

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE LA DIFERENCIACIÓN FLORAL EN TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

Efraín Contreras-Magaña*; Hortencia Arroyo-Pozos; Juan Ayala-Arreola;
Felipe Sánchez-Del-Castillo; Esaú del Carmen Moreno-Pérez

Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Fitotecnia. km 38.5 Carretera México-Texcoco. Chapingo, Texcoco, Estado de México, MÉXICO. C.P. 56230. Tel.: 01 (595) 952 1500 ext. 6313. Correo-e: cmefracin@yahoo.com (*Autor para correspondencia)

RESUMEN

Con el propósito de elaborar un documento que dé a conocer las fases morfológicas de la diferenciación floral en tomate, se realizó un estudio microscópico en la Universidad Autónoma Chapingo, de octubre de 2010 a octubre de 2011. Se sembraron dos híbridos de tomate, 'Charleston' y 'Barbarian', de tipo bola y saladette, respectivamente. Éstos se germinaron en una cámara y al emitir los cotiledones se condujeron a un invernadero de cristal donde se mantuvieron hasta tener la segunda inflorescencia. Durante este periodo se realizaron los aislamientos, observaciones y toma de microfotografías de los meristemos y órganos florales. Con base en estas imágenes y otras reportadas por otros autores, se realizó la interpretación y descripción de cada una de las fases morfológicas del proceso de diferenciación floral. Se observó que en esta especie la diferenciación de vegetativo a reproductivo ocurre en el meristemo apical, y cuando se forma la primera inflorescencia una yema vegetativa axilar continúa con el crecimiento y retoma la dominancia apical. Después de formar tres fitómeros, aparece la segunda inflorescencia. La formación de las inflorescencias es de forma basípeta: cuando el meristemo cambia a reproductivo se divide en dos y aparecen dos primordios de flor, luego en la base aparecen más primordios consecutivamente hasta formar la inflorescencia completa. La aparición de los órganos florales es de forma centripeta: primero el cáliz, luego la corola, después el androceo (filamento y anteras) y finalmente el gineceo (ovario, óvulos, estilo y estigma).

PALABRAS CLAVE ADICIONALES: Meristemo, floración, inflorescencia, morfología.

MORPHOLOGICAL CHARACTERIZATION OF FLORAL DIFFERENTIATION IN TOMATO (*Solanum lycopersicum* L.)

ABSTRACT

In order to produce a document that identifies the morphological stages of floral differentiation in tomato, a microscopic study was conducted at Chapingo Autonomous University from October 2010 to October 2011. Two tomato varieties, Charleston and Barbarian, ball and salad types respectively, were planted to generate plant material. They were germinated in a special chamber and upon emitting cotyledons were taken to a glasshouse where they remained until having the second inflorescence. During this period, isolations, observations and photomicrographs were made of the meristems and floral organs. Based on these images and others reported by other authors, each of the morphological stages of the floral differentiation process were interpreted and described. It was observed in this species that vegetative to reproductive differentiation occurs in the apical meristem, and when the first inflorescence forms a vegetative axillary bud continues growth and retakes apical dominance. After forming three phytomers, the second inflorescence appears. The inflorescences form basipetally: i.e., when the meristem changes to reproductive it divides into two and two floral primordia appear, then on the base more primordia appear consecutively until the complete inflorescence is formed. The floral organs appear centripetally: first the calyx, then the corolla, later the androecium (filament and anthers) and finally the gynoecium (ovary, ovules, style and stigma).

ADDITIONAL KEYWORDS: Meristem, flowering, inflorescence, morphology.

INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es una de las especies agrícolas más importantes en la producción a nivel mundial y nacional, y por lo tanto también en la investigación. Sin embargo, son pocos y aislados los estudios respecto a la diferenciación floral en esta especie. Los primeros fueron realizados por Sawheney y Greyson (1972), quienes describen la iniciación de la inflorescencia y órganos florales con el uso de microscopio de luz. Posteriormente se hicieron estudios de desarrollo y características de los órganos florales en esta especie por Chandra-Sekhar y Sawhney (1984) con microscopio electrónico de barrido. Con esta misma técnica, Contreras (2007) llevó a cabo otro trabajo sobre morfología del fenómeno. Hay varias aportaciones excelentes, pero aisladas, referentes a la floración de tomate (Wittwer y Aung 1969; Picken *et al.* 1985; Atherton y Harris, 1986; Dieleman y Heuvelink 1992; Kinet y Peet 1997; Lozano *et al.* 2000; Lifschitz y Eshed, 2006). Sin embargo, en ninguno de los trabajos anteriores se presenta en forma detallada y completa la diferenciación desde sus inicios hasta la conformación y surgimiento de la inflorescencia en la planta. Se requiere saber con precisión cómo y cuándo ocurren las diferentes fases. De esta forma, se podrá influir con modificaciones al ambiente de producción del cultivo para afectar el fenómeno a favor de la producción. Autores como Calvert (1959), Charles-Edwards *et al.* (1986) y Reinhart *et al.* (2003) mencionan que el proceso de diferenciación floral se va a desencadenar siempre y cuando haya un mínimo de carbohidratos disponibles y se verá afectado por el balance de los mismos durante el periodo en que está ocurriendo el fenómeno. Cuando este balance es bajo, la planta llega a abortar varios de los primordios de flor que se están diferenciando. Por el contrario, un alto balance de carbohidratos puede incrementar la cantidad de flores en comparación con los que se establecerían en cada inflorescencia bajo condiciones normales. Se ha demostrado que la diferenciación floral es un factor afectado fuertemente por el ambiente y que puede ser ampliamente modificado (Wittwer y Tubner, 1957; Atherton y Harris, 1986; Dieleman y Heuvelink 1992; Heuvelin, 2005), pero para poder afectarlo a favor de la planta, es necesario saber cómo y cuándo se presenta. Es por tal motivo que el presente estudio se realiza con el objetivo de describir en forma detallada las fases morfológicas que se llevan a cabo en el proceso de diferenciación floral de tomate, para tener la información concentrada en un solo documento que sea de utilidad a científicos, estudiantes y productores que se dedican al manejo de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se llevó a cabo en el Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, en los invernaderos de posgrado y en laboratorios de Semillas, Fisiología de Frutales y Ecología, durante el periodo de octubre de 2010 a octubre de 2011.

INTRODUCTION

The tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is one of the most important agricultural species produced globally and nationally, and therefore also in research. However, studies regarding floral differentiation in this species are few and far between. The first were performed by Sawheney and Greyson (1972), who describe the initiation of inflorescence and floral organs with the use of light microscopy. Subsequently, studies of the development and characteristics of the floral organs in this species were carried out by Chandra-Sekhar and Sawhney (1984) with scanning electron microscopy. With this technique, Contreras (2007) conducted another study on the morphology of the phenomenon. There are several excellent but isolated contributions relating to tomato flowering (Wittwer and Aung, 1969; Picken *et al.*, 1985; Atherton and Harris, 1986; Dieleman and Heuvelink, 1992; Kinet and Peet, 1997; Lozano *et al.*, 2000; Lifschitz and Eshed, 2006). However, none of the previous studies provides a detailed and complete description of differentiation from its beginnings to the formation and emergence of the inflorescence in the plant. Knowing precisely how and when the different phases occur is required. Thus, changes can be made to the crop's production environment in order to affect the phenomenon in a way that benefits production. Authors such as Calvert (1959), Charles-Edwards *et al.* (1986) and Reinhart *et al.* (2003) mention that the floral differentiation process is triggered as long as there is a minimum of carbohydrates available and that it is affected by its balance during the period in which the phenomenon is occurring. When this balance is low, the plant may abort several of the floral primordia that are differentiating. On the contrary, a high carbohydrate balance can increase the number of flowers compared to that which would be established in each inflorescence under normal conditions. It has been shown that floral differentiation is a factor strongly affected by the environment and that it can be extensively modified (Wittwer and Tubner, 1957; Atherton and Harris, 1986; Dieleman and Heuvelink 1992; Heuvelin, 2005), but to be able to affect it in favor of the plant, it is necessary to know how and when it occurs. For that reason, this study aims to describe in detail the morphological phases that are carried out in the floral differentiation process in tomato, in order to have the information concentrated in a single document that will be useful to scientists, students and producers engaged in the management of the species.

MATERIALS AND METHODS

This work was carried out in the Plant Sciences Department at Universidad Autónoma Chapingo, in the postgraduate greenhouses and Seed, Fruit Tree Physiology and Ecology laboratories, during the period from October 2010 to October 2011.

Material vegetal

Se emplearon dos híbridos de tomate, uno de fruto tipo bola ('Charleston', de la compañía Syngenta) y otro de fruto tipo saladette ('Barbarian F1', de Harris Moran). Ambos materiales tienen la característica de emitir alrededor de siete flores por inflorescencia. Las plántulas se desarrollaron por 50 días hasta que la primera inflorescencia estuvo visible en la planta. El procedimiento de germinación se hizo conforme al protocolo descrito por Velasco y Nieto (2005).

Aislamiento del meristemo y observación en microscopía

En el estudio de la morfología de los meristemas florales se realizó el aislamiento, preparación y observación durante todo el proceso, hasta que se mostraron los órganos florales bien diferenciados. Debido al tamaño microscópico de estas estructuras su aislamiento se realizó con herramientas de filo y punta muy finos. La observación se hizo con el apoyo de un microscopio estereoscópico de luz. Las muestras de meristemas se colocaron en portaobjetos para remover los primordios de hoja y así permitir observar el proceso de diferenciación con diferentes muestras y en diferentes etapas fenológicas.

Toma de fotomicrografías

Se llevó a cabo colocando la muestra del meristemo en un portaobjetos con escala, luego se observó en un microscopio estereoscópico marca Zeiss y se obtuvo con una cámara marca Motic montada sobre este. Las fotografías se tomaron con la cámara acoplada a una computadora manejando el software Motic Images Plus Versión 2 ML, con formato JPG.

Manipulación de imágenes

Se realizó con los programas Photoshop CS5, Paint e Image Tool, con los cuales se asignó nombre a cada estructura, se definió la escala y se midió el tamaño del meristemo.

Descripción e interpretación de fotografías

Con las fotografías que se obtuvieron durante todo el proceso de diferenciación floral y con imágenes colectadas en diferentes trabajos que aisladamente se han llevado a cabo en diferentes partes del mundo, se interpretaron y describieron detalladamente los cambios de forma que se van dando en la estructura meristemática de la cual proviene la inflorescencia hasta la formación completa de la misma. Para darle mayor claridad al proceso de diferenciación, el trabajo se prolongó hasta que hubo ensanchamiento del ovario floral a causa de la fecundación del mismo y hubo indicios claros de la formación del fruto.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las plantas de tomate la primera inflorescencia tuvo su origen a partir de la séptima hoja pinnada compuesta. Esto concuerda con lo observado por Dieleman y Heuvelink

Plant material

Two tomato hybrids, one a ball-type fruit (Charleston, from the Syngenta Company) and the other a salad-type fruit (Barbarian F1', from Harris Moran), were used. Both materials have the characteristic of emitting about seven flowers per inflorescence. The seedlings developed for 50 days until the first inflorescence was visible on the plant. The germination procedure was performed according to the protocol described by Velasco and Nieto (2005).

Meristem isolation and microscopy observation

In studying the morphology of the floral meristems, isolation, preparation and observation were performed throughout the process until well-differentiated floral organs were shown. Due to the microscopic size of these structures, isolation was performed with sharp and very fine-tipped tools. The observation was made using a light stereomicroscope. Meristems samples were placed on slides to remove the leaf primordia and thus allow observing the differentiation process with different samples and in different phenological stages.

Taking photomicrographs

It was conducted by placing the meristem sample on a slide with a scale, then it was observed in a Zeiss stereomicroscope and it was obtained with a Motic camera mounted on it. The photographs were taken with the camera attached to a computer running Motic Images Plus Version 2 ML software, with JPG format.

Image manipulation

It was performed with the Photoshop CS5, Paint and Image Tool programs, with which a name was assigned to each structure, the scale defined and the meristem size measured.

Description and interpretation of photographs

With the photographs obtained throughout the entire floral differentiation process and with images collected in different studies that were conducted on an isolated basis in different parts of the world, the shape changes that occur in the meristematic structure, from which the inflorescence comes until it is completely formed, were interpreted and described in detail. To give more clarity to the differentiation process, the work continued until there was enlargement of the floral ovary due to fertilization and there were clear indications of fruit formation.

RESULTS AND DISCUSSION

In the tomato plants the first inflorescence began in the seventh pinnately compound leaf. This coincides with the findings reported by Dieleman and Heuvelink (1992), who mention that depending on the variety and the environmental conditions to which the seedling is submitted, it can appear between the sixth and ninth leaf.

(1992), quienes mencionan que dependiendo de la variedad y de las condiciones ambientales a las que se someta la plántula, puede aparecer entre la sexta y la novena hoja.

Condición de fase vegetativa

Después de que se produjeron de cinco a seis hojas y de dos a tres primordios de hoja en la planta, se alcanza a observar el meristemo vegetativo, el cual es un domo convexo de células que alcanza un tamaño aproximado de 170 μm de diámetro (Figura 1A). Esta fase del proceso se lleva a cabo aproximadamente de 20 a 21 días después de la siembra. A medida que se aproxima el cambio hacia la condición reproductiva, el tamaño del meristemo vegetativo va en aumento y llega a alcanzar hasta 460 μm aproximadamente (Figura 1B). En la etapa final de la condición vegetativa se manifiesta un alargamiento de la estructura (Figura 1C) que la hace un tanto puntiaguda (Contreras, 2007). El cambio referido con anterioridad ocurre aproximadamente entre los 20 y 25 días después de la siembra. En esa condición los primordios de hoja contienen una gran cantidad de tricomas no glandulares. Estos están constituidos de varias células unidas en forma longitudinal. Al observar estas estructuras al microscopio tienen un aspecto transparente e incoloro (Figura 1A y B). En la Figura 1C se alcanzan a apreciar los planos de división celular. Estos conducen al alargamiento del meristemo hacia la punta del mismo. El incremento de tamaño es característico cuando va a cambiar de condición.

Fase de transición de vegetativo a reproductivo

Durante la transición de estado vegetativo a reproductivo se observó un aplanamiento del domo (Figura 2A) y el inicio de la conformación de dos estructuras o protuber-

Vegetative phase condition

After five to six leaves and two to three leaf primordia were produced in the plant, the vegetative meristem, which is a convex dome of cells that reaches a size of approximately 170 μm in diameter, can be seen (Figure 1A). This phase of the process occurs about 20 to 21 days after planting. As the change to the reproductive condition nears, the vegetative meristem increases in size, reaching up to approximately 460 μm (Figure 1B). In the vegetative condition's final stage the structure lengthens (Figure 1C), making it somewhat pointy (Contreras, 2007). This change occurs between approximately 20 and 25 days after planting. In this condition the leaf primordia contain a large amount of non-glandular trichomes, which are made up of several cells joined together longitudinally. Under a microscope these structures can be seen to have a transparent and colorless appearance (Figure 1A and B). In Figure 1C the levels of cell division can be seen. This leads to the meristem lengthening towards its tip. The size increase is characteristic of when the meristem's condition is going to change.

Transition phase from vegetative to reproductive

During the transition from the vegetative to reproductive state, a flattening of the dome (Figure 2A) and the start of the formation of two structures or bumps that are the floral primordia (FP1 and FP2) were observed (Figure 2B). Later at the base and on the lateral side of the second floral primordium, the third bump arises (FP1, FP2 and FP3) (Figure 2C) and so on continues the appearance of floral primordia until completing the total number that will form the inflorescence. It is notable that each new primordium arises at the base where the earlier ones appeared.

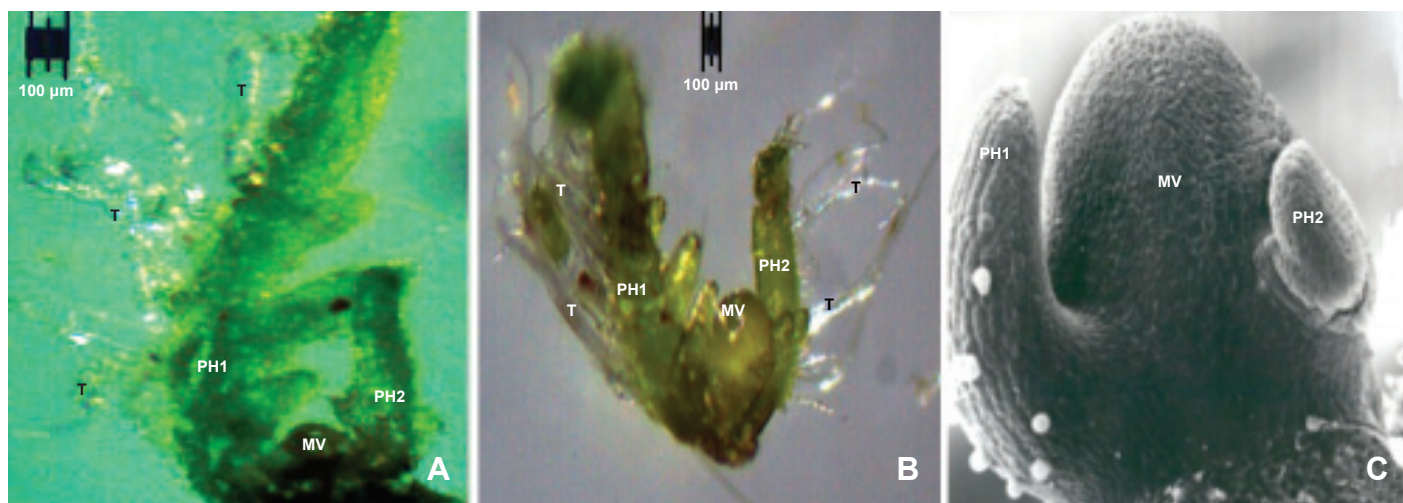


FIGURA 1. Meristemo vegetativo (MV) rodeado de primordios de hoja (PH1 y PH2) y tricomas (T). A) Meristemo completamente vegetativo (32x) B) Meristemo en fase de transición de condición vegetativa a reproductivo, (32x). C) Meristemo en la fase final de la etapa vegetativa, (180x). C) Tomada de Contreras (2007).

FIGURE 1. Vegetative meristem (VM) surrounded by leaf primordia (LP1 and LP2) and trichomes (T). A) Completely vegetative meristem (32x). B) Meristem in transition phase from vegetative to reproductive condition, (32x). C) Meristem in the final phase of the vegetative stage, (180x). C) Taken from Contreras (2007).

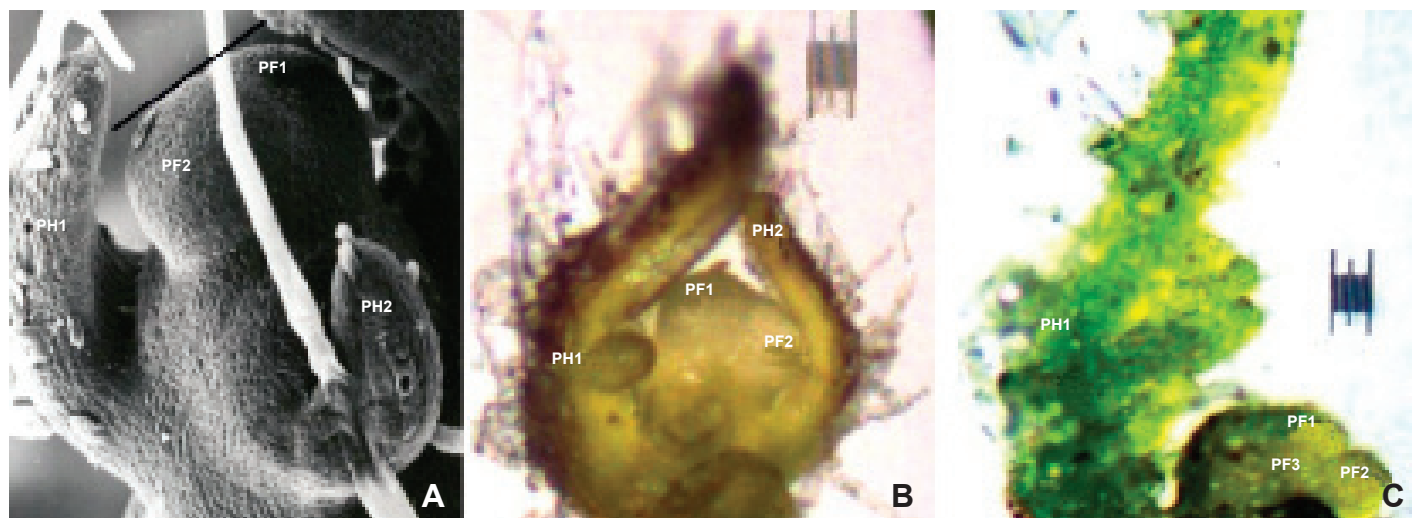


FIGURA 2. Transición de etapa vegetativa a reproductiva. A) Aplanamiento del domo estructural del meristemo que indica la transición del estado vegetativo a reproductivo (120x). B) Meristemo floral con dos primordios de flor (PF1 y PF2) rodeados de dos primordios de hoja (PH1 y PH2), (28x). C) Meristemo floral con tres primordios de flor (PF1, PF2 y PF3) y un primordio de hoja (PH), (28x).

FIGURE 2. Transition from vegetative to reproductive stage. A) Flattening of the meristem's structural dome that indicates the transition from the vegetative to reproductive state (120x). B) Floral meristem with two floral primordia (PF1 and PF2) surrounded by two leaf primordia (LP1 and LP2), (28x). C) Floral meristem with three floral primordia (PF1, PF2 and PF3) and a leaf primordium (LP), (28x).

rancias que son los primordios de flor (PF1 y PF2) (Figura 2B). Posteriormente en la base y al lado lateral del segundo primordio floral, surge la tercera protuberancia (PF1, PF2 y PF3) (Figura 2C) y así sucesivamente continúa la aparición de primordios florales hasta completar el número total que habrá de formar la inflorescencia. Es notorio que cada nuevo primordio surge en la base de donde aparecieron los anteriores.

Formación de una flor individual en el primer racimo floral

Aparición de perianto

La iniciación de la formación de sépalos se da con la aparición de una prolongación de células en un flanco del primordio floral (S1 en la Figura 3A). Luego de esta prolongación celular suceden otras que darán origen a los demás sépalos. Éstas van apareciendo de forma alternada y su desarrollo avanza helicoidalmente en el sentido de las manecillas del reloj hasta completar el número de sépalos que habrá de tener la flor (S1 a S5 en la Figura 3B). Esta fase del proceso se da aproximadamente de 22 a 24 días después de la siembra. Conforme se desarrollan los sépalos, se unen en la periferia del primordio de flor y adquieren una coloración verde intensa con tricomas sobre su superficie y con punta achatada (Figura 3C). Su desarrollo continúa hasta la antesis, donde se observa que la punta es picuda y el tamaño de los tricomas disminuye.

Al mismo tiempo que se van desarrollando los sépalos, comienza la formación de los pétalos, aproximadamente de 23 a 25 días después de la siembra. Éstos aparecen en forma verticilada (en un anillo). Todos surgen al mismo tiempo y se ubican justo en medio de los sépalos, pero de forma más interna que éstos (Figura 4A). Los pétalos son

Formation of a single flower in the first flower cluster

Perianth emergence

The initiation of sepal formation occurs with the emergence of an elongation of cells on one flank of the floral primordium (S1 in Figure 3A). After this cell elongation, others occur that give rise to other sepals. These emerge alternately and their development progresses helically in a clockwise direction until completing the number of sepals that the flower will have (S1 to S5 in Figure 3B). This stage of the process occurs about 22 to 24 days after planting. As the sepals develop, they join together on the periphery of the floral primordium and acquire an intense green coloring with trichomes on their surface and with a flattened tip (Figure 3C). Their development continues until anthesis, where it is noted that the tip is beaked and the size of the trichomes decreases.

At the same time as the sepals are developing, the petals begin to form about 23 to 25 days after planting. They appear in whorled form (in a ring). They all emerge at the same time and are located right in the middle of the sepals, but they form more internally than the sepals (Figure 4A). The petals are light green in color while they are still petal primordia (PP in Figure 4B) and are joined together. As they develop they increase in size, acquire a yellowish color and remain in a gamopetalous structure (Figure 4C) that characterizes the flower. They have the same color during pubescence on both the adaxial and abaxial parts. When fully developed and in the anthesis period, their color is an eye-catching bright yellow and they open up completely (Figure 4D).

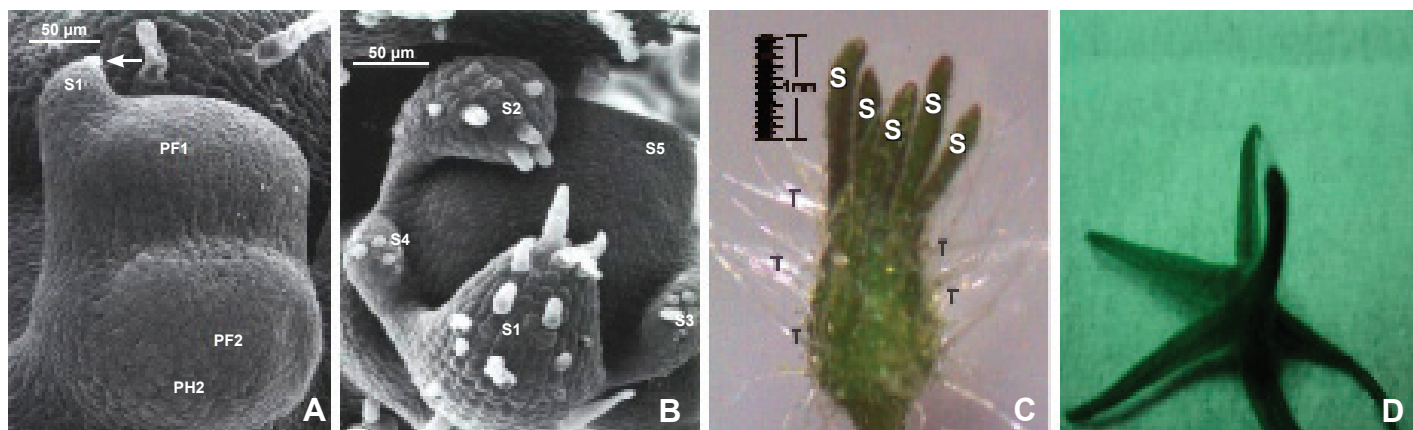


FIGURA 3. Inicio y desarrollo de sépalos. A) Protuberancia que dará origen al primer sépalo (S1). B) generación secuenciada en forma alterna y helicoidal de los sépalos que tendrá en un primordio floral (S1 a S5). C) Botón floral con sépalos (S) semidesarrollados cubierto abundantemente de tricomas (T), (10x). D) Sépalos maduros aislados de una flor en estado de antesis, se observa la punta picuda. A y B tomadas de Chandra-Sekhar y Sawney (1984).

FIGURE 3. Initiation and development of sepals. A) Bump that will give rise to the first sepal (S1). B) Alternately and helically sequenced generation of the sepals that a floral primordium will have (S1 to S5). C) Floral bud with semideveloped sepals (S) abundantly covered in trichomes (T), (10x). D) Mature sepals isolated from a flower in a state of anthesis, the beaked tip is observed. A and B taken from Chandra-Sekhar and Sawney (1984).

de color verde claro cuando aún son primordios de pétalo (PP en la Figura 4B) y se encuentran unidos. A medida que se desarrollan aumentan su tamaño, adquieren una coloración amarillenta y permanecen en una estructura gamopétala (Figura 4C) que caracteriza a la flor. Presentan pubescencia del mismo color tanto en la parte adaxial como en la abaxial. Al estar completamente desarrollados y en periodo de antesis su color es amarillo intenso y llamativo, éstos abren totalmente (Figura 4D).

Aparición de androceo

Posterior al desarrollo de sépalos y pétalos, en una posición más interna, se forman los estambres, aproxima-

Androecium emergence

Subsequent to the development of sepals and petals, in a more inward position, the stamens are formed, approximately 24 to 26 days after planting. They appear right across from where the sepals emerged and in the middle of the petal bases. They also emerge in a whorl (Figure 5A). At first they appear as lobes and as they develop they divide to give way to anther formation. The stamens in the tomato flowers have very short filaments and in some cases are imperceptible. The anthers grow from the base of the structure (Figure 5B) and as they develop they have a glabrous appearance and may grow above the pistil (Figure 5C). They are joined by their sides through the generation

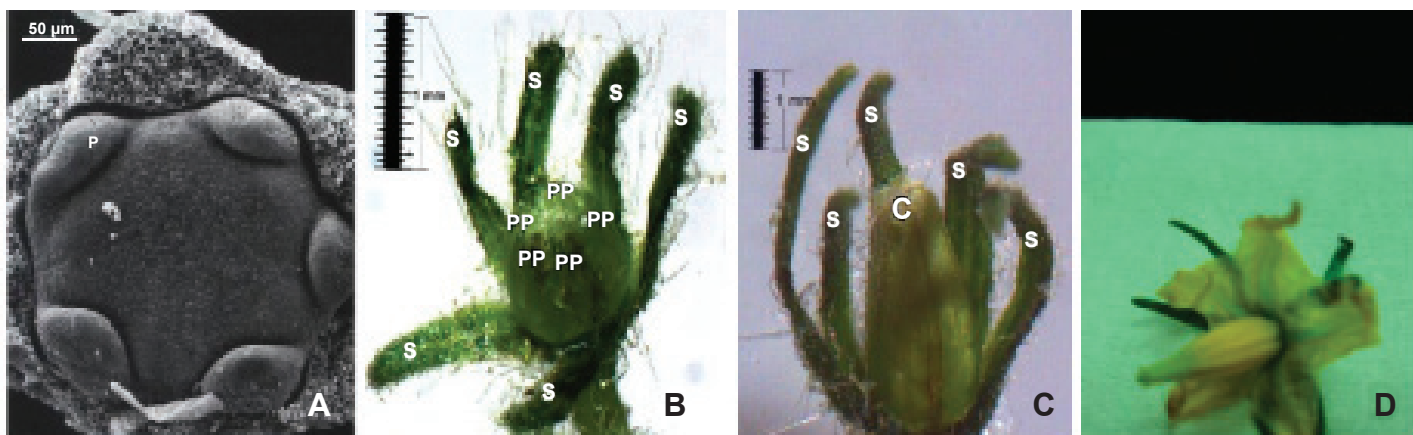


FIGURA 4. Inicio y desarrollo de pétalos. A) Inicio de la formación de pétalos (P) que aparecen en el verticilo interno al interior de los sépalos (S) y en medio de éstos. B) Formación de los primordios de pétalos (PP), (12x). C) Sépalos (S) separados para poder observar la corola (C) aún fusionada y desarrollándose, (12x). D) Flor pentámera en estado de antesis. A tomado de Chandra-Sekhar y Sawney (1984).

FIGURE 4. Initiation and development of petals. A) Start of the formation of petals (P) that appear in the inner whorl within the sepals (S) and in the middle of them. B) Formation of the petal primordia (PP), (12x). C) Sepals (S) separated in order to observe the corolla (C) still fused and developing, (12x). D) Pentametric flower in anthesis state. A Taken from Chandra-Sekhar and Sawney (1984).

damente de 24 a 26 días después de la siembra. Estos aparecen justo enfrente de donde surgieron los sépalos y en medio de las bases de los pétalos. También aparecen en forma verticilada (Figura 5A). De inicio se presentan como lóbulos y a medida que avanzan en desarrollo se dividen para dar paso a la formación de las anteras. Los estambres en las flores de tomate tienen filamentos muy cortos y en algunos casos son imperceptibles. Las anteras crecen desde la base de la estructura (Figura 5B) y a medida que se desarrollan tienen una apariencia glabra y llegan a crecer por encima del pistilo (Figura 5C). Se unen por sus costados a través de la generación de tricomas que se entretejen partiendo del centro de la antera hacia la base y la punta como si fuera un zíper. De esta manera se forma el cono estaminal. Éste envuelve al gineceo en una cámara que deja encerrado el estigma (Figura 5D).

Aparición del gineceo

La formación de las estructuras del órgano femenino de la flor da inicio posterior al comienzo de la formación de

of trichomes that are woven together from the center of the anther towards its base and the tip like a zipper, thereby forming the staminal cone. This wraps the gynoecium in a chamber that leaves the stigma inside (Figure 5D).

Gynoecium emergence

The formation of the structures of the flower's female organ starts after the beginning of the formation of all other organs, between 25 and 27 days after planting. Figure 6A shows the emergence of what will be the ovary in the base. The ovary carpels (Cp) can also be seen. In the central hollows after closure, the locules (Lc) will be left enclosed where the ovules will be formed (Figure 6G and 6H). When the structure closes, the initiation of the formation of the style (Figure 6B), an elongation of the ovary (Figure 6C and 6D) that by finishing at the tip ends with the stigma (Figure 6E and 6F), can be seen. This is constituted by a widening that, in the case of the tomato flower, looks like a doughnut (Figure 6F).

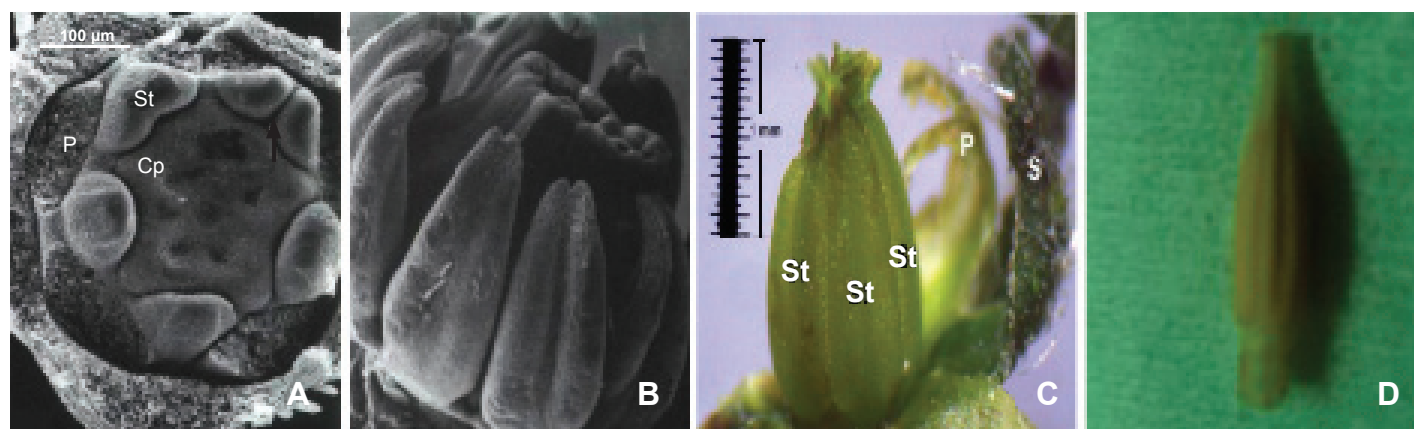


FIGURA 5. Inicio y desarrollo de estambres en tomate. A) Inicio de la formación de estambres (St) y de carpelos (Cp). B) Desarrollo de anteras bilobuladas envolviendo la formación del gineceo. C) Conjunto de estambres (St) conformando el cono estaminal y con una apariencia glabra (25x) D) Cono estaminal separado del resto de la flor. A y B tomado de Chandra-Sekhar y Sawhney (1984).

FIGURE 5. Initiation and development of stamens in tomato. A) Start of the formation of stamens (St) and carpels (Cp). B) Development of bilobed anthers enveloping the forming gynoecium. C) Set of stamens (St) forming the staminal cone and with a glabrous appearance (25x) D) Staminal cone separated from the rest of the flower. A and B taken from Chandra-Sekhar y Sawhney (1984).

todos los demás órganos, entre los 25 y 27 días después de la siembra. En la Figura 6A se muestra la aparición de lo que será el ovario en la base. También se observan los carpelos del ovario (Cp). En los huecos centrales después del cierre quedarán envueltos los lóculos (Lc) donde se formarán los óvulos (Figura 6G y 6H). Se aprecia también el comienzo de la formación del estilo al momento del cierre de la estructura (Figura 6B), una prolongación del ovario (Figura 6C y 6D) que al finalizar en la punta remata con el estigma (Figura 6E y 6F). Este se constituye por un ensanchamiento que, en el caso de la flor de tomate, tiene la apariencia de una dona (Figura 6F).

Conformación de la flor de tomate

La formación de la flor de tomate tiene su inicio desde que en el meristemo en diferenciación se separa una protuberancia y comienza a formar el primer primordio de sépalo

Formation of the tomato flower

The tomato flower begins to form when in the differentiating meristem a bump separates and begins to form the first sepal primordium (process described above) and ends when the mature flower reaches anthesis. Subsequently it will be fertilized and thereafter its condition changes to fruit. It is very difficult to follow the sequence of development of all the floral organs at the same time, so the differentiation of the calyx, corolla, androecium and gynoecium has been dealt with separately. However, Figure 7A shows the presence of the four main structures that make up a flower from the beginning of its development. In the image a sepal was removed, thereby opening up a window that allows seeing inside the structure and thus all the bodies developing inside it.

The total change of the meristem from the vegetative to reproductive condition is obtained when all its compo-

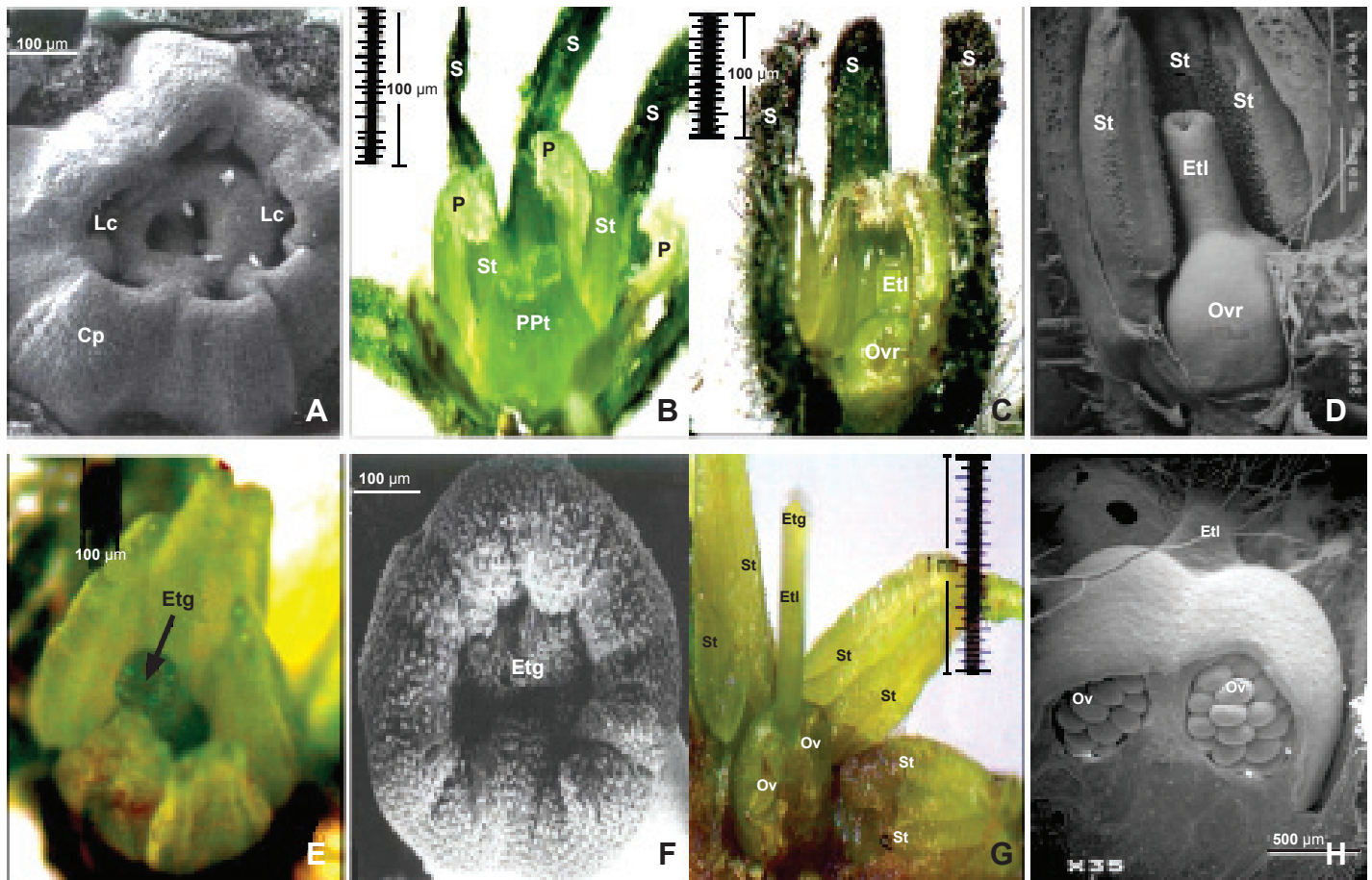


FIGURA 6. Formación del gineceo. A) Formación de lóculos (Lc) y carpelos (Cp) en lo que habrá de ser el ovario. B) Cierre de la estructura para dar inicio a la formación del estilo. C) Iniciación del estilo (Etl), partiendo del ovario, (12x). D) Ovario (Ovr) con el estilo (Etl) en desarrollo. E) Vista superior del estigma en desarrollo, (28x). F) Estigma (Etg) cubierto de tricomas glandulares. G) Pistilo con el ovario abierto para mostrar la presencia de óvulos, (28x). H) Carpelos en cuyo interior se muestran óvulos (Ov), se aprecia también la base del estilo (Etl) (35x). A y F tomadas de Chandra-Sekhar y Sawhney (1984), D y H tomadas de Fleming (2007).

FIGURE 6. Formation of the gynoecium. A) Formation of locules (Lc) and carpels (Cp) in what will be the ovary. B) Closure of the structure to begin the formation of the style. C) Initiation of the style (Sty), starting from the ovary, (12x). D) Ovary (Ovr) with the style (Sty) in development. E) Top view of the stigma in development, (28x). F) Stigma (Sti) covered with glandular trichomes. G) Pistil with the ovary open to show the presence of eggs, (28x). H) Carpels in which ovules (Ov) are shown, and also the base of the style (Etl) (35x). A and F taken from Chandra-Sekhar and Sawhney (1984), D and H taken from Fleming (2007).

(proceso descrito con anterioridad) y finaliza cuando la flor madura al llegar el estado de antesis. Posteriormente se fertilizará y de ahí en adelante su condición cambia a fruto. Es muy difícil seguir la secuencia de desarrollo de todos los órganos florales a la vez, por ello se han abordado en forma separada la diferenciación del cáliz, corola, androceo y gineceo. Sin embargo, en la Figura 7A se aprecia la presencia de las cuatro estructuras principales que conforman una flor desde sus inicios en desarrollo. En la imagen se removi  un s palo abriendo una ventana que permite la visi n interna de la estructura, y con ello la observaci n de todos los  rganos en desarrollo.

El cambio total del meristemo de la condici n vegetativa a reproductiva se obtiene cuando ya est  conformada por todos los  rganos en un estado de desarrollo maduro. En las Figura 7B y 7C se observa que ya tiene todos sus  rganos maduros, excepto los estambres, los cuales tie-

nents are in a mature state of development. Figures 7B and 7C show that it already has all its mature organs, except the stamens, which have to take on an intense yellow hue, to later prepare for anthesis and then pollinate the stigma.

Inflorescence formation

An inflorescence begins to emerge with the change from the vegetative to reproductive condition in the meristem and culminates when the last flower in it has finished differentiating. When the floral primordia that will make up the cluster appear, the emergence sequence occurs basipetally. Note in Figures 8A and 8B that the distal-end flower is the first that starts and then adjacent ones develop, but always at a lower position. Floral primordium 1 (FP1) is more developed than floral primordium 4 (FP4) and the same occurs in the other primordia. In all cases the use of a stereomicroscope is required to observe the structures.

nen que tomar una tonalidad amarillo intenso, para posteriormente prepararse para la antesis y consecutivamente polinizar al estigma.

Conformación de la inflorescencia

El comienzo de la aparición de una inflorescencia ocurre con el cambio de la condición vegetativa a repro-

The floral primordia of the inflorescence are in a different stage of development, as well as the organs of each of the flowers that make it up. After the formation of the primordia, the pedicel of each flower develops and also the rachis of the inflorescence. This does not occur until the cluster frees itself from the leaf primordia that protect it and can thus grow without anything obstructing it.

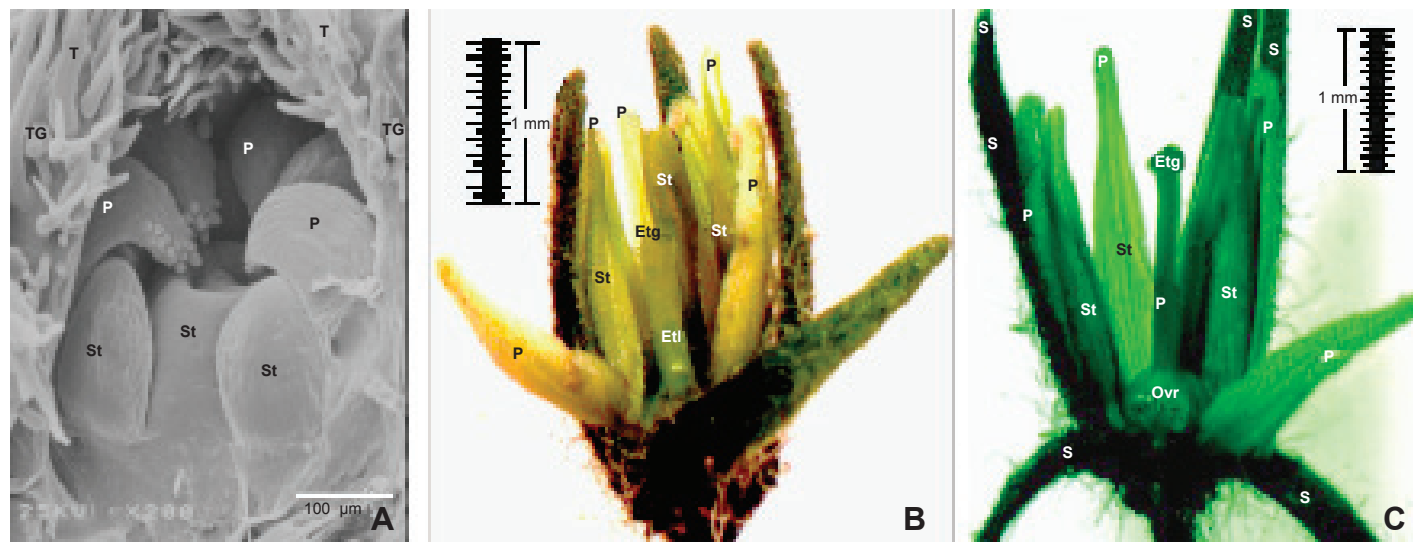


FIGURA 7. Etapas que muestran el inicio y culminación de la formación de una flor de tomate. A) Estructura que muestra sépalos (S) llenos de tricomas, pétalos (P) curvados hacia el interior de la estructura floral y con tricomas en la punta, estambres (St) en forma de lóbulo y el comienzo de la aparición del gineceo al centro, (200x). B) Botón floral que se abrió para observar sus distintas estructuras: sépalos (S), pétalos (P), estambres (St), y el gineceo que muestra estilo (Etl) y el inicio de la aparición del estigma (Etg), (10x). C) Flor con todos sus órganos perfectamente desarrollados, pero aun en estado inmaduro, (10x). A tomada de Fleming (2007).

FIGURE 7. Stages showing the start and completion of the formation of a tomato flower. A) Structure showing sepals (S) filled with trichomes, petals (P) curved towards the inside of the floral structure and with trichomes at the tip, lobe-shaped stamens (St) and the start of the emergence of the gynoecium at the center, (200x). B) Floral bud that was opened to observe its different structures: sepals (S), petals (P), stamens (St), and the gynoecium that shows style (Sty) and the beginning of the emergence of stigma (Sti), (10x). C) Flower with all its organs fully developed, but still in an immature state, (10x). A taken from Fleming (2007).

ductiva en el meristemo y culmina cuando ha terminado de diferenciarse la última flor en el mismo. Cuando aparecen los primordios florales que habrán de conformar el ramillete, la secuencia de aparición se da en forma basípeta. Nótese en las Figuras 8A y 8B que la flor del extremo distal es la primera que se inicia, y posteriormente se desarrollan otras adyacentes, pero siempre en una posición inferior. El primordio floral 1 (PF1) está más avanzado en desarrollo que el primordio floral 4 (PF4) y así sucesivamente ocurre en los demás primordios. En todos los casos es necesario el uso de un microscopio estereoscópico para observar las estructuras. Los primordios de flor de la inflorescencia se encuentran en diferente etapa de desarrollo, así como los órganos de cada una de las flores que la conforman. Posterior a la formación de los primordios se desarrolla el pedicelo de cada flor y asimismo el raquis de la inflorescencia. Esto no ocurre hasta que el ramillete se libere de los primordios de hoja que lo protegen y pueda crecer sin que nada lo entorpezca.

Después de que se diferenció cada una de las flores que conforman la inflorescencia, comienza el desarrollo de

After each of the flowers that form the inflorescence differentiates, a cluster that can be seen with the naked eye begins to develop. First floral buds appear and as time passes the floral cluster takes shape, by completely forming the floral peduncles and the rachis. After around 50 to 55 days, the first flowers enter anthesis. These flowers have basal positions in the raceme and the distal-end flowers are the last to reach anthesis (Figure 8C).

As earlier stated, when the inflorescence is forming, its differentiation occurs basipetally and as the rachis and floral peduncles lengthen the process is reversed and development continues acropetally. The phenomenon is considered to be reversed because the basal flowers are closer to the source and flow of photoassimilates, so they have the opportunity to intercept more of them, thereby reducing the flow to the most distal flowers in the cluster (Figure 8C). Thus, what appeared to be the most vigorous flower when the inflorescence differentiation process began (first to differentiate and emerge) is the one that is delayed the most in its development and in the end is the one that takes the longest to reach anthesis and be fertilized, if the process

formación de un ramillete que se puede observar a simple vista. Primeramente aparecen botones florales y a medida que pasa el tiempo toma forma el ramillete floral, al formarse completamente los pedúnculos florales y el raquis. Una vez transcurridos alrededor de 50 a 55 días, las primeras flores entran en el estado de antesis. Estas flores tienen posiciones basales en el racimo y las flores del extremo distal que llegan a antesis hasta el final (Figura 8C).

Como se recordará, cuando la inflorescencia está en proceso de formación, la diferenciación de la misma ocurre en forma basípeta y a medida que el raquis y los pedúnculos florales se alargan se invierte dicho proceso y el desarrollo continúa de manera acrópeta. Se considera que el fenómeno se invierte debido a que las flores basales están más cercanas de la fuente y al paso de los fotoasimilados, por lo que tienen la oportunidad de interceptar mayor cantidad de ellos, lo que reduce el flujo hacia las flores más distales en el racimo (Figura 8C). De esta forma, lo que parecía ser la flor más vigorosa cuando inició el proceso de diferenciación de la inflorescencia (primera en diferenciarse y en orden de aparición), es la que se retrasa más en su desarrollo y al final es la que más tarda en llegar a la antesis y fecundarse, si es que llega a ocurrir el proceso, porque muchas veces éstas son las flores que no llegan a fructificar. La primera inflorescencia completa está en periodo de antesis aproximadamente de 55 a 60 días después de la siembra (Figura 8B).

Fase reproductiva y desarrollo de la segunda inflorescencia

Se observó que la primera inflorescencia se forma a partir de la yema apical en el tallo, una vez que apareció la séptima hoja. Posterior a esto, la yema lateral más próxima retoma el crecimiento y recupera la dominancia apical. Se pudo corroborar que por cada tres fitómeros se diferencia-

occurs at all, because often these are the flowers that fail to bear fruit. The first complete inflorescence is in an anthesis period that occurs approximately 55 to 60 days after planting (Figure 8B).

Reproductive phase and development of the second inflorescence

It was observed that the first inflorescence forms from the apical bud on the stem, once the seventh leaf appeared. After this, the nearest lateral bud retakes growth and recovers apical dominance. It could be concluded that for every three phytomers a new inflorescence was differentiated. It is difficult to observe the three phytomers separating one inflorescence from the other when they are first being formed, since the leaves are in a primordium state and have to be removed in order to see the reproductive structures. Figure 9A shows the first two inflorescences, the first in floral bud stage and the second in its early stages of formation. Figure 9B also shows the three phytomers that separate one inflorescence from the other: the first inflorescence in the bud period and beginning of anthesis and the second in floral bud stage.

CONCLUSIONS

The flowering of the first inflorescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is a process that occurs in a period that ranges from 20 to 50 days after planting. It can be divided into two main phases: microscopic, from the beginning of the process until it emerges from the apex and frees itself from the protection of the leaves, and visible, from the moment that buds can be seen by the naked eye until anthesis.

The floral differentiation of *Solanum lycopersicum* L. occurs in the apical meristem and the change from vege-

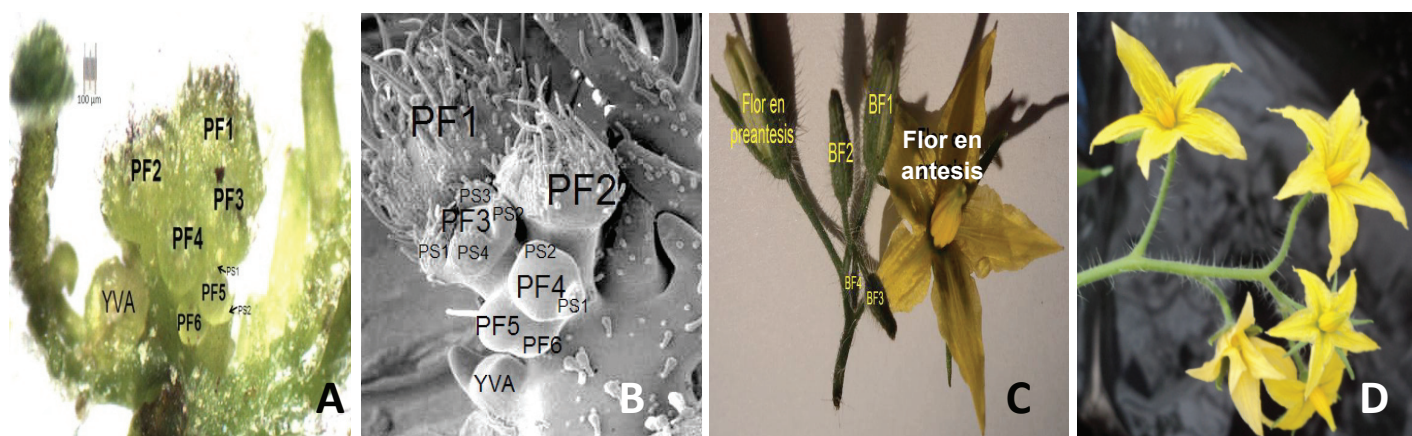


FIGURA 8. Inflorescencia de tomate desde etapa inicial hasta antesis. A y B) Vista microscópica con seis primordios florales (PF1 a PF6) en diferentes estados de desarrollo, (25x) y (75x) respectivamente. C) Flor basal en estado de antesis y estructuras distales en estado de botón. D) Inflorescencia donde todas las flores llegaron a antesis al mismo tiempo. B tomada de Fleming (2007).

FIGURE 8. Inflorescence of tomato from initial stage until anthesis. A and B) Microscopic view with six floral primordia (FP1 to FP6) in different stages of development, (25x) and (75x) respectively. C) Basal flower in anthesis stage and distal structures in bud stage. D) Inflorescence where all flowers reached anthesis at the same time. B taken from Fleming (2007).

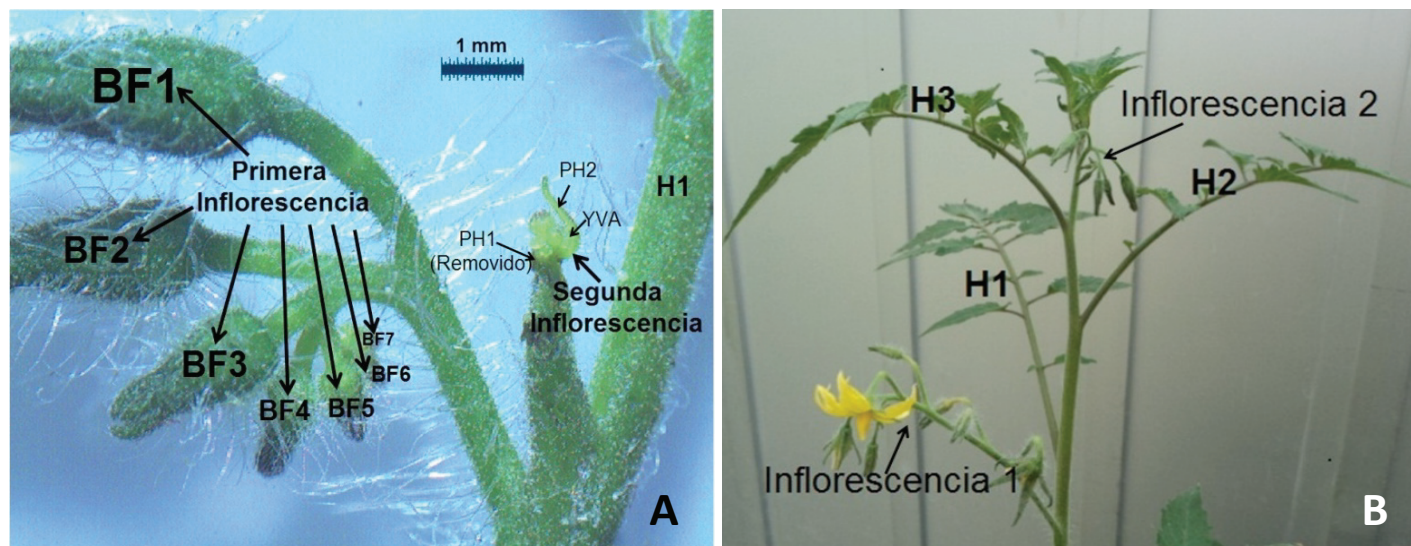


FIGURA 9. Primera y segunda inflorescencia de tomate, separadas por tres fitómeros. A) Primera y segunda inflorescencias formadas en un tallo de tomate, (10x). B) Aparición de la segunda inflorescencia tres fitómeros después de que se formó la primera.

FIGURE 9. First and second tomato inflorescence, separated by three phytomers. A) First and second inflorescences formed on a tomato stem, (10x). B) Emergence of the second inflorescence, located three phytomers after the first one formed.

ba una nueva inflorescencia. Es difícil observar los tres fitómeros que separan a una inflorescencia de la otra cuando recién se están formando, ya que las hojas están en estado de primordio y hay que removerlas para ver las estructuras reproductivas. En la Figura 9A se aprecian las dos primeras inflorescencias, la primera en estado de botones florales y la segunda en sus inicios de formación. En la Figura 9B también se observan los tres fitómeros que separan una inflorescencia de la otra: la primera inflorescencia en periodo de botón y comienzo de antesis y la segunda en etapa de botón floral.

CONCLUSIONES

La floración de la primera inflorescencia del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es un proceso que ocurre en un periodo que abarca desde los 20 hasta los 50 días después de la siembra. Se puede dividir en dos etapas principales: microscópica, desde que inicia el proceso, hasta que emerge del ápice y se libra de la protección de las hojas, y visible, desde el momento que se aprecian botones a simple vista hasta la antesis.

La diferenciación floral de *Solanum lycopersicum* L. ocurre en el meristemo apical y el cambio de condición vegetativa a reproductiva se da cuando la planta tiene de cuatro a cinco hojas bien formadas y dos o tres primordios de hoja. La inflorescencia se completa entre el sexto y noveno fitómero.

Al perder la dominancia apical, cuando el meristemo principal se diferencia, una yema vegetativa axilar continúa el crecimiento y retomando dicha condición. Una vez que se crean tres fitómeros en ella, ese meristemo sustituto vuelve a diferenciarse en lo que será la segunda inflorescencia.

tative to reproductive condition occurs when the plant has four to five well-formed leaves and two or three leaf primordia. The inflorescence is completed between the sixth and ninth phytomer.

In losing apical dominance, when the primary meristem differentiates, a vegetative axillary bud continues growth and retakes that condition. Once three phytomers are created in it, this substitute meristem differentiates again in what will be the second inflorescence.

The inflorescences initially develop basipetally, but end acropetally when they can be seen in the plant with the naked eye.

The floral organs emerge centripetally: first the sepals, then the petals, later the stamens and finally the gynoecium (ovary, ovules, style and stigma).

End of English Version

La formación de las inflorescencias presenta un desarrollo basípeta, inicialmente y cuando se ve a simple vista en la planta culmina en forma acrópeta.

La secuencia de aparición de órganos florales se da de manera centrípeta: primero los sépalos, luego los pétalos, posteriormente los estambres y finalmente el gineceo (ovario, óvulos, estilo y estigma).

LITERATURA CITADA

- ATHERTON, J. G.; HARRIS, G. P. 1986. Flowering, pp. 166-200. *In: The Tomato crop. A scientific basis for improvement.* ATHERTON, J. G.; RUDICH, J. (eds.) Chapman and Hall, Londres, England.
- CALVERT, A. 1959. Effect of the early environment on development of flowering in tomato II. Light and temperature interactions. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 34(3): 154-162. http://www.jhortscib.org/Vol34/34_3/3.htm
- CHANDRA-SEKHAR, K. N.; SAWHNEY, V. K. 1984. A scanning electron microscope study of the development and surface features of floral organs of tomato (*Lycopersicum esculentum*). *Canadian Journal of Botany* 62(11): 2403-2413. doi: 10.1139/b84-328
- CHARLES-EDWARDS, D. A.; DOLEY, D.; RIMMINGTON, G. M. 1986. Modelling plant growth and development. Academic Press. Sydney, Australia. 235 p.
- CONTRERAS M., E. 2007. Efecto del ambiente de crecimiento de plántulas de jitomate sobre el número de flores y producción de fruto. Tesis Doctoral. Colegio de Posgraduados Montecillos, México. 124 p. http://www.biblio.colpos.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/10521/1425/Contreras_Magana_E_DC_Genetica_2007.pdf?sequence=1
- DIELEMAN, J. A.; HEUVELINK, E. 1992. Factors affecting the number of leaves preceding the first inflorescence in tomato. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 67(1): 1-10. http://www.jhortscib.org/Vol67/67_1/1.htm
- FLEMING, J. A. 2007. Tomato: flower development, tomato: truss development and tomato: transition to flowering. *In: http://www2.warwick.ac.uk/fac/sci/whri/about/staff/jhorridge/tomflower/*
- HEUVELINK, E. 2005. Developmental processes, pp. 53-83. *In: Tomatoes.* HEUVELINK, E. (ed.). CAB International, Wallingford, UK.
- KINET, J. M.; PEET, M. M. 1997. Tomato, pp. 207-258. *In: The Physiology of Vegetable Crops.* WIEN H.C. (ed.). CAB International, Wallingford, UK.
- LIFSCHITZ, E.; ESHED, Y. 2006. Universal florigenic signals triggered by FT homologues regulate growth and flowering cycles in perennial day-neutral tomato. *Journal of Experimental Botany* 57(13): 3405-3414. doi: 10.1093/jxb/erl106
- LOZANO, R.; ANGOSTO, T.; CAPEL, J.; GÓMEZ, P.; MOLINERO-ROSALES, N.; ZURITA, S.; JAMILENA, M. 2000. Floral transition and flower development in tomato: functional homology with Arabidopsis. *Flowering Newsletter* 30: 26-33.
- PICKEN, A.J.F.; HURD, R.G.; VINCE-PRUE, D. 1985. *Lycopersicum esculentum*, pp. 330-346. *In: CRC Handbook of Flowering*, Vol. III. HALEVY, A. (ed.). CRC Press, Boca Raton, Florida, U. S. A.
- REINHARDT, D.; FRENZ, M.; MANDEL, T.; KUHLEMEIER, C. 2003. Microsurgical and laser ablation analysis of interactions between the zones and layers of the tomato shoot apical meristem. *Development* 130(17): 4073-4083. doi: 10.1242/dev.00596
- SAWHNEY, V. K.; GREYSON, R. I. 1972. On the initiation of the inflorescence and floral organs in tomato (*Lycopersicum esculentum*). *Canadian Journal of Botany* 50(7): 1493-1495. doi: 10.1139/b72-183
- VELASCO H., E.; NIETO A., R. 2005. Cultivo de Jitomate en Hidroponia e Invernadero. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 63 p.
- WITTWER, S. H.; AUNG, L. H. 1969. *Lycopersicum esculentum* Mill., pp. 409-423. *In: The Induction of Flowering, Some Case Histories.* EVANS, L. T. (ed.) Cornell University Press, Ithaca, NY.
- WITTWER, S. H.; TEUBNER, F. G. 1957. The effects of temperature and nitrogen nutrition on flower formation in the tomato. *American Journal of Botany* 44(2): 125-129.