

Explorando el misterio del desarrollo floral: la distilia en ciricote (*Cordia dodecandra* A. DC.)

El dimorfismo sexual es una condición asociada con diferencias en algunas características físicas, y en plantas hermafroditas se puede asociar con diferencias en el tamaño de las estructuras femeninas y masculinas. En algunas especies de plantas con flores, la distilia, un tipo de dimorfismo sexual, se caracteriza por la presencia de dos morfos florales en diferentes individuos: en uno, los pistilos (estructuras femeninas) son más largas que los estambres (estructuras masculinas) y en otro son más cortos. Estas diferencias se pueden explicar por diferentes patrones de desarrollo floral que presentamos junto con un ejemplo de cómo pueden estudiarse en el ciricote (*Cordia dodecandra*).

Palabras clave: carácter ancestral, hercogamia de aproximación, hercogamia reversa, heterostilia, homostilia, patrón de desarrollo floral.

ELISA ESTEFANY VAZQUEZ SOLIS¹, ELSA B. GÓNGORA CASTILLO², NORKA MARÍA FORTUNY FERNÁNDEZ³,
PATRICIA IRENE MONTAÑEZ ESCALANTE¹ Y
MIRIAM MONSERRAT FERRER ORTEGA^{1,4}

¹ Departamento de Manejo y Conservación de Recursos Naturales Tropicales. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. Carr. Mérida-Xmatkuil Km. 15.5 AP. 4-116 CP 97000, Itzimmá, Mérida, Yucatán

² CONAHCYT-Departamento de Biotecnología. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Calle 43 #130 x 32 y 34. Chuburná de Hidalgo, CP 97205, Mérida, Yucatán, México.

³ Departamento de Ciencias de la Sustentabilidad. El Colegio de la Frontera Sur unidad Campeche, Av. Rancho Polígono 2ª, Ciudad Industrial, CP 24500, Lerma, Campeche, México.

⁴mferrer@correo.uady.mx

La mayoría de las plantas tienen flores hermafroditas, lo que significa que presentan simultáneamente órganos femeninos, como los pistilos, y órganos masculinos, como los estambres. En este tipo de flores, la función masculina de producir y liberar granos de polen coexiste con la función femenina de seleccionar granos de polen de buena calidad y permitir el crecimiento del tubo polínico, la célula que transporta los núcleos del grano de polen hacia el ovario. Las flores hermafroditas con homostilia se caracterizan por tener los pistilos y estambres a la misma altura (Figura 1), y en ellas el estigma, la superficie receptora del polen en el pistilo, y las anteras, las estructuras donde se produce y libera el polen, pueden ser contactadas al mismo tiempo por los visitantes florales (Barrett 2019, Lloyd & Webb 1992). Cuando esto sucede es posible que muchos granos de polen se depositen en el estigma de la misma flor que los produjo, acción que disminuye la función masculina y femenina, porque la primera se incrementa cuando el polen se transporta a más flores y la segunda porque en caso de auto-fecundación, los embriones y semillas pueden presentar enfermedades genéticas asociadas con la endogamia. Por ello, cuando hay homostilia se considera que hay una interferencia sexual entre las funciones masculina y femenina

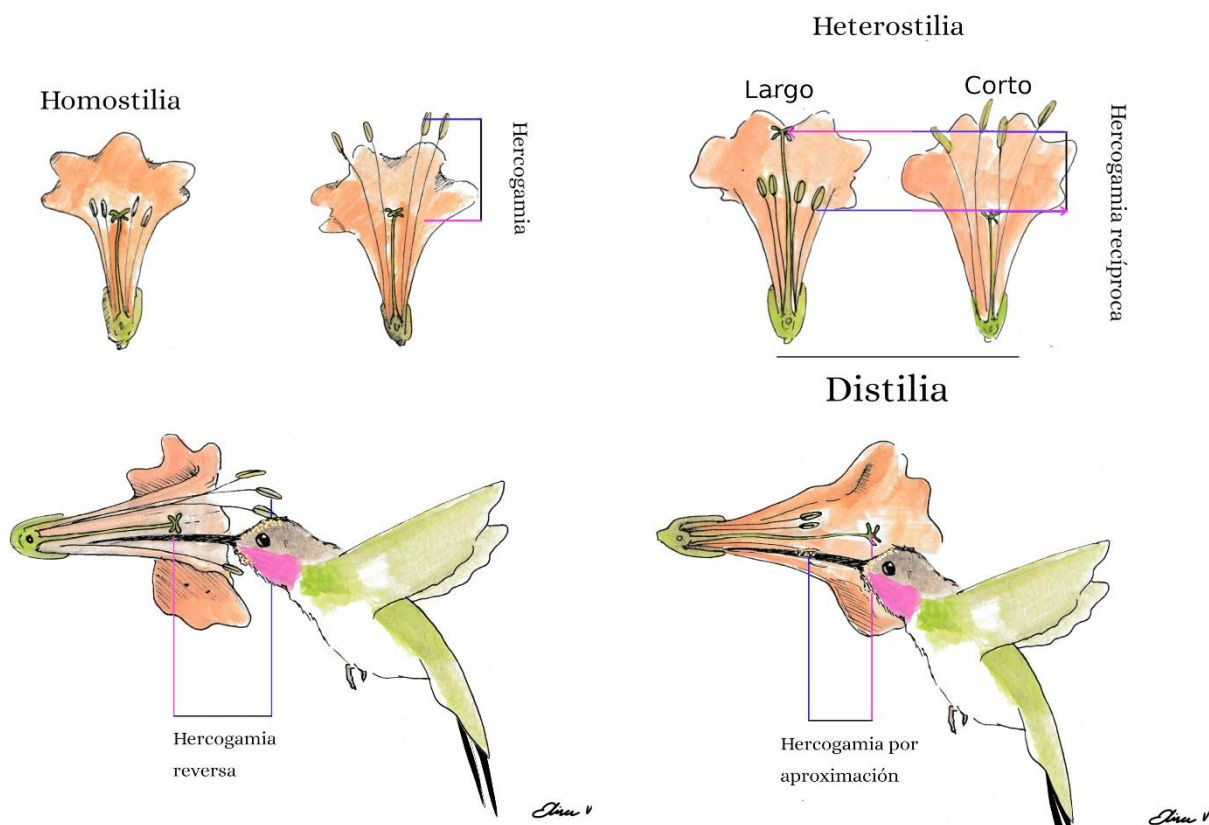


Figura 1. Flores hermafroditas con homostilia, hercogamia, heterostilia y distilia en donde se señalan el estigma (líneas rosas) y las anteras (líneas azules). La distilia, un tipo de heterostilia, presenta al morfo largo (pistilo largo con referencia a los estambres) y al morfo corto (pistilo corto con referencia a los estambres) con hercogamia recíproca (la longitud del pistilo y los estambres del morfo corto son similares a la longitud de los estambres y el pistilo en el morfo largo respectivamente). En el panel inferior a la izquierda, la flor presenta hercogamia reversa (morfo corto) y en el de la derecha presenta hercogamia de aproximación (morfo largo) y es polinizada por un colibrí (*Doricha eliza*), lo que favorece la separación espacial en la función masculina de transferencia de polen (línea azul) y la función femenina de recepción de polen (línea rosa). (Ilustración: Elisa Estefany Vazquez Solis).

que conllevan a descuentos de granos de polen y pérdidas de óvulos, sobre todo en plantas que tienen mecanismos que previenen la auto-fecundación en donde la interferencia sexual es completa (Webb & Lloyd 1986). En este escrito iremos develando poco a poco el misterio de cómo surgieron estrategias para evitar la interferencia sexual, usando como ejemplo al ciricote (*Cordia dodecandra* A. DC.).

La separación espacial entre estigma y anteras, a la que se le denomina hercogamia (Figura 1), es una primera estrategia que evolucionó para evitar que el estigma y las anteras fueran contactadas por los visitantes florales al mismo tiempo (Barrett 2019, Lloyd & Webb 1992). La separación espacial de órganos masculinos y femeninos puede lograrse cuando el

pistilo es más largo que los estambres, condición que se conoce como hercogamia de aproximación, ya que los polinizadores depositan el polen al aproximarse a la flor (Figura 1). Por otro lado, cuando el pistilo es más corto que los estambres, a la separación se le conoce como hercogamia reversa, ya que los polinizadores deben coleccionar el polen y después depositarlo (Figura 1) (Webb & Lloyd 1986). En ambos tipos de hercogamia se previene la interferencia sexual, porque el polinizador contacta al estigma y las anteras con diferentes partes de su cuerpo, evitando depositar el polen de la misma flor en su estigma. Sin embargo, esta acción resulta en un nuevo reto, dado que el polen coleccionado está en diferentes partes del cuerpo y no hay garantía de que

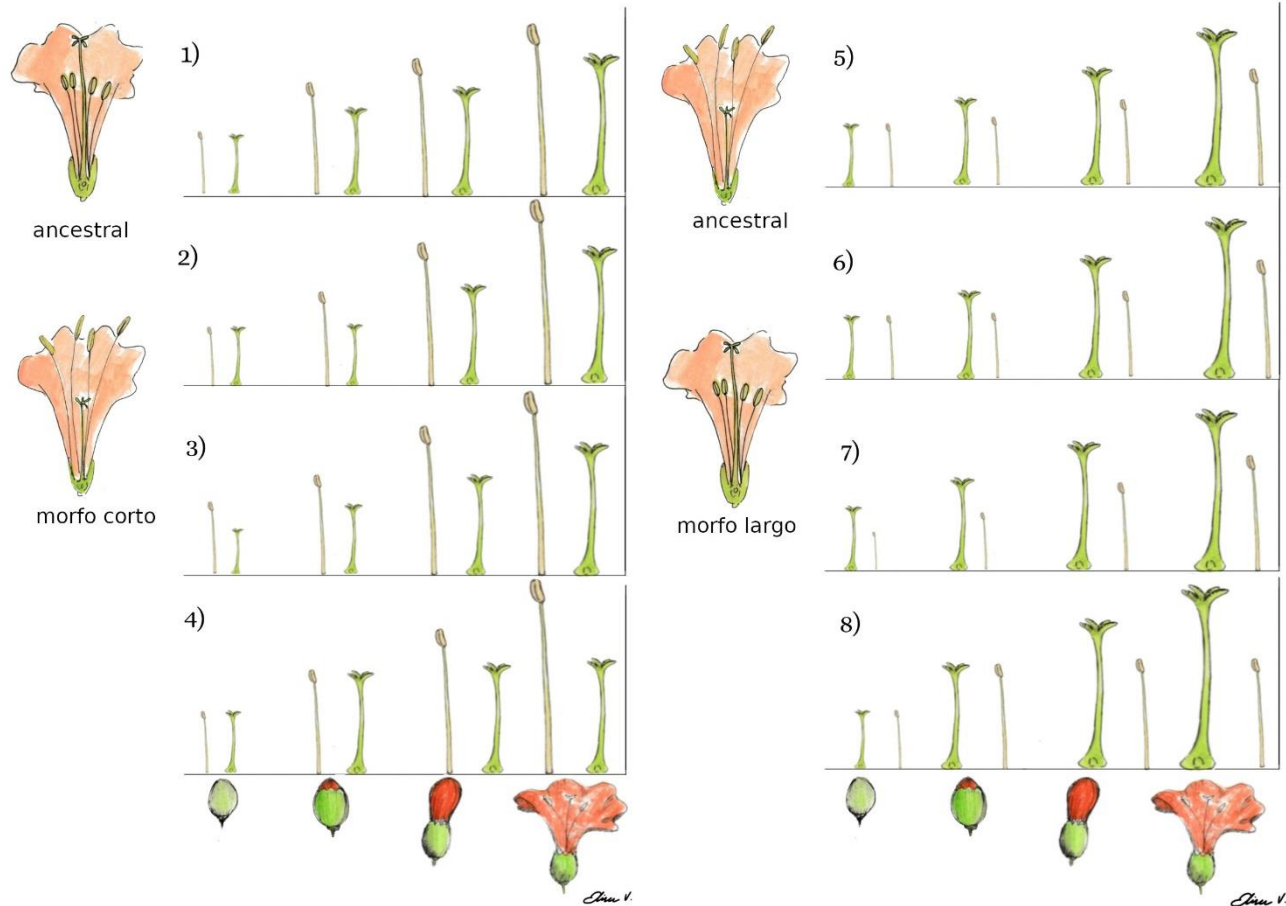


Figura 2. Posibles patrones del desarrollo floral por los que se puede establecer la distilia, cuando la característica ancestral a las especies con distilia era la hercogamia reversa y los estambres presentaron después un crecimiento mayor a los pistilos en algún estadio de desarrollo (1-4), o en las que la característica ancestral era la hercogamia de aproximación y los pistilos presentaron después un crecimiento mayor a los estambres en algún estadio de desarrollo (5-8), ilustrado con estructuras reproductivas de *Cordia dodecandra*. (Ilustración: Elisa Estefany Vazquez Solis).

al visitar otra flor se deposite el polen colectado. Por ejemplo, si un colibrí colecta polen en la cabeza en flores con hercogamia reversa el reto para una polinización exitosa sería que pueda contactar el estigma de otras flores con la cabeza y, de manera análoga, que contacte con el pico el estigma de aquellas que tienen hercogamia por aproximación si visitó antes este tipo de flor (Figura 1).

Una solución a este reto se presentó, en algunas especies, con los sistemas reproductivos conocidos como heterostilia, en las que diferentes individuos presentan morfos florales que varían respecto a la posición del pistilo y el estambre. Los morfos florales que se caracterizan por tener un pistilo más largo que los estambres se denominan morfo largo y los que tienen el pistilo más corto que los estambres se deno-

minan morfo corto. Cuando la altura del pistilo en el morfo largo es igual a la del estambre del morfo corto y la altura del estambre en el morfo largo es igual a la del pistilo en el morfo corto, la hercogamia es recíproca (Figura 1) y al sistema reproductivo que presenta esta característica se le conoce como distilia. La distilia está presente en 28 familias de plantas en las que originó de forma independiente, incluso dentro de ellas, y cómo evolucionó es otro misterio que se ha revelado poco a poco (Barrett 2019, Naiki 2012).

Durante mucho tiempo, se creyó que la distilia se originaba de especies que tenían como característica ancestral la hercogamia de aproximación (Lloyd & Webb, 1992, Webb & Lloyd, 1986). Sin embargo, recientemente se analizaron especies de 15 de las 28

familias que presentan distilia (Cohen 2019) y se identificó que la distilia se pudo originar en tres escenarios que se diferencian por el tipo de la hercogamia o su ausencia como característica ancestral a todas las especies que presentan distilia: Escenarios I hercogamia por aproximación (el más frecuente), II homostilia y III hercogamia reversa (el menos frecuente). En combinación con tasas de crecimiento diferencial para el pistilo y los estambres, se pueden considerar ocho patrones del desarrollo floral por los que se pudo establecer el dimorfismo de la distilia, los que se presentan ilustrados para el ciricote que es una especie con distilia (Figura 2). En el escenario I, la distilia puede establecerse si se desarrolla una flor de morfo corto a partir de una flor con hercogamia de aproximación, lo que sucede cuando 1) los estambres crecen más rápido que los pistilos, 2) los estambres crecen desde que se diferencian y los pistilos un poco después, 3) los pistilos son más pequeños que los estambres desde que se forman o 4) que los pistilos crecen menos rápido o no crecen en etapas tempranas, intermedias o tardías del desarrollo floral (Figura 2). En el escenario III, la distilia se establece cuando se desarrolla una flor del morfo largo a partir de flores con hercogamia de reversa, lo que sucede cuando 5) los pistilos crecen más rápido que los estambres, 6) los pistilos crecen desde que se diferencian y los estambres un poco después, 7) los estambres son más pequeños que los pistilos desde que se forman o 8) que los estambres crecen menos rápido o no crecen en etapas tempranas, intermedias o tardías del desarrollo floral (Figura 2). En el escenario II, la distilia se establecería cuando de una flor con homostilia se desarrollan las flores del morfo corto por algún patrón de desarrollo del 1 al 4 y las del largo con algún patrón del 5 al 8. Para averiguar qué tan frecuentes son los patrones de desarrollo que presentan las especies con distilia, se pueden medir las alturas del pistilo y estambre durante el desarrollo floral, y obtener gráficas que representen los valores del largo relativo del pistilo y el estambre relacionado al largo de la corola (eje Y) frente al logaritmo natural del largo de la corola (eje X), lo que permite inferir si estos órganos a) crecen a tasas mayores en el morfo en que son más largos, b) tienen tamaños diferentes desde un principio en cada morfo, c) inician su desarrollo tardíamente en el morfo en que son más cortos, d) su crecimiento se desacelera o detiene en el morfo en que son más cor-



Figura 3. *Cordia dodecandra* creciendo en camellones de la ciudad de Mérida, Yucatán donde se establecen varias especies nativas como ésta, en la esquina inferior derecha se presenta detalle de la inflorescencia de la especie. (Fotografía: Miriam Monserrat Ferrer Ortega).

tos, o e) presenten combinaciones de estos patrones (Richards & Barrett 1992).

Para elucidar cuál de los patrones de desarrollo floral presenta el ciricote, especie que es apreciada en sistemas agroforestales y plantaciones urbanas como árboles ornamentales en Mérida Yucatán (Figura 3), hicimos un análisis del desarrollo floral del pistilo y estambre midiendo la longitud relativa de estos órganos con la longitud de la corola en botones florales y flores. Este análisis contribuye a develar el misterio de la evolución de la distilia, porque la especie pertenece a un género con varias especies distílicas (Opler *et al.* 1975), y se propone que para *Cordia*, la característica ancestral del género era el de la hercogamia reversa, que es el escenario menos común por el que se podría establecer la distilia (Cohen 2019). Descubrimos que en el ciricote, el patrón de desarrollo se caracteriza porque en el morfo

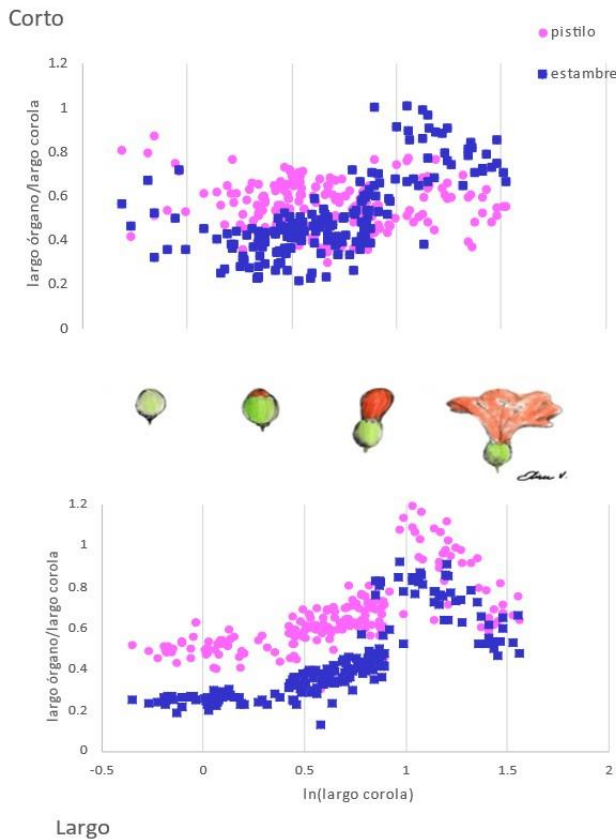


Figura 4. Patrón de desarrollo floral en *Cordia dodecandra*. Se observa que en el morfo corto el pistilo y los estambres crecen de manera constante en las primeras etapas de desarrollo y durante la apertura de la flor el estambre incrementa su crecimiento. En el morfo largo el crecimiento del pistilo es mayor durante todo el desarrollo, sobre todo cuando los botones florales alcanzan la última etapa de desarrollo, 1 a 2 días antes de abrirse las flores. (Ilustración: Elisa Estefany Vazquez Solis).

corto el crecimiento del pistilo y el estambre es similar, y la diferencia de alturas se establece durante la apertura de la flor (Figura 4). En cambio, en el morfo largo, el crecimiento del pistilo es mayor que el de los estambres, sobre todo de 1 a 2 días antes de que las flores se abran (Figura 4). Estos patrones que observamos representan una combinación de los patrones 4 y 7 lo que podría sugerir que el género pudo tener como carácter ancestral a la homostilia o que se requieren modificar los patrones de desarrollo floral en ambos morfos para que se establezca la distilia (Figura 2). Estos primeros descubrimientos/resultados, nos plantean nuevas preguntas sobre

el ciricote, por ejemplo, qué otras características varían entre los morfos florales corto y largo, y cuáles son los genes que regulan y están involucrados en el crecimiento del pistilo y el estambre. Las respuestas a estas preguntas se abordarán en futuras investigaciones y servirán como base para proponer estrategias de manejo para la conservación de esta especie.

Agradecimientos: A CONACyT por el financiamiento al proyecto: Efecto de la domesticación en árboles multipropósito de la Península de Yucatán: Ecología y genómica funcional de *Cordia dodecandra* (CB 2017-2018, A1S-30471).

Referencias

- Barrett S.C.H. 2019.** 'A most complex marriage arrangement': recent advances on heterostyly and unresolved questions. *New Phytologist* 224: 1051-1067. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16026>
- Cohen J. I. 2019.** How to build distylous flowers: comparative floral development and evolution of distylous species across the angiosperms. *American Journal of Botany* 106: 1285-1299. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1363>
- Lloyd D.G. y Webb C.J. 1992.** The Evolution of Heterostyly. In: Barrett S. C. H. (ed.) *Evolution and Function of Heterostyly*, pp. 151-178. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Naiki A. 2012.** Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology* 27: 3-29.
- Opler P.A., Baker H.G. y Frankie G.W. 1975.** Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7: 234-247. DOI: <https://doi.org/10.2307/2989736>
- Richards J.H. y Barrett S.C.H. 1992.** The Development of Heterostyly. In: Barrett S. C. H. (ed.) *Evolution and Function of Heterostyly*, pp. 85-127. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Webb C.J. y Lloyd D.G. 1986.** The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163-178. DOI: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409726>

Desde el Herbario CICY, 16: 24-29 (08-febrero-2024), es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 110, www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/, webmas@cicy.mx. Editores responsables: Rodrigo Duno de Stefano, Patricia Rivera Pérez y Lilia Lorena Can Itzá. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 08 de febrero de 2024. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura del editor de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.