

DESARROLLO FLORAL DE *ACACIELLA ANGUSTISSIMA*
(LEGUMINOSAE: CAESALPINIOIDEAE: ACACIEAE)
FLORAL DEVELOPMENT OF *ACACIELLA ANGUSTISSIMA*
(LEGUMINOSAE: CAESALPINIOIDEAE: ACACIEAE)

 DANIELA RICO-ALVARADO* y  SANDRA GÓMEZ-ACEVEDO

Unidad de Morfología y Función, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepanitla, México.

*Autor para correspondencia: dricoolva@gmail.com

Resumen

Antecedentes: *Acaciella* (Mill.) Britton & Rose es un género neotropical, cuyas especies se encontraban dentro del subgénero *Aculeiferum* (tribu Acacieae) debido a similitudes morfológicas. Estudios moleculares reflejan relaciones filogenéticas cercanas con el género *Calliandra* (tribu Ingeae). Actualmente se carece de estudios del desarrollo floral para *Acaciella*, lo cual podría proveer de evidencias morfológicas relacionadas con la historia evolutiva de ambas tribus.

Preguntas: ¿Los patrones de desarrollo floral de *Acaciella angustissima* serán similares a lo reportado para especies de las tribus Acacieae e Ingeae?

Especie de estudio: *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose

Sitio de estudio: Pie de Vaca, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, mayo de 2014.

Métodos: Botones florales e inflorescencias maduras fueron colectadas y disectadas para su observación con el microscopio electrónico de barrido.

Resultados: Especie andromonoica con flores agrupadas en cabezuelas. La maduración de las inflorescencias es acrópeta y ligeramente asincrónica. Las flores son actinomorfas y presentan un nectario floral en la base de los filamentos. El patrón de surgimiento de los primordios es simultáneo en el perianto y en el androceo. El surgimiento del carpelo es precoz, previo a la aparición de los primordios de estambres, aún en las flores masculinas.

Conclusiones: *A. angustissima* presenta características ontogenéticas particulares, como la maduración asincrónica de los meristemas florales en la inflorescencia y el surgimiento simultáneo del androceo. Comparte con la tribu Ingeae el surgimiento acrópeta de los meristemas florales en la inflorescencia y con Acacieae e Ingeae la inserción simultánea de la corola y la aparición precoz del carpelo.

Palabras clave: *Aculeiferum*, asincrónico, Ingeae, nectario, tricomas.

Abstract

Background: *Acaciella* (Mill.) Britton & Rose is a Neotropical genus, whose species were within the subgenus *Aculeiferum* (tribe Acacieae), due to morphological similarities. Molecular studies reflect a close phylogenetic relationship with the genus *Calliandra* (tribe Ingeae). At present, studies of floral development are lacking for *Acaciella*, which could provide morphological evidence related to the evolutionary history of both tribes.

Questions: Will the floral development patterns of *Acaciella angustissima* be similar to those reported for species of Acacieae and Ingeae tribes?

Studied species: *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose

Study site and dates: Pie de Vaca, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico, May 2014.

Methods: Flower buds and mature inflorescences were collected and dissected for their observation with the scanning electron microscope.

Results: Andromonoecious species with flowers in capitate inflorescences. The inflorescence maturation is acropetal and slightly asynchronous. The flowers are actinomorphic and have a floral nectary at the base of the filaments. The patterns of inception are simultaneous in the perianth and the androecium. The carpel inception is precocious, prior to the appearance of stamen buds, even in male flowers.

Conclusions: *A. angustissima* has particular ontogenetic characteristics, such as the asynchronous maturation of the flower meristems in the inflorescence and the simultaneous emergence of the androecium. It shares with the tribe Ingeae the acropetal inception of the floral meristems in the inflorescence, and with Acacieae and Ingeae the simultaneous inception of the corolla and the precocious inception of the carpel.

Keywords: *Aculeiferum*, asynchronous, Ingeae, nectary, trichomes.

A*caciella* (Mill.) Britton & Rose es un género neotropical de leguminosas perteneciente al clado Mimosoideae, subfamilia Caesalpinioideae (Azani *et al.* 2017), tribu Acacieae (Rico-Arce & Bachman 2006). Cuenta con 15 especies que se caracterizan por presentar un nectario floral en forma de anillo, ubicado entre los estambres y el ovario, carácter compartido con especies del anterior subgénero *Aculeiferum* (ahora género *Senegalia*, Seigler *et al.* 2006). Anteriormente *Acaciella* se ubicaba en dicho subgénero, dentro del género *Acacia s.l.*, debido a la poliandria de las especies, sin embargo mediante evidencias morfológicas (como la ausencia de espinas, aguijones, nectario extrafloral y glándulas estaminales, así como la presencia de poliadas con ocho granos de polen) y moleculares, el grupo fue elevado a rango genérico (Rico-Arce & Bachman 2006) y ha sido relacionado filogenéticamente con la tribu Ingeae, particularmente con especies del género *Calliandra* (Gómez-Acevedo *et al.* 2010).

La especie más representativa de *Acaciella* es *A. angustissima* (Mill.) Britton & Rose con amplia distribución, desde el sur de los Estados Unidos de América hasta América del Sur (Rico-Arce & Bachman 2006), siendo frecuente en condiciones de perturbación, como un componente de vegetación secundaria (Guízar-Nolazco *et al.* 2010). En México, se ha reportado en Oaxaca, Coahuila, Tamaulipas, Puebla y Chiapas, estados donde el deterioro de los ecosistemas es muy notorio (Rico-Arce 2001, Rincón-Rosales & Gutiérrez-Miceli 2008). En cuanto a sus características y aprovechamiento es poco lo que se conoce (Rincón-Rosales & Gutiérrez-Miceli 2008), sin embargo, es considerada 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. Debido a ello es reconocida como un recurso económicamente importante por su alto valor forrajero, forestal, industrial y silvícola (Pérez & Pliego 1992, Ruiz-Valdiviezo *et al.* 2009). A pesar de su importante papel ecológico, ha sufrido un uso indiscriminado y se ha convertido en un taxón vulnerable (Vargas Hernández & Munguía Fragozo 2011).

Por otra parte, los estudios de ontogenia floral en grupos con amplia variación morfológica, como la familia Leguminosae (Azani *et al.* 2017), han sido limitados, no obstante, aún representan un campo en crecimiento con mucho aporte en aspectos de evolución floral (Tucker 2003, Gómez-Acevedo *et al.* 2007, Naghiloo *et al.* 2012). En el caso de *Acaciella*, a nivel de desarrollo floral no se ha realizado ningún trabajo, por lo que aún no se conocen las similitudes o diferencias existentes en comparación con los grupos con los que ha sido relacionado, es decir, el subgénero *Aculeiferum* y el género *Calliandra*.

El objetivo del presente trabajo fue contrastar los patrones de ontogenia floral de *Acaciella angustissima* contra los descritos para *Acacia berlandieri* Benth. (subgénero *Aculeiferum*, Gómez-Acevedo *et al.* 2007) y *Calliandra angustifolia* Spruce ex Benth. (Prenner 2004), buscando ampliar el conocimiento y la percepción que se tiene sobre el género *Acaciella*.

Materiales y métodos

Se colectaron flores e inflorescencias de *Acaciella angustissima* en varias etapas de desarrollo en el mes de mayo de 2014, en Pie de Vaca (97° 55' O y 18° 35' NE), Colonia Morelos, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Las muestras fueron preservadas en etanol al 70 %. Posteriormente, se realizaron varias disecciones de flores en anthesis y de inflorescencias con botones florales en diferentes estadios, bajo un microscopio estereoscópico (Luxeo 4Z, LABOMED, Auburn Court Fremont, CA, Estados Unidos de América). Las muestras 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, Quorum Technologies Ltd, Lewes, Reino Unido). El material seco fue adherido a portamuestras de aluminio, y se recubrió con oro utilizando un metalizador / evaporador (Quorum Q150R ES, Quorum Technologies Ltd, Lewes, Reino Unido). Las observaciones y fotografías se realizaron con microscopio electrónico de barrido (MEB) (Hitachi SU1510, High-Technologies Corporation, Tokyo, Japan).

A partir del material fotográfico se analizaron diversos caracteres considerados como diagnósticos por Tucker (1987) como: 1) número de partes florales, 2) orden de inicio y maduración, 3) simetría floral, 4) posición y relación entre órganos, 5) fusión, 6) pérdida y/o incremento de órganos. Asimismo, se consideraron otros caracteres impor-

tantes para la comparación entre *Acaciella angustissima* y las especies ya reportadas (*Acacia berlandieri* Gómez-Acevedo *et al.* 2007, y *C. angustifolia* Prenner 2004), como: 1) orden de desarrollo de los meristemos en las inflorescencias, 2) presencia de tricomas o estomas en las diferentes piezas florales, 3) forma del estigma, 4) presencia o ausencia del nectario floral en forma de anillo.

Resultados

Acaciella angustissima presenta inflorescencias en fascículos axilares conformados por cabezuelas, integradas por 10-12 flores pediceladas con simetría actinomorfa. Las flores son en su mayoría hermafroditas, y en algunos casos se encontraron flores funcionalmente masculinas, con un gineceo rudimentario, por lo que es una especie andromonoica. Ambos tipos de flores constan de cáliz y corola con 5 piezas florales respectivamente; un androceo que incluye 280 - 360 estambres con filamentos libres entre sí, pero unidos por la base al nectario anular; y un gineceo con un carpelo estipitado en el centro de la flor. La inserción de los meristemos en la inflorescencia es acrópeta y su maduración es ligeramente asincrónica (Figura 1A). Los patrones de surgimiento y maduración floral se describen a continuación para cada verticilo.

Cáliz. Al iniciar el desarrollo de las piezas florales, el botón floral mide aproximadamente 59 μm , el patrón de inserción del cáliz es simultáneo, ubicándose el sépalo medio en posición adaxial (Figura 1B). Conforme crecen los primordios, se engrosan y curvan hacia el centro de la flor, siendo notoria la fusión congénita en la base de los mismos, quedando libre la parte apical y apreciando, desde este momento, el pedicelo floral (Figura 1C). El crecimiento de los cinco sépalos es sincrónico; sin embargo, el sépalo medio y los laterales presentan un ligero aumento de tamaño (Figura 1D), los mismos continúan desarrollándose en esta forma hasta que los ápices se tocan unos con otros y cubren las piezas de los verticilos internos (Figura 1E). Presenta algunos tricomas simples en el ápice y en los bordes laterales de cada lóbulo (Figura 1E), los cuales se mantienen hasta los estadios maduros (Figura 1F). En la antesis, el cáliz mide alrededor de 0.94 mm de largo, se encuentra fusionado en tres cuartas partes de su longitud formando un tubo; los lóbulos miden 0.11 mm de forma que, el tubo mide alrededor de 0.83 mm. El cáliz es prácticamente glabro y la epidermis de las células que lo conforman carece de ornamentación.

Corola. El surgimiento de los pétalos es simultáneo y los cinco primordios que lo integran surgen de manera alterna al cáliz (Figura 1H). El pétalo medio se encuentra opuesto al sépalo medio, es decir, en posición abaxial. En estadios tempranos, cada pétalo permanece libre (Figura 1I) y posteriormente, los primordios se hacen prominentes y comienzan a curvarse hacia el centro del meristemo floral. Algunos pétalos presentan papilas en los ápices adaxiales desde estadios intermedios (Figura 1J) y las mantienen hasta su madurez (Figura 1K), incluso si no se presentan, el espacio que ocuparían es apreciable (Figura 1L). En la antesis, los pétalos son de mayor tamaño (2.25 mm) que los sépalos, y están fusionados basalmente formando un pequeño tubo (0.65 mm), por lo que sobresale la parte libre de cada pétalo, la cual mide en promedio 1.60 mm (Figura 1M). En flores maduras, la parte externa de los pétalos presentan células epidérmicas globosas con paredes lisas, mientras que al interior se puede apreciar la presencia de numerosos estomas dispersos (Figura 1N-O).

Androceo. El espacio correspondiente al androceo queda delimitado en cinco sectores antesépalos, desde estadios tempranos, cuando los pétalos han crecido apenas un poco (Figura 2A). Posteriormente, dicho espacio se torna circular y una vez que el carpelo comienza a desarrollarse emergen de manera simultánea los primordios de estambres (Figura 2B). Cabe señalar que los estambres más cercanos al primordio carpelar no quedan en estrecho contacto con éste, por lo que persiste un espacio entre ambos verticilos.

Conforme los primordios de los estambres continúan su crecimiento, adquieren una forma cilíndrica y el ápice se va ensanchando formando dos lóbulos, los cuales dan lugar a las anteras y después las tecas se hacen más evidentes. Los filamentos se elongan y el espacio que quedaba originalmente entre los primordios de estambres y carpelo se

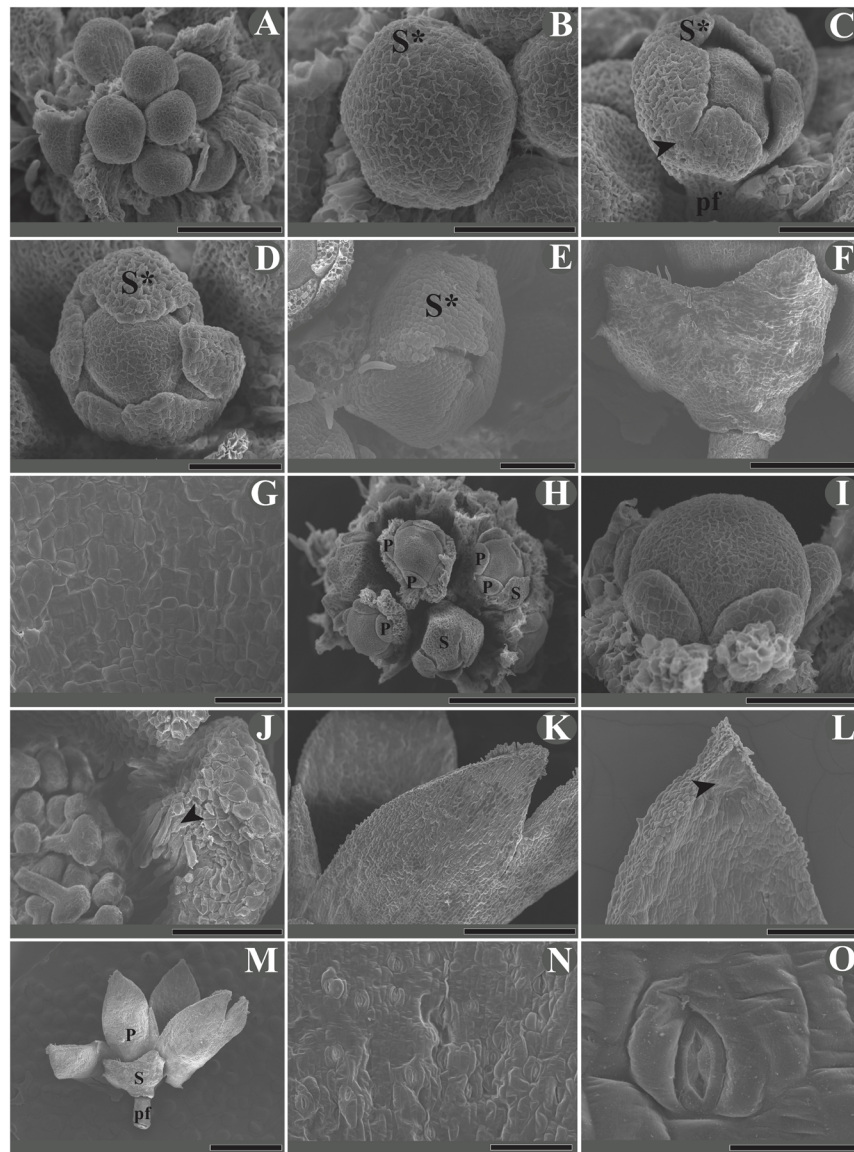


Figura 1. Fotomicrografías en MEB del desarrollo y maduración del perianto en *Acaciella angustissima*. A: Vista superior de una inflorescencia en los primeros estadios de desarrollo. La maduración de los meristemas florales es ligeramente asincrónica y en sentido acrópeto. Las brácteas florales fueron disectadas. B: Meristemo floral que muestra el surgimiento simultáneo de los sépalos. El sépalo medio se encuentra en posición adaxial. C: Vista lateral de un primordio floral en sus primeros estadios de desarrollo. Se observa el engrosamiento y recurvamiento de los sépalos y la fusión congénita en la base de los mismos (flecha). El pedicelo floral se encuentra en desarrollo. D: Vista frontal de un primordio. El sépalo medio y los sépalos laterales presentan un mayor crecimiento. La bráctea floral fue disectada. E: Vista lateral de un primordio, muestra los tricomas unicelulares en los bordes de los sépalos. F: Cáliz de una flor madura, mostrando el tubo floral y los escasos tricomas en el borde. G: Detalle de tejido epidérmico en la cara interna del cáliz, en donde se aprecian células globosas y lisas. H: Vista superior de una inflorescencia. Se aprecia el surgimiento simultáneo de los pétalos. Algunas brácteas y sépalos fueron disectados. I: Vista lateral de un primordio floral mostrando los pétalos libres en la base y con crecimiento sincrónico. J: Vista superior de una flor en estadios intermedios de maduración. Se observan los tricomas simples y papilas (flecha) en el ápice adaxial de los pétalos. K: Vista lateral de la corola de una flor en antesis. En el ápice de los pétalos se aprecian tricomas simples adaxiales. L: Ápice de un pétalo sin tricomas ni papilas, se observa el espacio vacío (flecha) que deberían ocupar. M: Perianto de una flor en antesis. Se aprecia la longitud del cáliz y de la corola. El androceo y el gineceo fueron disectados. N: Detalle del tejido epidérmico en la cara adaxial de un pétalo maduro, mostrando la gran cantidad de estomas presentes. O: Detalle de un estoma. S* = Sépalo medio, pf = pedicelo floral, P = pétalo, S = sépalo. Escalas: A, E, G, J, N = 100 μ m; B = 40 μ m; C, D, I = 50 μ m; F = 400 μ m; H, L = 200 μ m; K = 500 μ m; M = 1 mm; O = 20 μ m.

Acaciella angustissima

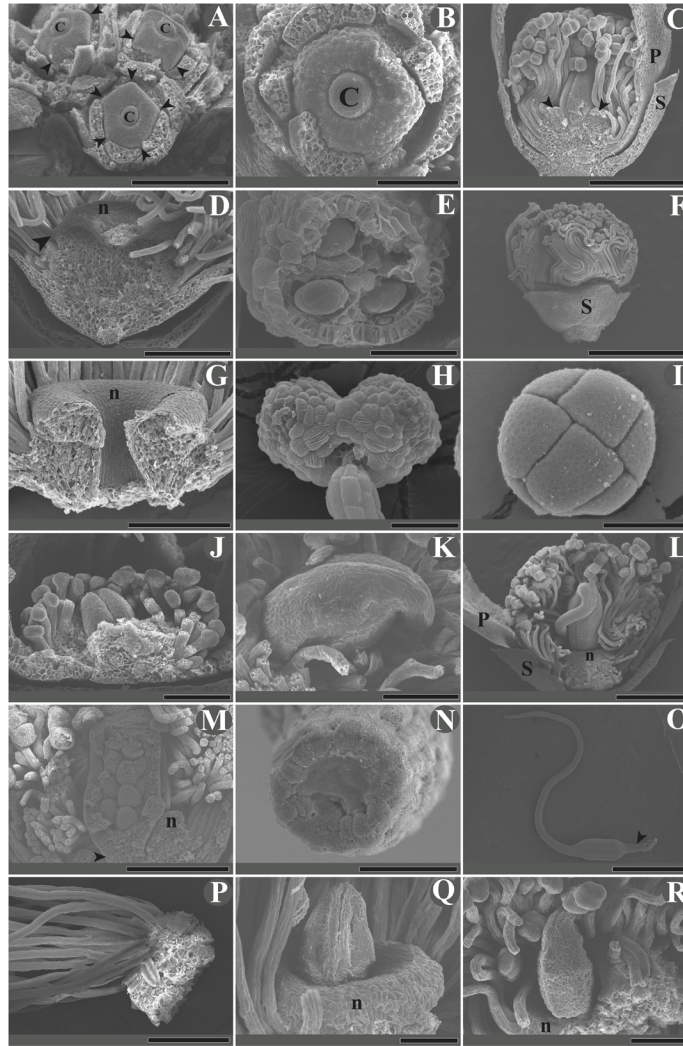


Figura 2. Fotomicrografías en MEB del desarrollo y maduración de los verticilos sexuales en *Acaciella angustissima*. A: Vista lateral de una inflorescencia mostrando el engrosamiento correspondiente al androceo (flechas), así como el surgimiento precoz del carpelo. Brácteas, sépalos y pétalos fueron disectados. B: Vista frontal de primordio floral donde se aprecia la inserción simultánea de los múltiples estambres. El primordio carpelar se aprecia de forma cilíndrica. C: Vista longitudinal de una flor en estadio intermedio de maduración. Los filamentos de estambres se han elongado y los ápices se han diferenciado en los lóbulos que dan lugar a las tecas. Se aprecia la formación del nectario floral (flechas). D: Nectario en estadio intermedio de maduración. En algunos casos un único filamento (flecha) sobresale de la parte apical del nectario. Algunos sépalos, pétalos y el gineceo fueron disectados. E: Corte sagital de antera, se observan los cuatro sacos polínicos y tres poliadas en maduración. F: Vista lateral de una flor en preantesis. Los estambres se encuentran completamente plegados sobre sí mismos. La corola fue disectada. G: Detalle del nectario y filamentos estaminales en una flor madura. H: Vista dorsal de un estambre maduro, se muestra la unión del filamento con la antera. Se conforma de células epidérmicas globosas con paredes estriadas en distintas orientaciones. I: Vista frontal de una poliada madura. J: Vista lateral de una flor en estadio intermedio de maduración. Los estambres se aprecian en proceso de diferenciación entre filamentos y tecas. El primordio del carpelo ha comenzado a diferenciarse, dando lugar al ovario y su hendidura correspondiente. Sépalos, pétalos y algunos estambres fueron disectados. K: Detalle del carpelo, se observa el ápice del ovario adelgazado y el comienzo de la formación del estilo. L: Vista superior de una flor en preantesis. El estilo se ha formado por completo y se ha plegado sobre sí mismo. Se aprecian también los filamentos de estambres plegados, así como el nectario. Algunos sépalos, pétalos y estambres fueron disectados. M: Corte longitudinal de una flor en estadio cercano a la madurez. Se aprecian las anteras diferenciadas, con poliadas dentro, así como los óvulos dentro del ovario, el estipe del gineceo (flecha) y el nectario floral. N: Detalle del estigma, con forma de copa poco profunda. O: Gineceo maduro, glabro, con estipe corto (flecha), ovario ovoide, estilo filiforme y estigma. P, Q, R: Flores maduras funcionalmente masculinas, mostrando carpelos rudimentarios. Algunas flores carecen de nectario floral (P), mientras que en otras está completamente formado (Q, R). C = primordio carpelar, S = sépalo, P = pétalo, n = nectario. Escalas: A = 200 μ m; B, Q, K, R = 100 μ m; C, L = 500 μ m; D, H, M, P = 300 μ m; E, N = 30 μ m; F, J, O = 1 mm; G = 50 μ m; I = 10 μ m.

ensancha, dando lugar al nectario floral en forma de disco (Figura 2C), el cual queda completamente diferenciado previo a la antesis. El disco rodea por completo el estipe del gineceo y es notoria la diferenciación entre esta estructura y la base de los filamentos. En algunos casos, se observa un único filamento que sobresale de la parte apical del nectario, el cual parece surgir del mismo tejido (Figura 2D). Al mismo tiempo, dentro de las anteras se pueden encontrar las poliadas conformadas por ocho granos de polen, en un estado de maduración avanzado (Figura 2E).

Durante la etapa de crecimiento y elongación, los filamentos de los estambres se pliegan sobre sí mismos (Figura 2F) y quedan completamente envueltos dentro del botón floral. Al finalizar la maduración, los estambres presentan células epidérmicas globosas (alargadas en filamentos y circulares en anteras) con estrías de distintas orientaciones. La longitud de los filamentos es de 4.5 a 5 mm y el nectario está completamente formado (Figura 2G). Las anteras son bitecas, dorsifijas y contienen cuatro poliadas de ocho granos cada una (Figura 2 H-I).

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 estaminales (Figura 2A). El primordio carpelar comienza a engrosarse, y aún en estadios tempranos presenta una forma alargada, en la que se hace evidente la hendidura correspondiente al ovario (Figura 2J), en esta etapa, el tamaño del carpelo es semejante al de los estambres. Posteriormente, en estadios intermedios, el ápice del carpelo se estrecha y comienza la formación del estilo (Figura 2K), el cual, puede apreciarse como una pequeña protuberancia.

Se debe resaltar que, aunque el desarrollo del estilo es lento al inicio, el de los óvulos no lo es, cuando el estilo se encuentra brevemente elongado se observan óvulos definidos dentro de la cavidad ovárica. En esta misma etapa es notorio el estipe que subyace al carpelo (Figura 2L-M). En estadios maduros el estilo continúa alargándose, y plegándose sobre sí mismo. Previo a la antesis el estigma se encuentra diferenciado y presenta forma de copa poco profunda (Figura 2N). En la antesis, el gineceo es glabro, ligeramente más largo que los estambres, consta de un estipe corto, un ovario súpero ovoide, un estilo filiforme con células globosas alargadas y un estigma (Figura 2O).

Flores masculinas. En estas flores, la maduración del carpelo no llega a término; debido a que el desarrollo se detiene posterior a la formación del ovario y previo a la diferenciación del estilo (Figura 2P-Q), o poco después de la aparición del mismo (Figura 2R). No desarrollan estipe. Algunas flores presentan un nectario bien desarrollado, aunque en otras está ausente (Figura 2P-Q). El desarrollo de los demás verticilos es similar al de las flores hermafroditas.

Discusión

De acuerdo con Tucker (2003), en el clado Mimosoideae se encuentran especies que presentan inflorescencias generalmente en racimos o panículas, conformadas por flores agrupadas en cabezuela y que tienen un número variable de flores. Esta variación es notoria al comparar el número de flores por cabezuela descritas para *Acacia berlandieri* (aproximadamente 64), *C. angustifolia* (27-39) y *Acaciella angustissima* (10-12). En cuanto a la simetría floral, la mayoría de las flores de Caesalpinioideae *s.l.* y del clado Mimosoideae son actinomorfas, sobre todo en los géneros con mayor número de especies (Boatwright *et al.* 2008, Azani *et al.* 2017, Paulino *et al.* 2017), este carácter es compartido por *Acaciella angustissima*, *Acacia berlandieri* y *C. angustifolia*.

Por otra parte, tanto la inserción de los botones florales como su maduración han sido descritos invariablemente como sincrónicos en especies con inflorescencias en cabezuela (p. ej. Tucker 1992a, 2003, Prenner 2004, Gómez-Acevedo *et al.* 2007). Sin embargo, se han reportado pocos casos en donde el surgimiento es asincrónico como en *C. angustifolia* (Prenner 2004) y lo estudiado en *A. angustissima*, en la que, además la maduración de las flores es acrópeta, lo cual incrementa los patrones de surgimiento y maduración de los primordios florales en mimosoideas.

Cáliz. Se han mencionado diferentes tipos de surgimiento del cáliz (helicoidal, simultáneo, bidireccional, unidireccional ascendente y anillo meristemático) para el clado Mimosoideae, siendo el helicoidal el más frecuente; además,

los tres primeros tipos son considerados como predominantes en especies de las tribus Acacieae e Ingeae (Ramírez-Domenech & Tucker 1990, Prenner 2004, Gómez-Acevedo *et al.* 2007). En *Acaciella angustissima* se observó un patrón simultáneo, mientras que para *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) y *C. angustifolia* (Prenner 2004) se describe un surgimiento unidireccional ascendente.

Durante los estadios intermedios, el cáliz presenta algunos tricomas simples, además el crecimiento de los sépalos en *Acaciella angustissima* es sincrónico hasta que el sépalo medio y los laterales crecen un poco más para cubrir el botón floral por completo y proteger las piezas florales internas; esta misma característica fue indicada para *C. angustifolia* (Prenner 2004), en la cual, el sépalo medio es el único que presenta un mayor crecimiento a diferencia de los cuatro restantes. Sin embargo, en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) el crecimiento es sincrónico, cubriendo los verticilos internos con los prominentes tricomas simples que presentan en el tercio distal.

Corola. El patrón de surgimiento de la corola en *A. angustissima* es simultáneo, y la estivación es valvada. Ambas características han sido descritas para todas las especies del clado Mimosoideae de las cuales se dispone de numerosos estudios de organogénesis floral (Tucker 1987, 2003, Prenner 2004, Gómez-Acevedo *et al.* 2007, Prenner & Klitgaard 2008, Bouchenak-Khelladi *et al.* 2010), y dada su constancia en el clado, puede ser considerado como un carácter diagnóstico altamente conservado. En algunas especies del clado Mimosoideae se ha indicado un tubo en la parte basal de la corola, como en *C. angustifolia* (Prenner 2004), aunque no se menciona la longitud de dicha estructura. *Acaciella angustissima* también presenta un tubo, el cual abarca aproximadamente un cuarto de longitud total. A diferencia de lo anterior, en *Acacia berlandieri* el tubo es inexistente, por lo que los pétalos se encuentran libres (Gómez-Acevedo *et al.* 2007).

Por otra parte, se han observado tricomas en las piezas florales de varias especies de la familia Leguminosae y aunque su presencia es una condición amplia, su distribución, abundancia, función y morfología son altamente variables y tienen un valor sistemático potencial para algunos grupos (Rico-Arce 1991, Tucker 2000, Prenner & Klitgaard 2008, Prenner *et al.* 2015). Dentro del clado Mimosoideae varias especies presentan escasa cantidad de tricomas unicelulares o en forma de papilas simples en los ápices de los pétalos, como en la especie aquí estudiada, carácter que comparte con *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth. (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) y *C. angustifolia* (Prenner 2004). Para dichas especies se ha sugerido que estas estructuras pueden fungir para dar cohesión a la corola hasta el momento de la antesis. Mientras que en *A. berlandieri*, los tricomas simples presentes en los ápices (aunque los autores no indican si son secretores), 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). Cabe resaltar que, en algunas especies, los tricomas varían de tamaño, como los observados en la corola de *Cojoba haematoloba* L. Rico, taxón perteneciente a la tribu Ingeae (Rico-Arce 1991), mientras que en *A. angustissima*, solo son apreciables con el uso del microscopio electrónico, lo cual es de particular importancia ya que en la diagnosis de *A. angustissima* se menciona que presenta corola glabra (Rico-Arce & Bachman 2006).

Asimismo, los registros de estomas en órganos florales de leguminosas han sido escasos, Prenner & Klitgaard (2008) observan estas estructuras en la superficie abaxial de los pétalos en *Duparquetia orchidacea* Baill., aunque no les asignan ninguna función, en tanto que Prenner *et al.* (2015) los estudiaron en la parte inferior del hipanto de *Petaladenium urceoliferum* Ducke y los relacionaron con la secreción de néctar. *Acaciella angustissima* presenta estomas en la cara adaxial de los pétalos de la corola y podrían corresponder con la emisión de fragancias, como lo sugerido para *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007), aunque se requiere de estudios anatómicos y pruebas histoquímicas para su corroboración.

Androceo. Las tribus Acacieae e Ingeae se caracterizan por presentar poliandria, lo cual dificulta la obtención de los patrones de inserción y por tanto los trabajos son escasos en estas especies. Para la tribu Acacieae, Gómez-Acevedo *et al.* (2007) describieron variaciones en el surgimiento de los primeros primordios, seguido de una inserción lateral-acrópeta en el resto de los estambres. En contraparte, para la tribu Ingeae, Prenner (2004) indica que en *C. angustifolia* el surgimiento es helicoidal, aunque cabe resaltar que dicha especie no cumple con la

condición de poliandria, y solo cuenta con 10 estambres. A diferencia de lo anterior en *A. angustissima* la inserción es simultánea, aunque la emergencia de cada primordio sucede una vez que se ha formado un engrosamiento y alargamiento de la zona que contendrá a todos los estambres. Este patrón no se ha reportado con anterioridad en el clado Mimosoideae.

Respecto a la longitud de los filamentos en flores maduras, en *C. angustifolia* se observa un mismo tamaño para todos los estambres, a pesar de sus diferencias en el surgimiento (Prenner 2004), mientras que en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) y *Acaciella angustissima*, hay diferencias en el tamaño y en correspondencia con el orden de surgimiento, siendo los de mayor longitud los que se encuentran cercanos a los pétalos. Asimismo, se ha considerado la fusión basal de los filamentos como una característica de la tribu Ingeae, como en *C. angustifolia* (Prenner 2004), mientras que en la tribu Acacieae los filamentos permanecen libres, carácter compartido por *Acaciella angustissima* y *Acacia berlandieri*, aunque en *Acacia pennatula*, los mismos se encuentran fusionados (Gómez-Acevedo *et al.* 2007).

Referente a las anteras, en la mayoría de los taxa de Leguminosae, durante los primeros estadios son basifijas, posteriormente se alargan basalmente y el tejido conectivo se expande, de tal forma que el filamento es desplazado hasta ocupar una posición dorsal, dando lugar a anteras dorsifijas (Gómez-Acevedo *et al.* 2007), como lo estudiado en *Acaciella angustissima*, *C. angustifolia* y *Acacia berlandieri* (Prenner 2004, Gómez-Acevedo *et al.* 2007). La epidermis de las células que conforman los filamentos y las anteras en *Acaciella angustissima* son estriadas con diferentes orientaciones, mientras que en *Acacia berlandieri* y *C. angustifolia* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007, Prenner 2004) son globosas y glabras.

Los granos de polen de las tribus Acacieae e Ingeae se caracterizan por presentarse en poliadas, aunque el número de granos contenidos en ellas es variable. *Acaciella angustissima* presenta poliadas con ocho granos de polen, al igual que las especies del género *Calliandra* s.s. (Leython & Ruíz-Zapata 2020) como *C. angustifolia* (Prenner 2004) mientras que *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) cuenta con 16 granos.

De acuerdo con Rico-Arce & Bachman (2006) las especies del género *Acaciella* cuentan con un nectario floral en forma de anillo situado alrededor del estipe del gineceo; carácter compartido con el subgénero *Aculeiferum*, como *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007). La presencia de esta estructura se corroboró en *Acaciella angustissima*. Por otra parte, para *Calliandra*, se menciona que el nectario floral se puede presentar en diversas proporciones dentro de una misma inflorescencia, como en *C. angustifolia*, *C. haematocephala* Hassk. y *C. tweediei* Benth. en las que sólo algunas flores centrales tienen dicha estructura (Teppner 2007, Teppner & Stabentheiner 2007).

Gineceo. Una de las características conspicuas de la familia, es la presencia de un único carpelo superior, cuyo surgimiento es precoz, previo a la formación del androceo (Tucker 2003, Prenner & Klitgaard 2008, Naghiloo *et al.* 2012, Prenner *et al.* 2015). Las tres especies aquí comparadas *Acaciella angustissima*, *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) y *C. angustifolia* (Prenner 2004) cumplen con esta condición.

Al contrastar el gineceo en flores maduras, en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) se reporta un ovario ligeramente constreñido en la parte media y con múltiples tricomas simples; mientras que en *C. angustifolia* (Prenner 2004) y en *Acaciella angustissima* el carpelo es completamente glabro. Los estigmas de las especies del clado Mimosoideae están clasificados como húmedos y no papilados. En la tribu Acacieae parecen ser notablemente uniformes, con forma cóncava y un borde cutinizado, como en *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo *et al.* 2007) y *Acaciella angustissima*. En contraparte, para *C. angustifolia* se observa un estigma expandido y capitado (Prenner 2004). Se debe señalar que el estigma es la última estructura en terminar de formarse.

Andromonoecia. Dentro del clado Mimosoideae la andromonoecia tiende a generalizarse en especies con inflorescencias en cabezuela, aunque existen algunas excepciones (Tucker 1987, 2003, Gómez-Acevedo *et al.* 2007, Taisma 2007). Taisma (2007) considera que la andromonoecia puede estar asociada con el tamaño del raquis de la inflorescencia, resultando en un mayor número de flores estaminadas, sin alterar la arquitectura de la inflorescencia y aumentando el atractivo para el polinizador. Entre los ejemplos de mimosoideas con andromonoecia se encuentran

Neptunia pubescens Benth., algunas especies del género *Parkia* (Tucker 2003), *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al. 2007), *C. angustifolia* (Prenner 2004) y *Acaciella angustissima*.

Como se ha analizado en este trabajo, *Acaciella angustissima* presenta características ontogenéticas propias como la maduración asincrónica de los meristemos florales en inflorescencias en cabezuela y el surgimiento simultáneo del androceo en una especie con múltiples estambres, mismas que pueden ser consideradas como nuevos patrones dentro del clado Mimosoideae. Sin embargo, se debe resaltar que este es el primer estudio de desarrollo floral dentro del género, por lo que aún no se sabe si son características exclusivas de la especie o del género. En cuanto a caracteres morfológicos expresados en flores maduras, *Acaciella angustissima* presenta similitudes tanto con *Acacia berlandieri* (tricomas y estomas en pétalos, filamentos libres y estigmas en forma de copa), como con *C. angustifolia* (tubo floral en la corola, poliadas en ocho granos de polen y ovario glabro). Tucker (1992b) menciona que las características de desarrollo floral que se expresan en estadios maduros son las que proporcionan identidad y permiten diferenciar a cada especie, por lo que las similitudes compartidas con las especies comparadas podrían ser reflejo de la compleja historia evolutiva entre ambas tribus parafiléticas Acacieae e Ingeae.

Agradecimientos

Agradecemos a B. Mendoza Garfias por el apoyo técnico en el uso del Microscopio Electrónico de Barrido en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad del Instituto de Biología de la UNAM, a los revisores anónimos y a la editora de sección.

Literatura citada

- Azani N, Babineau M, Bailey CD, Banks H, Barbosa AR, Barbosa Pinto R, Boatwright JS, Borges LM, Brown GK, Bruneau A, Candido E, Cardoso D, Chung K-F, Clark RP, Conceição AS, Crisp M, Cubas P, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Doyle JJ, Duminil J, Egan AN, Estrella M, Falcão MJ, Filatov DM, Fortuna-Pérez AP, Fortunato RH, Gagnon E, Gasson P, Gastaldello Rando J, Goulard de Azevedo Tozzi AM, Gunn B, Harris D, Haston E, Hawkins JA, Herendeen PS, Hughes CE, Iganci JRV, Javadi F, Kanu SA, Kazempour-Osaloo S, Kite GC, Klitgaard BB, Kochanovski FJ, Koenen EJM, Kovar L, Lavin M, Roux M, Lewis GP, Lima HC, López-Roberts MC, Mackinder B, Maia VH, Malécot V, Mansano VF, Marazzi B, Mattapha S, Miller JT, Mitsuyuki C, Moura T, Murphy DJ, Nageswara-Rao M, Nevado B, Neves D, Ojeda DI, Pennington RT, Prado DE, Prenner G, Paganucci de Queiroz L, Ramos G, Ranzato Filardi FL, Ribeiro PG, Rico-Arce ML, Sanderson MJ, Santos-Silva J, São-Mateus WMB, Silva MJS, Simon MF, Sinou C, Snak C, Souza ER, Sprent J, Steele KP, Steier JE, Steeves R, Stirton CH, Tagane S, Torke BM, Toyama H, Trabuco da Cruz D, Vatanparast M, Wieringa JJ, Wink M, Wojciechowski MF, Yahara T, Yi T, Zimmerman E. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* **66**: 44-77. DOI: <https://doi.org/10.12705/661.3>
- Bouchenak-Khelladi Y, Maurin O, Hurter J, van der Bank M. 2010. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): An emphasis on African acacias. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **57**: 495-508. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.07.019>
- Boatwright JS, Savolainen V, van Wyk B-E, Lise Schutte-Vlok A, Forest F, van der Bank M. 2008. Systematic position of the anomalous genus *Cadia* and the phylogeny of the tribe podalyrieae (*Fabaceae*). *Systematic Botany* **33**: 133-147. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364408783887500>
- Gómez-Acevedo SL, Magallón S, Rico-Arce L. 2007. Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* **55**: 30-41. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT05155>
- Gómez-Acevedo SL, Rico-Arce L, Delgado-Salinas A, Magallón S, Eguiarte LE. 2010. Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomyrmex*: Phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**: 393-408. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.03.018>
- Guízar-Nolazco E, Granados-Sánchez D, Castañeda-Mendoza A. 2010. Flora y Vegetación en la porción sur de

- la Mixteca Poblana. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **16**: 95-118. DOI: <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.04.019>
- Leythson S, Ruíz-Zapata T. 2020. Morfología del polen de la alianza Inga (Leguminosae- Caesalpinioideae: Clado Mimosoideae). *Acta Botánica Venezolánica* **42**: 1-30.
- Naghiloo S, Dadpour MR, 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. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1538-1>
- [Paulino JV, Mansano VF, Prenner G, Teixeira SP. 2017.](#) High developmental lability in the perianth of *Inga* (Fabales, Fabaceae): a Neotropical woody rosid with gamopetalous corolla. *Botanical Journal of the Linnean Society* **183**: 146-161. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12496>
- Pérez E, Pliego Y. 1992. El Timbre (*Acacia angustissima* [Mill.] Kuntze) una especie con potencial cortiente a nivel industrial. *Revista de Geografía Agrícola* **20**: 159-162.
- Prenner G. 2004. Floral ontogeny in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) and its systematic implications. *International Journal of Plant Sciences* **165**: 417-426. DOI: <https://doi.org/10.1086/382804>
- Prenner G, 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**: 1349-1365. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.0800199>
- Prenner G, Cardoso D, Zartman CE, Queiroz LP. 2015. Flowers of the early-branching papilionoid legume *Petaladenium urceoliferum* display unique morphological and ontogenetic features. *American Journal of Botany* **102**: 1780-1793. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1500348>
- Ramírez-Domenech J, Tucker SC. 1990. Comparative ontogeny of the perianth in Mimosoid Legumes. *American Journal of Botany* **77**: 624-635. DOI: <https://doi.org/10.2307/2444809>
- Rico-Arce ML. 1991. New species, combinations, and synonyms for *Zygia*, *Cojoba*, *Marmaroxylon*, and *Pithecellobium* (Leguminosae-Mimosoideae, Ingeae). *Kew Bulletin* **46**: 493-521. DOI: <https://doi.org/10.2307/4110539>
- Rico-Arce ML. 2001. El género *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae) en el estado de Oaxaca, México. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **58**: 251-302. DOI: <http://dx.doi.org/10.3989/ajbm.2000.v58.i2.157>
- Rico-Arce ML, Bachman S. 2006. A taxonomic revision of *Acaciella* (Leguminosae, Mimosoideae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **63**: 189-244. DOI: <https://doi.org/10.3989/ajbm.2006.v63.i2.7>
- Rincón-Rosales R, Gutiérrez-Miceli FA. 2008. Características biológicas de *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose en su hábitat natural y evaluación de su potencial cortical en Chiapas, México. *Agrociencia* **42**: 129-137.
- Ruiz-Valdiviezo VM, Rincón-Rosales R, Gutiérrez-Miceli F. 2009. Effects of inorganic fertilizers and rhizobial inoculation on growth, nodulation and tannin content of *Acaciella angustissima*. *Gayana Botánica* **66**: 205-216.
- Seigler DS, Ebinger JE, Miller JT. 2006. The genus *Senegalia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. *Phytologia* **88**: 38-93. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.17845>
- Taisma MA. 2007. Morfometría de unidades de inflorescencia, flores y políades en especies de la tribu Ingeae (Mimosoideae). *Acta Botánica Venezolánica* **30**: 227-247.
- Teppner H. 2007. Still open questions in floral ecology of *Calliandra* (Mimosaceae), *Lycopersicon* (Solanaceae) and *Pharus* (Poaceae). *Phyton (Horn, Austria)* **46**: 187-189.
- Teppner H, Stabentheiner E. 2007. Anther opening, polyad presentation, pollenkit and pollen adhesive in four *Calliandra* species (Mimosaceae- Ingeae). *Phyton (Horn, Austria)* **47**: 291-320.
- Tucker SC. 1987. Floral initiation and development in legumes. In: Stirton CH, ed. *Advances in Legume Systematics, Part 3*. Royal Botanic Gardens: Kew, UK. pp. 183-239. ISBN: 978-0947643072.
- Tucker SC. 1992a. The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae). *American Journal of Botany* **79**: 318-327. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb14555.x>
- Tucker SC. 1992b. The role of floral development in studies of legume evolution. *Canadian Journal of Botany* **70**: 692-700. DOI: <https://doi.org/10.1139/b92-089>

Acaciella angustissima

- Tucker SC. 2000. Evolutionary loss of sepals and/or petals in detarioid taxa *Aphanocalyx*, *Brachystegia*, and *Monopetalanthus* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* **87**: 608-624. DOI: <https://doi.org/10.2307/2656847>
- Tucker SC. 2003. Floral development in Legumes. *Plant Physiology* **131**: 102pp. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.102.017459>
- Vargas Hernández M, Munguía Fragozo PV. 2011. *Estudio del potencial biotecnológico del timbe (Acaciella angustissima) y tepame (Acacia pennatula)*. BSc. Thesis. Universidad Autónoma de Querétaro.

Editor de sección: María Silvia Ferrucci

Contribución de los autores: DRA y SGA realizaron la disección del material floral y la escritura del manuscrito.