única colecta de inflorescencias en varias etapas de desarrollo de *Acaciella angustissima* en mayo de 2014, en la localidad de Pie de Vaca (Colonia Morelos), la cual pertenece al municipio de Tepexi de Rodríguez, en el estado de Puebla. Esta localidad fue seleccionada debido a que representa un punto intermedio de la distribución general de la especie, así como por la accesibilidad al predio, ya que se encuentra en los alrededores del Museo Regional Mixteco Tlayúa, a resguardo de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El material colectado se preservó en etanol al 70%. Posteriormente, ya en laboratorio, se realizaron varias disecciones bajo un microscopio estereoscópico (Luxeo 4Z); una vez realizadas las disecciones fueron deshidratadas en etanol absoluto por al menos 24 horas. A continuación, el material floral fue secado a punto crítico con CO₂ en una secadora Emitech K850. El material seco fue adherido a portamuestras de aluminio, fue cubierto con oro utilizando una recubridora Quorum Q150R ES, y posteriormente fue examinado en un microscopio electrónico de barrido (MEB) Hitachi SU1510 en el Instituto de Biología en Ciudad Universitaria.

Las características consideradas para la descripción de la ontogenia floral incluyen principalmente: el número de partes florales y su orden de inicio; la simetría, posición y relación entre órganos, así como la fusión, la pérdida y/o incremento de órganos, y la etapa del desarrollo donde se presentan (temprana, intermedia o tardía). Finalmente dichas características fueron codificadas para realizar un análisis fenético entre *A. angustissima*, *Acacia berlandieri* (subgénero *Aculeiferum*, Gómez-Acevedo et al., 2007), y *Calliandra angustifolia* (tribu Ingeae, Prenner, 2004).

Las flores maduras de *Acaciella angustissima* son pediceladas y se encuentran agrupadas en cabezuelas. Se observaron dos tipos de flores en las inflorescencias estudiadas: hermafroditas y masculinas. Ambos tipos de flores se conforman de los siguientes verticilos: 1) cáliz con cinco sépalos, 2) corola con cinco pétalos, 3) androceo con 280 a 360 estambres libres entre sí pero unidos por la base del filamento a un nectario y 4) gineceo con un solo carpelo estipitado, el cual en las flores masculinas, no alcanza la madurez.

En todas las inflorescencias revisadas se observó una maduración acrópeta y ligeramente asincrónica, esto es, con meristemos florales de diferente tamaño, correspondientes con su estado de madurez. En la parte apical de la inflorescencia se encuentran los botones florales inmaduros, mientras que en la parte basal, los primordios son de tamaño ligeramente mayor y ya presentan indicios de diferenciación del cáliz (figura 2A, B).

♂ Flores hermafroditas

🌸 Cáliz

El patrón de inserción del cáliz es simultáneo, las células son globosas, sin ornamentaciones, el sépalo medio se ubica en posición adaxial (figura 2C), durante esta etapa los botones florales miden cerca de 59 μm . Conforme van creciendo los primordios, se van engrosando curvando hacia el centro de la flor, es notable la fusión congénita en la base de los mismos, quedando libre la parte apical y se aprecia ya el pedicelo floral (figura 2D). El crecimiento de los sépalos es sincrónico; sin embargo, el sépalo medio y los laterales presentan un ligero aumento de tamaño (figura 2E), y continúan desarrollándose en esta forma hasta que los ápices se tocan unos con otros y

cubren los órganos internos. Además, presentan algunos tricomas unicelulares en el ápice o en los bordes laterales de cada lóbulo. Durante esta etapa el botón floral mide cerca de 152 μm (figura 2F). En estadios maduros se encuentran fusionados en tres cuartas partes de su longitud. El cáliz mide 0.88 mm y los lóbulos $\frac{1}{4}$ de la longitud de éste, es decir, 0.66 mm de largo (figura 2G), es prácticamente glabro, aunque presenta pocos tricomas unicelulares en el borde (figura 2H, I).

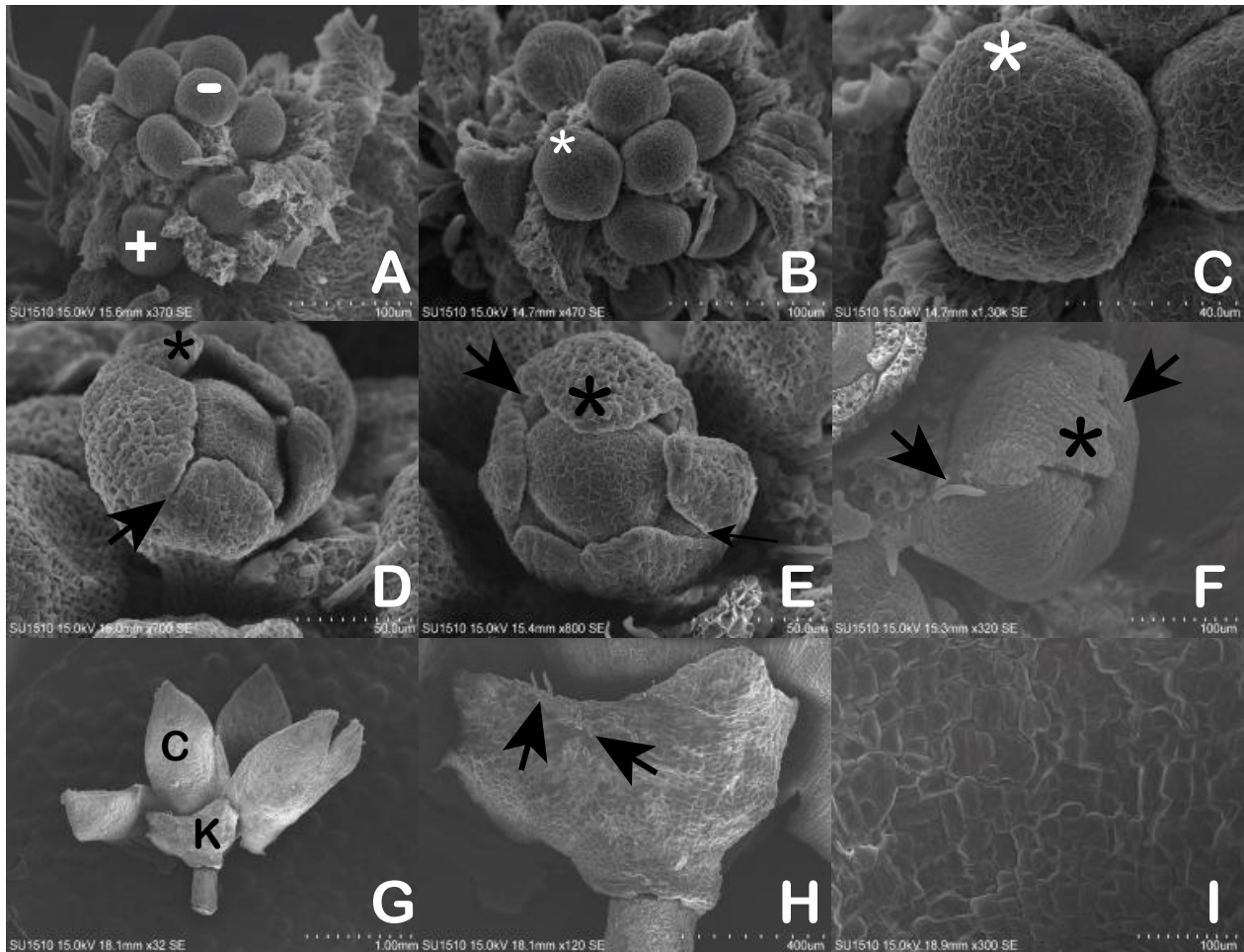


Figura 2. Surgimiento y maduración del cáliz. A. Meristemos florales de diferente tamaño, se aprecia el desarrollo acrópeto y ligeramente asincrónico de la inflorescencia (signo + los de mayor tamaño, signo - los de menor tamaño). B. Surgimiento de los primordios de los sépalos. C. Acercamiento a un botón floral con primordios del primer verticilo. El sépalo medio se encuentra en posición adaxial (asterisco). D. Flor pedicelada en la que se observa el

engrosamiento y recurvamiento de los sépalos; además, es notoria la fusión congénita en la base de los sépalos (flecha). E. Sépalo medio y laterales con mayor crecimiento cubriendo los primordios de la corola (flecha). F. Presencia de tricomas unicelulares (flechas) en los bordes de los sépalos; sépalos más grandes cubriendo los verticilos sexuales internamente. G. Flor pedicelada con su tamaño final, cáliz (K) de menor tamaño que la corola (C). H. Acercamiento al cáliz, se observan tricomas en el ápice de los lóbulos de los sépalos. I. Acercamiento al tejido del sépalo conformado por células globosas sin ornamentaciones; no presentan estomas. *= Sépalo medio.

✿ Corola

El patrón de surgimiento de los primordios de la corola es simultáneo y los cinco primordios que lo integran surgen de manera alterna al cáliz (figura 3A, B). El pétalo medio se encuentra opuesto al sépalo medio, es decir, en posición abaxial. En estadíos tempranos, cada pétalo permanece libre. Posteriormente, los primordios se hacen prominentes y comienzan a curvarse hacia el centro del meristemo floral, y a la par de ello se va formando un tubo en la porción basal de la corola. Algunos ápices de los pétalos presentan papilas en este estadío (figura 3C-F). En flores maduras, los pétalos son de mayor tamaño que los sépalos, de casi dos veces y media de la longitud del cáliz, y el tubo de la corola es de aproximadamente un cuarto de longitud (figura 3G). La parte abaxial de cada pétalo presenta células globosas, y pocos tricomas unicelulares, mientras que adaxialmente se pueden apreciar numerosos estomas (figura 3E-J).

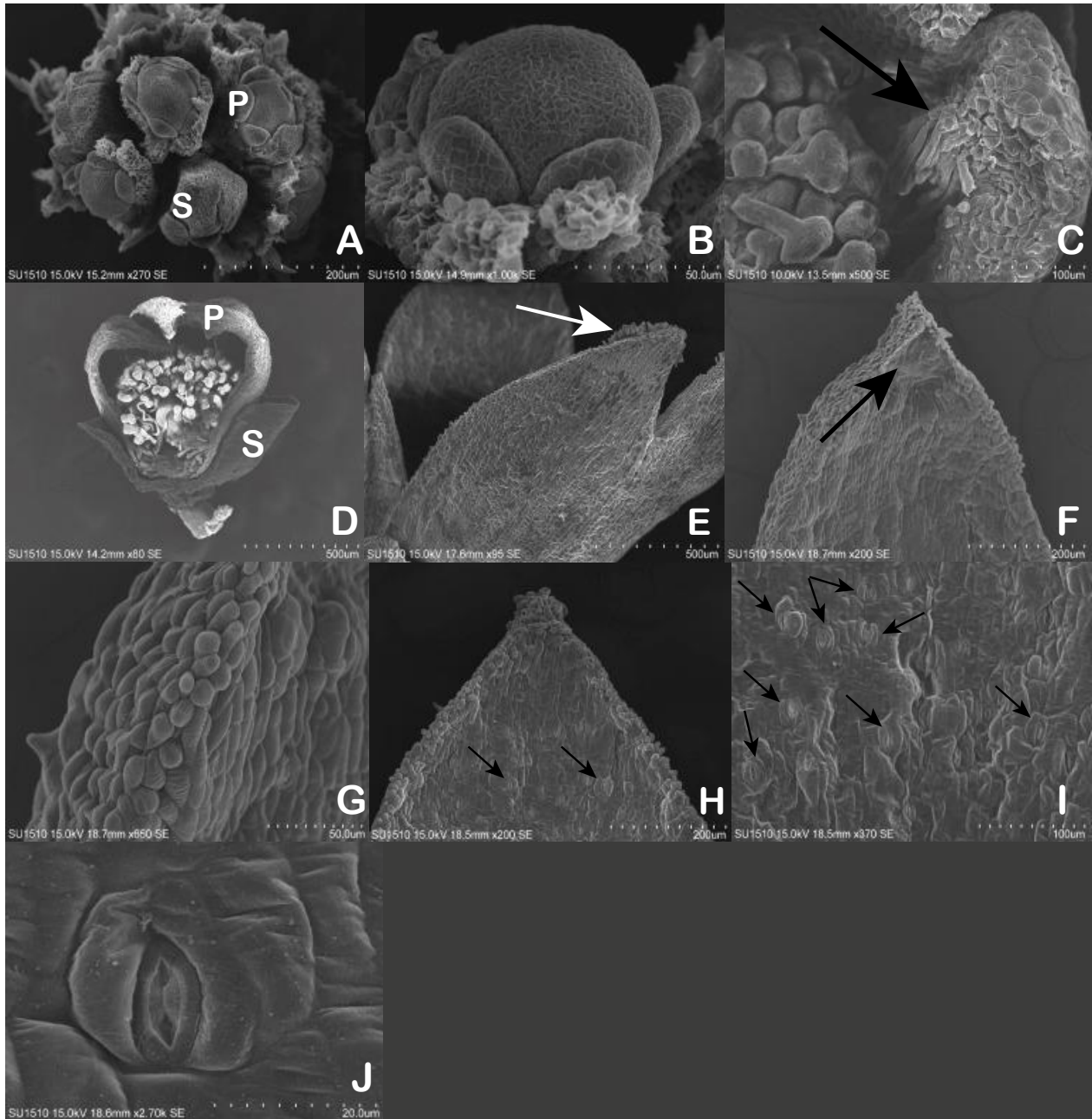


Figura 3. Surgimiento y maduración de la corola. **A.** Surgimiento simultáneo de los primordios de la corola; con una ligera diferencia entre el tamaño de los pétalos en diferentes flores **B.** Pétalos libres con crecimiento sincrónico. **C.** Presencia de tricomas y papilas unicelulares (flecha) en el ápice adaxial de los pétalos. **D.** Elongación y recurvamiento de los pétalos hacia el centro de la flor en estadio intermedio; pétalos más grandes que sépalos. **E.** Vista abaxial de los lóbulos de los pétalos de la flor en anthesis; presencia de tricomas y papilas en el ápice adaxial del pétalo (flecha). **F.** Acercamiento al ápice adaxial de un pétalo sin tricomas o papilas; se observa el espacio (flecha) que deberían ocupar los mismos. **G.** Vista lateral del borde del pétalo, se

conforma de células globosas sin ornamentaciones. H. Vista adaxial del pétalo, células globosas y presencia de estomas (flechas). I. Acercamiento al tejido del pétalo, se observa una gran cantidad de estomas (flechas) en el mismo. J. Acercamiento a un estoma. S= sépalo; P= pétalo.

✿ Androceo

El espacio correspondiente para los primordios del androceo es notorio en estadios tempranos de la maduración de la flor (cuando los pétalos han crecido apenas un poco), y corresponde a cinco sectores alternos a los pétalos. En esta etapa es notorio incluso un ligero abultamiento en el centro del meristemo floral, el cual dará origen al gineceo (figura 4A). Posteriormente, el espacio del androceo se torna circular y una vez que el carpelo se ha desarrollado un poco, comienzan a emerger de manera simultánea todos los primordios de estambres (figura 4B). Cabe señalar que los estambres más cercanos al primordio del gineceo no quedan en estrecho contacto con éste, por lo que persiste un espacio entre ambos verticilos.

En estadios intermedios, los primordios de estambres continúan su crecimiento y adquieren una forma cilíndrica, y poco a poco el ápice se va ensanchando formando dos lóbulos (figura 4C). Conforme se van elongando los filamentos, el espacio que quedaba originalmente entre los primordios de estambres y el carpelo se va ensanchando, formando así el nectario floral en forma de disco (figura 4D-E). Simultáneamente, ocurre la diferenciación de los lóbulos de las anteras, notándose claramente las tecas (figura 4E). En estadios intermedios (previos a la antesis), dentro de las anteras se pueden encontrar las poliadas (de ocho granos de polen) en un estado de maduración avanzado (figura 4F-G), así como el disco estaminal completamente diferenciado (figura 4H). También, a partir de ese momento los filamentos de los estambres y el estilo comienzan a plegarse sobre sí mismos y tener un mejor acomodo previo a la antesis (figura 4I).

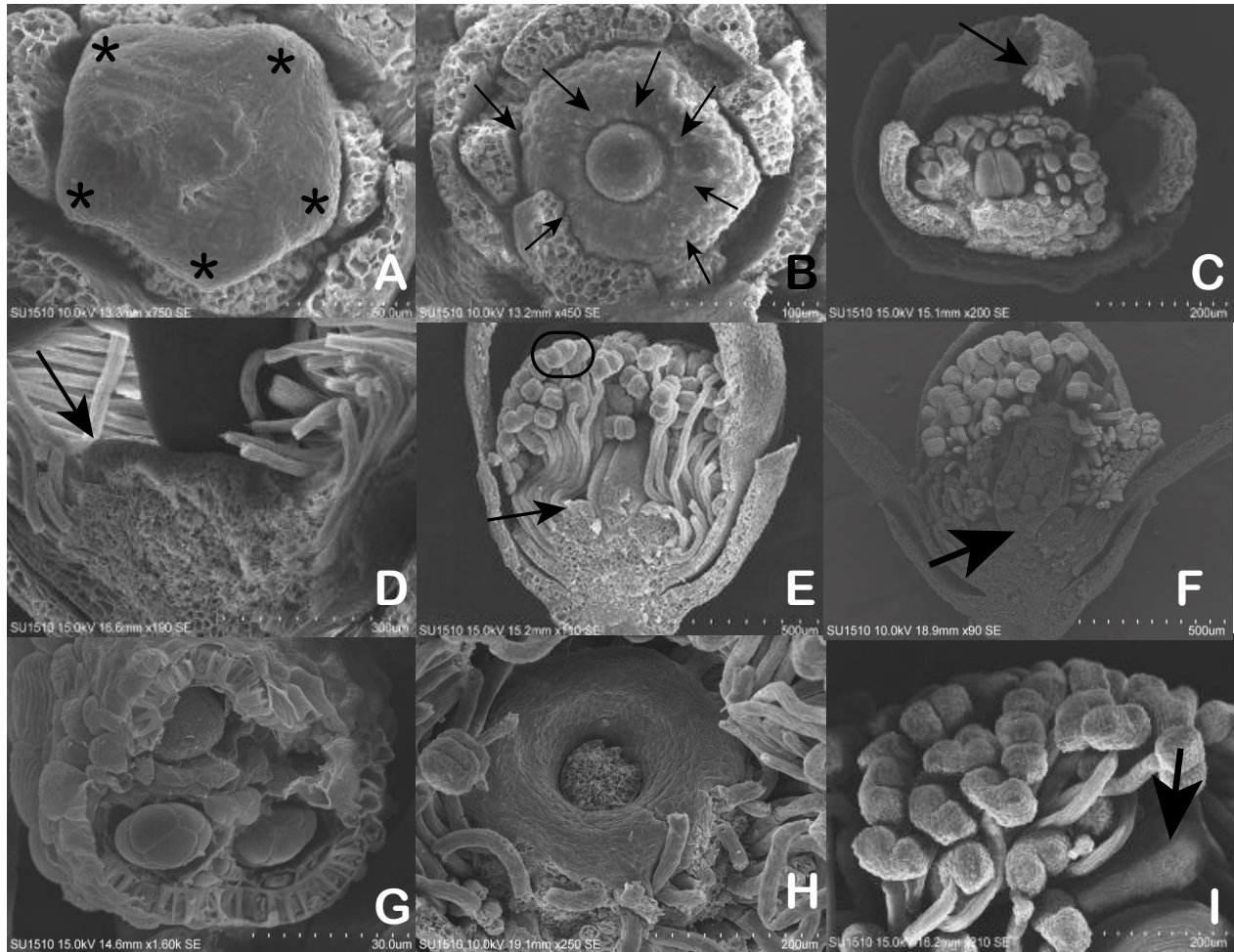


Figura 4. Surgimiento y maduración del androceo. **A.** Espacio delimitado del androceo y gineceo, sin ningún primordio aparente (* sectores del androceo). **B.** Primordios de estambres (indicados por flechas) cubriendo toda la región del androceo. Al centro es notorio el primordio del gineceo; existe un espacio entre los primordios de ambos verticilos. **C.** Los primordios de los estambres se han elongado en forma cilíndrica y sus ápices se ensancharon. **D.** El espacio entre los verticilos sexuales poco a poco crece y forma el disco estaminal (indicado por flecha). **E.** Conforme se van elongando los filamentos, los ápices se van diferenciando en dos lóbulos (oval), además, el disco estaminal se va ensanchando. **F.** Estadio intermedio con el disco estaminal más diferenciado; el estípite (flecha) del ovario ya se encuentra formado. **G.** Corte sagital en un lado de la antera, se observan cuatro cavidades que contienen políadas en forma. **H.** En flores en preantesis el disco estaminal termina su desarrollo, y se aprecia en forma de “dona” debido a lo esponjoso de su tejido y el hueco con el que rodea al estipe. **I.** Flor en

preantesis, en la que filamentos y el estilo se pliegan unos sobre otros (flecha: filamento). G= Gineceo; N= Disco Estaminal.

En estadios maduros, los estambres están completamente formados y plegados sobre sí mismos, hasta momentos previos a la antesis (figura 5A). Las anteras son bitecas y dorsifijas, están constituidas por células globosas, las cuales son alargadas en los filamentos y circulares en las tecas (figura 5B). En flores en postantesis, la longitud de los filamentos es de 4.5- 5mm (figura 5C), la dehiscencia de las tecas es longitudinal con cuatro políadas de ocho granos cada una (figura 5E-H). La apariencia del disco estaminal es esponjosa y rodea al estipe del gineceo (figura 5).

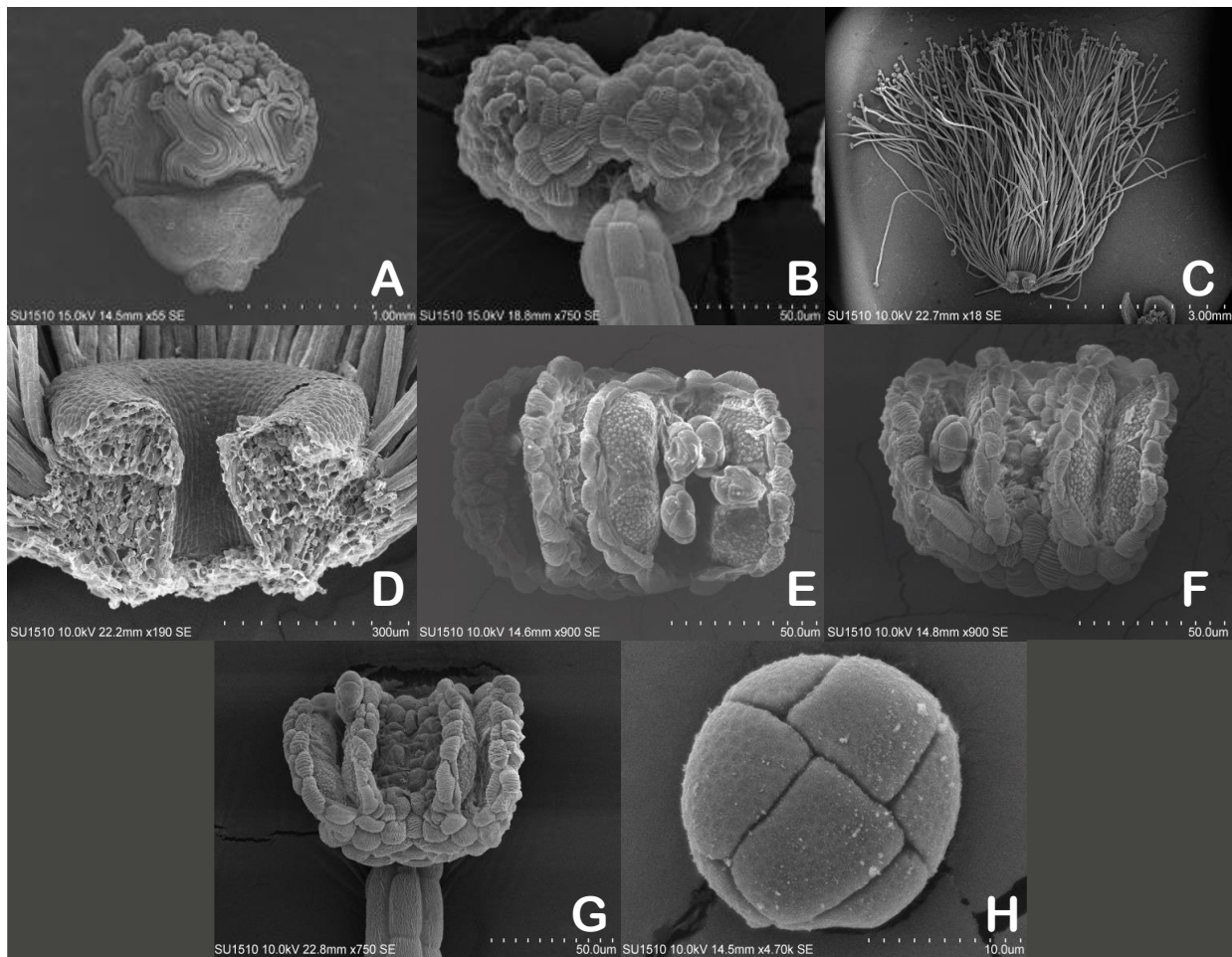


Figura 5. Maduración del androceo. **A.** Flor en preantesis, estambres completamente plegados. **B.** Vista dorsal del estambre, se muestra la unión del filamento (de células globosas y glabras) a

la antera (de células globosas ornamentadas) a través de células delgadas. C. Estambres con su tamaño final, el cual varía ligeramente entre los 4 y 5 mm. D. Acercamiento al anillo de los filamentos, es notoria la diferencia entre el tejido del disco estaminal y el conformado por la base de los filamentos. E. Biteca con dehiscencia longitudinal, en la que se aprecian las cuatro políadas por teca. F. Vista frontal de una antera con una políada de ocho granos de polen. G. Antera dorsifija con la dehiscencia longitudinal y una políada por salir. H. Acercamiento a una políada de ocho granos de polen.

✿ Gineceo

El primordio del carpelo se aprecia como un ligero abultamiento circular al centro del meristemo floral y su surgimiento sucede después de que se ha delimitado el espacio correspondiente al androceo, pero antes de que aparezcan los primordios de estambres (figuras 5A, 6A-B). El primordio carpelar comienza a engrosarse, y poco después, aún en estadios tempranos presenta una forma alargada, en la que se hace evidente la hendidura correspondiente al ovario. En esta etapa, el tamaño del carpelo es semejante al de los estambres (figura 6C). Posteriormente, en estadios intermedios, la parte distal, es decir, el ápice del carpelo se adelgaza y comienza la formación del estilo (figura 6D), el cual puede apreciarse como una pequeña protuberancia. Al interior del ovario ya es posible apreciar la formación de los óvulos (figura 6E-F). Cabe resaltar que, aunque el desarrollo del estilo es lento al inicio, el de los óvulos no lo es, ya que, cuando el estilo apenas se ha elongado un poco (figura 6G), se observan óvulos definidos dentro del ovario (figura 6H). En esta misma etapa es notorio el estipe que subyace al carpelo, así como el estigma casi diferenciado (figura 6H, I). En estadios maduros el estilo continúa alargándose y se va plegando sobre sí mismo (figura 7A-C). Antes de la antesis el estigma se encuentra diferenciado y presenta una forma de copa no muy profunda (figura 7D). El gineceo es glabro y consta de ovario ovoide, un estipe corto (de aproximadamente 0.43 mm), un estilo filiforme con células globosas alargadas y un estigma en forma de copa (figuras 7E-H).

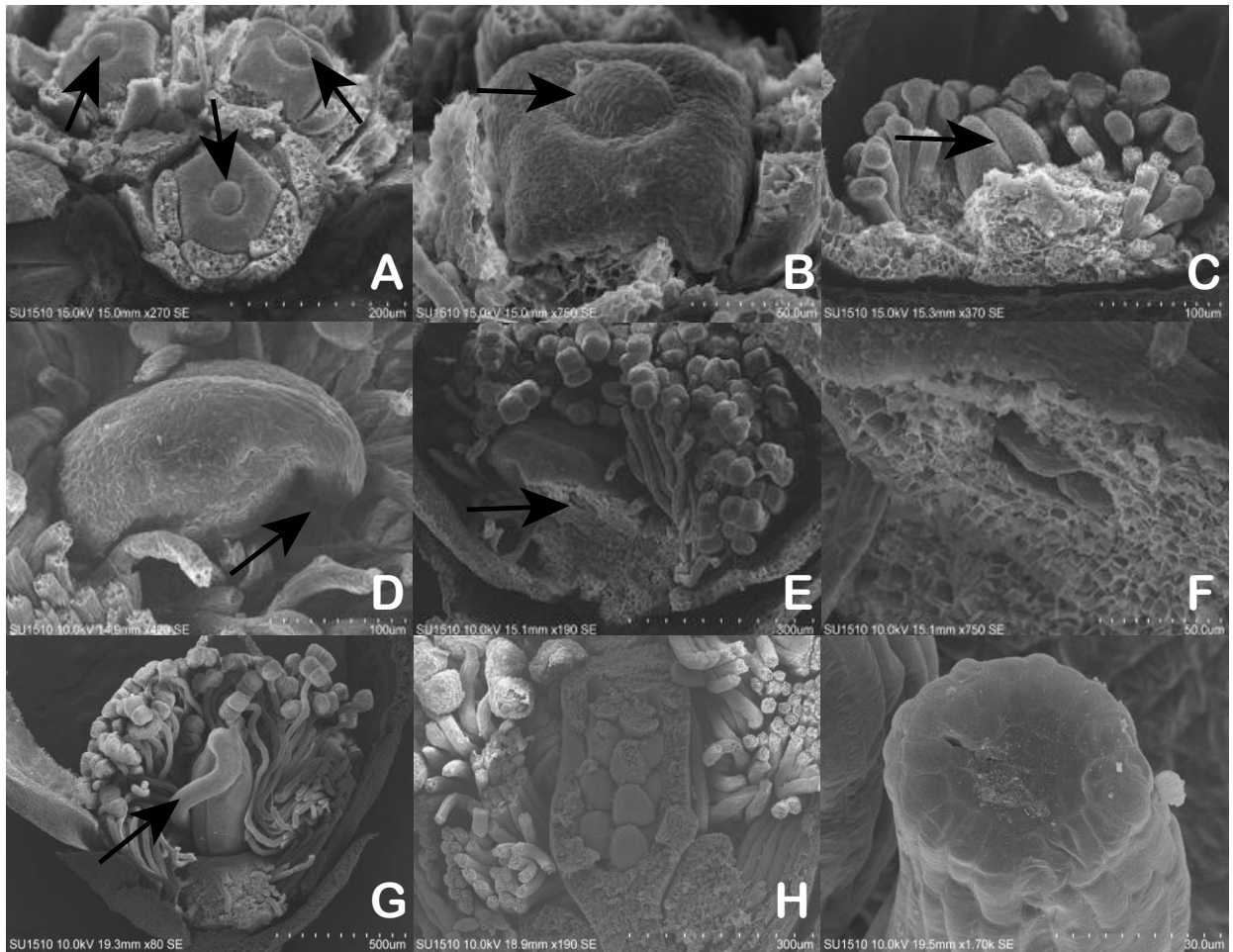


Figura 6. Surgimiento y maduración del gineceo. **A.** Inflorescencia con primordios del gineceo en varias flores (flechas). **B.** Surgimiento del primordio del carpelo, al centro del meristemo floral (flecha). **C.** El primordio del carpelo se ha engrosado y alargado, dando lugar al ovario, con su hendidura (flecha). **D.** El ápice del ovario se ha adelgazado y se comienza a alargar para formar el estilo (flecha). **E.** Cuando apenas comienza la formación del estilo también comienzan a formarse los óvulos (flecha) al interior del lóculo. **F.** Acercamiento al corte del ovario para apreciar mejor los óvulos en formación (flecha). **G.** Conforme se alargan los filamentos de los estambres, también se va elongando el estilo (flecha). **H.** Óvulos maduros dentro de la cavidad del lóculo, cuando el estilo apenas ha crecido un poco. **I.** Estigma indiferenciado.

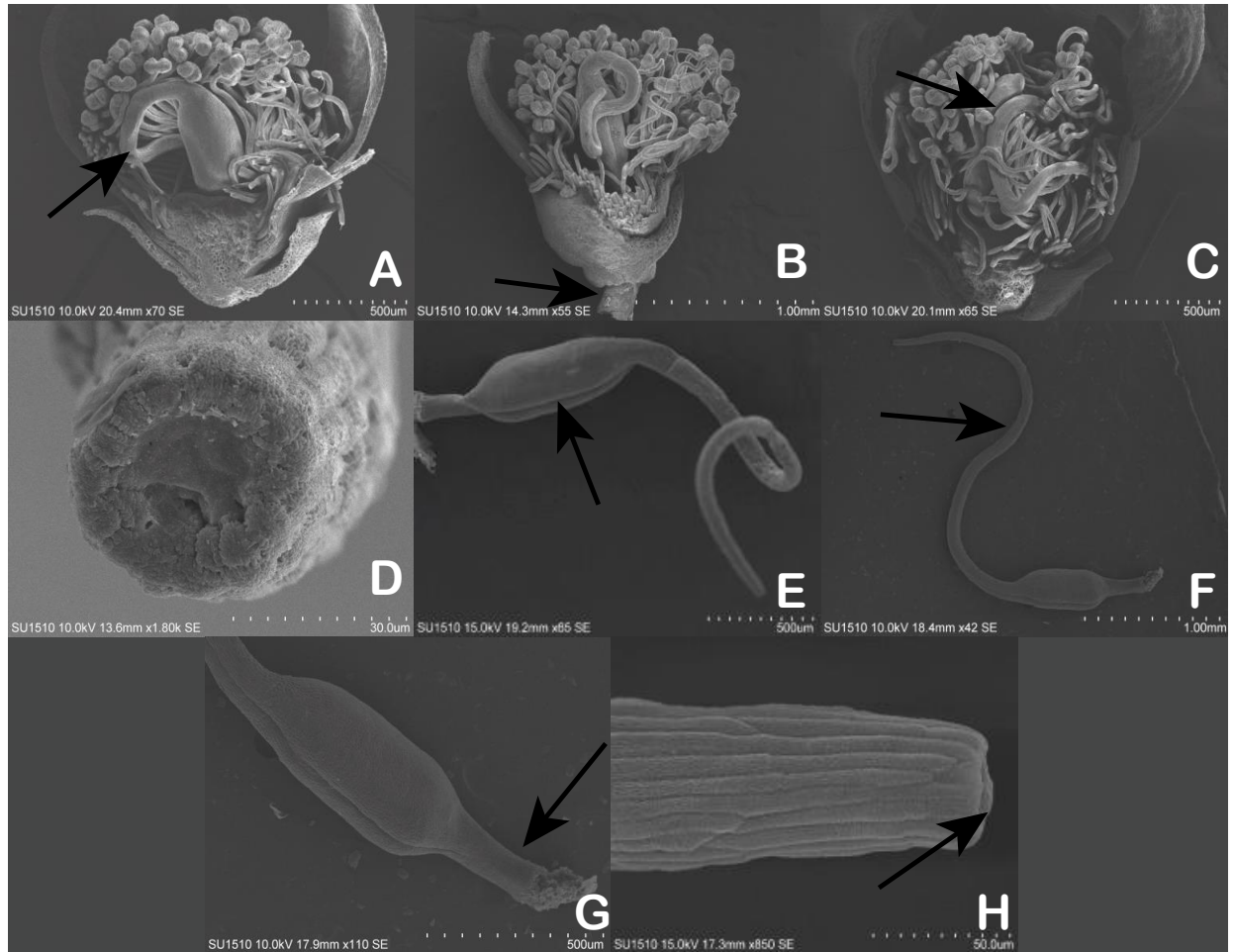


Figura 7. Maduración del carpelo. **A.** El estilo (flecha) continúa alargándose, así como los filamentos de los estambres. **B.** Conforme sigue elongándose el estilo, comienza a plegarse sobre sí mismo. La flecha señala el pedicelo de la flor. **C.** En flores en preantesis, el estilo se pliega completamente sobre sí mismo (flecha), de modo que al momento en que los estambres también se pliegan lo protejan en la parte más interna de la flor. **D.** Acercamiento al estigma completamente diferenciado; tiene forma de copa poco profunda. **E.** Gineceo completamente formado (postantesis) con células glabras. La flecha señala la hendidura que abarca el ovario desde el ápice hasta poco arriba de la base. **F.** Carpelo completo, de células globosas. Se señala el estilo filiforme, el cual, es ligeramente más largo que los filamentos de los estambres. **G.** Acercamiento a la parte basal del carpelo, se observa el ovario con su hendidura y el estipe corto (flecha) con el que cuenta el gineceo. **H.** Acercamiento a la parte más distal del carpelo, en el que se señala la abertura de estigma (flecha).

♂ Flores masculinas

En algunas inflorescencias se encontraron flores funcionalmente masculinas, en las cuales la maduración del carpelo no llegó a término. El desarrollo se detuvo antes de que se formara el estilo, o poco después de que comenzara a formarse (figura 8A-D). Ninguno de estos carpelos presenta estipe, y salvo por un sólo caso (figura 8A), este tipo de flores presentaron un disco estaminal bien desarrollado. Debido a que no se observaron diferencias notables en el surgimiento y desarrollo de los verticilos en ninguno de los ejemplares revisados, se asume que en flores masculinas, dichos procesos son similares a los de las flores hermafroditas.

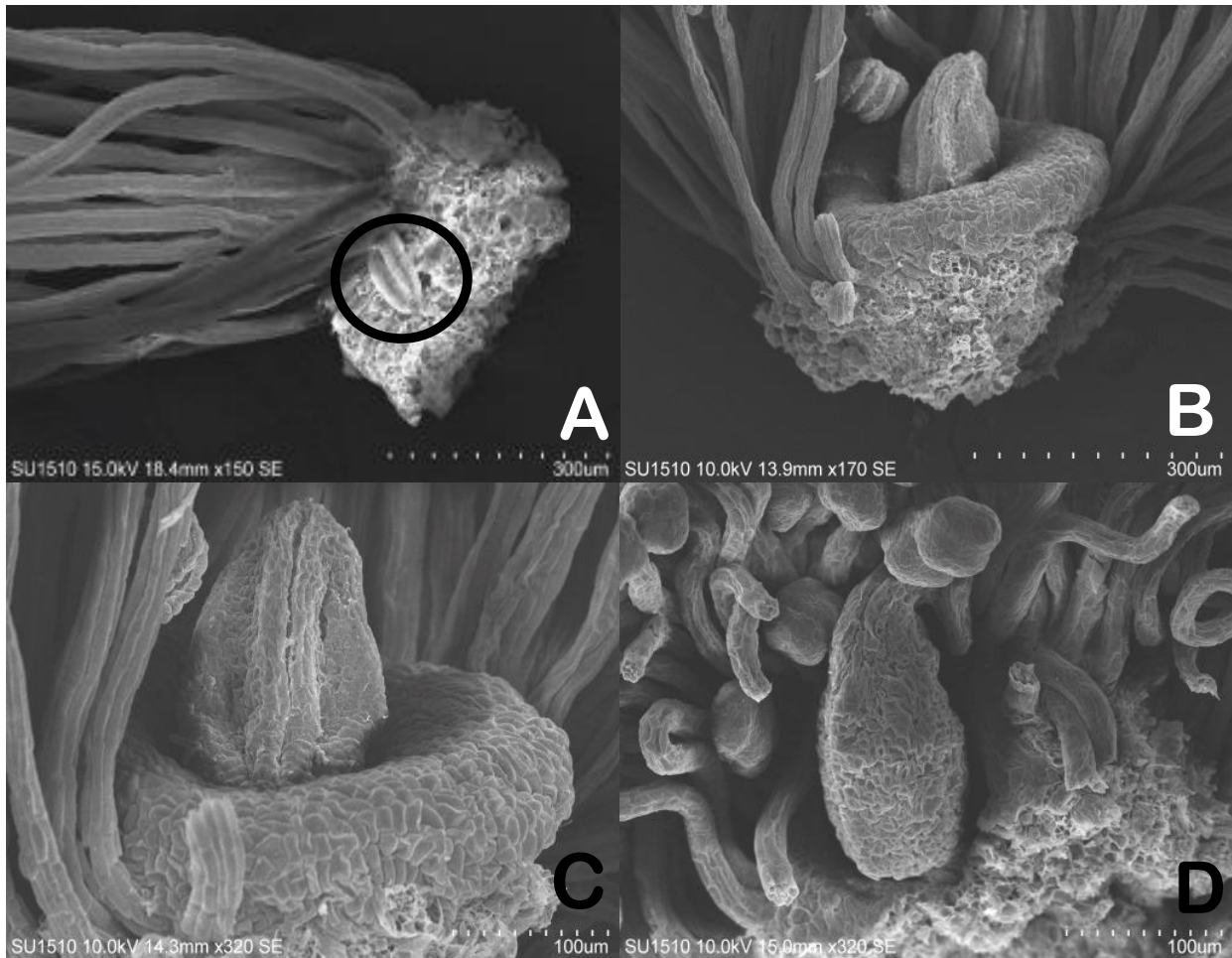


Figura 8. Flores funcionalmente masculinas. **A.** Carpelo rudimentario (círculo), el disco estaminal no se ha formado. **B-C.** Flores en las que la maduración del carpelo se detiene antes

de que se forme el estilo, pero el disco estaminal se observa bien formado. D. Carpelo rudimentario en el que se detuvo su desarrollo poco después de que se empezará a formar el estilo.

🌸 Análisis fenético

Como ya se ha mencionado, *Acaciella angustissima* se encontraba dentro del género *Acacia*, en particular en la sección *Filicinae* del subgénero *Aculeiferum*, sin embargo mediante evidencias morfológicas y moleculares este pequeño grupo fue elevado a rango genérico y se encuentra más relacionado filogenéticamente con las especies de la tribu Ingeae que con las especies del género *Acacia*. Por esta razón en el presente trabajo, se comparan las características de desarrollo floral de la especie estudiada (*A. angustissima*) contra las reportadas para *Acacia berlandieri* (subgénero *Aculeiferum*, Gómez-Acevedo et al., 2007), y *Calliandra angustifolia* (tribu Ingeae, Prenner, 2004) (Tabla 1).

Tabla 1. Comparación entre las características aquí encontradas para *Acaciella angustissima*, *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007) y *Calliandra angustifolia* (Prenner, 2004).

Caracteres	<i>Acaciella angustissima</i>	<i>Acacia berlandieri</i>	<i>Calliandra angustifolia</i>
1. Tipo de inflorescencia	Cabezuela	Cabezuela	Cabezuela
2. Incepción de los meristemos florales en la inflorescencia	Acrópeta	Sincrónica	Acrópeta
3. Maduración de los meristemos florales en la inflorescencia	Ligeramente asincrónica	Sincrónica	Sincrónica

4. Sexualidad de las inflorescencias	Hermafroditas Andromonoicas	Hermafroditas Andromonoicas Masculinas	Hermafroditas Andromonoicas
5. Simetría floral	Radial	Radial	Radial
6. Surgimiento del cáliz	Simultáneo	Unidireccional descendente	Unidireccional descendente
7. Surgimiento de la corola	Simultáneo	Simultáneo	Simultáneo
8. Surgimiento de los estambres	Simultáneo	Sectorial con subsecuente proliferacion simultánea	Helicoidal
9. Estomas en los pétalos	Presentes	Presentes	Ausentes
10. Número de estambres	280-360	91-130	10
11. Fusión en la base del androceo	Ausente	Ausente	Presente
12. Número de granos por poliada	8	16	8
13. Gineceo	Unicarpelar estipitado	Unicarpelar estipitado	Unicarpelar estipitado
14. Forma del estigma	Copa	Copa	Capitado
15. Tricomas en el ovario	Ausentes	Presentes	Ausentes

A partir de las características de desarrollo floral (tabla 1) se elaboró una matriz de codificación (figura 9), en la que no se tomaron en cuenta las características 1, 5, 7 y 13, debido a que son idénticas en las tres especies comparadas y no serían útiles o descriptivas en el análisis fenético, para el cual se utilizó un Análisis de Componentes Principales (PCA), implementado en el programa PAST.

	C2	C3	C4	C6	C8	C9	C10	C11	C12	C14	C15
Acaciella	1	1	0	0	1	1	2	0	1	1	0
Acacia	0	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1
Calliandra	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0

Figura 9. Matriz de codificación de las características del desarrollo floral de *A. angustissima*, *A. berlandieri* y *C. angustifolia*. En las columnas se presentan los caracteres enumerados de acuerdo a la tabla 1.

Mediante el Análisis de Componentes Principales (PCA) se observó, que *A. angustissima* y *A. berlandieri* presentan más similitud en sus características morfológicas que las que presentan *A. angustissima* con *C. angustifolia* (figura 10). Entre las características morfológicas que comparten *A. angustissima* y *A. berlandieri* están: la forma del estigma (copa en ambas especies), la presencia de estomas en los pétalos (ausentes en *C. angustifolia*) y la base del androceo libre (fusionada en *Calliandra*). Por otro lado, entre las características que relacionan a *A. angustissima* con *C. angustifolia* se encuentran: la inyección acrópeta de los meristemas florales en la inflorescencia (sincrónica en *A. berlandieri*), la presencia de ocho granos de polen por poliada (16 en *A. berlandieri*), la sexualidad de las inflorescencias y la ausencia de tricomas en el ovario. Finalmente, se encontraron caracteres morfológicos distintos entre las tres especies como el número de estambres que cada una presenta y el patrón de surgimiento para el mismo verticilo; así como, caracteres únicos de *A. angustissima* con respecto a las otras dos especies, como la maduración ligeramente asincrónica de los meristemas florales en la inflorescencia y el surgimiento simultáneo de los sépalos.

Desarrollo floral de *Acaciella angustissima* (Fabaceae, Caesalpinioideae).

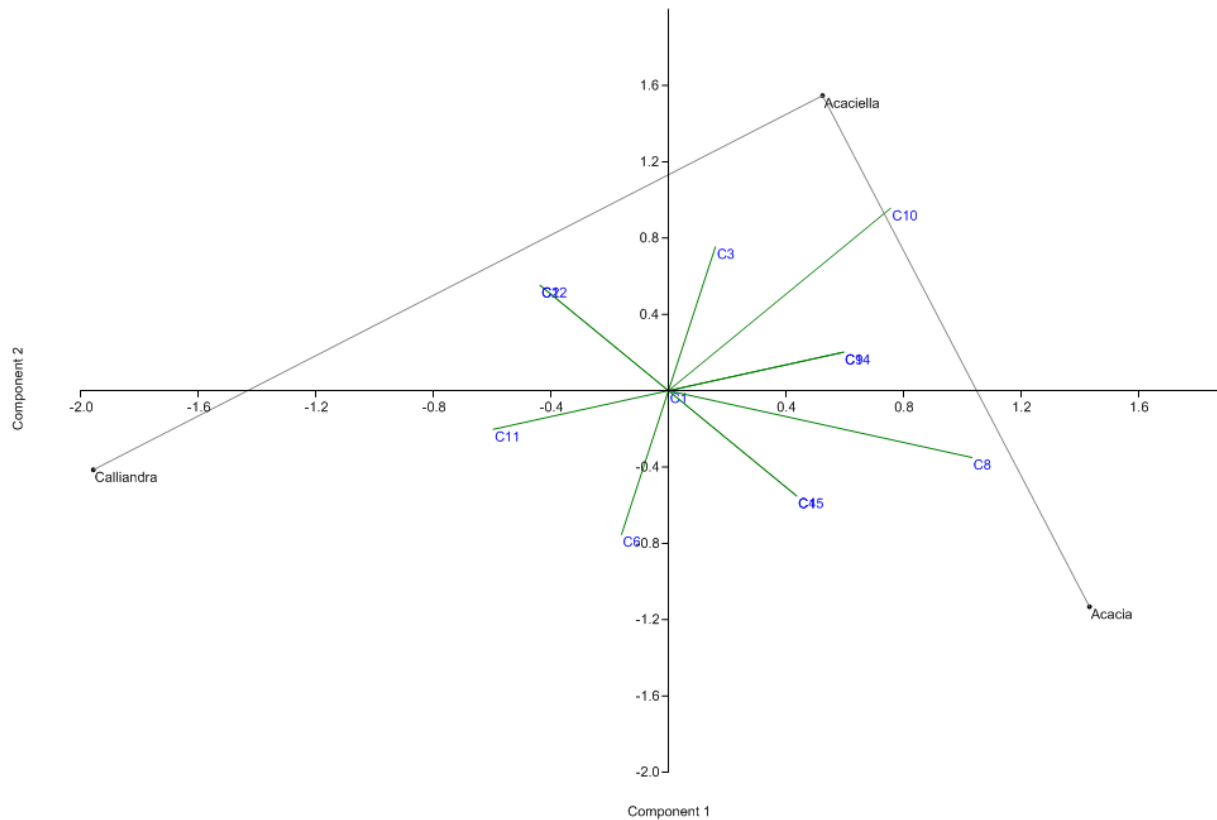


Figura 10. Análisis de Componentes Principales de los caracteres de desarrollo floral contrastados entre *A. angustissima*, *A. berlandieri* y *C. angustifolia*. Tomando en cuenta la codificación de la figura 9.

DISCUSIÓN

Las flores de las tres subfamilias tradicionales de Fabaceae (Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae) difieren en la estivación de los pétalos y sépalos, la fusión, pérdida o incremento de órganos florales y en la simetría floral (Tucker, 2003); la cual, en Mimosoideae es radial, en Papilionoideae zigomórfica y en Caesalpinioideae altamente variable (Tucker, 1987). Sin embargo, como resultado de la nueva clasificación presentada por Azani et al. (2017), estas características podrían no ser diagnósticas para diferenciar a las seis subfamilias propuestas; debido a que incluyen especies de las subfamilias tradicionales, como el caso de Caesalpinioideae, en la que ahora podemos encontrar a Mimosoideae como un clado; sumando sus características a la gran variedad que ya presentaban las caesalpinioideas.

Como se ha ido mencionando, en el trabajo se comparan los patrones de desarrollo floral de *Acaciella angustissima*, *Acacia berlandieri* (Gómez- Acevedo et. Al, 2007) y *Calliandra angustifolia* (Prenner, 2004) con la finalidad de contrastar sus relaciones filogenéticas y fenéticas. De acuerdo con Tucker (1992), el desarrollo floral en Mimosoideae es sincrónico en toda la inflorescencia, particularmente si las inflorescencias se encuentran agrupadas en cabezuelas. Sin embargo, para *A. angustissima*, quien presenta flores en cabezuela, se encontró que es acrópeto y ligeramente asincrónico en toda la inflorescencia, a diferencia de lo reportado por Gómez-Acevedo et al. (2007) y Prenner (2004), quienes mencionan un surgimiento sincrónico en la inflorescencia para *Acacia berlandieri* y *C. angustifolia* respectivamente.

De acuerdo con Gómez-Acevedo et al. (2007), el surgimiento de los órganos florales puede ser considerado entre y dentro de los verticilos. En *A.* se observa que el surgimiento entre los verticilos es acrópeto en los primeros dos (cáliz y corola); sin embargo, se interrumpe esta secuencia cuando el primordio del carpelo surge antes de

que aparezcan los primeros primordios del androceo. Esta “precocidad” del gineceo también es reportada en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007) y *C. angustifolia* (Prenner, 2004), así como en varias especies de leguminosas, entre ellas *Acacia saligna*, *A. pennatula*, *Bauhinia purpurea*, *Dioclea* aff. *ucayalin*, *Erythrina crista-galli*, *Lupinus albus*, *Neptunia pubescens*, *Pisum sativum*, *Pithecellobium dulce*, *Psoralea macrostachya* (Gómez-Acevedo et al., 2007).

∞ Cáliz

Para el clado Mimosoideae se reportan cuatro diferentes tipos de inepción del cáliz helicoidal, simultáneo, bidireccional, unidireccional ascendente y en anillo meristemático, siendo el primer tipo el más frecuente en este grupo de plantas; además, de que los primeros tres tipos son reportados en especies de las tribus Acacieae e Ingeae (Ramírez-Domenech y Tucker, 1990; Gómez et al., 2007; Prenner, 2007). En *Acaciella angustissima* se observó un patrón simultáneo, a diferencia de lo reportado para *Acacia berlandieri* y *Calliandra angustifolia*, en donde la inepción de los primordios del cáliz es unidireccional ascendente (Gómez et al, 2007; Prenner, 2004).

El crecimiento del cáliz en *A. angustissima* es sincrónico hasta que el sépalo medio y los laterales crecen un poco más para que alcancen a cubrir el botón floral por completo y protejan los órganos internos, esto con ayuda de los tricomas unicelulares; esta misma característica fue reportada para *C. angustifolia* (Prenner, 2004), a diferencia de que en dicha especie el sépalo medio es el único que tiene un mayor crecimiento que los otros cuatro sépalos. Por otro lado, en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007) el crecimiento de los cinco sépalos es sincrónico todo el tiempo, pero alcanzan a cubrir toda la flor con ayuda de los prominentes tricomas que presentan en todo el tercio distal de cada sépalo.

∞ Corola

El patrón de surgimiento de la corola encontrado aquí para *Acaciella angustissima* es el simultáneo, y la estivación de la corola es valvada. Ambas características han sido reportadas para todas las especies del clado Mimosoideae de las cuales se dispone un estudio de organógenesis floral (Gómez-Acevedo et al., 2007; Prenner, 2004; Tucker, 1987), y dada su constancia en el clado, puede ser considerado como un carácter diagnóstico altamente conservado.

Por otro lado, se ha observado que algunas especies del clado Mimosoideae presentan un tubo en la parte basal de la corola, como en *Calliandra angustifolia* (Prenner, 2004), lo cual se observó también en *A. angustissima*, aunque el tubo abarca aproximadamente un cuarto de longitud total. A diferencia de lo anterior, en *Acacia berlandieri* el tubo es inexistente y cada pétalo es libre (Gómez-Acevedo et al., 2007).

En estadios maduros, el interior de los pétalos de *Acaciella angustissima* presentan papilas y tricomas unicelulares en los ápices, así como múltiples estomas en toda la parte adaxial. Cabe resaltar que estas estructuras son apreciables con el uso del MEB, mientras que para otras especies, son apreciables a simple vista, como en el caso de *Cojoba haematoloba*, taxón perteneciente a la tribu Ingeae (Rico-Arce, 1991). La presencia de tricomas es de particular importancia ya que en la diagnosis de *A. angustissima* se menciona una corola glabra (Rico-Arce y Bachman, 2006), sin embargo, los tricomas que presenta son pocos y de tamaño pequeño, lo que los hace perceptibles sólo con el uso del MEB.

Al respecto, De Barros et al. (2017) observaron tricomas secretores en los órganos reproductivos de varias plantas de la familia Fabaceae y aunque su presencia es una

condición amplia dentro de la familia, su distribución y morfología son altamente variables y tienen un valor sistemático potencial para algunos grupos. Por otro lado, de acuerdo con la clasificación de Azani et al. (2017) y los estudios descriptivos que se han realizado con anterioridad en leguminosas, encontramos que los tricomas pueden presentarse en los pétalos de varias especies de cualquiera de las subfamilias y pueden variar en su morfología, abundancia y función (Rico-Arce, 1990; Tucker, 2000; Prenner y Klitgaard, 2008; Prenner et al., 2015). Dentro del clado Mimosoideae varias especies presentan pocos tricomas unicelulares o en forma de papilas en los ápices de los pétalos, como en la especie aquí estudiada, en *Acacia pennatula* (Gómez-Acevedo et al., 2007) y en *Calliandra angustifolia* (Prenner, 2004), los cuales podrían fungir para dar cohesión a la corola hasta el momento de la antesis. Mientras que para otras especies, como en *Acacia berlandieri*, los tricomas presentes en los ápices son abundantes, largos, delgados y con aceites en su interior, lo cual podría corresponder con alguna función posterior a la antesis, como la atracción de polinizadores (Gómez-Acevedo et al., 2007).

Por otra parte, la presencia de estomas en los órganos florales no ha sido reportada con regularidad en las especies de la familia Fabaceae, por ejemplo, Prenner et al. (2015) los mencionan en la parte inferior del hipantio de *Petaladenium urceoliferum*. Sin embargo, Prenner y Klitgaard (2008) los reportan en la superficie adaxial del pétalo abaxial de *Duparquetia orchidaceae*, y su presencia en la parte adaxial en la corola de *A. angustissima* podría corresponder con la emisión de fragancias, como lo sugerido para *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007), aunque se requiere de un mayor estudio para su corroboración.

☞ Androceo

Dentro del clado Mimosoideae, las tribus Acacieae e Ingeae se caracterizan por presentar multiestamena, no obstante, debido al gran número de estambres, son pocos

los trabajos que reportan el patrón de inyección de los mismos. Para la tribu Acacieae, Gómez-Acevedo et al., (2007) reportaron para tres especies de *Acacia*, variaciones en la inyección de los primeros primordios de estambres, seguido de una inyección lateral-acrópeta para el resto de los estambres. En contraparte, para la tribu Ingeae, Prenner (2004) menciona que en *Calliandra angustifolia*, la inyección de los primordios de estambres es helicoidal y con dos variantes, ya sea en sentido de las manecillas del reloj, o en contra. Es importante resaltar que *C. angustifolia* no es multiestaminada, y cuenta sólo con 10 estambres. A diferencia de los reportes anteriores para ambas tribus, la inyección de los primordios del androceo en *Acaciella angustissima* es simultánea, aunque su aparición sucede una vez que se ha formado un pequeño engrosamiento y alargamiento de la zona del androceo. Este patrón no había sido reportado con anterioridad para el clado Mimosoideae.

De acuerdo con Gómez et al. (2007), la mayoría de las especies de Fabaceae 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. *A. angustissima* presenta anteras dorsifijas, así como las dos especies con que se compara (*Acacia berlandieri* y *C. angustifolia*) (Gómez et al., 2007; Prenner, 2004).

Por otra parte, los filamentos de *A. angustissima* se conforman de células globosas y glabras, mientras que las células que conforman la biteca son ornamentadas. En *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007) y *C. angustifolia* (Prenner, 2004) se reportan células globosas y glabras en filamento y tecas. Además en *A. berlandieri* se observa una apreciable diferencia entre los tamaños de los filamentos, esto relacionado con su surgimiento, mientras que en *C. angustifolia* se observa un mismo tamaño para todos los

estambres, esto a pesar, de sus diferencias en el surgimiento; sin embargo, en *A. angustissima*, a pesar de su surgimiento simultáneo, los filamentos son de diferente tamaño, siendo los de mayor longitud los que se encuentran cercanos a los pétalos.

Otra característica a comparar es la fusión de los filamentos en su base, que como Grether (2006) reporta, sólo es característica de la tribu Ingeae, como en el caso de *C. angustifolia* (Prenner, 2004), mientras que las especies de la tribu Acacieae mantienen sus múltiples filamentos de manera libre; esto se observa en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007) y *A. angustissima* en donde los filamentos se encuentran siempre libres y sólo presentan un plegamiento en preantesis para su acomodo.

Finalmente, Rico-Arce y Bachman (2006) mencionan que las especies del género *Acaciella* presentan un nectario en forma de anillo alrededor del estipe del gineceo; y este carácter lo comparten con especies del subgénero *Aculeiferum*. Este hecho se corroboró de *A. angustissima* y *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007), ya que ambas especies presentan dicho anillo completamente formado en preantesis.

☞ Gineceo

Azani et al. (2017) mencionan que las características conspicuas de la familia, con pocas excepciones, son: un único carpelo superior con un lóculo, placentación marginal y generalmente de dos a muchos óvulos dispuestos en dos filas alternas en una sola placenta, y como ya se mencionó, las tres especies comparadas (*Acaciella angustissima*, *Acacia berlandieri* y *Calliandra angustifolia*) cuentan con un único carpelo, y el surgimiento de su primordio es precoz en las tres especies tal y cómo se ha reportado para otras leguminosas.

Por otro lado, se ha observado que en especies del género *Acacia*, el estilo se va plegando sobre sí mismo conforme va creciendo; esto se reportó para *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007) y también se observó esta característica en *A. angustissima*; mientras que en *C. angustifolia*, el estilo crece y se pliega en dirección adaxial para enrollarse alrededor de sí mismo. Kenrick y Knox (1981) señalan que el plegamiento que presentan las acacias pudo ser una adaptación para asegurar la rápida ejerción del estilo e inmediata receptividad del estigma para la captura de polen.

De acuerdo con Gómez-Acevedo et al. (2007) los estigmas de las especies del clado Mimosoideae están clasificados como húmedos no papilados. Y la forma del estilo y estigma de las especies de *Acacia* parecen ser notablemente uniformes; esto lo observó en *Acacia berlandieri*, en la que, el sitio receptivo del estigma tiene una forma cóncava con un borde cutinizado. Esta característica también se observó en *A. angustissima*. Por otro lado, Prenner (2004) reportó un estigma expandido y capitado en *C. angustifolia*. Se debe señalar, que en las tres especies, el estigma es la última estructura en formarse y se observa en etapas previas a la antesis.

Al contrastar el gineceo, en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al., 2007) se reporta un ovario ligeramente constreñido en la parte media y con múltiples tricomas; mientras que en *C. angustifolia* (Prenner, 2004) y en *A. angustissima* el carpelo es completamente glabro.

Finalmente, al hacer el análisis fenético se observó que *A. angustissima* presenta una mayor similitud con *A. berlandieri* que con *C. angustifolia*, por lo que, se debe resaltar que este resultado es a nivel morfológico, mientras que a nivel molecular la especie en cuestión tiene mayor cercanía filogenética con las especies de la tribu Ingeae, tal y como lo reportan Gómez-Acevedo et. al (2010).

CONCLUSIONES

- ∞ Se presenta por primera vez un estudio sobre el desarrollo floral de *Acaciella angustissima*, contribuyendo significativamente al conocimiento de la formación de los verticilos florales a partir del meristemo floral.
- ∞ Se describe el desarrollo ligeramente asincrónico de las inflorescencias además de los patrones de surgimiento; siendo entre los verticilos acrópeta en cáliz y corola, aunque es interrumpido cuando el primordio del carpelo surge antes de que aparezcan los primeros primordios del androceo. Esto también se observa en la especie de la tribu Ingeae y del subgénero *Aculeiferum*.
- ∞ El patrón de surgimiento es simultáneo en cáliz, corola y androceo. Para este último se reportaba que para Acacieae e Ingeae el surgimiento simultáneo de primordios de estambres era con “proliferación sectorial”, en la especie estudiada la inserción de los estambres es simultánea.
- ∞ El cáliz y corola de *Acaciella angustissima* habían sido reportados como glabros, sin embargo, presentan pocos tricomas pequeños, caracteres que sólo resultaron visibles al MEB.
- ∞ Para el androceo se reporta un disco estaminal presente en la flor, el cual, es reportado anteriormente como una característica del género *Acaciella* y compartido con el subgénero *Aculeiferum*.
- ∞ Se reporta que aunque *Acaciella angustissima* presenta una relación filogenética más cercana a las especies de la tribu Ingeae (*Calliandra angustifolia*), a nivel morfológico, sus características referentes a los patrones de desarrollo floral son más similares a los reportados para el género *Acacia* (*A. berlandieri*).

LITERATURA CITADA

- ☞ Álvarez-Buylla, E. (2002). La diversidad de las formas vegetales variaciones sobre un mismo tema. *Ciencias* 65.18-28.
- ☞ Azani N., M. Babineau, C.D. Bailey, H. Banks, A. Barbosa, R. Barbosa, J.S. Boatwright, L.M. Borges, G.K. Brown, A. Bruneau, E. Candido, D. Cardoso, K-F Chung, R.P. Clark, A.S. Conceição, M. Crisp, P. Cubas, , A. Delgado, K.G. Dexter, J.J. Doyle, J. Duminil, A.N. Egan, M. Estrella, M.J. Falcão, D.M. Filatov, A.P. Fortuna-Pérez, R.H. Fortunato, E. Gagnon, P. Gasson, J. Gastaldello, A.M. Goulard, B. Gunn, D. Harris, E. Haston, J.A. Hawkins, P.S. Herendeen, C.E. Hughes, J.R.V. Iganci, F. Javadi, S.A. Kanu, S. Kazempour-Osaloo, G.C. Kite, B.B. Klitgaard, F.J. Kochanovski, E.J.M. Koenen, L. Kovar, M. Lavin, M. Roux, G.P. Lewis, H.C. Lima, M.C. López-Roberts, B. Mackinder, V.H. Maia, V. Malécot, V.F. Mansano, B. Marazzi, M. Mattapha, J.T. Miller, C. Mitsuyuki, T. Moura, D.J. Murphy, M. Nageswara-Rao, B. Nevado, D. Neves, D.I. Ojeda, R.T. Pennington, D.E. Prado, G. Prenner, L. Paganucci, G. Ramos, F.L. Ranzato, P.G. Ribeiro, M.L. Rico-Arce, M.J. Sanderson, J. Santos-Silva, W.M.B. São-Mateus, M.J.S. Silva, M.F. Simon, C. Sinou, C. Snak, E.R. Souza, J. Sprent, K.P. Steele, J.E. Steier, R. Steeves, C.H. Stirton, S. Tagane, B.M. Torke, H. Toyama, D.T. Cruz, M. Vatanparast, J.J. Wieringa, M. Wink, M.F. Wojciechowski, T. Yahara, T. Yi y E. Zimmerman. (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66(1), 44-77.
- ☞ Barrón Pacheco, F.B. (2017). *Desarrollo floral de Echinocereus mombergerianus (Cactaceae)*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- ☞ De Barros, T. C., Marinho, C. R., Donizete P. G., Vilella P. J. y Teixeira, S. (2017). Beyond pollination: Diversity of secretory structures during flower development in different legume lineages. *Acta Botanica Brasílica*. 31 (3): 358-373.

- ☞ Figueroa, C., Salazar, G.A., Terrazas, T. y Dávila, P. (2011). Estructura y desarrollo del ginostemio en *Dichromanthus michuacanus* (Orchidaceae, Spiranthinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, 73-82.
- ☞ Garzón- Venegas, J. y Orozco, C. I. (2006). Organogénesis floral en *Acnistus arborescens*, *Dunalia solanácea*, *Deprea bitteriana*, *Larnax glabra* y *Larnax hawkesii*- Tribu Physaleae (Solanaceae). *Caldasia* 28(2), 227-242.
- ☞ Gómez-Acevedo, S. L., Magallón, S. y Rico-Arce, L. (2007). Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 55: 31-40.
- ☞ Gómez-Acevedo, S.L., Rico-Arce, L., Delgado-Salinas, A., Magallón, S. y L.E. Eguiarte, 2010. Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomyrmex*: Phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 393-408
- ☞ Grether, R., Martínez-Bernal, A., Luckow, M. y Zárata, S. (2006). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 44 Mimosaceae, Tribu Mimoseae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México 80pp.
- ☞ Guízar-Nolazco, E., Granados-Sánchez, D. y Castañeda-Mendoza, A. (2010). Flora y Vegetación en la porción sur de la Mixteca Poblana. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 16(2), 95-118.
- ☞ Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 9 p.
- ☞ Kenrick, J. y Knox, R. B. (1981). Structure and histochemistry of the stigma and style of some Australian species of *Acacia*. *Australian Journal of Botany* 29: 733-745.
- ☞ Lewis, G., Schrire, B., MacKinder, B. y Lock, M. (2005). Legumes of the World. *The Royal Botanic Gardens, Kew*. 529 pp.
- ☞ Miller, J. T. y Seigler, D. S. (2012). Evolutionary and taxonomic relationships of *Acacia* s.l. (Leguminoae: Mimosoideae). *Australian Systematic Botany* 25: 217-224.

- ☞ Noriega P., K. (2017). *Desarrollo floral en Solanum tridynamum Dunal (Solanaceae)*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- ☞ Orwa, C., Mutua, A., Kindt, R., Jamnadass, R. y Anthony, S. (2009). *Agroforestry Database: a tree reference and selection guide version 4.0*. World Agroforestry Centre, Kenya.
- ☞ Pérez, E. y Pliego Y. (1992). El Timbre (*Acacia angustissima* [Mill.] Kuntze) una especie con potencial curtiente a nivel industrial. *Revista de Geografía Agrícola* 159-162.
- ☞ Prenner, G. (2004). Floral ontogeny in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) and its systematic implications. *International journal of plant sciences* 165(3): 417- 426.
- ☞ Prenner, G. y Klitgaard, B. (2008). Towards unlocking the deep nodes of Leguminosae: floral development and morphology of the enigmatic *Duparquetia orchidacea* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *American journal of botany* 95(11): 1349- 1365.
- ☞ Prenner, G., Cardoso, D., Zartman, C. E. y P. de Queiroz, L. (2015). Flowers of the early-branching papilionoid legume *Petaladenium urceoliferum* display unique morphological and ontogenetic features. *American journal of botany* 102(11): 1780-1793.
- ☞ Ramírez-Domenech, J. I. y Tucker S. C. (1990). Comparative ontogeny of the perianth in mimosoid legumes. *American Journal of Botany* 77(5): 624-635.
- ☞ Rico-Arce, M. L. (1990). New species, combinations and synonyms for *Zygia*, *Cojoba*, *Marmaroxylon* and *Pithecellobium* (Leguminosae- Mimosoideae, Ingeae). *Kew Bulletin* 46(3): 493- 521.
- ☞ Rico-Arce, M.L. (2001). El género *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae) en el estado de Oaxaca, México. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58(2), 251-302.
- ☞ Rico-Arce, M.L. y Bachman S. (2006). A taxonomic revision of *Acaciella* (Leguminosae, Mimosoideae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(2), 189-244.

- ☞ Rincón-Rosales, R. y Gutiérrez-Miceli, F.A. (2008). Características biológicas de *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose en su hábitat natural y evaluación de su potencial cortical en Chiapas, México. *Agrociencia* 42(1), 129-137.
- ☞ Ruiz-Valdiviezo, V.M., Rincón-Rosales, R. y Gutiérrez-Miceli, F. (2009). Effects of inorganic fertilizers and Rhizobial inoculation on growth, nodulation and tannin content of *Acaciella angustissima*. *Gayana Botanica* 66 (2), 205-216.
- ☞ Sousa, M. S. y Delgado S. A. (1993). Mexican Leguminosae phytogeography, endemism, and origins. En *Ramamdorthy T.P; Bye R., Lot. A., Fa J. Eds. Biological diversity of Mexico; origins and distributions* (pp. 459-512). Oxford University Press. New York.
- ☞ Téllez Valdés, O. (2009). Leguminosas en: *La Diversidad Biológica del Estado de México* (pp. 195-198). Estudio de Estado. (Ceballos, G., R. List, G. Garduño, M. J. Muñozcano Quintanar, R. López Cano y E. Collado, compiladores) UNAM - Instituto de Ecología - FES Iztacala - Conabio - Gobierno del Estado de México, Toluca, Estado de México (ISBN: 970-9745-00).
- ☞ Tucker, S. C. (1984). 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. (1987). Floral initiation and development in legumes. In: C. H. Shirton (ed.). *Advances in Legume Systematics* 3. Pp. 83-239. Royal Botanic Gardens, Kew.
- ☞ Tucker, S. C. (1992). The role of floral development in studies of legume evolution. *Canadian Journal of Botany* 70, 692- 700.
- ☞ Tucker, S.C. (2000). Floral development in Tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American journal of botany* 87(10): 1385-1407.
- ☞ Tucker, S. C. (2003). Floral Development in Legumes. *Plant Physiology* 131, 911-926.

- ☞ Villaseñor, J. L. (2016). Taxonomy and systematics Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.
- ☞ Zaia, H.A.B.A. (2004). *Desenvolvimento floral de Caesalpinia echinata LAM, Caesalpinia peltophoroides Benth e Caesalpinia férrea Var. Leyotachia Benth. (Fabaceae/Caesalpinioideae)*. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.