

EL OVULO Y EL GINECEO EN LORANTHACEAE

POR ALFREDO E. COCUCCI¹ y MARGARIDA VENTURELLI²

SUMMARY

Based in the comparative morphology of the loranthacean gynoecium 2 evolutionary tendencies are recognized: one, has the nucellar axis with their chalazal end pointing to the superior part of the ovary, the other, has an opposite arrangement of the nucellar axis.

The gynoecium peculiarities are correlated with some other features of the embryos and the chromosome complements in order to ameliorate the classification of the family; the result being 5 tribes, 2 of which (Tapinostemeae and Lysianeae) are new.

INTRODUCCION

En la familia Loranthaceae, el gineceo y el óvulo han sufrido profundas modificaciones, durante el curso de la evolución; ellas consisten, principalmente, en fusiones y simplificaciones que confieren, a dichas estructuras de la flor, características muy especiales dentro de las Angiospermas, lo cual ha contribuido, en buena medida, a dificultar su interpretación.

Las peculiaridades antes anotadas despertaron el interés de los embriólogos, principalmente en la escuela de Maheshwari y Johri en la India, quienes realizaron muchos trabajos que han aportado un buen número de datos valiosos. Toda la información recogida junto con la experiencia propia, se ha conjugado en este trabajo en que presentamos una interpretación de las interacciones entre los óvulos y el gineceo que, a nuestro juicio, resulta coherente desde el punto de vista filogenético.

¹ Miembro de la Carrera del Investigador CONICET, Universidad Nacional de Córdoba. Laboratorio de Embriología Vegetal. Casilla de Correo 495. 5000 Córdoba. Argentina.

² Dep. de Botánica. Inst. de Biociencias. Universidad de São Paulo, C. P. 11461-05421 São Paulo, Brasil.

CONCEPTOS GENERALES Y NOMENCLATURA

Para facilitar la comprensión de los argumentos que se discutirán más adelante se ha creído conveniente poner en claro algunos conceptos y establecer definiciones precisas sobre ciertos términos. Para ello se toma como ejemplo el gineceo de una especie de *Tripodanthus* que, comparativamente, se considera como poco modificado puesto que allí los óvulos pueden reconocerse como estructuras independientes.

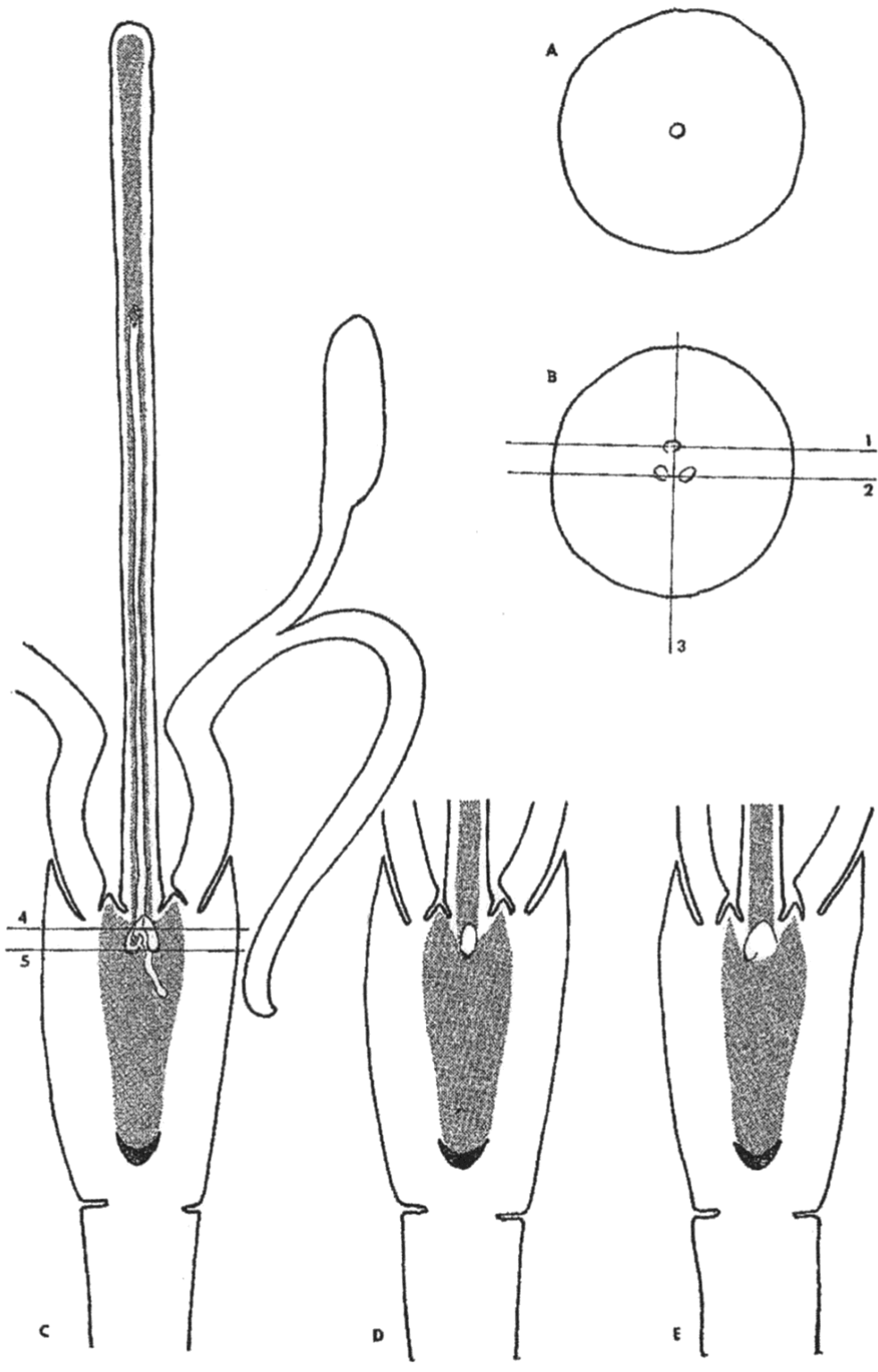
En la Fig. 1 las imágenes C, D y E representan cortes longitudinales que corresponden a planos con diferente orientación según se indica respectivamente con los números 2, 1 y 3 en el corte transversal B de la misma figura. En estos dibujos las áreas sombreadas corresponden a un tejido amilífero a través del cual puede crecer el saco embrionario.

El ovario de *Tripodanthus* es trilocular (Fig. 1 B) y lleva un óvulo atégmico por lóculo, el que ocupa prácticamente toda la cavidad sin dejar espacio libre. Los 3 lóculos se hallan conectados entre sí mediante un cómpito abierto. Dicho cómpito está formado por su espacio prácticamente virtual que se extiende por sobre la superficie de una proyección cónica llamada mamelón. El mamelón, constituye el límite inferior del cómpito, mientras que la base del estilo forma su límite superior.

En la literatura sobre el tema (Johri et al. 1965, 1969), el mamelón ha sido interpretado como placenta. Sin embargo, un ovario trilocular con placentación axilar debe tener por lo menos 3 regiones placentarias, de manera que el mamelón no puede interpretarse en su totalidad como una placenta única. En efecto el mamelón posee conexión con 3 pequeñas áreas placentarias en su base; empero, ellas quedan excluidas del tejido que forma la proyección cónica a la cual contribuyen los 3 carpelos que forman el gineceo.

En nuestro concepto el término mamelón debe aplicarse, únicamente, en relación al cómpito, excluyendo por completo las placentas. En este sentido el mamelón puede alcanzar gran desarrollo y diferenciar tejido amilífero (Fig. 3 Elytrantheae).

Fig. 1. - Flor perfecta de *Tripodanthus*. A y B: cortes transversales a través de los planos 4 y 5 de e respectivamente; C, D y E: cortes longitudinales a través de los planos 2,1 y 3 de B respectivamente. Area sombreada: tejido amilífero.



Se entiende por placenta el tejido carpelar del cual surgen los óvulos. Dicho tejido se halla siempre presente toda vez que se diferencian óvulos, o por lo menos el arquesporio, cuando han ocurrido procesos de reducción o fusión que hacen perder los límites de la nucela. La placenta se ubica en la base del funículo, en el caso de existir óvulos diferenciados; o bien inmediatamente por debajo del arquesporio en los casos donde no es posible discernidos.

El eje nucelar se determina uniendo los 2 puntos correspondientes a la zona de contacto del arquesporio con la epidermis nucelar, por un lado, y el que corresponde a la zona calazal por otro, de manera que la orientación de dicho eje coincide con el eje longitudinal de las células madres de las arquésporas (Fig. 2).

La prolongación de los ejes nucleares hacia el centro del ovario determinan un punto de concurrencia que resulta el vértice de los ángulos α y β (Fig. 2).

Para ilustrar la discusión que sigue se han elegido los cortes longitudinales que corresponden al plano 2, puesto que en esta vista es donde se aprecia mejor la comunicación de los lóculos por medio del cómpito al tiempo que muestra la posición de 2 de los óvulos.

DISCUSIÓN SOBRE LOS TIPOS DE GINECEO

El diagrama de la Fig. 3 ilustra las diferentes estructuras ováricas halladas en varios géneros que han sido elegidos como representantes de cada tipo morfológico. Los mismos se han ordenado según las diferentes tendencias que operan en el curso de la evolución. Tienen allí un papel preponderante el cambio de posición, y eventual fusión de los óvulos junto con la especialización de ciertos tejidos.

Se considera como el tipo más primitivo el que exhibe *Tripodanthus* donde los óvulos pueden reconocerse como entidades independientes, completamente separados de la pared ovárica; aunque desprovistos de tegumentos, poseen una nucela bien desarrollada.

Un análisis general de la Fig. 3 permite reconocer 2 líneas divergentes respecto de la orientación de los óvulos. En efecto, teniendo en cuenta el carácter subepidérmico del arquesporio y la orientación particular de sus células, es posible determinar el eje longitudinal de la nucela y la posición de la placenta aún en los casos de fusión de los óvulos con la pared ovárica o de éstos entre sí. Trazando dichos ejes, en los esquemas de la Fig. 3, se advierten esas 2 líneas divergentes que parten del tipo correspondiente a *Tripodanthus*. Allí los ejes nucleares convergen en su porción calazal formando un ángulo de β aproximadamente 90° .

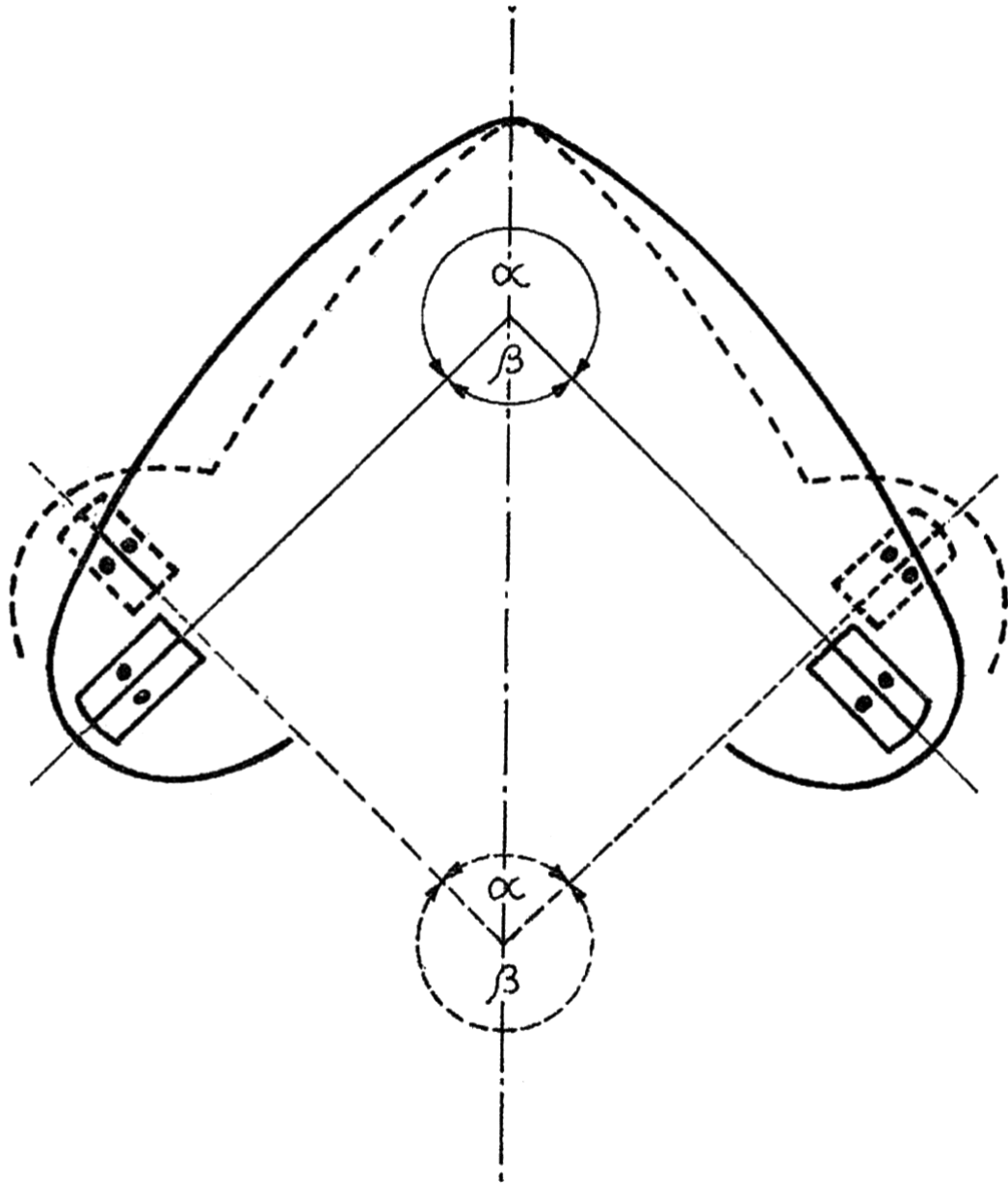


Fig. 2. - Diagrama idealizado de un corte longitudinal por gineceos de *Tripodanthus* (línea llena) y *Tapinostema* (línea interrumpida). Los ejes nucleares convergen formando los ángulos α y β .

Variando la posición de los ejes nucelares obtenemos las 2 líneas fundamentales: en una, los extremos calazales de los ejes apuntan a la parte superior del ovario (*Nuytsia*, *Peraxilla*, *Lepeostegeres* y *Lysiana*); mientras que en la otra, la posición se invierte de manera que la porción calazal de los ejes nucelares apuntan hacia la base del ovario (*Tapinostema*, *Helicanthes*, *Amyema* y *Moquiniella*).

Acompañando al desplazamiento de los ejes nucelares, en ambas líneas evolutivas, ocurren: 1) fusión de parte de los óvulos con tejidos carpelares y 2) modificación de la función del mamelón o desaparición del mismo; en este último caso, se produce fusión de óvulos provenientes de carpelos distintos (Fig. 3 Lorantheae). En la primera línea o tendencia evolutiva el resultado de la interacción entre el cambio de posición y los fenómenos acompañantes lleva a la fusión de la cara interna de la nucela con los tejidos carpelares de la región central del ovario, al mismo tiempo que el mamelón se agranda y especializa desarrollando un tejido amilífero, capaz de alojar el saco embrionario. Tal es el caso de *Peraxilla* y *Leptostegeres*, el que también corresponde a los géneros *Amylotheca*, *Atkinsonia*, *Elytranthe* y *Macrosolen* (Prakash 1961, Maheshwarí et al, 1952). Esta línea culmina con el tipo representado por *Lysiana* donde el grado de fusión es tal que no es posible distinguir ni los óvulos ni el mamelón como unidades independientes, este último alcanza gran altura en el canal estilar y, al mismo tiempo, se fusiona con su pared, con lo cual el cómpito deja de ser abierto. En todos estos casos se mantiene siempre la condición multiflocular del ovario.

En la segunda tendencia evolutiva, el punto crucial se ubica en el tipo representado por *Tapinostema*; donde el extremo calazal de los ejes nucelares ha cambiado a una posición inferior, respecto del ovario, formando un ángulo de casi 90° sin experimentar mayores modificaciones en el mamelón salvo reducción en su tamaño. Pero, eso sí, se ha perdido el carácter trilocular del ovario pasando a convertirse en unilocular. El paso siguiente dentro de esta tendencia evolutiva consiste en la reducción progresiva del mamelón hasta su desaparición total; lo cual trae consigo, el acercamiento y fusión de los óvulos originados en distintos carpelos, en un solo cuerpo de forma cónica. Dicho cuerpo hace recordar al mamelón por su morfología externa, pero de ninguna manera es homólogo a éste; razón por la cual, a fin de evitar confusiones, lo mejor será llamarlo “óvulo colectivo”. Este tipo está representado por *Helicanthes*, *Amyema*, *Dendrophloe* (pro parte), *Scurrula* (pro parte), *Tolypanthus* y *Strutanthus* (Johri et al. 1957; Dixit 1958 a y b, y 1961; Narayana 1956; Singh 1952; Agrawal 1954; Venturelli 1981). Otro paso en este curso de eventos consiste en el progresivo hundimiento del óvulo colectivo hasta quedar completamente embutido en el tejido ovárico. Tal estructura es característica de *Moquiniella*, *Baratranthus*, *Dendrophloe* (p.p.), *Helixanthera*, *Scurrula* (p.p.), *Tapinanthus* y *Taxillus* (Maheshwari et al. 1950; Johri et al, 1969; Prakash 1963; Singh 1952; Narayana 1956).

Estas estructuras ováricas están correlacionadas, en cierta forma, con peculiaridades de los embriones (fusión de los cotiledones) y otras de sus complementos cromosómicos (Barlow and Wiens 1971). En efecto, la línea que se dirige desde *Peraxilla* a *Lysiana* exhibe embriones con cotiledones libres y complemento cromosómico $X = 12$. Mientras que la línea que va desde *Tapinostema* a *Moquiniella* posee embriones con cotiledones fusionados (algunas especies de *Strutanthus* poseen cotiledones libres) y sus complementos cromosómicos corresponden a $X = 8, 9$ ó 10 . En el punto de divergencia de estas 2 tendencias evolutivas, se hallan *Tripodanthus* y *Nuytsia*, que presentan los 2 tipos de embriones, en cuanto a la fusión de cotiledones, y sus complementos cromosómicos son de $X = 8, 9, 10$ ó 12 (Narayana 1958b).

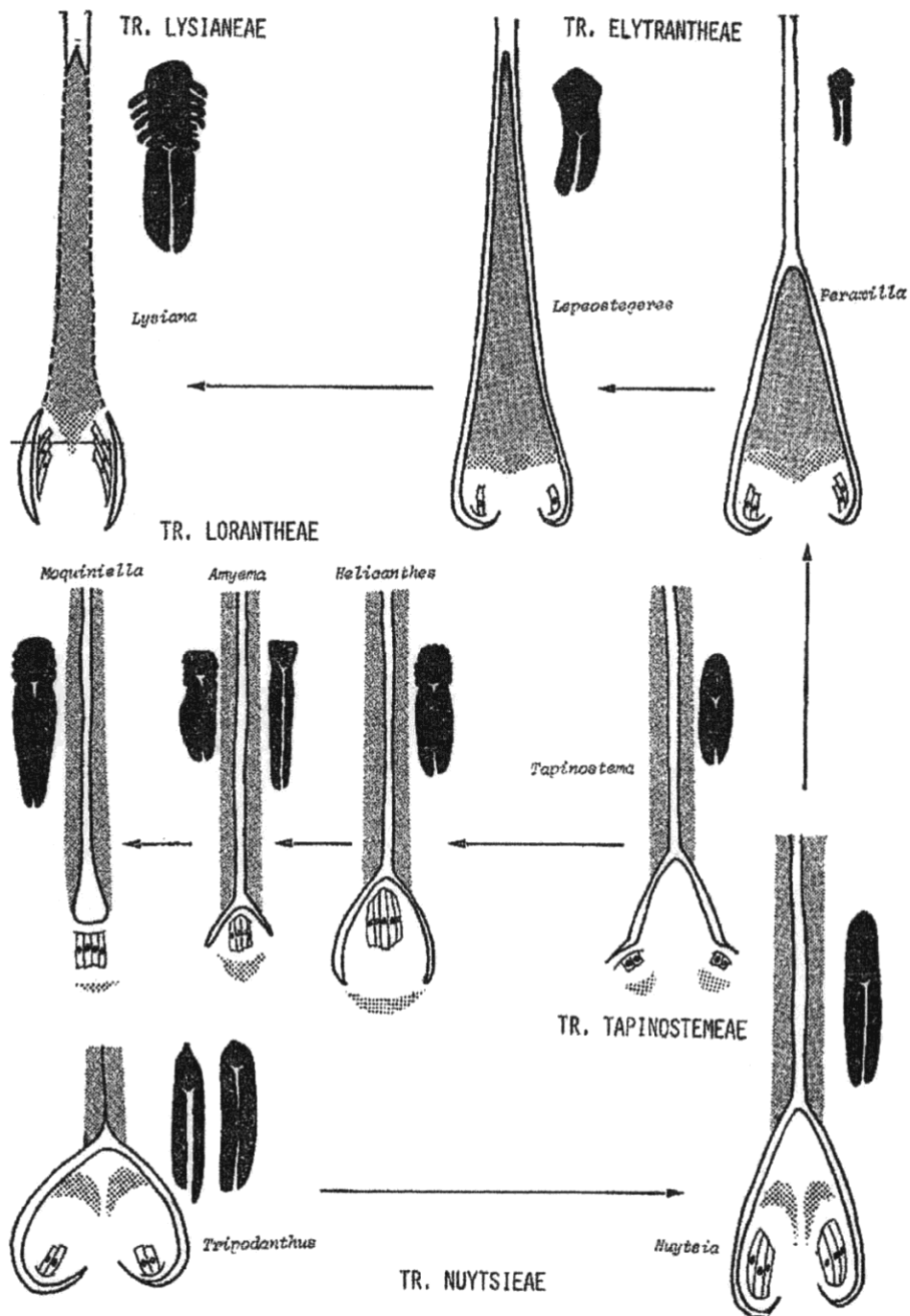


Fig. 3. - Diagrama ilustrando las tendencias evolutivas en la familia Loranthaceae (Loranthoideae) basado en la organización del gineceo y especialización del embrión. Negro pleno: cortes longitudinales de embriones; áreas sombreadas: tejido amilífero; punteado grueso: indica el área de la placenta.

CLASIFICACION DE LORANTHACEAE

Todas las características antes descritas se han empleado para mejorar la clasificación de Loranthaceae proponiéndose al efecto distinguir las 5 tribus siguientes, mediante la clave inserta a continuación:

1. Gineceo multilocular, región placentaria en posición superior.
 2. Ovulos diferenciados, mamelón libre.
 3. Mamelón sin tejido amilífero. Estilo con tejido amilífero apto para el desarrollo del megagametófito 1. Tribu **NUYTSIEAE**
 - 3'. Mamelón con tejido amilífero apto para el desarrollo del megagametófito. Estilo sin tejido amilífero 2. Tribu **ELYTRANTHEAE**
 - 2'. Ovulos no diferenciados. Mamelón con tejido amilífero apto para el desarrollo del megagametófito, solidado con los tejidos del canal estilar 3. Tribu **LYSIANEAE**
- 1'. Gineceo unilocular, región placentaria inferior. Estilo con tejido amilífero apto para el desarrollo del megagametófito.
 4. Mamelón presente. Ovulas embutidos pero no fusionados entre sí. 4. Tribu **TAPINOSTEMEAE**
 - 4'. Mamelón ausente. Ovulos fusionados entre sí constituyendo un óvulo colectivo, a veces formando una prominencia cónica o bien totalmente embutidos. 5. Tribu **LORANTHEAE**

Este sistema de clasificación considera 3 de las tribus conocidas, aunque se han cambiado ligeramente sus límites, y se proponen 2 nuevas cuya diagnosis se acompaña.

Trib. **Lysianeae** nov. trib.

Gynoeceum multilocularis, placentae superae, mamilla stylo connato. Genus typicum:
Lysiana.

Trib. **Tapinostemeae** nov. trib.

Gynoeceum unilocularis, placentae inferae, mamilla stylo libero. Genus typicum:
Tapinostema.

CONCLUSIONES

Basado en el análisis comparado de los gineceos de Loranthaceae se distinguen 2 líneas evolutivas que se caracterizan: una, por mantener el eje nucellar con el polo calazal apuntando hacia la parte superior del ovario; otra, por variar dicho polo a una posición inversa. Estos procesos están acompañados por reducciones, fusiones y especializaciones que se hallan relacionadas con otros caracteres propios de los respectivos embriones y cariótipos; todos ellos se han empleado para mejorar el sistema taxonómico de la familia, reconociendo

así 5 tribus, 2 de las cuales son nuevas (Lysianeae y Tapinostemeae).

BIBLIOGRAFIA

- AGRAWAL, J. S. 1954. Female gametophyte, endosperm, and embryo of *Scurrula* Linn. *Indian Science Congress, 41st. Proceedings* 3: 137.
- BARLOW, B. A., AND D. WIENS. 1971. The cytogeography of the loranthaceous mistletoes. *Taxon* 20: 291-312.
- DIXIT, S. N. 1958. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. IV. *Amyema* Van-Tiegh. *Phytomorphology* 8: 346-364.
- DIXIT, S. N. 1958. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. V. *Lepeostegeres gemmiflorus* (Bl.) Bl. *Phytomorphology* 8: 365-376.
- DIXIT, S. N. 1961. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae VIII. *Tolypanthus* Bl. *Phytomorphology* 11 (4): 335-345.
- JOHRI, B. M., J. S. AGRAWAL, AND S. GARG. 1957. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. I. *Helicanthes elastica* (Desr.) Dans. *Phytomorphology* 7(3-4): 336-354.
- JOHRI, B. M., AND S. PRAKASH. 1965. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. XI. *Tapinostemma acaciae* (Zucc.) Van Tiegh. *Phytomorphology* 15(2): 150-158
- JOHRI, B. M., AND B. RAJ. 1969. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. XII. *Moquiniella rubra* (Spreng. f.) Balle. *Oesterr. Bot. Z.* 116 (5): 475-485.
- JOHRI, B. M., AND S. P. BHATNAGAR. 1972. Council of Scientific and Industrial Research. Botanical Monograph no. 8. Loranthaceae. 1-155. New Dehli.
- MAHESHWARI, B., AND B. M. JOHRI. 1950. Development of embryo sac, embryo and endosperm in *Helixanthera ligustrina* (Wall.) Dans. *Nature* 165(4196): 978-979.
- MAHESHWARI, P., AND B. SINGH. 1952. Embryology of *Macrosolen cochinchinensis*. *Botanical Gazette* 14(1): 20-32.
- NARAYANA, R. 1956. Morphological and embryological studies in the Loranthaceae. Loranthoideae II. *Dendrophthoe neelgherrensis*. *J. Mysore Univ.* 16(1): 185-204.
- NARAYANA, R. 1958a. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. II. *Lysiana exocarpi* (Behr.) Van Tiegh. *Phytomorphology* 8(1-2): 146-169.
- NARAYANA, R. 1958b. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. III. *Nuytsia floribunda* (Labill.) R. Br. *Phytomorphology* 8(3-4): 306-323.

- PRAKASH, S. 1960. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. VI. *Peraxilla tetrapetala* (L. f.) Van Tiegh. *Phytomorphology* 10: 224-234.
- PRAKASH, S. 1961. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae VII. *Atkinsonia ligustrina*. *Phytomorphology* 11(4): 325-335.
- PRAKASH, S. 1963. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. X. *Barathranthus axanthus* (Korth.) Miq. *Phytomorphology* 13: 97-103.
- RAJ, B. 1970. Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae XIII. *Amylotheca dictyophleba* van Tiegh. *Oest. Bot. Z.* 118: 417-430.
- SCHAEPPPI, H., AND F. STEINDL. 1942. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an Lorantheiden. *Vierteljahrssch. Naturf. Ges. Zürich* 87: 301-382.
- SINGH, B. 1952. A contribution to the floral morphology and embryology of *Dendrophthoe falcata* (L. f.) Ettingsh. *J. Linn. Soc. Botany* 53: 449-474.
- VENTURELLI, M. 1981. Embriologia de *Struthanthus vulgaris* (Loranthaceae - Lorantheidae). *Kurtziana* 14: 73-100.