

## **ESTRUCTURA Y DESARROLLO DE LAS ESCAMAS EN EL OVARIO DE *Mauritia flexuosa* L. f. (ARECACEAE, CALAMOIDEAE, MAURITIINAE)**

Lorena Guevara<sup>1</sup>, Paula J. Rudall<sup>2</sup>, Fred Stauffer<sup>3</sup>, Damelis Jáuregui<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Botánica Agrícola. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, estado Aragua, Venezuela. guevaral@agr.ucv.ve,

<sup>2</sup>Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.

<sup>3</sup>Conservatoire et Jardin botaniques, Université de Genève, laboratoire de systématique végétale et biodiversité Ch. de l'Impératrice 1, Chambésy, Genève, Switzerland.

### **COMPENDIO**

Se presenta el primer estudio detallado sobre la estructura y el desarrollo de las escamas del gineceo que caracterizan a todos los miembros de la subfamilia de palmas Calamoideae, particularmente en *Mauritia flexuosa*. Se estudiaron gineceos en dos estados de desarrollo utilizando cortes anatómicos e imágenes obtenidas bajo microscopio electrónico de barrido. Las escamas tienen forma romboidal en vista frontal, con superficie rugosa. Las células en la región distal de las escamas son alargadas, puntiagudas y de paredes celulares engrosadas. En las escamas maduras, el pedículo está conformado por células alargadas radialmente, de paredes pectocelulósicas. Comienzan su desarrollo como pequeñas protuberancias en la base del ovario y se originan tanto de tejido epidérmico como de capas más profundas del mesofilo del gineceo, por lo que son consideradas emergencias.

### **PALABRAS CLAVE**

Calamoideae, desarrollo, emergencia, escamas, gineceo.

**STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF THE SCALES ON THE  
OVARY OF *Mauritia flexuosa* L. f. (ARECACEAE,  
CALAMOIDEAE, MAURITIINAE)**

**ABSTRACT**

We present the first detailed study of the structure and development of the gynoecium scales that characterize all members of the palm subfamily Calamoideae, particularly *Mauritia flexuosa*. Gynoecia at two developmental stages were studied using both light microscopy of anatomical sections and scanning electron microscopy. The gynoecium scales are rhomboidal with a rough surface; the cells at the distal region of the scales are pointed and elongate, with thick walls. The bases of the mature scales is made up of radially elongated cells with pectocellulosic walls. Their development begins as small protuberances at the base of the ovary that originate from both epidermal tissue and deeper layers of mesophyll cells of the gynoecium. Since the scales include both epidermal and hypodermal tissue, they should be regarded as emergences rather than trichomes.

**KEY WORDS**

Calamoideae, development, emergence, gynoecium, scales.

**INTRODUCCIÓN**

La subfamilia Calamoideae (Arecaceae) se caracteriza por la presencia de escamas imbricadas en el ovario y el fruto de todos sus taxa y comprende alrededor de 22 géneros y 650 especies (Baker *et al.* 2000). La mayor parte de las Calamoideae habita en el Viejo Mundo, a excepción de los miembros de la subtribu Mauritiinae y una especie del género *Raphia* P. Beauv. (Uhl y Moore 1971, Moore 1973, Uhl y Dransfield 1987, Dransfield *et al.* 2008). Mauritiinae está conformada por *Lepidocaryum* Mart., *Mauritia* L. f., y *Mauritiella* Burret; las especies dentro de estos géneros se encuentran ampliamente distribuidas al norte de Suramérica, la mayoría hacia la región amazónica, y están representados por seis especies: *Lepidocaryum tenue* Mart., *Mauritia carana* Wallace, *Mauritia flexuosa* L. f., *Mauritiella aculeata* (Kunth) Burret, *Mauritiella armata* (Mart.) Burret, *Mauritiella macroclada* (Burret) Burret (Henderson *et al.* 1995, Henderson 1997, Stauffer 1999) y *Mauritiella pumila* (Wallace) Burret (Bernal y Galeano 2010).

Las escamas en los ovarios de las Calamoideae han sido consideradas estructuras que incrementan el grosor de las paredes de los mismos como mecanismos de protección a los óvulos (Uhl y Moore 1973, Moore y Uhl 1982); sin embargo, la anatomía y desarrollo de estas estructuras aún no se ha estudiado. Debido a que las escamas en los ovarios de las Calamoideae representan un carácter único dentro de la familia, en el presente trabajo se detalla la anatomía y el desarrollo de las escamas en *Mauritia flexuosa*, con el fin de contribuir con el conocimiento de la morfoanatomía del desarrollo de las flores en Mauritiinae y en la subfamilia.

### MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizó material floral fresco de gineceos de *Mauritia flexuosa* (Guevara *et al.* 50-MY) en dos estados de desarrollo diferentes (botón maduro y en anthesis reciente), colectado en el estado Amazonas (Venezuela). Este material fue originalmente fijado en FAA y luego procesado para obtener láminas permanentes, de acuerdo a Furness y Rundall (1998) aplicando la técnica con resina blanca (LR White Acrylic Resins, marca Sigma). Se realizaron cortes transversales y longitudinales. Para la tinción se utilizó una solución de azul de toluidina en buffer fosfato al 0,5% y se montaron en DPX. Este procesamiento se realizó en el Jodrell Laboratory del Royal Botanic Gardens, Kew (Inglaterra). También se obtuvieron láminas permanentes de secciones transversales y longitudinales utilizando la técnica de inclusión en parafina propuesta por Johansen (1940) modificada, con tinción doble safranina-fastgreen. Este procesamiento se realizó en el Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal «Profesor Antonio Fernández» de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. Las secciones se observaron con un microscopio óptico marca Nikon, efectuando registros en relación al arreglo histológico, la vasculatura y estructuras presentes. Se obtuvieron microfotografías utilizando una cámara digital adaptada al microscopio. Para observar la morfología y realizar los dibujos de las escamas, se utilizaron gineceos extraídos de flores de la muestra Stauffer y Espinosa sin número, colección personal de F. Stauffer, colectada en Delta Amacuro. Los dibujos de la Fig. 1A fueron elaborados por la primera autora.

Para el estudio micromorfológico, las muestras de gineceos fueron deshidratadas en etanol, secadas por punto crítico, montadas y sometidas a cubrimiento iónico con platino. La observación y obtención de microfotografías fue a través del Microscopio Electrónico de Barrido Hitachi S-4700 del Royal Botanic Gardens, Kew.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las escamas son estructuras de desarrollo basípeto, ubicadas de manera imbricada sobre la superficie del ovario (Figs. 1Aa y 1B). En vista frontal tienen forma más o menos romboide (Fig. 1Ab). En vista lateral, son cóncavas y se observa la porción pedicular de la escama que parece un «cuello» la cual la une al gineceo, es cilíndrica y ensanchada desigualmente hacia la porción laminar de la escama y hacia la zona de inserción (Fig. 1Ac), siendo mayor el ensanchamiento hacia esta última.

En la parte basal del gineceo las escamas están menos diferenciadas, mientras que en las regiones media y apical se encuentran mucho más desarrolladas (Fig. 1B). En la superficie basal del gineceo se aprecian pequeñas protuberancias que constituyen los primordios de las escamas (Fig. 1C y 1D). Estas protuberancias están compuestas por células meristemáticas, debajo de éstas y de manera continua se encuentran otras 7-12 capas de tejido meristemático (Figs. 1C y 1D). Al ascender por el cuerpo del gineceo, las protuberancias incrementan su tamaño, solapándose unas con otras. Hacia el área media del gineceo, las células en el interior de las escamas se agrandan tomando forma globosa, para luego alargarse de manera radial; las más centrales presentan diversas coloraciones del citoplasma (Fig. 2A). Las células externas de la región del pedículo mantienen su naturaleza meristemática (Fig. 2A) y las células de la superficie distal se van alargando longitudinalmente.

Desde la porción media del gineceo hacia el ápice, todas las células externas de las escamas se alargan, sus paredes celulares se engrosan y lignifican, sucediendo lo mismo con una a tres capas ubicadas por debajo de éstas (Fig. 2B). Internamente se encuentra tejido parenquimático, de células muy alargadas y paredes delgadas, pectocelulósicas, que constituyen el pedículo de las escamas (Fig. 2C). Las células de la base van perdiendo su carácter meristemático y se diferencian en células globosas. Debajo del estigma (Fig. 1Aa) se pueden observar las escamas maduras, constituidas por células con paredes muy engrosadas y lignificadas (Fig. 2C), donde se evidencian punteaduras de gran magnitud. Las células externas tienden a ser puntiagudas, de diferentes tamaños y orientaciones; las ubicadas en los laterales de las escamas son las más largas, por lo que sobresalen hacia la base del gineceo (Fig. 2C). Estas células muestran un contenido celular denso (Fig. 2C).

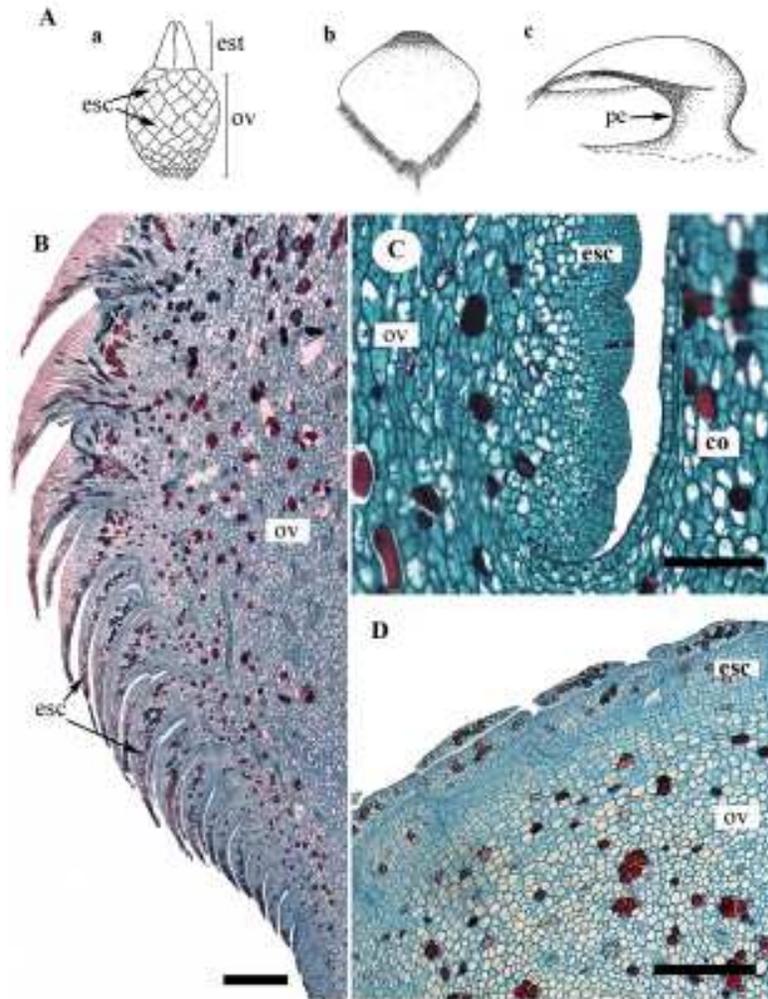


Fig. 1. Estructura de las escamas de *Mauritia flexuosa*, anatomía en estado inicial de desarrollo. A. Dibujo esquemático de la morfología del gineceo y escamas. a. Vista general de gineceo. b. Vista frontal de una escama. c. Vista lateral de una escama. B. Sección longitudinal del ovario. C. Detalle de la sección longitudinal de la base del ovario, mostrando los primordios de las escamas. D. Sección transversal de las escamas en desarrollo en la porción media del ovario. co: corola; esc: escamas; est: región estigmática; ov: ovario; pe: pedículo Barras: B= 300  $\mu$ m; C= 100  $\mu$ m; D= 200  $\mu$ m.

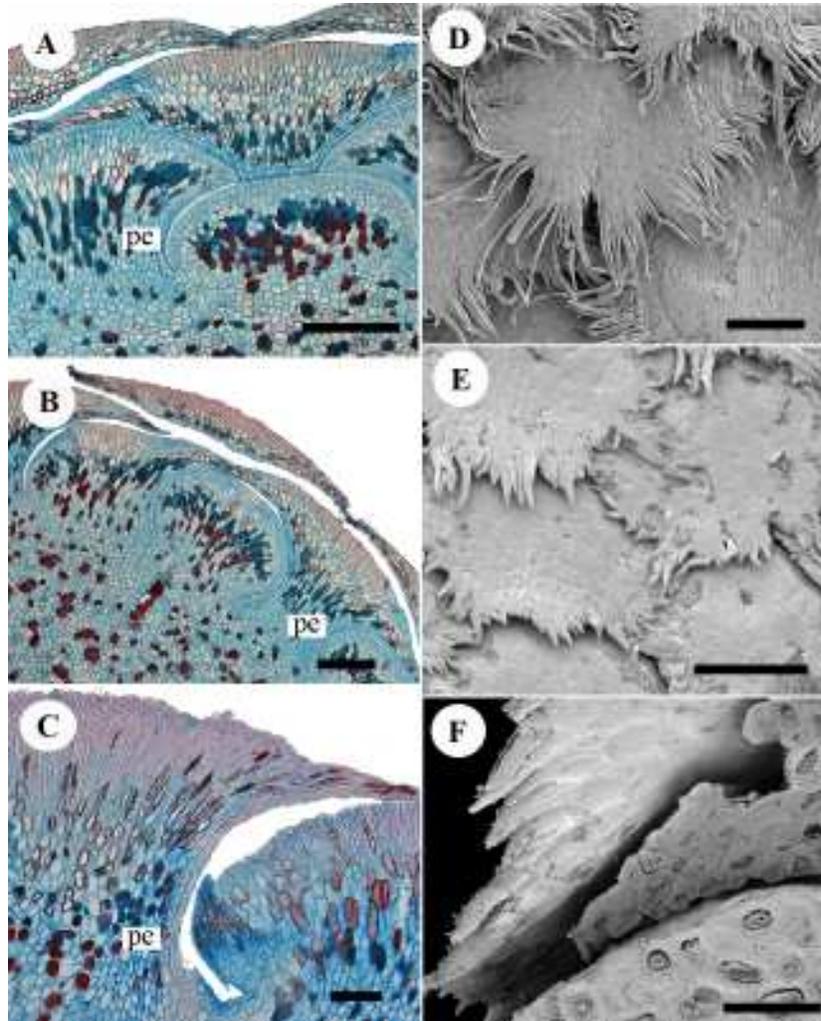


Fig. 2. Escamas maduras en el ovario de *Mauritia flexuosa*. A. Sección transversal de las escamas en la porción media. B. Sección transversal de las escamas maduras en la porción apical. C. Detalle de una escama en la porción apical. D. Detalle de la superficie de las escamas de gineceo proveniente de un botón floral. E. Detalle de la superficie de las escamas de un gineceo en estado de desarrollo más avanzado que D. F. Detalle de la superficie de una escama vista en sección longitudinal. pe: pedículo. Barras: A, B= 200  $\mu\text{m}$ ; C= 100  $\mu\text{m}$ ; D,E= 250  $\mu\text{m}$ ; F= 50  $\mu\text{m}$

El pedículo de las escamas está formado por varias capas de células alargadas radialmente, de paredes delgadas que se extienden hasta la base, donde finalmente colindan con varias capas de células parenquimáticas redondeadas parecidas a las del tejido fundamental del cuerpo del gineceo (Fig. 2A, 2B y 2C). En las escamas maduras, las células externas del pedículo presenta células redondeadas, pequeñas, con paredes engrosadas y lignificadas. En vista frontal, las escamas se observan con superficie más o menos rugosa, sus bordes presentan células alargadas, sobre todo los de la porción apical (Figs. 2 D-F) y a medida que el gineceo se va desarrollando y las escamas son de mayor tamaño, estas células se notan de menor longitud (Fig. 2D-E).

### DISCUSIÓN

Las escamas en el ovario de *Mauritia flexuosa* pueden ser consideradas como emergencias ya que su origen no sólo es epidérmico sino que existen capas subepidérmicas meristemáticas, dando origen a los tejidos que las conforman. Van Heel (1977) indicó que estas unidades en *Salacca* Reinw. (Calamoideae) se forman en las células epidérmicas de los ovarios jóvenes. Las características de las escamas encontradas en este estudio que coinciden con las señaladas por Uhl y Moore (1971) son las células epidérmicas alargadas y una a varias capas de células escleróticas en las escamas más viejas. Este último rasgo explica su textura endurecida y su función protectora. En este estudio se reporta por primera vez la descripción del desarrollo de estas estructuras.

Ejemplos de emergencias en órganos vegetativos son los aguijones en el tallo de *Rosa* L. y algunas estructuras secretoras más complejas como las emergencias glandulares en las hojas de *Drosera* L. (Fahn 1982, Lindorf *et al.* 1999, Sitte *et al.* 2004). Aparentemente estos apéndices son frecuentes en frutos, formando protuberancias, aguijones o costillas y otras veces se encuentran en frutos secos «espinosos» como en *Ranunculus arvensis* L. y algunas especies de *Bidens* L. (Roth 1977). En las especies de *Citrus* L., las vesículas jugosas que salen de los lóculos carpelares en los frutos, son consideradas emergencias (Lindorf *et al.* 1999, Sitte *et al.* 2004). En todo caso las emergencias son consideradas apéndices más masivos que los tricomas, las cuales provienen de células epidérmicas y subepidérmicas (Fahn 1982).

### CONCLUSIONES

En este estudio se describen detalladamente las escamas del ovario de *Mauritia flexuosa*, aportando información novedosa acerca de las estructuras que representan una sinapomorfía para la subfamilia Calamoideae. Adicionalmente

se demuestra que estas escamas representan emergencias y no apéndices epidérmicos tal como habían sido reportadas anteriormente.

### AGRADECIMIENTO

Los autores agradecen al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (CDCH) de la Universidad Central de Venezuela por el financiamiento de este trabajo a través del Proyecto N° PG 01-7095-2008.

### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, W., J. Dransfield and T. Hedderson. 2000. Phylogeny, character evolution, and a new classification of the calamoid palms. *Syst. Bot.* 25: 297-322.
- Bernal, R. and G. Galeano. 2010. Notes on *Mauritiella*, *Manicaria* and *Leopoldinia*. *Palms* 54: 119-132.
- Dransfield, J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley and C. Lewis. 2008. *Genera Palmarum*. Second Edition. Kew Publishing, London, England. 732 p.
- Fahn, A. 1982. *Plant anatomy*. 3<sup>rd</sup> edition. Pergamon Press. Oxford, USA. 544 p.
- Henderson, A. 1997. *Arecaceae*. In: P. Berry, B. Holst and K. Yatskievych (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. 3: 32-122. Missouri Botanical Garden, St. Louis, USA. 774 p.
- Henderson, A., G. Galeano and R. Bernal. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 352 p.
- Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York, USA. 523 p.
- Lindorf, H., L. De Parisca y P. Rodríguez. 1999. *Botánica. Clasificación, estructura, reproducción*. 2da Edición. Ediciones de la Biblioteca, UCV. Caracas. 584 p.
- Moore, H.E. 1973. The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herb.* 11: 27-141.
- Moore, H.E. and N.W. Uhl. 1982. Major trends of evolution in palms. *Bot. Rev.* 48: 1-69.
- Roth, I. 1977. *Fruits of Angiosperms*. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Gebrüder

- Borntraeger, Berlin, Stuttgart, Germany. 675 p.
- Sitte, P., E. Weiler, J. Kadereit, A. Bresinsky and C. Körner. 2004. Strasburger. Tratado de Botánica. 35ª edición. Omega. Barcelona, España. 1134 p.
- Stauffer, F. 1999. Datos preliminares a la actualización de la flora de palmas (Arecaceae) de Venezuela. Acta Bot. Venez. 22: 77-107.
- Stauffer, F. 2000. Taxonomía de las palmas del estado Amazonas. *In*: F. Stauffer (Ed.). Contribución al estudio de las palmas (Arecaceae) del estado Amazonas, Venezuela. Scientia Guianae 10: 35-120. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas, Venezuela. 197 p.
- Uhl, N.W and J. Dransfield. 1987. Genera Palmarum. Allen Press, Lawrence, Kansas, USA. 610 p.
- Uhl, N.W. and H.E. Moore. 1971. The palm gynoecium. Amer. J. Bot. 58: 945-992.
- Uhl, N.W. and H.E. Moore. 1973. The protection of pollen and ovules in palms. Principes 17: 111-149.
- Van Heel, W. 1977. On the morphology of the ovules in *Salacca* (Palmae). Blumea 23: 371-375.