



Universidad
Nacional
de Rosario

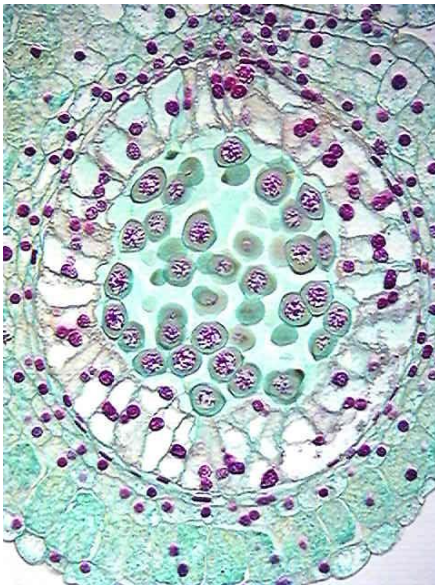


Angiospermas

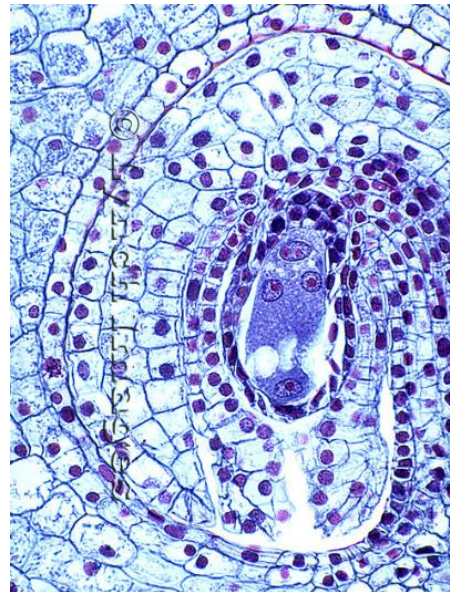
Formación de los Gametofitos

Fecundación

Embriogénesis



<https://www.iaspr.org/old/iaspr-pix/lily/male.shtml>



<https://www.flickr.com/photos/lynchimages>

María Laura Martínez
María Victoria Rodríguez
Colaboradores:
Gabriel Bettucci
María Noel Campagna
Matías Ferretti
Erica Mandón
María Sol Srebot

ANGIOSPERMAS

Las angiospermas (o plantas con flores) representan casi el 90% de las 350 000 especies vegetales identificadas hasta el momento. Las flores son las estructuras donde ocurren la formación de los gametofitos masculinos y femeninos, la fecundación y embriogénesis.

El ciclo de vida de las plantas implica la alternancia de la generación multicelular esporofítica diploide ($2n$) con la generación gametofítica haploide (n) (Figura 1). El **esporofito** está constituido por células diploides y genera por meiosis esporas haploides. En Angiospermas el esporofito produce dos tipos de esporas, las **microsporas** y las **megasporas** que originan los gametofitos masculinos (**microgametofitos**) y femeninos (**megagametofitos**) respectivamente. Los gametofitos por mitosis forman las gametas. La fusión de la gameta masculina y femenina origina el cigoto que por divisiones mitóticas da origen al esporofito, completando el ciclo. En las angiospermas esta alternancia ocurre en los órganos reproductores masculinos y femeninos de la flor.

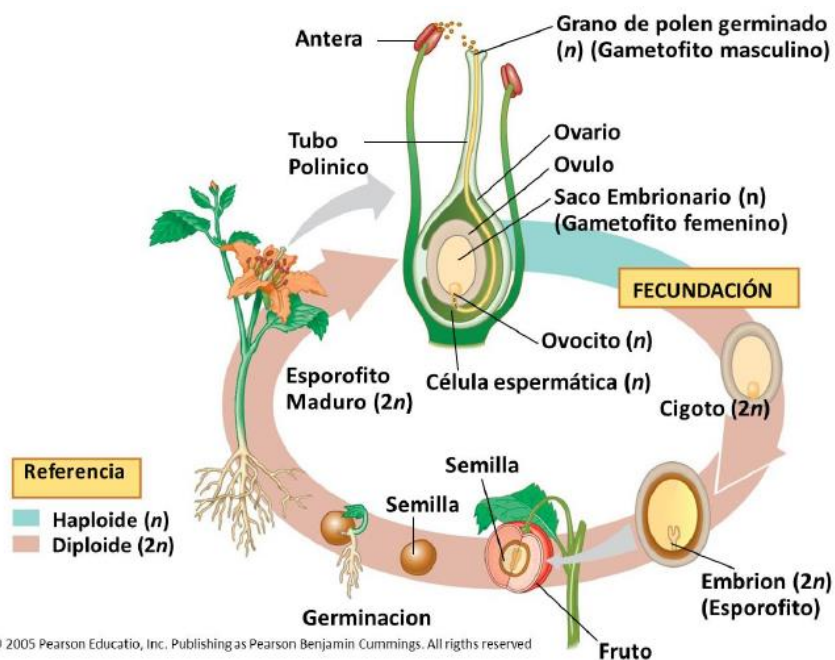


Figura 1. Ciclo de vida de las angiospermas

LA FLOR

La **flor** (Figura 2) se considera como un eje caulinar más o menos reducido y de crecimiento definido, con hojas modificadas denominadas antófilos y generalmente está acompañada por una bráctea o hipsófilo. Vista desde arriba los órganos florales se desarrollan en cuatro o cinco círculos concéntricos denominados verticilos. El más externo y por lo tanto el primero en emerger está constituido por los sépalos, el segundo por los pétalos, el tercero (y en algunos casos el cuarto) los estambres y finalmente los carpelos. Los sépalos son las estructuras protectoras más externas en forma de hoja, los pétalos son los órganos coloridos que participan principalmente en la atracción de polinizadores, los estambres son los órganos reproductores masculinos y en el centro los carpelos son los órganos reproductores femeninos. La estructura de la flor varía enormemente con respecto a: el número de los órganos florales, la disposición de estos órganos dentro de las flores (es decir, filotaxis donde se pueden disponer en forma espiralada, en ciclos concéntricos o de forma irregular), así como sus formas y dimensiones.

Una flor completa de Angiospermas, consta de las siguientes partes:

1.- Pedúnculo: parte del tallo que sostiene la flor.

2.- Tálamo o Receptáculo floral: parte del eje o tallo algo ensanchado donde se insertan las piezas florales. Acusa varias formas y de él depende la estructura de la flor.

3.- Perianto: está integrado por cáliz y corola; algunas flores constan únicamente de cáliz o corola y en otras faltan el conjunto de cáliz y corola. Por lo general en las eudicotiledóneas el cáliz y la corola están diferenciados en forma, consistencia y color. Sin embargo, en monocotiledóneas, las piezas del perianto son iguales o muy semejantes. En este caso el perianto se llama perigonio y las piezas del perigonio, tépalos.

4. Androceo: La unidad constitutiva del androceo es el estambre que consta de un filamento estaminal y la antera.

5. Gineceo: Está constituido por un número variable de hojas carpelares ó carpelos. El gineceo consta de tres partes: ovario, estilo y estigma.

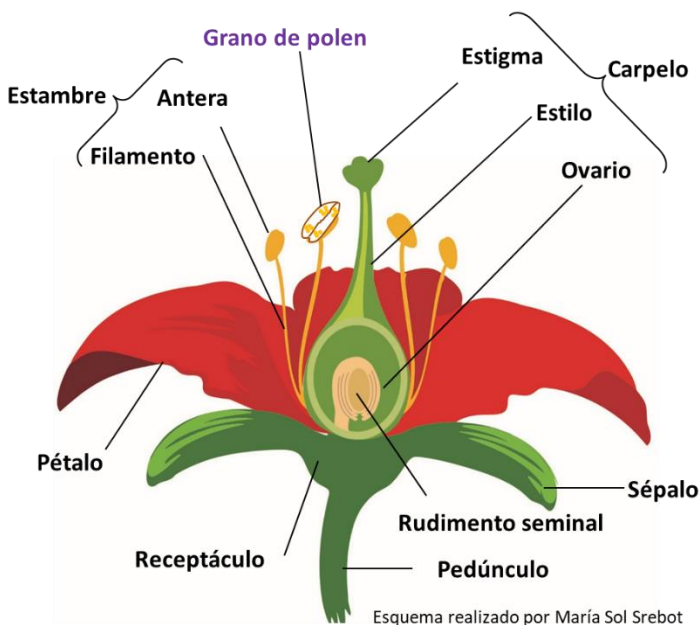


Figura 2. La flor y sus partes

LAS FLORES SE DESARROLLAN EN EL BROTE DURANTE LA FASE REPRODUCTIVA

La formación de las flores implica un cambio de fase de un crecimiento vegetativo a uno reproductivo. Esta transición se logra gracias a factores ambientales, señales internas y la activación de genes de identidad del meristema floral (genes de identidad de órganos florales de cada verticilo). Algunas de estas señales incluyen la temperatura, la duración del día y la hormona giberelina. Estas señales actúan juntas para promover la identidad del meristema de la inflorescencia.

En la fase reproductiva los ápices caulinares o yemas laterales se transforman en ápices florales (Figura 3). Por lo tanto, el meristema apical en lugar de originar tallo y hojas comienza a producir brácteas y antófilos. A diferencia del meristema apical caulinar, el meristema floral tiene un crecimiento limitado hasta el momento en que todas sus células se diferencian en los órganos florales. Los órganos de una flor se desarrollan desde la base hasta el ápice del meristema floral. Hay plantas donde sus flores se ubican dentro de un conjunto denominado inflorescencia. Cuando estas plantas pasan al desarrollo reproductivo, se forma el meristema de inflorescencia que, a su vez, produce meristemas florales, cada uno de los cuales formará los órganos de una flor individual. El meristema de la inflorescencia es indeterminado, lo que significa que puede seguir produciendo tejido nuevo y el meristema floral es determinado, lo que significa que solo crea un conjunto de

verticilos específicos. Por ejemplo, en la floración de *Arabidopsis*, el meristemo apical caulinar se convierte en el meristemo de inflorescencia, que produce continuamente los meristemas florales en las regiones laterales.

Es fundamental que las plantas activen los genes de desarrollo floral en el momento adecuado para iniciar la formación de flores. Si una planta florece en el momento equivocado, puede carecer de las condiciones ambientales apropiadas para una polinización exitosa y el desarrollo de semillas. En el mejor de los casos, eso resulta en un desperdicio de energía; en el peor de los casos, eso no da lugar a la formación de la próxima generación.

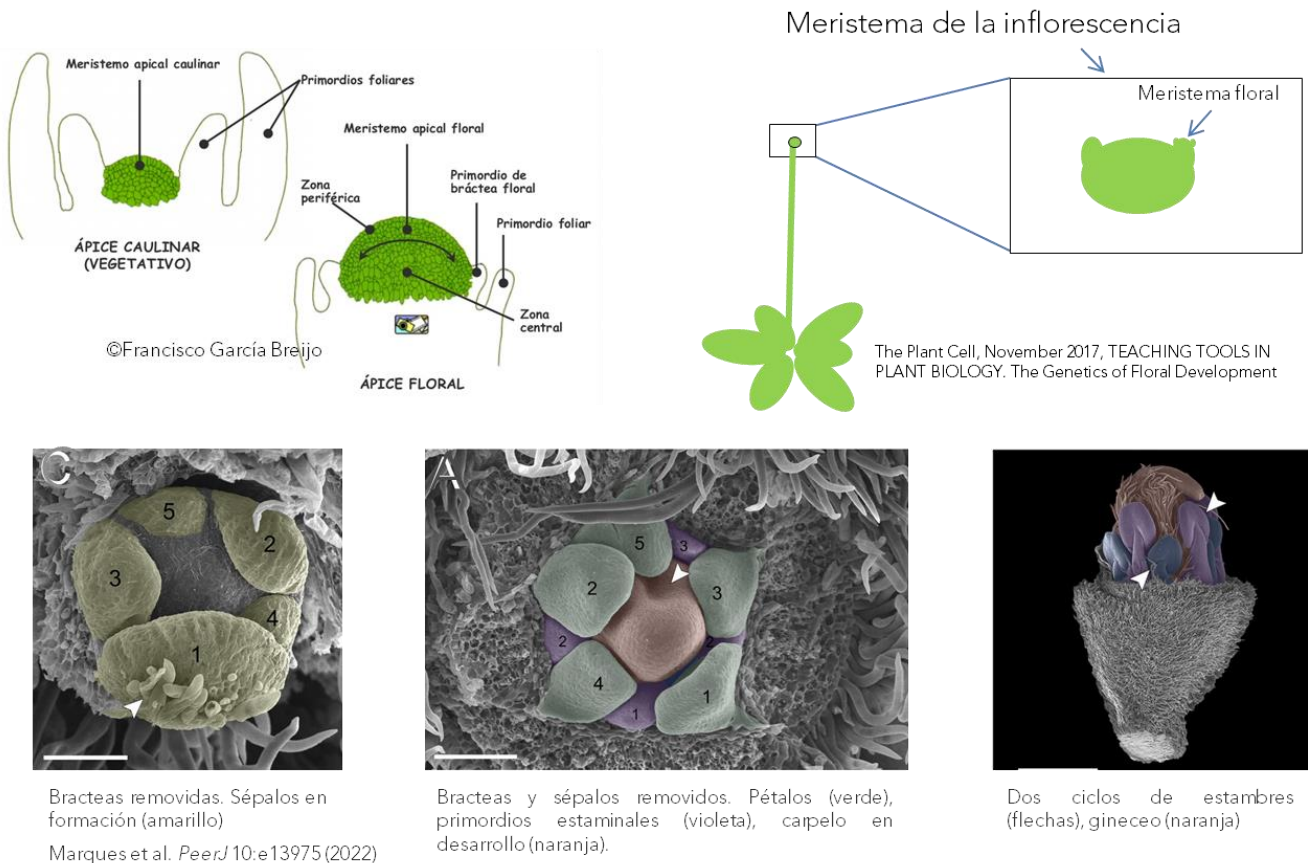


Figura 3. Ápices caulinares y ápices florales

EL PERIANTO:

El perianto está formado por sépalos y pétalos. Los sépalos forman colectivamente el cáliz, que representa el verticilo más externo de la flor. Los sépalos sirven para proteger la flor en desarrollo de la desecación y la herbivoría. Aunque a menudo son verdes (con cloroplastos), contribuyen poco a la economía global de carbono en la mayoría de las plantas. El siguiente verticilo interno es la corola y está compuesta de pétalos. El papel de los pétalos en la mayoría de las plantas es la atracción de polinizadores, de ahí los colores brillantes. La anatomía de los sépalos y pétalos es similar a las hojas del follaje, con un mesófilo homogéneo y haces vasculares poco desarrollados entre las epidermis adaxial y abaxial y sin esclerenquima. En algunas especies, como los tulipanes (*Tulipa sp.*), los sépalos y los pétalos son indistinguibles en su apariencia y, por lo tanto, se denominan colectivamente como tépalos. El perianto también puede tener estomas, tricomas y/o varios tipos de células secretoras internas muy parecidas a las hojas vegetativas típicas. Los pétalos están formados por una epidermis adaxial (hacia el interior de la flor) y otra abaxial (correspondiente al envés de la hoja, hacia el exterior de la flor) de poco espesor y poco cutinizadas con papilas celulares que sobresalen. Entre las células epidérmicas podemos encontrar osmóforos o glándulas secretoras de aceites volátiles. Entre ambas epidermis se encuentra un parénquima homogéneo con espacios intercelulares. El color de los pétalos varía de un taxón

a otro y, a menudo, es importante para atraer polinizadores. Los pigmentos están contenidos característicamente dentro de cromoplastos (carotenoides) o vacuolas (antocianinas). Con los carotenoides que normalmente pueden mostrar colores rojo, amarillo o naranja, su supresión genética a menudo da lugar a pétalos blancos que a menudo se asocian con la atracción de polinizadores. que se activan al anochecer o durante la noche, como las polillas. En muchos casos, las células epidérmicas de los pétalos (o tépalos) se diferencian de las hojas vegetativas por tener paredes celulares más blandas

Los pétalos pueden ser muy simples formando estructuras planas o ligeramente curvadas con márgenes enteros y paletas de colores sencillas, o muy complejos con dientes, ondulaciones, flecos, crestas, escamas, espuelas, cavidades, y una gama de colores muy variada. Los pétalos elaborados se supone que son adaptaciones provocadas por la interacción planta-animal, como atrayentes, productores de néctar o plataformas de aterrizaje para los polinizadores.

LOS ESTAMBRES

Los estambres (Figura 4) son las estructuras reproductivas masculinas de las angiospermas, y están involucradas en la producción de los **gametofitos masculinos o granos de polen**, que a su vez darán lugar a gametos masculinos. En general, el estambre consta de un filamento que se une a la antera compuesta de cuatro sacos polínicos o microsporangios separados por una región central de tejido estéril que rodea un haz vascular.

En su etapa más temprana, los estambres consisten en una masa uniforme de células meristemáticas. Pronto, en este meristema homogéneo, se forman cuatro grupos separados de células, el **tejido esporógeno**, que está compuesto por numerosas células madre de las microesporas (CMM). En una antera inmadura las CMM están rodeadas por una capa continua de células denominada tapete, que proporcionan nutrición al grano de polen en desarrollo (Figura 5). Por fuera del tapete se observan capas de células parietales, endotecio y exotecio o epidermis.

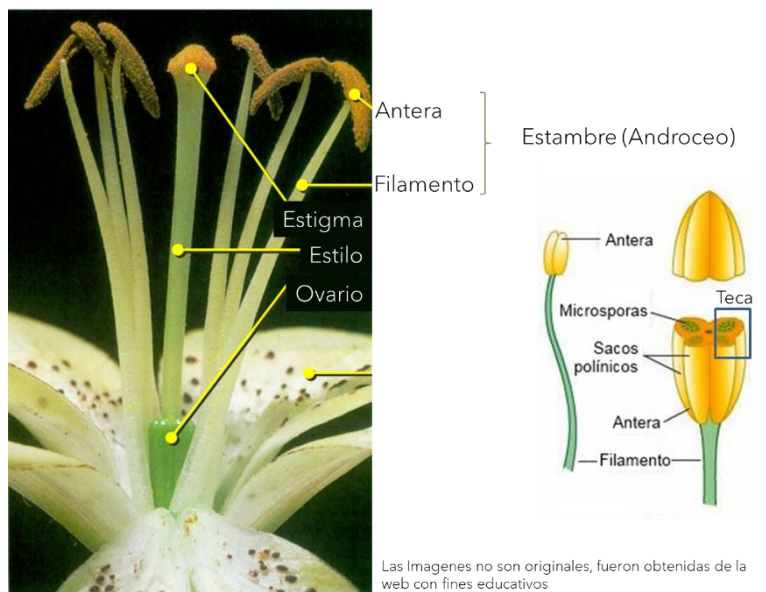


Figura 4. Los estambres y sus partes

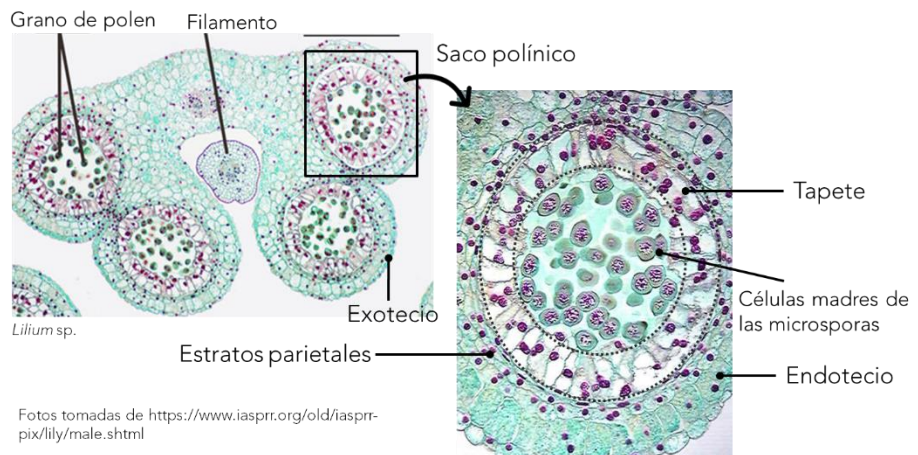


Figura 5. Sección transversal de una antera joven de *lilium sp.* mostrando la disposición de los distintos tejidos antes de la dehiscencia

EL TAPETE

Como se dijo anteriormente el tapete, constituido por una única capa de células, rodea al tejido esporógeno. Se pueden distinguir dos tipos de tapete: secretor y periplasmoidal. Las células del **tapete secretor** permanecen intactas y persisten durante

la microgametogénesis, mientras que en el **tapete periplasmoidal**, las paredes celulares se rompen y los protoplastos se introducen en el saco polínico formando un plasmodio multinucleado alrededor de las microsporas en desarrollo y los primeros granos de polen.

El tapete está involucrado en la nutrición de los microsporocitos y los granos de polen y en la síntesis y deposición de esporopolenina y otros componentes de la pared del polen en desarrollo. Las células tapetales también sintetizan y secretan calasa, una enzima responsable de la disolución de la calosa alrededor de las tétradas de microsporas. Antes de que una antera madure, el tapete degenera y sus restos se depositan en la superficie del grano de polen (Figura 6).

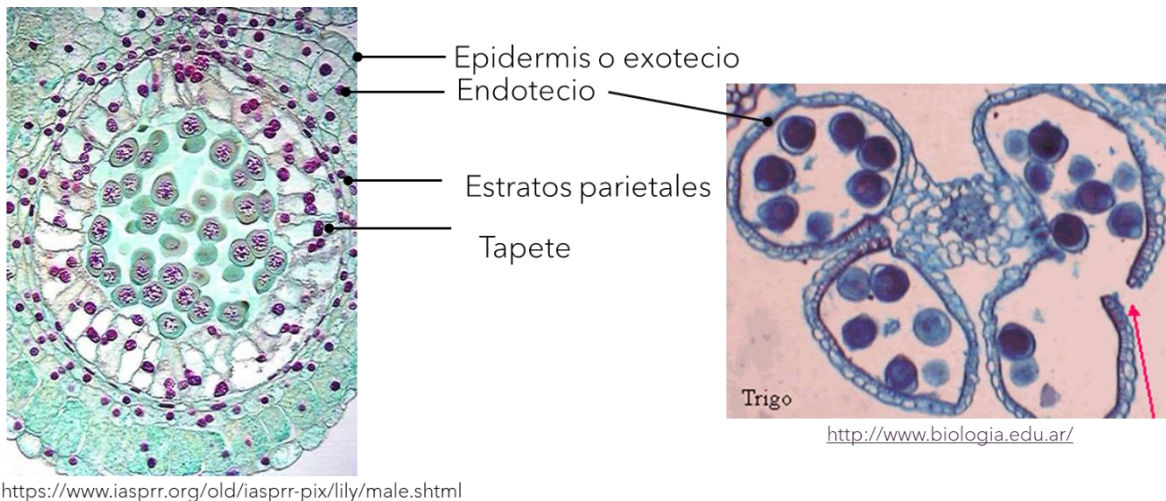


Figura 6. Comparación entre una antera joven (izquierda) y una madura (derecha)

FORMACION DEL GAMETOFITO MASCULINO

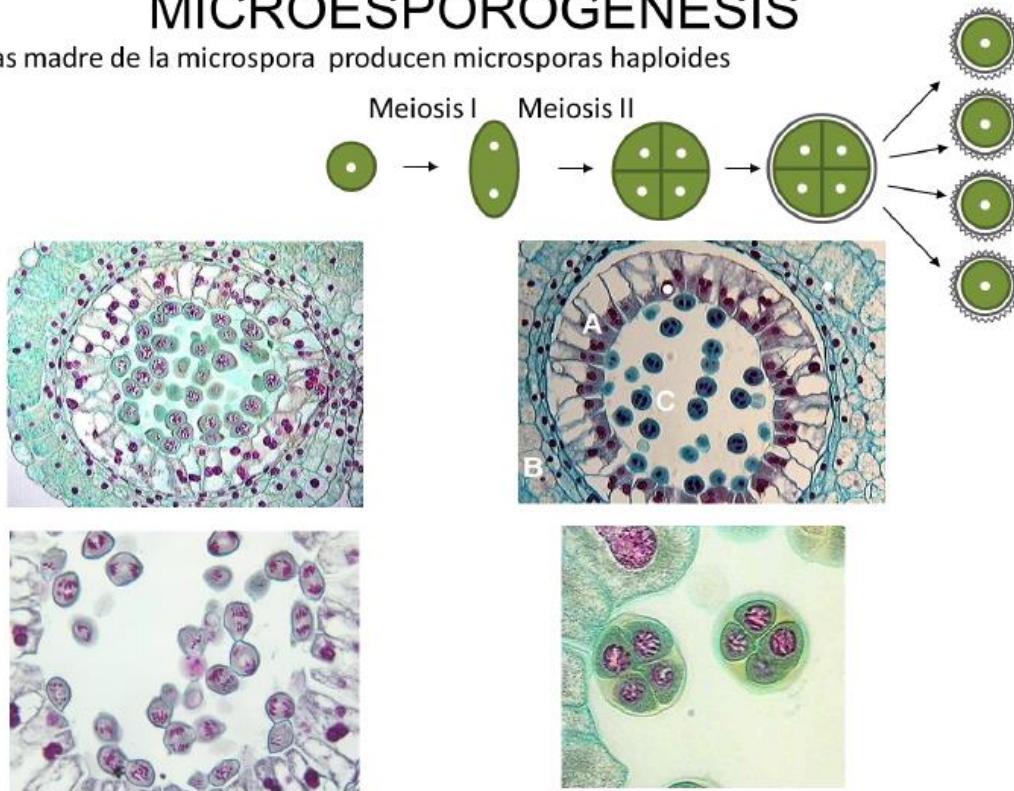
La formación del gametofito masculino o grano de polen ocurre en dos etapas sucesivas: la microsporogénesis (que origina las microporas) y microgametogénesis (que origina los microgametofitos).

MICROESPOROGÉNESIS

La **microsporogénesis** (Figura 7) comienza con la diferenciación de las células del tejido esporógeno constituyendo las células madre de las microsporas (CMM) que en un primer momento se encuentran conectadas por numerosos plasmodesmos. Luego, cada CMM queda aislada por una pared de calosa por la cual los plasmodesmos se bloquean. Cada una de estas células individuales sufren meiosis que resulta en la formación de tétradas, es decir, cuatro células haploides denominadas microsporas rodeadas por una pared de calosa. En este momento comienza la síntesis de exina (la capa más externa de la pared del grano de polen y altamente resistente a la descomposición) que proporciona rigidez a los granos de polen. Finalmente se degrada la pared de calosa y las tétradas se separan en cuatro microsporas individuales.

MICROESPOROGÉNESIS

Las células madre de la microspora producen microsporas haploides



Las fotos fueron tomadas de: <https://www.iaspr.org/old/iaspr-pix/lily/male.shtml>

Figura 7. Microesporogénesis

MICROGAMETOGÉNESIS

La segunda etapa, la **microgametogénesis**, es la formación del gametofito masculino. Durante la microgametogénesis, la microspora (haploide) se agranda por la formación de una gran vacuola asociada con la biosíntesis de la pared celular (Figura 8). Esto empuja al núcleo hacia la periferia, produciendo una microspora polarizada. Luego, la microspora sufre una división mitótica altamente asimétrica que resulta en una gran célula vegetativa y una pequeña célula generativa. Al principio, la célula generativa permanece unida a la pared celular de la microspora y está rodeada por una pared calosa. Esta capa de calosa se descompone y la célula generativa queda inmersa en la célula vegetativa, dando como resultado una estructura anatómica

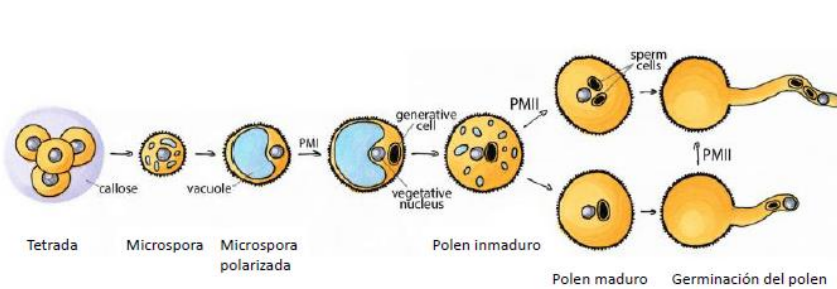


Figura 8 Microgametogénesis

Hafidh et al. (2016). Plant Reprod 29: 31-51

única: una célula dentro de otra célula. En la mayoría de las especies los polisacáridos de la pared celular de la célula generativa se hidrolizan, y por ende la célula generativa queda dentro de la célula vegetativa y separada del citoplasma vegetativo solo

por dos membranas plasmáticas con un espacio muy estrecho entre ellas. Esto facilitará su movimiento en el tubo polínico después de la polinización. La célula generativa tiene pocas mitocondrias, poco citoplasma y no tiene plastidios. El grano de polen está listo para salir de la antera ya maduro (Figura 6).

En este punto, los granos de polen consisten en una gran célula vegetativa (que desarrollará el tubo polínico) y una pequeña célula generativa (célula madre de las gametas). Queda así constituido el grano de polen binucleado. Durante la maduración, los granos de polen acumulan reservas de carbohidratos o lípidos, que se utilizarán en la germinación y el crecimiento del tubo polínico. El polen generalmente se libera por la dehiscencia (apertura) de la antera, viaja hasta el estigma, se forma el tubo polínico y la célula generativa se divide para producir las dos células espermáticas.

En algunas especies ocurre algo diferente: la célula generativa sufre la segunda mitosis mientras está dentro de la antera y en esos casos el grano de polen que sale de la antera es trinucleado. En cualquier caso, la producción de las dos células espermáticas señala el final de la microgametogénesis.

En la etapa final de la maduración del grano de polen, e inmediatamente antes de la antesis (el tiempo de maduración de los órganos masculinos y femeninos de la flor), el filamento sufre un alargamiento rápido que resulta en la interrupción de los elementos traqueales en el haz vascular. Esto resulta en el cese del suministro de agua a la antera y, por lo tanto, comienza el proceso de desecación de la antera y el polen. El secado de la antera causa la dehiscencia de la antera y la liberación del grano de polen por una hendidura longitudinal llamada estomio.

El grano de polen maduro tiene un citoplasma deshidratado, pero cuando llega a las células papilares del estigma, se rehidrata y se activa. La célula generativa generalmente no contiene plastidios, lo que explica por qué los cloroplastos a menudo se heredan por vía materna en la mayoría de las angiospermas, ya que no hay plastidios "masculinos".

FORMACION DE LA CUBIERTA DEL GRANO DE POLEN

Los granos de polen sufren cambios sucesivos en la estructura y composición de sus paredes celulares durante su desarrollo. Durante la microsporogénesis se deposita primero calosa en el interior de las paredes celulares de los microesporocitos y luego, al finalizar la meiosis, alrededor de cada microspora de la tétrada. La pared de los granos de polen maduros está formada por la **intina** y la **exina** (Figura 9). Mientras las microsporas están dentro de la tétrada y rodeada por calosa, comienza a depositarse la exina. La exina se compone en gran medida de esporopolenina, un polímero hidrofóbico complejo altamente resistente a la degradación. El tapete contribuye a la deposición de esporopolenina en la superficie externa de la exina. Tras el establecimiento de una primera capa de esporopolenina que comienza a formar la exina, se disuelve la pared de calosa. Antes del inicio de la formación de la exina, se forman aperturas a través de las cuales emergerán los tubos polínicos durante la germinación. La exina no se deposita sobre estas aperturas. Las aperturas pueden ser circulares o en forma de surco, y el número varía desde una, como ocurre generalmente en monocotiledóneas, hasta tres o más en dicotiledóneas. Finalmente, se deposita una pared celular celulósica interna, la intina. La intina es similar en composición a la pared primaria de las células vegetales típicas y es formada por el propio gametofito. De esta manera queda constituido el grano de polen maduro que está rodeados tanto por exina como por intina.

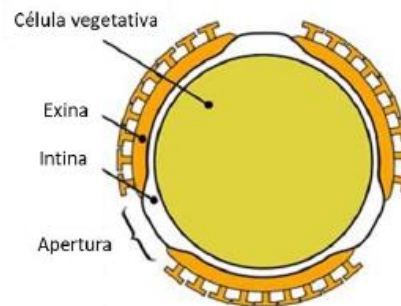


Figura 9 Cubierta del grano de polen

Mientras que la esporopolenina es un material física y químicamente resistente de la pared del grano de polen, otra sustancia denominada polenkitt, un lípido hidrofóbico, proporciona una superficie adhesiva que permite la polinización y la adherencia al estigma antes del crecimiento del tubo polínico. Existen dos tipos de material

adhesivo en las paredes del grano de polen en las angiospermas, ambos producidos por el tapete de la antera. Polenkitt es el material más común en casi todas las angiospermas polinizadas por animales. Pero en el caso de las Brassicaceae, se sustituye por trifina, una mezcla de sustancias hidrofóbicas e hidrofílicas, y es producida por el tapete plasmodial tras su degeneración

LA FORMA Y EL TAMAÑO DE LOS GRANOS DE POLEN VARÍAN MUCHO ENTRE ESPECIES.

El grano de polen puede ser esférico, elipsoidal, filiforme, etc. El tamaño de los granos de polen también varía, desde unos pocos micrómetros hasta un cuarto de milímetro. A su vez la pared del grano de polen presenta estructuras variables (Figura 10), todas estas diferencias a menudo están relacionadas con el mecanismo de polinización.

Se ha observado que las angiospermas que están bajo el agua carecen de aperturas y tienen exinas relativamente delgadas en contraste con las especies que se encuentran en la tierra. La superficie de la exina varía mucho entre diferentes taxones, pero, al mismo tiempo, el patrón es constante en un taxón específico y puede usarse con fines taxonómicos.

EL GINECEO

El gineceo está integrado por los **carpelos** (Figura 11). En las Angiospermas estos carpelos se cierran de manera que se forma una estructura que contiene a los rudimentos seminales, y se distingue: una porción distal que es la encargada de recibir al polen, el **estigma**, una porción intermedia, el **estilo**, y una zona basal ensanchada, el **ovario**. El ovario protege los rudimentos seminales contra la desecación y el ataque de los insectos. Por otro lado, impide que el polen llegue directamente a los **rudimentos seminales u óvulos**, es por ello que la extremidad de la hoja carpelar se diferencia en estigma para recibir los granos de polen.

Dentro del ovario existen espacios denominados lóculos. El número de lóculos presentes en un gineceo puede ser igual o menor que el número de carpelos. Los lóculos albergan los rudimentos seminales que luego de la fecundación se transformarán en las semillas.

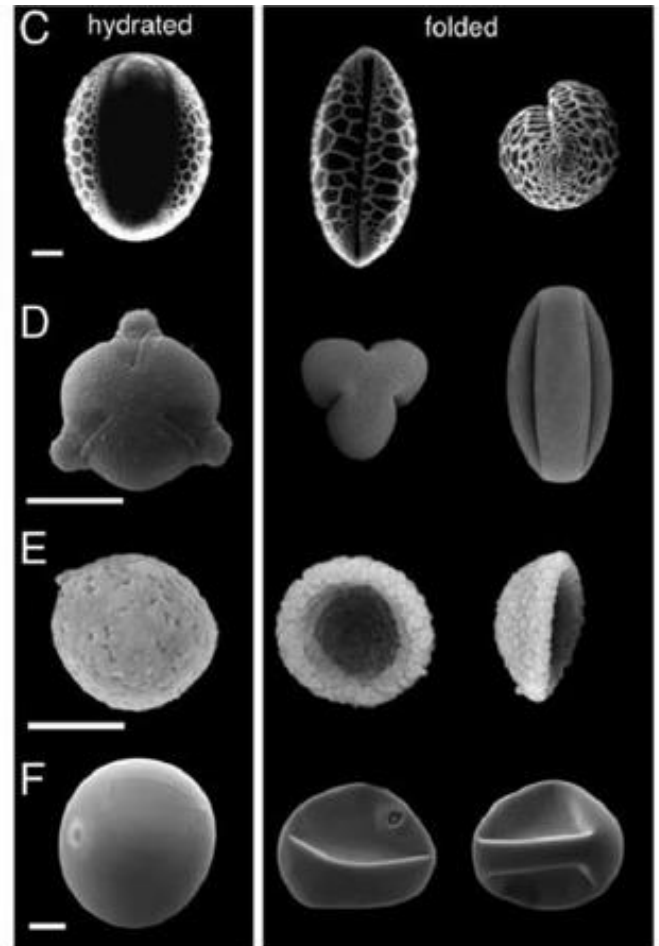


Figura 10. Imágenes MEB de granos de polen hidratados (izquierda) y deshidratados (derecha)

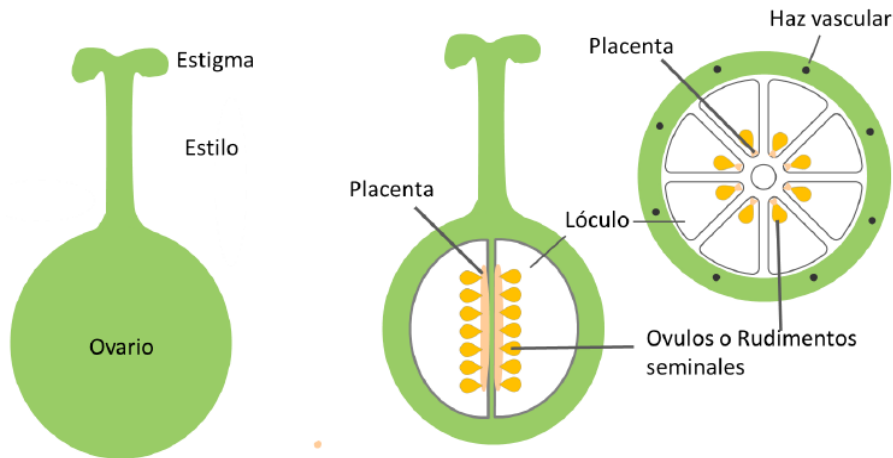


Figura 11. Partes del carpelo

ESTIGMA

Tiene forma variable: plumoso en las gramíneas; en cabezuela en *Citrus*, trilobado en *Cucurbita*, petaloide en *Canna*, etc. Tiene particularidades estructurales que permiten la germinación del polen y el desarrollo del tubo polínico que llegará hasta los óvulos. Se ha comprobado que el estigma tiene proteínas que probablemente actúan en el reconocimiento del polen adecuado y en las reacciones de incompatibilidad, en cuyo caso a veces se deposita calosa para detener la germinación del polen extraño. Histológicamente sus células epidérmicas pueden tener tricomas cortos y numerosos como en *Lilium* y *Papaver* o largos y ramificados como en las Poaceas. Pueden prolongarse formando papilas recubiertas de una cutícula que secretan sustancias viscosas que favorecen la adhesión del grano de polen

Los **estigmas húmedos** tienen secreción presente durante el período receptivo, puede ser rico en polisacáridos en lipopolisacáridos, lipofílico.

Los **estigmas secos** no tienen secreciones líquidas, sino que producen proteínas o ceras.

ESTILO

Es de longitud variable, desde menos de 0,5 mm hasta más de 30 cm. Generalmente nace en el ápice del ovario, pero puede ser lateral o nacer aparentemente en la base: estilo ginobásico. Histológicamente, está formado por una epidermis similar a la que rodea al ovario, incluyendo tejido conductor en la zona de unión y parénquima homogéneo. Cuando el estilo es macizo, presenta una o más bandas de tejido de transmisión embebidas en el tejido fundamental; el tejido de transmisión es un tejido más laxo que el parénquima que lo rodea, con material intercelular péctico, en el cual se desarrollará el tubo polínico. Si el estilo es hueco está recorrido en toda su longitud por un canal tapizado por tejido de transmisión de naturaleza glandular.

RUDIMENTOS SEMINALES

Los **óvulos o rudimentos seminales** son los sitios donde ocurren los procesos esenciales para la reproducción sexual de las plantas: la formación del megagametófito o saco embrionario, la fecundación, la embriogénesis y la formación de la semilla. En general se inician como pequeñas protuberancias en forma de dedo de regiones meristemáticas de la superficie interna de los carpelos denominadas **placentas**. En este momento se reconocen fácilmente tres zonas de diferenciación: la zona distal es la nucela, que da lugar al saco embrionario, la región central se conoce como la chalaza y es el lugar donde se origina el tegumento interno y externo y la zona proximal se convierte en el funículo, soporte del rudimento (Figura 12). Los tegumentos interno y externo

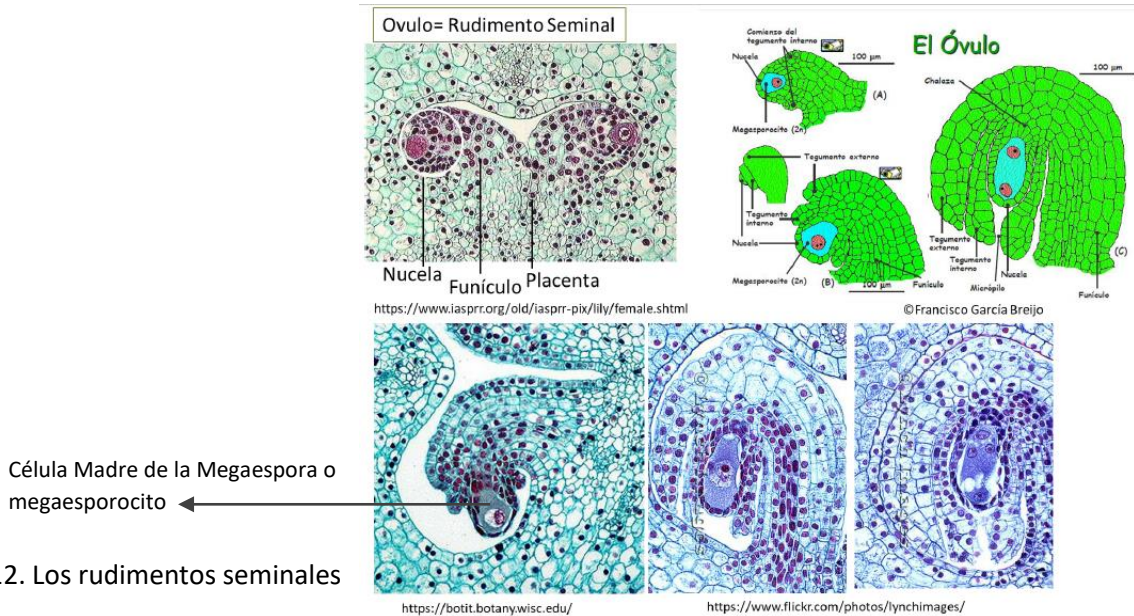


Figura 12. Los rudimentos seminales

que surgen de la chalaza crecen rodeando a la nucela dejando una pequeña apertura denominada **micropila**. El funículo proporciona un conducto para nutrientes al óvulo y al embrión en desarrollo y determina en parte la posición de la micropila. La nucela proporciona la célula inicial para la diferenciación de un megasporocito o célula madre de la megaspora. El rudimento seminal queda finalmente constituido por: **nucela, tegumentos, chalaza y funículo**. De acuerdo con la posición relativa de la micropila, chalaza y funículo se distinguen diferentes rudimentos seminales. Una minoría de especies mantiene sus óvulos en una posición **ortótropa** (vertical), es decir el funículo, la chalaza y la micropila se disponen sobre una misma recta. En otras especies, la nucela se curva durante el desarrollo de manera que la chalaza y la micropila quedan cercanas (**campilotropos**) o, como se encuentra en la mayoría de las plantas, los óvulos se vuelven completamente invertidos durante el crecimiento (**anátropos**). En este último caso, el funículo se alarga, se suelda sobre un lado de la nucela constituyendo el rafe, y la chalaza queda en posición opuesta a la micropila.

FORMACIÓN DEL GAMETOFITO FEMENINO

El desarrollo del Megagametofito se puede subdividir en dos etapas: megasporogenesis y megagametogenesis.

MEGASPOROGENESIS

La **megasporogénesis**, comienza con la diferenciación del megasporocito que se distingue claramente debido a su gran tamaño, y núcleo prominente (Figura 12). El **megasporocito** o **célula madre de la megaspora** sufre meiosis y da lugar a cuatro núcleos haploides (Figura 13). En la mayoría de las especies de angiospermas, luego de la meiosis se forman las placas celulares, dando como resultado cuatro megasporas. Posteriormente, tres megasporas, generalmente las más cercanas a la micropila, mueren y queda una sola megaspora funcional.

MEGAESPOROGÉNESIS

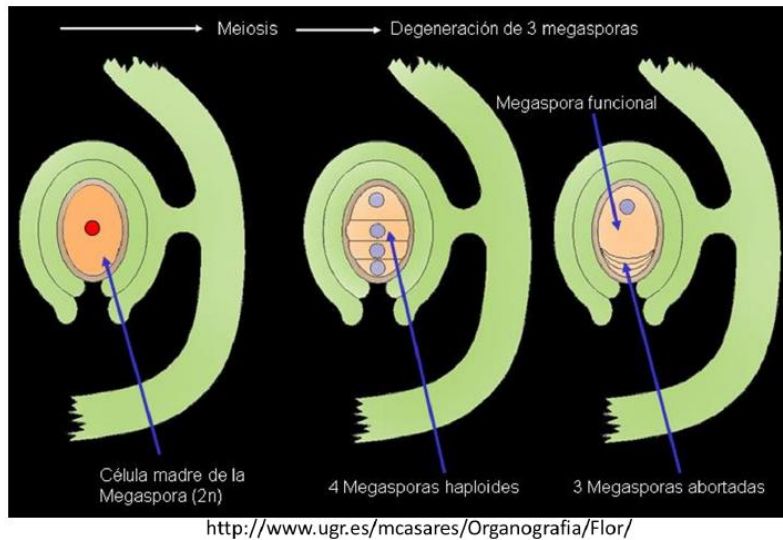
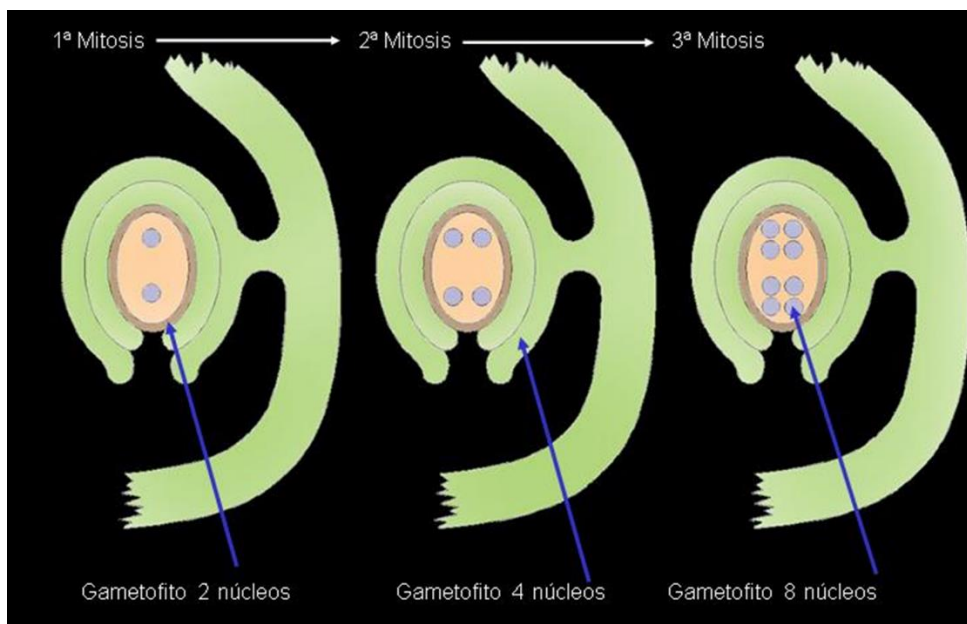


Figura 13. Megaesporogénesis

MEGAGAMETOGENESIS

Durante la **megagametogénesis**, la megaspora funcional da lugar al gametofito femenino maduro. Inicialmente, la megaspora sufre dos mitosis, produciendo una célula con cuatro núcleos: dos núcleos en cada polo (Figura 14). Luego ocurre una tercera mitosis, se forman los fragmoplastos y placas celulares y poco después, las células quedan completamente rodeadas por las paredes celulares. Durante la celularización, dos núcleos, uno de cada polo, migran hacia el centro del gametofito femenino en desarrollo y se fusionan en una célula central.



<http://www.ugr.es/mcasares/Organografia/Flor/>

Figura 14. Megagametogénesis

EL gametofito femenino

Estos eventos resultan en una estructura con siete células que consta de tres células en el extremo chalazal, denominadas antípodas, una célula central, dos células sinérgicas y una oosfera (estas tres en el extremo micropilar) (Figura 15). La oosfera luego de la fecundación dará origen al embrión, las sinérgidas, son importantes en el direccionamiento del tubo polínico y la célula central originará el endosperma. La función de las antípodas es desconocida. Todo el saco embrionario está encerrado dentro de tejidos esporofíticos diploides llamados tegumentos, que constituirán la cubierta de la semilla madura.

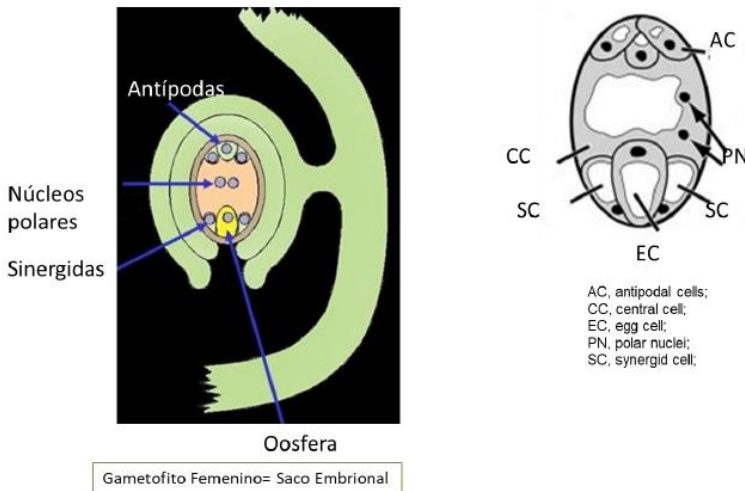


Figura 15. Gametófito femenino

<http://www.ugr.es/mcasares/Organografia/Flor/>

DISPERSIÓN Y GERMINACIÓN DEL GRANO DE POLEN

La dispersión del polen puede realizarse a través del viento, los animales o, en algunos casos, del agua. La superficie del grano de polen está relacionada con su dispersión. En las plantas entomófilas (polinizadas por insectos), los granos de polen están cubiertos con materiales pegajosos y coloreados, pollenkitt o trifina, que facilitan la atracción de insectos y la adhesión y posterior transferencia de polen. En plantas anemófilas (polinizadas por el viento), el grosor, la estructura de la superficie y la adherencia generalmente se reducen para mejorar la flotabilidad del polen en el aire.

Después de que el grano de polen alcanza el estigma, germina y, si es compatible con el estigma, forma el tubo polínico capaz de crecer hasta el ovario de la flor (Figura 16). La superficie del estigma posee las condiciones óptimas para que los granos de polen compatibles germinen. Tanto el estigma como la cubierta del grano de polen están involucrados en el proceso de reconocimiento que permite que el grano de polen germine y produzca el tubo polínico.

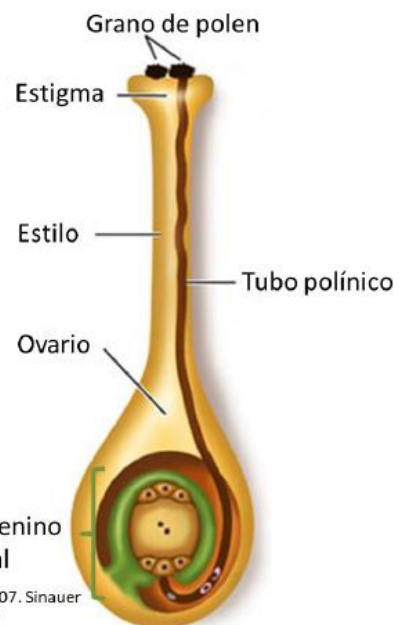
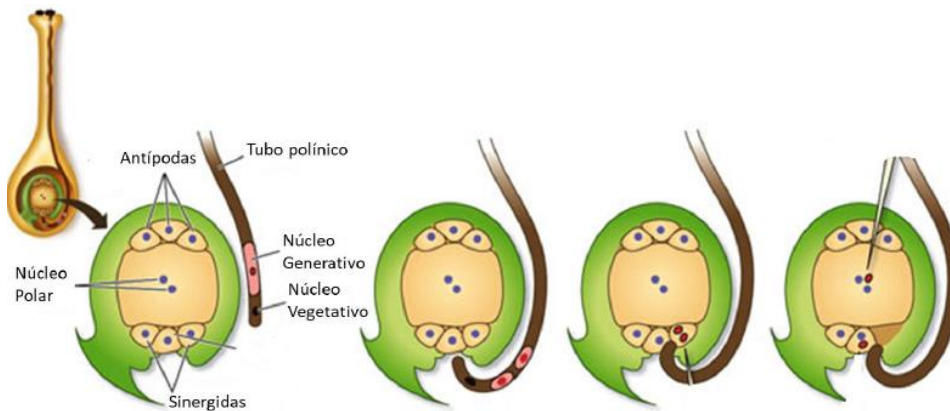


Figura 16. Germinación del grano de polen y desarrollo del tubo polínico

The science of Biology, 8 Ed © 2007. Sinauer ciates, Inc and WH Freeman & Co

FECUNDACIÓN EN ANGIOSPERMAS

La interacción entre el polen y el gineceo de la flor comienza con la adhesión de los granos de polen a la superficie estigmática (Figuras 17). Esto se ve facilitado por la naturaleza pegajosa de la superficie del polen y un exudado en la superficie del estigma. La adhesión es seguida por la absorción de agua a través de las aberturas de la exina, la movilización de las reservas y la activación del metabolismo en la célula vegetativa, incluida la liberación de proteínas de la pared de polen. Estas proteínas participan en el reconocimiento especie-específico entre el polen y el estigma. Cuando existe compatibilidad el grano de polen germina a través de una de las aperturas y los tubos polínicos atraviesan el estigma. La pared del tubo polínico en crecimiento (es decir, la pared de la célula vegetativa) es celulósica y es continua con la intina del grano de polen. El núcleo de la célula vegetativa y luego las células espermáticas, en plantas con granos de polen tricelulares, son trasladados al tubo polínico en crecimiento por el citoesqueleto. En plantas con granos bicelulares, la segunda división de la célula generativa ocurre en el tubo polínico. El tubo polínico crece a través del estilo guiado por las células sinérgidas hacia la micrópila del rudimento seminal. Estudios recientes sugieren que la oosfera y la célula media también participan en este direccionamiento. Las células sinérgidas tienen crecimientos característicos en la pared celular denominado aparato filiforme (estructura formada por un engrosamiento en la pared en forma de dedos que se proyectan hacia el citoplasma de las células sinérgidas), que se encuentran en el sitio de entrada del tubo polínico. Una de las dos sinérgidas luego de recibir el contenido del tubo polínico degenera y coloca a los gametos masculinos próximos a la oósfera y a la célula media. Una célula espermática se fusiona con la membrana plasmática de la oosfera para formar el cigoto diploide. El cigoto por sucesivas divisiones mitóticas origina finalmente al embrión. La otra célula espermática se fusiona con la célula central para producir la célula madre del endosperma triploide, ésta por sucesivas divisiones origina el endosperma.



Life: The science of Biology, 8 Ed © 2007. Sinauer Associates, Inc and WH Freeman & Co

Figura 17. Fecundación en Angiospermas

En la fecundación de Angiospermas, por lo tanto, intervienen los dos gametos masculinos que fecundan a dos células femeninas, resultando por un lado el embrión, que constituye el esporofito joven ($2n$) y por otro el endosperma ($3n$). Por tal motivo estas plantas poseen **fecundación doble**.

El endosperma es un tejido extraembrionario que es esencial para el desarrollo del embrión y que cumple una función nutritiva para el embrión/plántula en las semillas endospermadas.

El endosperma en desarrollo experimenta un período inicial de divisiones nucleares sin citocinesis, produciendo un sincitio de dominios nuclear-citoplasmáticos. La celularización del endosperma ocurre más tarde en el desarrollo. En muchas plantas, como por ej. en *Phaseolus vulgaris* (poroto común), el endosperma puede ser absorbido en gran parte o completamente por el embrión en desarrollo. Alternativamente, el endosperma persiste en la semilla como un sitio de almacenamiento y sirve como fuente de nutrientes para el desarrollo de las plántulas como ocurre en los cereales.

EMBRIOGÉNESIS

La embriogénesis es el desarrollo del cigoto que da lugar al embrión maduro constituido por el/los cotiledones, el meristema apical caulinar, hipocótilo, raíz, meristema apical radical y tres sistemas de tejido embrionario (protodermis, meristema fundamental y procambium).

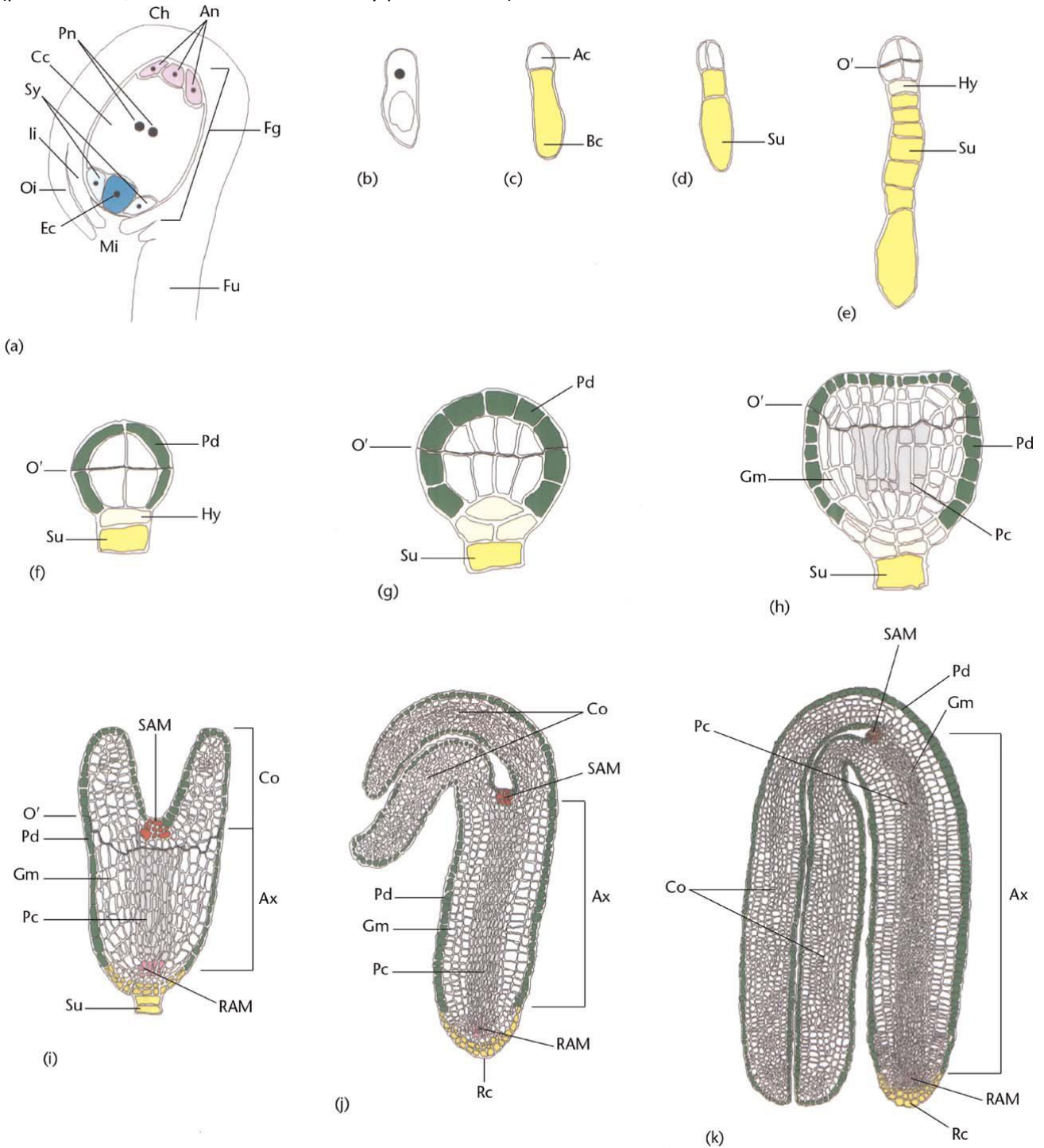


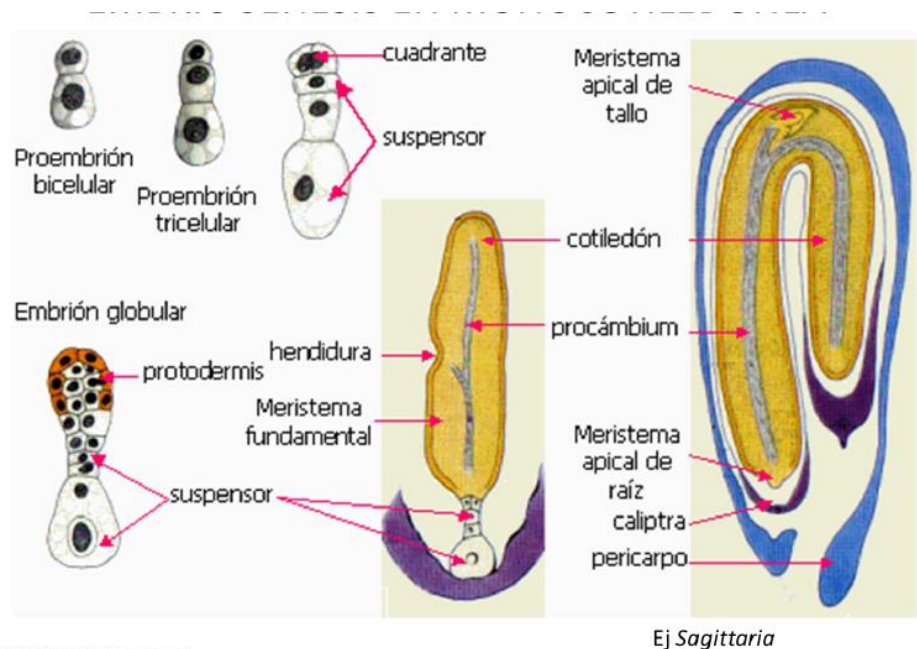
Figura 18. Rudimento seminal y estadios del desarrollo embrionario en *Capsella bursa-pastoris*. (a) Ovulo, (b) cigoto, (c) embrión bicelular, (d) embrión 2-4 células, (e) embrión octante, (f) embrión de 16-celulas, (g) estadio globular, (h) embrión cordiforme, (i) estadio torpedino, (k) embrión maduro. Ac, célula apical; An, antipodas; Ax, eje; Bc, célula basal; Cc, célula central; Ch, región chalazal; Co, cotiledones; Ec, oosfera; Fg, gametofito femenino; Fu, funículo; Gm, meristema fundamental; Hy, hipofisis; li, tegumento interno; Mi, micropila; O', O' line; Oi, tegumento externo; Pc, procambium; Pd, protodermis; Pn, núcleo polar; RAM, meristema apical radical; Rc, caliptra; SAM, meristema apical caulinar; Su, suspensor y Sy, sinergidas.

Luego de la fecundación el cigoto sufre una primera división que puede ser transversal, longitudinal u oblicua. En *Capsella bursa-pastoris* y *Arabidopsis thaliana*, esta división es transversal y asimétrica originando dos células: la basal y la apical. La célula apical experimenta inicialmente dos divisiones longitudinales para

producir el embrión de cuatro células. Las siguientes divisiones del embrión en etapa octante ocurren paralelas a la superficie del embrión y forman la protodermis, el precursor de la epidermis que es el primer tejido embrionario detectable morfológicamente. Este conjunto de células constituye la primera etapa de la embriogénesis denominada etapa globular. Por otro lado, la célula basal sufre una serie de divisiones transversales para producir la hipófisis y el suspensor. La hipófisis es la derivada superior de la célula basal que, en muchas plantas, sirve como precursor del centro quiescente (CQ) del meristema apical radical (MAR) y las células centrales de la raíz. Por lo tanto, el MAR deriva de las células apicales y basales. Se cree que el suspensor participa en el transporte de nutrientes y factores de crecimiento al embrión en desarrollo. El suspensor generalmente se degenera en las últimas etapas del desarrollo embrionario. En las eudicotiledóneas (Figura 18), la aparición de los primeros órganos distinguibles, los dos cotiledones, genera un embrión triangular. Este cambio dramático en la morfología del embrión a menudo se describe como un cambio de simetría radial a bilateral. Junto a la aparición de los cotiledones, se establece el meristema fundamental y el procambium en una posición más interna. La formación de los cotiledones lleva al establecimiento del segundo sistema principal de órganos embrionarios, el eje hipocótilo. Las divisiones celulares dan como resultado la formación de un embrión en etapa cordiforme. En la etapa torpedo, la mayoría de las divisiones celulares y eventos asociados con la formación de órganos y tejidos embrionarios están completos, y el desarrollo se detiene. En el embrión maduro, los procesos celulares que ocurren están asociados con la preparación del embrión y la semilla para la germinación. Se acumulan sustancias de reserva, proteínas, lípidos y carbohidratos de almacenamiento en organelas dentro del embrión o endosperma. Estas reservas se utilizan principalmente después de la germinación como fuente de nutrientes para el crecimiento hasta que la plántula se vuelve fotosintéticamente activa.

El meristema apical radical se forma hacia el suspensor, quedando determinado así el eje raíz-hipocótilo, comprendido entre dicho meristema y el o los cotiledones

En términos conceptuales, la embriogénesis en las plantas representa una serie de eventos de división en los que se forman los órganos y tejidos. El eje hipocótilo-raíz constituye el eje principal apical-basal del cuerpo de la planta. Durante la embriogénesis, el plan corporal de la planta se elabora a lo largo de este eje, produciendo MAC, los cotiledones, el hipocótilo, la raíz y MAR. La formación de los tejidos resulta de divisiones que ocurren radialmente desde este eje.



<http://www.biologia.edu.ar/>

Clase Teórica N° 10 y 11 Doc. María Laura Martínez

Figura 19. Embriogénesis en monocotiledóneas

El desarrollo embrionario en Monocotiledóneas (Figura 19) es similar a Eudicotiledóneas hasta el estadio globular; a partir de este estadio en Monocotiledóneas adopta una figura cilíndrica, dado que se forma un solo cotiledón y el meristema apical caulinar es lateral al mismo.

BIBLIOGRAFÍA

Crang R, Lyons-Sobaski S, Wise R (2019) *Plant Anatomy. A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants*. Springer Nature Switzerland.

Hafidh S, Fila J, Honys D (2016). Male gametophyte development and function in angiosperms: a general concept. *Plant Reprod* 29: 31-51

Harada J, Belmonte M and Kwong R (2010). Plant Embryogenesis (Zygotic and Somatic). In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester

Russell SD, Jones DS (2015). The male germline of angiosperms: repertoire of an inconspicuous but important cell lineage. *Front Plant Sci* 6:173

Skinner D, Hill T, Gasser C (2004). Regulation of Ovule Development. *The Plant Cell*, Vol. 16, S32–S45

Sundaresan V, Alandete-Saez M (2010) Pattern formation in miniature: the female gametophyte of flowering plants *Development* 137: 179–189

Yadegaria R and Drewsb G (2004). Female Gametophyte Development. *The Plant Cell*, Vol. 16, S133–S141.