

DESARROLLO DEL FRUTO DE *Citrus sinensis* cv. Salustiana

Libia E. Laskowski¹, Amparo García-Luis² y Jhonathan Torres¹

RESUMEN

El trabajo tuvo como objetivo estudiar la anatomía del fruto de la naranja *Citrus sinensis* (L.) Osbeck cv. Salustiana durante su desarrollo y caracterizar su cinética de crecimiento. Se emplearon plantas de un huerto ubicado en Museros, provincia de Valencia, España. Se colectaron diez estructuras reproductivas en desarrollo, desde la antesis hasta 118 días después (dda). Para el estudio histológico se realizaron cortes en fresco en micrótopo de congelación y de material incluido en parafina. El estudio de la dinámica de crecimiento incluyó el cálculo de la superficie en sección transversal del fruto y tejidos por separado, incluyendo al pericarpo y lóculos. El fruto del cultivar Salustiana mostró un crecimiento ajustado a una curva sigmoideal, con un período de crecimiento lento durante los primeros 48 dda, asociado a la división celular y expansión de células del pericarpo; a continuación se incrementó la tasa de crecimiento, con un aumento lineal en superficie transversal a partir del día 76 dda hasta el final de la toma de datos, asociado con el desarrollo de los lóculos y la expansión celular de las vesículas. El fruto mostró una estructura anatómica general similar a las señaladas para *C. sinensis* y otras especies de *Citrus*, con un pericarpo compacto durante la mayor parte del estudio y diferenciación entre flavedo y albedo al final del estudio. El desarrollo de las glándulas fue esquizo-lisigénico y la diferenciación de vesículas ocurrió a partir de la epidermis y capas subepidérmicas, desde antesis hasta 48 dda.

Palabras clave adicionales: Naranja dulce, crecimiento del fruto, anatomía del fruto

ABSTRACT

Fruit development of *Citrus sinensis* L. Osbeck cv. Salustiana

Experiments were performed with fruits of *Citrus sinensis* (L.) Osbeck cv. Salustiana with the objective to study the development of the different anatomical parts and their kinetic growth. Ten reproductive structures of different cultivated trees from an orchard located in Museros (Valencia, Spain) were collected periodically, from anthesis to 118 days after anthesis (daa) and used to determine transverse sections area of their anatomical parts: pericarp and locules. For anatomical observations with light microscopy, ten countings of each sampling were obtained with the freezing microtome or after inclusion in paraffin. The growth curve of the fruit of cv. Salustiana fitted a single sigmoide curve. Initial growth was related to both division and cellular expansion in the pericarp. Fruit transversal surface showed important increments from 48 daa and the linear fruit development stage was initiated from 76 daa, together with locules/vesicles expansion. The fruit showed an anatomical structure similar to the indicated for *C. sinensis* and other species of *Citrus* with clear differentiation between flavedo and albedo only at the end of the study. Secretory cavity fitted schizolysigenous ontogeny and vesicle differentiation derived from epidermal and subepidermal tissue of the endocarp, from anthesis until 48 dda.

Additional key words: Orange sweet, fruit growth, fruit anatomy

INTRODUCCIÓN

El fruto de los cítricos es una baya denominada hesperidio la cual presenta una estructura anatómica controvertida, ya que en el pericarpo usualmente no se discriminan los tejidos de acuerdo al origen carpelar en exocarpo, mesocarpo y endocarpo (Roth, 1977), sino que se diferencia un tejido externo o

“flavedo”, el cual incluye además de la epidermis externa (exocarpo), varias capas de tejido subepidérmico (Roth, 1977; Tadeo y Primo-Millo, 1988; Spiegel-Roy y Goldschmidt, 1996), a continuación se discrimina el “albedo” que corresponde al mesocarpo esponjoso y más internamente, limitando con los lóculos, el endocarpo. Con respecto a este último, existe confusión ya que además de estar formado por la

Recibido: Octubre 14, 2005

Aceptado: Abril 14, 2006

¹ Dpto. de Ciencias Biológicas. Decanato de Agronomía. Universidad Centroccidental “Lisandro Alvarado”. Apdo. 400. Barquisimeto, Venezuela. e-mail: libialask@cantv.net

² Dpto. de Biología Vegetal, ETSIA. Universidad Politécnica de Valencia, España.

epidermis interna (Schneider, 1968), algunos autores incluyen bajo este término a la subepidermis (Roth y Lindorf, 1972; Roth, 1977; Burns et al., 1994).

Para una descripción completa del fruto Schneider (1968) diferencia entre pericarpo, vesículas, septos y eje. Por su parte, Spiegel-Roy y Goldschmidt (1996) dividen al fruto en corteza o pericarpo y porción comestible del fruto, sacos de jugo o vesículas. En relación a las vesículas, existe igualmente controversia sobre su origen ya que en esto se involucra tanto a la epidermis interna (Roth y Lindorf, 1972; Roth, 1977) como a la actividad conjunta de la epidermis y capa subepidérmica más inmediata (Schneider, 1968; Burns et al., 1992; 1994).

Independientemente de la agrupación más o menos artificial de los tejidos del fruto, su diferenciación ocurre durante la etapa inicial de crecimiento, cuya duración varía según la especie (Roth, 1977). De acuerdo con Bain (1958) el crecimiento del fruto de naranja Valencia se ajusta a una curva sigmoideal simple en la cual se pueden distinguir tres estados principales o fases: división celular (fase I), alargamiento celular (fase II) y maduración (fase III). La duración de las fases depende de la especie pero en general, se señala a la caída fisiológica del fruto o caída de junio como el inicio de la fase II, fecha a partir de la cual se observa un crecimiento lineal. Una cinética de crecimiento similar se ha registrado en mandarina Satsuma (Guardiola y Lázaro, 1987), Clementina (Talón et al., 1990), pomelo Marsh (Burns et al., 1992), Washington Navel (Story y Treeby, 1999) y Clementina Marisol (García-Luis et al., 2002).

Citrus sinensis (L.) Osbeck cv. Salustiana es una naranja dulce de importancia económica en el mediterráneo donde se cultiva por su demanda para el consumo fresco. Es una variedad de cosecha tardía que puede mantener frutos maduros en el árbol durante largos períodos sin perder sus cualidades organolépticas. Sin embargo, problemas de vecería y tamaño pequeño han disminuido su productividad (Agustí, 2000). Al respecto, los tratamientos con reguladores de crecimiento han alcanzado una amplia difusión en la citricultura moderna por sus efectos positivos sobre la producción; sin embargo, su aplicación no siempre ha resultado exitosa debido al grado de desarrollo que presentan los frutos al momento de la aplicación. Por ejemplo, se conoce que la

sensibilidad de los tejidos a la aplicación de auxina es significativa, ya que sólo unos días de diferencia en el desarrollo del fruto determinan la respuesta a obtener (Guardiola y García-Luis, 2000).

Bajo las premisas anteriores, el presente trabajo tuvo como objetivo establecer para *Citrus sinensis* (L.) Osbeck cv. Salustiana su cinética de crecimiento y la evolución de las características histológicas de las diferentes regiones del fruto, relacionando el desarrollo de éste con su tasa de crecimiento, lo cual constituye la base para las técnicas de mejoramiento de la productividad basadas en el uso de reguladores de crecimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en un huerto de naranja dulce (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) cv. Salustiana, injertado sobre patrón Citrange troyer (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck. x *Poncirus trifoliata* (L.) Raf) ubicado en Valencia, España, a 17 msnm, bajo condiciones climáticas del mediterráneo, con manejo adecuado en riego, fertilización y control fitosanitario.

En el huerto se seleccionaron 25 árboles del cv. Salustiana de 20 años de edad similares en vigor y nivel de floración. En cada uno se etiquetaron seis brotes uniflorales con 4 a 5 hojas y flores en anthesis para ser utilizados como referencia del desarrollo inicial del fruto desde floración hasta la caída fisiológica del fruto o caída de junio. En intervalos entre 10 y 14 días se colectaron 10 frutos cuyo diámetro promedio era similar al de las muestras de referencia. La primera muestra consistió en flores recién en anthesis y a partir de la segunda fecha se colectaron frutos en desarrollo, finalizando a los 118 días después de anthesis (dda) luego del período de mayor caída del fruto en el mes de junio.

Para describir la cinética de crecimiento durante el desarrollo inicial del fruto se empleó una variable estructural (Opara, 2000) que consistió en el cálculo de la superficie en sección transversal (SST) del fruto, pericarpo y lóculos ($n=10$) a partir de la medición del radio donde $SST = \pi(r)^2$. Para ello se utilizó un microscopio óptico con un micrómetro ocular calibrado y se midió en cada sección transversal, de adentro hacia fuera, los radios ocupados por los diferentes

tejidos del fruto. Con estas mediciones se calculó para cada muestra la superficie en sección transversal del fruto y sus tejidos, asumiendo al fruto como estructura formada por tejidos dispuestos en círculos contiguos.

Para realizar el estudio histológico las muestras colectadas se fijaron en una mezcla de formalina-ácido propiónico-etanol (FPA) en una proporción de 1:1:18 (v:v:v) (Johansen, 1940). Siguiendo las técnicas de microtecnia vegetal de este mismo autor, las muestras se rehidrataron y de cada una se realizaron 10 cortes transversales de 20 μm utilizando micrótopo de congelación Microm HM 440E. Algunas muestras se incluyeron en parafina y se seccionaron utilizando un micrótopo de deslizamiento R. Jung. Las secciones transversales obtenidas fueron teñidas con safranina-verde luz y observadas con un microscopio óptico con cámara digital adaptada para la toma de microfotografías. En el estudio del desarrollo histológico se incluyeron las regiones anatómicas del fruto propuestas por Schneider (1968): pericarpo, vesículas, septos y eje central. Dentro del pericarpo se describen el exocarpo, mesocarpo y el endocarpo (Roth, 1977).

RESULTADOS

Crecimiento del fruto

El crecimiento del fruto medido como la superficie en sección transversal, desde antesis hasta 118 dda, se ajustó a las primeras fases de una curva sigmoideal, lento los primeros 48 dda y a continuación exponencial, con un crecimiento lineal a partir de 76 dda hasta el final de la toma de datos (Figura 1). Durante este periodo la superficie en sección transversal del fruto se incrementó de $8,6 \pm 0,5 \text{ mm}^2$ a $1770 \pm 80 \text{ mm}^2$.

El aporte de los tejidos al crecimiento del fruto mostró dos etapas: en una primera, entre antesis y 76 dda, el pericarpo mostró una cinética similar a la del fruto, con un máximo de crecimiento a los 76 dda, constituyendo aproximadamente el 80% de la superficie en sección transversal del fruto mientras que los lóculos mostraron un crecimiento más lento. En una segunda etapa, entre 76 y 118 dda, la tasa de crecimiento en superficie transversal del pericarpo mostró una disminución progresiva mientras que la de los lóculos se incrementó notablemente hasta el final del estudio, constituyendo a los 118 dda

aproximadamente el 51% de la superficie en sección transversal del fruto (Figura 1).

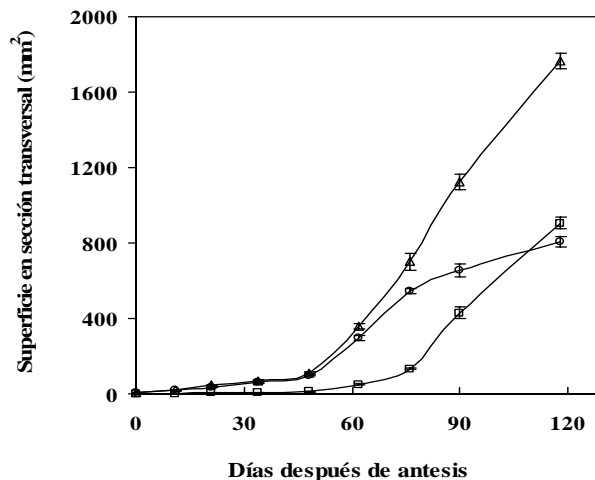


Figura 1. Cambios en la superficie en sección transversal de las regiones anatómicas del fruto de *C. sinensis* (L.) Osbeck cv. Salustiana durante el crecimiento inicial. Pericarpo (o), Lóculos (\square) y Fruto (\diamond). Las barras representan el error estándar (n=10).

Anatomía del ovario en antesis

La epidermis externa del ovario se caracterizó anatómicamente por ser uniestratificada, de pequeñas células rectangulares recubiertas por una fina cutícula, algunas en división anticlinal. A continuación, el mesófilo carpelar presentó un arreglo compacto de células parenquimáticas poligonales en división, formando una zona más externa de células pequeñas donde se desarrollan glándulas de aceite y una más interna formada por células más grandes donde se encuentran los haces dorsales, uno para cada lóculo y los haces septales, uno en la parte superior de cada septo (Figura 2a). La epidermis interna del ovario tapiza todo el interior de los lóculos y está formada por una capa compacta de células rectangulares pequeñas en continua división. Los septos que separan los lóculos poseen de 10 a 12 capas de células parenquimáticas, rectangulares en arreglo lineal compacto entre las epidermis de las dos hojas carpelares que los forma. En el interior de los lóculos, la epidermis se observó interrumpida por el desarrollo de primordios de vesículas, producto de divisiones anticlinales, periclinales y oblicuas, tanto de las células epidérmicas como de

la capa subepidérmica más inmediata. Estos primordios de vesículas se observaron en forma de pequeños conos de células meristemáticas limitados por la epidermis interna del ovario. En la sección transversal ecuatorial cada lóculo presentó dos rudimentos seminales que ocupan casi todo el espacio locular unidos al eje central con placentación axial. El eje central presentó una estructura semejante a la del tallo en crecimiento primario con tejido fundamental de células parenquimáticas poligonales pequeñas, las más internas en división celular. Más externamente, en la zona de fusión de los hojas carpelares, el eje se mostró menos compacto y se observó la presencia de haces vasculares marginales dispuestos en círculo (Figuras 2a y 2b).

Desarrollo de los tejidos del fruto

Exocarpo y glándulas oleíferas: El exocarpo se observó formado por una epidermis uniestratificada de células rectangulares recubiertas por una fina cutícula y por una a dos hileras de células parenquimáticas pequeñas subepidérmicas. Las células epidérmicas se mostraron en división anticlinal durante todo el periodo de estudio, permitiendo el crecimiento superficial del fruto (Figura 2c). A continuación de la epidermis, se observó dos a tres capas de células parenquimáticas pequeñas en división celular, zona en la cual se desarrollan glándulas oleíferas. El desarrollo de estas glándulas se observó desde antesis siguiendo un patrón característico iniciado a partir de la división en diferentes planos de una célula de la capa subepidérmica, cuyas derivadas se tiñen fuertemente con verde luz y se disponen en pequeños círculos dentro del mesocarpo externo (Figura 2c), dando origen a bolsas oleíferas subepidérmicas, de células ricas en citoplasma. Dentro de estas bolsas continuó la división celular hasta la formación del conducto glandular que se inició con la vacuolización creciente de una o dos células centrales (Figura 2d), las cuales aumentaron de tamaño hasta romperse, formando el lumen del conducto glandular, el cual se ensanchó progresivamente, de adentro hacia fuera, por lisis del conjunto de las células de la bolsa y por ensanchamiento de los espacios intercelulares, de tal manera que el conducto glandular mostró un desarrollo esquizo-lisigénico. Al completar su

desarrollo el conducto glandular entró en contacto con la epidermis y las glándulas se observaron rodeadas por células parenquimáticas alargadas radialmente (Figuras 2e y 2f).

Mesocarpo

Después de la antesis, el tejido parenquimático del mesocarpo presentó células pequeñas que se dividen en diversos planos, con un desarrollo muy compacto, por lo que es difícil discriminar el pericarpo en albedo y flavedo (Figura 2e). A partir de 48 dda se observó un progresivo ensanchamiento celular, comenzando desde el mesocarpo interno hacia fuera del fruto, de tal forma que a los 76 dda la división celular se presentó sólo en las células parenquimáticas más pequeñas situadas por debajo de la epidermis (9-12 hileras) y en el entorno de las glándulas oleíferas, mientras que en el mesocarpo interno comenzaron a formarse pequeños espacios intercelulares.

Con el incremento del tamaño celular y la ampliación de los espacios intercelulares en el mesocarpo más interno comenzó en el pericarpo la diferenciación entre flavedo y albedo, regiones que pueden separarse claramente sólo a partir de 90 dda.

Al final del estudio (118 dda) el flavedo se observó formado por el exocarpo uniestratificado, la capa de células poligonales compactas dispuestas inmediatamente por debajo de la epidermis, teñidas fuertemente de verde, y por glándulas oleíferas en diversos grados de desarrollo. Por su parte, el albedo ocupó la mayor proporción del mesocarpo y presentó parénquima esponjoso con espacios celulares muy amplios. (Figura 2f).

Endocarpo

Durante el desarrollo inicial del fruto, el endocarpo se observó formado por la epidermis interna del ovario, característicamente uniestratificada, de células pequeñas en constante división anticlinal y por 1 a 2 capas de células parenquimáticas, en arreglo compacto y dispuestas inmediatamente por debajo de la epidermis, en contacto con el mesocarpo interno (Figura 3a). El ensanchamiento de los lóculos a medida que ocurrió el crecimiento del fruto se debió a la continua división celular observada en el endocarpo, en el cual se originaron las vesículas y emergencias glandulares.

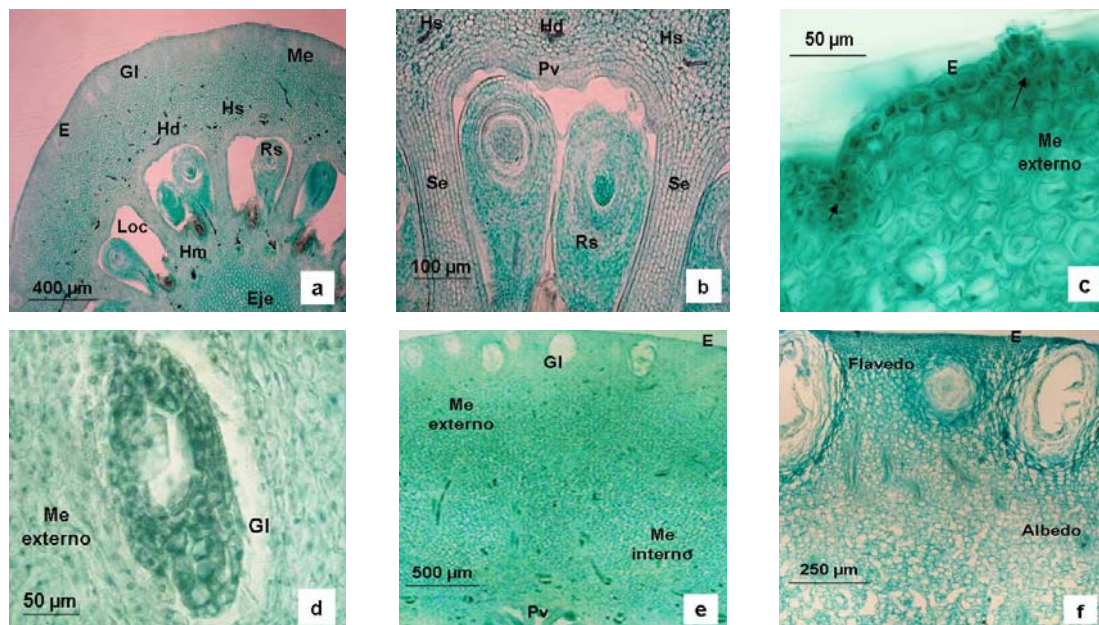


Figura 2. Desarrollo anatómico del fruto de *Citrus sinensis* (L.) Osbeck cv. Salustiana. a-b. Ovario en antesis. c-d. Desarrollo de glándulas oleíferas (indicado con flechas). e-f. Fruto a los 34 y 118 dda respectivamente, mostrando evolución del pericarpo. E=epidermis externa, Ei=epidermis interna, Hd=haz dorsal, Hm=haz marginal, Hs=haz septal, Gl=glándulas oleíferas, Loc=lóculos, Me=mesocarpo, Se=septos, Rs=rudimento seminal, Pv=primordio de vesícula

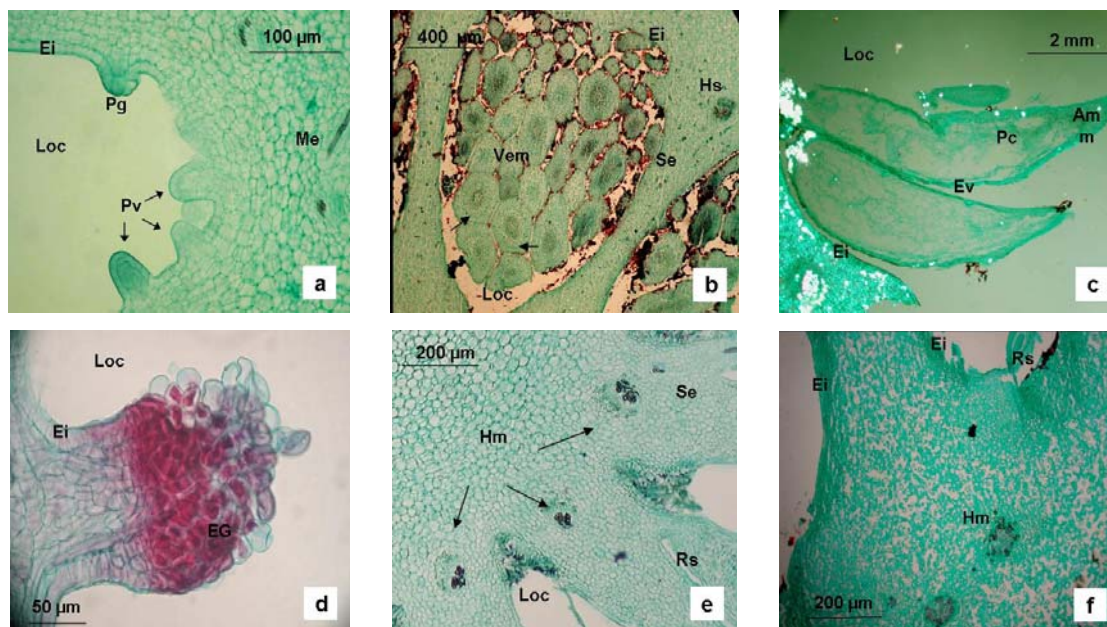


Figura 3. Desarrollo anatómico del fruto *Citrus sinensis* (L.) Osbeck cv. Salustiana. a-d. Evolución de las vesículas y emergencias glandulares a partir del endocarpo, entre los 11 y 118 días después de antesis (en 3b se indica inicio de vacuolización). e-f. Desarrollo de septos y eje entre 21 y 118 dda. Am=ápice meristemático, EG=emergencia glandular Ei=epidermis interna, Ev=epidermis vesicular, Hd=haz dorsal, Hs=haz septal, Hm=haz marginal, Loc=lóculos, Me=mesocarpo, Se=septos, Rs=rudimento seminal, Pc=parénquima central, Pprimordio de emergencia glandular, Pv = primordio de vesícula, Ve=vesículas

Vesículas

El desarrollo de las vesículas en el fruto ocurrió a partir de conos meristemáticos que se diferencian en el endocarpo desde antesis hasta aproximadamente 48 días después. Entre los 11 y 21 dda, los primordios de vesículas más desarrollados se mostraron como protuberancias alargadas constituidas por una masa central de células meristemáticas de origen subepidérmico que se dividen en diferentes planos, cubiertas por la epidermis del ovario que presenta células en división anticlinal (Figura 3a). A continuación, los primordios de vesículas comenzaron a adquirir forma de filamentos, caracterizados por presentar una cubierta de células epidérmicas en división y un ápice meristemático subepidérmico. A partir de 48 dda, conjuntamente con el crecimiento longitudinal, en la parte media de las vesículas se observó división anticlinal de las células del filamento, formándose una masa de células parenquimáticas centrales, por debajo del ápice meristemático. A los 62 dda fue visible la vacuolización de las células centrales más internas (Figura 3b), proceso que continuó, de adentro hacia fuera, hasta la completa vacuolización de las células centrales de la vesícula, de tal forma que a los 118 dda las vesículas se observaron formadas por un pequeño ápice meristemático remanente y a continuación una masa central de células vacuolizadas unidas por el filamento al endocarpo. Toda la vesícula está cubierta por una epidermis unistrata continua a través del filamento con la epidermis que recubre a los lóculos (Figura 3c). Al final del estudio (118 dda), se observó la completa diferenciación de las células apicales en las vesículas más tempranamente desarrolladas.

Las emergencias glandulares iniciaron su diferenciación en el endocarpo después que las vesículas, siendo visibles los primeros primordios a partir de 11 dda en forma de conos meristemáticos derivados de la división de las células epidérmicas y capa subepidérmica más inmediata (Figura 3a), de manera similar a las vesículas, pero a diferencia de éstas, las células derivadas de la epidermis proliferaron, formando masas de células muy vacuoladas unidas a la membrana locular por un corto filamento de origen subepidérmico. A partir de los 76 dda las emergencias declinaron en vigor y comenzaron a desprenderse las células apicales, mientras que las células que permanecen unidas al filamento

mostraron paredes delgadas y un denso contenido mucilaginoso que se tiñe de rojo con safranina (Figura 3d).

Septos y eje

Conjuntamente con el mesocarpo, se observó el desarrollo de los septos y el eje central del fruto. Después de la antesis, los septos mostraron la presencia de un parénquima compacto dispuesto en forma longitudinal protegido por la epidermis que recubre los lóculos (Figura 3e). A medida que ocurrió el crecimiento del fruto se extendieron longitudinalmente, durante los primeros 48 dda debido a división celular y a continuación como consecuencia del ensanchamiento celular. Entre los 90 y 118 dda se observó parénquima esponjoso en el interior de los septos, simultáneamente con la formación del albedo en el pericarpo, y se reforzó la epidermis con el desarrollo de una capa subepidérmica de células alargadas y de paredes engrosadas, que se tiñe fuertemente de verde (Figura 3f).

En relación al eje central del fruto, éste experimentó cambios histológicos durante el crecimiento inicial del fruto, similares a los del mesocarpo. Luego de la antesis y hasta aproximadamente 48 días después, en sección transversal se mostró formado por un parénquima compacto de células pequeñas, en división (Figura 3e). A continuación, las células parenquimáticas comenzaron progresivamente a aumentar de tamaño, desarrollándose parénquima esponjoso de amplios espacios intercelulares, observable claramente a partir de los 90 dda (Figura 3f). Durante todo el período de estudio en el interior del eje se observaron haces marginales, tanto colaterales como concéntricos, dispuestos externamente en círculo, enfrentados a los septos y en número similar a estos (Figuras 3e y 3f). Igualmente, la presencia en el interior de los lóculos de rudimentos seminales poco desarrollados fue una característica constante durante el estudio (Figuras 3e y 3f).

DISCUSIÓN

Las características anatómicas de los tejidos que componen el fruto del cultivar Salustiana coinciden en general con las descripciones realizadas para *C. sinensis* (Schneider, 1968; Roth y Lindorf, 1972; Tadeo y Primo-Millo, 1988) y *C.*

paradisi (Burns et al., 1992; 1994). En este estudio, las características fueron descritas evolutivamente estableciendo una secuencia cronológica en el desarrollo histológico del fruto del cultivar Salustiana.

Nuestros resultados coinciden con lo señalado por Roth y Lindorf (1972) en que es recomendable una descripción del pericarpo de *Citrus* basada en el origen carpelar de los tejidos ya que el flavedo corresponde a capas externas del mesocarpo que mantienen su capacidad de división celular durante el desarrollo inicial del fruto. De hecho, durante los estadios tempranos de desarrollo el flavedo y el albedo no pueden ser discriminados histológicamente.

Debido a su origen, es pertinente incorporar vesículas y emergencias a la caracterización del endocarpo, tal como lo señalan Roth y Lindorf (1972). En relación a septos y eje, por poseer estructuras particulares, pueden considerarse por separado del pericarpo coincidiendo en este aspecto con Schneider (1968). De acuerdo con García-Luis et al. (2001), los septos se originan por adnación de las epidermis abaxiales de dos hojas carpelares contiguas cuyos márgenes se funden en un eje central (restos del eje floral) que puede mostrar en algunas variedades de cítricos crecimiento intrusivo durante el desarrollo del fruto, aspecto no observable en el caso del cv. Salustiana.

La progresiva diferenciación de los tejidos determinó la pauta de crecimiento del fruto el cual mostró una cinética sigmoidal que coincide con el señalado para otros cítricos (Burns et al., 1992; Story y Treeby, 1999; García-Luis et al., 2002).

En particular, en el fruto del cv. Salustiana la fase I de crecimiento abarcó los primeros 48 dda, período durante el cual todos los tejidos estudiados se encontraron fundamentalmente en proceso de división celular, con un mesocarpo compacto. Los resultados demostraron la importancia del desarrollo del pericarpo durante el crecimiento inicial del fruto (Figura 1), debido tanto al incremento en número de células como a la expansión celular al final de la fase I, aspecto señalado igualmente en mandarina Satsuma (Guardiola y Lázaro, 1987) y en Washington navel (Storey y Treeby, 1999; Ruiz et al., 2001).

A partir del día 48 después de antesis comenzó la fase II de crecimiento en el cv. Salustiana (Figura 1), coincidiendo con la diferenciación del

parénquima esponjoso en el mesocarpo, la creciente expansión de los lóculos/vesículas y la restricción progresiva de la división celular al exocarpo, mesocarpo externo (flavedo) y endocarpo. Sólo a partir de estos eventos fue posible la discriminación del pericarpo en flavedo y albedo (Figuras 2e y 2f).

El pericarpo comenzó a perder importancia relativa a medida que se desarrollaron los lóculos/vesículas, durante la fase II de crecimiento del fruto (Figura 1) y a partir del día 76 después de antesis en los frutos del cv. Salustiana, se observó un crecimiento lineal en sección transversal, relacionado con un incremento en la tasa de expansión de los lóculos (Figura 1). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Guardiola et al. (1993) en Satsuma y El-Otmani et al. (1993) en mandarina Fortune, quienes reportaron para estas especies un aumento en la velocidad de crecimiento del fruto como consecuencia de la expansión de los sacos de jugo en el interior de los lóculos. En el cv. Salustiana, la expansión en superficie transversal tanto del pericarpo como de los lóculos, tuvo su principal soporte en la constante división celular observada en la epidermis externa e interna del fruto y en la capacidad de estiramiento de los septos.

En relación al desarrollo de las glándulas oleíferas en el fruto del cv. Salustiana, las observaciones coincidieron con las de Bennici y Tani (2004), quienes indicaron que las cavidades de las glándulas del fruto de *Citrus* se desarrollaron por esquizo-lisigénesis, proceso observado principalmente durante la fase I de crecimiento del fruto. De forma similar, el origen y desarrollo de la vesículas y emergencias carpelares observados en el cv. Salustiana durante los primeros 48 días de crecimiento son similares a los señalados para *C. sinensis* (Schneider, 1968; Roth, 1977) y *C. paradisi* (Burns et al., 1992; 1994).

CONCLUSIONES

El crecimiento inicial del fruto de naranja dulce cultivar Salustiana se ajusta a las primeras fases de una curva sigmoidal, cuyo período de crecimiento lento ocurre durante los primeros 48 días después de antesis y está asociado con la división celular y expansión del pericarpo, a continuación ocurre un incremento en la tasa de

crecimiento, lineal a partir del día 76 después de la antesis, asociado con el desarrollo de los lóculos y la expansión celular de las vesículas.

LITERATURA CITADA

1. Agusti, M. 2000. Citricultura. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
2. Bain, J.M. 1958. Morphology, anatomical and physiological changes in the developing fruit of the Valencia orange, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck. Austral. J. Bot. 6: 1-28.
3. Bennici, A. y C. Tani. 2004. Anatomical and ultrastructural study of the secretory cavity development of *Citrus sinensis* y *Citrus limon*: evaluation of schizolysigenous ontogeny. Flora 199: 464-475.
4. Burns, J., D. Achor y E. Echeverria. 1992. Ultrastructural studies on the ontogeny of grapefruit juice vesicles (*Citrus paradisi* Macf. Cv Star Ruby). Int. J. Plant Sci. 153: 14-25.
5. Burns, J., D. Achor y E. Echeverria. 1994. Carpellary outgrowth development in the endocarp of grapefruit, *Citrus paradisi* (Rutaceae). Amer. J. Bot. 81: 760-769.
6. El-Otmani, M., M. Agustí., M. Aznar y V. Almela. 1993. Improving the size of fortune mandarin fruits by 2,4-DP. Scientia Hort. 55: 283-290.
7. El-Otmani M., C. Lovatt, C. Coggins y M. Agusti. 1995. Plant Growth regulators in citriculture: factors regulating endogenous levels in *Citrus* tissues. Critical Reviews in Plant Science 14: 367-412.
8. García-Luis, A., A.M. Duarte, M. Kanduser y J.L. Guardiola. 2001. The anatomy of the fruit in relation to the propensity of *Citrus* species to split. Scientia Hort. 87: 33-52.
9. García-Luis, A., M.E. Oliveira., Y. Bordón, D.L. Siquiera, S. Tominaga y J.L. Guardiola. 2002. Dry matter accumulation in citrus fruit is not limited by transport capacity of the pedicel. Ann. Bot. 90: 755-764.
10. Guardiola, J.L. y E. Lázaro. 1987. The effect of synthetic auxins on fruit growth and anatomical development in Satsuma mandarin. Scientia Hort. 31: 119-130.
11. Guardiola, J.L. y A. García-Luis. 2000. Increasing fruit size in Citrus. Thinning and stimulation of fruit growth. Plant Growth Regul. 31: 121-132.
12. Guardiola, J.L., M.T. Barres, C. Albert y A. García-Luis. 1993. Effects of exogenous growth regulators on fruit development in *Citrus unshiu*. Ann. Bot 71: 169-176.
13. Johansen, D. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill. London.
14. Opara, L. 2000. Fruit growth measurement and analysis. Hort. Rev. 24: 373-418.
15. Ruiz, R., A. García-Luis., C. Monerri y J. L. Guardiola. 2001. Carbohydrate availability in relation to fruitlet abscission in *Citrus*. Ann. Bot. 87: 805-812.
16. Roth, I. 1977. Fruits of Angiosperms. In: Zimmermann, W., S. Carlquist y P. Ozenda (eds.). Encyclopedia of Plant Anatomy. Vol X, Gebrüder Borntraeger, Berlin. pp. 1-38.
17. Roth, I. y H. Lindorf. 1972. Desarrollo y Anatomía del fruto y de la semilla de *Citrus*. Acta Botánica Venezuéllica 7: 163-183.
18. Schneider, H. 1968. The Anatomy of *Citrus*. In: Reuther, Batchelor y Webber (eds.). The Citrus Industry. Vol. 2. University of California, Berkeley. pp. 1-86.
19. Story, R. y M. Treeby. 1999. Short and long-term growth of navel fruit. J. Hort. Sci. Biotech. 74: 464-471.
20. Spiegel-Roy, P. y E.E. Goldschmidt. 1996. Biology of *Citrus*. Cambridge University Press. Cambridge.
21. Tadeo, F.R. y E. Primo-Millo. 1988. Ultrastructural changes in the developing

- ovaries of *Citrus*. Proc. Int. Soc. Citriculture, 2: 417-429.
22. Talón, M., L. Zacarías y E. Primo-Millo. 1990. Hormonal changes associated with fruit set and development in mandarins differing in their parthenocarpic ability. *Physiologia Plantarum* 79: 400-406.