

EMBRIOLOGIA DE ANGIOSPERMAS

Por Alfredo E. Cocucci¹

INTRODUCCION

La biología reproductiva de las Angiospermas involucra fenómenos muy complejos debido a la condición parásita de las generaciones gametofíticas. En efecto, esta situación particular ha producido interacciones esporofito-gametofito que han condicionado la evolución del sistema de reproducción sexual. De tal forma las estructuras esporofíticas de la flor exhiben adaptaciones tendientes a asegurar el encuentro de las gametofitos contra-sexuados a fin de que tenga lugar la fecundación para que se formen nuevos embriones esporofíticos y xenofíticos (endosperma). Por su parte, los gametofitos, restringidos a los límites del medio interno del esporofito, no se hallarán sujetos a la presión de selección de las innumerables variaciones del ambiente externo, lo cual ha tenido 2 consecuencias principales; primero producir una relativa uniformidad estructural en todas las Angiospermas; segundo, las variaciones operadas durante el proceso evolutivo son comunes a grupos taxonómicos relativamente grandes: órdenes, familias y, en menor grado, géneros o secciones de estos.

La consideración de todos los asuntos que derivan de esta particular situación sería demasiado vasta para los fines de esta conferencia, de manera que se han elegido sólo algunos temas de interés, cuyo pronóstico indica que se trata de cuestiones que deberán explotarse en el futuro.

Los temas elegidos son los siguientes: 1. Tipología del endosperma; 2. Interacción esporofito-gametofito en el tiempo; 3. Desplazamiento de los núcleos durante gametogénesis; 4. Evolución de los óvulos y el gineceo en *Loranthaceae*; 5. Diferenciación de gametos.

TIPOLOGIA DEL ENDOSPERMA

Los estados iniciales en la formación del endosperma, considerados como el embrión de la generación auxiliar o xenofito, siempre despertó el interés de los embriólogos, por presentar mayores adaptaciones que los embriones esporofíticos. No obstante la valoración de sus características desde un punto de vista comparativo ha encontrado numerosos obstáculos debido a la falta de un sistema tipológico.

Recientemente Di Fulvio (1983) ha ideado un sistema basándose en ciertas características estructurales y funcionales que se manifiestan durante la endospermogénesis. El sistema ha sido denominado con la sigla EODP, formada con las letras iniciales de las palabras que expresan los caracteres considerados en la clasificación, a saber: *Endospermogénesis*, en cuanto a su carácter nuclear o celular, según tenga lugar o no la citocinesis durante los primeros estadios. *Orientación*, carácter referido a la posición relativa de los ejes de los husos mitóticos (y a la posición de las paredes, en los casos en que ocurre citocinesis) durante los primeros estadios de la endospermogénesis. *Destino*, referido a la naturaleza haustorial o reservante de las células o tejidos derivados de las primeras células generadas durante la endospermogénesis. *Posición*, se relaciona con la posición de los haustorios primarios.

No es el caso entrar ahora en los detalles descriptivos de los distintos tipos, pero sí realizaré un comentario de interés que estimo constituye una de las virtudes de este sistema tipológico (Figs. 1 y 2). Esto es relacionar entre sí los megatipos nuclear y celular mediante la posición de los ejes de los husos mitóticos, durante la primera división cariocinética. En efecto, esta característica resulta muy esclarecedora cuando comparamos un megatipo nuclear con otro celular al punto de poder establecer correspondencias de todos los tipos de uno con los del otro.

¹ IMBIV, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina.

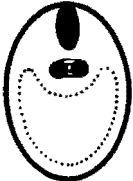

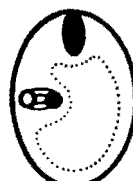
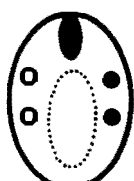

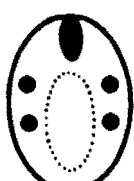



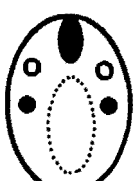
E	O	D 1er ciclo mitótico	P 2do ciclo mitótico
megátipo	01	tipo 011  isolateral	subtipo 0110  periférico
		tipo 012  heterolateral	subtipo 0120  periférico
nuclear	02	tipo 021  isopolar	subtipo 0210  periférico
		tipo 022  heteropolar micropilar	subtipo 0220  periférico
		tipo 023  heteropolar calazal	subtipo 0230  periférico

Fig. 1. Tipología del endosperma nuclear.

E	O	D		P	
		1er ciclo mitótico		2do ciclo mitótico	
megatipo 1	11	tipo 111 isolateral	1111 longitudinal	subtipos 1112 transversal	
		tipo 112 heterolateral	1121 longitudinal	subtipos 1122 transversal	
	12	tipo 121 isopolar	1211 longitudinal	subtipos 1212 transversal	
		1213 longitransversal	1214 translongitudinal		
		tipo 122 heteropolar micropilar	1221 longitudinal	subtipos 1222 transversal	
		tipo 123 heteropolar calazal	1231 longitudinal	subtipos 1232 transversal	

Fig. 2. Tipología del endosperma celular. Las áreas grisadas corresponden al destino haustorial de las células.

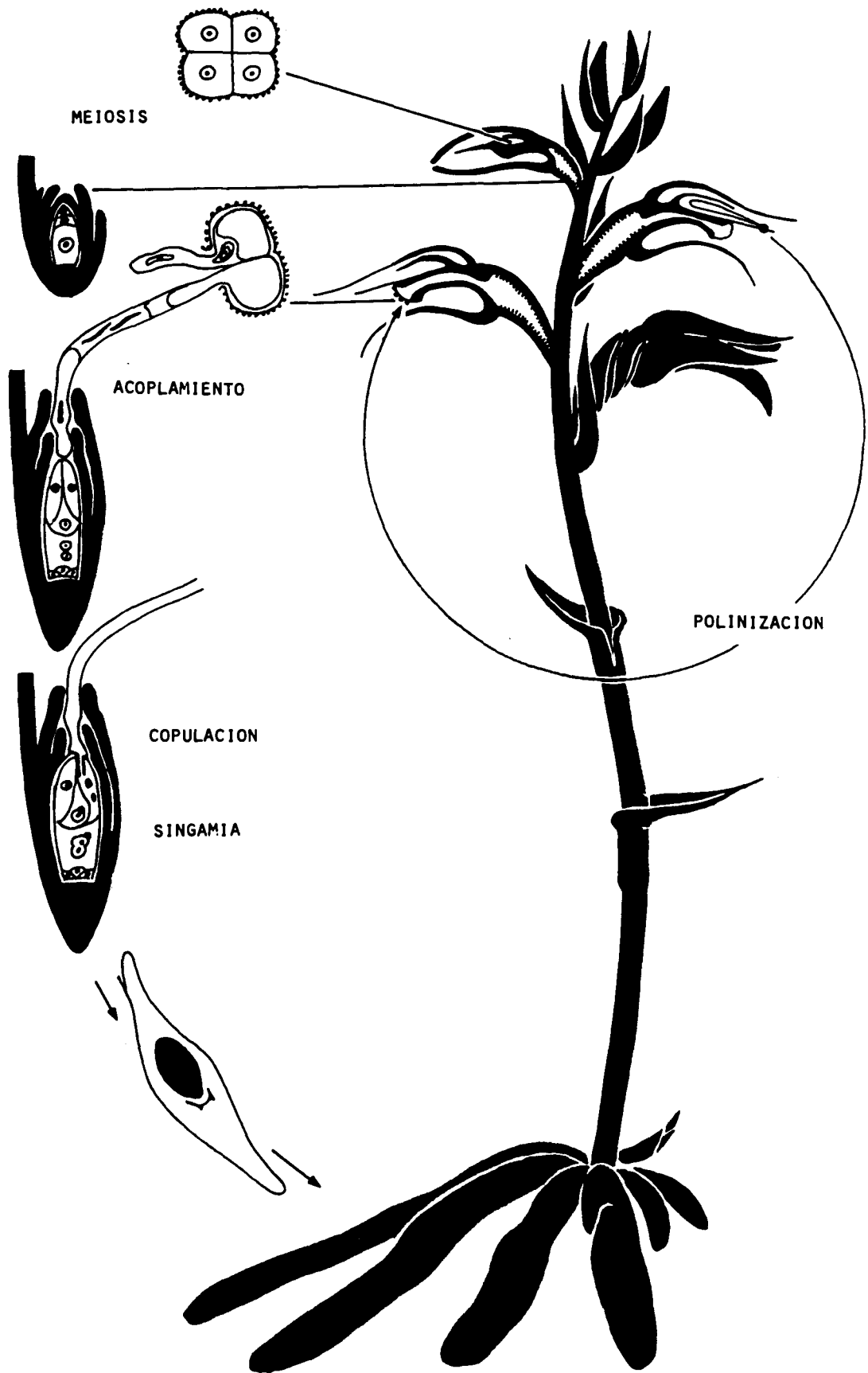


Fig. 3. Esquema diagramático del ciclo biológico en una especie de Orquídeas. Simbología negro pleno diplofase, esporofito; diseño de líneas haplofase gametófitos masculino y femenino (Cocucci, 1981).

Esto resulta todavía más significativo si tenemos en cuenta que el megatipo nuclear se considera derivado del celular de tal manera parece claro que cualquier tipo celular, en forma independiente, podría originar tipos nucleares. La clave para establecer esta relación la hallaremos en la determinación del eje del huso de la primera cariocinesis de un megatipo nuclear.

INTERACCION ESPOROFITO-GAMETOFITO EN EL TIEMPO

El ciclo biológico de las Angiospermas es uno de los más complejos de los seres vivos por cuanto involucra la existencia de 3 generaciones a saber: una generación sexuada que produce gametos (gametofito), una asexual que forma esporas (esporofito) y una generación auxiliar que no forma estructuras reproductivas propias (xenofito).

Los gametofitos o sea los individuos sexuados, son plantas microscópicas, parásitas sobre los esporofitos de su misma especie (Fig. 3). Los esporofitos, o sea los individuos asexuados, son plantas de vida independiente, macroscópicas y de estructura muy compleja según se advierte por los variados tejidos especializados que las integran. Sus órganos de reproducción son esporangios agrupados en estructuras de orden superior que son las flores (Fig. 3). Los micro- y mega-sporangios que integran las flores formarán, meiosis de por medio, micro- y mega-sporas. Dichas esporas representan las células reproductivas terminales del esporofito y las iniciales del gametofito. Los microsporos formarán los gametofitos masculinos que completarán su desarrollo en el estigma y el estilo después de efectuada la polinización. Las megásporas, que nunca abandonan el esporangio originario, formarán los gametofitos femeninos. Estas peculiaridades determinan interacciones esporofito-gametofito que se correlacionan en el tiempo según las estrategias reproductivas propias de cada especie. A este respecto presentaré 2 casos muy diferentes a fin de destacar la relevancia de este tipo de información que es imprescindible para tener una idea integral del sistema reproductivo de una especie.

El caso de *Epidendrum scutella* LINDL. (Cuccini & Jensen 1971: 25-39) ilustrado en la Fig. 4, muestra los fenómenos que se observan en la flor antes, durante y después de la polinización (parte superior); todo lo cual se corresponde con el origen de los gametofitos y la fecundación (parte inferior), en el marco de la escala temporal (línea horizontal del centro), cuyas divisiones corresponden a semanas y meses.

Durante el primer mes la flor se halla en estado de pimpollo con su labelo (área grisada) en posición adaxial; a lo largo de este período tiene lugar la maduración de los microsporangios, la meiosis y la formación de las microsporas. Durante la

primera semana del segundo mes la flor ha sufrido una torsión de 180° a nivel de su pedicelo con lo cual la posición del labelo pasa a ser abaxial; esto se corresponde con la división de las microsporas resultando en la formación de la célula vegetativa y la generativa del gametofito masculino. A todo esto la zona placentaria, donde deberían diferenciarse los megasporangios, permanece indiferenciada.

Durante la segunda semana del segundo mes se produce la antesis, la polinización y el desarrollo de los tubos polínicos. Estos últimos crecen a lo largo del estilo, penetran en el ovario y hacen contacto con las placentas todavía indiferenciadas; allí tiene lugar la división de las células generativas que formarán los gametos masculinos concluyendo así la diferenciación de los gametofitos masculinos. Todos estos fenómenos se hallan acompañados por cambios en la morfología externa manifiestos por una flexión del pedicelo que coloca al ovario, antes en posición erguida, en posición péndula; las piezas periánticas se cierran, luego se marchitan y finalmente mueren.

Los tubos polínicos, en contacto con la zona placentaria indiferenciada, producen su activación desencadenando el desarrollo de los megasporangios y la diferenciación de las arqueosporas cuya meiosis concluye con la formación y diferenciación de las megásporas. El proceso continúa con el desarrollo y concluye con la diferenciación del gametofito femenino, después de 9 semanas desde su iniciación. Durante todo este tiempo los gametofitos masculinos completamente maduros han esperado a la formación y maduración de los femeninos.

En unas pocas semanas más, después de ocurrida la fecundación, habrán completado su desarrollo los embriones y las semillas alcanzarán su madurez.

Una de las peculiaridades más llamativas en el comportamiento de esta especie la constituye el hecho de que los gametofitos femeninos no se desarrollarán si la flor no ha sido polinizada y su ovario no está invadido por gametofitos masculinos. De esta forma se garantizará la fecundación de los miles de gametofitos femeninos que se formarán. Queda así manifiesto el por qué los granos de polen de las Orquídeas se hallan asociados en polinias, esto es trasladar a un tiempo, en forma masiva, gran cantidad de polen al estigma a fin de asegurar que todos los gametofitos femeninos formados simultáneamente encuentren a los de su sexo opuesto en el estado adecuado de maduración.

El segundo caso corresponde a *Struthanthus vulgaris* MART. (Venturelli 1981: 73-100) presenta características muy distintas. La Fig. 5 se ha construido siguiendo la misma idea que en el caso anterior; sin embargo hay algunas diferencias debidas a que en esta especie las flores son imperfectas, lo que ha obligado a representar separadamente las pistiladas de las estaminadas.

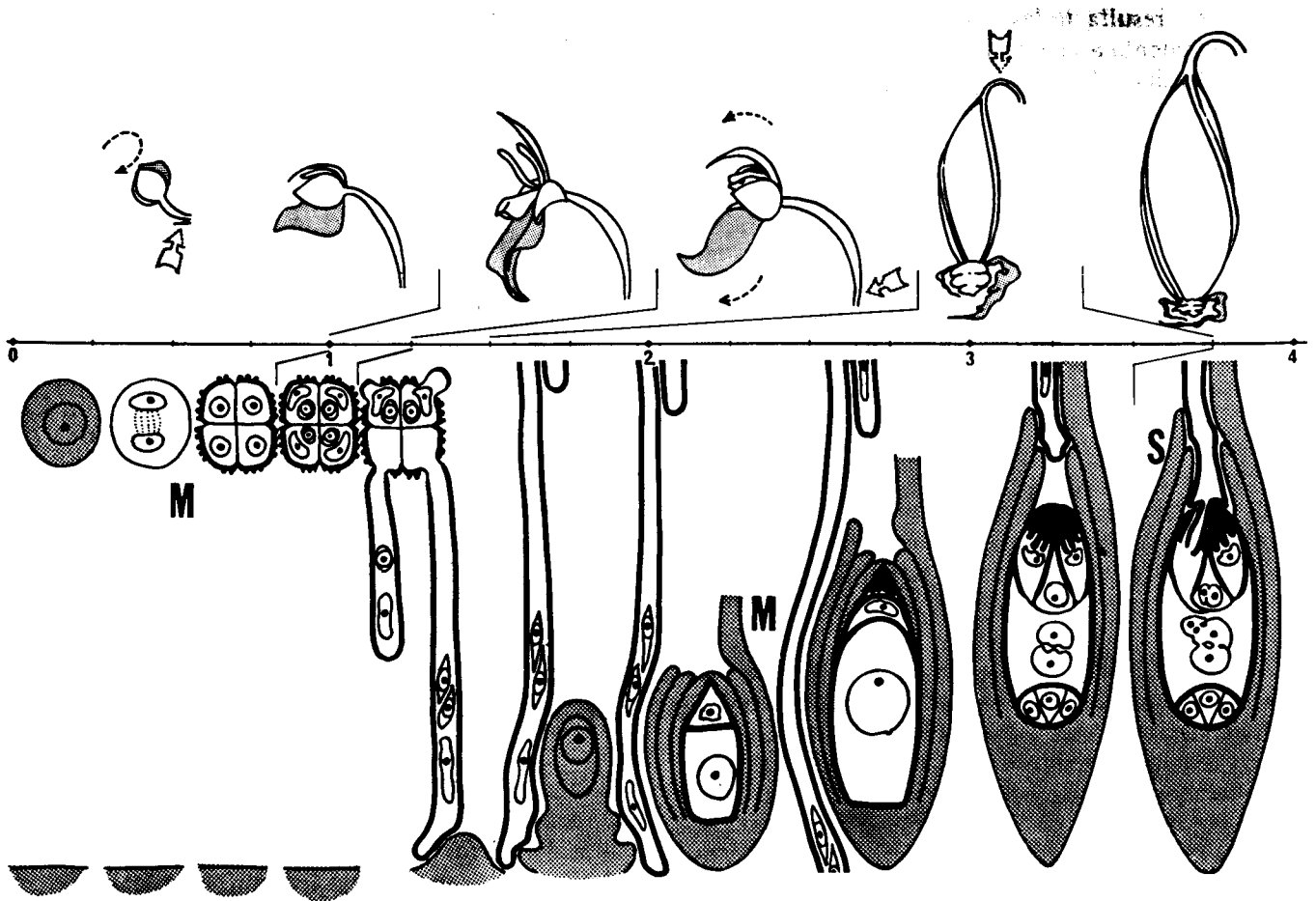


Fig. 4. Interacción gametófito-esporofito en *Epidendrum scutella* en relación con el tiempo. Arriba, cambios operados en la flor. Abajo, desarrollo de los gametófitos y fertilización. Dentro escala del tiempo en semanas y meses (Cocucci, 1971).

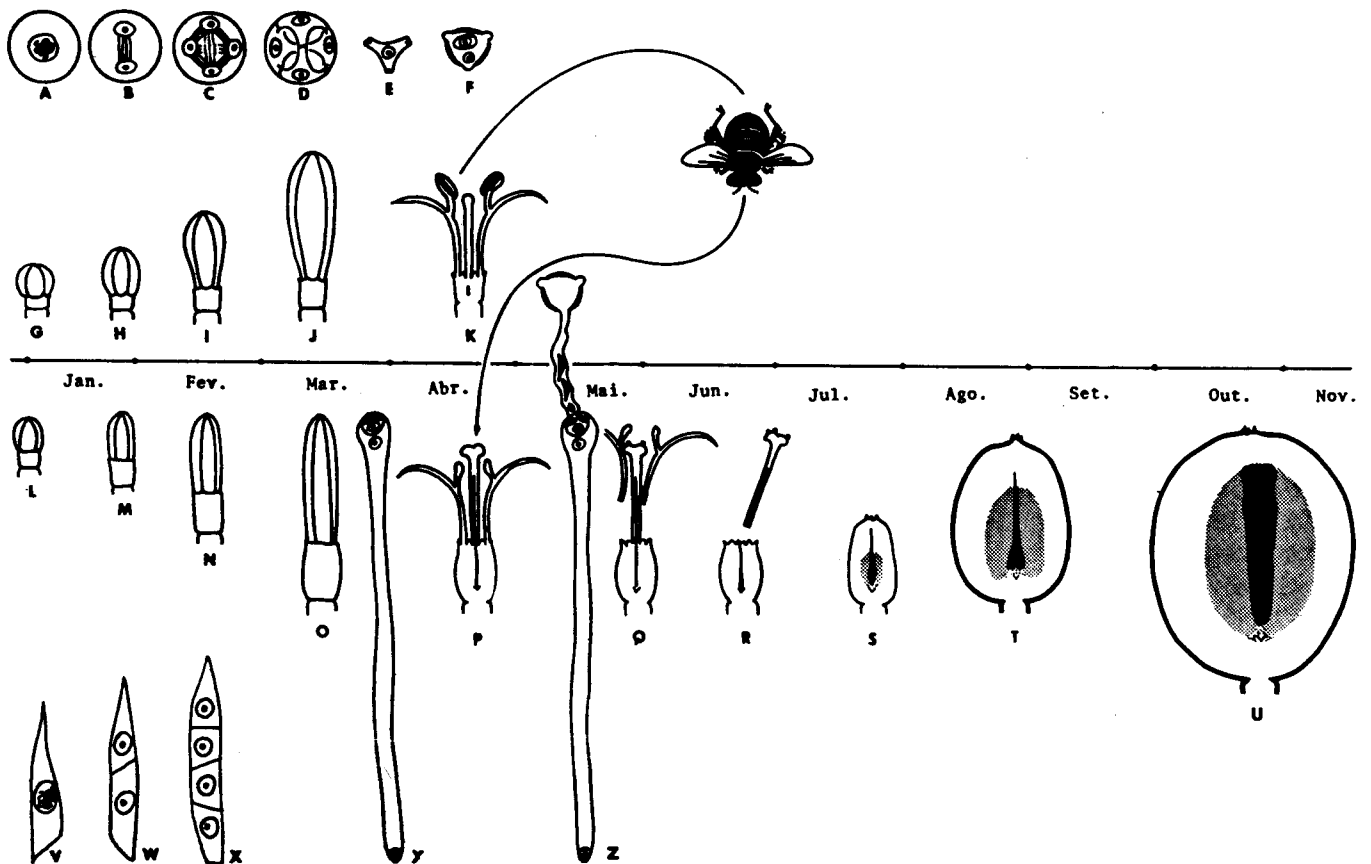


Fig. 5. Interacción gametófito-esporofito en *Struthanthus vulgaris* en relación con el tiempo. Arriba y abajo desarrollo de las generaciones gametofíticas masculinas y femeninas, respectivamente. En el centro, escala del tiempo en meses; por encima y por abajo de ella flores estaminadas y pistiladas, respectivamente. (Venturelli, 1981).

Los procesos de esporogénesis tienen lugar en estado de pimpollo tanto para las flores pistiladas como para las estaminadas y abarca algo más de 2 meses. Al finalizar el tercer mes el gametófito masculino se halla en estado bicelular contenido en el grano de polen, mientras que el gametófito femenino ha alcanzado su desarrollo completo. Este último tiene peculiaridades muy especiales comparado con el de otras Angiospermas; en efecto, el gametófito femenino crece consumiéndose los tejidos vecinos dirigiéndose hacia el estilo que penetra hasta los 2/3 de su longitud. En este momento se producen la antesis y la polinización mediante insectos.

La germinación de los granos de polen en el estigma y el desarrollo del tubo en los tejidos estigmáticos y estilar genera una señal que actúa sobre el esporófito produciendo la abscisión de la corola junto con el androceo soldado a ella. A poco de formado el tubo polínico ocurre la división de la célula generativa y la diferenciación de los gametos masculinos. Luego de un corto recorrido el tubo alcanza al aparato oosférico y tiene lugar la doble fecundación.

El núcleo endospermogénico desciende hasta la base del ovario seguido de cerca por el proembrión cuyo suspensor experimenta una gran elongación de sus células. Cuando la parte basal del proembrión, que contiene el grupo de células que darán origen al embrión propiamente dicho, alcanza la cavidad ovárica, una nueva señal es generada con la consecuencia de producir la abscisión del estilo en la zona de unión con el ovario. Esta etapa abarcará un mes aproximadamente. De aquí que en 5 meses más se habrán desarrollado completamente el embrión y el endosperma alcanzando al mismo tiempo la maduración del fruto.

Algunos hechos sobresalientes propios de esta especie, lo constituyen su agresivo gametófito femenino que, puede decirse, va al encuentro del masculino, el que por su parte forma un tubo muy corto, alrededor de 1/3 de longitud respecto del femenino. En cuanto a la interacción gametófito-esporofito se destacan las señales de abscisión de la corola primero y del estilo después.

DESPLAZAMIENTO DE LOS NÚCLEOS DURANTE LA GAMETOGENESIS Y DESPUES DE LA FECUNDACION EN *STRUTHANTHUS*

El gametófito femenino de muchas Lorantáceas es muy largo y angosto. Por ello, sus núcleos —tanto en las fases cenocítica y celular como después de la fertilización— deben realizar recorridos relativamente extensos (Cocucci y Venturelli, 1984).

El desplazamiento de los núcleos se inicia en el estado 2-nucleado, durante la fase cenocítica (que comprende los estados de 2 a 8 núcleos) y ocurre

mediante la formación de un vacúolo que aumenta progresivamente de tamaño. Concomitantemente, se lleva a cabo un proceso de digestión de los tejidos esporofíticos que alojan al joven gametófito, proceso que se localiza en los 2 extremos del saco; es precisamente allí, donde se concentra la mayor parte de los orgánulos citoplásmicos del cenocito (Fig. 6). Sin embargo los desplazamientos de los núcleos polares, secundario y endospermogénico se efectúan por métodos completamente diferentes; esto es mediante la acción de microtúbulos que actúan desde centros organizadores asociados a esos núcleos. De esta manera, se produce el ascenso del núcleo polar inferior hasta que hace contacto y luego se fusiona con el núcleo polar superior dando origen al núcleo secundario. Este sistema de microtúbulos continúa actuando sobre el núcleo secundario hasta llevarlo contra la oosfera, sobre la cual presiona adaptándose a su contorno. Después de ocurrida la fecundación, el núcleo endospermogénico resultante inicia su descenso debido al acortamiento del haz de microtúbulos (Fig. 6) por desorganización de sus componentes en el mismo centro donde antes se organizaron.

No se sabe hasta ahora cuán generalizado está, dentro de las Angiospermas, este fenómeno, pero sí podemos decir que es un asunto al que habrá de prestarse mucha atención en el futuro.

EVOLUCION DE LOS OVULOS Y EL GINECEO EN *LORANTHACEAE*

Para comprender mejor las tendencias evolutivas del gineceo en la familia es imprescindible recordar la organización general de la estructura del gineceo en una especie poco modificada. Tomaremos como un representante al género *Tripodanthus* (Fig. 7) en el cual el gineceo posee 3 lóculos con un óvulo atégmico cada uno. Los lóculos se hallan conectados entre sí mediante un cómpito abierto, aunque de espacio virtual. La superficie del cómpito delimita un área cónica, por encima de las 3 zonas placentarias, que ha sido bautizado con el nombre de mamelón. Las zonas grisadas de la Fig. 7 representan a un tejido amilífero que servirá de tejido transmisor ya sea tanto para los gametófitos femeninos como para los tubos polínicos.

En el curso de la evolución, el gineceo ha sufrido profundas modificaciones, debidas principalmente al desplazamiento de los ejes nucleares según un patrón que corresponde a los radiovectores de una parábola cuyo foco se halla cerca del ápice del mamelón.

Dos líneas evolutivas quedan así determinadas según los ejes nucleares correspondan a los diferentes valores angulares de los radiovectores de la parábola (Fig. 8).

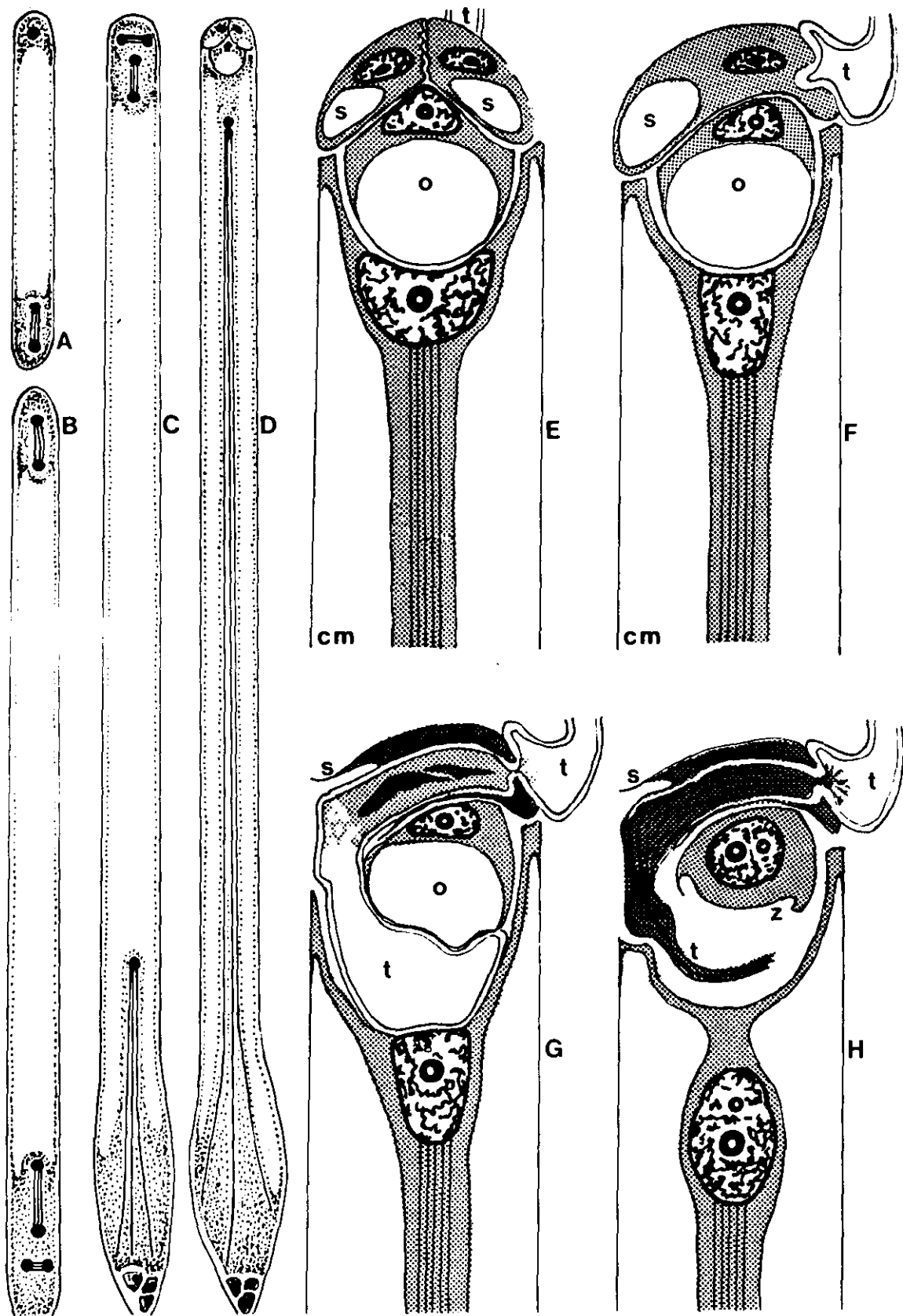


Fig. 6. Movimiento de los núcleos durante el desarrollo del gametófito femenino y la fertilización en *Struthanthus*. A-D: desarrollo esquemático del megagametófito; A: estado trinucleado, separación de los núcleos por acción del vacúolo central; B: estado telofásico hexanucleado, nótese los núcleos separados por los husos secundarios; C: estado octonucleado, el cuarteto superior en telofase, el cuarteto inferior con las 3 antípodas y el número polar elevándose por acción de los microtúbulos; D: megagametófito completamente diferenciado; pueden verse la unión de los núcleos polares y la columna de microtúbulos asociada al núcleo polar inferior; E-H: polo superior del megagametófito en estadios progresivos durante la fertilización; E: vista frontal del aparato oosférico, el tubo polínico ha hecho contacto con la parte posterior de la sinérgida derecha, obsérvense el vacúolo inferior de la oosfera y el núcleo secundario asociado a los microtúbulos; F: vista lateral del mismo estadio, adviértase el tubo polínico insinuándose dentro de la sinérgida; G: vista lateral de un aparato oosférico con la sinérgida atravesada por el tubo polínico cuya punta se halla entre la oosfera y la célula media; nótese los espermios en la porción del tubo dentro de la sinérgida; H: vista lateral de un aparato oosférico fertilizado, en el cual se ven el cigoto con los núcleos en fusión y la falta de vacúolo, la sinérgida atravesada con el tubo después de la descarga de los espermios y el núcleo endospermogénico en descenso. Abreviaturas: cm: célula media; ce: célula endospermogénica; o: oosfera; s: sinérgida; t: tubo polínico; z: cigoto. (Cocucci & Venturelli, 1984).

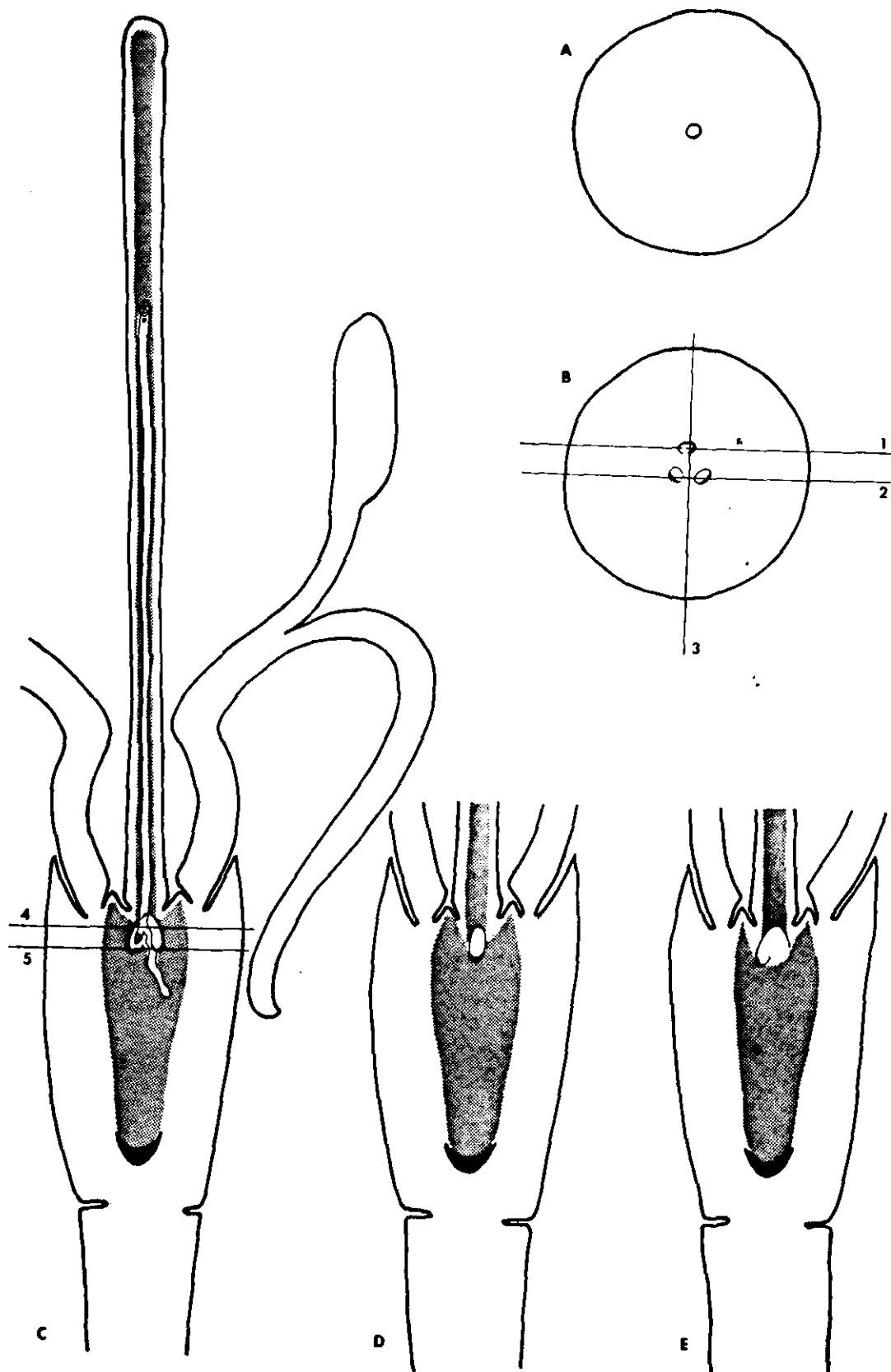


Fig. 7. Esquemas diagramáticos mostrando la organización de una flor perfecta de *Tripodanthus*. A, cortes transversales a través de los planos 4 y 5 de C; C, D, E, secciones longitudinales a través de los planos 2, 1 y 3 de B. Tejido amilífero en grisado (Cocucci y Venturelli, 1982).

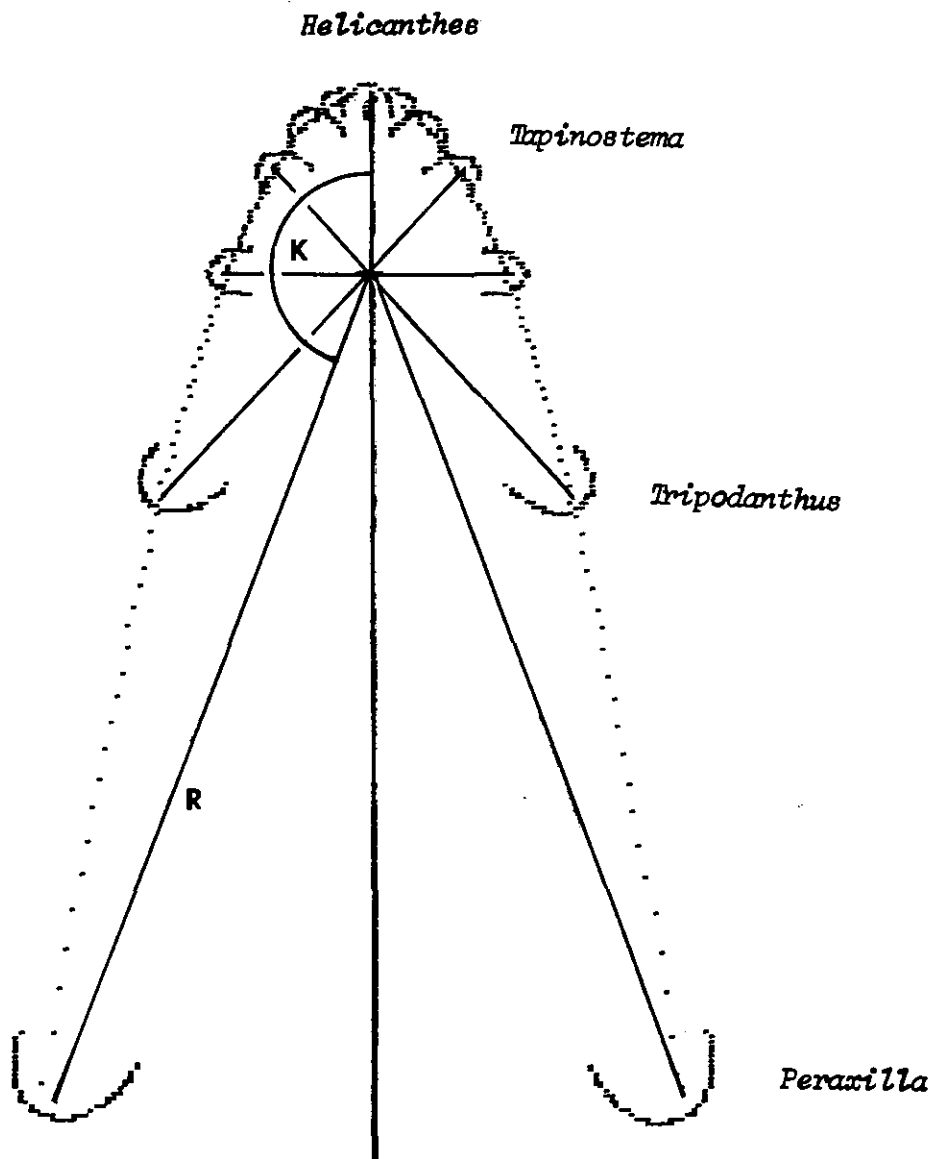


Fig. 8. Diagrama generado mediante un programa de computadora especialmente preparado, donde la estructura del gineceo de las Lorantáceas se ha asimilado al patrón de una parábola cuyos radiovectores (R) corresponden a los ejes nucleares de los óvulos. Los distintos valores angulares K de R representados corresponden a diferentes géneros o situaciones teóricas.

La primera línea ha causado (Fig. 9), en su posición extrema la fusión de los óvulos en un cuerpo común (óvulo colectivo) y la desaparición del mamelón, según podemos apreciar en la serie *Tapinostema*, *Helicanthes*, *Amyema* y *Moquiniella* (Cocucci & Venturelli, 1982).

La segunda línea representada por el progresivo aumento de los valores angulares (Fig. 9), ha resultado en el desarrollo y especialización del mamelón según puede verse en secuencia que corresponde a los géneros *Nuytsia*, *Peraxilla*, *Lepeostegeres* y *Lyciana*.

Mediante este ejemplo queda claro que el estudio de la arquitectura funcional de óvulos y carpe-

los puede contribuir a una mejor comprensión de la filogenia de una familia. Trátase, como es fácil advertir, de una filogenia putativa, que constituye un buen punto de partida para correlacionar con evidencias fósiles, si las hubiere, sólo así se podrá esclarecer efectivamente cuál ha sido la marcha de la evolución; en su defecto sólo contaremos con aquella filogenia putativa.

DIFERENCIACION DE GAMETOS

En las últimas dos décadas se han producido varias novedades sobre la estructura de las células gaméticas y se han dado a conocer detalles sobre la forma en que se produce la unión de los espermios

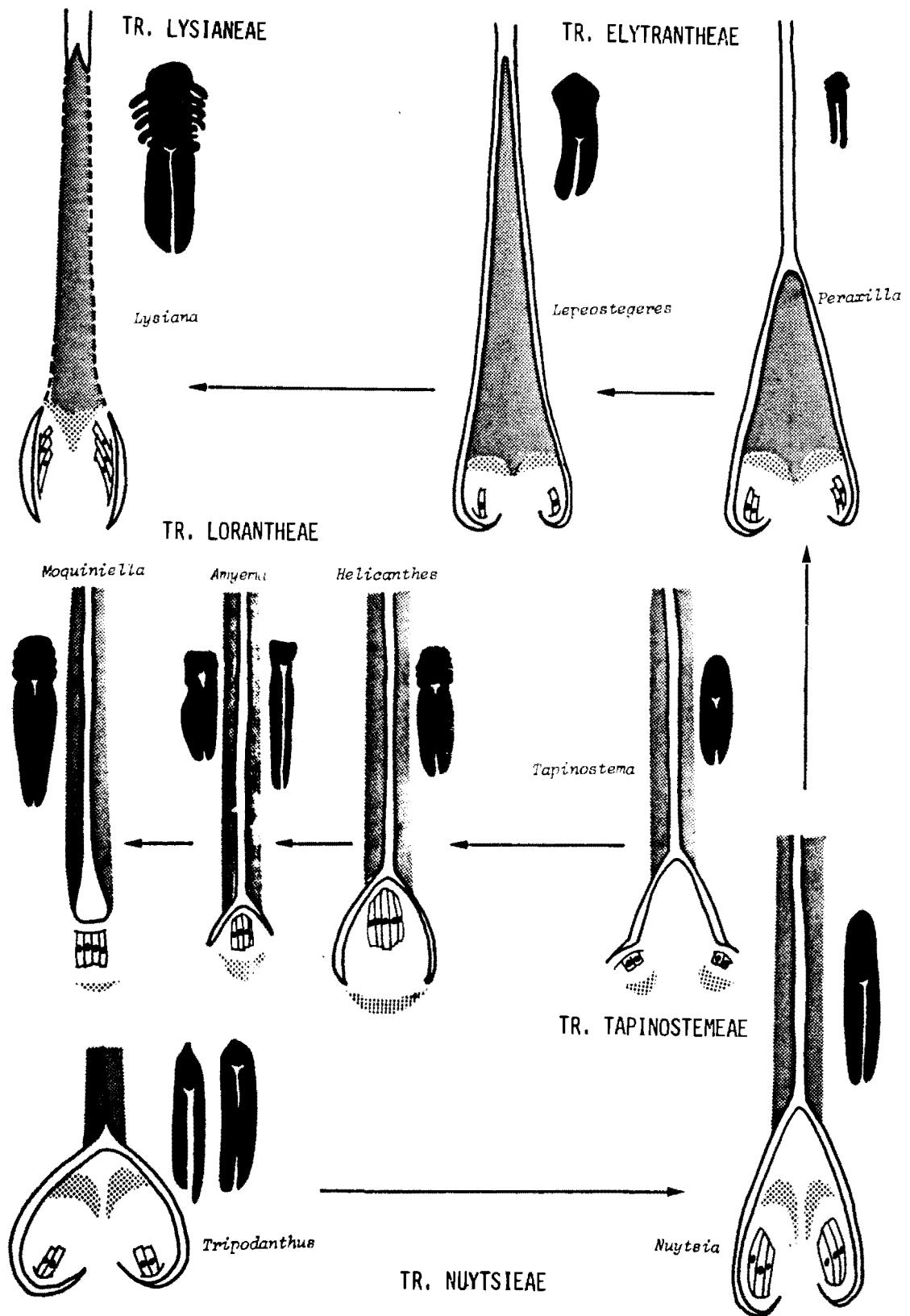


Fig. 9. Cuadro evolutivo de las Lorantáceas basado en la organización del gineceo (Cocucci & Venturelli, 1982).

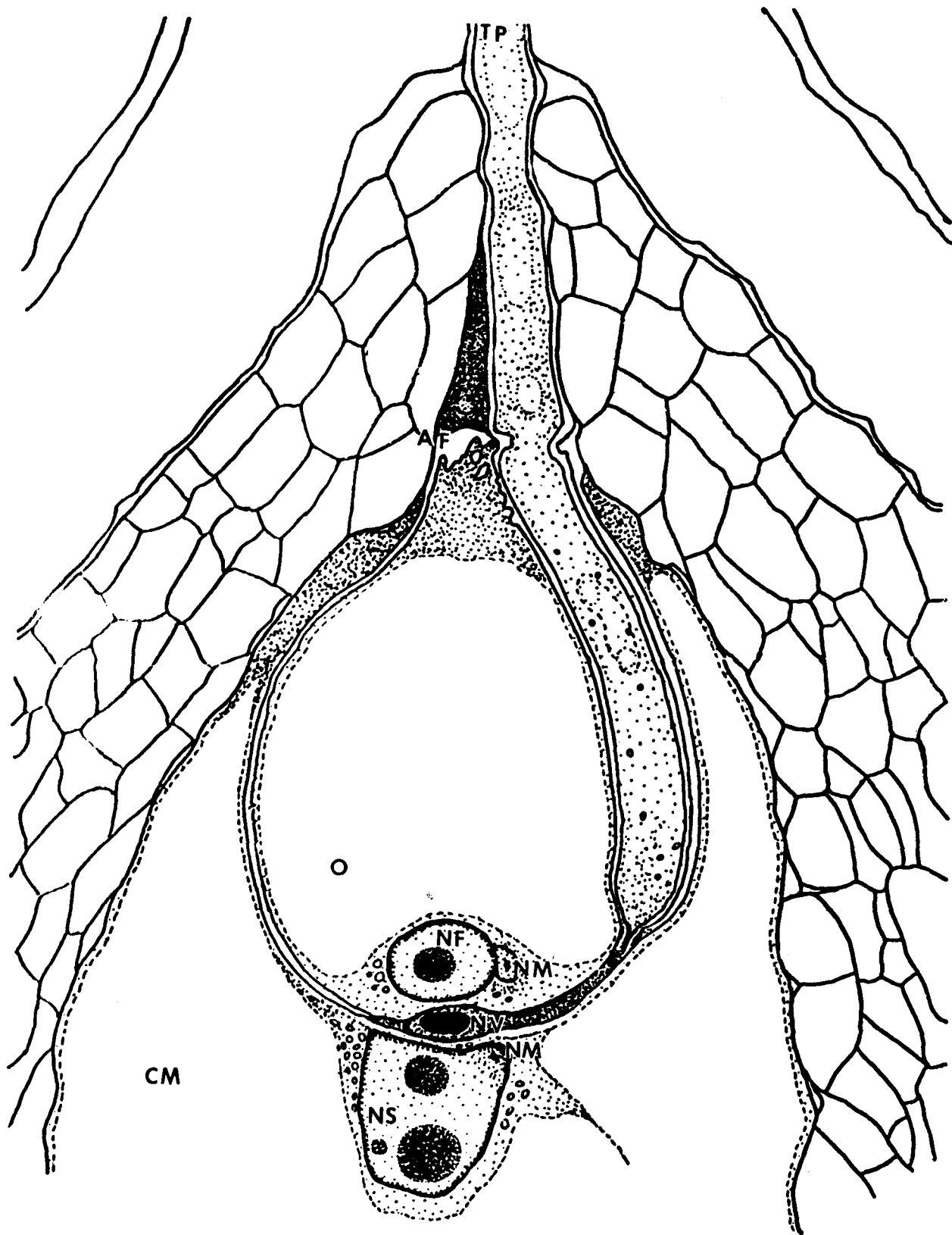


Fig. 10. Fertilización en *Plumbago* (Russell, 1982-1983). AF, aparato filar; CM, célula media; NF, núcleo femenino; NM, núcleo masculino; O, oosfera; TP, tubo polínico; NS, núcleo secundario.

con la oosfera y la célula media. Todo ello ha puestó en evidencia que lo que hace unos 20 años atrás se consideraba un proceso de características universales para todas las Angiospermas, se presenta, ahora, como un fenómeno con numerosas facetas particulares. Por su relevancia no cabe duda que estos aspectos llegarán a erigirse en un elemento decisivo en el ámbito de la filogenia de Angiospermas.

Se han elegido 2 casos particulares representados por especies de géneros pertenecientes a familias muy diferentes. Cada una de ellas tiene peculiaridades muy significativas, ora en la estructura de los gametos, ora en la de los gametófitos; todo lo cual tiene sus consecuencias en la manera en que se desarrolla la fecundación. Las especies elegidas pertenecen a los géneros *Plumbago* (*Plumbaginaceae*) y *Epidendrum* (*Orchidaceae*).

El caso de Plumbago (Cass 1972; Russell 1982, 1983)

Las especies de *Plumbago* se caracterizan porque sus gametófitos femeninos poseen aparatos oosféricos carentes de sinérgidas, formados únicamente por la célula gamética femenina, embutida en el seno del citoplasma de la célula media. Este gameto femenino posee un gran vacúolo central que polariza 2 cúmulos de estroma citoplasmático; uno en el extremo micropilar donde se diferencia un pequeño aparato filar, y otro en el extremo calazal donde se halla el núcleo gamético. Conviene destacar que el aparato filar, especialización de la pared celular relacionado con la entrada del tubo polínico, usualmente se halla en las sinérgidas, que en este caso particular no existen (Fig. 10).

Cuando el tubo polínico, vía micrópilo, llega al aparato filar, se forma el tubo copulador que le atraviesa; luego crece escurriéndose entre el plasmalema de la oosfera y la célula media. En este punto se efectúa la descarga del tubo polínico, compuesta por el núcleo del tubo acompañado de una reducidísima cantidad de citoplasma, más los 2 gametos masculinos.

Los gametos masculinos son pequeñas células de citoplasma reducido carentes de vacuoma, con orgánulos rudimentarios en forma de proplástidos y promitocondrios; sus núcleos poseen escasa carolina, su cromatina se halla en gran parte condensada y su nucléolo está diferenciado; por lo demás, no poseen ninguna particularidad especial.

Los gametos masculinos una vez descargados, se ubican enfrentando el núcleo de la oosfera y el núcleo secundario, sus plasmalemas hacen contacto con los de la oosfera y la célula media, y de inmediato ocurren fusiones de membranas entre un gameto masculino y otro femenino (Fig. 11). Este proceso iniciado en distintos puntos esparcidos

aquí y allá sobre la superficie de contacto, progresa y se generaliza; quedan entonces integrados los citoplasmas, y el núcleo masculino se incorpora al gameto femenino. Más tarde ocurre la fusión de los núcleos (Fig. 11).

El caso de Epidendrum scutella (Cocucci & Jensen 1969, 1971; Cocucci, 1981).

En este ejemplo este mismo fenómeno presenta características muy diferentes. En primer lugar, en cuanto a la estructura del gametófito femenino (Fig. 12); es necesario destacar que el aparato oosférico comprende la oósfera y 2 células sinérgidas que son portadoras del aparato filar. La oósfera es una célula con abundante citoplasma, rico en orgánulos pero con un vacuoma reducido, representado por numerosos vacúolos pequeños de ubicación perinuclear.

Los gametos masculinos son muy distintos del caso anterior por cuanto son células mucho más simplificadas y especializadas. Su proceso de diferenciación es muy complejo y se inicia al estado de célula generativa. En efecto, cuando esta célula está ubicada en el tubo polínico adquiere una forma alargada debido al desarrollo de un cinturón de microtúbulos en torno a su núcleo. La abundancia de plamodesmos que la conectan con el sistema del retículo endoplásmico rugoso de la célula vegetativa, indican claramente activa síntesis proteica en el citoplasma de la célula vegetativa; este material es transferido a las cisternas del retículo endoplásmico de la célula generativa.

El citoplasma de la célula generativa está desprovisto de orgánulos de doble membrana y sólo posee dictiosomas, RE, ribosomas y polirribosomas. Ocurrida la división, las células gaméticas recién formadas poseen un citoplasma vesiculoso, falta de microtúbulos y escaso RE liso; su núcleo carece de nucléolo, su material cromático se halla en vías de una condensación mayor y aparecen microfilamentos intranucleares (Fig. 13); todo esto se halla acompañado en la formación de una gran abertura en la carioteca.

Los gametos masculinos completamente maduros poseen un citoplasma semejante al descrito, pero su núcleo ha perdido mucha cariolina aumentando, en consecuencia, la condensación del material cromático. Juntamente, aumentan los microfilamentos intranucleares.

Todo hace pensar que estos gametos serían capaces de moverse por sí mismos, quizás por acción de los microfilamentos intranucleares. Esta propiedad es fundamental para su aproximación a los gametos femeninos. En este caso particular, la descarga del tubo polínico —que tiene lugar en el seno de una de las sinérgidas— es enorme. Este material compuesto por el citoplasma del tubo polínico y su

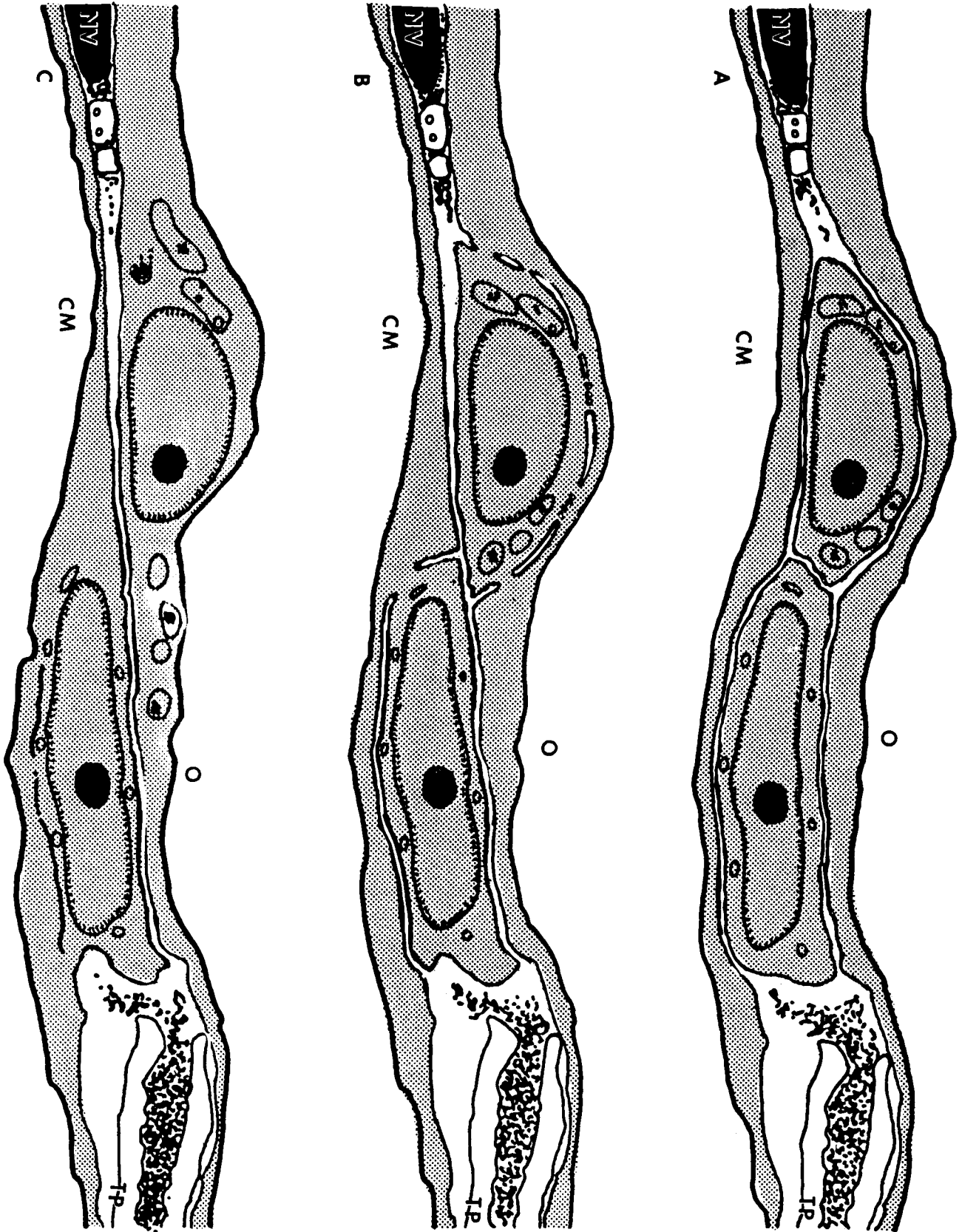


Fig. 11. Detalle de la Fig. 10, fusión de los gametos masculinos con los femeninos en *Plumbago* (Russell, 1982). A-C: estados progresivos mostrando fusión de membranas entre gametos masculinos y femeninos. NV, núcleo vegetativo; O, oosfera; TP, tubo polínico; CM, célula media.

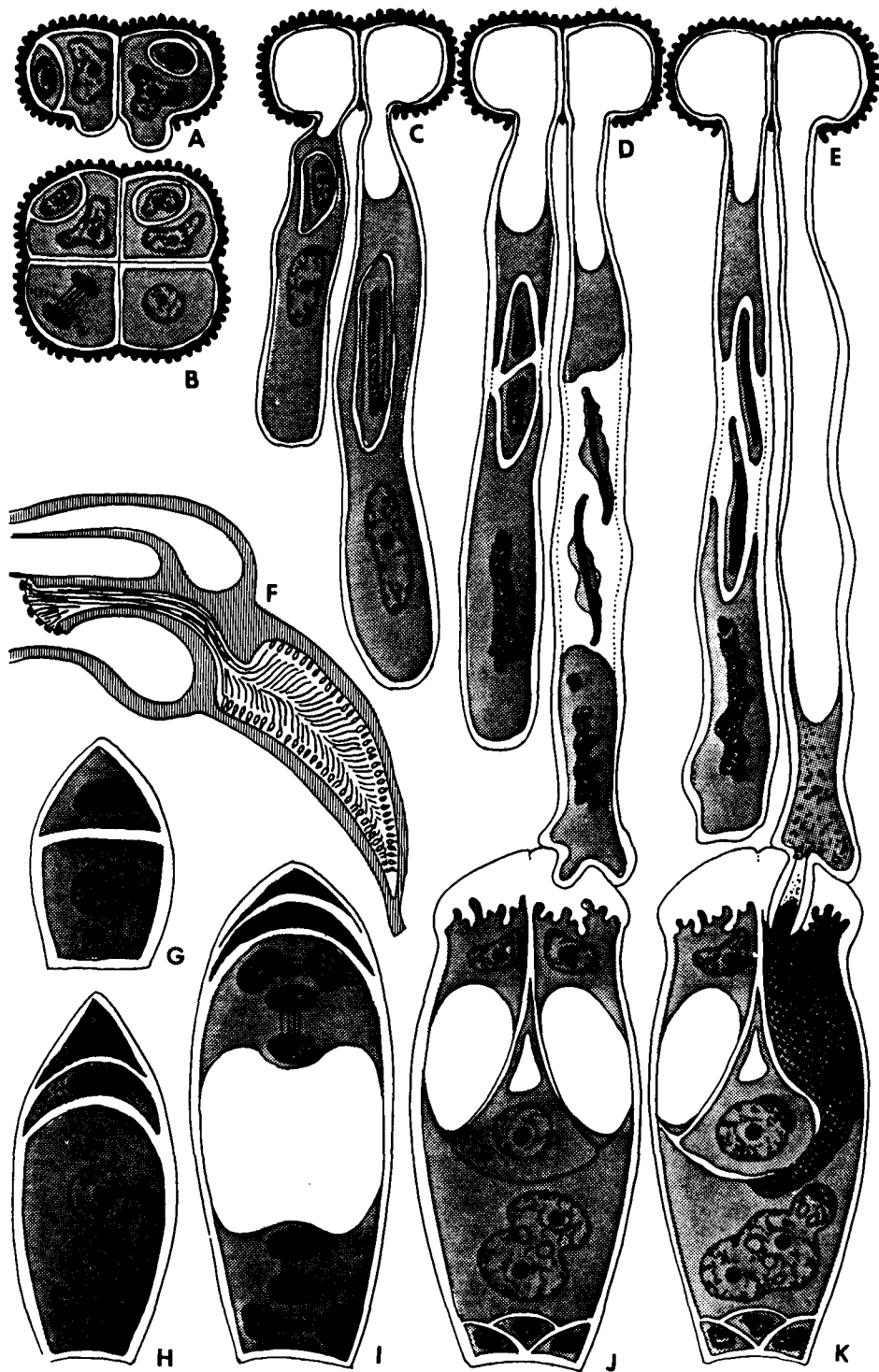


Fig. 12. Esquema diagramático del proceso sexual en Orquídeas. A-E, ontogenia del gametófito masculino; F, corte longitudinal por una flor del tipo de *Stenorrhynchos* donde se aprecia el recorrido de los tubos polínicos; G-H, formación de megásporas; I-K, ontogenia del gametófito femenino. -A, tétrade, en vista lateral, mostrando el estadio bicelular del gametófito masculino: la parte izquierda muestra la célula generativa (más pequeña) de posición parietal; a la derecha se representa un estado más avanzado en el cual la célula generativa o gametogénica se halla totalmente rodeada por el citoplasma de la célula vegetativa o sifonogénica. B, tétrade en vista frontal, en la cual se muestran los estados progresivos del gametófito masculino hasta alcanzar el estado bicelular, partiendo del estado del microsporo en la parte inferior derecha y prosiguiendo en sentido horario. C, tétrade, en vista lateral, mostrando, de izquierda a derecha, estados progresivos de la formación del tubo polínico, así como los cambios operados en la célula gametogénica en el proceso de alargamiento (Nótense los microtúbulos en forma de líneas verticales a los lados de los núcleos). D, semejante al caso anterior, pero en el momento de división de la célula gametogénica (izquierda) y diferenciación de los espermios (derecha); nótese la extrusión del nucléolo de la célula sifonogénica y la división del citoplasma de la misma, quedando una porción inferior nucleada y otra superior sin núcleo pero con un gran vacúolo. E, semejante al caso anterior, a la derecha, el tubo ha realizado la descarga en una de las sinérgidas del gametófito femenino. G, díade en el proceso de megasporogénesis. H, tétrade con megáspora funcional en la parte inferior. I, estado cenocítico. J, nucleado del gametófito femenino. K, gametófito femenino maduro y fecundado; en la parte superior, izquierda, sinérgida intacta exhibiendo un conspicuo aparato filar, en el centro zigoto; a la derecha, sinérgida penetrada con la descarga del tubo polínico y los 2 cuerpos X (en pleno negro); hacia abajo, célula media con los 2 núcleos polares y un núcleo gamético masculino en proceso de fusión; más abajo, 3 antípodas, (Cocucci, 1981).

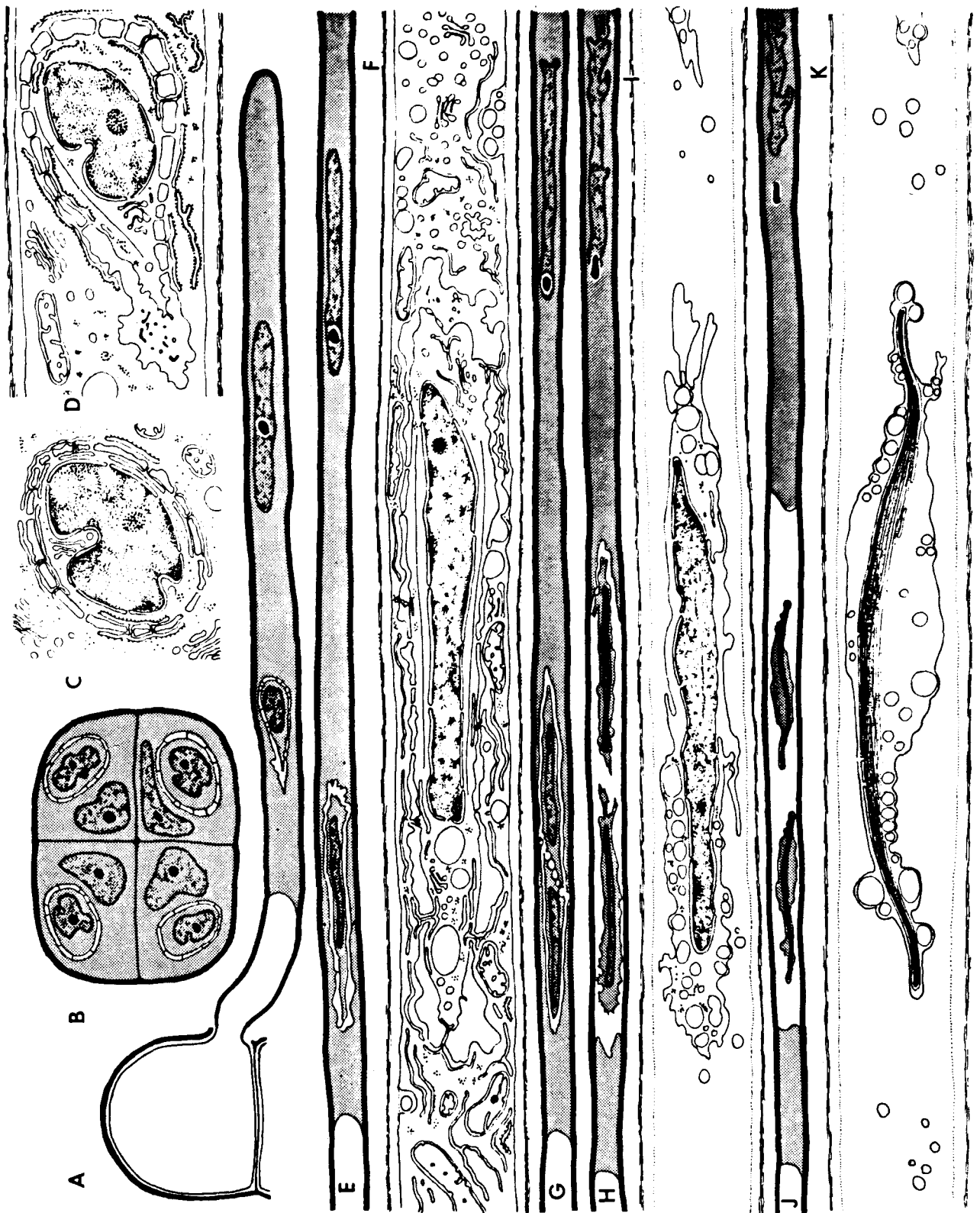


Fig. 13. Gametogénesis masculina en *Epidendrum scutella*. A. Grano de polen en estado germinado celular (cel. generativa y cel. vegetativa); B. Tétrade polínica con sus 4 granos de polen conteniendo gametófitos masculinos en estado 2 celular; C. Detalles ultraestructurales de una célula generativa de B, nótese la abundancia de plasmodesmos y el retículo endoplásmico rugoso del citoplasma de la célula vegetativa; D. Célula generativa en el tubo polínico (detalle de A), nótese la presencia de dictiosomas y polisomas además de la aparición de microtúbulos (arriba a la izquierda); E. Porción del tubo polínico mostrando la célula generativa (izquierda) y el núcleo vegetativo (derecha); F. Detalles ultraestructurales de la célula generativa poco antes de la mitosis, nótese el cinturón de microtúbulos en torno al núcleo, la presencia de dictiosomas y la abundancia de plasmodesmos; G y H. Estados progresivos durante citocinesis para la formación de 2 gametos masculinos, nótese la extrusión del nucléolo del núcleo vegetativo; I. Detalles ultraestructurales de una célula gamética masculina, nótese la aparición incipiente de microfilamentos intranucleares; J. Gametófito masculino maduro, centro izquierda gametos masculinos, derecha nucléolo y núcleo vegetativo; K. Detalles ultraestructurales de un gameto masculino maduro, nótese los abundantes microfilamentos intranucleares.

núcleo, junto con los propios de la sinérgida, contribuyen a distanciar los gametos femeninos de los masculinos (Fig. 12). Por esta razón, los gametos masculinos deberán desplazarse en un medio relativamente denso formado por la desorganización de los materiales celulares de la sinérgida y de la célula vegetativa.

Si comparamos los 2 casos descritos hallaremos profundas diferencias estructurales y funcionales; esto nos hace presumir que en el concierto de las Angiospermas, existirían casos diferentes a los presentados, puesto que muy pocas son las especies estudiadas desde este punto de vista. Sin embargo

la respuesta definitiva se obtendrá cuando mayor número de especies sean conocidas; recién entonces, podrán realizarse generalizaciones que apunten a la solución de problemas de índole filogenética.

Con lo expuesto he pretendido presentar a la Embriología de Angiospermas como un campo abierto a un gran futuro, susceptible de ser abordado con técnicas muy variadas que van desde la histología, pasan por la citología con microscopía fotónica y se extiende hacia la ultraestructura, con microscopía electrónica. Resulta oportuna, para concluir, esta sentencia latina "*Omnia mutantur nos est mutamur in illis*".

BIBLIOGRAFIA

- CAS, D. 1972. Occurrence and development of a filiform apparatus in the egg of *Plumbago capensis*. Amer. Journ. Bot. 59: 279-283.
- COCUCCI, A. E. 1981. Fertilización en Orquídeas. An. Acad. Nac. Cienc. Exact. Fis. y Nat. 33: 75-92.
- COCUCCI, A. E. & W. A. JENSEN 1969. Orchid embryology: megagametophyte of *Epidendrum scutella* following fertilization. Amer. Jour. Bot. 56 (6): 629-640.
- COCUCCI, A. E. & M. VENTURELLI 1982. El óvulo y el gineceo en *Loranthaceae*. Bol. Soc. Argent. Bot. 21: 131-141.
- & ——— 1984. Sexualidad en especies con vacuoma oosférico de polaridad invertida (*Struthanthus*, *Loranthaceae*). Kurtziana 17: 9-24.
- DI FULVIO T. E. 1983. Los "tipos" de endosperma y de haustorios endospermicos, su clasificación. Kurtziana 16: 7-31.
- . 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de *Tubiflorae* y la endospermogénesis nuclear. An. Acad. Nac. Cienc. Exact. Fis. y Nat. 37: 111-120.
- RUSSELL, S. D. 1982. Fertilization in *Plumbago zeylanica*: entry and discharge of the pollen tube in the embryo sac. Can. Journ. Bot. 60 (11): 2219-2230.
- VENTURELLI, M. 1981. Embriología de *Struthanthus vulgaris* (*Loranthaceae* - *Loranthoideae*). Kurtziana 14: 73-100.