

BIOLOGÍA DE LAS SEMILLAS

E. M. FLORES
Academia Nacional de Ciencias
Costa Rica

Las semillas han sido asociadas con el desarrollo de la humanidad desde tiempos prehistóricos. En la era post-glacial, la gente del paleolítico dependía de semillas para su existencia. Ellos recolectaban semillas silvestres, nueces y varias semillas comestibles capaces de proveer nutrientes y productos útiles (Baker, 1965; Schery, 1952). Desde tiempos remotos, las semillas han sido un símbolo en los credos religiosos de los grupos humanos. Por ejemplo, en el antiguo Egipto, las semillas simbolizaban los misterios de la muerte, la resurrección y la vida después de la muerte. Las momias eran enterradas con un recipiente de semillas viables para satisfacer los requerimientos de alimentación en la nueva vida (Evenari, 1980/1981). El simbolismo de las semillas continúa siendo una parte de rituales y ceremonias religiosas practicados por numerosos grupos humanos. Los indios Bribri de Costa Rica creen que los enterradores y las mujeres son los responsables de mantener un banco básico de semillas, porque los Bribris nacen como árboles de cacao, y un indio muerto es comparable a un árbol muerto, ya que ambos dejan semillas (Bozzoli, 1979). Puesto que el dios Bribri Sibó hizo crecer los árboles cuando la tierra fue creada, los Bribri creían que ellos eran inmortales, perennes, y que se perpetuaban a través de los frutos y semillas que ellos producían (Bozzoli, 1979).

Con el nacimiento de la agricultura, este símbolo de resurrección y vida empezó a ser una necesidad para el desarrollo de la civilización. Recoger, almacenar, seleccionar y sembrar semillas capaces de producir buenos cultivos comenzó a ser un arte y una obligación: la seguridad en la producción de alimentos dependía de semillas. A través de los siglos, las semillas han sido un medio de reproducción de las especies y una fuente de nutrientes que ha servido como base para el desarrollo de las civilizaciones. Las semillas producen fibras, carbohidratos, proteínas, aceites esenciales, insecticidas, bebidas, alcaloides, fitoestrógenos, forraje para animales y otros productos menos importantes (Hughes, 1988).

El desarrollo de la agricultura y el reconocimiento de que las semillas son la base principal para obtener buenos cultivos, promovió el estudio de la biología de las semillas. Tradicionalmente, este estudio se enfocó en cereales, granos y otras semillas básicas en la dieta humana como son el arroz (*Oriza sativa*), trigo (*Triticum aestivum*), maíz (*Zea mays*), cebada (*Hordeum vulgare*), centeno (*Secale cereale*), frijol (*Phaseolus vulgaris*), maní (*Arachis hypogaea*) y soya (*Glycine max*). El estudio y la investigación de estas semillas básicas continúan creciendo, especialmente con la explosión demográfica y los cambios en el clima global, reduciendo nuestra

certidumbre de que tenemos la capacidad de alimentar a la población humana presente y futura.

Semillas que han sido estudiadas ampliamente incluyen las de plantas productoras de tricomas comerciales como el algodón (*Gossypium hirsutum*, *G. arboreum*); fibras como lino (*Linum usitatissimum*) o ramie (*Boehmeria nivea*); aceites como el de coco (*Cocos nucifera* L.) o aceite de palma (*Elaeis guianensis*, *E. oleifera*); nueces como el cajuil (*Anacardium occidentale*), la nuez brasileña (*Bertholletia excelsa*), la avellana americana (*Corilus americana*), el pecan (*Carya illinoensis*) y la macadamia (*Macadamia ternifolia*); bebidas como el café (*Coffea arabica*) y cacao (*Theobroma cacao*), y especies y condimentos como la nuez moscada (*Myristica fragrans*) y pimienta (*Pimenta dioica*). Entre las plantas productoras de drogas han sido estudiadas algunas especies del género *Strychnos*, las que producen estricnina y brucina; las quininas (*Cinchona*) que produce quinina y la coca (*Erythroxylum coca*), que produce la cocaína.

Debido a la importancia de la conservación de la biodiversidad, el manejo de los recursos forestales, la reforestación, la agroforestería y los sistemas agrosilvopastoriles, nuestro estudio de semillas de árboles de especies tropicales es sólo el principio.

SEMILLAS DE ÁRBOLES FORESTALES; INTERÉS Y ESTUDIO

El estudio sistemático de las semillas de especies de árboles tropicales se ha incrementado de manera significativa, cuando nos damos cuenta de que las selvas y los árboles forestales no son un recurso inagotable, además del valor de tratar a las selvas como un cultivo. El uso exhaustivo e indiscriminado de los recursos forestales gradualmente limita el abastecimiento de maderas tradicionales y otros productos forestales importantes, en los mercados nacionales e internacionales. Esta reducción también acelera la pérdida de recursos de usos múltiples que afecta de manera benéfica los suelos, el sistema hídrico, la biodiversidad, el paisaje y los microclimas. Adicionalmente, las masas forestales fijan Bióxido de Carbono (CO₂), disminuyendo la contaminación atmosférica y el deterioro, además de contribuir al sostenimiento y supervivencia de los seres humanos (Reynolds y Thomson, 1988).

Hoy en día es importante el incremento del conocimiento sobre la dinámica forestal, los árboles como unidades básicas y esenciales y, las semillas y plántulas como factores indispensables de la regeneración. Los actuales retos incluyen la generación de nuevos conocimientos, el desarrollo de nuevas y efectivas técnicas que promuevan la

conservación, el manejo y el uso racional de los bosques y la instrumentación exitosa de programas de reforestación.

La mayoría de las especies pioneras tropicales, es decir, aquellas típicas de una sucesión forestal primaria, tienen semillas pequeñas, ortodoxas y latentes. Estas semillas de fácil dispersión, pueden formar bancos de germoplasma en el suelo y pueden ser fotoblásticas o termoblásticas. La germinación de la mayoría de estas semillas es estimulada por alteraciones ambientales o disturbios tales como las aperturas del dosel de forma natural o artificial, en diferentes escalas espaciales o cronológicas. Cambios en la tasa de la luz infrarroja o las fluctuaciones en temperatura, producidas al remover la vegetación, puede incrementar la tasa de germinación (Bazzaz, 1991). En contraste, un número grande de especies clímax tienen semillas grandes y recalcitrantes o semillas intermedias. Las semillas recalcitrantes germinan rápidamente, lo cual significa una ventaja al evitar depredación de insectos y prevenir la degradación de lípidos debido a la acción de diversos microorganismos (Whitmore, 1990). Una semilla recalcitrante carece de maduración al secarse y su desarrollo es interrumpido; sin embargo, la velocidad del desarrollo embrionario (crecimiento y diferenciación) varía grandemente entre las especies. La permanencia de las diásporas en los residuos forestales o substratos antes de la emergencia de la raíz, puede variar de días a meses. Por ejemplo, la emergencia de la raíz en *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record y Mell y *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, ocurre entre 8 y 10 días después de sembrarse; en *Virola koschnyi* Warb., de 11 a 14 días; en *Carapa guianensis* Aubl., de 14 a 16 días; en *Calophyllum brasiliense* Cambess, de 15 a 18 días; en *Lecythis ampla* Miers, de 45 a 48 días; en *Ocotea austinii* C.K. Allen, de 50 a 55 días y en *Minuartia guianensis* Aubl., de 150 a 160 días (5 meses o más) (Flores, 1992a, 1992c, 1994a, 1994b, 1994d, 1994e, 1994f). Mientras que las especies pioneras como son *Cecropia*, *Goethalsia meiantha* (Donn.Sm.) Burret, *Hampea platanifolia*, *Heliocarpus appendiculatus* y *H. americanus* forman bancos de semillas en el suelo forestal, las especies con semillas recalcitrantes forman bancos de plántulas. En muchas especies, las plántulas que se mantienen hasta avanzados estados de regeneración del bosque, son más importantes que los bancos de semillas, como una fuente de regeneración (Bazzaz, 1991).

La regeneración incluye los tipos de dormancia y los momentos de la germinación; todos estos tipos obviamente están relacionados a la morfología, fisiología y ecología de las semillas (Grübb, 1977). Consecuentemente, el estudio de estos aspectos está tomando cada vez mayor importancia para el

entendimiento de la conducta de las semillas y para predecir la capacidad regenerativa de los árboles en el bosque. El cumplimiento del ciclo de vida o de la regeneración de las plantas depende de la producción de individuos fisiológicamente independientes, lo cual ocurre a través de semillas o reproducción vegetativa. El establecimiento de especies producidas por semillas es dominante en comunidades de sucesión temprana, después de fuertes disturbios y en los bosques con regeneración intermitente, a través de un mosaico vegetativo (Ashton, 1984, 1989; Bazzaz y Ackerly, 1991; Hall *et al.*, 1994; Harris y Silva-López, 1992; Hilty, 1980).

El genotipo de una semilla de un árbol es el resultado de las fuerzas evolutivas que han operado en las especies por siglos. Esto es, se adaptan a las condiciones ambientales actuales pero no a las futuras, especialmente cuando las condiciones ambientales están siendo modificadas drásticamente debido a los cambios ambientales globales. Aunque el conocimiento científico y tecnológico pueda incrementarse, los bosques del pasado y los del presente no podrán ser replicados en el futuro. Los procesos naturales que dieron lugar a las especies, comunidades y ecosistemas que nosotros deseamos preservar han sido construidos a través de largos periodos de tiempo y en grandes espacios (Pickett *et al.*, 1992). Para preservar y reproducir las especies de árboles a través de semillas, debemos conocer los límites impuestos a la ecofisiología de las semillas por la naturaleza, a través del proceso evolutivo. Las combinaciones genéticas que han sido capaces de sobrevivir a través de cambios del ambiente, tienen un valor intrínseco y deben ser seleccionadas cuidadosamente.

La germinación de semillas está influenciada también por las condiciones ambientales durante el desarrollo y maduración de éstas, mientras se encuentran en el árbol progenitor. La duración del día, temperatura, ambiente fototérmico del progenitor, calidad de luz y elevación, son factores que influyen de manera significativa en la capacidad de germinación (Dorne, 1981; Fenner, 1991, 1992; Foster, 1986; Grime y Jeffrey, 1965; Güttermann, 1991; Kigel *et al.*, 1977). Factores adicionales incluyen la posición de la inflorescencia en los árboles parentales, la posición de la semilla en el fruto o la infrutescencia, y la edad de los árboles parentales durante la inducción floral (Güttermann, 1991).

Estos factores, además de otros, explican la fuerte variación encontrada en parámetros de la semilla (peso, color, germinabilidad y contenido de humedad), entre grupos de semillas y entre semillas de un mismo grupo.

Para la mayoría de las personas, el concepto de “semilla” es engañosamente simple. Es comparado a una píldora, aislada del impacto ambiental, replicada muchas veces y capaz de producir una planta (Janzen y Vásquez-Yañez, 1991). Sin embargo, una semilla tiene una larga y compleja historia evolutiva y fisiológica, y también está acondicionada para las variaciones de un futuro largo y complejo. El estudio de las semillas tiene muchas facetas y no debe estar limitado a la recolección, almacenamiento y siembra.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ÁRBOLES TROPICALES

ESTRUCTURAS SEXUALES EN ANGIOSPERMAS

La flor es la estructura reproductiva de las angiospermas. La flor clásica tiene un pedicelo, receptáculo floral, cáliz (conjunto de sépalos), corola (conjunto de pétalos), androceo (conjunto de estambres) y gineceo (conjunto de carpelos) (Fig.1). El androceo y el gineceo son los órganos fértiles; los órganos remanentes son estériles (estructuras vegetativas).

La mayor parte de las flores tienen un número específico de arreglos de sus órganos. En monocotiledóneas, las flores generalmente tienen tres piezas: tres sépalos, tres pétalos y usualmente tres estambres o múltiplos de tres; estas flores son llamadas trímeras. Las dicotiledóneas tienen flores construidas en un arreglo de cuatro o cinco piezas por lo que son llamadas tetrámeras o pentámeras. El esquema de la flor es más evidente en pétalos y sépalos y, en cierto grado, en los estambres; este esquema no se aplica a los carpelos. En la flor los sépalos se alternan con los pétalos y frecuentemente los pétalos se alternan con los estambres. Se pueden alternar grupos de estambres externos e internos. A veces los carpelos se encuentran opuestos a los sépalos.

Cuando todos los órganos típicos – pétalos, sépalos, estambres y carpelos – están presentes en la flor, ésta es completa; si falta uno ó más órganos, la flor es incompleta. La flor desnuda carece de perianto; la flor es apétala si carece de corola (Ej. *Roupala montana*, *Macadamia intergrifolia*, *Oreomunnea pterocarpa*, *Sterculia apetala*, *Alfaroa costaricensis*, *Hyeronima alchorneoides*).

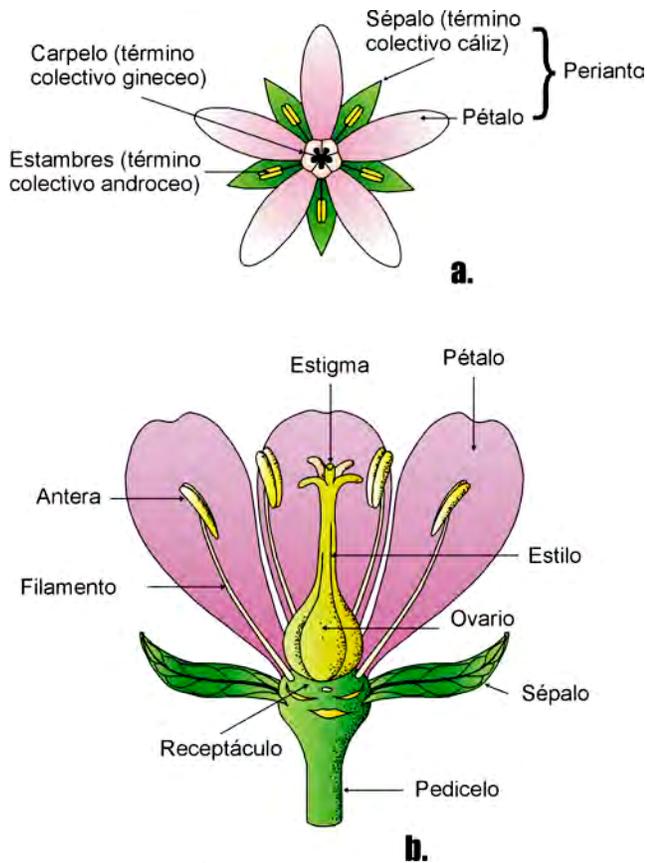


Fig. 1. Flor perfecta. a. vista desde arriba; b. corte longitudinal.

Los términos regular e irregular se aplican comúnmente en referencia a las flores. Estos términos generalmente involucran el perianto (corola y cáliz); los órganos reproductores se incluyen en algunas ocasiones. Una flor regular o actinomorfa (Ej. *Coccoloba tuerckheimii*, *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel) Exell, *Ocotea austinii*, *Magnolia posana* y *Gustavia hexapetala*) tienen las piezas del perianto con forma y tamaño similar. Las flores pueden ser divididas en dos mitades iguales por un plano vertical en varias direcciones. Estas flores tienen simetría radial (polisimétricas) (Fig.1). Las flores bisimétricas tienen dos planos de simetría (flores bilaterales típicas de las Brassicaceae) (Strasburger *et al.*, 1908, Weberling, 1989). Las flores irregulares o zigomórficas son dorsoventrales o monosimétricas (Ej. *Andira*, *Diphysa americana* (Mill.) M. Sousa, *Dipteryx panamensis*, *Erythina*, *Gliricidia*, *Hymenolobium mesoamericanum*, *Theobroma cacao*, *Bertholletia*, *Cariniana*, *Couratari*, *Lecythis*, *Escheweilera*, *Qualea paraensis* [Figs. 2 y 3]) (Strasburger *et al.*, 1908; Weberling, 1989). Normalmente, esta irregularidad involucra los pétalos, aunque pueden estar involucrados un conjunto de pétalos y perianto. También hay flores asimétricas. Esta asimetría puede ser el resultado de la reducción, multiplicación o transformación de los órganos (Ej. *Vochysia* y es típico en *Canna* y

Maranta) (Strasburger *et al.*, 1908; Weberling, 1989).

La reducción floral puede ocurrir simultáneamente en uno o varios órganos. Como resultado de la reducción, los órganos pueden cambiar en forma, estructura y función. El cambio más común es la transformación de pétalos y estambres en glándulas, o de estambres en estaminodios o pétalos. La reducción de los estambres puede ocurrir a diferentes grados, desde el aborto de las anteras hasta la pérdida total del órgano. Normalmente, una reducción en el carpelo se refiere a la reducción del tamaño o número de óvulos, por ejemplo el Aquenio es una fruta con un solo óvulo. La reducción del óvulo ocurre gradualmente y puede darse en una dirección acropétala, reteniendo los óvulos distales solamente, o en dirección basipétala, en cuyo caso el óvulo basal (próximo) se mantiene (Eames, 1961; Flores, 1999).



Figura 2.

El receptáculo se asemeja al vástago en ontogenia y estructura. Tiene nudos, entrenudos y apéndices; los nudos están muy juntos debido a que los entrenudos se han reducido o suprimido. Los órganos fértiles y estériles se agrupan en el receptáculo de los nudos en espirales o verticilos.

El cáliz y la corola son estructuras vegetativas que colectivamente forman el perianto (Fig. 4). Estas estructuras son fáciles de identificar en muchas flores (Ej. *Xylopiya sericophylla*, *Cananga odorata*, *Annona*, *Drimys granadensis* y *Guaiacum sanctum* L.); mientras que en otras, las piezas del perianto no se diferencian entre sí; en este caso son llamados tépalos (Ej. *Cecropia*, flores estaminadas; *Allocasuarina*, flores estaminadas; *Hernandia*

didymantha, *Magnolia poasana* y *Gyrocarpus*). En muchas flores, los sépalos y pétalos son hojas modificadas.

En muchas flores, el cáliz y la corola pueden ser reducidos, vestigiales o ausentes.

Sépalos reducidos pueden tener una forma dentada, en escamas, tipo cerdas o laminares. Los pétalos usualmente son laminares y más grandes que los sépalos. Hay gran variación en el tamaño y la forma de los pétalos. Flores con pétalos grandes y elaborados se encuentran en familias como Fabaceae-Caesalpinioideae (*Cassia grandis* L.f.) Hippocastanaceae (*Billia*), Lecythidaceae (*Lecythis*, *Eschweilera*, *Grias cauliflora*), Fabaceae-Papilionoideae (*Dipteryx oleifera*, *D. panamensis*, *Hymenolobium mesoamericanum*, *Hymenaea courbaril* L.), y Vochysiaceae (*Vochysia*, *Qualea paraneinsis*). Con flores de pétalos pequeños, reducidos, vestigiales o ausentes se encuentran en familias como Betulaceae (*Alnus acuminata* Kunth en H.B.K.), Casuarinaceae (*Allocasuarina*), Euphorbiaceae (*Hyeronima*), Fagaceae (*Quercus*), Juglandaceae (*Alfaroa costaricensis* Standl.), Moraceae (*Brosimum*, *Maclura tinctoria* [Sin. *Cholophora tinctoria*], *Castilla elastica*, *Naucleopsis naga*), Myristicaceae (*Virola*, *Myristica fragrans*, *Otoba novogranatensis* Moldenke). Salicaceae (*Salix*) y Tiodendraceae (*Ticodendron incognitum*). Cuando están reducidos, los pétalos pueden formar escamas, cerdas o glándulas de diferentes tamaños y formas.

La posición del cáliz y la corola en la yema floral (estivación) algunas veces persiste en la flor madura. Existen varios tipos de estivación (Fig. 5). La siguiente clasificación fue tomada de Radford *et al.*, (1974):

Alterna: Dos líneas o series de órganos de estructuras donde los márgenes y el grupo interno son traslapados por el margen de cada pieza externa adyacente.

Cocleada: Cuando una estructura hueca y en forma de casco, que encierra o rodea otras piezas.

Contorta o regular: Cuando varias estructuras u órganos en un verticilo o espiral cerrado, tienen un margen que cubre la estructura adyacente.

Convoluta: Tiene una hoja o pieza del perianto parcialmente enrollada en otra. Parcialmente retorcida distalmente. X°

Imbricada o irregular: Las piezas tienen los márgenes traslapados.

Induplicada: Los márgenes de las piezas se pliegan hacia el interior tocando los márgenes de las estructuras adyacentes, pero sin trasplanterse.

Quincuncial: Con cinco piezas, dos externas y dos internas. La quinta pieza tiene un margen que cubre

las piezas internas, mientras que el otro margen es cubierto o envuelto por un margen de las piezas externas.

Valvada: Los márgenes de las estructuras adyacentes se tocan en los filos sin llegar a traslaparse.

Vexilada: Hay una pieza grande rodeando otras piezas menores, que a su vez están paralelamente orientadas con respecto a los semilimbos de la pieza externa.

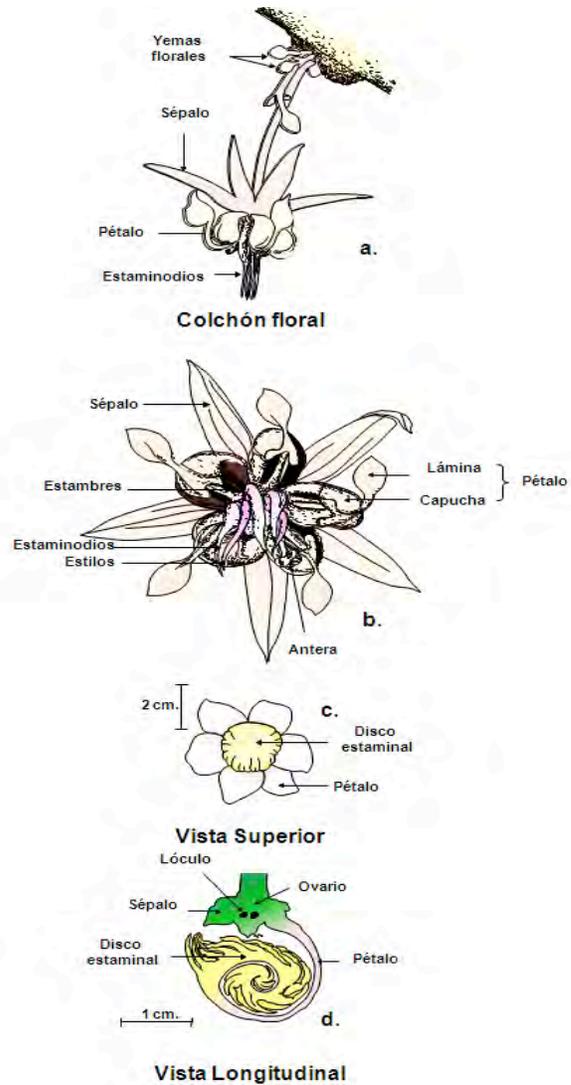


Figura 3. Flor zigomórfica. a y b: *Theobroma cacao* (Sterculiaceae); c y d: *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae).

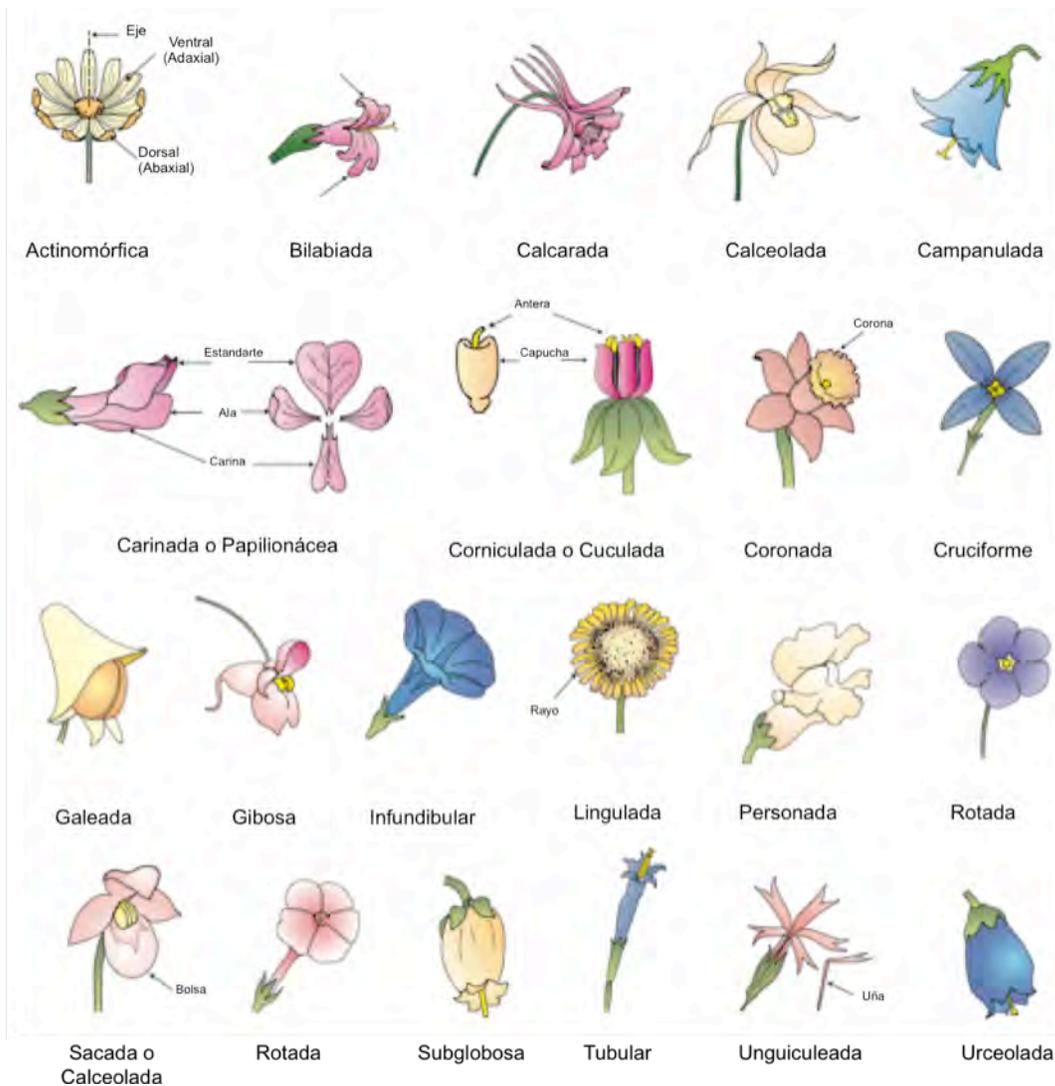


Figura 4. Tipos estructurales de perianto.

La estivación del perianto tiene valor taxonómico; por ejemplo, la estivación de la corola es una característica que sirve para diferenciar *Caesalpinoideae* de *Papilionoideae*.

El androceo es un grupo de estambres. El estambre típico está compuesto de una antera y un filamento que conecta la antera con el eje floral u otro órgano (Fig. 6). La antera se constituye de cuatro microsporángios alargados (sacos polínicos) en donde se forma el polen. El androceo está fuera del gineceo y adentro de la corola; los estambres algunas veces están insertados o pegados sobre los pétalos, la corola (epipétalo) o el gineceo (ginandra). Los estambres pueden estar unidos a través de filamentos connados en un sólo grupo (monadelfos), en dos grupos (diadelfos), en más de dos grupos (poliadelfos) o por la unión de las anteras en un anillo (singenesicos, Fig. 6) (Porter, 1967).

La fusión de la antera al filamento (Fig. 7) es innada cuando los microsporangios son terminales y el filamento es continuo entre el microsporangio. Es adnada cuando los microsporangios son alargados y están conectados a lo largo de la porción final del filamento. Cuando la antera está conectada por la parte media, con ambas terminaciones libres, se dice que es versátil. Las anteras dorsifijas son aquellas que están conectadas por la parte dorsal, al extremo distal del filamento, mientras que las basifijas están conectadas distalmente al filamento. En algunas especies los microsporangios están en posición transversal.

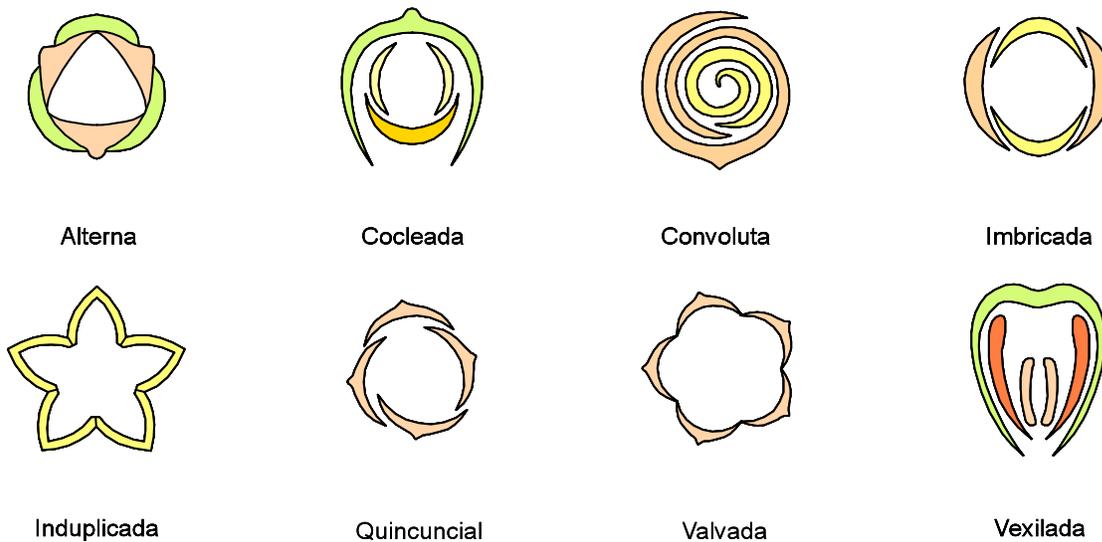


Figura 5. Tipos de estiviación del perianto

El número de los estambres en la flor varía de uno a varios y de un número definido a uno indefinido (Eames, 1961). Su arreglo en el receptáculo puede ser espiral (helical), verticulada o fasciculada (en grupos), cuyos fascículos están comúnmente en verticilos. El arreglo de los estambres en espiral representa una condición primitiva del cual se derivaron los tipos verticulados o fasciculados (Eames, 1961). Los fascículos tienen un número diverso de estambres y se forman por agregación y fusión de estambres a varios niveles. Cuando los estambres están en un solo verticilo, el androceo es haplostémono. Cuando los estambres están distribuidos en dos verticilos y los estambres del verticilo externo se alternan con los pétalos, se denominan diplostémonos; si los miembros del verticilo están opuestos a los pétalos se llaman obdiplostémonos. Un androceo con más de dos verticilos de estambres es llamado polistémono (Eames, 1961).

Los estambres pueden variar en tamaño y forma, pero antes de la dehiscencia tienen dos pares de microsporangios en los lóbulos de las anteras. El microsporangio está separado por una zona de tejido estéril, llamado tejido conectivo intervenal. En algunas especies sólo se desarrolla un microsporangio; sin embargo, muchas anteras bioesporangiadas son realmente tetraesporangiadas. Al madurar los dos esporangios contiguos se unen debido a la ruptura del tabique que los separaba.

Todas las partes del estambre pueden modificarse durante el proceso evolutivo. La longitud del filamento es variable y puede estar ausente. Los microsporangios pueden reducirse y volverse estériles, convirtiéndose en estaminodios. Las flores zigomórficas suelen tener estambres modificados o un número reducido de ellos.

El gineceo tiene una posición central en la flor, pudiendo tener de uno a varios carpelos libres o fusionados (Fig. 8). Cada carpelo libre o gineceo formado por varios carpelos libres tiene un estigma (estructura que recibe el polen), un estilo (porción estrecha debajo del estigma), y un ovario (base ancha que contiene uno o más óvulos) (Figs. 1 y 8). Algunos gineceos carecen de estilo (Ej. *Clusia*, Clusiaceae), pero el estigma y los ovarios están siempre presentes. En el gineceo, los óvulos se desarrollan en la placenta. Cuando el gineceo tiene carpelos individuales, la flor se denomina apocárpica (Ej. *Magnolia*); si por el contrario los carpelos están unidos, la flor es llamada sincárpica (*Oreomunnea*).

La placentación es un tipo de distribución de los óvulos en los carpelos que forman el gineceo (Fig. 9). Los carpelos están localizados en el ovario. Los carpelos primitivos libres y laminares tienen placentación submarginal, dado que los óvulos se desarrollan en la placenta entre la yema ventral y dorsal. En los carpelos cerrados, la placentación es usualmente laminar como en Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae. Cuando el óvulo se desarrolla cerca de la base del ovario es basal, aun cuando sea morfológicamente pseudobasal (Ej. *Calophyllum brasiliense*, *Virola koschnyi*). Los óvulos suspendidos están cercanos al extremo distal del ovario (Ej. *Allocasuarina*, *Roupala montana* Aubl., *Terminalia amazonia*). Cuando los carpelos están abiertos y fusionados entre sí (sincárpica), la placentación es parietal (Ej. *Bixa oreallana*, *Escallonia myrtilloides*, *Hasseltia floribunda*, *Homalium racemosum*, *Casearia arborea*); si los carpelos se fusionan después de que se cierran, la placentación es axilar (Ej. *Lecythis ampla*, *Vochysia*, *Luehea seemannii* Triana & Planch., *Pseudobombax septenatum*, *Swetenia macrophylla* King., *Cedrela odorata* L.). En algunos casos, las paredes del

carpelo o el tabique que divide el ovario en lóbulos, se destruye durante el desarrollo. Una columna central aparece en el ovario, y los óvulos están unidos a ésta. Esta placentación se denomina central libre (Ej. *Theobroma cacao*). Si los carpelos que forman el gineceo están abiertos antes de la fusión, normalmente se forma solamente un lóculo central.

Generalmente, un carpelo tiene tres venas vasculares, una vena dorsal (media) y dos venas ventrales (lateral y marginal). Muchos carpelos tienen venas adicionales, mientras que otros han perdido venas por la reducción y tienen menos de tres venas básicas.

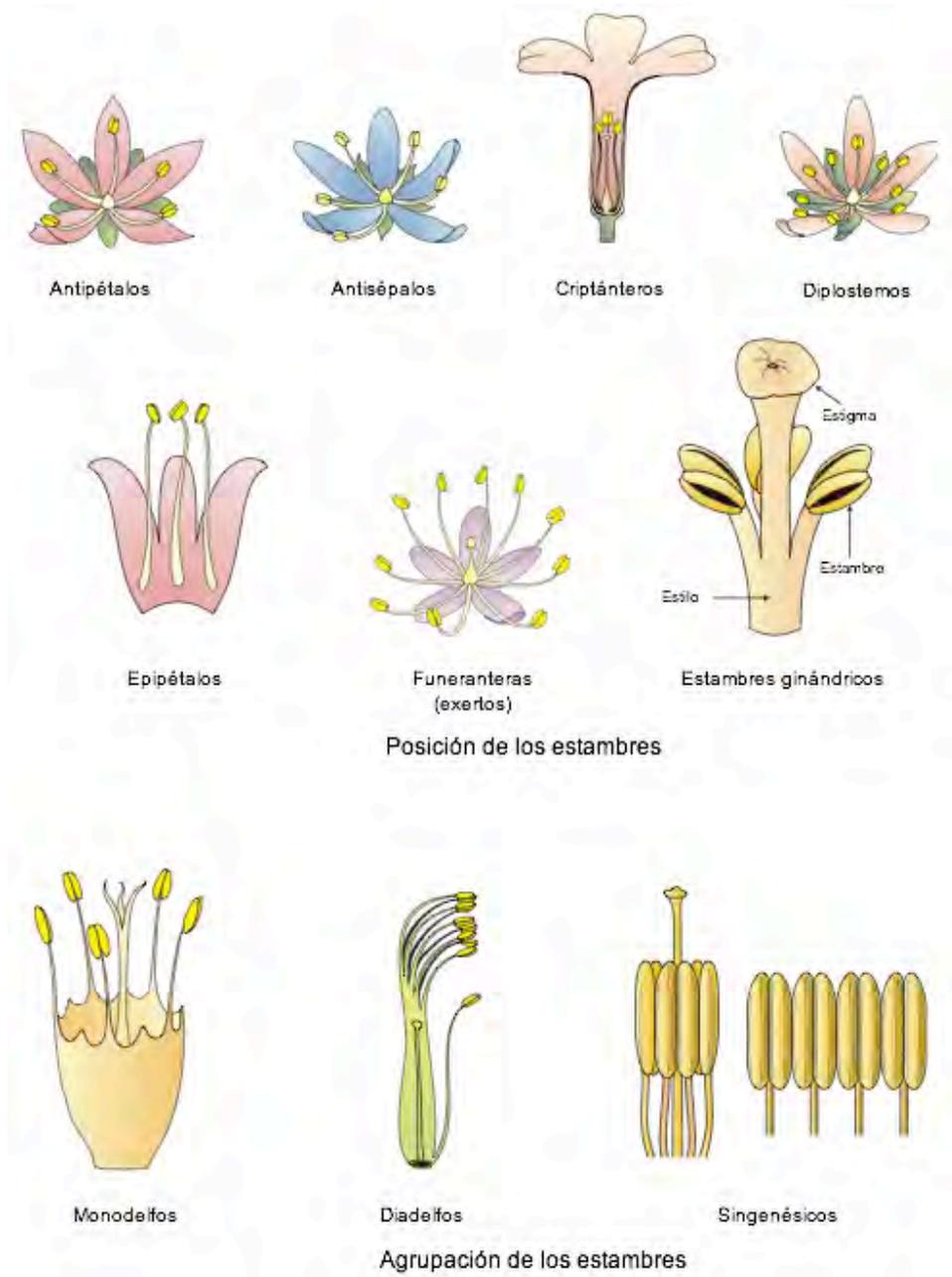


Figura 6. Agrupación y posición de los estambres.

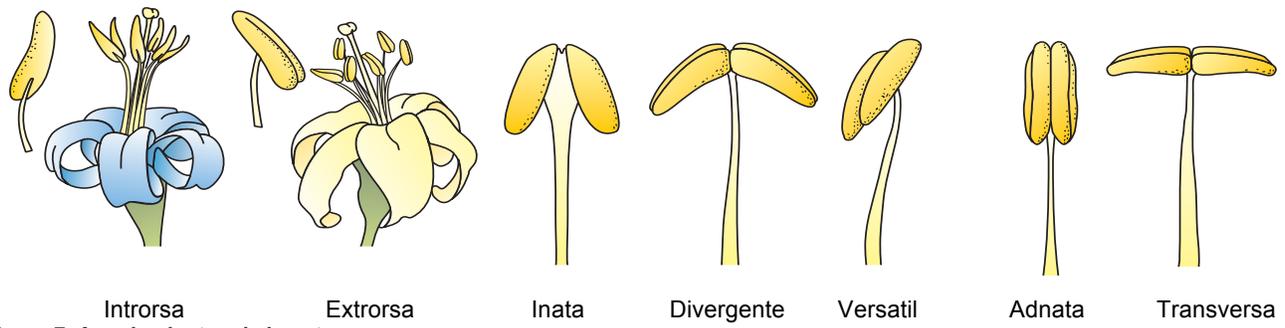


Figura 7. Acoplamientos de la antera

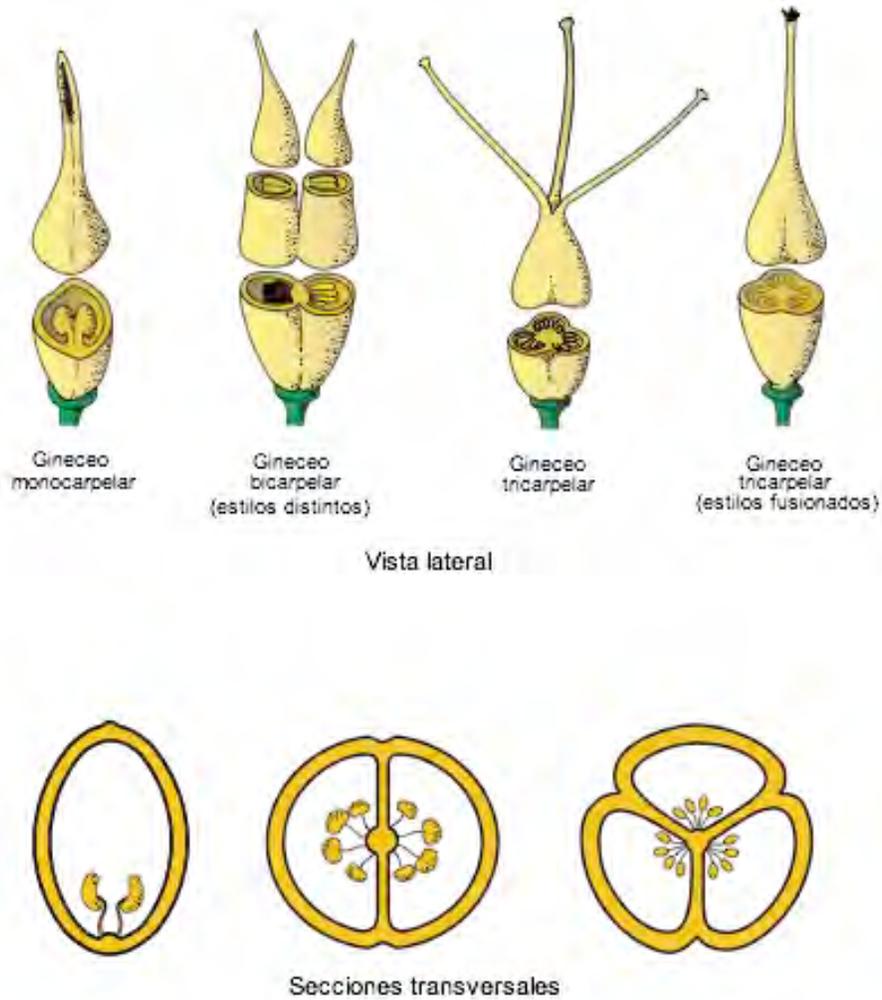
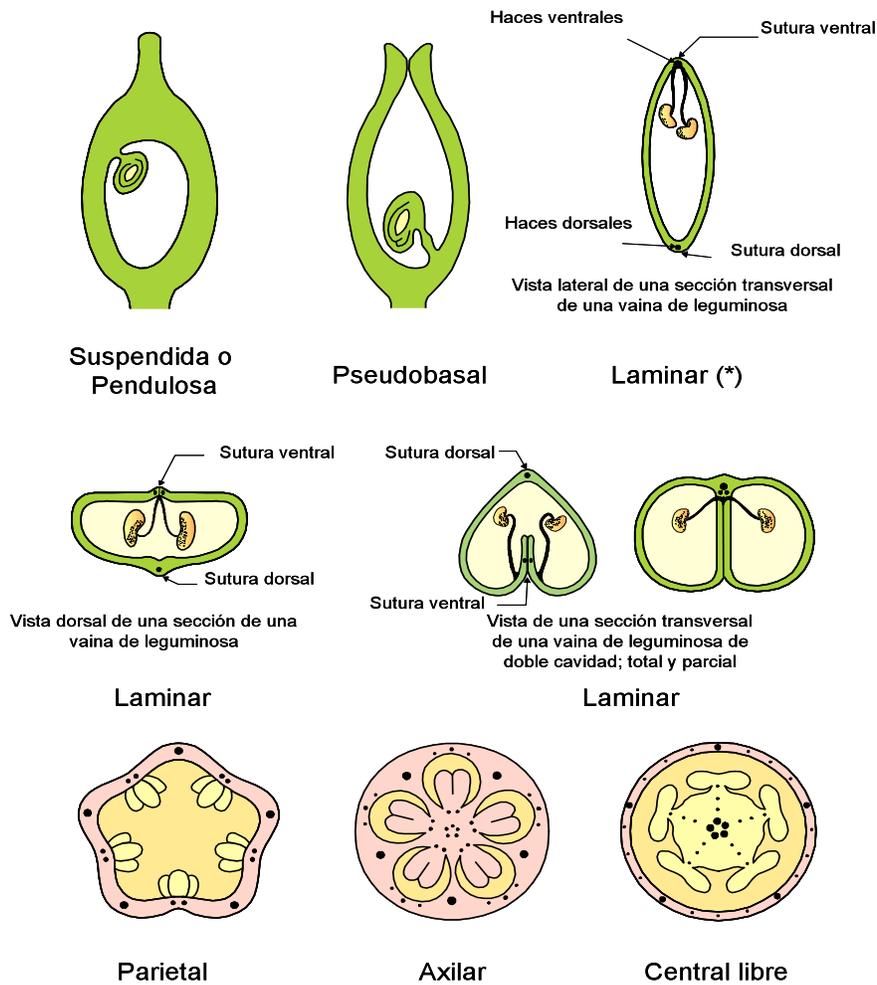


Figura 8. Diferentes tipos de gineceo.

Cuando el gineceo está en la parte distal del eje floral y el ovario es superior, la flor es hipógina (Fig. 10). Cuando el gineceo se encuentra en el nivel más bajo del eje floral y la pared es adnada al tubo floral o hipantio, al cual los otros órganos florales (perianto y androceo) se fusionan, el ovario es inferior y la flor es epigea. Algunas flores tienen el perianto y el androceo unidos al tubo floral o hipantio, rodeando el ovario sin fusionarse. Estas flores son periginas y los ovarios son semi-inferiores. Existen formas

transicionales a epiginas. Diferentes subtipos han sido descritos en clasificaciones más detalladas (ver Radford *et al.*, 1974).



(*) en carpelos primitivos la placentación es submarginal

Figura 9. Tipos de placentación

El estilo es la parte estrecha del carpelo localizado entre el ovario y el estigma. En un gineceo sincárpico, con un sólo estilo, éste está formado por los tejidos de los carpelos que forman el gineceo. Los carpelos pueden estar parcialmente fusionados en el extremo distal, cuando el estilo es una estructura sencilla en la base y compuesta en el extremo terminal. El estilo puede tener ramas estilares (estilodios); usualmente hay un estilodio por carpelo (Ej. *Hibiscus*), y el estilo o estilodio puede ser sólido o con un canal central (hueco).

El estigma es la superficie receptiva que captura los granos de polen. Está formado por una superficie de células especializadas conectadas al tejido estilar. La morfología del estilo y el estigma es diversa y depende de la estructura de la flor y del tipo de polinización (Fig. 10). El estigma captura y acepta el polen y provee un ambiente adecuado para la germinación. El estigma puede proveer nutrientes al polen y orienta el crecimiento del tubo polínico; también ayuda a regular el metabolismo de la flor

(Van Went y Willemse, 1984). La superficie del estigma debe proveer una osmolaridad balanceada y suficiente cantidad de agua para que ocurra la germinación del polen. Frecuentemente, los cambios en las condiciones ambientales retrasan la polinización; el estilo y el estigma deben mantener la vitalidad para continuar funcionando.

La pared del polen y la cubierta del estigma están envueltas en la recepción celular y el reconocimiento de señales o estímulos. Algunas de las macromoléculas envueltas en este mecanismo son sustancias alergénicas, antígenos estigmáticos, carbohidratos, proteínas, glicoproteínas y glicofingolípidos (Ferrari *et al.*, 1985; Flores, 1999; Shivanna y Sastri, 1981).

Los estigmas se han dividido en dos categorías: estigmas húmedos, con abundantes secreciones de fluidos y, estigmas secos, con una secreción reducida de fluidos. Los estigmas secos tienen células receptoras dispersas sobre estiloides

multiseriados o concentrados en las crestas, zonas o cabezas. Los que tienen áreas receptoras especializadas pueden estar separados en estigmas papilares y no papilares (Van Went y Willemse, 1984). Los estigmas húmedos tienen una superficie receptiva con papilos pequeños o de tamaño

mediano. Los granos de polen binucleados parecen estar correlacionados con estigmas húmedos y secos, mientras que el polen trinucleado se asocia mayormente con estigmas secos (Van Went y Willemse, 1984).

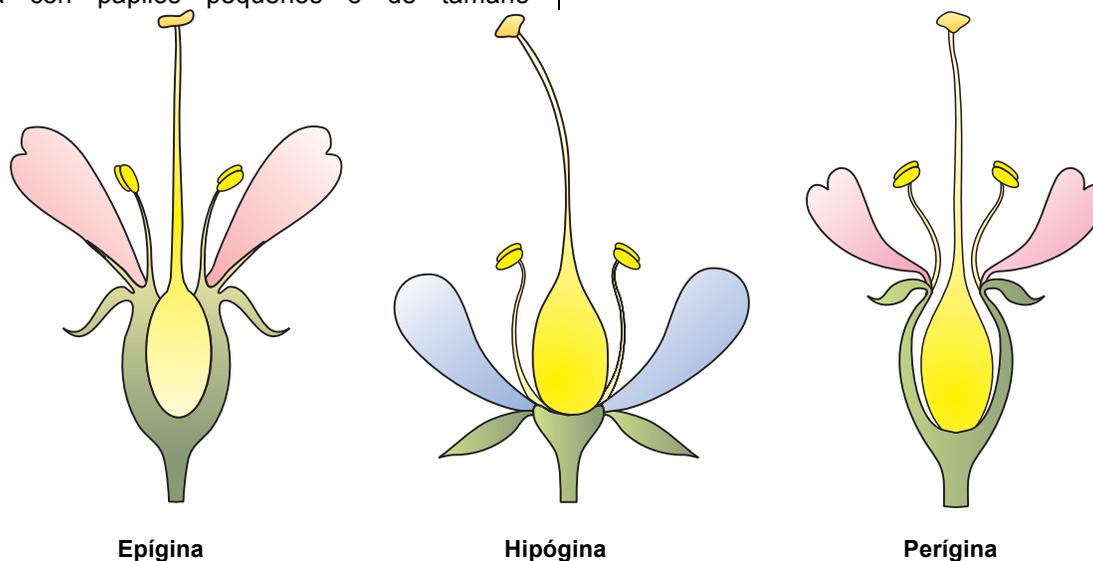


Figura 10. Posición del ovario y tipos de flor.

EXPRESIÓN SEXUAL EN LA FLOR, LA INFLORESCENCIA Y EL ESPOROFITO

La morfología y fisiología de las flores de árboles tropicales varían y están asociadas con la polinización y el sistema sexual de las especies. Las plantas pueden ser autopolinizadas o de polinización cruzada. Sin embargo, la separación de sexos en tiempo y espacio, al igual que la autoesterilidad (homogamia), son mecanismos frecuentes usados a favor de la polinización cruzada. En la flor individual, la separación de sexos en espacio tiene tres modalidades (Fig. 11a):

Hermafroditas, perfectas o bisexuales. Flores con órganos pistilados (gineceo) y estaminados (androceo). Como ejemplos se incluyen: *Persea americana* Mill., *Dipteryx panamensis*, *D. oleifera*, *Samanea saman*, *Stryphnodendron microstachyum*, *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm., *Pentaclethra macroloba*, *Terminalia amazonia*, *Lecythis ampla* y *Sideroxylon persimile*.

Flores unisexuales. Con un solo sexo, la flor tiene androceo o gineceo. Como ejemplos se incluyen: *Brosimum alicastrum* Sw., *Diospyros nicaraguensis*, *Hura crepitans* L., *Hyeronima alchorneoides* Allemao y *Virola koschnyi*. En especies como *Carapa guianensis* Aubl., las flores son unisexuales (masculina o femenina), pero mantienen vestigios del otro sexo. Hay dos subtipos de flores unisexuales:

1. **Estaminada o masculina.** Flores con androceo pero sin gineceo. Ejemplo: *Botocarpus*, *Casuarina*, *Hyeronima*, *Otoba novogranatensis* y *Virola*.
2. **Pistilada, carpelar o femenina.** Flores con gineceo pero sin androceo. Ejemplo: *Batocarpus*, *Casuarina*, *Hyeronima*, *Otoba novogranatensis* y *Virola*.

Neutral o agámica. Flores estériles con órganos sexuales abortivos o ausentes.

En la inflorescencia, la separación espacial de los sexos puede tener numerosas variaciones y combinaciones (Fig. 11 b). En una planta individual, la expresión sexual puede ser como las siguientes:

Hermafroditas o monoclino. Árboles solamente con flores hermafroditas (bisexuales). Por ejemplo: *Pentaclethra macroloba*, *Stryphnodendron microstachyum* y *Terminalia amazonia*.

Monoica o diclino. Árboles con flores estaminadas y flores pistiladas. Por ejemplo: *Artocarpus*, *Carapa guianensis*, *Hernandia didymantha*, *Poulsenia armata* y *Ricinus communis*.

Dioica. Árboles con un sólo tipo de flores unisexuales (imperfectas). Por ejemplo: *Virola*, *Hyeronima* y *Batocarpus*. Existen dos subtipos:

1. **Gineceo, pistilada o femenina.** Árboles con flores pistiladas. Por ejemplo: *Guarea rhopalocarpa*, *Hampea*, *Virola* e *Hyeronima*.

2. **Androceo, estaminada o masculina.** Árboles solo con flores estaminadas. Por ejemplo: *Ilex*, *Myristica fragans*, *Siparuna grandiflora*, *Virola koschnyi* y *Hyeronima alchoneoides*.

Androdioica. Algunos árboles con flores hermafroditas y otros con flores estaminadas o masculinas.

Andromonoica. Árbol con flores hermafroditas y estaminadas. Por ejemplo: *Calophyllum brasiliense*, *Parkia bicolor* y *Schefflera*.

Ginodioica. Algunos árboles con flores hermafroditas y otros con flores pistiladas o femeninas. Por ejemplo *Ocotea tenera*.

Ginomonoica. El árbol tiene flores hermafroditas y pistiladas.

Polígamo o trimonoica. El mismo árbol tiene las flores hermafroditas, pistiladas y estaminadas. Por ejemplo: *Aesculus hippocastanum* y *Gyrocarpus jatrophiifolius*.

Polígama-dioica. Flores estaminadas, pistiladas y hermafroditas en árboles de la misma especie. Por ejemplo: *Coccoloba uvifera* (L.) L.

En muchas plantas hay un mecanismo controlado genéticamente que previene la fertilización con polen proveniente de la misma planta. En estas especies, el polen puede alcanzar el estigma de la misma flor, pero no se da la fertilización. En las especies dioicas, la polinización cruzada es la única posibilidad; en las especies monoicas, la separación de sexos en diferentes flores promueve, pero no garantiza, la polinización cruzada.

La separación de sexos en tiempo evita la autopolinización en flores hermafroditas; los estambres y los estigmas no maduran al mismo tiempo, reduciendo la posibilidad de la autopolinización. La separación de sexos por tiempo es conocida como dicogamia. Existen dos modalidades de dicogamia:

Protandria (flores protándricas). Los estambres maduran primero y liberan el polen antes de que el estigma sea receptivo.

Protoginia. Los estigmas maduran primero y son receptivos y funcionales antes de que se produzca la dehiscencia de la antera y la liberación del polen.

La protandria es común en legumbres (Fabaceae y Malvaceae); la protoginia es frecuente en muchas familias incluyendo Moraceae (*Ficus*), Rosaceae, Annonaceae (alguna *Annona*), Chrysobalanaceae, Combretaceae y Lauraceae.

En Lauraceae, las flores son protoginas (proterogineas) y el mecanismo floral en la familia es de dicogamia sincronizada (Frankel y Galun, 1977; Kubitzki y Kurz, 1984). En la misma familia, muchas especies tienen dos tipos de floración en diferentes individuos. En algunos árboles, las flores tienen estigmas receptivos al inicio de la mañana (comienzo de la fase femenina), y cesan la actividad al mediodía (cierre de la fase femenina). En la tarde de ese mismo día o al día siguiente, los estambres liberan el polen (comienzo de la fase masculina) y concluyen la actividad al anochecer (cierre de la fase masculina). En otros árboles, las flores tienen los estigmas receptivos durante la tarde y cesan la actividad al anochecer. A la mañana siguiente, los estambres liberan el polen. Estos mecanismos evitan autopolinización y hacen obligatoria la polinización cruzada (Frankel y Galun, 1977; Kubitzki y Kurz, 1984). Si el ritmo es alterado por los cambios en las condiciones climáticas, la flor puede ser polinizada y fertilizada por polen proveniente de otra flor en el mismo árbol (geitonogamia), pero los frutos sufren una abscisión temprana. En este sentido, ha sido planteado un mecanismo postcigótico de incompatibilidad (Kubitzki y Kurz, 1984). La dicogamia ha sido documentada también en Annonaceae [*Annona squamosa*, *A. cherimola*, *A. reticulata*, *Cananga odorata*, *Rollinia membranacea* (sin. *R. jimenezii*), Bertulaceae (*Alnus acuminata*) y Combretaceae (*Terminalia amazonia*)] (Deroin, 1988; Flores, 1994g; Flores y Sandí, 1995; Gottesberger, 1989a, 1989b, 1993; Kubitzki, 1993). *Terminalia amazonia* tiene flores protoginas. Se cree que las flores son polinizadas por polen proveniente de flores de otros árboles (xenogamia); sin embargo, esporádicamente puede ocurrir la geitonamia. En estas especies, se ha planteado un mecanismo postcigótico de incompatibilidad (Flores, 1994g; Flores y Sandí, 1995).

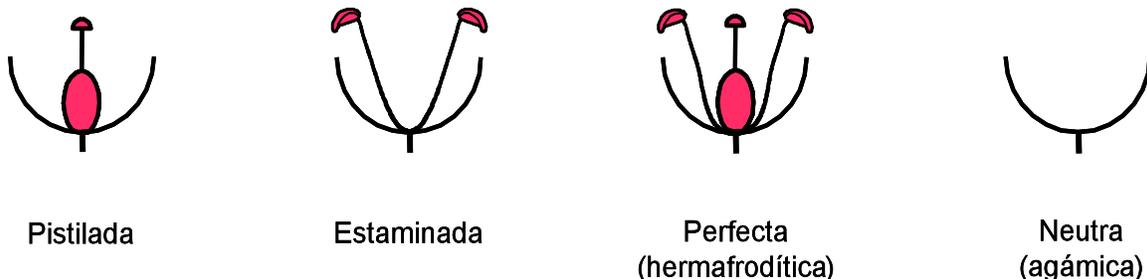


Figura 11a.

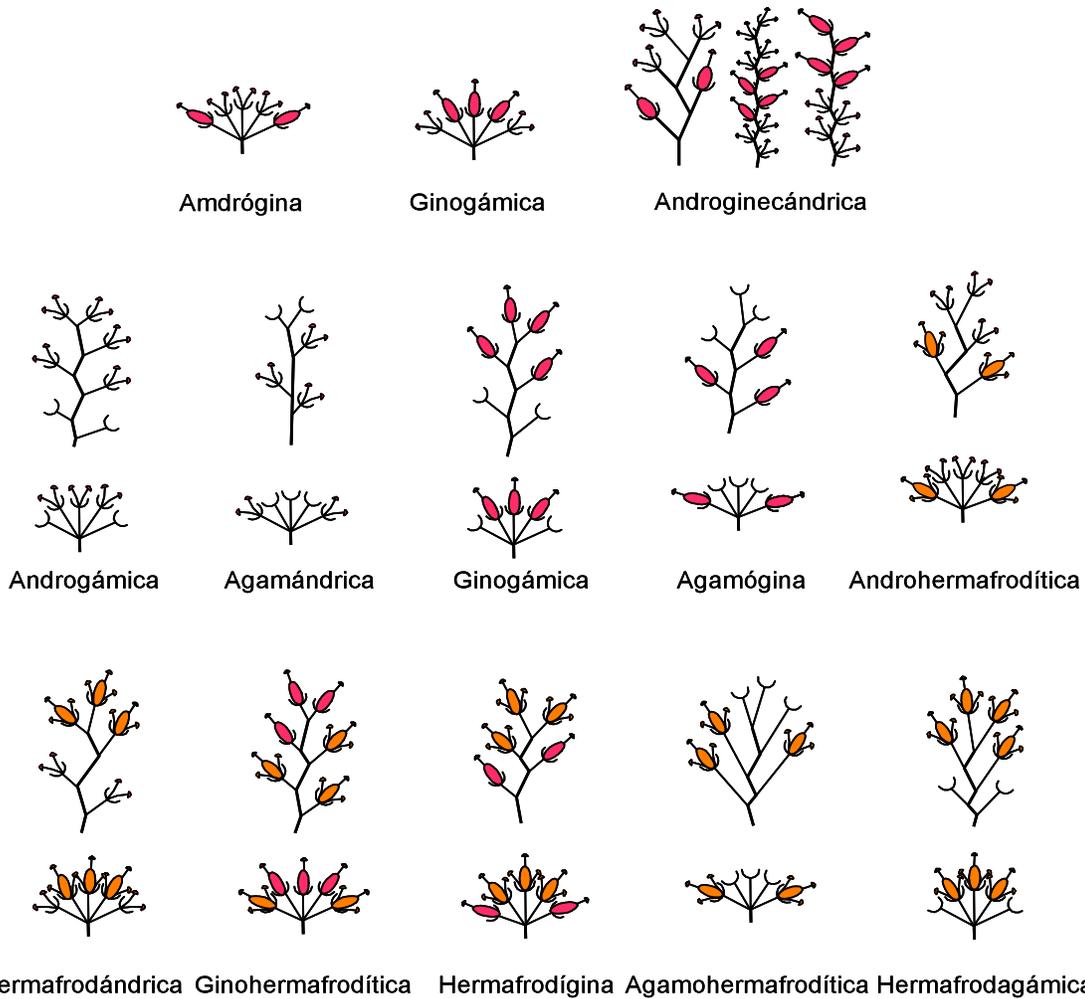


Figura 11b. Expresión sexual de la inflorescencia (Dibujos de Radford et al., 1974)

En numerosas especies, la dicogamia es parcial y la segunda fase sexual comienza antes de que termine la primera. Las flores son funcionalmente unisexuales en la primera fase, y bisexuales (hermafroditas) en la fase terminal (Faegri y Van der Pijl, 1971; Frankel y Galun, 1977). Por ejemplo, las flores de *Symphonia globulifera* L.f. son protándricas, con una fase bisexual en la cual el estigma es receptivo y las anteras liberan el polen (Pascarella, 1992).

Las flores hermafroditas homógamas (autoestériles) liberan y aceptan polen al mismo tiempo, a pesar de que no son siempre autógamas. Hay mecanismos morfológicos (autoincompatibilidad heteromórfica) y fisiológicos (incompatibilidad homomórfica) que pueden prevenir la autopolinización, autofertilización, o el desarrollo de semillas, promoviendo de esta manera autoesterilidad (Faegri y Van der Pijl, 1977; Frankel y Galun, 1977).

La autoincompatibilidad heteromórfica se caracteriza por diferencias intraespecíficas en la estructura floral; reforzando la polinización y la fertilización cruzada. La heterostilia floral es el mecanismo más común. En este caso existen dos o tres morfologías florales. En algunas flores, los estilos son largos y en otras muy cortos. En las flores con estilos largos los estambres se encuentran bajo el nivel del estigma, mientras que en las especies con estilos cortos, los estambres se encuentran sobre el nivel del estigma. Usualmente, otras características se han asociado con la longitud del estilo. Morfologías con estilos largos y estambres cortos, tienen granos de polen pequeños y papilas estigmáticas largas; morfologías con estilos cortos y estambres grandes, tienen granos de polen grandes y papilas estigmáticas pequeñas (Boshier, 1995). Estas características favorecen la polinización cruzada entre dos morfologías florales. Algunas especies sin embargo, tienen un mecanismo de incompatibilidad y carecen de polimorfismo estilar y estaminal, mientras que otras tienen un polimorfismo que está reducido al estilo (Ganders, 1979).

La homostilia de las flores del laurel neotropical [*Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.), Boraginaceae] ha sido descrita repetidamente. (Johnston, 1950; Millar, 1985; Opler *et al.*, 1975); sin embargo, la especie tiene un tipo de heteromorfia restringida a la variación estilar, el tamaño reducido de las flores podría comprometer la diferenciación entre el estilo y el estigma. (Boshier, 1995). Adicionalmente existen dos tipos de árboles en los cuales es posible el intercrucamiento pero no el intracruzamiento. La baja variación en la longitud estilar puede estar asociada con una incompatibilidad dialélica, del sistema en el esporofito (Boshier, 1995).

La heterostilia es un tipo de polimorfismo genéticamente controlado, compartido al menos por 25 familias de angiospermas (Ganders, 1979). Ejemplos: *Byrsocarpus*, *Rudgea*, *Psychotria*, *Turnera ulmifolia*, *Erythroxylum coca* y *Cratoxylum* (Barreto y Richards, 1990; Bawa, 1992; Bawa y Beach, 1983; Bawa *et al.*, 1985a; Bawa *et al.*, 1990). En especies dísticas el polimorfismo actúa de manera conjunta con el sistema de incompatibilidad dialélica, para prevenir la autofertilización, así como la fertilización intramórfica (Boshier, 1995).

La autoincompatibilidad homomórfica puede ser dividida en dos subtipos (Radford *et al.*, 1974):

Gametofítica: la fertilización es inhibida como resultado de la acción genética en el polen (gametofito masculino), cuando el tubo polínico sobresale a través de los tejidos estigmático-estilares (Ej. *Tectona grandis* L.f.).

Esporofítica: la inhibición de la germinación del polen o el crecimiento del tubo polínico es impuesta por la acción genética de tejidos esporofíticos, tales como el estigma, el estilo y a veces el saco embrional. Ej. *Dalbergia retusa* Hemsl., *Dalbergia miscolobium*, *Dipterix panamensis*, *Myrospermum frutescens* y probablemente, *Terminalia amazonia* (Barrett y Richards, 1990; Bawa y Beach, 1983; Flores y Sandí, 1995).

Los sistemas de incompatibilidad comparten un factor común: ambos mantienen un alto grado de heterocigocidad en las poblaciones de la especie. Con pocas excepciones, estos sistemas operan al nivel de estigma o estilo. Debido a que ambas estructuras tienen tejidos diploides con el genoma esporofítico (árbol progenitor), la reacción de incompatibilidad es controlada por el genoma de éste. El gametofito masculino (grano de polen) tiene en parte, el genoma del esporofito en el cual se desarrolla y algunos componentes esporofíticos. Así, la reacción de incompatibilidad del polen puede ser controlada por el mismo gametofito, o por los

componentes esporofíticos que lleva con él. En la incompatibilidad gametofítica, el genoma haploide del polen y el genoma diploide del estigma/estilo controlan genéticamente la interacción del polen-estigma/estilo. La incompatibilidad que ocurre en el saco embrionario es haploide-diploide (Frankel y Galun, 1977). La incompatibilidad del esporofito está determinada por el genoma del esporofito paternal del cual se originó el grano de polen.

En algunas especies, las flores homógamas pueden ser cleistógamas. En estas flores, el esparcimiento del polen y la receptividad del estigma están sincronizados desde antes de que se abra el perianto floral. Especies con este tipo de flores incluyen *Annona muricata*, *Cyathocalyx*, *Dasymaschalon*, *Goniothalamus* sp. En Annonaceae (Kessler, 1993) *Lithospermum caroliniense* (Levin, 1972) y *Coffea arabica* (Rubiaceae). Si la maduración y el funcionamiento de las flores bisexuales (estaminadas y pistiladas) en un árbol monoico no están sincronizados, tanto la polinización como la fertilización cruzada se vuelven obligatorias. Los bosques en las tierras bajas de la costa atlántica de Costa Rica, muestran una dominancia de especies con flores hermafroditas en la copa y la sub copa. Especies dioicas están representadas en menor cantidad, mientras que las monoicas son casi inexistentes. (Bawa *et al.*, 1985a,b).

TIPOS DE INFLORESCENCIA

Debido a que la nomenclatura tradicional utilizada para describir inflorescencia, aunque muestra inconsistencias morfológicas, es usada extensamente, la descripción y definiciones permanecen. El tallo que sostiene la inflorescencia se llama pedúnculo, mientras que el de la flor es pedicelo. Las flores se desarrollan en brácteas axiales; si la inflorescencia no tiene brácteas se dice que es abracteada. Los grupos o verticilos de brácteas forman un involucro; involucros secundarios, como en las umbelas compuestas se llaman involucelos de bractéolas. Cuando una sola bráctea conspicua subtiende un grupo de flores (usualmente una espiga carnosa o espádice), recibe el nombre de espata.

A continuación se describen los tipos más comunes de inflorescencia (Fig. 12):

Dicasio. Pedúnculo con una flor terminal y un par de ramas, cada una produciendo una sola flor. La flor central madura primero. El dicasio simple puede repetirse como unidad varias veces, dando lugar a dicasios compuestos. Al dicasio se le llama cima, pero este término se ha usado indiscriminadamente y su uso es inapropiado.

Monocasio. Pedúnculo con una flor terminal y una rama lateral basal que produce una sola flor. El monocasio simple puede ser replicado varias veces dando lugar a un monocasio compuesto, el cual puede formar varios subtipos:

1. **Bostrice** (monocasio helicoidal). La distribución de las flores es enrollada espiralmente sobre el eje principal.
2. **Cincino.** Flores alternadas de uno a otro lado a lo largo de un lado del eje; la inflorescencia completa puede formar un espiral hacia abajo.
3. **Ripidio.** Un bostrice que se extiende en un plano; a veces la inflorescencia es en forma de abanico.
4. **Drepanio.** Es un cincino con todas las ramas de un lado. La inflorescencia se extiende en un plano y usualmente forma un espiral hacia abajo en un lado.

Panícula. Inflorescencia con un eje central, de cuyas ramas se originan otras ramificaciones menores. Las ramificaciones menores pueden ser dicasios. Una panícula repleta casi cilíndrica es llamada tirso.

Racimo. Inflorescencia con un eje central, a lo largo del cual hay pedicelos simples de longitud similar. Usualmente la floración continúa hacia arriba, aunque puede ser irregular.

Espiga. Inflorescencia alargada, con eje central no ramificado y flores sésiles o subsésiles. Usualmente, la floración continúa hacia arriba. La espiguilla o locusta constituye la unidad básica de la inflorescencia en pastos y juncias.

Corimbo. Inflorescencia con un eje central y punta aplanada, dando lugar a ramas de diferentes longitudes. Las ramas laterales pueden ser ramificadas o pueden ser pedicelos simples. Usualmente, la floración comienza en las flores externas y progresa en dirección centrípeta, aunque también puede ser irregular.

Cabezuela (capítulo). Grupo de flores determinado o indeterminado, redondas o aplanadas, situadas distalmente al mismo nivel. Las flores pueden ser sésiles o subsésiles y situadas en un receptáculo ancho. La floración usualmente comienza en la periferia y progresa en dirección centrípeta. Las cabezuelas pueden ser solitarias o formar diversos conglomerados. Cada bráctea del involucre se llama filario.

Umbela. Inflorescencia con varias ramas que se originan de un punto común, en el extremo distal del

pedúnculo. Si las ramas terminan en flores se llama umbela simple; si terminan en umbélulas secundarias forman una umbela compuesta. Usualmente la floración comienza en las flores periféricas y continúa en dirección centrípeta. La umbela puede tener un involucre en el extremo distal del pedúnculo. Si las umbelas tienen verticilios similares, éstos se llaman involucelos y cada bráctea es un a bractéola. La rama central de una umbela se llama rayo, y los miembros correspondientes de las umbélulas son los pedicelos.

Amento. Espiga, racimo o dicasio formado por flores unisexuales. Puede ser largo o corto, erecto o penduloso. Usualmente las flores son en general muy pequeñas y subtendidas por una bráctea escamosa y pequeña.

Espádice. Espiga con un eje carnoso rodeado por una bráctea que usualmente es coloreada (espata). Las flores con frecuencia son muy pequeñas y unisexuales.

Siconio (hipantodio). Inflorescencia con flores pequeñas sobre la pared de una cabezuela cóncava.

Otros tipos de inflorescencia incluyen:

Glómérulo. Inflorescencia formada por un grupo de flores sésiles o subsésiles.

Verticilastro. Grupo de dicasios verticilados en los nudos de un eje alargado.

Pseudantio. Inflorescencia con varias flores simulando una flor simple, aunque es compuesta, de más de un eje simple que produce flores subsidiarias. El pseudantio es sostenido por un involucre; escaposo, con una flor simple o inflorescencia en un pedúnculo sin hojas; o escapo que comúnmente se origina de una roseta basal.

CICLO REPRODUCTIVO

Durante el periodo de floración de las angiospermas, los árboles o esporofitos producen microsporas que forman microgametofitos o granos de polen, y megasporas que a su vez forman dentro del óvulo, los megagametofitos o sacos embrionarios (Flores, 1999). En muchas de las angiospermas el ciclo reproductivo completo se da en una estación, desde el origen floral hasta el fruto y maduración de las semillas (Fig. 13); sin embargo, hay excepciones como el roble rojo (*Quercus* subg. *Quercus*) (Bonner *et al.*, 1994) y *Allocasuarina*. (Flores, 1976; Flores y Moeseley, 1982).

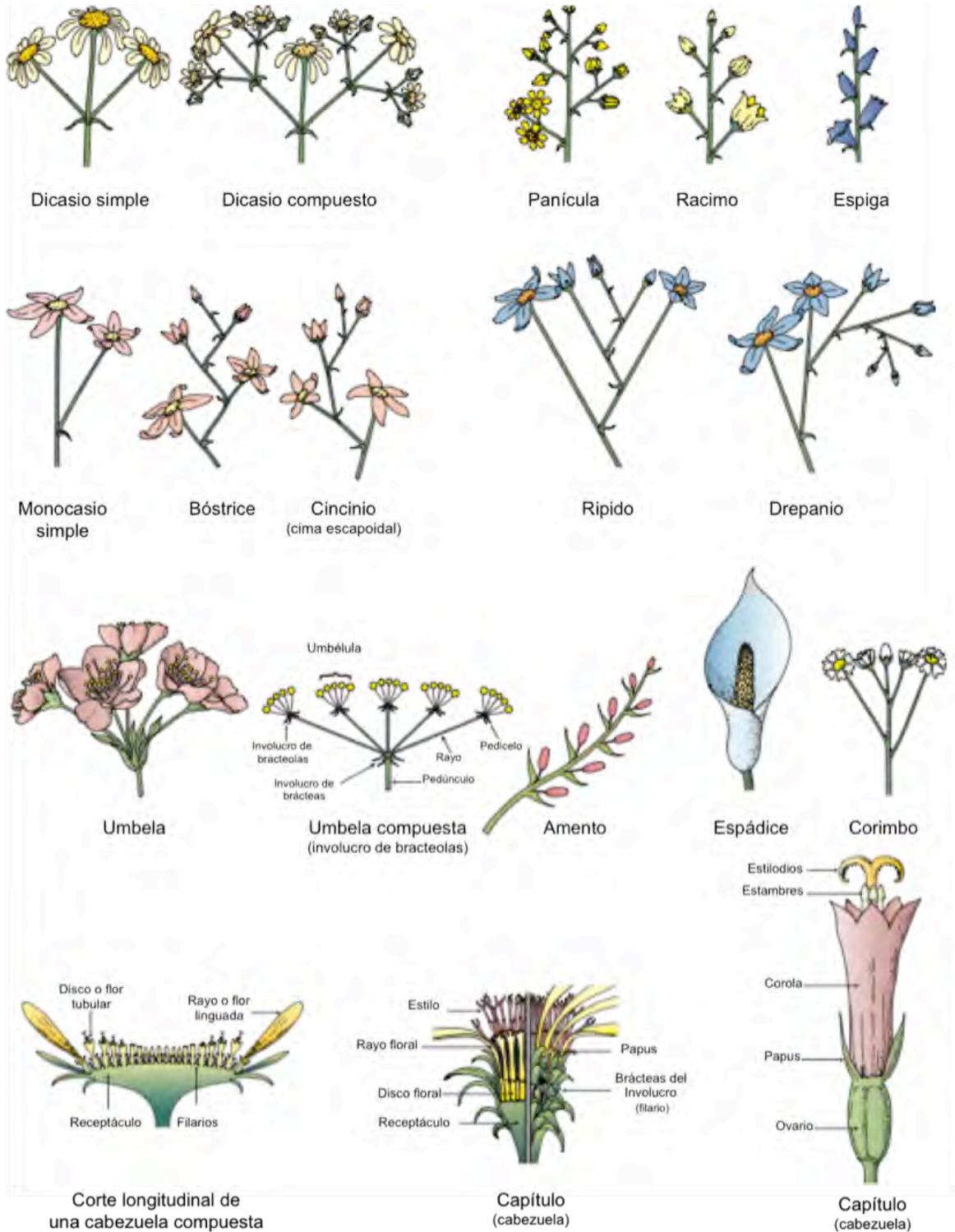


Figura 12. Tipos de inflorescencia

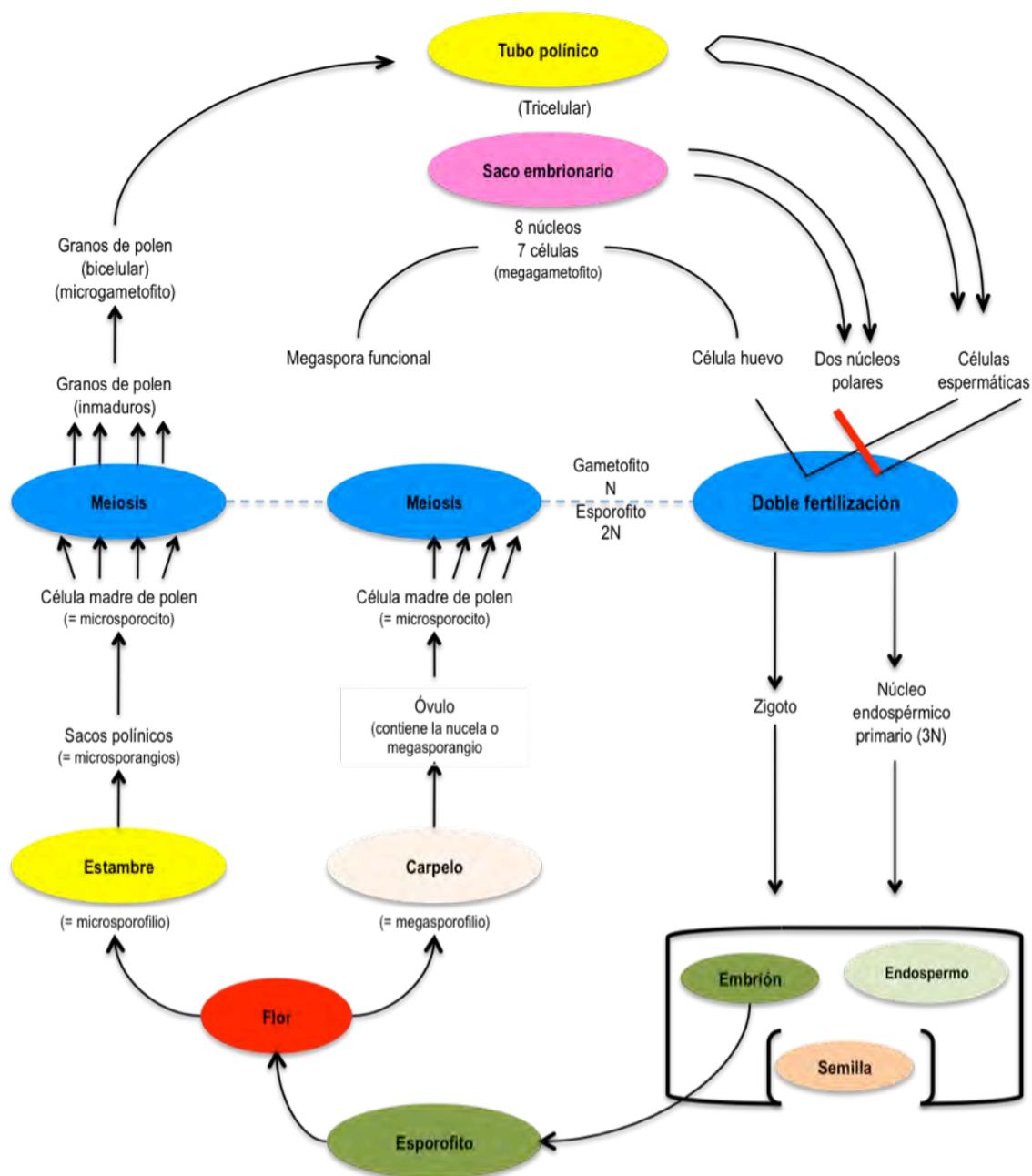


Figura 13. Ciclo de vida de las angiospermas

Polen

La antera embrionaria tiene una masa de tejido fundamental rodeado de una protodermis. Esta capa forma la epidermis de la antera. En las cuatro esquinas de la antera en desarrollo, se forman de dos a cuatro células hipodérmicas; cada grupo se divide periclinalmente formando una serie de células parietales primarias y células esporógenas primarias (capa interna). La figura 14 muestra la histogénesis de una antera típica; la figura 15 ilustra las estructuras de una antera madura. En la antera madura, la capa exterior (o epidermis) que cubre la pared del microsporangio puede permanecer intacta

en familias como Lauraceae, Magnoliaceae y Winteraceae. En otras familias como Moraceae y Ulmaceae, las células de la epidermis se conservan o se desprenden durante la maduración de la antera. En algunas especies, la epidermis tiene tricomas; en otras, desarrolla bandas fibrilares y es llamada endotecio. Si la epidermis se desprende, la capa interna la substituye. Esta capa es llamada comúnmente endotecio o capa fibrosa, porque tiene células con paredes gruesas; este engrosamiento está ausente en el estomio. Las capas medias consisten de una o varias capas de células tubulares con paredes delgadas debajo del endotecio.

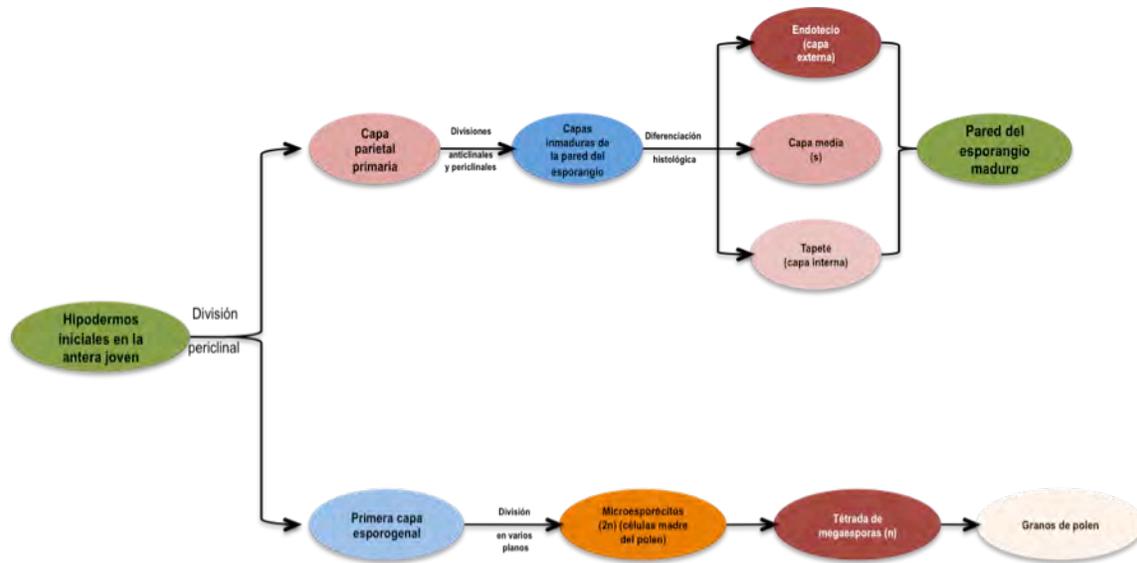


Figura 14. Patrón general de desarrollo del microsporangio en las angiospermas

Estas capas son comprimidas o trituradas durante la formación de las microsporas. La capa interna de la pared del microsporangio es el tapetum. Este parece cumplir tres funciones: nutrición de las microsporas, formación de la exina y síntesis de algunos materiales que contribuyen a la formación de la pared del grano de polen [triptina y pollenkitt (sustancia lipoidal)]. En las angiospermas el tapetum puede ser glandular (secretorio) o periplasmoidal (ameboide). En el primer caso, las células se mantienen intactas y persisten *in situ*; en el segundo caso, las paredes de las células se rompen y los protoplasmas se mezclan. La masa protoplasmática forma un periplasmidio multinucleado, el cual se mezcla con las células madre de polen. Las células en la capa esporógena primaria pueden dividirse antes de la microsporogénesis, o directamente convertirse en el microsporocito o célula madre del polen. Ésta, a través de meiosis, produce microsporas haploides (n) las cuales se diferencian luego como granos de polen. Las células de la capa parietal primaria, a través de divisiones periclinales y anticlinales, forman un número variable de capas situadas concéntricamente; estas capas se diferencian formando las diferentes capas del esporangio maduro (Flores, 1999).

Durante la meiosis de las células madre del polen, comienza en el tapetum la síntesis de sustancias como almidón, lípidos y trifina. El tapetum está relacionado con numerosas actividades. Mantiene un delicado balance con la diferenciación del tejido esporógeno y cualquier alteración de este balance,

induce la degeneración del polen. Existen evidencias de que debido a factores físicos o fisiológicos, el tapetum puede inducir el aborto del polen. El haz vascular del filamento puede influir en el proceso de aborto. Los carotenoides y ésteres carotenoides que se forman en las células tapetales, participan en la formación de esporopolenina, un componente principal de la pared del polen. El pollenkitt (Pankow, 1957) formado de lípidos, glicolípidos, glicoproteínas, monosacáridos, flavonoides y carotenoides sintetizados en el tapetum, proporciona adhesividad, orden y color al grano de polen (Heslop-Harrison, 1968, 1979a, 1979b).

El grano de polen es la estructura que contiene los gametos masculinos. Se forma cuando una célula vegetativa (célula en tubo), y una célula generatriz penetran en el citoplasma de la célula vegetativa (grano de polen bicelular o microgametofito); ambas células son haploides (Brewbaker, 1976). Si la célula generativa se divide por mitosis y produce la formación de las células espermáticas durante la maduración del polen, y antes de que se desarrolle el tubo polínico, el grano de polen es tricolular (Fig. 16). El núcleo de la célula vegetativa controla el metabolismo del tubo polínico, así como su fase inicial de crecimiento después de la germinación. Las células espermáticas tienen automovilidad, son estructuralmente diferentes y pueden tener diferentes patrones de transmisión genética del citoplasma (Flores, 1999; Knox, 1984; Russell y Cass, 1983).

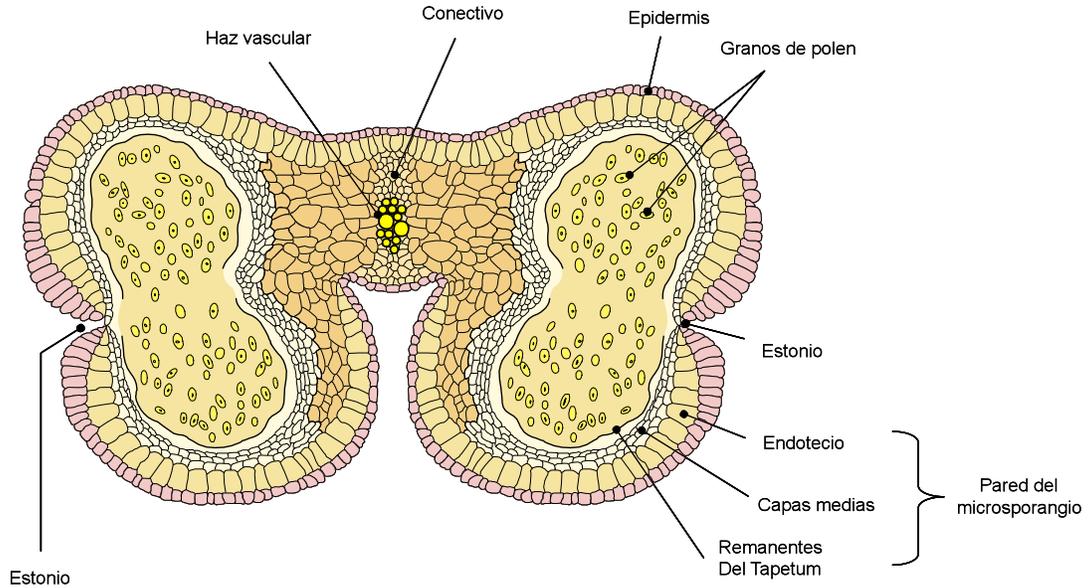


Figura 15. Antera madura

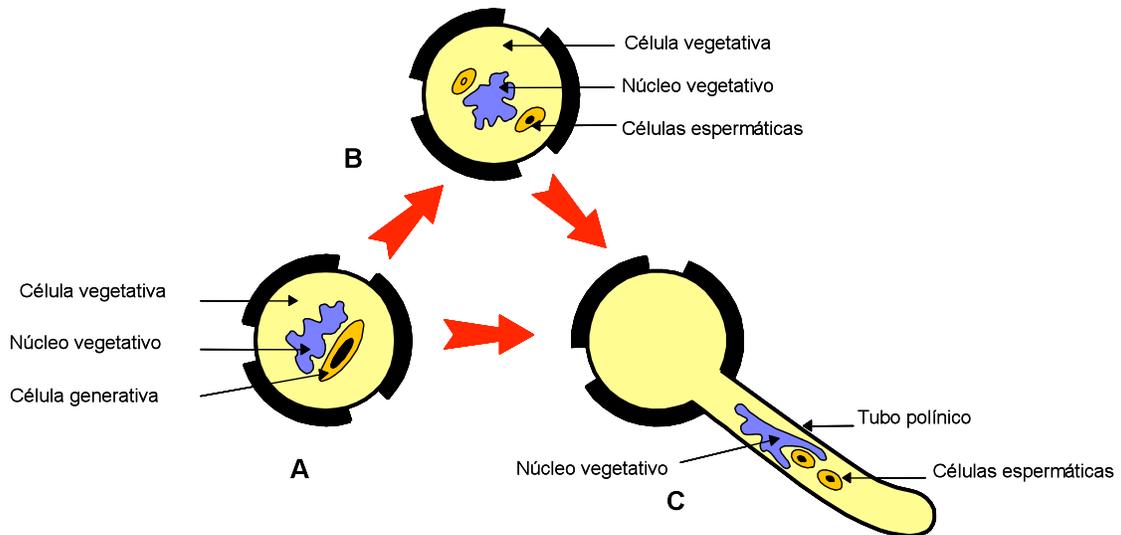


Figura 16. Tipos de granos de polen y germinación. A. Grano de polen y germinación. B. Grano de polen tricelular. C. Germinación del polen y desarrollo del tubo polínico

La cubierta del grano de polen es compleja y está formada por la exina (capa externa compuesta de esporopolenina y caracterizada por la ornamentación) y la intina (capa interna lisa compuesta por polisacáridos). Estas capas son química, morfológica y ontogenéticamente diferentes (Knox, 1984). La formación de la pared celular sigue diferentes patrones en diferentes especies como una adaptación a varios factores. Estos factores incluyen el medio ambiente celular, el método de polinización e interacciones potenciales con diferentes vectores polinizantes.

La correlación entre la estructura de la exina y el método de polinización ha sido corroborada en diversas familias, polinizadas por el viento o por animales vectores (Knox, 1984). Los métodos de transporte del polen y las estructuras que dirigen el polen a adherirse a los estigmas, son adaptaciones; por ejemplo, el grosor y ornamentación de la exina, el tipo de apertura y los adhesivos de la pared (Heslop-Harrison, 1968, 1979a, 1979b; Heslop-Harrison *et al.*, 1973). La identificación del polen, el estigma y las reacciones alérgicas en los humanos (proteínas en la pared del polen y glicoproteínas) son también adaptaciones. La germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico en el estilo envuelven la acción de enzimas específicas y nutrición heterotrófica; estas condiciones representan un alto nivel de especialización.

El polen de la mayoría de las angiospermas es una estructura celular libre (mónadas), pero en algunas familias hay granos compuestos. Los granos compuestos pueden estar organizados en tétradas (producto de un microsporocito), poliadas de granos o masas complejas (polinia). Las tétradas pueden tener de cero a cuatro granos fértiles, mezclados con los granos abortivos restantes. La forma del polen es un carácter genéticamente determinado por tres factores: la posición de las microsporas en la tétrada, el número y disposición de las aberturas germinales

y, la expansión celular diferenciada durante el desarrollo de la microspora y el desarrollo del grano de polen.

La dehiscencia de las anteras es un mecanismo de dispersión del polen. En algunas familias, el polen se esparce a través de una apertura pequeña situada usualmente en el extremo distal de las anteras. Este tipo de dehiscencia es porosida (Ej. *Hieronima alchorneoides*, *Conostegia*, *Miconia*, *Gustavia*). Sin embargo, en la mayoría de las especies la dehiscencia de las anteras es longitudinal a lo largo del estomio (dehiscencia longitudinal; Ej. *Vochysia*, *Alnus acuminata*) (Fig. 17). Si la antera está orientada hacia fuera y la dehiscencia es longitudinal hacia el exterior, es extrorsa; si está orientada hacia adentro y la dehiscencia es longitudinal hacia el interior, es introrsa (*Lacandonia*). En otras especies las anteras se abren transversalmente (dehiscencia transversal, Ej. *Brosimum alicastrum*). A pesar de que la fuerza que abre el estomio parece ocurrir en el endotecio, esta situación es todavía motivo de discusión. La dehiscencia no siempre se produce como resultado de cambios en las capas fibrosas; en muchas anteras esta capa no existe, especialmente aquéllas que son porosida.

Las anteras con formas complejas están normalmente asociadas con tipos especiales de dehiscencia porosida, y tienen proyecciones tubulares al final de los sacos polínicos, a través de los cuales es liberado el polen. Las anteras con aperturas estrechas y alargadas pueden tener una válvula. Este tipo de dehiscencia es valvular y ocurre en Hernandiaceae (*Hernandia stenura*), Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*) y Monimiaceae (*Mollinedia*, *Siparuna*) (Fig. 17). La válvula abre en la base y se proyecta hacia fuera y hacia atrás, empujando la masa de polen hacia fuera (Flores, 1999). El número y distribución de las válvulas tiene un valor taxonómico en Lauraceae.

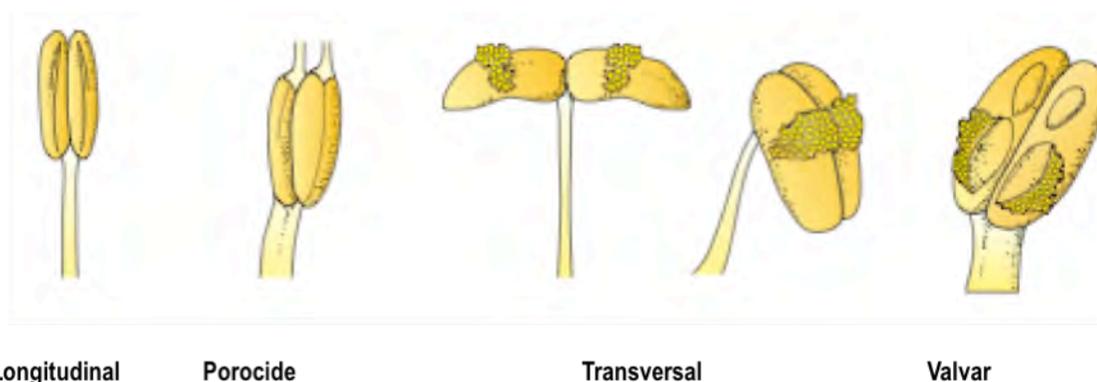


Figura 17. Dehiscencia de las anteras

Óvulo

El óvulo típico está formado por nucela (megasporangio), tegumento(s), calaza y funículo (Fig. 18). La nucela ocupa la parte central del óvulo y está rodeada por los tegumentos. Estos dejan un pasaje (micrópilo) para la penetración del tubo polínico. Los tegumentos protegen y nutren la nucela. Después de la fertilización, éstos forman la cubierta seminal, el rafe y la calaza. Los óvulos pueden ser bitégmicos, unitégmicos o atégmicos. En algunas Annonaceae se ha encontrado un tercer tegumento (*Cananga odorata*, *Cleistopholis patens*, *Cyathocalyx sumatranus*, *Guamia mariannae*, *Mezzetia leptopoda*, *Mezzetopsis creaghi*), localizado entre la testa y el tegmen (Corner, 1976; Kubitzki, 1993). El tercer tegumento en Opuntieae (Cactaceae) es una cubierta funicular rodeando las semillas (Flores y Engleman, 1976). El funículo es una extensión, usualmente filamentosa, que une el óvulo con la placenta. El funículo tiene una red vascular que transporta nutrientes del esporofito al megagametofito (Bouman, 1984; Flores, 1999; Maheshwari, 1950).

Frecuentemente el óvulo tiene estructuras especiales:

Hipostasa. Usualmente cupuliforme, formada por diferenciación de tejidos nucelar y calazal. Está localizada en el haz calazal y puede estar constituida

por una masa celular o una placa celular discoide. Se encuentra en los óvulos de Anacardiaceae, Bixaceae, Euphorbiaceae y Laureaceae. Es considerada una barrera física que retiene el crecimiento del embrión y un puente que conecta el haz calazal con el saco embrionario, y facilita el paso de sustancias nutritivas al saco embrionario (Bouman, 1984; Flores, 1999; Milton, 1980). Otras funciones incluyen la producción de enzimas y hormonas reguladoras del balance de agua en las semillas latentes.

Podio. Un remanente nucelar resistente a la actividad absorbente del saco embrionario. Esta estructura está situada en la base de la nucela y tiene forma de copa. Cuando se encuentra cerca del extremo micropilar recibe el nombre de epistasa. Generalmente obstruye el micrópilo después de la fertilización.

Obturador. Formado por tejido funicular, placentar o funicular-placentar. Tiene forma protuberante y está cubierto de tricomas secretores o papilas epidérmicas que funcionan como células de transferencia. La superficie del obturador se extiende hasta el micrópilo o penetra en él. Por lo general, es continuo con el tejido estigmático, ovárico y estilar, por los cuales el tubo polínico penetra. Después de la polinización el obturador se degenera (Bouman, 1984; Flores, 1999).

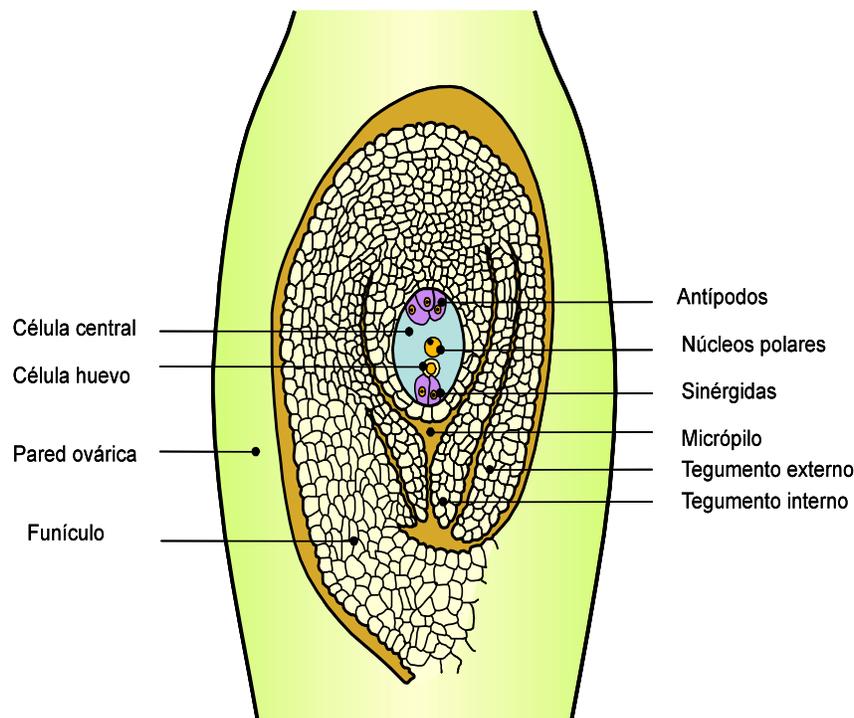


Figura 18. Óvulo bitégmico mostrando el saco común embrional en angiospermas.

Los óvulos tienen diferentes formas y grados de curvatura; atropo (ortótropo), anátropo, campilótropo, hemianátropo o anfítropo (Fig. 19). En general, el crecimiento diferencial se da en el área del funículo-calaza. Los tegumentos y la nucela son la causa de las diferentes curvaturas en los óvulos y las semillas maduras (Flores; 1999; Flores y Engleman, 1976). En algunos casos, la curvatura del óvulo durante la antesis es diferente y usualmente más pequeña que la de las semillas maduras. Después de la fertilización, el crecimiento diferencial se da en diferentes partes del óvulo y puede incrementar o disminuir su curvatura. La curvatura de la semilla está correlacionada a la forma del embrión, posición del micrópilo y la longitud del hilum.

Durante el desarrollo del óvulo, las células del arqueosporio se diferencian al formar la nucela. Directa o indirectamente, estas células originan el megasporocito, meocito o célula madre de megasporas. La última se divide meióticamente y da origen a cuatro megasporas haploides. Hay muchas variaciones en la megasporogénesis (Fig. 20), pero en muchos de los casos, sólo la megaspóra calazal es funcional. Divisiones mitóticas de la megaspóra funcional producen el megagametofito monoespórico (saco embrionario). Este tipo es común en las angiospermas. En otros casos, no se forman paredes celulares durante la segunda división mitótica, formándose una diada. Esta célula binucleada sirve como punto de partida del saco embrionario (biespórico). Hay especies en las cuales no se forman paredes durante la meiosis y se forma una coenomegaspóra con cuatro núcleos; ésta sirve

como punto de partida para la formación del saco embrionario (tetraespórico) (Bouman, 1984; Flores, 1999; Maheshwari, 1950; Willemse y Van Went, 1984).

Aproximadamente del 60 a 70 por ciento de las angiospermas tienen un saco embrionario (Fig. 21) con ocho núcleos y siete células; un huevo, dos sinérgidas, una célula central (con dos núcleos) y tres antípodas (Bouman, 1984; Eames, 1961; Flores, 1999; Willemse y Van Went, 1984). La célula huevo y las sinérgidas son células grandes y alargadas que se encuentran en el extremo micropilar del saco embrionario, formando una estructura llamada aparato del huevo. Las sinérgidas están parcialmente rodeadas por una pared gruesa en el extremo micropilar; este engrosamiento forma el aparato filiforme. La célula central ocupa una posición en la parte media del saco embrionario, y contiene dos núcleos polares o la fusión del núcleo; la pared celular es parcial y restringida a la zona calazal. La membrana celular o plasmalema tiene invaginaciones típicas de las células de transferencia en el extremo micropilar. Las antípodas son células pequeñas con una estructura variable y pueden ser efímeras o persistentes después de la fertilización. Transportan nutrientes de la nucela a la célula central y almacenan nutrientes para el futuro endospermo. Estas células también pueden tener una función secretora, que incluye la secreción de reguladores de crecimiento que controlarían el desarrollo del endospermo (Bouman, 1984; Flores, 1999; Willemse y Van Went, 1984).

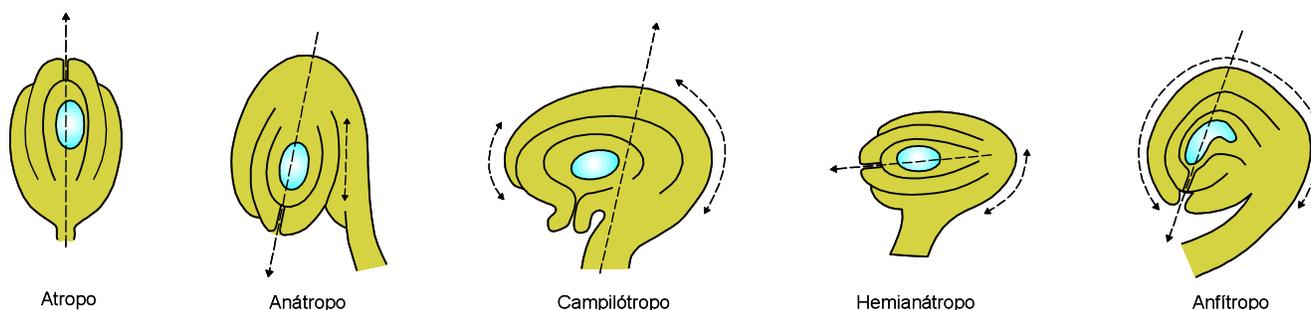


Figura 19. Tipos de óvulo (redibujado de Flores, 1994a).

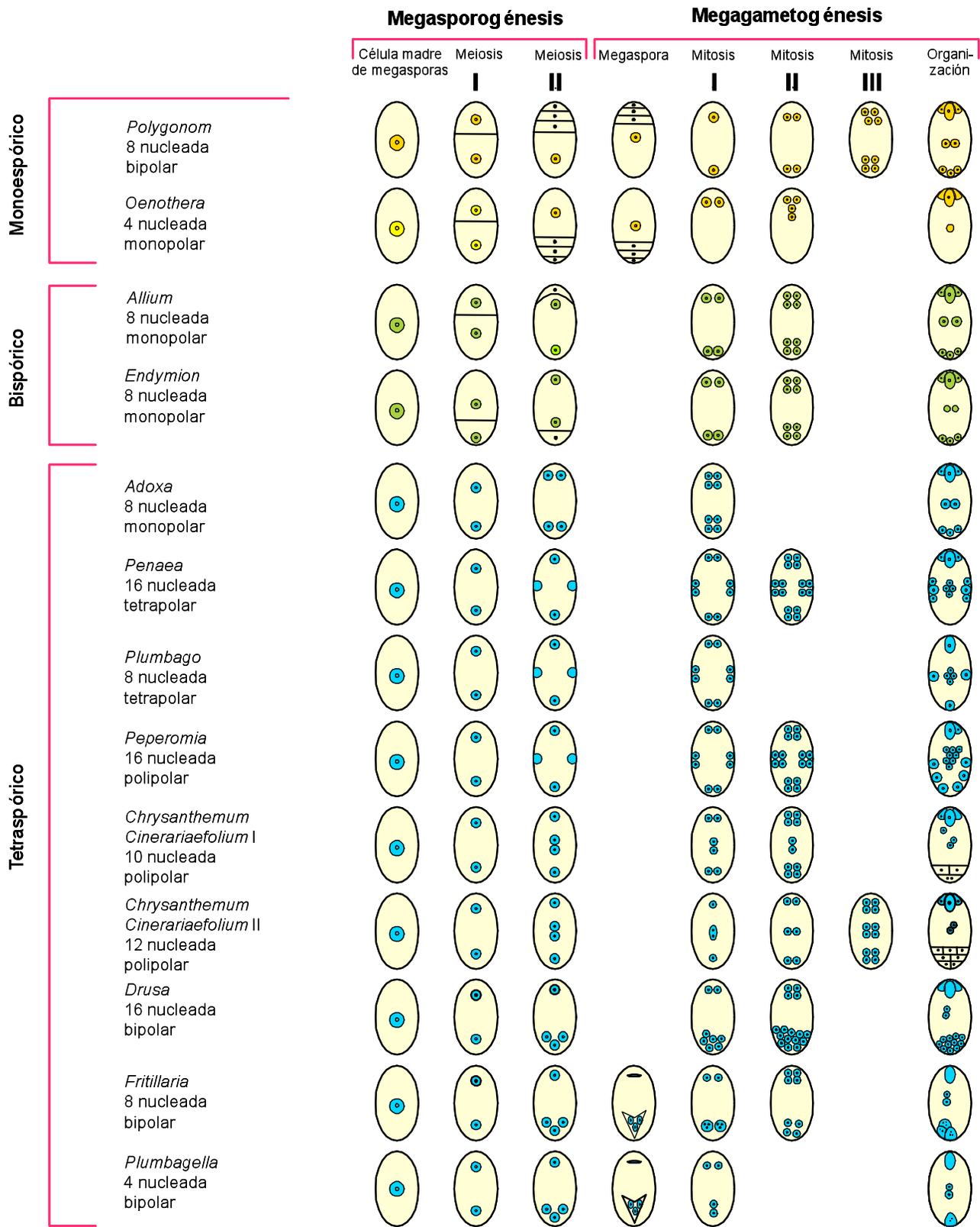


Figura 20. Representación esquemática que muestra el origen y desarrollo de los diferentes tipos de saco embrionario

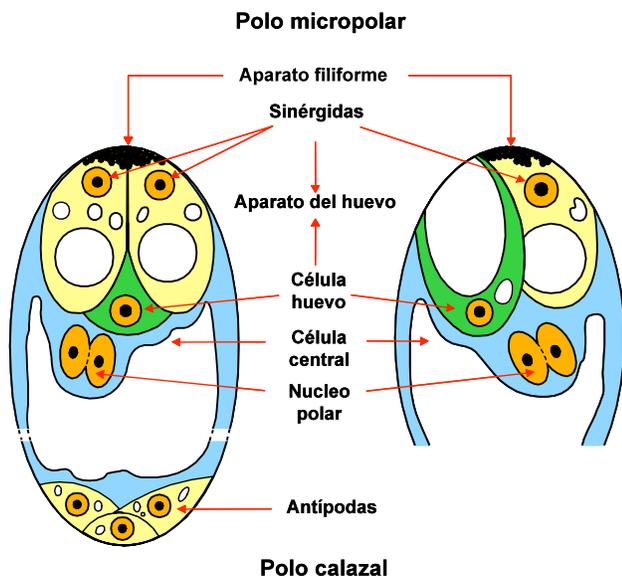


Figura 21. Saco embrionario (tipo *Polygonum*)

POLINIZACIÓN Y FERTILIZACIÓN DE LAS FLORES

VECTORES DE POLINIZACIÓN

En angiospermas, la polinización puede ser biótica o abiótica; en la mayoría de las especies participa más de un vector, por ejemplo, en *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) la polinización es diurna (aves paserinas y abejas) y nocturna (murciélagos y *Didelphis marsupialis*) (Vieira y Carvalho-Okano, 1966). La adaptación a mecanismos de polinización está controlada por numerosos principios evolutivos. La morfología floral está relacionada con el polinizador más eficiente y existe evolución adaptativa paralela entre el vector de polinización, y las especificaciones estructurales, espectrales y olfatorias de la flor (Faegri y Van der Pijl, 1971; Frankel y Galun, 1977; Gottsberger, 1993; Kalin-Arroyo, 1978).

La polinización biótica debe ser llevada a cabo por diferentes vectores como insectos (entomofilia), aves (ornitofilia) y murciélagos (quiropterofilia). Otros mamíferos contribuyen en menor grado, entre ellos prosimios, marsupiales, roedores y jirafas, reptiles como las lagartijas e invertebrados como los caracoles y babosas (malacofilia). La polinización biótica provee beneficios mutuos; el vector obtiene una recompensa (néctar, fragancia, aceites o el mismo polen), y la planta dispersa el polen (Buchman, 1987; Frankel y Galun, 1977; Walter, 1983).

Los agentes abióticos son la gravedad, el viento [movimientos o corrientes de aire (anemofilia)] y el agua [movimientos o corriente (hidrofilia)]. La

polinización por gravedad es unidimensional y en general, resulta en autogamia. La dispersión por viento es tridimensional y la dispersión por agua puede ser bidimensional si ocurre en la superficie, o tridimensional si participan gotas o volúmenes de agua (Frankel y Galun, 1977).

Los diferentes vectores de polinización están asociados con síndromes florales; éstos son grupos de características que las flores despliegan para atraer y recompensar al vector. Los medios más comunes son los colores y las fragancias (Brantjes, 1973, 1978). Por ejemplo, muchos himenópteros tienen sistemas similares de visión a color, con tres tipos de receptores (ultravioleta, azul y verde) y sólo algunas especies tienen visión tetracrómica (Menzel y Backhaus, 1989; Menzel y Sumida, 1993). El color en la flor no está restringido al perianto y puede encontrarse en las brácteas [*Bougainvillea* (Nyctaginaceae), *Euphorbia pulcherrima* (Euphorbiaceae)], estambres y gineceo. Los colores pueden producirse por refracción de la luz sobre estructuras físicas y superficies, o porque los pigmentos absorben una longitud de onda definida. Los carotenoides que son compuestos alifáticos, producen una gama de colores que varía del amarillo claro al rojo intenso; los flavonoides (antocianinas, flavonas, flavonoles, auronas) producen una gama de colores que varía del amarillo claro en las flavonas, al púrpura y azul en las antocianinas. La mayoría del despliegue de colores y de los mecanismos químicos, utiliza un número limitado de antocianinas (flavonoides), e incluye la pérdida de color de la antocianina debido a la participación de un copigmento (Gottsberger, 1993). Las antocianinas más frecuentes son la cianidina magenta, la delphinidina púrpura y el geranio rojo. Las betalainas son alcaloides que producen un grupo de colores que varía de rojo a marfil claro (Faegri y Van der Pijl, 1971; Flores, 1999). El cambio de color producido por la edad puede ser un indicador para los vectores, pero éstos no siempre discriminan sobre esta base (Gottsberger, 1993).

La producción de néctar influye en el comportamiento del vector durante el proceso de polinización. El néctar está compuesto de monosacáridos (glucosa y fructosa) y disacáridos (maltosa, melobiosa) aminoácidos y proteínas (enzimas), lípidos, alcaloides, fenoles, antioxidantes (ácido ascórbico), ácidos orgánicos, saponinas, dextrinas, agua, iones (en especial K^+) y otras sustancias inorgánicas (Baker y Baker, 1983). El néctar puede ser ingerido directamente por el vector (pájaros, murciélagos, lepidópteros, dípteros), o ser llevado al nido para alimentar las larvas (himenópteros). Una fuerte correlación existe entre la concentración de azúcares y aminoácidos en el néctar y, el tipo de polinizador

(Baker y Baker, 1983; Koptur, 1994). Además de servir de recompensa al polinizador, el néctar puede tener otras funciones; en algunas plantas sirve como sustrato para la germinación del grano de polen; en otras hay levaduras inhibidoras, presentes en el néctar que pueden inhibir la germinación del polen. El néctar también atrae insectos para proteger las plantas de depredadores; este fenómeno se encuentra presente en los neotrópicos (Bentley y Elias, 1983; Koptur, 1994; Vinson *et al.*, 1997). Flores con elaióforos ofrecen aceites (Faegri y Van der Pijl, 1971; Gottsberger, 1993). Los aceites se forman en células epiteliales en el cáliz (la mayoría de las Malpighiaceae del nuevo mundo) y liberados en forma de un exudado que es recolectado por abejas como *Centris* (Ej. *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *B. crispera*, *Bunchosia*) y Krameriaceae. Estas plantas que producen aceites son polinizadas por abejas recolectoras del aceite (Vinson *et al.*, 1997). La planta puede usar mecanismos como el tamaño de la inflorescencia, la morfología floral, los patrones de natesis, la producción de néctar y la dicogamia para restringir la recolección de polen.

Los insectos polinizadores pueden ser coleópteros [escarabajos (cantarofilia)], himenópteros (sinfitofilia), avispas (vespofilia), hormigas (formicofilia o mirmecofilia), abejas (melitofilia), moscas (miofilia, mariposas (sicofilia) y polillas (palaecofilia) (Faegri y Van der Pijl, 1971; Frankel y Galun, 1977; Gottsberger, 1993; White *et al.*, 1994). Algunos insectos tienen mecanismos para responder a las señales ópticas enviadas por las anteras. Esto confirma que los estambres y su mimetismo son señales comunes para los insectos polinizadores. Las fragancias también atraen a los insectos; por ejemplo, los osmóforos de la orquídea neotropical *Stanhopea* y otros géneros como *Clowesia* y *Polycynis*, producen aromas capaces de atraer a las abejas euglósidas (Buchman, 1987; Curry, 1987; Stern *et al.*, 1987; Williams, 1983). Estos aromas consisten de varios compuestos como son monoterpenos y bencenoides (Williams y Whitten, 1983). La producción de calor promueve la volatilización del aroma que atrae a los insectos, como se ha demostrado en numerosas especies de árboles, por ejemplo, las flores de *Annona muricata* y otras especies del género tienen respiración termogénica, la cual combinada con fragancias fuertes, atrae insectos dinástidos (Armbruster y Berg, 1994; Gottsberger, 1989a, 1989b; Kessler, 1993). Las abejas euglósidas macho (*Euglossa*, *Eulaena*) recolectan fragancias de las flores, las mezclan con secreciones glandulares labiales y, probablemente, las modifican para atraer a las hembras (Armbruster y Berg, 1994; Knudse y Mori, 1996; Whitten *et al.*, 1989; Williams y Whitten, 1983). La fragancia tiene un ciclo diario, probablemente influenciado por el

ambiente térmico (Armbruster y Berg, 1994; Knudsen y Mori, 1996; Whitten *et al.*, 1989; Williams y Whitten, 1983). Esas variaciones pueden afectar la distribución de insectos y los sistemas de apareo (Corbet, 1990). Algunos insectos pueden cambiar sus preferencias a las fragancias de acuerdo a la estación (Gottsberger, 1993; Knudsen y Mori, 1996; Walter, 1983). Las especies entomófilas usualmente tienen grandes granos de polen (>300 µm) y una exina gruesa y ornamentada, la cual facilita la adhesión de insectos a la superficie estigmática. Muchos granos de polen tienen una cubierta adhesiva o sello lipídico (Pollenkitt) (Flores, 1999; Frankel y Galun, 1977; Knox, 1984).

Los coleópteros son un grupo primitivo y la cantarofilia ha sido asociada con familias de angiospermas primitivas; sin embargo, en algunas familias como Annonaceae, Calycanthaceae, Eupomiatiaceae y Magnoliaceae, la cantarofilia se deriva secundaria y paralelamente a la especialización floral (Gottsberger, 1989a, 1989b, 1993). En esos grupos, las flores son abiertas, no tienen restricciones para el acceso de insectos y producen un exceso de órganos y tejidos que son comidos por los escarabajos (Figs. 22 y 23). Sólo en casos excepcionales las flores tienen néctar (Faegri y Van Pijl, 1971; Gottsberger, 1993; Knox, 1984). Las Myristicaceae del sudeste asiático (*Myristica*, *Horsfeldia*, *Knema*, *Gymmacranthera*) también parecen ser polinizadas por coleópteros, aun cuando tienen una estructura floral que difiere mucho de las flores de las anonáceas. Las flores son blancuzcas o cremosas, con fuerte aroma nocturno y carecen de nectaros o estructuras secretoras definidas. Son unisexuales y el perianto está fusionado y forma pequeñas urnas que restringen el acceso a los insectos; también el gineceo de las flores pistiladas tiene un sólo óvulo (Armstrong y Drummond, 1986). Curiosamente, en las Melatomataceae, cuyas flores tienen estambres con dehiscencia poriside, los coleópteros toman posición para exprimir la antera y extraer el polen.

Las flores sicófilas y palaenófilas tienen una concentración de sacarosa en el néctar que varía de uno a cuarenta por ciento; la mayor concentración se encuentra en las palaenófilas (Faegri y Van der Pijl, 1971; Gottsberger, 1993). Las mariposas tienen actividad diurna y usualmente son atraídas por flores pequeñas, con colores profundos, aroma suave y agradable. La corola tiene forma de trompeta con una base estrecha y se ubica en posición vertical. Algunas flores no son atractivas pero las brácteas son de colores intensos (*Godmania*, *Mussatia*). La antesis es diurna, aunque las flores usualmente no se cierran durante la noche (De Vries, 1985, 1988; Faegri y Van der Pijl, 1971). Las polillas son el

polinizador lepidóptero más importante del neotrópico, especialmente esfingidas con una proboscis larga que les permite alcanzar el polen con facilidad (Faegri y Van der Pijl, 1971). Las flores son blancas o con pobre coloración, aunque a veces pueden ser rojas; la corola es tubular o lobulada y mantiene una posición horizontal o colgante (*Leucocalantha*, *Tanaecium*). La antesis es nocturna, las anteras son versátiles y el aroma es dulce y fuerte (Faegri y Van der Pijl, 1971). Muchas especies tienen el síndrome del cepillo: pequeñas flores agrupadas, con muchos estambres y estigma sobre el nivel del perianto. Estas características atraen a polinizadores grandes como son las esfingidas. Entre las especies polinizadas por polillas se encuentran

Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb., *Samanea saman* (Jacq.) Merr., *Pseudosamanea guachapele* (Kunth) Harms, *Cojoba arborea* (L.) Britton y *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart, *Inga* (Fabaceae-Mimosoideae); *Cedrela odorata* y *Guarea* (Meliosaceae); *Cordia alliodora* (Boraginaceae) y *Quarariba asterolepsis* (Bombacaceae) (Bawa et al., 1985a; Koptur, 1994) (Figs. 24 y 25). *Symphonia globulifera* ha sido considerada ornitófila y polinizada por colibríes; sin embargo, la polinización es llevada a cabo por lepidópteros y los colibríes sólo remueven el néctar (Pascarella, 1992).



Figura 22



Figura 23



Figura 24



Figura 25

La melitofilia es el tipo más común de entomofilia en el neotrópico. Las abejas pueden ser generalistas o especialistas, y algunas pueden detectar diferencias en disponibilidad de polen entre diversas flores. (Gottsberger, 1993). Las familias más importantes son Anthophoridae (*Xylocopa*, *Centris*) y Apidae (abejas sociales). Con frecuencia, *Centris* poliniza flores que producen abundantes lípidos, pero

carecen de néctar (Vinson et al., 1997). En la subfamilia Meliponidae (Familia Apidae), los géneros *Trigona* son importantes; en la Subfamilia Bombinae (Familia Apidae) las abejas euglóidas son los mejores polinizadores (*Bombus*). La diversidad morfológica encontrada en el grupo hace posible la polinización de flores zigomórficas y actinomórficas (Knudsen y Mori, 1996). Árboles tropicales

polinizados por abejas incluyen *Aspidosperma megalocarpon* (Apocynaceae), *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae), *Copaifera camibar* Poveda, Zamora y Sánchez (Fabaceae), *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC., *Dipteryx oleifera*, *D. panamensis* (Fabaceae-Papilionoideae), *Laetia procera* (Poepp.) Eichler. (Flacourtiaceae), *Couratari scottmori*, *Eschweilera*, *Grias*, *Gustavia*, *Lecythis ampla* (Lecythidaceae), *Espedisia macrophylla* (Ochnaceae), y *Qualea paraensis* (Vochysiaceae) (Figs. 26 y 27).

Puesto que las Vespidiaceae tienen requisitos nutritivos elevados, en especial carbohidratos, éstas colectan néctar y lo almacenan. Casi todas las especies existentes de *Ficus* son polinizadas por avispa Agaonidae cuando ovipositan en el siconio. Varias familias de avispa pueden polinizar las especies de *Ficus* (Berg, 1989; Kerdelhué *et al.*, 1977). Dado que las hormigas (formicofilia o

mirmecofilia) requieren azúcares y proteínas, ellas colectan néctar y se comen las anteras. Se les han considerado ladronas de néctar y no es posible caracterizar el tipo de flores al que están asociadas. Las moscas y mosquitos visitan diversos tipos de flores. Las polinizadas por Vespidae son pequeñas, blancuzcas, verduscas o amarillentas, como *Anacardium excelsum* (Bertero y Balb. Ex Kunth) Skeels. *Mangifera indica* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Simarouba amara*, *Bursera simaruba* (L.), y *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae) Aubl. [*Simaroubaceae* y *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae)] (Figs. 28 y 29). El grupo tiene muchos polinizadores. El cacao (*Theobroma cacao*) es polinado por varias especies de dípteros; las flores de *Monodora myristica* son polinizadas por moscas (Kessler, 1993).



Figura 26.



Figura 27.

Las aves tanto polinizan las flores mientras comen el néctar o son oportunistas. Las flores normalmente son rojas, anaranjadas o púrpura oscuro, con tubos estrechos, una textura gruesa y carecen de olor. Las anteras son exertas o subexertas y el cáliz es largo y suelto. La polinización de las flores de *Myrrhinium atropurpureum* (Myrtaceae) ilustra un caso interesante. Las flores están agrupadas en dicasios y están situadas en ramas horizontales. Carecen de néctar y olor pero los pétalos son gruesos, carnosos, jugosos y azucarados; los pétalos cambian de color y forma durante la fase de antesis (rosado, rojo, púrpura y negro). Los estambres tienen filamentos largos (15mm) y cada antera contiene cerca de 8,000 granos de polen. El estilo es de 12 a 20 mm de longitud. La presentación del polen comienza cuando la concentración de azúcares en los pétalos es 4 ± 1 % peso/peso, y los pétalos son de un color rojo-violáceos. Este síndrome floral atrae aves paserinas, las cuales son los principales polinizadores; el color de los pétalos atrae las aves ya que es un indicador de la cantidad de azúcares, mientras que los largos filamentos exponen las anteras (Roitman *et al.*, 1997).



Figura 28



Figura 29

En los neotrópicos, los polinizadores más importantes son los colibríes (Fam. Trochilidae), a pesar de que hay otros grupos menores como son los Icteridae (Brosset y Erard, 1986; Stiles, 1985; Stiles y Skutch, 1989). La polinización a través de aves es común en epífitas y en plantas de claros del bosque y bosques secundarios (Stiles, 1985). Los colibríes son importantes vectores polinizadores en la parte superior de las cadenas montañosas (Stiles y Skutch, 1989). Las aves discriminan entre las radiaciones ultravioleta. Muchas aves tienen un sistema olfatorio que aunque débil, puede detectar olores en el ambiente que les guíen a encontrar alimento. Los pigmentos antocianídicos son un síndrome típico de flores polinizadas por aves, aunque algunas excepciones se encuentran en Australia y Nueva Zelandia (Gottsberger, 1993).

Las flores usualmente polinizadas por colibríes pueden ser inodoras y fuertemente coloreadas, siendo los colores principales el rojo, amarillo y anaranjado. La corola es tubular y algunas veces cuelga y no tiene labio o un margen dirigido hacia atrás. Hay nectarios en la base del tubo floral con abundancia de néctar. Los filamentos son rígidos o

fusionados, frecuentemente estipitados. La posición de los órganos sexuales facilita la recolecta del néctar y el polen, con la consecuente transferencia del polen de una flor a otra. La antesis es diurna (Faegri y Van der Pijl, 1971). El polen usualmente se deposita en el pico o las plumas de la cabeza de las aves. La mayoría de los granos de polen son de colores claros (blanco o amarillo claro), esféricos y lisos pulverulentos; a veces la exina tiene espínulas que permiten que el polen se adhiera a las plumas. En las Myrtaceae, el polen de forma esférica o triangular y suave, se deposita en el pico de las aves y tienen una cubierta viscosa de color café, azul o negra (Inouye, 1975; Knox, 1984). La Ornitofilia es común en las Fabaceae-Mimosoideae (algunas especies de *Inga*), Fabaceae-Papilionoideae (*Erythrina cochleata*, *E. crista-galli*, *E. poeppigiana* (Walp.) O.F. Cook), Rubiaceae (*Psychotria elata*, *Hamelia patens*) y Malvaceae (*Malvaviscus arboreus*). Los colibríes polinizan estas especies (Bawa *et al.*, 1985a). Las flores de *Vochysia* usualmente son polinizadas por abejas y mariposas, y algunas veces por colibríes (De Vries, 1988) (Figs. 30 y 31). Las aves son polinizadores diurnos de *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) (Vieira y Carvalho-Okano, 1996).

Los murciélagos nectívoros son el grupo de vectores polinizadores mamíferos más importante. Son nocturnos, ciegos a los colores y tienen un sistema olfativo bien desarrollado. Dado que su sistema de sonar es débil, los murciélagos tienen problemas volando en el follaje. Pueden usar las garras para colgarse de las flores o volar frente a las flores al igual que los colibríes. La lengua es larga y bien adaptada para extraer el néctar de las flores. Los murciélagos se alimentan de flores que producen abundante polen y néctar mucilaginoso y pegajoso. La corola es usualmente distal y el néctar está accesible (Grunmeier, 1990; Steiner, 1981). Las flores polinizadas por murciélagos normalmente se levantan sobre la copa de los árboles, o son caulifloras, colgantes (pendulifloria) o tienen pedicelos largos. La corola es acampanulada o infundibular, blancuzca, cremosa, verduzca, purpúrea o rosácea, y las flores tienen glándulas que despiden olores desagradables (ácido butírico); la antesis es nocturna. Pueden ser individuales o agrupadas en inflorescencia. El polen es transportado de una flor a otra en el pelo de los murciélagos, el cual tiene escamas parecidas a las del abdomen de las abejas (Eisenberg, 1989; Vogel, 1968).



Figura 30.



Figura 31.



Figura 33



Figura 32

Familias de plantas como las Bombacaceae son polinizadas primariamente por murciélagos (Ej. *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand, *Pachira quinata* (Jacq.) Dugand, *Ceiba pentandra* (L.) *Pachira aquatica* Aubl., *Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lam.) Urb. (Fig. 32). Un gran número de Bignoniaceae (*Crescentia cujete* L., *Amphitecna sessilifolia*), Capparidaceae (*Capparis*), Caryocaraceae (*Anthodiscus chocoensis*, *Caryocar costaricense*, Donn. Sm.), Euphorbiaceae (*Mabea*), Fabaceae-Mimosoideae (*Inga leiocalycina*, *Parkia pendula* (Willd.) Benth. Ex Walp. y Fabaceae-Caesalpiinoideae (*Peltogyne purpurea* Pittier), son también polinizadas por murciélagos. Murciélagos e insectos esfíngidos polinizan algunas especies como *Capparis pittieri*.

La polinización por viento es difícil de detectar porque las flores son visitadas por diversos tipos de insectos y otros polinizadores. La polinización por viento e insectos (ambofilia) es muy común (Bullock, 1994; Silberbauer-Gottsberger, 1990). En general, el viento es el principal vector polinizador de las especies de flores unisexuales con reducido perianto

y carencia de sustancias atractivas para las aves y otros animales (Faegri y Van der Pijl, 1971). Las anteras son expuestas y tienen filamentos largos. Los granos de polen dispersados son pequeños (± 16 a $50 \mu\text{m}$), ligeros y esféricos; la exina es fina, a veces reticulada, reticulada-estriada, equinada, escabrosa, psilada y algunas veces rugosa, germinada o discontinua, pulverulenta y no adhesiva (Bullock, 1994; Faegri y Van der Pijl, 1971). La cubierta de "pollenkitt" está restringida a los arcos de exina. La producción de polen es abundante en las especies (Bullock, 1994; Hesse, 1979; Knox, 1984; Rohwer, 1993). Condiciones que favorecen la polinización por viento incluyen la ausencia de lluvia, baja humedad relativa y buen movimiento del aire (la polinización por viento es frecuente en los bosques secos tropicales) (Bullock, 1994).

En los neotrópicos, algunas familias tienen especies que son parcial o exclusivamente polinizadas por el viento (Bullock, 1994; Kubitzki, 1993). Estas especies incluyen *Astronium graveolens* Jacq. *Tapirira guianensis*, *T. mexicana* (Anacardiaceae), *Alnus acuminata* (Betulaceae), *Terminalia amazonia*

(Combretaceae), *Bernardia*, *Croton* (Euphorbiaceae), *Quercus* (Fagaceae), *Xylosma intermedia* (Flacourtiaceae), *Alfaroa costaricensis* (Juglandaceae), *Maclura tinctoria*, *Sorocea*, *Trophis racemosa* (Moraceae), *Forestiera sp.* (Oleaceae), *Agonandra racemosa* (Opiliaceae), *Zanthoxylum* (Rutaceae), *Ulmus mexicana* (Liebm.) Planch. (Ulmaceae), *Myriocarpa longipes* y *Urera caracasana* (Urticaceae) (Fig. 33). Anemofilia está también presente entre las gimnospermas como es *Podocarpus guatemalensis* (Podocarpaceae) y *Pinus* (Pinaceae).

El polen que se dispersa por agua tiene diferente forma: granos esféricos rodeados por mucílago; granos elipsoides, en tétradas encerradas en tubos mucilaginosos; o granos filiformes sin exina y con una capa de intina parecida a la del polen terrestre (Knox, 1984).

Los árboles tropicales de las tierras bajas y las planicies tienen bajas densidades y son polinizados principalmente por animales. Los mecanismos de polinización, polinizadores y sistemas sexuales varían entre las angiospermas. Los insectos son los más comunes polinizadores y las abejas grandes o medianas son los vectores más comunes, seguidas por las polillas, avispas y otros insectos y abejas pequeñas (Bawa *et al.*, 1985a). La polinización por vectores de casi la mitad de las especies de plantas forrajeras varía en un gran rango. La mayor diversidad en los sistemas de polinización ocurre en la sub-copa, donde los colibríes e insectos esfingíodos son más activos. Los murciélagos y el viento son polinizadores menores. Los sistemas de polinización son más uniformes en la copa, donde las abejas e insectos menores son dominantes.

Muchos árboles tropicales tienen flores bisexuales compatibles (hermafroditas perfectas). Algunas son deciduas (árboles pistilados y estaminados) y la polinización cruzada es obligatoria; sin embargo, el grado de incompatibilidad varía en una población (Bawa y Krugman, 1991). En manejo de bosques, el grado de cruzamiento individual es vital para determinar la calidad genética de las semillas. El grado de endogamia depende no sólo de la tendencia genética a autopolinización, sino también de la distribución espacial de los individuos (Bawa y Krugman, 1991).

La dispersión desde el sitio de origen promueve el desplazamiento genético a través de la población o hacia nuevas poblaciones. En especies con polinización cruzada, los genes paternos se mueven dos veces en cada generación, primeramente durante la polinización y segundo, durante la dispersión de semillas. Los genes

maternos se mueven sólo una vez; por lo que los genes paternos se desplazan más lejos con cada generación (Wilson, 1992).

El patrón de dispersión contribuye a la estructura de la población, al potencial del flujo genético y a la selección natural. La transferencia genética ocasional de una población a otra es importante para mantener la diversidad genética de la población receptora (Wilson, 1992). La invasión y colonización de nuevas tierras permite la formación de poblaciones monoespecíficas. Las poblaciones monoespecíficas naturales o artificiales, representan un alto riesgo de infestaciones de plagas, enfermedades y parásitos. El daño producido por el perforador de los vástagos de Meliaceae (*Hypsiphyla grandella*) en poblaciones de caoba (*Swietenia macrophylla*, *S. mahoganii*), cedro español (*Cedrela odorata*) y otras meliaceas de valor económico representan este riesgo.

POLINIZACIÓN

Factores climáticos como viento, lluvia, humedad, temperatura, intensidad de la luz y calidad del espectro, son estímulos que determinan la antesis de la flor y la actividad de los vectores polinizadores (Frankel y Galun, 1977). La consistencia o cambios continuos de estos factores, su graduación o modificación brusca de uno o varios de estos cambios, pueden retrasar o impedir la polinización. La cubierta del polen y del estigma están involucrados en el reconocimiento intercelular de señales y estímulos.

La primera interacción del polen y el estigma es la captura del polen por la superficie estigmática, que se da entre 30 y 60 segundos después del contacto inicial (Fig. 34). La cera epicuticular de la superficie estigmática y algunos aceites de la exina son colocados estratégicamente para desempeñarse como sustancias lipofílicas intercelulares, que enlazan las matrices de la exina (polen) a la cutina (estigma). La captura selectiva de granos compatibles de polen no es aparente en la interacción inicial (Ferrari *et al.*, 1985).

La segunda interacción celular es más lenta que la primera y se da sólo entre el polen y estigmas compatibles. Cuando el polen y la papila (o superficie estigmática) entran en contacto, constituyen dos superficies rígidas convexas que son tangentes entre sí (Fig. 34); las distancias macromoleculares entre ellas son largas y variables. La exina del polen y la cutina de la matriz se conectan debido a la hidrólisis y poliestratificación de las sustancias (aceites y ceras) que fueron parte del contacto inicial entre ellas. Enzimas de la cutícula (cutinasa y estearasa)

catalizan el proceso. La conexión tubular entre el polen y la superficie estigmática se establece comúnmente entre 15 y 30 minutos después de la polinización. Esta conexión tiene un diámetro doble en tamaño que el orificio dejado por el tubo polínico cuando atraviesa la cutícula. El tubo polínico se desarrolla dentro de la conexión del tubo o la ocreatina, y va a través de la cutícula del estigma (Ferrari *et al.*, 1985). La hidratación del polen y la formación de la ocreatina pueden ser inhibidas si el polen no es compatible. Los tubos polínicos de una especie muestran marcadas diferencias fenotípicas durante su crecimiento a través estilos de diferentes especies. La terminación apical muestra anomalías citológicas cuando hay incompatibilidades específicas en el estigma, estilo, o el saco embrionario.

FERTILIZACIÓN

La fertilización de las angiospermas es un proceso doble: en el primero, un esperma se une con la célula huevo dando lugar al cigoto, un proceso llamado singamia por Strasburger *et al.* (1908); en el segundo, se fusionan con los dos núcleos polares de

la célula central creando el endospermo (fusión triple).

Comúnmente el tubo polínico entra al ovario a través del micrópilo (porogamia) a través de la calaza (calazogamia), o a través de los tegumentos (pleurogamia). El esperma fertilizador de la célula huevo penetra a través del aparato filiforme. Posteriormente el esperma se desplaza a una célula sinérgida y luego a la célula huevo. La fusión entre el esperma y el plasmalema de la célula huevo resulta en un puente a través del cual, el esperma entra a la célula huevo. La fusión de un núcleo del esperma con el huevo produce un cigoto diploide; la fusión del núcleo de otro esperma con el núcleo de la célula central produce un endosperma triploide, típico en el 60 a 70 % de las dicotiledóneas (saco embrionario monospórico del tipo *Polygonum*) (Fig. 21). En los otros tipos de sacos embrionarios, el endospermo varía de 2n (tipo *Oenothera*) a 3n, en especies como *Allium* y *Adoxa*. Los restantes tipos de sacos embrionarios producen un endospermo poliploide (Flores, 1999; Maheshwari, 1950). La fertilización doble transforma el óvulo en semilla.

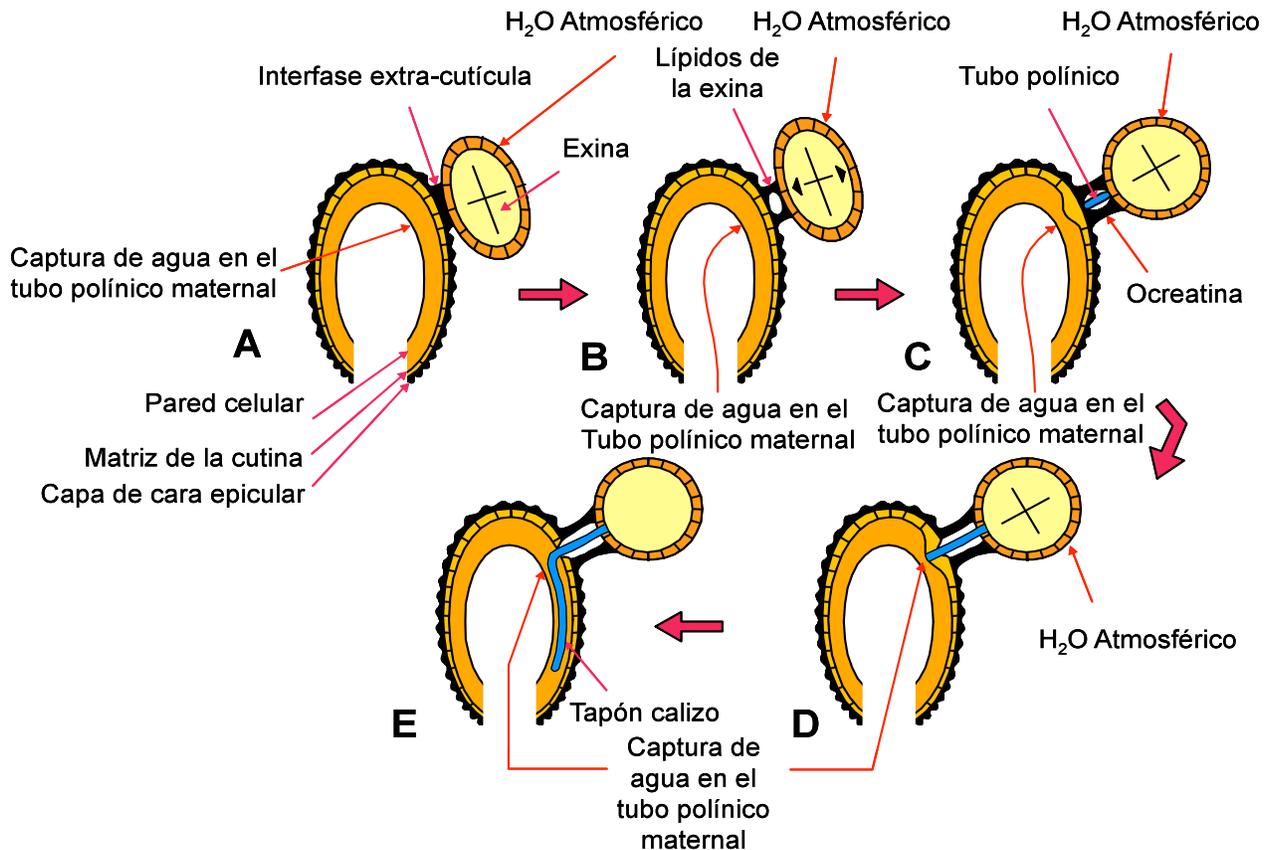


Figura 34. Interacciones del polen-estigma; A. Contacto inicial (captura del polen); B. Etapa inicial de la reacción secundaria vinculante; C. Etapa final de la reacción secundaria vinculante (emergencia del tubo polínico); D. Penetración del tubo polínico en la cutícula; crecimiento descendente del tubo polínico.

La fertilización puede ocurrir en la misma flor (autogamia), entre dos flores en un mismo árbol (geitonogamia) o entre diferentes individuos (alogamia o xenogamia). Algunas especies pueden tener autogamia y alogamia en un mismo árbol; este fenómeno es llamado alautogamia (Radford *et al.*, 1974).

ESTRUCTURA SEXUAL DE LAS GIMNOSPERMAS

Las gimnospermas, cuyo nombre significa semilla descubierta, es un grupo de plantas vasculares superiores en las cuales los óvulos y semillas no están rodeados de un carpelo. Estos son expuestos en escamas o estructuras similares, las cuales son equivalentes a los esporofitos (Foster y Gifford, 1974).

Entre las gimnospermas, las Coniferales son el grupo dominante. Las Coniferales son especies principalmente perennes, maderables y muchas de ellas tienen un valor económico. En los neotrópicos, son numerosas las especies de usos comunes y con un valor económico, incluyéndose en este grupo *Pinus oocarpa* Schiede ex Schldl., *P. montezumae* Lamb., *P. caribaea* Morelet, *P. maximinoi* H.E. Moore, *P. patula* Schiede y Schldl. y Cham., *P. ayacahuite* C. Ehrenb. Ex Schltr., *Abies guatemalensis* Rehder, *A. religiosa* (Kunth) Chltr. y Cham. (Pinaceae) y los ciprecillos (*Podocarpus guatemalensis*, *P. costaricensis*, *P. macrostachyus*, *Prumnopitys standleyi* (Buchholz y Gray) de Laub., Podocarpaceae).

Las Coniferales son predominantemente monoicas y tienen los óvulos y granos de polen agrupados en estróbilos o conos de diferentes formas y tamaños. Todas las especies de Pinaceae son monoicas, aunque algunas familias como las Cupressaceae y Podocarpaceae tienen especies monoicas y diocas (Bierhorst, 1971; Foster y Gifford, 1974; Sporne, 1965). Los estróbilos tienen un eje central con numerosos esporofilos imbricados (2n), llamados escalas o brácteas, distribuidas en un espiral cerrado (Fig. 35). Los estróbilos masculinos (androestróbilo) tienen microsporófilos; usualmente cada microsporófilo tiene dos sacos polínicos (microsporangios) en la superficie abaxial inferior. Sin embargo, *Cycas media* puede producir más de 1,000 sacos, *Zamia florindana* varias docenas, las Taxodiaceae de 2 a 9, las Cupressaceae de 3 a 6 (a veces más), las Taxaceae de 2 a 8 y las Araucariaceae de 5 a 20 (Foster y Gifford, 1974).

En familias como la Pinaceae, el estróbilo femenino (ginoestróbilo) tiene megasporófilos y cada uno tiene dos óvulos invertidos en la parte adaxial

(superior). Otras familias tienen más o menos óvulos por megasporófilos; por ejemplo, las Taxodiaceae tienen de dos a nueve y las Cupressaceae tienen dos o más, mientras que Araucariaceae, Podocarpaceae, y Taxaceae tienen un sólo óvulo (Foster y Gifford, 1974; Sporne, 1965).

Los numerosos estróbilos masculinos tienen corta vida; cuando maduran, tienen un color amarillento, purpúreo o rojizo. Los menos numerosos estróbilos femeninos también muestran variación en color. El color está determinado genéticamente y puede variar con la elevación; por ejemplo, el abeto blanco (*Abies concolor*) tiene conos de verde claro a púrpura oscuro. La morfología de los conos verdes es más común en bajas elevaciones, la morfología con conos púrpura se hace más común con el incremento en elevación (Sturgeon y Milton, 1980).

CICLO REPRODUCTIVO

La figura 36 ilustra el ciclo reproductivo en una gimnosperma. La dehiscencia de las anteras permite la liberación del polen, y una apertura en la escama del cono permite la entrada del polen. El periodo de postpolinización – prefertilización, puede durar desde varias semanas hasta años. En las especies de *Pinus*, el periodo entre la generación del óvulo y la dispersión de las semillas puede durar 2.25 años (Krugman *et al.*, 1974; Bonner *et al.*, 1994) (Fig. 37). Este periodo incluye la germinación del polen, el crecimiento del tubo polínico y la penetración de la nucela, al igual que el arqueogonio y el desarrollo de los gametos (Owens y Morris, 1990).

Polen

Los microsporangios (2n) o sacos polínicos tienen pared, tapetum (en muchas especies) y células esporógenas. Estas últimas producen las células madres de microsporas o microsporocitos, cada uno de los cuales produce cuatro microsporas (n) por meiosis. Las microsporas permanecen dentro de la pared del microsporocito por un periodo variable de tiempo, dependiendo de la especie (Figs. 36-38). Durante este periodo, la microspora se divide tres veces y forma el microgametofito o grano de polen parcialmente desarrollado. Éste tiene dos células protálicas (que mueren temprano), una célula generativa y una célula tubo. La apertura del saco polínico y la liberación del grano de polen ocurren usualmente en esta etapa.

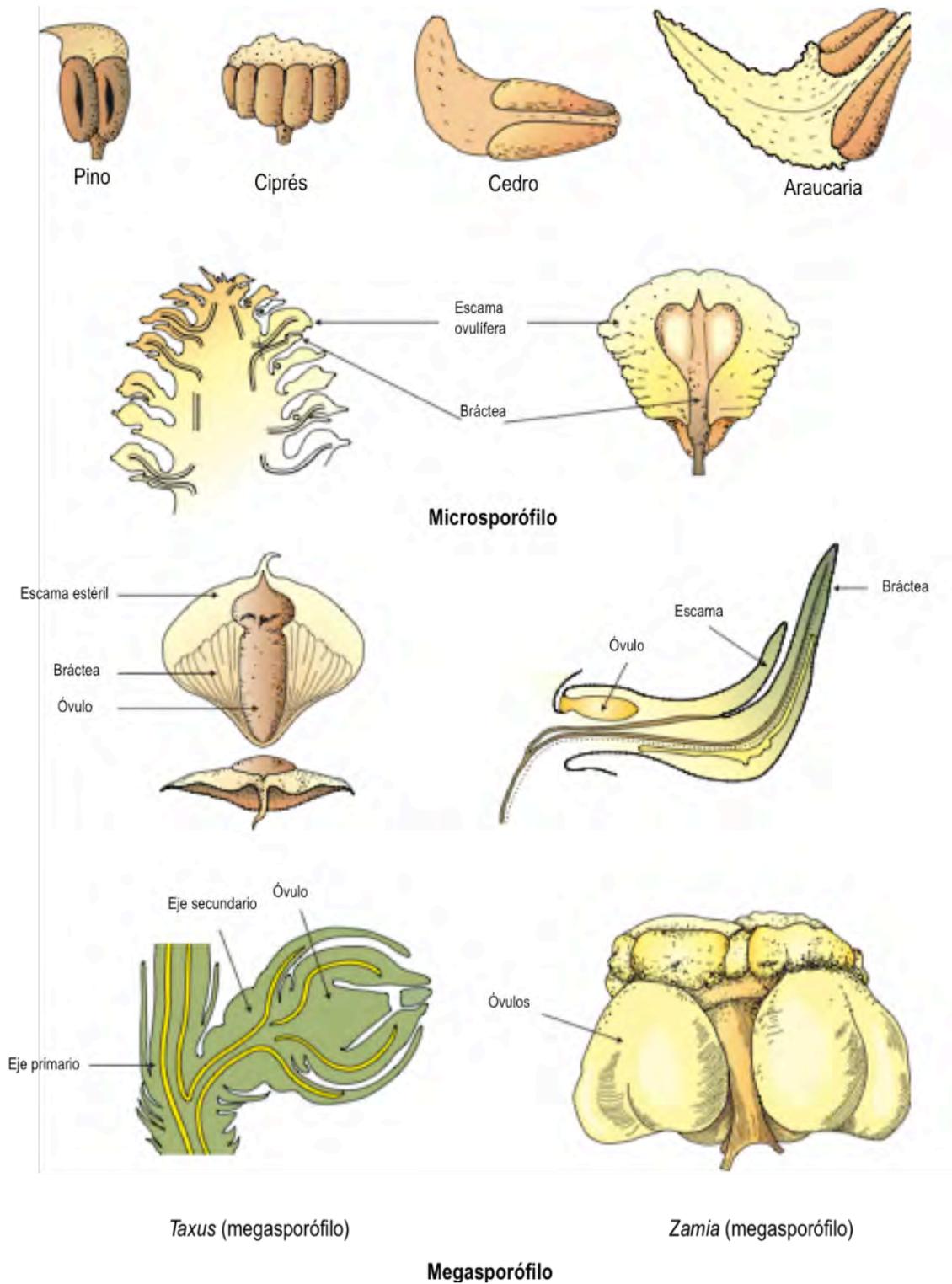


Figura 35. Micro y megasporofilo en varias gimnospermas

Después de la polinización, el grano de polen germina y desarrolla el tubo polínico, el cual penetra al arquegonio a través de la nucela, absorbiendo nutrientes de origen nucelar. Comúnmente, la célula generativa se divide durante la penetración del tubo polínico produciéndose dos o más espermatozoides. En las cicadáceas y *Ginkgo*, el espermatozoides es multiflagelado; las coníferas no tienen flagelos y son estables (Bold, 1967; Foster y Gifford, 1974; Jensen y Salisbury, 1972; Sporne, 1965). En géneros como *Pinus*,

Podocarpus guatemalensis y *Prumnopitys standleyi*, el polen tiene vesículas de aire o alas (Torres-Romero, 1988); en otros, como *Pseudotsuga*, los granos de polen son esféricos u ovales, con paredes suaves y sin alas. El polen es amarillo y abundante (Bierhorst, 1971; Foster y Gifford, 1974; Krugman et al., 1974).

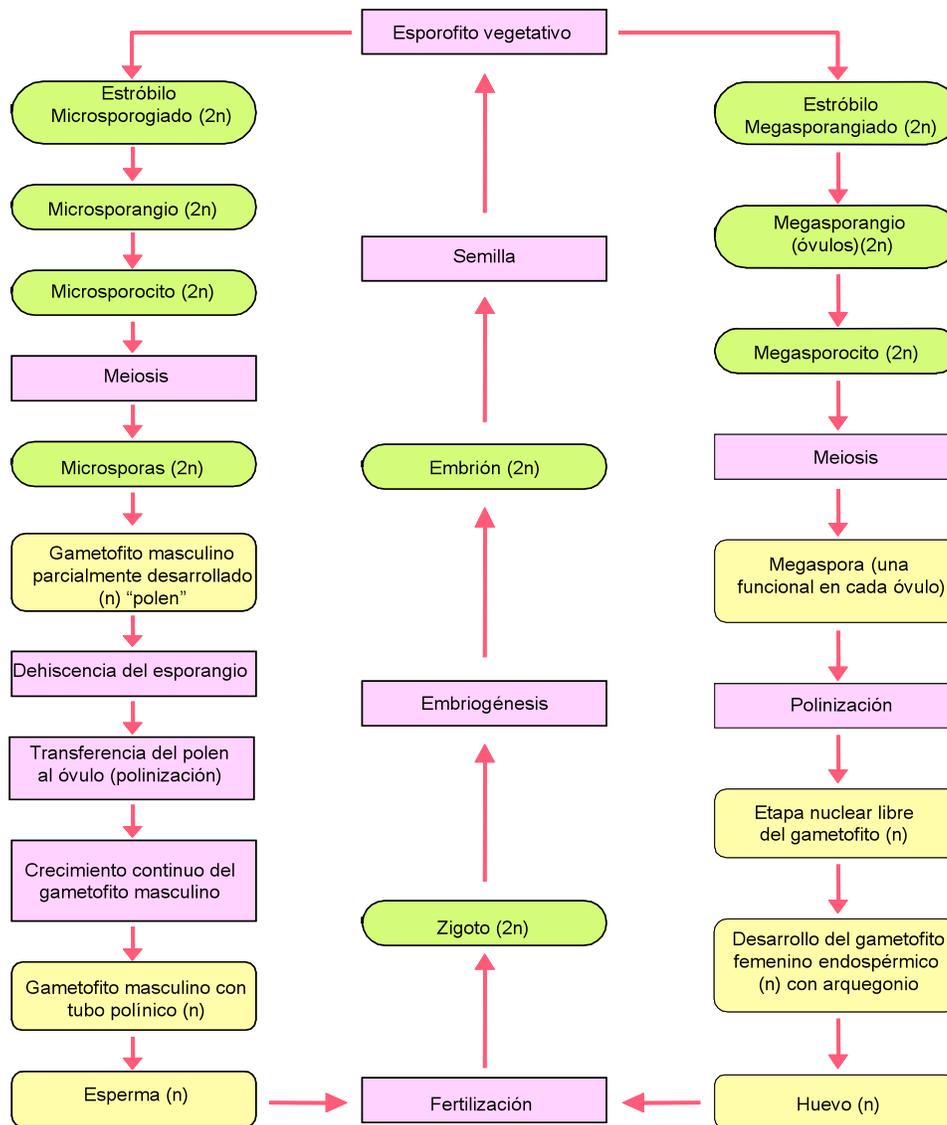


Figura 36. Ciclo reproductivo de las gimnospermas

Óvulo

El óvulo tiene un tegumento fusionado a un cuerpo multicelular llamado nucela (funcionalmente equivalente al megasporangio). En el ápex (extremo distal) el tegumento forma el micrópilo (Figs. 36-39). El extremo proximal, opuesto al micrópilo es la calaza. En el extremo micropilar del megasporangio se desarrolla un megasporocito o célula madre de la megaspora ($2n$). Por meiosis, esta célula origina una tétrada lineal de megasporas (n); sólo la megaspora interior es funcional. Dentro de la megaspora funcional, se gestan numerosas divisiones nucleares (Ej. hasta 2,000 núcleos en Pinaceae); la formación de la pared celular ocurre más tarde. Ésta comienza en la periferia y sigue hacia el centro (centrípetamente). Un megagametofito se forma y es rodeado por la pared de las megasporas, la cual frecuentemente incrementa en grosor (Sporne, 1965). Las células megagametofitas son ricas en nutrientes. Durante o después de la deposición de la pared celular, algunas células de la superficie del megagametofito, usualmente localizadas en el

extremo micropilar, forman un número variable de arquegonios (Ej. de 2 a 6 en *Pinus*; 2 en *Ginkgo* y hasta 60 en *Sequoia*). Una cubierta de células estériles encerrando y protegiendo una célula huevo, localizada en la base del canal forma cada arquegonio.

POLINIZACIÓN Y FERTILIZACIÓN

La polinización es el transporte del microgametofito endoscópico (grano de polen) parcialmente desarrollado. El estado de desarrollo en el cual ocurre la polinización en las gimnospermas varía. En muchas coníferas, taxáceas y *Ginkgo* ocurre cuando el óvulo sólo tiene células esporógenas o células madre de las megasporas (Singh y Johri, 1972). Durante la fase de prepolinización, el micrópilo está abierto y se gestan muchas divisiones celulares en el óvulo. En muchas especies, una cámara de polen se forma en el extremo micropilar por degeneración de las células nucelares (Singh y Johri, 1972).

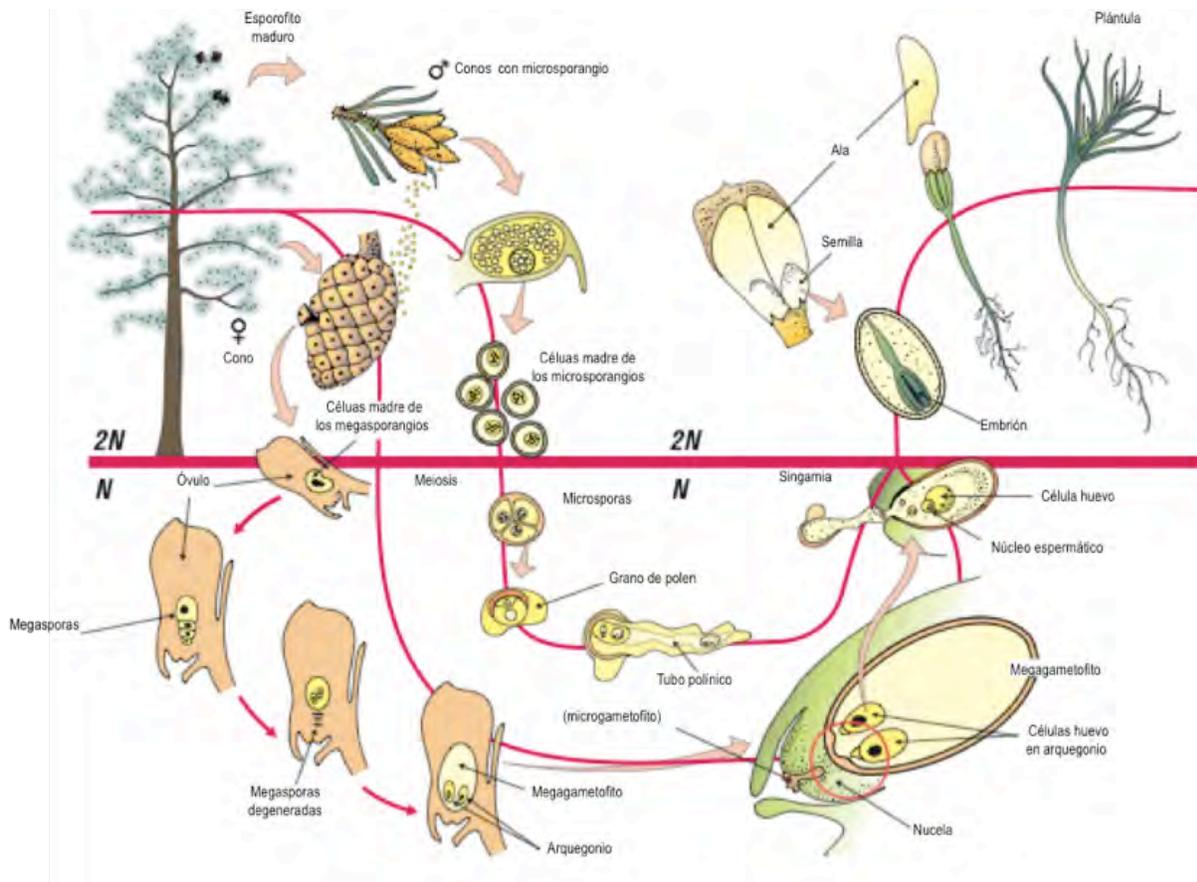


Figura 37. Ciclo reproductivo del género *Pinus*. (Tomado de Jensen y Salisbury, 1972).

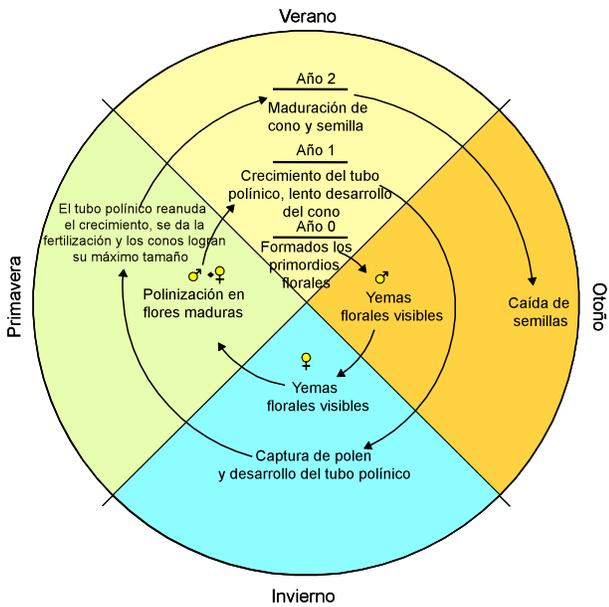


Figura 38. Ciclo de vida de las gimnospermas (*Pinus sp.*) (Tomado de Bonner, Vozzo, Elan y Land, 1994)

El viento es el principal vector polinizador. Sin embargo, algunas especies son entomófilas. Coleópteros e himenópteros son los agentes más frecuentes. Ejemplos de entomofilia incluyen *Zamia pumila* (Tang, 1987), *Macrozamia communis*

(Chadwick, 1993) y *M. riedlei* (Connell y Ladd, 1993). Los angioestróbilos de algunas Cícadas liberan un olor fuerte, el cual ayuda a atraer los insectos (Chamberlain, 1935). Muchas coníferas como *Pinus*, tiene polen adherido a los tegumentos, para luego flotar en un líquido que exuda el óvulo (gota polinizadora). Cuando la gota se evapora, el polen se moviliza a la base del canal del micrópilo en donde encuentra la célula huevo (Owens y Blake, 1985; Singh y Johri, 1972). En otras especies como *Larix occidentalis* y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, el polen es capturado y detenido por una extensión estigmática con muchos tricomas. Los tricomas producen una pequeña secreción que contribuye al desarrollo inicial del tubo polínico (Owen y Molder, 1979; Owens y Morris, 1990). El tubo polínico entra a la pared de la megaspóra y se alarga para alcanzar el arquegonio donde se establece (Foster y Gifford, 1974; Owens y Morris, 1990). Usualmente se da un largo periodo de tiempo entre la polinización y la fertilización. En este periodo el óvulo sufre varios cambios: se cierra el canal micropilar, se incrementa el tamaño y se activa la división celular del tejido esponjoso o tapetum. Este último se origina de células esporogéneas que no funcionan como células madre del polen, o de las células rodeando el tejido esporogéneo. Después, este tejido se degenera y cae (Singh y Johri, 1972).

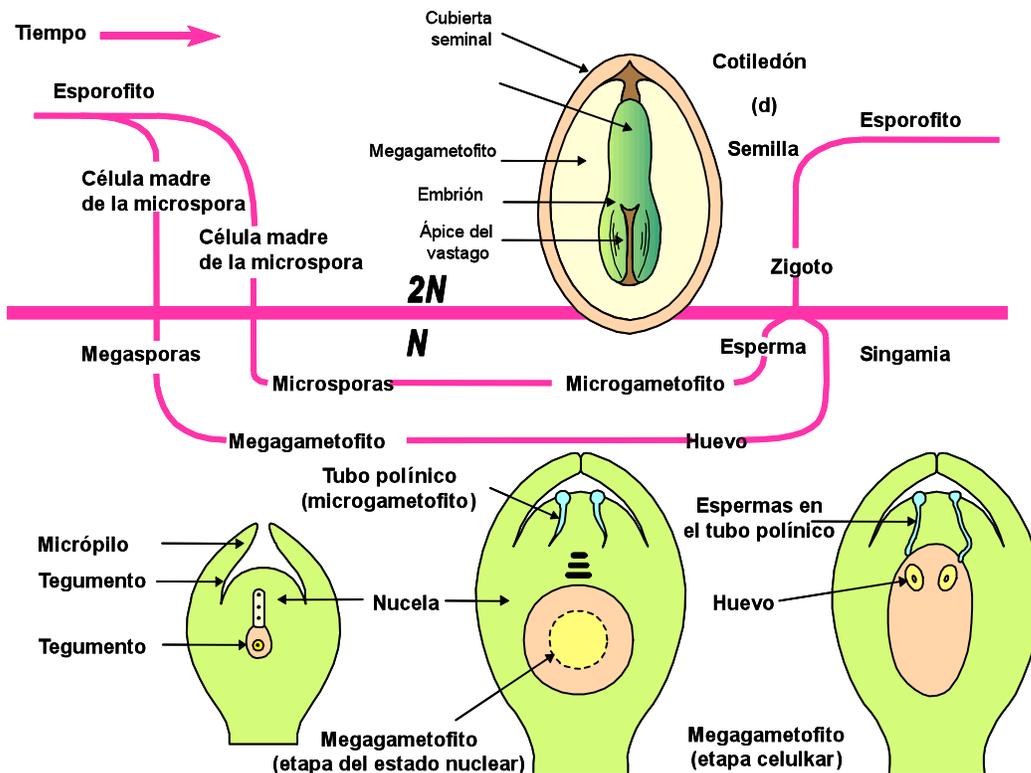


Figura 39. Desarrollo del megagametofito y la semilla de las gimnospermas (tomado de Jensen y Salisbury, 1972).

La diferencia primaria entre gimnospermas y angiospermas es que la fertilización en las primeras no es un proceso doble. La fertilización simple se da cuando un solo espermatozoide se une a la célula huevo y se desarrolla el cigoto (2n). El espermatozoide restante degenera y se forma un endospermo no verdadero. Comúnmente son fertilizadas las células huevo de varios arqueogonios sin embargo, sólo se desarrolla un embrión. El resto del material almacenado en el gametofito femenino sirve para alimentar el embrión. El óvulo es usualmente del mismo tamaño que la semilla madura. Ginkgo y las cicadáceas tienen un tubo polínico o haustorio (Sporne, 1965). Se ha reportado que la fertilización doble ocurre en algunas gimnospermas como *Ephedra*, *Gnetum*, *Thuja*, *Pseudotsuga* y *Welwitschia*; sin embargo sólo ha sido corroborada en *Ephedra nevadensis* (Friedman, 1986, 1987, 1990).

EL FRUTO

EL FRUTO DE LAS ANGIOSPERMAS

ESTRUCTURA, DESARROLLO Y MADURACIÓN.

El fruto es la estructura que contiene las semillas. Se desarrolla a partir del gineceo de la flor, el cual está frecuentemente asociado con otros órganos florales. El proceso de desarrollo del fruto tiene cuatro estadios:

- 1) Iniciación y desarrollo de la yema floral, que conduce a la formación de una flor madura, con uno o varios óvulos en el gineceo (Nitsch, 1965).
- 2) Detención de la división y alargamiento celular durante la polinización, desarrollo del tubo polínico y fertilización del óvulo (Nitsch, 1965). Después de la fertilización muchas flores cierran la corola y sufren un rápido colapso de la corola y otros órganos florales. Este colapso está asociado a un aumento en la respiración y la producción de etileno (Flores, 1999; Leopold y Kriedemann, 1975).
- 3) Eventos de postfertilización:

Crecimiento de la pared ovárica y tejidos asociados, por alargamiento celular y transformación de la pared ovárica en la pared del fruto o pericarpo.

Desarrollo de la semilla a partir del óvulo fertilizado; sin embargo, algunos frutos pueden desarrollarse sin fertilización o desarrollo de la semilla (partenocarpia). En general, el desarrollo de la semilla y marchitamiento del perianto y los

estambres ocurren simultáneamente (Flores, 1999; Leopold y Kriedemann, 1975; Nitsch, 1965).

- 4) Maduración del fruto seguida de la senescencia y algunas veces, dehiscencia y abscisión. El pericarpo puede ser más o menos diferenciado y con frecuencia muestra dos o más diferentes capas. Si estas capas son reconocibles, deben denominarse (de afuera hacia adentro) de la siguiente manera: exocarpo (epicarpo), mesocarpo y endocarpo. Estos términos son usados con fines descriptivos y no se relacionan con el origen ontogenético de las capas.

Numerosos frutos tienen patrones de crecimiento sigmoide, comenzando con un crecimiento exponencial en tamaño, el cual disminuye luego para ajustarse a un patrón sigmoidal. Otros frutos tienen un patrón de crecimiento más complejo que alternan periodos de crecimiento con intervalos de reducción o detención del crecimiento. Los frutos de muchos árboles tropicales presentan este tipo de crecimiento, al igual que algunos cultivos de drupas comestibles (Leopold y Kriedemann, 1975).

El crecimiento del fruto requiere de división celular y elongación de las células. El rango de división celular varía de un fruto a otro. Algunos completan la división durante la polinización, mientras que otros se extienden en el periodo de la postpolinización (Leopold y Kriedemann, 1975). Las reservas almacenadas en los frutos son sintetizadas en las hojas y transportadas por el floema. La existencia de tejidos haploides, diploides y tejidos triploides (esporofitos 2n, embrión 2n, pero con genoma diferente al esporofito, endospermo 3n y perispermo 2n), complica los patrones de crecimiento. Durante el desarrollo del fruto, el crecimiento diferencial sigue diferentes direcciones en diferentes partes y tejidos del fruto.

Normalmente, el crecimiento del fruto depende de, y es controlado por reguladores del crecimiento que se sintetizan en las semillas en desarrollo. Las semillas producen auxinas, giberelinas, citoquininas, ácido abscísico y etileno. La relación entre esas sustancias es variada y compleja, pero lo más importante es el balance regulador en los diferentes estadios de desarrollo (Kozłowski, 1971; Leopold y Kriedemann, 1975; Nitsch, 1965). En muchas especies con frutos que carecen de semillas, el fruto puede desarrollarse bien, por ejemplo, los frutos vacíos y los frutos llenos (sámaras) de *Terminalia amazonia* y *T. oblonga* (Ruiz y Pav.) Steud., son iguales externamente (Flores, 1999; 1994h). Generalmente, la extracción de óvulos fertilizados detiene el desarrollo de un fruto en crecimiento.

La forma del fruto comúnmente refleja la distribución interna de las semillas (Ej. *Cajobá arborea*), y la forma de la semilla normalmente refleja el número de semillas dentro del fruto [Ej. *Carapa guianensis* (Flores, 1994a), *Eschweilera panamensis*, *E. costaricensis*]. El número de semillas dentro del fruto y el tamaño final del fruto y de la semilla están correlacionados. En muchos casos, la forma del fruto refleja la presión interna ejercida por las semillas sobrecrecidas desarrollándose dentro de él; en este caso, el crecimiento del embrión está limitado por el pericarpo (Ej. *Prioria copaifera* Griseb., *Dipteryx panamensis*). La maduración del fruto es un conjunto de procesos asociados con la obtención del tamaño adecuado y la transformación cualitativa de los tejidos. Esta última comprende el suavizamiento de los tejidos como resultado de conversiones hidrolíticas de las sustancias de reserva, al igual que cambios en la pigmentación, producción de sabores, y desaparición de las sustancias astringentes (Ej. *Achras*, *Elaeoluma*, *Manilkara*, *Micropholis*, *Pouteria*, *Sapotaceae*).

Los cambios hidrolíticos en los materiales de reserva resultan en la producción de azúcares a partir de transformaciones químicas de almidón y lípidos. Las proteínas siguen una transformación opuesta; son sintetizadas durante el proceso de maduración (Biale, 1950, 1964; Sacher, 1973). Enzimas presentes en los tejidos suavizan el fruto; este proceso requiere que se tornen solubles sustancias pépticas presentes en las células.

La maduración del fruto produce cambios drásticos en la tasa respiratoria. El incremento en respiración conocido como respiración climatérica está relacionado con la concentración de etileno. Otros eventos asociados con la maduración del fruto incluyen el incremento de ácido ribonucleico (ARN) y cambios en la permeabilidad celular. El climaterio es el periodo de desarrollo de ciertos frutos (especialmente frutos carnosos) en el que ocurren muchos cambios bioquímicos que determinan la transición de crecimiento a senescencia y maduración. Estos cambios son iniciados por la producción autocatalítica de etileno (Smith y Parker, 1966).

ABSCSIÓN DEL FRUTO

La abscisión es la separación organizada de células dando como resultado la separación de tejidos; esto ocurre en hojas, flores, frutos y tallos (Leopold y Kriedemann, 1975). La abscisión ocurre durante la apertura de muchos tipos de frutos (frutos dehiscentes). La acción de los reguladores del crecimiento causa la abscisión en diferentes estadios de desarrollo del fruto. Cuando esto ocurre en la madurez, los frutos pueden contener semillas (frutos

indehiscentes; Ej. *Minquartia guianensis*, *Prioria copaifera*). Si la dehiscencia precede la abscisión, el fruto normalmente no tiene semillas (Ej. *Cedrela*).

La zona de abscisión varía en diferentes frutos; un fruto puede tener más de una zona. Por ejemplo, las manzanas tienen abscisión en la base del pedicelo, mientras que *Prunus* (ciruelas), *Calophyllum brasiliense* y *Minquartia guianensis* se separan primero en la base del fruto y luego en la base del pedicelo.

El grado de diferenciación celular en la zona de abscisión varía de un fruto a otro. La abscisión es un proceso activo que involucra la separación de las capas intermedias de la pared celular en la línea de abscisión, bajo una acción enzimática. Una celulosa y una poligalacturonasa usualmente están involucradas en el proceso. La abscisión requiere la síntesis de proteínas; Ej. el etileno estimula la abscisión e induce la síntesis de enzimas en la pared celular (Biale, 1950; Leopold y Kriedemann, 1975; Sacher, 1973; Wilson y Hendershott, 1982).

DEHISCENCIA

La ruptura espontánea del pericarpo que permite la dispersión de semillas se conoce como dehiscencia. Los métodos de dehiscencia son diversos (fig. 40). Si el ovario se deriva de un solo carpelo, el pericarpo puede romperse longitudinalmente sobre la sutura ventral (sutura que une los márgenes del carpelo), en la sutura dorsal (línea de la vena media), o en ambas suturas. En ovarios con dos o más carpelos, la separación de los tejidos ocurre en la línea (septa) que une carpelos contiguos; este tipo de dehiscencia es llamado septicida. Cuando la ruptura ocurre en la parte media del carpelo (medio del lóculo) en la vena dorsal, se llama dehiscencia loculicida. En algunos frutos la dehiscencia que se da en el anillo horizontal alrededor de todos los carpelos es conocida como dehiscencia circuncisa. La dehiscencia puede también ocurrir en uno o varios poros (dehiscencia poricida), la cual algunas veces tiene un opérculo (poricida-opercular).

CLASIFICACIÓN DE LOS FRUTOS

La organización de las flores en relación al número, distribución, grado de fusión y estructura de los carpelos, influyen en el tamaño, forma, textura y anatomía de los frutos (Flores, 1999). La clasificación de los frutos son artificiales y enfatizan ciertos factores anatómicos y biológicos, como son textura del fruto (seco o carnosos) y su dehiscencia (dehiscentes o indehiscentes). Aunque estas características son válidas con el propósito de clasificación, llevan a la yuxtaposición y duplicación de subtipos en algunos sistemas (Flores, 1999;

Foster y Gifford, 1974). El sistema de clasificación descrito en este capítulo es simple y orientado a especies de árboles. Omite subtipos que no se encuentran entre los árboles, como en el caso de las cariopsis, fruto común en gramíneas y la cipsela, común en Asteraceae. Los frutos están separados en tres categorías: simples, agregados y múltiples. Un fruto simple proviene de un solo gineceo,

monocarpelar o sincárpico; el fruto agregado se deriva de un gineceo apocárpico, cuyos carpelos conservan su identidad hasta la madurez. El fruto múltiple se deriva de una inflorescencia; esto es, de la combinación de gineceos de muchas flores, las cuales a veces son coalescentes. Si algunos de estos frutos contienen tejido extracarpelar, es un fruto accesorio (Flores, 1999; Foster y Gifford, 1974).

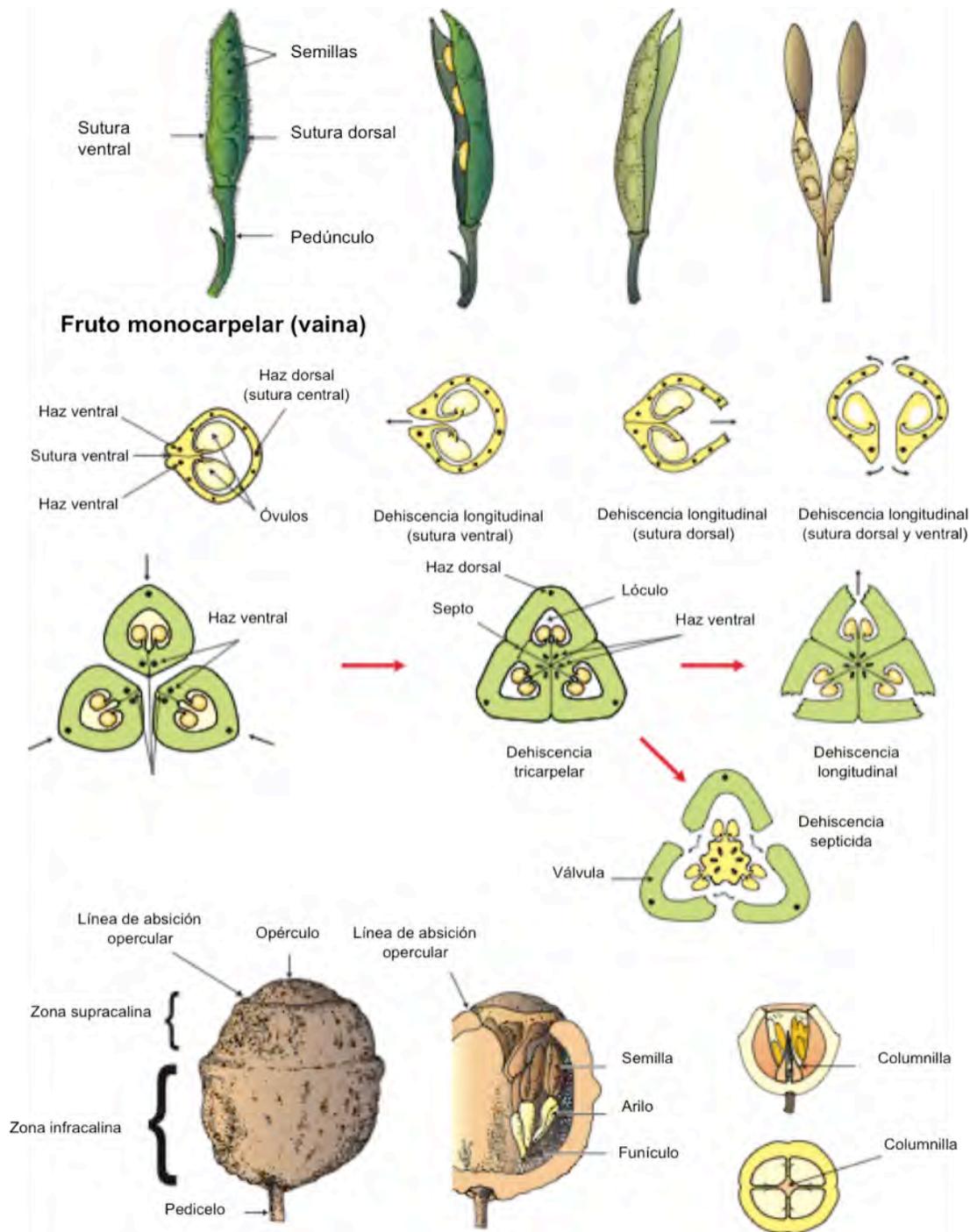


Figura 40. Tipos de dehiscencia del fruto

Frutos Simples

La textura del pericarpo se usa para categorizar los frutos simples en secos (dehiscentes e indehiscentes) y frutos carnosos.

Frutos secos indehiscentes

Son frutos que permanecen cerrados al madurar. Estos frutos usualmente se originan de ovarios en los cuales sólo se desarrolla una semilla simple; sin embargo, en algunos casos más semillas pueden estar presentes. Esta categoría incluye varios tipos de frutos (Fig. 41):

Aquenio: fruto pequeño con una sola semilla unida a la pared del fruto en un solo punto; se deriva de un ovario superior con un sólo lóculo. Ej. flor del sol (*Helianthus annuus*, Asteraceae).

Balausta: fruto con numerosos lóculos y numerosas semillas, con pericarpo coráceo. Ej. *Punica granatum* (Punicaceae).

Calibio (balano): fruto duro con un solo lóculo desarrollado en el fruto maduro (Fig. 41 y 42). El calibium deriva de un ovario inferior; Ej. Encino (*Quercus*, Fagaceae). Los encinos son tienen flores tricarpelares y triloculares, con dos óvulos por lóculo, aunque sólo un lóculo y un óvulo se desarrollan (Abbe, 1974). Los frutos del encino tienen un involucreo seco y cupulado; por esa razón, el fruto se clasifica a menudo como un fruto accesorio, bajo el nombre de cúpula o glande.

Cápsula indehiscente: se deriva de un ovario con dos o más lóculos (Fig. 41 y 43-45); Ej. *Crescentia cujete*, *Amphitecna sessilifolia* (Bignoniaceae); *Catostema fragans* (Bombaceae); *Apeiba tiboubou*, *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae) y *Simira moxonii* (Rubiaceae).

Nuez: fruto con sólo una semilla. El pericarpo es duro. Usualmente se deriva de un ovario unilocular; Ej. *Anacardium excelsum* y *A. occidentale* (Anacardiaceae). En *A. occidentale* la estructura carnosa corresponde al pedicelo (Fig. 41).

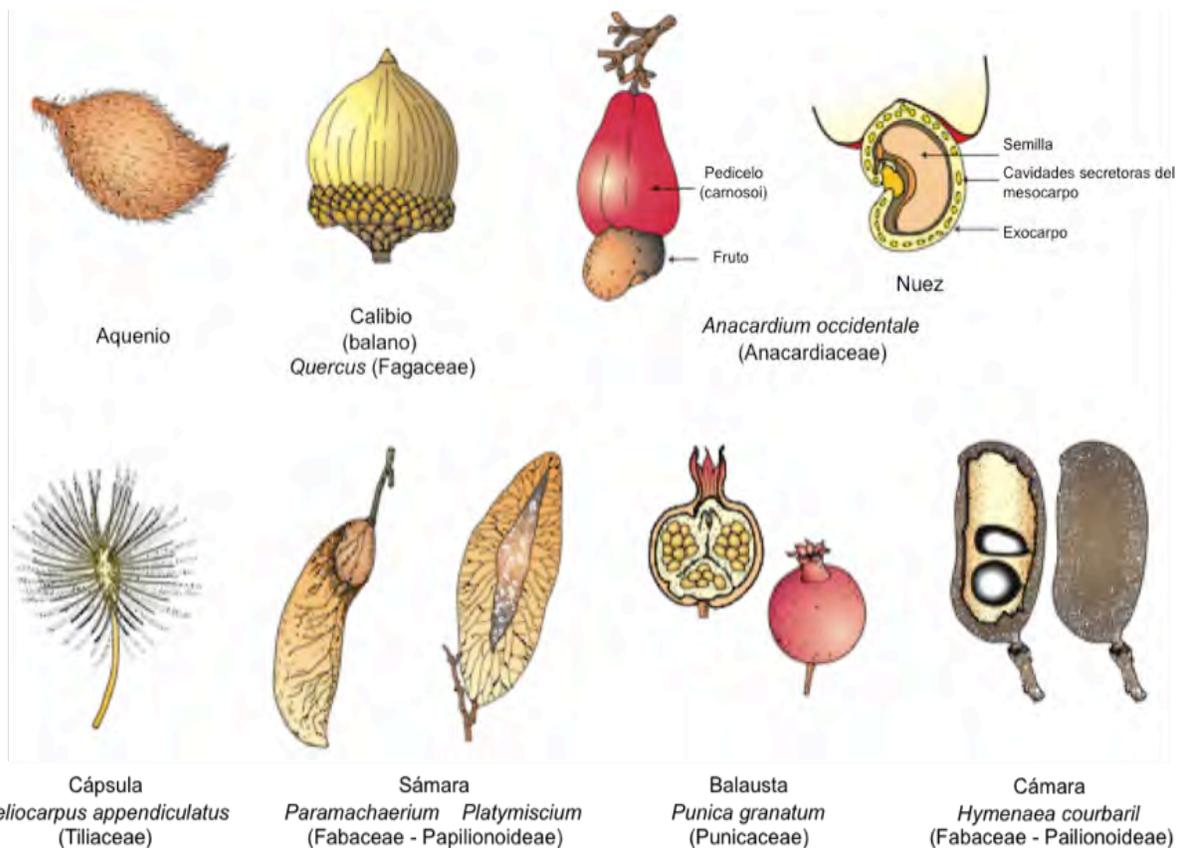


Figura 41. Frutos secos indehiscentes

Sámara: diáspora alada (Fig. 41 y 45-48); Ej. Anacardiaceae (*Astronium graveolens*), Bombaceae (*Covanillesia platanifolia*), Combretaceae (*Terminalia amazonia*, *T. oblonga*), Oleaceae (*Fraxinus uhdei* (Wenz.) Lingelsh.), Fabaceae-Caesalpinioideae (*Sclerolobium costaricense*, *Tachigali versicolor*), Fabaceae-Papilionoideae (*Dalgerbia retusa*, *Hymenolobium mesoamericanum*, *Platymiscium pinnatum*) (Jacq.) Dugand, *P. pleiostachyum*, *Myrospermum frutescens*, *Myroxylon balsamum* (L.) Harms, *Paramacharium gruberi*, *Pterocarpus bayesianii*), Polygonaceae (*Triplaris surinamensis*), y Ulmaceae (*Phyllostylon brasiliensis* Capam. Ex. Benth. y Hook f.). Algunos autores llaman la sámara de diferentes Fabaceae, como vaina samoroide.

Cámara: Es un fruto unicarpelar; indehisciente o con dehiscencia tardía. El pericarpo y la cubierta de la semilla son independientes. (Fig. 41 y 49-52). Esta forma aparece frecuentemente en legumbres y comúnmente han sido descritos como una vaina indehisciente, Ej. Fabaceae-Caesalpinioideae (*Cassia grandis*, *Hymenaea coubaril*, *Prioria copaifera*, *Tamarindus indica* L.) Fabaceae-Mimosoideae (*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.), Fabaceae-Papilionoideae (*Andira inermis*, *A. surinamensis*, *Diphysa americana* (con cámaras de aire en el pericarpo) y *Dipteryx panamensis* (dehiscencia tardía).

Frutos secos dehiscentes.

Son aquellos frutos que se abren al madurar. Los siguientes tipos se encuentran en esta categoría (Fig. 53).

Cápsula: fruto que se deriva de un ovario con dos o más carpelos. El pericarpo se abre a lo largo de líneas predeterminadas que son el resultado de tensiones en el tejido al secarse. Algunos tipos de cápsulas son:

Acrocidal: Se abre a través de fisuras o aperturas específicas, Ej. *Gossypium hirsutum*.

Circuncisa (pixidio): La cubierta se llama opérculo y la línea de dehiscencia es una circunferencia bien definida. Es común en Lecythidaceae (Figs. 53-55); Ej. *Lecythis ampla*, *Eschwilera panamensis*, *E. costaricensis* y *Couratari guianensis* Aubl.

Loculicida: Cápsula que se abre longitudinalmente en la cavidad de un lóculo

(región de la vena media) (Figs. 53 y 56-59); Ej. Tiliaceae (*Luehea seemannii*), Bixaceae (*Bixa orellana*), Bignoniaceae (*Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don, *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC., *T. chrysantha*), Elaeocarpaceae (*Sloanea faginea*, *S. latifolia*), Loganiaceae (*Placospermum buxifolium*), Meliaceae (*Guara*, *Trichilia*), Sapindaceae (*Cupania*) y Turneraceae (*Erblichia adorata*).

Porocida: Cápsula que se abre a través de poros. Si el poro tiene un opérculo, la cápsula tiene dehiscencia porocida-operculada.; Ej. *Triodanis*.

Septicida: La cápsula se abre longitudinalmente a través de septos (Figs. 53 y 60-62). Es común en Meliaceae (*Cedrela*, *Carapa guianensis*, *Swietenia*), y Myristicaceae (*Virola*, *Otoba*, *Myristica fragrans*).

Folículo. Es un fruto derivado de un carpelo que se abre a lo largo de una sutura. (Fig. 63); Ej. Proteaceae (*Roupala montana*, *Macadamia integrifolia*).

Legumbre o Vaina: Fruto coriáceo derivado de un gineceo monocarpelar. Se abre a lo largo de suturas dorsales y ventrales (Fig. 53 y 64). Fruto típico de las Fabaceae-Caesalpinioideae (*Copaifera aromatica* Dwyer, *Peltogyne purpurea*), y Fabaceae-Mimosoideae (*Cojoba arborea*, *Abarema macrademia*). La dehiscencia es explosiva en *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae-Mimosoideae) y *Gliricidia sepium* (Fabaceae-Papilionoideae).

Lomento: Es una legumbre o vaina que se separa en segmentos. Cada segmento contiene una semilla (Fig. 53); Ej. *Muelleria frutescens* (Fabaceae-Papilionoideae) y *Senna skinneri* (Fabaceae-Caesalpinioideae). Esta última presenta un caso extremo de especialización; la vaina tiene constricciones profundas en los sitios de ruptura.

Esquizocarpio: Fruto que se divide en unidades o frutillas, las cuales contienen la semilla (Figs. 53 y 65-66); Ej. *Hevea brasiliensis* Müll Arg. y *Hura crepitans* (Euphorbiaceae). El mericarpo (cremocarpio, carpopodio) son las unidades; si una unidad es equivalente a medio carpelo es llamada carcélulo.



Figura 42



Figura 43



Figura 44



Figura 45



Figura 46



Figura 47



Figura 45



Figura 49



Figura 50



Figura 52



Figura 51

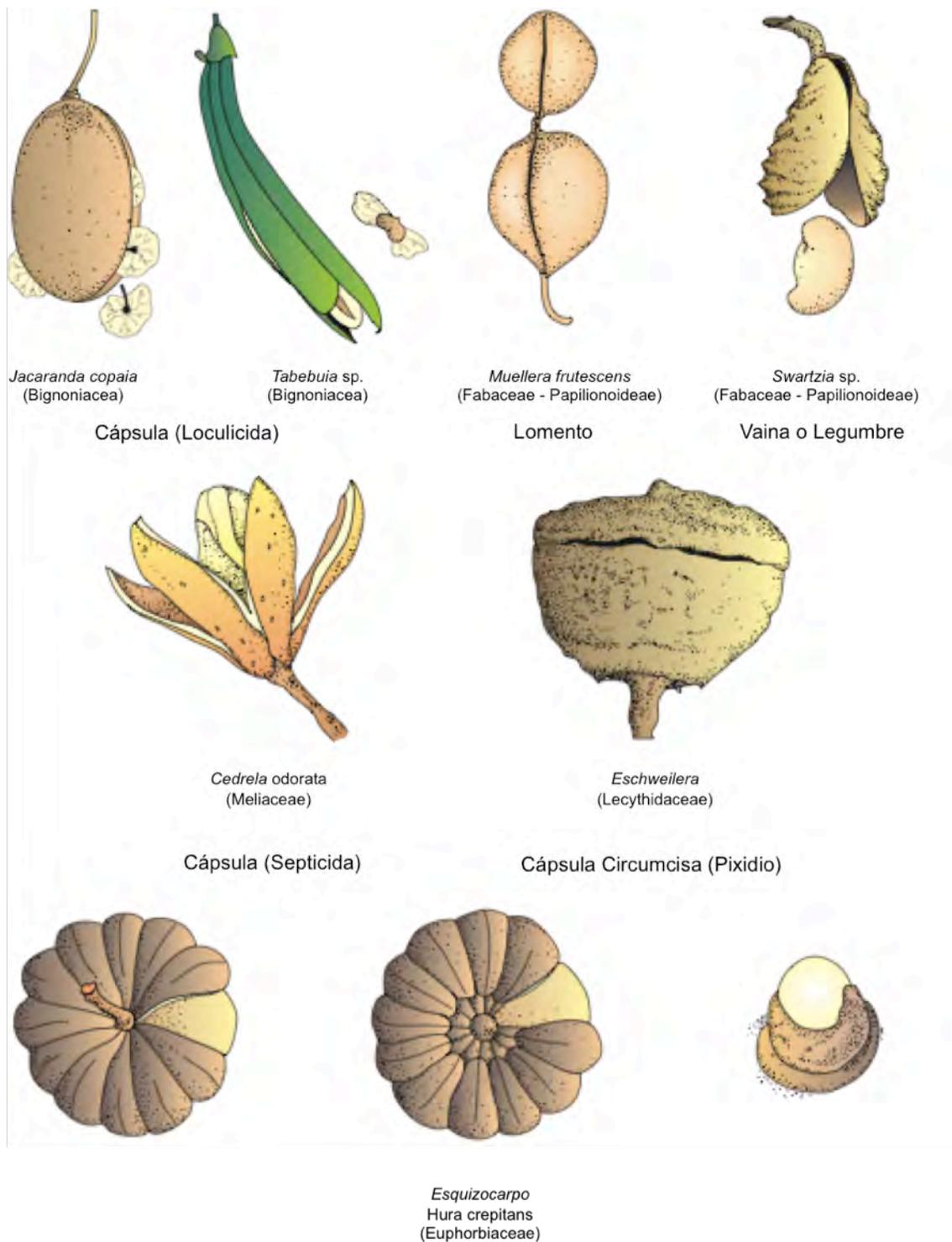


Figura 53. Frutos secos dehiscentes



Figura 54



Figura 55



Figura 56



Figura 57



Figura 58

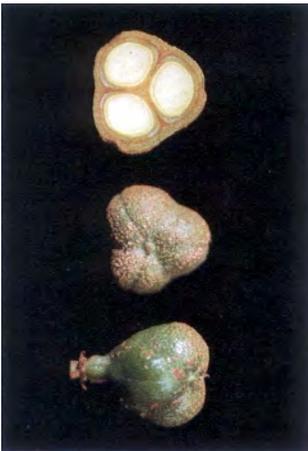


Figura 59



Figura 61



Figura 62



Figura 60



Figura 63



Figura 64

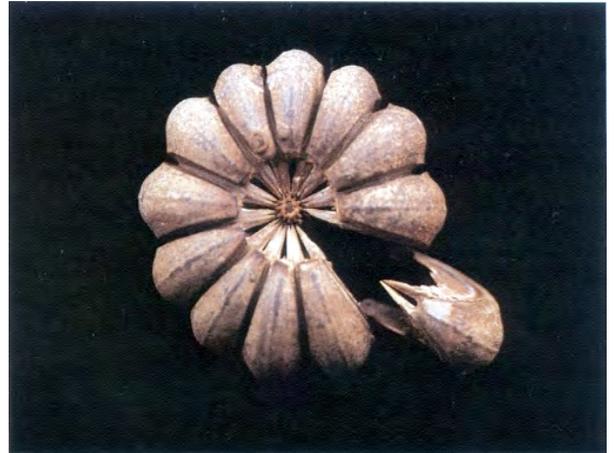


Figura 65



Figura 66



Figura 68



Figura 69



Figura 70

Frutos carnosos

Estos frutos se derivan de un gineceo monocarpelar o multicarpelar (Fig. 67). El pericarpo tiene tejido carpelar o extracarpelar (hipantio, perianto, androceo, pedúnculo, brácteas) (Fahn y Werker, 1972). El pericarpo puede ser carnoso en las partes internas o externas; en algunas frutas ambas zonas son carnosas. En algunos frutos la placenta y las particiones de ovarios multiloculares también son carnosas. Las principales frutas carnosas son:

Pomo: Fruta derivada de un gineceo con dos o más carpelos y un ovario inferior. El receptáculo y el hipantio son adnatos al ovario y forman la mayoría del tejido carnoso. El endocarpo es cartilaginoso (Fig. 67); Ej. Rosaceae (*Pyrus malus*, *Pyrus communis* y *Cydonia oblonga*).

Baya: Fruto con un pericarpo succulento (Figs. 67-70), Ej. Myrtaceae (*Psidium friedrichstbalianum*, *P. guajava*, *Syzygium jambos*, *Myrcianthes fragans*), Clusiaceae (*Calophyllum brasiliense*, *Symphona*

globulifera), Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*, *Persea*) y Rubiaceae (*Posoqueria*).

Drupa: Fruto con un endocarpo duro (Figs. 67 y 71-73); Ej. Anacardiaceae (*Spondias purpurea*, *S. mombin*, *Mangifera indica*, *Tapirira*), Caryocaraceae (*Caryocar costarricense*), Chrysobalanaceae (*Liconia*), Euphorbiaceae (*Hyronima*), Malpigghiaceae (*Byrsonima crispera*), Olacaceae (*Minquartia guianensis*), Sapindaceae (*Melicoccus bijugatus*) y Verbenaceae (*Vitex cooperi*).

Hesperidio. Baya septada con un pericarpo grueso (fig. 67). La mayor parte del fruto se deriva de tricomas glandulares. Es típico en las Rutaceae (*Citrus*).

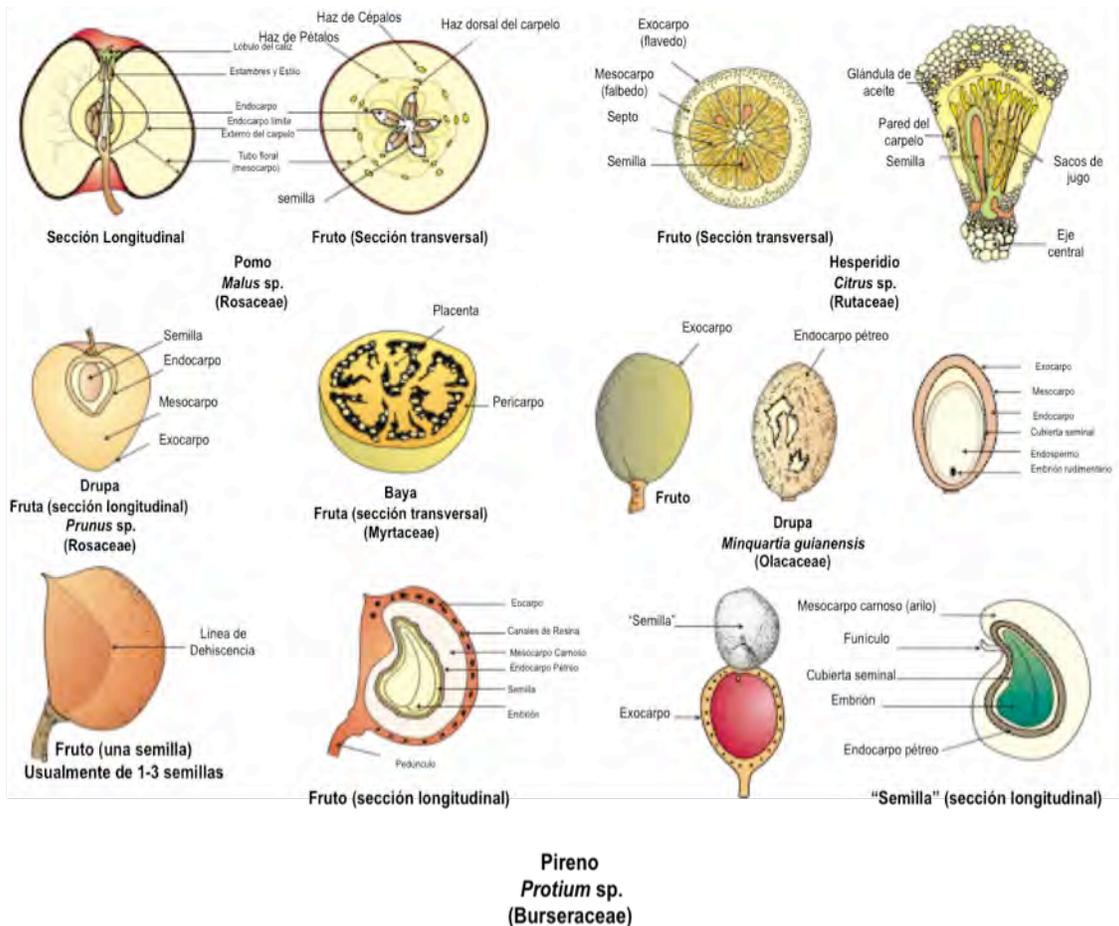


Figura 67. Tipos de frutos carnosos



Figura 71

Frutos agregados

Existen varios tipos de frutos agregados (Fig. 74):

Poliaquenio (Aquenodio, Achenecetum). Agregado de aquenios; Ej. Fresas (*Fragaria vesca*).

Polibaya (Baccario, Baccacetum). Agregado de bayas; Ej. Annonaceae (*Asimina triloba*, *Cananga odorata*, *Uvaria*). Las bayas pueden ser agregadas y sincárpicas como en *Annona reticulata*, *A. muricata*, *A. pittieri* y otras especies.

Polidrupa (Drupacetum). Agregado de drupas; Ej. *Bursera simaruba* (Burseraceae).

Polifolículo (Follicetum). Agregado de folículos; Ej. Annonaceae (*Anaxagorea crassipetala*, *A. phaeocarpa*, *Xylopiá aromática*, *X. frutescens*, *Cymbopetalum costaricense*, *C. torulosum*, *Guatteria*), y Illiciaceae (*Illisium verum*, *I. anisatum*), Apocynaceae (*Aspidosperma*, *Prestonia surinamensis*, *Stemmadenia*, *Tabernaemontana*), Magnoliaceae (*Magnolia poasana*) y Sterculiaceae (*Helicteres guazumaefolia*, *Sterculia*). *Desmopsis bibracteata* (Annonaceae) tiene folículos agregados con constricciones entre semillas sucesivas, similares a las encontradas en lomentos.

Polisámara (Samaracetum). Agregado de sámaras (Fig. 74); Ej. Aceraceae (*Acer pseudoplatanus*), Magnoliaceae (*Liriodendron tulipifera* L.), Sapindaceae (*Thouinidium dodecandrum*) y Tiliaceae (*Goethalsia meiantha*).

Frutos múltiples

Estos frutos se encuentran a lo largo de un eje simple y son usualmente coalescentes. Los más comunes son:

Bibaca. Doblemente fusionada; Ej. *Lonicera*.



Figura 72



Figura 73

Sorosis. Fruto usualmente coalescente en un eje central; se derivan de los ovarios de varias flores; Ej. Moraceae (*Artocarpus altilis*).

Siconio. Sincarpo con varios aquenios en la pared interna de un receptáculo hueco (Fig. 74); Ej. *Ficus*.

EL FRUTO DE LAS GIMNOSPERMAS

La fertilización estimula el crecimiento de los ginoestróbilos jóvenes, los cuales, en especies como *Pinus* tienen más de un año de edad. Muchos géneros tienen ginoestróbilos leñosos (*Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga*); otros tienen escamas fusionadas formando una estructura similar a una baya alrededor de las semillas (*Juniperus*). En algunas especies como *Taxus* y *Torreya*, las semillas se desarrollan en los arilos carnosos (Foster y Gifford, 1974; Krugman et al., 1974; Sporne, 1965). En *Podocarpus* y *Prumnopitys*, las escamas ovulíferas forman una cubierta carnosa llamada epimacio, la cual rodea la semilla (Fig. 75). Esta estructura puede estar parcial o totalmente fusionada al tegumento del óvulo y aún con la bráctea que subtiende las escamas ovulíferas (Sporne, 1965).

El desarrollo de la pre y post-fertilización del estróbilos, muestra facetas similares a la de los frutos de las angiospermas. Parámetros como tamaño y contenido de humedad muestran fluctuaciones diarias como consecuencia de las variaciones en los niveles de humedad, incremento del peso seco, tasas de respiración y almacenaje de carbohidratos y minerales. Sin embargo, en las últimas etapas de maduración el nivel de humedad disminuye. Hay una reducción en peso, respiración y movilización de nutrientes a la semilla. La actividad metabólica disminuye con la consecuente deshidratación y apertura de las escamas (Krugman et al., 1974; Singh y Johri, 1972).

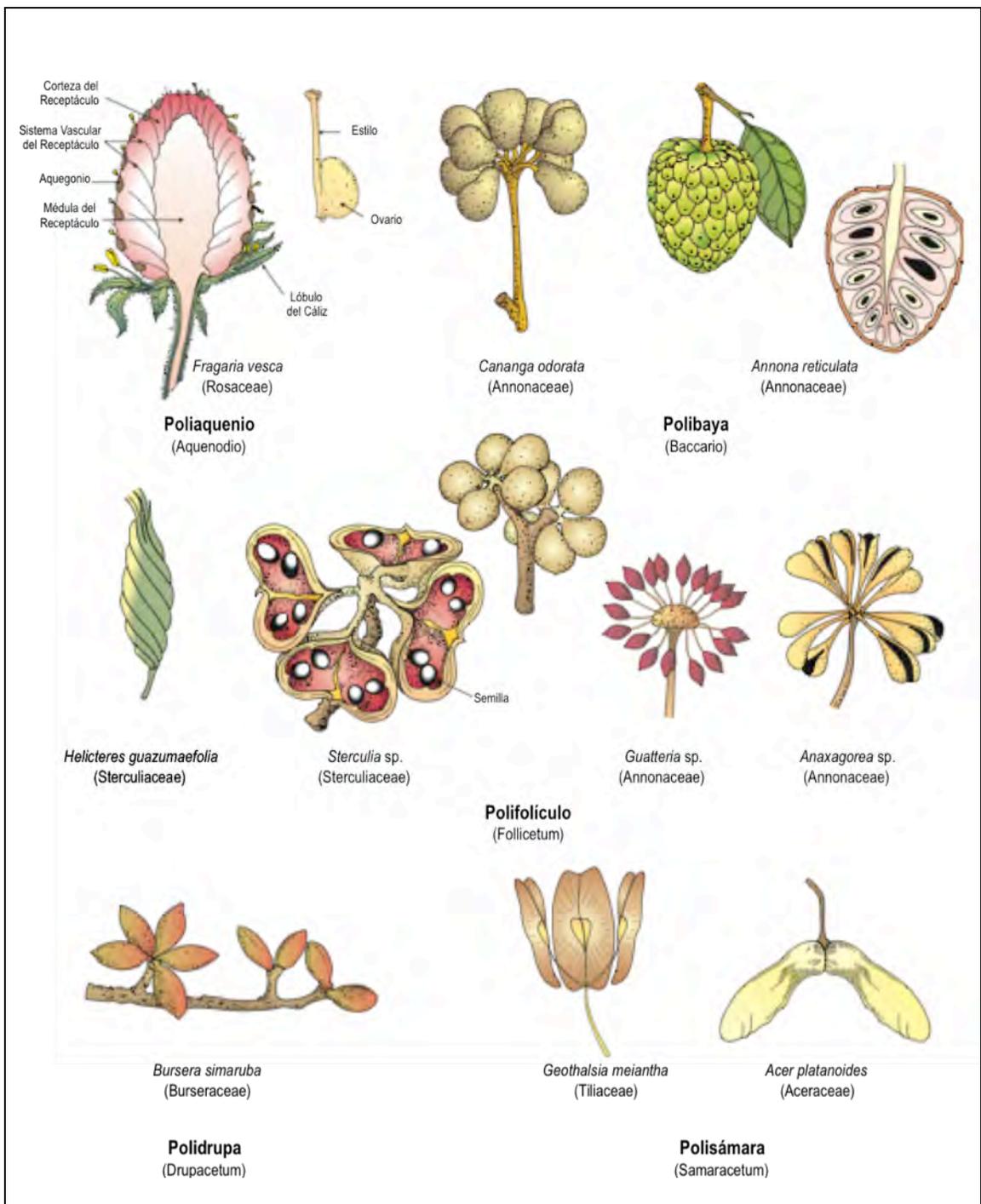


Figura 74. Frutos múltiples y agregados.

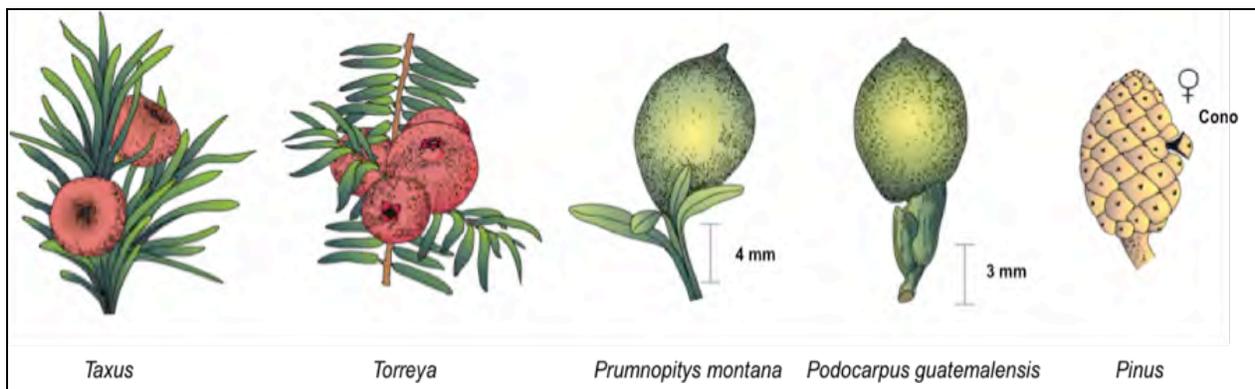


Figura 75. Frutos de diversas gimnospermas

LA SEMILLA

La semilla es el sitio donde el esporofito (embrión) se desarrolla parcialmente y el vínculo entre generaciones sucesivas. Es una etapa crítica intermediaria en el ciclo de vida de las angiospermas y gimnospermas, lo cual garantiza la propagación y supervivencia de las especies.

Las semillas son entidades dinámicas y tridimensionales, y su morfología es el resultado de procesos fisiológicos y ambientales. La configuración física (tamaño, forma, distribución y estructura tanto de los tejidos como de órganos) influencia, en diferentes etapas ontogenéticas, la naturaleza y eficiencia de las actividades funcionales.

LA SEMILLA DE LAS ANGIOSPERMAS

Desarrollo de la Semilla

El óvulo, cuyo saco embrionario fue fertilizado dos veces, es el punto de partida para el desarrollo de la semilla (Bhatnagar y Johri, 1972). En algunos casos, el proceso es largo y complicado; en otros es corto y simple.

En el desarrollo de la semilla, pueden ser identificadas tres fases funcionales:

1. Divisiones celulares producen el tejido que formará la cubierta de la semilla, el endospermo y el embrión (embriogénesis temprana); esta etapa se caracteriza por un incremento rápido en peso fresco.
2. Cambios ontogenéticos garantizan el éxito de la descendencia como una unidad independiente, a través del almacenamiento de reservas. Esto lleva a un incremento en el peso seco.
3. El secado de la maduración produce una etapa de latencia metabólica en la que se alternan el final

del desarrollo de la semilla y el comienzo de la germinación. En esta etapa, el peso fresco decrece. Muchos estudios sugieren que este periodo de deshidratación es importante para la transición de actividades desde el desarrollo de la semilla (especialmente el embrión) a la germinación y desarrollo de la plántula (Bewlwy y Black, 1982, 1994; Kermode, 1990, 1995, 1997; Kermode y Bewlwy, 1985a, 1985b, 1986; Kermode y Jiang, 1994; Kermode *et al.*, 1989).

El secado de maduración garantiza la inactivación permanente del metabolismo de la semilla durante el proceso de dispersión y el periodo antes de la germinación. Esta inactividad es provocada por la reducción del contenido de agua en el tejido, la impermeabilidad de la cubierta y la presencia de inhibidores. La influencia de estos factores varía de una especie a otra, pero muchas semillas no germinan si son removidas de la planta materna antes de esta etapa. Sin embargo, una germinación precoz puede ser inducida a través de un periodo de desecación-rehidratación (Bewlwy y Black, 1994; Kermode *et al.*, 1989). El secado de maduración detiene el desarrollo de la semilla e irreversiblemente impide la germinación y el desarrollo de la plántula. Una reducción dramática se gesta en la síntesis de proteínas almacenadas. La síntesis de reservas se detiene e inicia la síntesis de proteínas relacionadas con la germinación y desarrollo de la plántula (Ej. enzimas relacionadas con la movilización de reservas). El cambio de expresión genética parece actuar en los niveles de transcripción y post-transcripción (mARN). El secado suprime la producción de mensajes necesarios para sintetizar proteínas. Cuando las semillas se rehidratan, se incrementan los mensajes para sintetizar proteínas usadas en el desarrollo y crecimiento (Kermode y Jiang, 1994; Kermode *et al.*, 1989).

Reguladores del crecimiento presentes en los tejidos de semillas en desarrollo (ácido indolacético, AIA), giberelinas (GAs), citoquininas y ácido abscísico

(ABA) parecen estar envueltos en varios procesos. Estos procesos son desarrollo de la semilla (crecimiento: división celular y elongación) y diferenciación celular (diferencia cualitativa entre células, tejidos y órganos), incluyendo la interrupción y crecimiento antes de la germinación de la semilla; acumulación de las sustancias de reservas; desarrollo de los tejidos extraseminales (crecimiento y diferenciación celular); y diversos efectos fisiológicos en los tejidos y órganos cercanos al fruto en desarrollo (Bewley y Black, 1994).

Las giberelinas biológicamente activas muestran concentraciones altas durante el crecimiento del embrión (especialmente en la división celular) y del endospermo. El ácido abscísico juega un papel importante en el desarrollo y la maduración de las semillas. Está asociado más con la reducción del crecimiento del embrión que con su promoción; en muchos casos esta presente en la embriogénesis normal pero no en la germinación y extensión longitudinal del eje embrionario. La concentración del ácido también parece influenciar la deposición de proteínas y otras reservas y, en muchas especies, la mayor concentración de ABA coincide con la mayor tasa de síntesis de reservas (Bewley y Black, 1994). También induce la expresión de deshidrinas (LEA) lo cual es una acumulación de proteínas durante las últimas etapas de la maduración de la semilla (embriogénesis tardía). Sin embargo, las funciones completas del ABA no son bien comprendidas todavía. La expresión de las deshidrinas termina cuando la germinación comienza (Ferrant *et al.*, 1993). La pérdida de agua durante el proceso de maduración es común en muchas semillas, las cuales pueden disminuir su peso fresco a menos de un 5 a 10 %.

En zonas templadas y especialmente en los trópicos, muchas semillas no tienen secado de maduración, no tienen una reducción en el metabolismo celular y no exhiben un marcado final del estadio de desarrollo de las semillas (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b, Corbineau y Côme, 1988; Finch-Savage, 1992a, 1992b, 1996; Finch-Savage y Balke, 1994; Kermodé, 1997). Durante la dehiscencia y dispersión del fruto, el desarrollo de la semilla es seguido por la germinación-desarrollo de la semilla sin interrupción. En algunas especies, el desarrollo de la plántula ocurre cuando la semilla está aún dentro del fruto y éste está unido al árbol. Estas semillas se llaman vivíparas y se ha demostrado experimentalmente que la inhibición en su desarrollo requiere altas concentraciones de ABA (Bewley y Black, 1994). Los manglares creciendo en áreas costeras protegidas en los trópicos, son un buen ejemplo de semillas vivíparas. Especies comunes en las costas de América son *Rhizophora racemosa*

(Rhizophoraceae), *Pelluciera rhizophorae* (Theaceae), *Avicennia germinans* (L.) L., *A. bicolor* (Verbenaceae) y *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Combretaceae). *Inga paterno* Harms (Fabaceae-Mimosoideae) tiene también semillas vivíparas (Fig. 76). *Cojoba arborea* y *C. costaricensis* (Fabaceae-Mimosoideae) muestran una viviparidad incipiente (Fig. 77). Las semillas sobrecrecidas descritas por Corner (1951, 1953), parecen representar un tipo intermedio las cuales tienen un desarrollo embrionario continuo limitado por un pericarpio duro e indehiscente (*Dipteryx panamensis*, *D. odorata* y *Prioria copaifera*). En estas semillas, los cotiledones se doblan y empiezan a desfigurarse debido a que el espacio es inadecuado. La plúmula, la cual está bien desarrollada, usualmente tiene un epicótilo incipiente y varios primordios foliares en diferentes etapas de desarrollo.



Figura 76



Figura 77

Embriogénesis

El desarrollo del embrión incluye dos procesos fundamentales: el establecimiento de una precisa organización espacial de las células derivadas del cigoto (patrón de formación) y, la generación de la diversidad celular dentro del embrión en desarrollo

(citodiferenciación). Estos procesos están coordinados para desarrollar una estructura morfológica reconocible, regulada por el patrón de embriogénesis de las especies. Aunque en las plantas la mayoría de la organogénesis ocurre en la fase postembriónica, el patrón embriónico revela una coordinación del crecimiento y desarrollo durante el proceso de crecimiento (Flores, 1999; Lindsey y Topping, 1993).

Embriogénesis temprana.

El patrón de formación de la embriogénesis tiene tres niveles: patrón de organización celular, patrón de acumulación de proteína y patrón de expresión genética. (Lindsey y Topping, 1993).

El cigoto unicelular evoluciona en un embrión multicelular con órganos diferenciados y las potencialidades de una planta adulta. Esto ocurre a través de una secuencia programada de eventos (patrón de embriogénesis). En las angiospermas, el embrión está localizado en la terminación micropilar del saco embrionario. Su terminación basal está unida a la pared del saco embrionario y su eje apical mirando hacia la célula central. Después de la fertilización la célula del cigoto se polariza (establece diferencias estructurales y fisiológicas). El retículo endoplasmático y los organelos celulares se reorganizan alrededor del núcleo. Durante la mitosis, el cigoto polarizado se divide formando dos células hijas que tienen los elementos del citoplasma distribuidos diferencialmente. Este factor tiene un gran efecto en la embriogénesis. En muchas angiospermas el cigoto se divide transversalmente, produciendo una célula calazal o apical (ca) y una célula basal (cb); en algunos casos excepcionales, la división celular es longitudinal u oblicua como en el caso de las Piperaceae y Dipsacaceae (Flores, 1999; Natesh y Rau, 1984). Las células derivadas de la célula apical contribuyen a la formación de la mayor parte del proembrión y del embrión (usualmente la plúmula y los cotiledones); la célula basal y sus derivados forman comúnmente el hipocótilo y el suspensor.

Las variaciones en la orientación de la pared celular y la secuencia de división de las células en el embrión son la base para la clasificación de los tipos embrionales (Fig. 78). La separación de tipos, excepto la piperácea, se basa en el destino de la célula apical del proembrión, durante la segunda división y subsiguientes, así como en la contribución de la célula basal a los órganos embrionarios.

En el tipo onagráceo, una división vertical en la célula apical (ca) y una división transversal en la célula basal (cb) resulta en una tétrada de células formando

una "T". La **ca** y sus derivados forman la mayor parte del embrión (zona cotiledonar, meristemo apical, zona hipocotilar). La **cb** forma la corteza radical, la radícula y el suspensor. El proembrión en el tipo asteráceo se forma a través de una división vertical en **ca** y una división transversal en **cb**. En algunas taxas, la **ca** se divide en forma oblicua y cuando el cuadrante se forma, una de las células da origen a la epífisis. A través de crecimiento sucesivo, la epífisis produce el epicótilo. Las células restantes en el cuadrante desarrollan los cotiledones. En este tipo, **cb** contribuye a formar una porción considerable del embrión (región hipocotilar, corteza radical, radícula y suspensor). El tipo solanáceo forma una tétrada lineal de células. Dos células derivadas del **ca** forman la mayor parte del embrión; **cb** no se involucra en la organización del embrión, pero forma la radícula y el suspensor. El tipo quenopodiáceo tiene una tétrada lineal; **ca** produce la región cotiledonar, el meristemo apical y la mitad del hipocótilo, mientras que **cb** produce la otra mitad del hipocótilo, la corteza radical, la radícula y el suspensor. El tipo cariofiláceo difiere de los anteriores, aquí, **cb** no se divide y **ca** origina el embrión. El tipo piperáceo incluye los casos en los cuales el cigoto se divide en un plano longitudinal (Natesh y Rau, 1984).

El tiempo y los mecanismos de fijación del eje polar en el cigoto son muy importantes en la morfogénesis. El establecimiento de la polaridad y la histodiferenciación del cigoto y proembrión ocurren en la ausencia de movimiento celular, debido a la tasa y planos de división celular y la subsecuente elongación celular. Como resultado se forman las regiones que producen los meristemos apicales y radicales (Flores, 1999; Steward, 1970; Steward *et al.*, 1970). Estos cambios marcan el comienzo de la síntesis mRNA en los cigotos durante la embriogénesis temprana (Flores, 1999).

Durante las fases de cigoto, proembrión y embrional, existe una coordinación bioquímica. Existe también un patrón específico para la síntesis de proteínas, lípidos y carbohidratos, en el embrión y otras estructuras de la semilla. Los tres tipos de proteínas involucrados en la síntesis son: enzimas promotoras del movimiento de reservas; proteínas estructurales asociadas con las membranas y ribosomas y proteínas almacenadoras en las cuales el LEA o deshidrina se vuelve crítico.

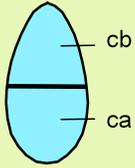
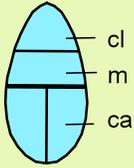
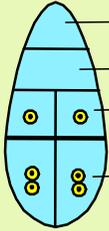
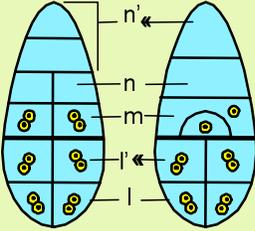
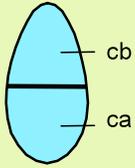
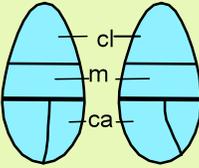
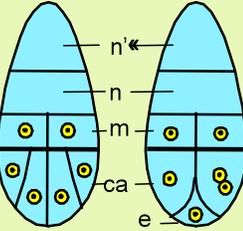
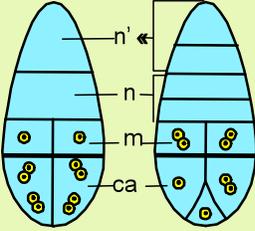
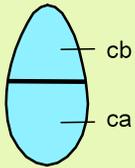
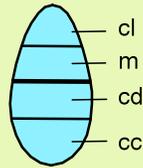
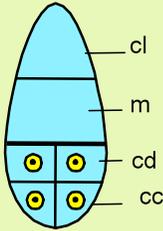
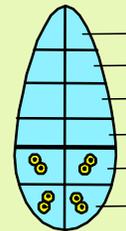
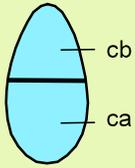
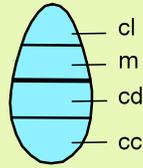
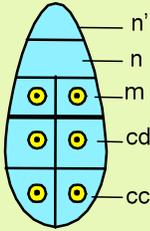
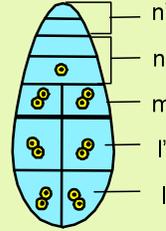
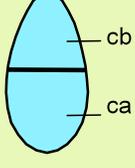
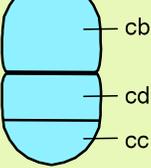
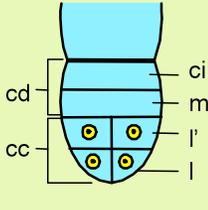
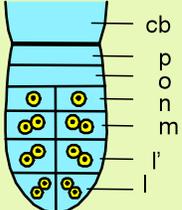
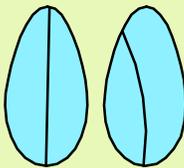
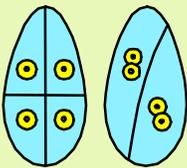
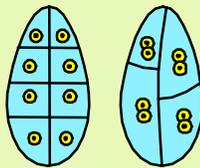
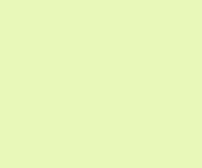
| Tipo | División I | División II | División III | División IV |
|----------------------|---|---|--|---|
| Onográceo |  |  |  |  |
| Asteráceo |  |  |  |  |
| Solanáceo |  |  |  |  |
| Quenopodiáceo |  |  |  |  |
| Cariofiláceo |  |  |  |  |
| Piperáceo |  |  |  |  |

Figura 78. Principales tipos de embriogénesis (tomado de Natesh y Rau, 1984)

La activación y expresión de los genes durante la embriogénesis, especialmente aquéllos que regulan aspectos específicos del desarrollo, son objeto de muchas investigaciones. Lindsey y Topping (1993) identificaron un gen en *Arabidopsis* que se expresa en la región basal del proembrión, cuando este último está en la etapa de corazón y en el meristemo radical cuando es un adulto. Mediante el estudio de mutaciones, los investigadores han podido probar que numerosos lugares controlan los diversos aspectos de la embriogénesis. Procesos tales como la división celular y la morfogénesis *per se*, así como el establecimiento de la polaridad del embrión y la forma del endospermo, están determinados por genes que pueden ser identificados con facilidad. La Figura 79 muestra algunas mutaciones del patrón apical-basal en *Arabidopsis* (Mayer y Shain, 1974; Mayer *et al.*, 1991). En la mutación A, la célula apical no forma la plúmula, y los cotiledones se parecen al embrión de alguna Lecythidaceae tal como *Lecythis ampla* (Flores, 1994d, 1999). Puede ser que la embriología de *L. ampla* revelará similitudes a las encontradas en la mutación A. La Figura 80 muestra las jerarquías propuestas por Lindsey y Topping (1993), en la expresión genética embrional que regulan la división celular y la citodiferenciación durante la embriogénesis.

Diferenciación del embrión

El crecimiento tridimensional del embrión inicia con la formación de paredes verticales en las derivadas de la célula apical. Divisiones posteriores en diferentes planos producen un embrión globular. En esta etapa, la diferenciación se inicia con el establecimiento de los cotiledones y epicótilos en el polo del vástago; también se distinguen la región hipocotiledonar y el polo radical con la hipófisis. Estas organizaciones no están estrictamente correlacionadas con el linaje celular o con sistemas lineales. Las regiones cotiledonar, epicotilar, hipocotiledonar e hipofisial,

son identificadas después del crecimiento y diferenciación de cada órgano incipiente. La región hipocotiledonar contribuye a la formación del eje embrional, mediante división y alargamientos celulares. Esta fase de crecimiento diferencial del embrión conduce al establecimiento de los meristemos y a una acentuación de las diferencias entre vástago y raíz (Natesh y Rau, 1984).

La histogénesis embrional en semillas que carecen de un secado de maduración es similar en sus etapas iniciales, a la de semillas que cuentan con este tipo de maduración; sin embargo, variaciones marcadas ocurren en la embriogénesis tardía. Muchas semillas sin secado de maduración son grandes, con embriones bien desarrollados como es el caso de *Aesculus hippocastanum* (Tompsett y Pritchard, 1993), *Dipterocarpus* (Tompsett, 1987), *Quercus robur* (Finch-Savage, 1992a, 1992b), *Hevea brasiliensis* (Chin *et al.*, 1981), *Calophyllum brasiliense* (Flores, 1994b), *Mangifera indica* (Corbineau y Côme, 1988; Corbineau *et al.*, 1987), y *Sclerocarya birrea* (Gamené, 1996). Otras semillas son grandes pero tienen embriones pequeños y rudimentarios como los de *Hyeronima alchorneoides* (Flores, 1993c). Todas estas semillas incrementan en peso seco hasta el momento de la dehiscencia, con poco o sin pérdida de peso fresco; sin embargo, una reducción del contenido de agua es característica de varias semillas sin secado de maduración (Finch-Savage, 1996). El crecimiento embrionario puede continuar (incremento del peso seco) después de la dehiscencia y en ausencia de agua suficiente para promover la germinación (Finch-Savage, 1996); sin embargo, en las selvas con regímenes de lluvia muy altos, las semillas o frutos (diásporas) caen al suelo húmedo, a veces inundado, y continúan hidratándose.

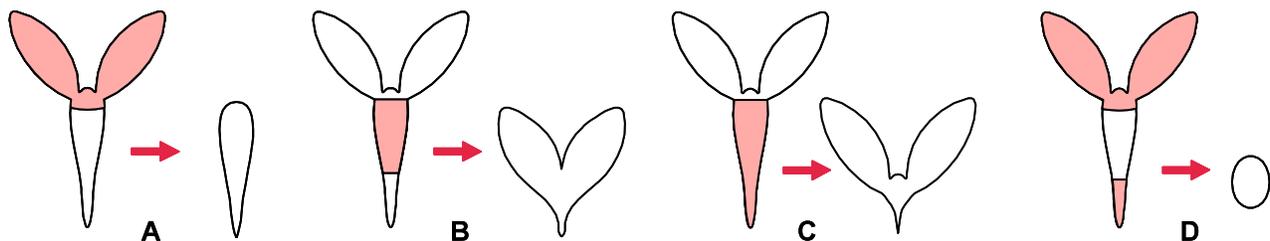


Figura 79. Origen y forma final de mutantes del patrón apical-basal (tomado de Lindsey y Toppin, 1985).

Las dicotiledóneas y monocotiledóneas tienen desarrollo embrional similar (Lakshmanan, 1972). Durante la embriogénesis temprana -desde las fases de cuadrante y octante y la formación del embrión globular-, hay similitudes en el linaje y configuración de las células en ambos grupos. Las diferencias fundamentales se originan durante la diferenciación del embrión globular. La organización del meristemo apical sigue patrones morfogenéticos completamente diferentes. En las dicotiledóneas, las células axiales que forman la epífisis tienen una tasa de crecimiento menor a la de las células circumaxiales. En las monocotiledóneas, la mitad de la célula terminal y sus derivados tienen las características de la epífisis dicotiledonaria con crecimiento lento, mientras que la otra mitad que forma el locus cotiledonario, tiene una tasa de crecimiento rápido. La posición lateral aparente del ápice del vástago en las etapas tardías,

se debe al crecimiento rápido del único cotiledón de las monocotiledóneas. El epicótilo y el cotiledón de las monocotiledóneas se originan de una misma capa de células terminales (Lakshmanan, 1972). Los dos loci se diferencian por una pared vertical en la capa terminal. La diferencia encontrada en la pared vertical en la región terminal es conspicua durante la etapa de cuadrante. (Lakshmanan, 1972). En las dicotiledóneas, las dos células opuestas al cuadrante terminal forman los cotiledones; en las monocotiledóneas, el número de células del cuadrante que da origen al cotiledón, es variable (Lakshmanan, 1972). A pesar de estas variaciones, los cambios ocurren en las diferentes etapas ontogénicas, dando como resultado un sistema morfogenético organizado, del cual evolucionarán los futuros árboles (Natesh y Rau, 1984).

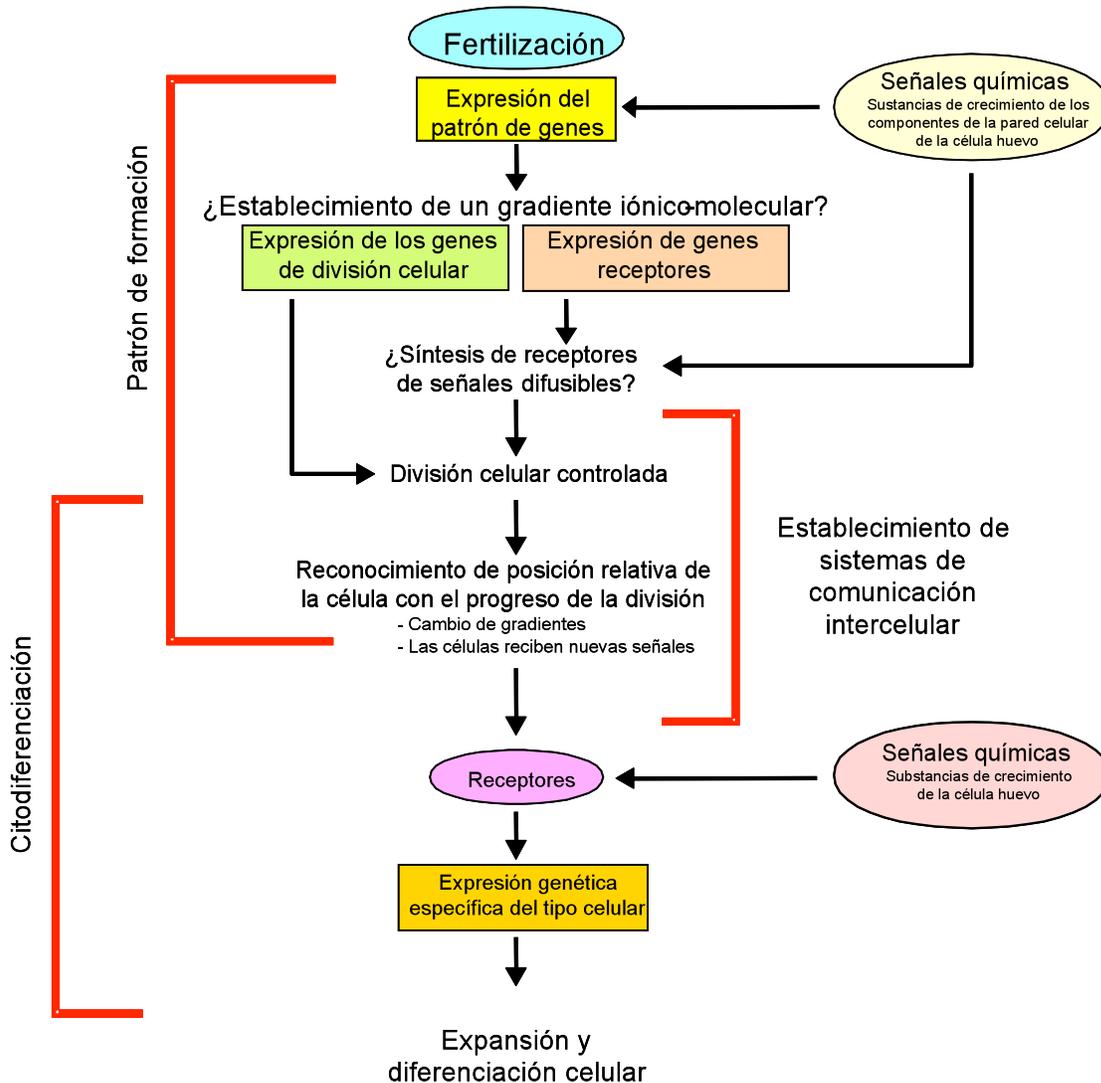


Figura 80. Jerarquías de expresión genética en el embrión

Estructura y función del suspensor

El suspensor juega un papel activo y dinámico durante la embriogénesis (Alpi *et al.*, 1975; Natesh y Rau, 1984; Newcomb, 1973; Schulz y Jensen, 1968a, 1968b, 1969; Singh y Dathan, 1972; Yeung y Cutler, 1978). El suspensor tiene un número estable de células y su tasa de crecimiento es mayor durante las etapas tempranas de la embriogénesis. En muchas especies tiene células de transferencia en el suspensor, lo que sugiere un papel activo en la absorción e intercambio de nutrientes necesarios para el crecimiento del embrión. Durante las últimas etapas de la embriogénesis, el suspensor degenera y parece ser digerido por el embrión (Natesh y Rau, 1984).

Parece ser que el suspensor realiza dos funciones: (1) la absorción de nutrientes de los tejidos somáticos circundantes y su transporte para el desarrollo del embrión (Schulz y Jensen, 1968a, 1968b, 1969); y (2) ser una fuente de nutrientes y reguladores del crecimiento del embrión (Schulz y Jensen, 1986a, 1986b, 1969). *In vitro*, el ácido giberélico puede reemplazar parcialmente el suspensor; por lo tanto, éste puede ser una fuente proveedora de reguladores del crecimiento para el desarrollo del embrión. El suspensor también contiene auxinas y citoquininas; las concentraciones de estas sustancias tiene el mismo patrón de fluctuaciones que las del ácido giberélico (Alpi *et al.*, 1975; Natesh y Rau, 1984; Yeung y Cutler, 1978).

El embrión de algunas Taxas (*Tilia*) no tiene suspensor, en otros hay una estructura reducida (*Euphorbia*, *Ruta*). Usualmente, la taxa con un endospermo haustorial no tiene suspensor, o éste es reducido y efímero. Familias como Rubiaceae tienen suspensor masivo y haustorial (Natesh y Rau, 1984). En Fabaceae, el suspensor puede estar ausente o formar estructuras masivas, filamentosas o tuberculares.

Desviaciones embriogénicas

En algunas taxas de saprófitas y parásitas, al igual que en algunos árboles forestales [Olacaceae (*Miquartia guianensis*), Myristicaceae (*Virola koschnyi*, *V. sebifera*, *Otoba novogranatensis*), Icacinaceae (*Calatola costaricensis*), Piperaceae (*Piper*, *Peperomia*)] se encuentran embriones pequeños (Fig. 81). Frecuentemente estos embriones son rudimentarios (Flores, 1992c, 1994c, 1994e, 1996, 1999). Otros casos presentan una desviación en su origen. Algunos de éstos se forman por apomixis (proceso asexual); ya sea de una célula huevo no fertilizada (partenogénesis haploide) o de otra célula del gametofito (apogamia haploide). En

muchos casos, no hay meiosis formándose un gametofito diploide, esto produce una partenogénesis diploide o apogamia diploide.



Figura 81.

Desarrollo del endospermo

La fusión de un núcleo espermático con el núcleo de la célula central forma la célula primaria del endospermo. Por medio de mitosis sucesivas, esta célula forma el endospermo. Este tejido no tiene un papel significativo en la etapa de proembrión, pero es importante para la nutrición durante el desarrollo embrionario y la germinación de la semilla. En muchas dicotiledóneas, el endospermo es reabsorbido durante la maduración de las semillas y las proteínas son acumuladas en los tejidos del embrión. Durante el desarrollo de las semillas, las interacciones entre el endospermo y el embrión son esenciales para asegurar la reproducción. La formación del endospermo, su reabsorción y la transferencia de reservas al embrión son establecidas genéticamente (Lindsey y Topping, 1993).

Se reconocen tres tipos de endospermo: nuclear, celular y helobial. El nuclear se caracteriza por numerosas divisiones nucleares libres, antes de la formación de las paredes celulares; su formación varía de una especie a otra. En muchas especies, el endospermo es consumido antes de la formación total o parcial de la pared. Las semillas de otras especies como es *Virola koschnyi*, *V. sebifera*, *V. surinamensis* y *Compsonera sprucei* tienen endosperma nuclear cuando se dispersan (Flores, 1999). Varias especies tienen endosperma haustorial (Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).

En el endospermo celular, cada división celular es seguida por la formación de la pared celular; este tipo de endospermo es frecuentemente haustorial. El endosperma helobial tiene un desarrollo diferente: la primera célula del endospermo se divide y da lugar a

un par de cámaras desiguales; usualmente la cámara micropilar es mayor. Ésta sufre divisiones celulares libres antes de la formación de la pared; en contraste, el núcleo de la cámara calazal no se divide antes de la formación del cenocito. A veces se gesta la deposición de la pared celular. El endospermo helobial es común en las monocotiledóneas (Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).

LA SEMILLA MADURA

Generalmente, la semilla madura tiene una cubierta seminal (producto de uno o ambos tegumentos), un endospermo y un embrión (Fig. 82). Algunas semillas maduras retienen remanentes del tejido nucelar llamado perispermo. El grado de desarrollo de estas estructuras, su reabsorción o pérdida durante las últimas etapas del desarrollo seminal, genera el desarrollo de estructuras distintivas asociados con diferencias fisiológicas.

Cubierta seminal

Las semillas bitégmicas tienen una testa (formada del tegumento externo) y un tegmen (formado del tegumento interno). Cada tegumento tiene su propia apertura en la terminación distal de la semilla; la apertura del tegumento externo se llama exostoma y la del interno, endostoma. El exostoma y el endostoma forman el micrópilo. Las semillas unitégmicas tienen sólo una apertura (micrópilo) y la cubierta seminal es llamada testa. En la cubierta seminal se localiza la cicatriz funicular o hilo, que indica el punto en que el funículo y la semilla se separan. Esta zona tiene diferente estructura y normalmente incluye el micrópilo. Frecuentemente, cerca de la zona hilar se encuentra una costura longitudinal (rafe), formada por tejido funicular unido a los tegumentos de la semilla. Esta se forma como resultado de una curvatura de cerca de 80°, que tiene lugar durante la ontogenia de los óvulos anátropos. La zona del hilo puede extenderse y convertirse en una parte significativa de la testa de la semilla, como en Sapotaceae (*Manilkara chicle*, *M. zapota* (L.) P., *Micropholis crotonioides*, *Pouteria congestifolia*, *P. viridis*), o puede combinar esta extensión, con la de la zona calazal (Paquicalaza), como se observa en Meliaceae (*Carapa*, *Guarea*), e Hippocastanaceae (*Aesculus*, *Billia columbiana*, *B. hippocastanum*) (Fig. 83-84). Otras semillas tienen sólo una extensión de la calaza (*Cupania glabra*). En muchas semillas se encuentra una protuberancia funicular cerca de la calaza (numerosas Cactaceae en la subfamilia Cereaneae). Un haz vascular que suple al óvulo se desarrolla a lo largo del rafe -esta característica se observa fácilmente en las semillas de Fabaceae-Papilionoideae (*Erythrina*).

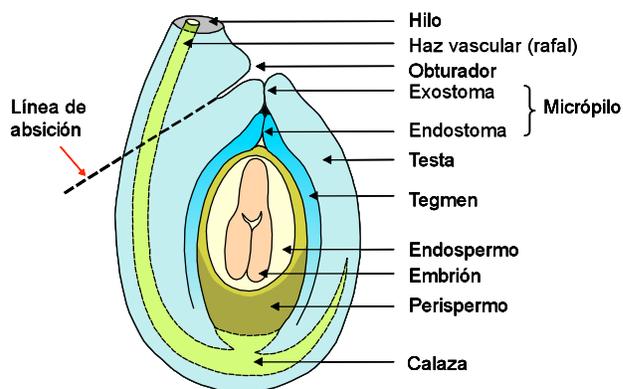


Figura 82. Semilla típica (sección longitudinal).



Figura 83



Figura 84

La testa está formada por los tejidos del tegumento y de los tejidos tanto de la calaza como del rafe. Cuando la cubierta exterior del tegumento exterior se diferencia como una capa para la protección mecánica (exotesta), la capa externa del rafe y la calaza sufren una diferenciación equivalente. Lo mismo sucede con la formación de la mesotesta (capa intermedia) y la endotesta (capa interna del tegumento exterior). En semillas pequeñas, las células del tegumento sufren mitosis esporádicamente después de la fertilización, y la

elongación y diferenciación de la capa seminal. Muchas semillas grandes tienen cubiertas complejas como resultado de muchas divisiones anticlinales y periclinales en las células de los tegumentos. Cuando las divisiones periclinales son dominantes y más capas de células se forman, el tegumento es llamado multiplicativo (Magnoliaceae, Myristicaceae, Annonaceae, Clusiaceae, Fabaceae, Bombacaceae). Si la cubierta seminal se extiende principalmente hacia la división celular anticlinal y no desarrolla más capas de células, el tegumento es llamado no multiplicativo (Corner, 1976). Frecuentemente, tegumentos multiplicativos forman cubiertas seminales con muchas capas (Corner, 1976). Las divisiones periclinales pueden ser difusas o localizadas en el tegumento externo. La testa puede ser de textura suave (*Cajuputa arborea*, *C. costaricensis*), dura (*Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman*, *Tamarindus indica*) o carnosa (*Inga*, *Guarea*, *Punica granatum*, *Carica papaya*, *Magnolia*). La testa carnosa es llamada sarcotesta. En general, el tegumento externo es la parte carnosa y jugosa; sin embargo, en *Magnolia* y otras especies similares, al igual que en *Punica granatum*, la sarcotesta se origina solamente a partir de la mesotesta. En las Connaraceae, Meliaceae y Sapindaceae la paquicalaza carnosa es similar al arilo. Puede tener lípidos, azúcares y un color atractivo.

La presencia de una mesotesta multiplicativa es común; estas capas pueden formar un aerénquima (Burseraceae, Bombacaceae, Simaroubaceae, Meliaceae, Fabaceae). Usualmente la endotesta se divide anticlinalmente. Una endotesta con capas múltiples es común en las semillas de zoocoras. En muchas especies, el tegumento interno es delgado y ligeramente especializado; en etapas tempranas esta estructura se desintegra y luego se absorbe parcial o totalmente. En casos excepcionales, se forman capas medias multiplicativas que producen el aerénquima (Ej. muchas Euphorbiaceae), sin embargo, en varias familias estas capas se desintegran durante la maduración (Boesewinkel y Bouman, 1984).

La cubierta de la semilla puede tener capas o células en grupos con aceites, taninos, cristales, mucílago, corcho o, células del esclerénquima o colénquima. El parénquima puede servir como tejido de almacenamiento, como clorénquima o aerénquima. Los taninos se forman en las vacuolas por polifenoles y sustancias de transformación metabólica difícil. La presencia de taninos sirve como requisito para el depósito de alcaloides y probablemente protege la planta contra depredadores herbívoros (insectos), patógenos (bacteria, hongos) y luz. También ellos contribuyen a un incremento en la resistencia de la

semilla y proporcionan color. Los cristales son variables en forma y son producidos a partir de oxalato de calcio, carbonato de calcio o sílice (Flores, 1999). Las células mucilaginosas se encuentran primeramente en la epidermis de las células de la exotesta. Éstas se forman por hidratación de sustancias en la pared secundaria de las células. Algunas especies de Sterculiaceae tienen sacos mucilaginosos en la testa y el tegmen. En Ebenaceae, estos sacos están restringidos al tegmen (Boesewinkel y Bouman, 1984). La secreción de mucílago (mixoesperma) parece ayudar a adherirse a los animales y a fijarse en el suelo. Otras funciones que han sido propuestas incluyen las de retención de agua, regulador de la germinación, barrera para el oxígeno, almacenamiento de sustancias de reserva y cubierta convergente (Boesewinkel y Bouman, 1984).

Las células del esclerénquima y colénquima proveen soporte mecánico. En algunas semillas, las paredes celulares impregnadas con suberina, sirven de barrera en la zona calazal y sellan la testa o capas tégmicas. Estas paredes celulares también se encuentran en los tegumentos de las semillas hidrocóricas y en las células mucilaginosas epidérmicas (Corner, 1976). Las células esclerenquimatosas (fibras o escléridas), proveen resistencia y rigidez a la cubierta seminal. Adicionalmente, la lignina protege contra el ataque de herbívoros y patógenos. Las macroesclerécidas más comunes son las células de Malpighi de la exotesta de las Fabaceae (Fig. 85). Estas células son alargadas radialmente y tienen una línea lúcida (línea clara) y en las etapas iniciales se depositan formando una pared de grosor irregular con lo que a veces es lignificado. La región apical muestra incrustaciones suberizadas reforzando la pared e influenciando la permeabilidad del agua. La línea lúcida no está involucrada en la permeabilidad de la pared celular y muestra alta densidad de microfibras de celulosa sin espacios interfibrilares. Las semillas de Rhamnaceae y Elaeagnaceae tienen una línea lúcida en la epidermis externa de la testa. La estructura está también presente en la epidermis externa del tegmen (Boesewinkel y Bouman, 1984; Corner, 1976).

Cuando la capa esclerenquimatososa se forma en la epidermis externa de la testa, la cubierta seminal es llamada exotestal. Las semillas mesotestales tienen esclerénquima en las capas medias testales; las semillas endotestales, en la epidermis interna de la testa. Si el esclerénquima se diferencia en el tegmen, las semillas son exotégmicas, mesotégmicas y endotégmicas respectivamente. En familias con frutos secos e indehiscentes o drupáceos (Ej. Anacardiaceae) hay una marcada tendencia hacia semillas con una testa ligeramente diferenciada, a veces con falta de capas mecánicas. En casos

extremos, la semilla madura no tiene una cubierta seminal, como en parásitos, algunas Apocynaceae y Rubiaceae (Boesewinkel y Bouman, 1984; Corner, 1976).

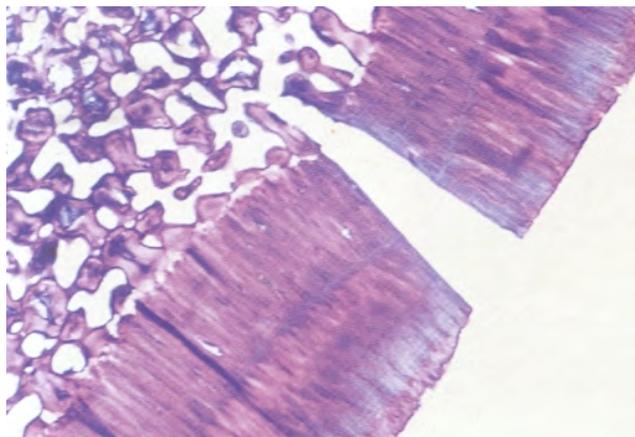


Figura 85



Figura 86

La cubierta de la semilla tiene una cutícula externa sobre la epidermis de la testa, una cutícula media entre la testa y el tegmen (si ambos existen) y una cutícula interna entre la epidermis del tegumento y la nucela (Flores, 1999). La cutícula contribuye a la impermeabilidad de la cubierta seminal (a agua y gases) y puede influenciar el metabolismo y crecimiento del embrión.

La superficie externa de la cubierta seminal tiene características de valor taxonómico. En la morfología a veces se muestra la influencia ejercida sobre el endocarpo del fruto o por estructuras arilares (Ej. Myristicaceae). Características tales como la distribución de las células, forma, superficie (pared externa cónica, papilada, reticulada, estriada, micropapilada o peluda), y ceras epicuticulares (escasas) definen la superficie externa de las semillas. En muchas especies, las semillas tienen estomas localizados en la epidermis externa de la testa.

Algunas familias como Myristicaceae, tienen semillas con un tegumento irregular que produce invaginaciones hacia dentro; estas invaginaciones penetran hasta el endospermo. Este tipo de endospermo es ruminado (Fig. 86). Las semillas con una red de lóbulos en el endospermo son laberínticas. La lobulación puede ser el resultado de la invaginación de los tegumentos o por plegamiento de los embriones de los cotiledones. (Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).

La testa tiene estructuras especiales como son la carúncula, estrofiolo y el arilo (Fig. 54 y 62). La carúncula es una protuberancia carnosa o protuberancia del exostoma (*Ricinus*, *Euphorbia*). Algunas carúnculas (elaisomas) son aceitosas, o ricas en ácido ricinólico (Ej. *Turnera*). Estos carúnculos son blancos o amarillos, carnosos y comestibles, y son cortados, comidos y dispersados por hormigas. El estrofiolo es una protuberancia del rafe. El arilo es una protuberancia funicular o hilar y puede cubrir la testa entera (completa) o parcialmente (incompleta; Ej. *Stemmadenia*, *Lecythis ampla*, *Phitecellobium dulce*). Algunos arilos son reticulados o tienen proyecciones frimbriadas (arilos fimbriados; Ej. *Myristica fragrans*, *Virola*, *Otoba*). Los arilos se desarrollan después de la fertilización. Cuando es completo el arilo puede cubrir el micrópilo. Morfológicamente el carúnculo ha sido considerado como un arilo exotómico y el estrófilo un arilo rafal (Boesewinkel y Bouman, 1984; Flores, 1999; Van Der Pijl, 1957, 1972).

Muchas semillas de Fabaceae-Mimosoideae [(*Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart, *Entada*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Pseudosamanea guachapele* (Kunth Harms, *Stryphnodendron microstachyum*, *Samanea saman*)], son comprimidas lateralmente y tienen una marca especial en cada superficie lateral llamada pleurograma (Conner, 1951) y una fisura (línea de sutura o línea de fisura) delimitando el pleurograma. La línea de fisura es paralela a la línea rafe-antirrafe y se interrumpe en el extremo hilar (Fig. 87-90). La línea de fisura parece estar asociada con la deshidratación gradual de la semilla durante la maduración y almacenaje, y la lenta imbibición de la semilla durante la germinación.

Las alas o pelos encontrados en muchas semillas parecen ser dispositivos de dispersión de las semillas anemocorias (Fig. 91-94). Algunas semillas aladas (*Vochysia*, *Qualea*, *Cedrela*, *Swietenia*, *Bernoullia flammea*) tienen una o varias extensiones en la testa que forman alas; en muchas semillas el ala es circular u oval en su contorno (Ej. *Tabebuia rosea*, *Jacaranda copaia*). Otras semillas tienen un penacho de tricomas en un extremo (*Macrobasseltia macroterantha*) o pelos distribuidos al azar. Las

semillas coronadas tienen una corona de pelos al final y en la cresta de las semillas formando una o varias excrecencias rígidas. También hay semillas punteadas cubiertas por pequeñas excrecencias o depresiones, semillas umbonadas con un umbo central o lateral y semillas verrugosas con pliegues en forma de verrugas.

Sistema vascular de la semilla

El sistema vascular del óvulo está formado por haces vasculares procambiales o parcialmente diferenciados. La diferenciación del tejido vascular se da durante el desarrollo de la semilla. El sistema vascular que nutre la semilla está formado por haces placentales, rafaes y funiculares. Estos haces transportan los nutrientes a la semilla en desarrollo. Las semillas grandes tienen un sistema vascular extenso y más eficiente que las semillas de tamaño pequeño, las cuales tienen un sistema vascular poco diferenciado o inexistente. En las semillas grandes, el sistema vascular incluye un haz rafal masivo o compuesto, con tejidos bien diferenciados, que termina en la calaza. También pueden existir haces que se extienden de la calaza al tegumento externo. Algunas semillas están rodeadas por un sólo haz postcalazal a lo largo del plano medio (Annonaceae, Polygalaceae), y otras tienen un entramado vascular calazal y una red de haces en la calaza. A través del crecimiento intercalar, este entramado puede reemplazar la cubierta seminal (Ej. *Guarea*). Ramificaciones vasculares son comunes en el tegmen. En las semillas de especies como las Myristicaceae, las ramificaciones vasculares penetran en las invaginaciones, incrementando el contacto con el endospermo. En *Virola koschnyi*, *Otoba novogranatensis* y *Compsonera sprucei*, las ramificaciones vasculares encontradas en la invaginaciones del tegmen poseen células de transferencia (Flores, 1999).

Almacenamiento de reservas

Las semillas contienen muchas sustancias. Algunas son típicas de células y tejidos y otras, contribuyen a la nutrición del embrión (antes y después de la germinación) y el desarrollo de la plántula (en sus etapas iniciales). Las semillas almacenan energía en forma de lípidos, carbohidratos y proteínas para suplir sus necesidades durante la germinación. Estos son la fuente de precursores de estructuras de carbón y una fuente de energía para ensamblar esos precursores.

Las semillas son perispérmicas si las reservas están almacenadas en el perispermo; endospérmicas o albuminosas si los nutrientes se acumulan en el

endospermo; cotiledospermas si los cotiledones carnosos del embrión almacenan las reservas nutritivas; hipocotilospermas o macropodiales cuando el hipocótilo es el órgano de almacenamiento y, calazosperas si los nutrientes son almacenados en el tejido calazal. Las paredes celulares de los tejidos de diferentes semillas también pueden almacenar nutrientes.

Los lípidos, los cuales aparecen como cuerpos lipídicos en el endospermo y en el embrión, son una fuente de nutrientes superior a los carbohidratos. La cantidad de lípidos en las semillas varía de 30% en el girasol (*Helianthus annuus*) y 50% en *Ricinus communis*, *Zea mays* y *Arachis hypogaea*. En el coco (*Cocos nucifera*) y la palma africana (*Elaeis guianensis*), el contenido de lípidos es mayor. Las semillas sin secado de maduración son ricas en lípidos. Por ejemplo, el contenido lipídico en semillas frescas de *Virola koschnyi* es aproximadamente 41%, en *Calaophyllum brasiliense* 38 a 39%, en *Minquartia guianensis* de 37 a 38%, y en *Lecythis ampla* 40% (Flores, 1996). Los cotiledones secos del embrión de *Carapa guianensis* tienen 65 a 70% de lípidos no saturados en el parénquima de almacenamiento (Flores, 1994g); el endospermo de *Otoba novogranatensis* tiene cerca de 69% de lípidos (peso seco) (García-Barriga, 1974).

Los carbohidratos son almacenados en forma de almidón o como paredes celulares gruesas, ricas en hemicelulosas. Los cereales contienen entre 70 y 80% de almidón y las leguminosas ±50% (Boesewinkel y Bouman, 1984; Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984). Los tipos predominantes de carbohidratos almacenados en las paredes celulares son las mananas, xiloglucanas y galactanas. Los tres tipos de mananas – mananas puras, galactomananas y glucomananas – están restringidas a las paredes celulares del endospermo. Las mananas puras se encuentran en los dátiles (*Phoenix dactylifera*), la nuez marfil o tagua (*Phytelephas macrocarpa*), el café (*Coffea arabica*) y *Carum carvi*. Las galactomananas se encuentran en el endospermo de las semillas de las legumbres (Grant-Reid, 1985; Higgins, 1984). Los mananas y glucomananas son cristalinas e insolubles; éstas confieren una dureza extraordinaria al endospermo. Las xiloglucanas son amiloides y se encuentran en el endospermo o el embrión de aproximadamente 2,600 especies, entre las cuales se encuentran *Tamarindus indica* y *Annona muricata*. Las galactanas se almacenan en el cotiledón del embrión de numerosas legumbres (Boesewinkel y Bouman, 1984; Vijayaraghavan y Prabhakar, 1984).



Figura 87



Figura 88



Figura 89

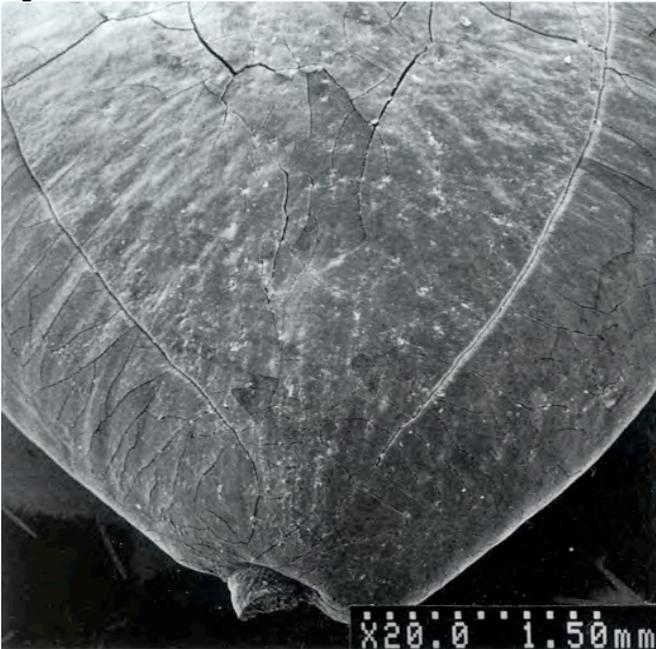
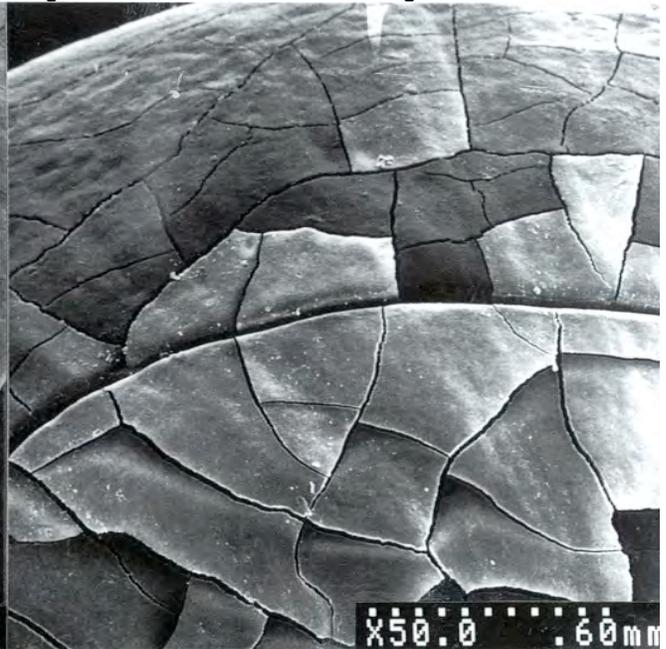


Figura 90



Casi todas las semillas contienen proteínas como reserva. Las proteínas suministran el nitrógeno requerido por la plántula en sus etapas iniciales de crecimiento (Higgins, 1984). El almacenamiento de proteínas se encuentra en los cuerpos proteicos (aleurona). Estos granos son la fuente primaria de proteínas y minerales, y conjuntamente con la matriz homogénea de proteína, éstas contienen cristales de proteínas y oxalato de calcio. Varios cationes (K, Mg, Ca, Fe, Ba, Mn) se encuentran en forma de cristales globoides. Los cuerpos proteicos se encuentran en el embrión como el endospermo, o se restringen a una capa especializada (Poaceae, Fabaceae). Esta capa es activa sólo durante la germinación. Las proteínas de reserva son necesarias para sintetizar las enzimas involucradas en la digestión de los almidones. Las nueces tienen cerca de un 40% de proteínas (Higgins, 1984). Las siguientes especies tienen

semillas con un alto contenido proteico: *Aesculus hippocastanum*, *Billia columbiana*, *Bertholletia excelsa*, *Lecythis ampla*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit., y *Entada scandens*.

Las semillas con secado de maduración acumulan disacáridos, tales como la sacarosa y oligosacáridos, en forma de estaquiosa y rafinosa. Algunos investigadores proponen que estos azúcares están asociados a la tolerancia a la desecación (Leopold y Vertucci, 1986; Leopold *et al.*, 1992; Leopold *et al.*, 1994); sin embargo, algunas semillas sensibles a la desecación también acumulan azúcares y sacarosa (*Avicennia marina*), o sacarosa y rafinosa (Ej. *Quercus robur*) (Farrant *et al.*, 1993; Finch-Savage y Blake, 1994).



Figura 91



Figura 93



Figura 94



Figura 92

VARIACIÓN ESTRUCTURAL

La diversidad de las estructuras internas y externas de las semillas es grande. Esta diversidad está relacionada principalmente con una amplia gama de los métodos de dispersión y germinación. Las variaciones morfológicas incluyen diferencias en tamaño, forma, textura, color y presencia o ausencia de estructuras especiales como los arilos de exostomo (carúnculas, elaisomas), rafal (estrófiolo) o funicular (Boesewinkel y Bouman, 1984; Flores,

1999). Las variaciones anatómicas incluyen la presencia, ausencia o posición de los tejidos de almacenamiento; tamaño, forma y posición del embrión; la forma y tamaño de la zona calazal, y la estructura de la testa.

El tamaño y posición del embrión varía entre las semillas (Bernhardi, 1832). El área ocupada por el embrión es inversa a la usada por el endospermo, perispermo o ambos. Un embrión grande tiene un endospermo pequeño, perispermo o viceversa. El

sistema de clasificación en este capítulo está basado en el tamaño, posición y forma del embrión. Éste representa una modificación del sistema de clasificación propuesto por Martín (1946). Aunque algunos tipos se traslapan, la utilidad taxonómica de la clasificación se mantiene (Duke, 1969). Tipos pueden ser identificados inmediatamente después de la dehiscencia de los frutos, especialmente en semillas que no tienen secado de maduración y donde el desarrollo del embrión es continuo. Por ejemplo, en las semillas de *Virola koschnyi* los cotiledones divergentes, foliáceos y haustoriales inician su desarrollo en la semilla, después de que ésta se dispersa, y dado que el espacio es limitado, los hojas cotiledonares se pliegan (Flores, 1992c. En *Compsonera sprucei* el desarrollo de los cotiledones es más rápido y los pliegues son más obvios.

El siguiente sistema de clasificación divide los embriones de las semillas en tres tipos primarios: basal, periférica y axilar. El tipo basal se subdivide en cuatro subcategorías y el axilar en siete (Fig. 95).

Embriones basales

Los embriones son usualmente pequeños, no periféricos y restringidos a la mitad inferior de la semilla. Las semillas son de tamaño mediano a grande, con abundante endospermo, almidonoso u aceitoso. Los subtipos rudimentarios y anchos se encuentran en las monocotiledóneas y dicotiledóneas; los subtipos capitado y lateral son típicos de las monocotiledóneas (Fig. 95).

(1) Rudimentario: El embrión es pequeño, de globular a oval-oblongo, rodeado por un endospermo abundante. Los cotiledones son rudimentarios y oscuros, a veces evidentes, simulando miniaturas de

los tipos espatulados o lineales. Ej. *Ilex skutchii*, (Aquifoliaceae), *Calatola costaricensis* (Icaciniaceae), *Magnolia poasana* (Magnoliaceae), *Compsonera sprucei*, *Myristica fragrans*, *Otoba*, *Virola* (Myristicaceae), *Minquartia guianensis*, (Olacaceae).

(2) Ancho: El embrión es ancho o más ancho que alto y muy carnoso. Este puede tener forma globular o lenticular y es periférico o casi periférico. Este tipo es común en las dicotiledóneas y monocotiledóneas que son ligeramente primitivas, parásitas, acuáticas o de zonas inundadas.

(3) Capitado: El embrión se expande en su extremo distal en una forma de cabeza (turbinado); Ej. *Tradescantia* (Commelinaceae), *Dioscorea* (Dioscoreaceae).

(4) Lateral: El embrión es basal-lateral o lateral, inclinado hasta expandirse en el plano de la periferia. El embrión es comúnmente menor que la mitad de la semilla (mitad inferior) pero puede ser mayor. Típico de las Poaceae.

Embriones periféricos

Los embriones son usualmente elongados y grandes, ocupan de un cuarto a tres cuartos de la semilla (Fig. 95). Están parcialmente contiguos a la cubierta seminal y comúnmente son curvados, centrales o laterales, con los cotiledones estrechos o expandidos. El endospermo o perispermo es almidonoso. Son típicos en dicotiledóneas, y un cotiledón puede ser más pequeño o abortivo (anisocotilia). Ej. *Pereskia* (Cactaceae).

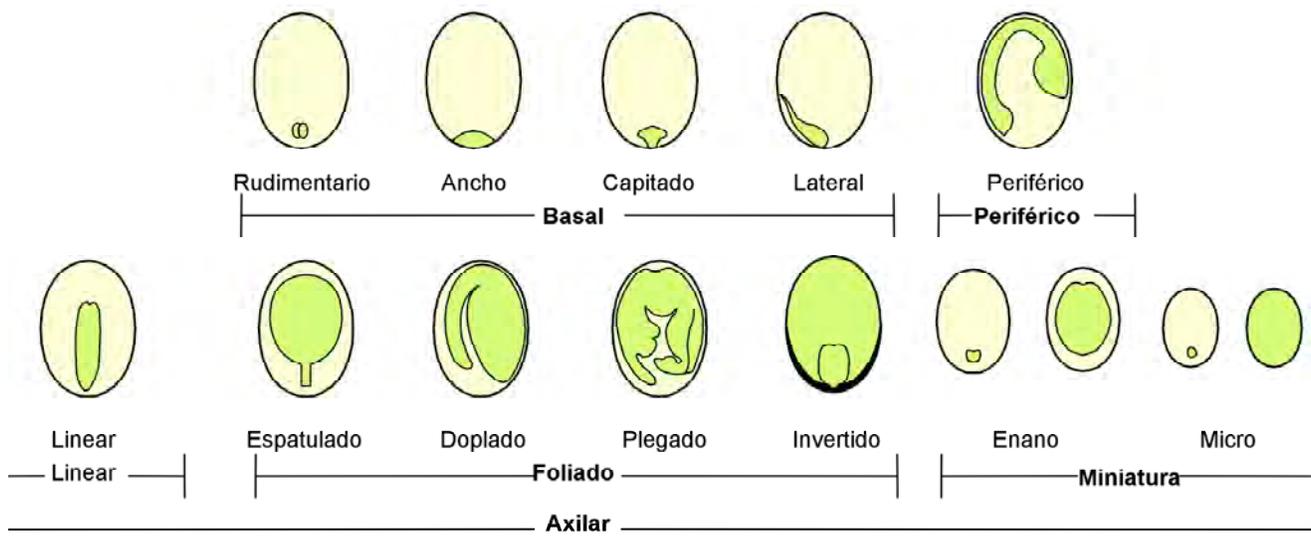


Figura 95. Tipos de semillas y posición del embrión (tomado de Martín, 1946)

Embriones axilares

El embrión varía en tamaño de pequeño (ocupando sólo parte del lumen de la semilla) a largo (ocupando todo el lumen), central (axilar), derecho, curvo, enrollado, doblado o plegado (Fig. 95). El endospermo puede ser aceitoso o almidonoso. Se encuentra en las gimnospermas, dicotiledóneas y monocotiledóneas.

(1) Lineal: El embrión es comúnmente más largo que ancho; usualmente derecho, aunque puede ser encorvado o enrollado. Los cotiledones son pequeños, no expandidos o no desarrollados. Las semillas no son diminutas. Ejemplos de éstas incluyen a la *Annona* (Annonaceae), *Tovomita tovomitopsis*, *Garcinia intermedia* (Clusiaceae), *Elaeocarpus*, *Sloanea* (Elaeocarpaceae), *Muntingia calabura* (Tiliaceae), *Garrya laurifolia* (Garryaceae), *Bertholletia excelsa*, *Eschweilera*, *Lecythis* (Lecythidaceae), *Ardisia brenesii* (Myrsinaceae) y *Zizyphus* (Rhamnaceae).

(2) Miniatura: Los embriones son gruesos y diminutos en semillas pequeñas o diminutas. La cubierta seminal es delicada, usualmente reticulada; el endospermo no es almidonoso. Existen dos tipos:

(a) Enano: El embrión es variable en cuanto a tamaño pudiendo ser desde pequeño hasta ocupar por completo el lumen de la semilla. Son comúnmente ovales, elípticos u oblongos, con incipiente desarrollo de los cotiledones. El embrión es frecuentemente grueso. Las semillas son pequeñas de 0.3 a 2.0 mm de largo; Ej. *Clethra* (Clethraceae), *Buddleja americana* (Loganiaceae) y varias Ericaceae.

(b) Micro: Los embriones son diminutos o totales (abarcando todo el lumen de la semilla), globulares y usualmente indiferenciados. Las semillas son pequeñas, comúnmente menos de 0.2 mm de largo; Ej. Orchidaceae.

(3) Foliado: El embrión es grande, ocupa de un cuarto al total del lumen de la semilla y es más central que periférico. Los cotiledones son expandidos y el endospermo no es almidonoso. Las semillas son de medianas a grandes. Existen cuatro tipos:

(a) Espatulado: El embrión es recto con cotiledones variables de delgados a gruesos y de expandidos a anchos; Ej. *Aspidosperma*, *Tabernae montana* (Apocynaceae), *Bixa orellana* (Bixaceae), *Cornus disciflora* DC. (Cornaceae), *Diospyros* (Ebenaceae), *Hyeronima*, *Sapium* (Euphorbiaceae), *Casearia*, *Xylosma* (Flacourtiaceae), *Cedrela*, *Melia azadirachta* (Meliaceae), *Genipa americana*, *Simira maxonii*,

Psychotria (Rubiaceae), *Zanthoxylum kellermanii* P. Wilson (Rutaceae), *Manilkara zapota*, *Chrysophillum cainito* (Sapotaceae), *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae), *Guaiacum sanctum* (Zygophyllaceae).

(b) Doblado: El embrión es encorvado y espatulado, usualmente con cotiledones gruesos, planoconvexos, doblados sobre el hipocótilo. (Fig. 96). El hipocótilo está parcialmente inmerso en el área del cotiledón traslapado. En el tipo más común, la curvatura ocurre en el plano de los cotiledones [(O=) acumbente, pleurorrízico]. La curvatura puede también ser contra el plano cotiledonar (O||), incumbente o notorrízico y puede ser oblicuo (O//), si es intermedio entre acumbente e incumbente. El cuarto subtipo es el ortoplacal; los cotiledones son incumbentes y conduplicados (O>>). Como son los de *Avicennia*. Los embriones espirolobales (O||||) tienen cotiledones incumbentes, doblados una vez, mientras que los embriones diplocolobales tienen dos o más pliegues (O|||||). Los cotiledones convolutos están presentes en Terminalia (Duke, 1969). Ejemplos incluyen a *Acer pseudoplatanus* (acumbente; Aceraceae), *Ceiba pentandra* (Doblado, Bombacaceae), *Crataeva religiosa* (espirolobal; Cappariaceae), *Caryocar costaricense* (acumbente; Caryocaraceae), *Sapindus saponaria* (Sapindaceae), *Ficus*, *Maclura tinctoria* (Doblado, Moraceae) y *Myrcianthes fragrans* (Acumbente; Myrtaceae).

(c) Plegado: El embrión tiene los cotiledones delgados, expandidos y plegados en varias formas (Fig. 96). Los embriones con los cotiledones conduplicados son frecuentes en Sapindales y Malvales (Duke, 1969). En Vochysiaceae, los cotiledones son foliáceos, grandes y convolutos como en el caso de *Vochysia*, *Qualea* y *Calycanthus occidentalis* (Calycanthaceae) (Corner, 1976; Flores, 1993a, 1993b). Ejemplos de embriones plegados incluyen *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Couratari*, *Couroupita* (plicado; Lecythidaceae), *Tilia americana* (Tiliaceae), *Myrcia splendens* (conduplicado; Myrtaceae) y *Pimenta guatemalensis* (involuto; Myrtaceae).

(d) Revestido: El embrión es erecto, con cotiledones gruesos, traslapados y encerrando el pequeño hipocótilo. El endospermo está ausente o es muy reducido. Estos embriones se pueden confundir con los espatulados o doblados. Pueden estar asociados a plántulas criptocotilares. Ejemplos: *Alnus acuminata* (espatulado-revestido; Betulaceae), *Calophyllum*

brasiliense (Clusiaceae), *Prioria copaifera* (Fabaceae- Caesalpinioideae), *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae- Mimosoideae), *Dipteryx oleifera* (Fabaceae-Papilionoideae), *Quercus* (Fagaceae), *Ocotea*, *Nectandra* (Lauraceae), *Carapa guianensis*, *Guarea* (Meliaceae), *Nephelium lappaceum*, *Cupania* (Sapindaceae), y *Quassia amara* (Simaroubaceae). La fusión parcial o total de los cotiledones a lo largo de la superficie adaxial es común en semillas con germinación criptocotilar como en el caso de *Calophyllum*, *Carapa* y *Guarea* (Flores, 1994c, 1994g).

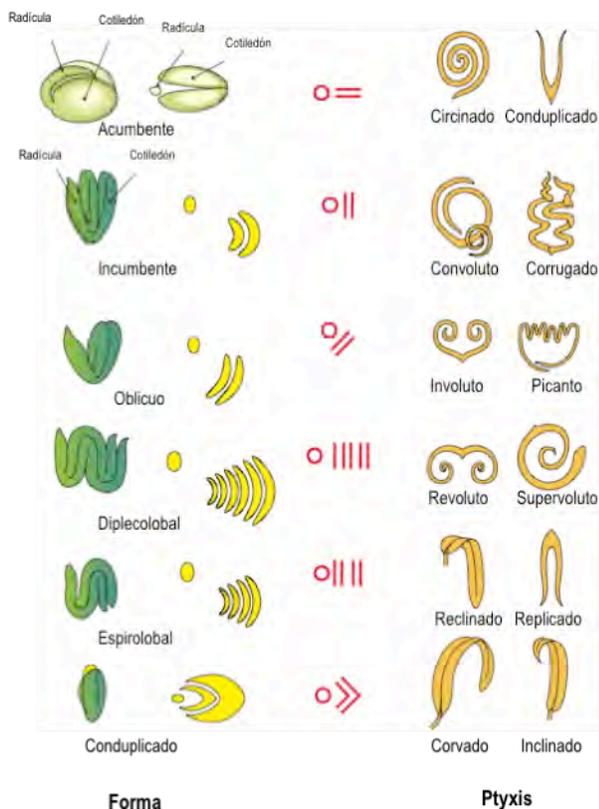


Figura 96. Formas del embrión y Ptyxis cotiledonal

RELACIÓN ENTRE ESTRUCTURA DE LA SEMILLA Y COMPORTAMIENTO EN ALMACENAMIENTO.

Algunas semillas pierden agua durante el secado de maduración y gradualmente adquieren tolerancia a la desecación, mientras que otras mantienen un alto contenido de agua, no experimentan un metabolismo celular reducido, y son sensibles a la desecación y a decremento en la temperatura. La tolerancia o intolerancia a la desecación que muestran las semillas en su ambiente natural, también se observa cuando éstas se almacenan.

La sensibilidad a la desecación limita el potencial de conservación genético, usos y comercialización de las semillas. Roberts (1973) definió dos tipos de semillas basados en su sensibilidad a la desecación: ortodoxas (con secado de maduración) y recalcitrantes (sin secado de maduración).

La habilidad de tolerar la desecación de las semillas ortodoxas está asociada con cambios metabólicos como son la disminución de la respiración, incremento de algunos carbohidratos u oligosacáridos, y acumulación de deshidrinas (o proteínas LEA). Durante la germinación, las semillas pierden su tolerancia con frecuencia varias horas después de la protusión de la radícula. La deshidratación en esta etapa produce daños irreversibles, en los cuales la peroxidación de los lípidos y radicales libres desempeñan una función importante (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b; Finch-Savage, 1996). Sin embargo, las semillas ortodoxas maduras se pueden deshidratar sin daños a niveles muy bajos de humedad (de 1 a 5 %) y en diversas condiciones (Kermode, 1997). El agua molecular (estructural) es más difícil que se congele que el agua corriente. El agua molecular (dura parece ser un componente crucial para la tolerancia a la desecación, y en las semillas ortodoxas toda el agua es molecular (Leopold y Vertucci, 1986; Leopold *et al.*, 1992). En almacenamiento la longevidad de las semillas aumenta con la reducción del contenido de agua, de manera predecible y cuantificable. Bonner y Vozzo (1990) subdividen estas semillas en (a) ortodoxas verdaderas, las cuales “pueden ser almacenadas por largos períodos de tiempo, con niveles de humedad del 5 a 10 % y temperaturas de subcongelación” y (b) subortodoxas, las cuales “pueden ser almacenadas bajo las mismas condiciones, pero por periodos de tiempo más cortos, debido al alto contenido de lípidos o testas delgadas”.

Las semillas recalcitrantes son ricas en agua libre y no toleran ni sobreviven a la desecación. Ellas mueren cuando el potencial de agua llega a niveles similares a los que producen marchites en muchos tejidos (de -1,5 a 5,0) (Pritchard, 1991, 1996). La deshidratación de tejidos intolerantes (recalcitrantes) provoca el deterioro de las membranas (plasmalena y mitocondrias), la desnaturalización de las proteínas, y la reducción tanto de la tasa respiratoria como del nivel de ATP (Leopold *et al.*, 1992). Los procesos oxidativos y los radicales libres parecen estar involucrados en el deterioro celular y molecular (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b). Estas semillas muestran una fuerte resistencia a la rehidratación, y la pérdida de integridad celular lleva a la pérdida de viabilidad. Las semillas recalcitrantes están presentes en por lo menos 70% de los árboles tropicales. Su

sensibilidad a bajas temperaturas es debido al alto contenido de agua.

Dado que algunas semillas no caen dentro de las categorías de recalcitrantes u ortodoxas. Ellis *et al.*, (1990a) propusieron una tercera categoría: las semillas intermedias. Estas semillas sobreviven a la desecación a niveles de humedad intermedios, pero no a los niveles de las ortodoxas. Esta categoría puede ser considerada arbitraria, por lo cual se ha considerado la existencia de un gradiente de recalcitrancia entre diferentes especies (Finch-Savage, 1996; Flores, 1996).

Variaciones en los lugares del almacenamiento de agua y el daño gradual observado en los tejidos de las semillas cuando se deshidratan, pueden ser observados en semillas de las siguientes especies: *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), *Otoba novogranatensis* (Myristicaceae), *Minquartia guianensis* (Olacaceae), *Caryocar costaricense* (Caryocaraceae) y *Lecythis ampla* (Lecythydaceae) (Figs. 97-101; Tabla 1).

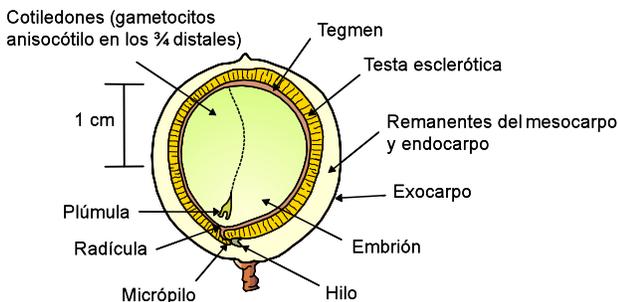


Figura 97. Baya de *Calophyllum brasiliense* encerrando la semilla en crecimiento (sección longitudinal).

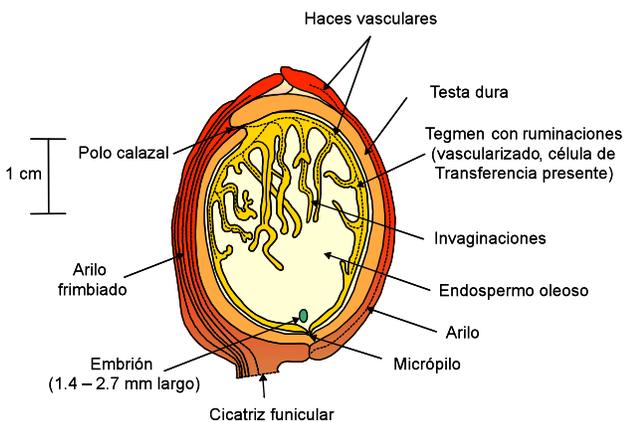


Figura 98. Semilla de *Otoba novogranatensis* (sección longitudinal).

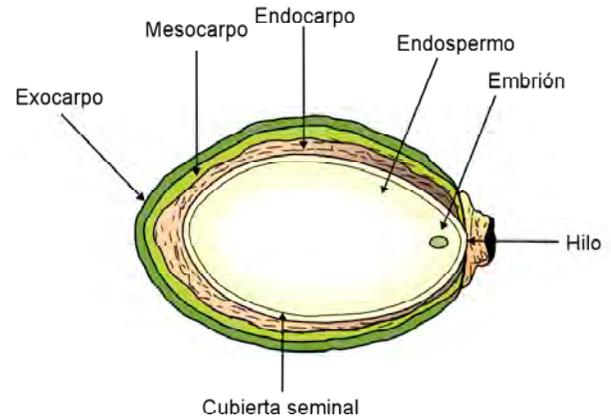


Figura 99. Drupa de *Minquartia guianensis* encerrando la semilla.

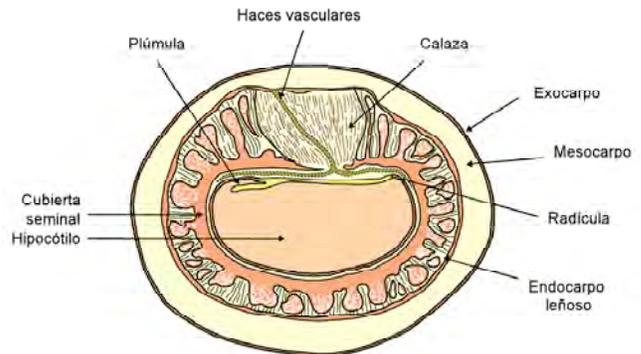


Figura 100. Drupa de *Caryocar costaricense* encerrando la semilla.

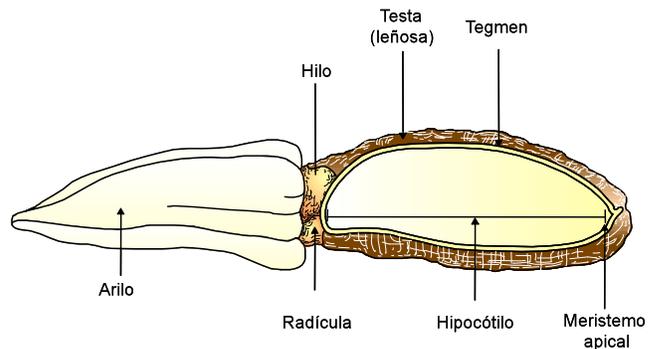


Figura 101. Semillas de *Lecythis ampla* (sección longitudinal).

¿Cómo afecta la deshidratación a la semilla? En *Calophyllum brasiliense* la testa es dura y resiste la desecación y la pérdida de agua es lenta. Una vez que la cubierta seminal se deshidrata, la pérdida de agua afecta directamente al embrión, con la radícula expuesta siendo rápidamente la más afectada. Los cotiledones gruesos encierran la pequeña plúmula por lo que ésta se deshidrata al final. En especies con embriones rudimentarios y diminutos (*Otoba novogranatensis*, *Minquartia guianensis*), la secuencia de deshidratación es: cubierta seminal → endospermo periférico y radícula → embrión →

endospermo interno. La viabilidad de la semilla se deteriora rápidamente a partir de la deshidratación del embrión. *Otoba novogranatensis* es más sensible a la desecación que *Minquartia guianensis*, debido a la reflexión del endospermo y la vascularización del tegmen. *Caryocar costaricense* tiene un embrión acumbente y curvo, y la plúmula y la radícula se deshidratan inmediatamente después de la deshidratación del endocarpo. La deshidratación de las semillas de *Lecythis ampla* afecta la cubierta seminal y los polos meristemático (radical y apical); éstos mueren instantáneamente después de la deshidratación de la cubierta seminal.

Las semillas encerradas en bayas (*Calophyllum brasiliense*) o drupas (*Caryocar costaricense*, *Minquartia guianensis*) están protegidas por los tejidos del pericarpo, los cuales mantienen la humedad de la semilla. En estos casos, la unidad funcional es el fruto y la deshidratación es más lenta.

Los niveles de humedad bajo los cuales una semilla pierde su viabilidad, varían de una semilla a otra. Se han encontrado variaciones entre semillas

recolectadas del mismo árbol al igual que semillas de diferentes árboles, zonas, estaciones del año y años. El comportamiento recalcitrante parece estar determinado genéticamente y su base genética no ha sido aún bien comprendida. Las variaciones encontradas pueden ser explicadas si la historia de las semillas desde la inyección en la flor a la dispersión y germinación es analizada cuidadosamente (Flores, 1994, 1996).

La diferencia encontrada entre semillas recalcitrantes de zonas templadas o tropicales puede añadirse al gradiente encontrado en la manifestación de recalcitrancia. Bonner y Vozzo (1990) establecieron dos categorías: semillas recalcitrantes templadas y semillas recalcitrantes tropicales. Las primeras no pueden ser secadas pero pueden ser almacenadas de 3 a 5 años a temperaturas cerca del punto de congelación; las últimas no se pueden secar y mueren a temperaturas por debajo de 10 a 13°C, dependiendo de la especie.

Tabla 1. Variación estructural de cinco semillas recalcitrantes de especies neotropicales durante su dispersión.

| Estructura | Especies | | | | |
|---|--------------------------------|--|--|------------------------------|--|
| | <i>Calophyllum brasiliense</i> | <i>Otoba novogranatensis</i> | <i>Minquartia guianensis</i> | <i>Caryocar costaricense</i> | <i>Lecythis ampla</i> |
| Fruto | Baya | Capsula septicial | Drupa | Drupa | Pixidio |
| Tipo de diásporo | Fruto | Semilla | Fruto | Fruto | Semilla |
| Endocarpo envolviendo la semilla madura | Suave, delgado, estrujado | Ausente | Drupa, endocarpo duro | Drupa, endocarpo duro | Ausente |
| Cubierta seminal | Dura | Dura | Suave | Papiraceo | Dura |
| Testa | Dura | Dura | Suave | Suave | Dura |
| Tegmen | Delgado suave | Delgada, rumiante | Suave, fragmentada | Delgado suave | Residual (remanente) |
| Endospermo | Ausente en la semilla madura | Macizo, núcleo-celular | Macizo, celular | Ausente en la semilla madura | Ausente en la semilla madura |
| Perispermo | ---- | ---- | ---- | ---- | ---- |
| Embrión | Macizo, completo | Diminuta, rudimentaria | Diminuta, rudimentaria | Macizo, completo | Macizo, no diferenciado |
| Cotiledones | Macizos, fusionados | Diferenciados y desarrollados durante la germinación | Diferenciados y desarrollados durante la germinación | Pequeños y escamosos | Diferenciados y desarrollados durante la germinación, pequeños y escamosos |
| Hipocótilo | Grueso, macizo | Diferenciado y desarrollado durante la germinación | Diferenciado y desarrollado durante la germinación | Grueso, macizo | Grueso, macizo |
| Epicótilo | Muy pequeño | Diferenciado y desarrollado durante la germinación | Diferenciado y desarrollado durante la germinación | Muy pequeño | Diferenciado y desarrollado durante la germinación |
| Radícula | Gruesa, pequeña | Diferenciada y desarrollada durante la germinación | Diferenciada y desarrollada durante la germinación | Gruesa, pequeña | Rudimentaria |
| Ubicación de las reservas | Cotiledones, hipocótilo | Endosperma | Endosperma | Hipocótilo | Hipocótilo |
| Almacenamiento de agua | En todo el embrión | Principalmente en el endosperma | Principalmente en el endosperma | Hipocótilo | Hipocótilo |

Desafortunadamente, la información relacionada con las alteraciones que se producen en los tejidos, las células y bioquímica de las semillas recalcitrantes es muy limitada, así como las estrategias y mecanismos para su manejo en condiciones de almacenamiento. La diversidad de tipos encontrados en semillas recalcitrantes es preliminar por lo que complica más estas situaciones. El problema de desecación celular es complejo; y se asume que están involucrados en el proceso, componentes genéticos que producen mecanismos de protección celular. Estos mecanismos limitan el daño celular producido por la deshidratación de la semilla y promueven la reconstrucción celular, revirtiendo los cambios inducidos por la pérdida de agua (Kermode, 1997). Existe una posibilidad de acumulación de sustancias protectoras en los tejidos tolerantes (Kermode, 1997). Las deshidrinas, los disacáridos (sacarosa) y los oligosacáridos (rafinosa y estaquiosa) pueden tener una función importante en la estabilización y mantenimiento del sistema de membranas y otros sistemas sensibles (Kermode, 1997; Leopold *et al.*, 1992).

LA SEMILLA DE LAS GIMNOSPERMAS

La semilla de las gimnospermas inicia con la fertilización de la célula huevo. El cigoto forma el embrión (2n), que permanece inmerso en el tejido nutricional (endospermo) del megagametofito (n). El tegumento da paso a la cubierta seminal (2n, parte de los tejidos del árbol progenitor).

DESARROLLO DEL EMBRIÓN

A diferencia de la mayor parte de las angiospermas, las gimnospermas tienen una fase de división nuclear libre. Excepciones incluyen *Sequoia sempervirens*, *Gnetum* y quizás *Welwitschia* (Foster y Gifford, 1974:

Maheshwari y Vasil, 1961). El número de nucleolos diploides libres varía entre especies; algunas *Cicadaceae* pueden tener cerca de 1000, mientras que *Pinus* tiene 4 (Foster y Gifford, 1974). La fase de división nuclear es seguida por una fase celular en la cual se forman la pared celular y el suspensor, el meristemo apical, los hipocótilos y los cotiledones se diferencian gradualmente.

El embrión maduro es lineal, excepto en *Ephedra*, a pesar de que algunos son ligeramente espatulados (Fig. 102). *Zamia* y *Gingko* tienen cotiledones grandes y extendidos cubriendo el pequeño eje del embrión. El número de cotiledones varía entre y dentro de las especies. Las coníferas tienen de 3 a 18 pequeños cotiledones y estrechos organizados en un verticilo; por ejemplo, *Pseudotsuga* tiene de 4 a 12; *Abies* de 2 a 10; *Tsuga* de 2 a 7; *Thuja*, *Juniperus* y *Taxus*, 2 (Chowdhury, 1962; Martín, 1946). El promedio en *Pinus* es 8.1 (Butts y Buchholz, 1940). En coníferas, el embrión puede estar maduro fisiológicamente cuando ocurra la dispersión de las semillas, aunque existen algunas excepciones como en *Pinus cembra*, *P. sylvestris* L. y *Picea abies*. Esta última tiene un embrión rudimentario que continúa su desarrollo si la semilla dispersada encuentra un ambiente favorable (Krugman *et al.*, 1974; Stokes, 1965). Muchas gimnospermas tienen tendencia a la poliembriónía, debido a que más de un arquegonio puede ser fertilizado. En las coníferas, ciertas células de embriones incipientes pueden separarse y dar lugar a cuatro o más embriones. Algunas especies muestran una conjugación de ambos tipos de poliembriónía, aunque la competencia elimina todos los embriones excepto uno; este último se desarrolla y alcanza la madurez fisiológica (Foster y Gifford, 1974).

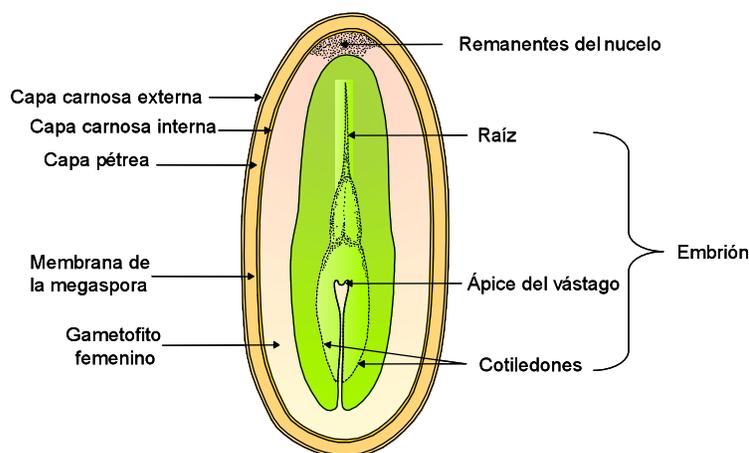


Figura 102. Semilla de *Pinus* (sección longitudinal) (tomado de Foster y Gifford, 1974).

LA CUBIERTA SEMINAL

La cubierta seminal se deriva principalmente del tejido calazal en cicadáceas y panaceas; y de tejido tegumentario o ambos (calazal y tegumentario), en *Gnetum*, *Ephedra* y Cipreses. En Podocarpaceae (*Podocarpus costaricensis*, *P. guatemalensis*, *P. macrostachyus* y *Prumnopitys standleyi*), el epimacio forma una cubierta carnosa que rodea la semilla. Esta cubierta coriácea forma una cresta simple o umbo (Torres-Romero, 1988). La cubierta seminal de *Gnetum* tiene tres tegumentos, mientras que *Ephedra* y *Welwitschia* sólo uno (Singh y Johri, 1972). La cubierta seminal puede ser delgada y suave o gruesa y dura. En *Pinus* la cubierta seminal tiene capas de esclerénquima derivadas del tegumento. La cubierta carnosa degenera durante el desarrollo de la semilla (Foster y Gifford, 1974). Algunas semillas tienen canales de mucílago (cicadáceas) o ductos de resina (*Abies*, *Tsuga*, *Libocedrus*), de cuyo contenido se impregnan las semillas, haciéndolas pegajosas (Krugman *et al.*, 1974; Singh y Johri, 1972). Las semillas tienen alas de diferentes tamaños y formas; estas alas a veces se caen prematuramente. Sin embargo, las alas de algunas especies como son las de *Taxodium* y *Pinus*, pueden ser persistentes (Krugman *et al.*, 1974).

ENDOSPERMO

En la embriogenia temprana la parte central del tejido nucelar (megagametofito), llamado el endospermo, se desintegra y forma la cavidad de corrosión. El suspensor empuja el embrión dentro de esta cavidad donde absorbe los nutrientes (Singh y Johri, 1972). El endospermo se desorganiza completamente al final de la embriogénesis; sólo permanece una capa papirácea en el extremo micropilar. La semilla madura en dos o tres estaciones. El contenido de los reguladores del crecimiento y sus fluctuaciones y comportamiento son similares a los de las angiospermas (Krugman, 1966; Krugman *et al.*, 1974). El contenido de lípidos en las semillas es alto, a pesar de que carbohidratos y proteínas también están presentes. Algunos pinos contienen más de un 50% de lípidos almacenados en el endospermo (Krugman *et al.*, 1974; Singh y Johri, 1972).

DISPERSIÓN DE FRUTOS Y SEMILLAS

La dispersión de las semillas es una de las etapas críticas en el ciclo de vida de las especies. Este transporte permite el movimiento de individuos fisiológicamente independientes dentro del hábitat ocupado por sus progenitores o a la colonización de nuevos y adecuados territorios, donde las semillas pueden colonizar si las condiciones ambientales son favorables (Howe y Smallwood, 1982; Willson, 1992).

La unidad de dispersión recibe el nombre genérico de diáspora, propágulo o disemínula y puede estar formada por el embrión, la semilla, el fruto, o el fruto y partes asociadas al perianto modificado, el receptáculo o ambos (Harper, 1977, Van der Pijl, 1972).

Las diásporas pueden ser dispersadas en espacio y tiempo. La dispersión en espacio es el transporte de un sitio hacia a otro, usualmente lejos del árbol progenitor. La dispersión en tiempo es la latencia o inactividad de las diásporas por un periodo variable de tiempo después del cual ellas se activan bajo la acción de estímulos producidos por condiciones del ambiente favorables, las cuales desencadenan el proceso de germinación (Harper, 1977). Esta dispersión de diásporas de una fuente (árbol parental) y comúnmente alrededor de éste ha sido llamada sombra de semilla (Janzen, 1971a) (semilla = diáspora en este contexto). La fuente pueden ser los árboles progenitores o el núcleo de progenitores múltiples. Cuatro procesos interactúan para generar la sombra de semillas, los cuales eventualmente generan la sombra de plántulas: la producción de semillas, la depredación, la dispersión y la latencia o dormancia (Janzen y Vásquez-Yáñez, 1991). La sombra de semilla puede ser asimétrica y se ve afectada por dos factores: la relación densidad-distancia y la dirección con respecto a la fuente. La relación de densidad (número de semillas) con la distancia, con respecto a la fuente, alcanza un pico y una cola; la dirección tiene un valor ecológico importante (Janzen, 1971a). Fuera del pico, el número de semillas disminuye centrifugamente y forma una curva exponencial negativa. La fragmentación del hábitat y otros factores como son la conducta de los agentes dispersores, el ambiente y la constitución genética pueden cambiar la forma convencional de la curva (Willson, 1992).

Lo esperado es que la progenie dispersada viva y se reproduzca, pero la sombra de semilla es modificada y reducida por la depredación, falta de germinación y mortalidad de las plántulas. En general, la falta de enemigos naturales (depredadores, patógenos, parásitos y herbívoros), la ausencia de interacciones desfavorables y la probabilidad de encontrar un sitio adecuado favorecen la dispersión.

TIPOS DE DISPERSION

La dispersión de las diásporas puede ser biótica (zoocora) o abiótica (azooora) y su morfología está relacionada con el método de dispersión. En la dispersión biótica los vectores son numerosos: invertebrados [(moscas, insectos estercoleros y hormigas (mirmecocoria), lombrices de tierra y caracoles], peces herbívoros (ictiocoria), tortugas

marinas, lagartijas e iguanas de desierto (saurocoria), aves (ornitocoria) y mamíferos incluido el ser humano (mamaliocoria). Cuando los mamíferos dispersores son roedores, el proceso es llamado diszoocoria; si los vectores son murciélagos, el proceso es quiropterocoria. La dispersión abiótica es efectuada por viento (anemocoria), agua (hidrocoria) o por el progenitor mismo (autocoria). Este último puede ocurrir por balística activa (tensión generada por la deshidratación de los tejidos higroscópicos), balística pasiva (movimiento de las semillas encerradas en el fruto) y diásporas trepadoras y barocoria (dispersión por peso) (Carlquist, 1966; Flores, 1994a; Gautier-Hion, 1990; Gottsberger, 1978; Howe, 1990; Terborgh, 1986, 1990, Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985).

En los bosques tropicales la mayor parte de la dispersión es realizada por vertebrados, los cuales obtienen alimento de las semillas, tejidos y otras partes comestibles del fruto. La dominancia de la dispersión zooora ha sido demostrada en varios lugares. En la Guyana Francesa y Surinam, el 6% de las diásporas reproducidas por plantas maderables son dispersas por autocoria, el 11% por anemocoria, el 9% por hidrocoria y el 74% por zoocoria. Muchas diásporas dispersas por el agua provienen de especies riparias y son comunes en pantanos o vegetación de manglar, mientras que las dispersas por el viento son especies que crecen en los límites del bosque. En los bosques primarios la zoocoria se puede incrementar de 87 a 90% (Van Roosmalen, 1985). Algunos investigadores consideran que la dispersión por zoocoria en las selvas tropicales alcanza cerca del 80% (Croat, 1975, 1978; Frankie *et al.*, 1974; Gentry, 1982, 1993; Levey, 1987; Levey *et al.*, 1994; Opler *et al.*, 1980; Stiles, 1985; Willson y Thompson, 1982; Willson *et al.*, 1989).

Muchas diásporas son polícoras y su morfología indica los mecanismos de dispersión en general, aunque una modificación obvia no excluye la existencia de mecanismos alternativos (Bawa *et al.*, 1985a, 1985b; Flores, 1992b, 1992c, 1993a, 1993b, 1993c, 1994b, 1994f; Howe y Smallwood, 1982). Las Fabaceae, por ejemplo, son dispersadas por aves, murciélagos, roedores, Perissodactyla, Artiodactyla, carnívoros, agua, piel, plumas, viento, balística, o gravedad (Howe y Smallwood, 1982; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985), mientras que las Lauraceae son dispersas por aves, murciélagos, monos, roedores, carnívoros, peces, gravedad y agua (Flores, 1999). La especificidad del dispersor o dispersores es inusual y muchas frutas y semillas son usadas y dispersadas por varios y diferentes vectores, los cuales incluyen consumidores, comensales, depredadores, comensales y dispersores, o depredadores y dispersores.

DISPERSIÓN BIÓTICA O ZOOCORIA

Dispersión biótica ocurre de tres maneras. La dispersión es epizoocoria si el transporte de las diásporas es pasivo, externo y ocurre a través de la adhesión de las diásporas a la piel (pelo) o plumas de animales. La dispersión biótica es sinzoocoria cuando los animales comen parte de las semillas pero no las ingieren completamente, transportando activamente las diásporas. Este tipo de dispersión se extiende de los depredadores quienes almacenan y entierran las semillas, dando de esta manera una oportunidad para la supervivencia y germinación de algunas semillas. La dispersión es endozoocoria si las diásporas que contienen la semilla o la semilla misma, son ingeridas y la semilla eventualmente es excretada o regurgitada intacta (Gottsberger, 1983; Van der Pijl, 1972).

La dispersión zoocora requiere tejido nutritivo en la diáspora (arilos, pericarpo, testa), atrayentes químicos (elaisomas, olor rancio), mimetismo (coloración de la cubierta seminal), estructuras adhesivas (materiales viscosos, ganchos) (Howe y Smallwood, 1982; Van der Pijl, 1972). Cerca del 80% de los vertebrados (50% aves, 30% mamíferos) se alimentan de frutas (Howe y Smallwood, 1982; Janson, 1983; Janson y Emmons, 1990; Levey *et al.*, 1994; Terborgh, 1986). Los tipos más comunes de dispersión biótica están descritos en los siguientes párrafos.

Ornitocoria

Las aves tienen pobre sentido del olfato, sin embargo tienen el sentido de la vista muy bien desarrollado. Para ser dispersadas por las aves, las diásporas tienen que tener una parte comestible con un sabor agradable y protección externa contra la ingestión prematura, protección del embrión (cubierta seminal, endocarpo duro o ambos), colores atractivos y tener una posición fija. Los frutos o semillas dispersadas por aves son inodoros, pequeños y comúnmente esféricos u ovals (Levey, 1987; Levey *et al.*, 1994; Morden-Moore y Willson, 1982; Sorensen, 1983; Van der Pijl, 1972; Wheelwright, 1985; Willson y Thompson, 1982; Willson y Whelan, 1990). El tamaño del cultivo, la distancia de otros árboles con frutos y el contenido nutricional de otros frutos disponibles, también afecta la depredación e ingestión de las diásporas por las aves (Howe, 1977, 1981, 1982; Howe y DeSteven, 1979; Howe y Ritcher, 1982; Jordano, 1983, 1988; Levey *et al.*, 1994; Sargent, 1990; Stapanian, 1982). Algunas aves que no vuelan también dispersan frutos y semillas como son el ñandú *Rhea americana* y *Pterocnemia* (Rheidae) y Tinamidae (*Crypturellus*, *Nothocercus*, *Rhynchotus*, *Tinamus*) las cuales se alimentan de

diásporas carnosas (Gottsberger, 1983; Stiles y Skutch, 1989). Los pericos, loros y guacamayas (Psittacidae), tucanes y tucancillos (Ramphastidae) comen frutos y las semillas pueden ser ingeridas enteras. Pueden quebrar y comer los frutos duros que otras aves son incapaces de consumir (Gottsberger, 1983; Loiselle, 1987, 1990, 1991; Loiselle *et al.*, 1996; Stiles y Skutch, 1989). Los Icteridae, Picidae, Trogonidae, Tyrannidae, Turdidae y Furanidae también se alimentan de frutos (Gottsberger, 1983; Loiselle, 1987, 1990, 1991; Stiles y Skutch, 1989). Los párrafos siguientes describen los frutos que prefieren las aves.

Son frecuentemente consumidos frutos con colores brillantes (marrón, verde, amarillo, o anaranjado), carnosos pero suficientemente secos, con exocarpo leñoso o semi leñoso, con pocas semillas grandes y un mesocarpo carnoso y rico en lípidos (Janson, 1983; Johnson *et al.*, 1985; Van de Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985). Los frutos son usualmente drupas verdes, bayas o cámaras (Ej. muchas Anacardiaceae (*Astronium*), Burseraceae (drupa pirenoide en *Protium*, *Tetragastris*, *Trattinickia*) (Figs. 72-73), Combretaceae (*Buchenavia*), Clusiaceae (*Calophyllum brasiliense*, *Symphonia globulifera*), Lauraceae (*Aniba*, *Licaria*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*) (Fig. 70) y Fabaceae-Papilionoideae (*Dipteryx panamensis*) (Fig. 52). Aves frugívoras especializadas como los tucanes, tucancillos, caracarás, contigas y quetzales consumen esos frutos (Ávila *et al.*, 1996; Bonaccorso *et al.*, 1980; DeStevens y Putz, 1984; Flores, 1992a, 1994a, 1994f, 1999; Gentry, 1993; Van Roosmalen, 1985). Por ejemplo, 63% de los frutos consumidos por el quetzal (*Pharomachrus mocinno*) (Trogonidae) son Lauraceae; el restante 37% son frutos de Myrsinaceae, Araliaceae, Verbenaceae, Solanaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Moraceae y Clusiaceae (Ávila *et al.*, 1996). El quetzal es un ave altamente especializada y frugívora, y un excelente dispersor de frutos y semillas, especialmente durante la estación no reproductiva, cuando este puede abarcar un rango de varios kilómetros (Ávila *et al.*, 1996).

Las drupas y bayas con colores brillantes (rojo, rosado, blanco, negro, azul, morado, anaranjado, amarillo, o amarillo verdoso), con exocarpo membranáceo o ligeramente coriáceo, mesocarpo carnoso, acuoso, rico en azúcares, con reducido contenido de lípidos y proteínas, que se pudren rápidamente, son altamente apreciados por aves (Levey, 1987; Moermond y Denslow, 1985; Sopesen, 1983; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985; White, 1974). Ejemplos incluyen Anacardiaceae (*Spondias*, *Tapirira*), Araliaceae (*Dendropanax*), Boraginaceae (algunas especies de *Cordia*),

Cecropiaceae (*Cecropia*, *Pourouma*), Malpighiaceae (*Byrsonima*, *Tetrapodenia*), Melastomataceae (*Conostegia*, *Miconia*), Myrsinaceae (*Ardisia*), Myrtaceae (*Eugenia*, *Marliera*, *Myrcia*, *Psidium*, *Syzygium*) (Fig. 68), Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Fig. 71), Piperaceae (*Piper*), Rosaceae (*Prunus*), Rubiaceae (*Alibertia*, *Coussarea*, *Faramea*, *Genipa*), Solanaceae (*Brunfeldsia guianensis*, *Cestrum*), Simaroubaceae (*Picramnia*), Theaceae (*Symplococarpum*), Ulmaceae (*Trema micrantha*) y Verbenaceae (*Citharexylum mocinnii*) (Flores, 1994e; Gentry, 1993; Herrera y Jordano, 1981; Van Roosmalen, 1985).

Frutos dehiscentes (folículos, vainas, etc.) y semillas con estructuras especiales (arilos, elaiosomas, carúnculos, estrófilos y funículos) o sarcotestas ricas en lípidos, azúcares o mucílago, son comidas por las aves. Las testas o sarcotestas comúnmente son negras, blancas, rojas, anaranjadas o amarillas, y los arilos son rojos, blancos, amarillos o anaranjados (Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985). Los funículos son frecuentemente largos, con semillas colgantes (Van der Pijl, 1972). El color de la cubierta seminal combina con la del arilo y frecuentemente el endocarpo y el exocarpo, para crear un despliegue de color que provoca la ornitocoria. Ejemplos incluyen varias Annonaceae (*Xylopia*), Apocynaceae (*Stemmadenia*), Bixaceae (*Bixa orellana*), Fabaceae-Caesalpinoideae (*Dialim guianense*), Clusiaceae (*Clusia*), Connaraceae (*Connarus*, *Rourea*), Dilleniaceae (*Curatella*, *Davilla*), Elaeocarpaceae (*Sloanea*) (Fig. 103), Euphorbiaceae (*Sapium*) (Fig. 104), Flacourtiaceae (*Casearia arborea*, *C. decandra*, *C. guianensis*), Magnoliaceae (*Magnolia*), Meliaceae (*Guarea*, *Trichilia*) (Fig. 56), Fabaceae-Mimosoideae (*Acacia*, *Cojoba*) (Fig. 64), Myristicaceae (*Virola*, *Compsonura*, *Otoba*) (Fig. 62), Sapindaceae (*Cupania*) (Fig. 59) y Zygophyllaceae (*Guaicum sanctum*) (Flores, 1992c, 1996, 1999; Gentry, 1993; Howe, 1981; Howe y DeSteven, 1979; McDiarmid *et al.*, 1977; Van Roosmalen, 1985; Wendelken y Martin 1987). Cuando los folículos de *Xylopia aromatica* se abren, se revelan semillas azules las cuales contrastan con el interior rojizo del endocarpo. La sarcotesta de las semillas y el blanco del arilo atraen a diferentes aves las cuales tragan las semillas intactas (Gottsberger, 1993). Las semillas negras de *Connarus* están parcialmente cubiertas por un arilo amarillo y carnoso, contrastando con el rojo o anaranjado de la superficie interna del folículo abierto; esto atrae aves las cuales tragan o remueven las semillas, comiéndose el arilo y descartando las semillas (Van Roosmalen, 1985).

Capsulas, nueces u otro tipo de frutos con estructuras adheridas florales carnosas, son también preferidas. Ejemplos son Moraceae (Pseudofrutos de

Brosimum, *Morus*), Ochnaceae (receptáculo carnoso en *Ouratea*) y Polygonaceae (tubo del perianto succulento en varias especies de *Coccoloba*) (Flores, 1996, 1999; Gentry, 1993; Van Roosmalen, 1985).

Finalmente, semillas miméticas son ingeridas y transportadas por error, dado que el color del exocarpo o la testa es similar al arilo (Howe y Smallwood, 1982; Van Roosmalen, 1985). Ejemplos incluyen muchas Fabaceae-Mimosoidae (*Adenantha*, *Cojoba*), Fabaceae-Papilionoideae (*Erythrina*, *Ormosia*), Meliaceae (algunas *Guarea* en la cual la testa imita una sarcotesta) (Corner, 1953).



Figura 103



Figura 104

Numerosas aves se alimentan de frutos o semillas, digieren el mesocarpo o el arilo y secretan o regurgitan la semilla, la cual está comúnmente rodeada de un endocarpo duro. En muchos casos, los jugos gástricos escarifican la testa, el endocarpo o ambos, y facilitan la germinación de las semillas. Las semillas de varias especies de los géneros *Cordia*, *Virola*, *Protium*, *Tetragastris*, *Xylopia* y otras

son dispersadas de esta manera (Flores, 1992c; Howe, 1997, 1990; Howe y Ritcher, 1982; Howe y Vande-Kerckhove, 1981).

Mamaliocoria

La dispersión por mamíferos está más desarrollada en las zonas tropicales. Las diásporas dispersadas por mamíferos tienen características similares a las dispersadas por aves; otros grupos como los murciélagos, también se alimentan de los mismos grupos (Van der Pijl, 1972).

Quiropterocoria

La presentación de las diásporas consumidas por los murciélagos es similar a la exhibida por aquellas que son consumidas y dispersadas por las aves; sin embargo, las diásporas dispersadas por murciélagos son usualmente verdes, marrón-amarillentas, marrón, moradas o negras, y se encuentran en los extremos de las ramas. El color no es importante dado que los murciélagos son nocturnos y ciegos al color, pero su sentido del olfato es altamente desarrollado. Los murciélagos prefieren olores rancios y muchos consumen diásporas que tienen este olor (ácido butírico), el cual es producido por sustancias en fermentación, que se encuentran usualmente en los tejidos de mesocarpos carnosos (Flores, 1994e, 1999; Van der Pijl, 1972). El sabor de las diásporas varía de insípido a ácido o dulce, y la consistencia, de suave a semidura. Los murciélagos también consumen los arilos de las semillas de frutos dehiscentes, los cuales son comúnmente ricos en lípidos (Flores, 1994d). Los murciélagos frugívoros del paleotrópico (trópicos de Asia y África), que pertenecen a los Megaquiróptera, son importantes dispersores de semillas; en cambio, en los trópicos de América, son los murciélagos *Phyllostomidae* (Microquiróptera). Los mayores consumidores y dispersores se encuentran en la subfamilia Stenoderminae (*Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura*, *Sturnira*). Los de las subfamilias Carollinae (*Carollia brevicauda*, *C. castanea*, *C. perspicillata*) y Glossophaginae (*Anoura*, *Glossophaga*) le siguen en orden de importancia como dispersores (Fleming, 1988; Fleming y Heithaus, 1981; Timm *et al.*, 1989; Van der Pijl, 1957, 1972).

Los murciélagos son comensales y en muchos casos dispersores. Cuando el tamaño del fruto excede su capacidad de transporte, consumen el mesocarpo de drupas y bayas y dejan caer los tejidos remanentes debajo de la copa del árbol. Los frutos pequeños son transportados a sus áreas de alimentación y reposo, donde los murciélagos absorben los jugos del mesocarpo (Bonaccorso, 1979; Bonaccorso *et al.*,

1980; Fleming y Heithaus, 1981; Flores, 1992a, 1994e, 1999; Heithaus y Fleming, 1978). Los frutos de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) (Fig. 105), *Ocotea austinii* (Fig. 70) y *Minquartia guianensis* son también transportados a sus áreas de alimentación y reposo. Es común encontrar germinación de plántulas en las áreas debajo de estos sitios (Flores, 1994b, 1994e, 1999).



Figura 105

Los murciélagos dispersan las diásporas de varias especies de las siguientes familias: Anacardiaceae (*Mangifera indica*, *Spondias*), Annonaceae (*Annona*), Bombacaceae (*Quararibea*), Fabaceae-Cesalpinioidae (*Aldina*, *Cynometra*, *Hymenaea*), Caryocaraceae (*Caryocar*), Cecropiaceae (*Cecropia*, *Pourouma*), Chrysobalanaceae (*Couepia*, *Licania*, *Parinari*), Clusiaceae (*Calophyllum*, *Clusia*) (Fig. 105), Lauraceae (*Licaria*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*), Lecythidaceae (*arilos*, *Lecythis*, *Eschweilera*, *Gustavia*) (Fig. 54 y 106), Fabaceae-Mimosoideae (*Inga*, *Cojoba*) (Figs. 64 y 76), Monimiaceae (*Siparuna*), Moraceae (*Ficus*, *Brosimum*, *Maclura*), Myrtaceae (*Psidium*), Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Fig. 71), Fabaceae-Papilionoideae (*Andira inermis*, *Cassia grandis*, *Dipteryx*, *Lecointea*, *Swartzia*) (Figs. 50 y 51), Piperaceae (*Piper*), Rubiaceae (*Genipa*, *Palicourea*), Sapindaceae (*Matayba*), Sapotaceae (*Achras*), Sterculiaceae (*Theobroma*) y Verbenaceae (*Vitex orinocensis*) (August, 1981; Fleming, 1981; Fleming y Heithaus, 1981; Flores, 1992a, 1994b, 1994d, 1994e, 1999; Foster, 1978, 1990; Gentry 1993; Gottsberger, 1983; Janzen, 1971a, 1971b; Janzen *et al.*, 1976; Levey *et al.*, 1994; Morrison, 1978; Timm *et al.*, 1989; Van der Pijl, 1957, 1972; Van Roosmalen, 1985).

Primates

Como recientes colonizadores, los primates son fundamentalmente depredadores que se alimentan de todos los frutos disponibles pero dispersan muy

pocas diásporas. Los monos prefieren frutos con pericarpo duro cargados de semillas ariladas (Van der Pijl, 1972). Comúnmente consumen frutos de numerosas familias: Annonaceae (*Annona*, *Guatteria*, *Rollinia*), Anacardiaceae (*Spondias*), Apocynaceae (*Stemmadenia*), Araliaceae (*Dendropanax*), Boraginaceae (*Cordia bicolor*), Burseraceae (*Bursera simaruba*, *Tetragastris*, *Trattinickia*), Fabaceae-Caesalpinioideae (*Cassia grandis*, *Hymenaea courbaril*, *Prioria*) (Fig. 50), Capparidaceae (*Capparis*), Caryocaraceae (*Caryocar*), Cecropiaceae (*Cecropia*, *Pourouma*), Chrysobalanaceae (*Couepia*, *Hirtella*, *Licania*, *Parinari*), Clusiaceae (*Garcinia*, *Vismia*), Euphorbiaceae (*Euphorbia*), Flacourtiaceae (*Casearia*, *Zuelania*), Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*, *Persea*), Lecythidaceae (*Bertholletia*, *Gustavia*, *Lecythis*, *Eschweilera*) (Figs. 54 y 106), Melastomataceae (*Miconia*, *Mouriri*), Meliaceae (*Guarea*, *Trichilia*) (Fig. 56), Fabaceae-Mimosoideae (*Enterolobium*, *Inga*) (Fig. 76), Monimiaceae (*Mollinedia*, *Siparuna*), Moraceae (*Brosimum*, *Ficus*, *Helicostylis*, *Maquira*, *Perebea*), Myristicaceae (*Compsonera*, *Irianthera*, *Virola*, *Otoba*) (Fig. 62), Myrsinaceae (*Ardisia*), Myrtaceae (*Eugenia*, *Marliera*, *Myrcia*, *Psidium*, *Syzygium*) (Fig. 68), Nyctaginaceae (*Neea*), Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Fig. 71), Opiliaceae (*Agonandra*), Fabaceae-Papilionoideae (*Dipteryx*, *Swartzia*) (Fig. 51-52), Polygonaceae (*Coccoloba*), Quinaceae (*Lacunaria*), Rhamnaceae (*Ziziphus cinnamomum*, *Z. chloroxylon*), Rubiaceae (*Alibertia*, *Coussarea*, *Faramea*, *Genipa*, *Gonzalagunia*, *Guettarda*, *Palicourea*, *Psychotria*, *Simira*), Rutaceae (*Citrus*), Sapindaceae (*Cupania*) (Fig. 59), Sapotaceae (*Chrysophyllum*, *Manilkara*, *Pouteria*), Simaroubaceae (*Picramnia*, *Simarouba amara*), Sterculiaceae (*Guazuma ulmifolia*, *Sterculia*, *Theobroma*) (Fig. 107), Tiliaceae (*Apeiba*, *Muntingia calabura*) (Fig. 43), Ulmaceae (*Trema micrantha*) y Verbenaceae (*Citharexylum*, *Vitex stahelii*) (Chapman, 1989; Croat, 1978; Eisenberg, 1983; Estrada *et al.*, 1984; Flores, 1992a, 1992b, 1994d, 1994e, 1999; Gentry, 1993; Hladik y Hladik, 1969; Howe, 1980, 1982; Levey *et al.*, 1994; Milton, 1980; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985; Yumoto *et al.*, 1995; Zhang y Wang, 1995). Gorilas (*Gorilla gorilla*), chimpancés (*Pan troglodytes*) y mandriles (*Papio anubis*) también comen varias de estas frutas (Yamagiwa *et al.*, 1993; Yumoto *et al.*, 1995).

Los humanos son dispersores activos de semillas. Recolectan frutos y usan las semillas para la obtención de alimento, fibras, aceites esenciales, insecticidas, bebidas, alcaloides, drogas, fitoestrógenos, alimento para animales y otros productos. Las semillas también son usadas para iniciar plantaciones (Ver capítulo de etnobotánica).



Figura 106



Figura 107

Otros mamíferos

Los roedores son frecuentemente depredadores que se pueden comportar como comensales y dispersores (diszoocoria). Algunos comen la pulpa y rechazan el resto de los tejidos y las semillas; otros ingieren la diáspora y excretan la semilla en otro lugar; otros entierran las semillas para usarla posteriormente como alimento. Sin embargo, la relación mamíferos-diáspora es muy compleja (Janzen, 1983a, 1983c, 1983d, 1983f; Janzen y Wilson, 1983) *Microsciurus*, *Sciurus*, *Orthogeomys*, *Heteromys*, *Liomys*, *Proechimys*, *Hesperomys*, *Thomomys*, *Agouti*, *Dasyprocta* y *Myoprocta* son roedores activos que se encuentran en los bosques neotropicales; ellos se alimentan, destruyen, entierran y almacenan varios tipos de diásporas (Fleming, 1983a, 1983b; Gottsberger, 1983; Paschoal y Galetti, 1995; Timm *et al.*, 1989). *Sciurus* se alimenta primero en el piso y luego escala los árboles

para coleccionar más frutos (Bonaccorso *et al.*, 1980; Heaney, 1983). Los mamíferos que escalan los árboles y aquellos que se alimentan de las diásporas desechadas, atraen a *Agouti*, *Dasyprocta* y *Proechimys*. Usualmente los roedores comen el mesocarpio y frecuentemente la semilla o parte de ésta. Algunas semillas con endocarpios leñosos, intactos o parcialmente dañados, son transportadas a diferentes sitios, o consumidas y excretadas en otro lugar. Algunas semillas permanecen viables y eventualmente germinan. *Myoprocta exilis* y *Dasyprocta leporina* son vectores dispersores de semillas de *Vouacapoua americana*, enterrando muchas de las semillas. Estas semillas producen plántulas con una capacidad de supervivencia más alta que aquellas que germinan en los bosques debajo de la copa de los árboles, en donde son atacadas por termitas y gorgojos (Forget, 1997).

Entre los marsupiales, *Philander opossum*, *Didelphis marsupialis* y *Caluromys derbianus* son dispersores activos de frutos y semillas; *Didelphis marsupialis* y *Caluromys derbianus* son dispersores activos de frutos y semillas; *Didelphis derbianus* es el dispersor más eficiente (Medellín, 1994; Timm *et al.*, 1989). Algunas de las diásporas dispersadas por estos animales son *Piper*, *Cecropia*, *Dipteryx* y *Virola*.

Todos los carnívoros excepto *Lutra* y *Felis*, son frugívoros (Janzen, 1983a) y todos son dispersores potenciales de diásporas adherentes (epizooecoria) (Gottsberger, 1983). *Nasua narica*, *Potos flavus* y *Eira barbara* son dispersores esporádicos de diásporas (Brosset y Erard, 1986; Janzen, 1983c; Jordano, 1983; Kaufmann, 1983). *Chrysocyon* y *Cerdocyon* son especies de fauna brasileña que se alimentan de frutos y semillas (Gottsberger, 1983; Viera y Carvalho-Okano, 1996). Los tapires (*Tapirus bairdii*, *Perissodactyla*) entierran parte de la semilla, promoviendo la creación de nuevas poblaciones de plántulas (Janzen, 1983f).

Tayassu tajacu (*Artiodactyla*) come, entierra y excreta semillas contribuyendo a su dispersión (Kiltie, 1981; SOWLS, 1983). *Odocoileus virginianus* (*Artiodactyla*, *Cervidae*) se come las diásporas de diferentes especies pero no se traga las semillas; ellos expulsan las semillas después de que se comen los tejidos suaves (Janzen, 1983d). Todos los mamíferos consumen diásporas con colores atractivos y escasa pulpa, pero con tejidos ricos en contenido lipídico como son el mesocarpio o la sarcotesta, el embrión y el endospermo de las semillas, aunque también consumen frutos duros indehiscentes y no comestibles, los cuales carecen de colores atractivos. Estos frutos contienen entre una y varias semillas ricas en lípidos (Van Roosmalen, 1985).

Los elefantes son dispersores eficientes de diásporas (Alexandre, 1978; Gautier-Hion *et al.*, 1985; White *et al.*, 1993, Yumoto *et al.*, 1995). Ellos prefieren frutas con un pericarpo seco y fibroso y semillas bien protegidas. Estos frutos son semillas de color café opaco, café-amarillento, café-negrusco, café claro, amarillo-anaranjado o verde (Gautier-Hion, 1990; Gautier-Hion *et al.*, 1985). Ejemplos de diásporas dispersadas por elefantes incluyen *Antrocaryon nannanii* (Anacardiaceae), *Anonidium mannii* (Annonaceae), *Mammea africana* (Clusiaceae), *Uapaca guineensis* (Euphorbiaceae), *Tetrapleura tetraptera* (Fabaceae-Mimosoideae), *Treculia africana* (Moraceae), *Omphalocarpum* (Sapotaceae), *Klainedoxa gabonensis* (Simaroubaceae), *Grewia milbraedii* (Tiliaceae) y *Cissus dinklagei* (Vitaceae) (Yumoto *et al.*, 1995).

Las siguientes frutas y semillas son comúnmente consumidas y dispersadas por mamíferos: Anacardiaceae (*Spondias*), Annonaceae (*Duguetia*), Bombacaceae (*Pachira*) (Fig. 108), Boraginaceae (*Cordia*), Burseraceae (*Protium*), Caryocaraceae (*Anthodiscus*, *Caryocar*), Chrysobalanaceae (*Couepia*, *Licania*, *Parinari*), Combretaceae

(*Terminalia cattapa* L.), Euphorbiaceae (*Croton floribundus*, *Dalechampia pentaphylla*), Fabaceae-Caesalpinoideae (*Cynometra*, *Hymenaea*), Fabaceae-Papilionoidae (*Andira*, *Dipteryx*) (Figs. 51 y 52), Fagaceae (*Quercus*), Humiriaceae (*Humiriastrum*, *Sacoglottis*, *Vantanea*) (Fig. 109), Juglandaceae (*Alfaroa*, *Juglans*) (Fig. 110), Lauraceae (*Ocotea*), Lecythidaceae (*Bertholletia*, *Couroupita*, *Eschweilera*, *Gustavia*, *Lecythis*) (Figs. 54 y 106), Malpighiaceae (*Byrsonima crassifolia*, *Dicella bracteosa*), Meliaceae (*Cabrlea canjereana*, *Carapa*, *Guarea grandifolia* DC.) (Fig. 56). Fabaceae-Mimosoideae (*Enterolobium*, *Pentaclethra macroloba*, *Stryphnodendron*) (Fig. 111), Moraceae (*Brosimum*, *Ficus*), Myrsinaceae (*Ardisia*), Myrtaceae (*Eugenia ligustrina*), Polygalaceae (*Diclidanthera laurifolia*), Rubiaceae (*Alibertia*), Sapotaceae (*Achras*, *Chrysophyllum cainito*, *Manilkara*), Sterculiaceae (*Guazuma ulmifolia*, *Luehea*, *Sterculia*) (Figs. 108 y 112), Ulmaceae (*Celtis iguanae*) y Verbenaceae (*Citharexylum*, *Vitex*) (Fleming, 1983a, 1983b; Gentry, 1993; Janzen, 1983a, 1983c, 1983d, 1983f; Kaufmann, 1983; Paschoal y Galetti, 1995; Van Roosmalen, 1985).



Figura 108



Figura 109



Figura 110



Figura 111



Figura 112

Mirmecocoria

Las hormigas no juegan un papel importante en la dispersión de diásporas (Van der Pijl, 1972). Los frutos dispersados por las hormigas son pequeños y dehiscentes, con semillas que tienen elaisomas ricos en lípidos; comúnmente estas semillas son demasiado pequeñas para atraer a las aves. (Thompson, 1981; Van der Pijl, 1972; Van Roosmalen, 1985). Algunas especies mueven semillas de 1 a 2.5 m. Frecuentemente depositan semillas en sus hormigueros y muchas de ellas germinan y se desarrollan hasta formar plántulas saludables (Passos y Ferreira, 1996).

Saurocoria

Varios reptiles son frecuentemente dispersores de diásporas en los trópicos. La tortuga *Rhinoclemmys annulata*, el lagarto *Basiliscus basiliscus* y la iguana *Iguana iguana* comen y transportan frutas y semillas de especies como *Spondias* (Anacardiaceae), *Cordia* (Boraginaceae), *Sloanea* (Elaeocarpaceae) (Fig. 103), *Macrobium*, *Swartzia* (Fabaceae-Caesalpinoideae), *Inga* (Fabaceae-Mimosoideae) (Fig. 76), *Ficus*, *Brosimum* (Moraceae) y *Ardisia* (Myrsinaceae) (Berg, 1975; Ernst, 1983; Gottsberger, 1978; Rand, 1978; Van Devender, 1983).

Ictiocoria

La proporción de diásporas dispersadas por peces en los bosques riparios e inundados, es alta; sin embargo, ésta no ha sido cuantificada con precisión (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Howe y Smallwood, 1982). Los peces dispersan 16 especies tropicales y destruyen 17 especies en la varzea forestal del Amazonas brasileño (planicies riparias y ríos con aguas claras). Gottsberger (1978) propuso que la ictiocoria es un método arcaico de dispersión y que esta incidencia es alta en aguas pobres en nutrientes, sugiriendo que los peces dependen de la nutrición producida por los frutos y semillas.

En la varzea y el igapó (planicies riparias y ríos con aguas oscuras), el pico de fructificación coincide con el periodo de inundaciones. En los bosques inundados casi todas las diásporas caen al agua donde son consumidas por peces, con un gradiente variable de destrucción. La ictiocoria puede ser facultativa u obligatoria (Kubitzki y Ziburski, 1994).

Las diásporas ictiocóricas pueden tener estructuras ariladas (*Annona*, *Virola*). Algunas tienen estructuras protectoras como son un pericarpo duro (*Cecropia*), endocarpo leñoso (*Licania*, *Astrocaryum*), testa dura (algunas Elaeocarpaceae, *Unonopsis*), sarcotesta y tejidos carnosos con un sabor agradable o infrutescencia atractiva (Gottsberger, 1978) (Fig. 62). Muchas de las diásporas que son dispersas por peces, o agua y peces, tienen adaptaciones estructurales que les ayudan a mantenerse a flote por largos periodos en los bosques inundados. Finalmente se hunden y germinan al final del periodo de inmersión (Kubitzki y Ziburski, 1994).

Los ríos neotropicales tienen muchas especies de peces dispersores: *Cichlasoma* (Cichlidae), *Brycon* (Characidae, altamente depredadores), *Rhamdia* (Pimelodidae), *Colossoma* (Characidae), *Cytocharax* (Characidae), *Leporinus* (Curimatidae), *Lithodorax dorsalis* (Doradidae); estos se alimentan de las diásporas que caen en el agua (Flores, 1992c, 1999;

Gottsberger, 1978). Estos peces contribuyen a la dispersión de semillas de los siguientes árboles: *Anacardium* (Anacardiaceae); *Annona hypoglauca*, *Annona*, *Duguetia*, *Unonopsis* (Annonaceae); *Crescentia amazonica*, *Tebebuia barbata*, *T. palustris* (Bignoniaceae); *Pseudobombax* (Bombacaceae); *Protium* (Burseraceae) (Figs. 72 y 73); *Crataeva benthamii* (Capparidaceae); *Cecropia membranacea*, *C. latiloba* (Cecropiaceae); *Buchenavia oxycarpa* (Combretaceae); *Sloanea* (Elaeocarpaceae) (Fig. 103); *Hevea spruceana* (Euphorbiaceae); *Aldina latifolia*, *Crudia amazonica*, *Cynometra*, *Macrolobium*, *Mora oleifera*, *M. paraensis* (Fabaceae-Caesalpiinoideae); *Swartzia* (Fabaceae-Papilionoideae); *Laetia corymbulosa*, *L. suaveolens* (Flacourtiaceae); *Aniba*, *Licania*, *Nectandra*, *Ocotea* (Lauraceae) (Fig. 70); *Eschweilera ovalifolia*, *E. tenuifolia*, *Lecythis* spp. (Lecythidaceae) (Figs. 54 y 106); *Byrsonima* (Malpighiaceae); *Carapa guianensis*; *Guarea*, *Trichilia* (Meliaceae) (Fig. 56); *Brosimum*, *Ficus* (Moraceae); *Virola*, *Otoba* (Myristicaceae) (Fig. 62); *Genipa*, *Randia* (Rubiaceae) y *Vitex cymosa* y *V. cooperi* (Verbenaceae) (Flores, 1992c, 1999; Gottsberger, 1978; Kubitzki y Ziburski, 1994).

Algunos peces dejan caer las semillas y las corrientes de agua las transportan por largas distancias; eventualmente las semillas alcanzan la orilla del río donde a veces germinan (Flores, 1992c, 1999). En el Amazonas Brasileño los peces juegan un papel importante como dispersores (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980). Información preliminar sobre el papel de los peces en las planicies del atlántico mesoamericano llevan a conclusiones similares.

DISPERSIÓN ABIÓTICA O AZOÓCORA

Tres tipos de dispersión abiótica se discuten en las siguientes secciones.

Anemocoria

Los árboles tropicales producen una gran variedad de diásporas dispersas por el viento (Van der Pijl, 1972). Frutos ligeros pueden tener un pericarpo alado (*Terminalia amazonia*, Combretaceae; *Hymenolobium*, *Sclerolobium*) (Fig. 45) o proyecciones filiformes (*Heliocarpus appendiculatus*, Tiliaceae) (Fig. 113). Algunas semillas tienen una testa alada (*Tabebuia rosea*, Bignoniaceae; *Cedrela odorata*, *Vochysia guatemalensis*) (Figs. 91-93); otras semillas son pubescentes y lanosas (*Bombacopsis quinata*, Bombacaceae; *Macrohasseltia macroterantha*, Flacourtiaceae) (Fig. 114). Algunas unidades de dispersión (fruto + órganos florales modificados como el androceo, perianto y receptáculo), tienen partes florales adicionales para

ayudar a la dispersión. Ejemplos incluyen *Oreomunnea pterocarpa* (Juglandaceae) (Fig. 115) con una nuez rodeada de un perianto modificado; *Triplaris americana* y *Coccoloba tuerckheimii*, Polygonaceae) con una nuez encerrada en un perianto acrescente, que se extiende después de la fertilización; *Gyrocarpus jatrophifolius* y *Hernandia didymantha* (Hernandiaceae) con una nuez inmersa en una copa formada por tejidos del perianto; *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) con una drupa rodeada por un cáliz alado, el cual crece en las etapas de post-fertilización, y enmascarando los pétalos; y *Curatella americana* (Dilleniaceae) (Fig. 116), *Diospyros nicaraguensis* (Ebanaceae) y *Cordia alliodora* (Boraginaceae) (Fig. 116), con un cáliz conspicuo, acrescente y persistente.



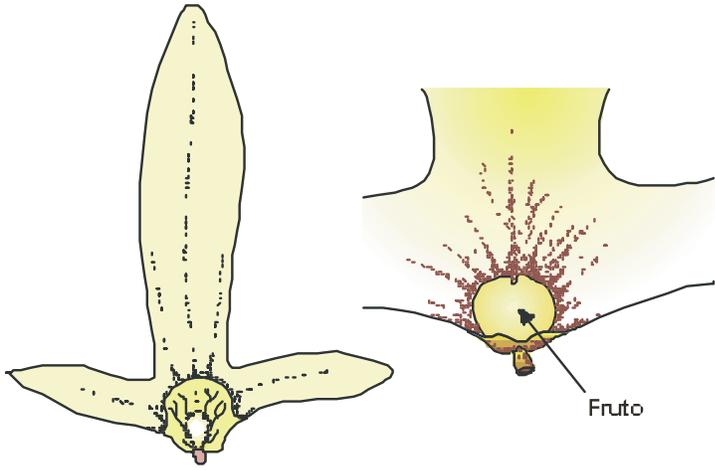
Figura 113



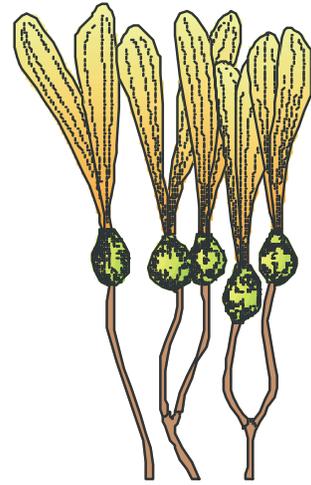
Figura 114



Figura 115



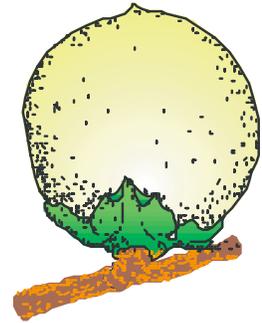
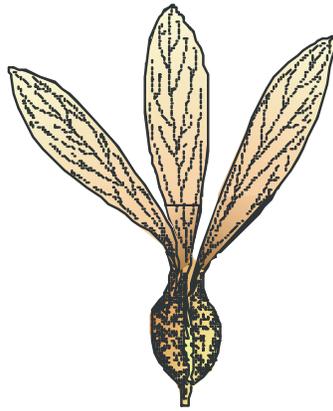
Oreomunnea pterocarpa
(Juglandaceae)



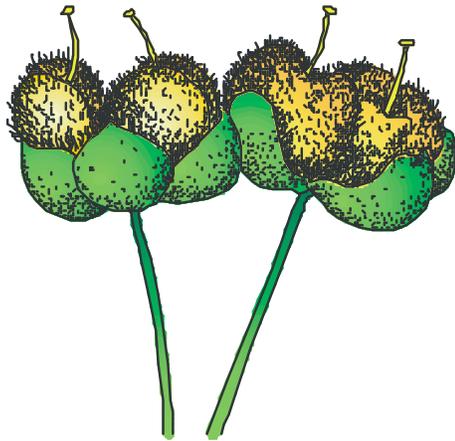
Gyrocarpus americanus
(Hernandiaceae)



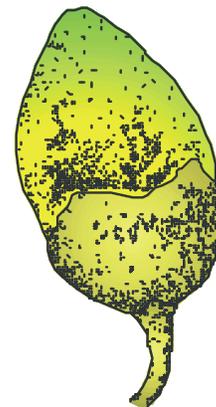
Triplaris melaenodendron
(Polygonaceae)



Diospyros digyna
(Ebanaceae)



Curatella americana
(Dilleniaceae)



Quararibea ochrocalyx
(Bombacaceae)

Figura 116. Diferentes tipos de diásporas

El diseño morfológico de las diásporas que son dispersadas por viento, les hace disminuir su caída e incrementar su exposición a los vientos horizontales o borrascosos (Augsburger, 1986; Robinowitz y Rapp, 1981). El grado de descenso está correlacionado con la carga del ala (peso/área) de la diáspora (Green, 1980). Los vientos horizontales dispersan las diásporas sobre un amplia superficie, cuyo potencial de dispersión en área es inverso al grado de descenso (Augsburger, 1986). La consistencia en dirección, intensidad y velocidad del viento también afecta la sombra de semilla.

Con base en el uso de la morfología de la diáspora, el movimiento rotatorio y la tasa de descenso, Green (1980) estableció dos categorías de diásporas dispersadas por el viento: las sámaras giratorias, las cuales autorotan alrededor del eje longitudinal y autogiran alrededor de uno de los extremos de la diáspora; y las sámaras no giratorias, las cuales incluyen las sámaras que sólo autogiran. Para una determinada carga del ala, la primera categoría tiene una tasa de descenso más alta. (Augsburger, 1986; Green, 1980; Norberg, 1972). La morfología y el comportamiento aerodinámico llevaron a Augsburger (1986) a agrupar las diásporas estudiadas que son dispersadas por el viento en seis categorías:

(1) Flotadora: diáspora que flota hacia abajo en línea vertical; Ej. *Bombax*, *Bombacopsis*, *Ceiba*, *Ochroma*, *Pseudobombax* (Bombacaceae), *Trichospermum* (Tiliaceae).

(2) Autogiratoria- rotatoria: diáspora que rota en dos ejes: alrededor del eje longitudinal de la diáspora y alrededor de un extremo de la diáspora en un espiral cerrado (sámaras rotatorias, de acuerdo a Green, 1980); Ej. *Cespedesia* (Ochnaceae); *Couratari* (Lecythidaceae); *Dalbergia*, *Hymenolobium*, *Lonchocarpus*, *Machaerium*, *Platymiscium* (Fabaceae-Papilionoideae); *Lafoensia punicifolia* (Lythraceae); *Sclerolobium*, *Tachigali* (Fabaceae-Caesalpinioideae); *Terminalia amazonia*, *T. oblonga*,

T. bucidoides (Combretaceae) y *Vochysia*, *Qualea* (Vochysiaceae) (Figs. 45-46, 91, 117-118).

(3) Autogiratoria: diáspora que rota cerrada alrededor del extremo de la diáspora conteniendo la semilla; Ej. *Loxopterygium sagotii* (Anacardiaceae); *Cedrela*, *Swietenia* (Meliaceae); *Luehea* (Tiliaceae); *Myroxylon*, *Vatairea* (Fabaceae-Papilionoideae) (Figs. 92 y 112).

(4) Ondulatoria: diáspora que se desliza y ondula pero sin movimiento acumulativo hacia el frente. El deslizamiento es discontinuo o fugaz (sámara no giratoria, de acuerdo a Green, 1980); Ej. *Aspidosperma* (Apocynaceae), *Pterocarpus* (Fabaceae-Papilionoideae) y *Jacaranda* (Bignoniaceae) (Figs. 47 y 119).

(5) Helicóptero: diáspora que gira en forma cerrada alrededor de una línea vertical. Es similar a las autogiratorias pero tienen alas adicionales; Ej. *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), *Cordia alliodora* (Boraginaceae), *Triplaris* (Polygonaceae) y *Macrohasseltia* (Flacourtiaceae) (Figs. 114-116).

(6) Volteadora: diáspora que se voltea con un eje inconsistente o de manera aleatoria. También puede rotar alrededor de una línea vertical en un espiral abierto y extendido; Ej. *Cavanillesia* (Bombacaceae).

Las diásporas no clasificadas incluyen aquellas con comportamiento variable; Ej. *Tabebuia* (Bignoniaceae) (Fig. 93).

Hidrocoria

Se realiza a través de la lluvia (ombrohidrocoria), ríos o corrientes marinas (nautohidrocoria). La hidrocoria juega un papel importante en la dispersión de diásporas de especies riparias, de pantanos o de zonas costeras (Kubitzki y Ziburski, 1994; Van der Pijl, 1972).



Figura 117



Figura 118



Figura 119

En algunos casos las diásporas flotan; en otros se sumergen. Las semillas de *Astrocaryum*, *Cocos nucifera* (Arecaceae), *Tabebuia palustris* (Bignoniaceae), *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae), *Aldina latifolia*, *Crudia amazonica*, *Cynometra*, *Eperua*, *Macrolobium*, *Mora oleifera*, *M. paraensis* (Fabaceae-Caesalpinioideae), *Parkia discolor* (Fabaceae-Mimosoideae), *Pterocarpus*, *Swartzia* (Fabaceae-Papilionoideae), *Bertholletia excelsa*, *Eschweilera* ssp., *Grias cauliflora*, *Gustavia superba* (Lecythidaceae), *Carapa guianensis* (Meliaceae) y *Calatola costaricensis* (Icacinaceae) pueden ser dispersadas por corrientes de ríos o las provocadas por inundaciones de las planicies costeras (Figs. 105 y 120). Para incrementar su capacidad de flotación, las semillas son dispersadas primeramente por hidrocoria, las cuales reducen la gravedad específica, aumentan el área de la cubierta y depositan una cutícula gruesa sobre la superficie externa. La existencia de aerénquimas es un dispositivo común.

Autocoria

Varias taxas usan dispersión autocórica. La pared del fruto comúnmente indica la existencia de este mecanismo. La liberación explosiva de las semillas es una característica antigua (Van der Pijl, 1972). La autocoria es frecuente en zonas áridas (Van der Pijl, 1972), pero también se observa en árboles de zonas tropicales; Ej. algunas de la familia Fabaceae.

Balística activa

La balística activa de las diásporas ocurre cuando la tensión incrementa como resultado de tensión higroscópica en tejidos muertos. La tensión en tejidos muertos se presenta en *Croton priscus*, *Hevea brasiliensis* y *Hura crepitans* (Euphorbiaceae); algunas especies de *Cassia* y *Crudia* (Fabaceae-Caesalpinioideae), y en varias especies de *Calliandra*, *Mimosa* y *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae-Mimosoideae) (Figs. 65-66).

Balística pasiva

Ocurre cuando un agente externo (viento, lluvia o animales) libera la tensión interna de la fruta y provee la energía necesaria para la apertura de la fruta. El mecanismo es común en especies herbáceas (Van der Pijl, 1972).

Diásporas trepadoras

En este tipo de diásporas, el movimiento de las estructuras adhesivas es provocado por cambios en el ambiente (humedad-sequedad). Es común en Asteraceae y Poaceae (Van der Pijl, 1972).

Barocoria

Es una dispersión por peso (Van der Pijl, 1972); Ej. *Billia hippocastanum*, *B. columbiana* (Hippocastanaceae), *Quercus* (Fagaceae), *Rhizophora* (Rizophoraceae), *Juglans* (Juglanadaceae), *Carapa*, *Guarea* (Meliaceae), *Mora* (Fabaceae-Caesalpinioideae), *Dipteryx* (Fabaceae-Papilionoideae), *Achras*, *Manilkara* (Sapotaceae) (Figs. 42, 52 y 56).



Figura 120

GERMINACIÓN

La germinación es, en una palabra, un proceso que se desencadena con la hidratación (imbibición) de la semilla y el inicio de la expansión de la radícula (Evenari *et al.*, 1957). La embriogenia y la germinación son entonces, etapas sucesivas en el desarrollo del nuevo esporofito, separadas por un periodo de relativa inactividad metabólica llamado letargo. (Bewley y Black, 1978, 1982, 1994; Flores, 1999).

El proceso de germinación involucra la transición de las células de un estado de deshidratación y baja actividad metabólica, a un estado hidratado y de alta actividad metabólica. El agua es absorbida por muchas semillas en una manera trifásica: imbibición, germinación (en sentido estricto) y el desarrollo del embrión (Bewley y Black, 1994; Tissaoui y Côme, 1975). La imbibición corresponde a la rápida absorción de agua que conduce a un incremento de la actividad respiratoria. La germinación en sentido estricto es el proceso de activación del embrión, sin ser acompañado de algún cambio aparente en la morfología. El desarrollo del embrión está marcado por el inicio de la elongación de la radícula y significantes cambios en la fisiología del embrión (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b). La fase crucial es la germinación porque el desarrollo de las plántulas depende de esta etapa. En muchos casos,

la semilla germina sólo si la respiración y la producción de adenosin 5' -trifosfato (ATP) es adecuada, creando un requerimiento de oxígeno (Côme y Corbineau, 1996a, 1996b).

La germinación culmina con el desarrollo de la radícula (básicamente por alargamiento celular) y la protusión de los tejidos adyacentes. En las semillas recalcitrantes con embriones diminutos y rudimentarios o embriones grandes con radículas rudimentarias (reducidos a meristemas radicales), el desarrollo de la radícula implica la división y alargamiento celular.

INFLUENCIAS AMBIENTALES

Los factores ambientales externos que regulan la actividad del árbol progenitor durante la maduración de la semilla, incluyen temperatura, luz, fotoperíodo, termoperíodo, humedad relativa y potencial de agua en el suelo. Los parámetros internos, como son el potencial de agua, nutrición y estado hormonal del árbol progenitor, así como la posición de la semilla en el árbol, también afectan la maduración de la semilla. Otros factores ambientales involucrados directamente en el proceso de germinación son la temperatura, luz y gas (Bewley y Black, 1994; Bonner, 1966).

AGUA

En semillas que sufren secado de maduración, la imbibición de agua es el primer requerimiento para la germinación, dado que esto permite la reactivación y restauración metabólica del sistema completo de membranas y organelos. La activación del sistema enzimático, la respiración y la síntesis tanto del ARN y proteínas, son fundamentales. Las enzimas participantes en el proceso se encuentran en las semillas deshidratadas, o son sintetizadas durante la imbibición. En la mayoría de los casos, el agua imbibida por la semilla es equivalente a dos o tres veces su peso seco. La difusión neta ocurre en un gradiente descendente del potencial del agua (o etapa energética del agua ι); en otras palabras, de agua pura a agua con contenido de solutos (Bewley y Black, 1994). El potencial de una célula dentro de la semilla está determinado por el potencial osmótico (ψ_p), determinado por la concentración de solutos (más solutos = menos potencial osmótico), el componente mátrico (ψ_c) determinado por la hidratación de matrices (paredes celulares, almidón, cuerpos proteicos) y la presión potencial (ψ_p), permitiendo el ingreso de agua y agregando presión a la pared celular (Bewley y Black, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975). En el agua potencial del suelo, solo ψ_c tiene un papel importante. La absorción tiene tres etapas:

(1) Una fase rápida o imbibición inicial que está grandemente influenciada por las fuerzas mátricas. Esta fase ocurre en semillas viables y no viables, porque el potencial de agua de la semilla madura es más bajo que el del suelo húmedo que la rodea. En esta fase, la energía es liberada en forma de calor; los gases de adsorción coloidal y los solutos son liberados en forma de azúcares, ácidos orgánicos, iones, aminoácidos y proteínas. Los solutos pueden estimular el crecimiento de bacterias y hongos del suelo. Una presión imbibicional se crea a través de la hidratación de las proteínas (formación coloidal) (Brewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994).

(2) Fase de ingreso lento de agua, en la cual el componente mátrico (ψ_c) no es importante y el potencial de agua de la semilla (ψ) está determinado por ψ_π y ψ_p . Esta es la fase en la cual comienza la actividad metabólica. Las semillas latentes son también metabólicamente activas; la duración de esta fase se correlaciona con la intensidad de la dormancia (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994).

(3) La última fase ocurre solamente en semillas sin dormancia, involucradas en una germinación activa. Es una fase rápida intensificada por activación del metabolismo. En muchos casos coincide con la ruptura de la testa y el comienzo del alargamiento y la protusión de la radícula (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994). En las semillas ortodoxas, el endospermo y los cotiledones no se expanden si las plántulas son criptocotilares. En semillas recalcitrantes con embriones rudimentarios, el desarrollo de los cotiledones con frecuencia precede del desarrollo de la radícula (Ej. *Viola*), o ambos se desarrollan al mismo tiempo (Ej. *Minquartia guianensis*). En esta etapa, las semillas con endospermo nuclear pueden formar paredes celulares, y la desintegración del endospermo se gesta tanto en la parte central como alrededor del embrión (Fig. 81).

La movilización de reservas y la activación enzimática dependen de la hidratación; la mejor germinación ocurre con una baja tensión de humedad. (0.005 a 0.500 bares). Si la tensión es cero, la película de agua alrededor de la semilla inhibe la absorción del oxígeno (Bonner *et al.*, 1994; Mayer y Shain, 1974). Durante la movilización de reservas, las formas insolubles se transforman en formas solubles. Las amilasas son el primer sistema enzimático involucrado en la transformación del almidón en azúcares solubles. Las lipasas desdoblan los lípidos en ácidos grasos y glicerol. Los ácidos grasos son de β -oxidados a acetyl coenzima A, que ingresa al ciclo glioxilato y eventualmente forma carbohidratos. Algunas proteínas son importantes

como fuente de nutrientes y son transformadas a formas solubles. El movimiento de sustancias dentro del embrión es vital. En muchas especies este estímulo controla la actividad de las amilasas que se origina en la radícula; otros estímulos se originan en los cotiledones (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.* 1994; Leopold y Kriedemann, 1975; Mayer y Shain 1974; Stanwood y McDonald, 1989).

TEMPERATURA

El efecto de la temperatura es difícil de separar de los efectos de la luz y el agua. En condiciones naturales, la temperatura determina la capacidad y tasa de germinación, removiendo la dormancia primaria e induciendo la secundaria (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975; Mayer y Shain, 1974; Stanwood y McDonald, 1989). Para la germinación, el límite superior es alrededor de 45 °C y el inferior, entre 3 y 5 °C. Muchas especies germinan alrededor de 40 °C, pero las plántulas son anormales; otras pueden germinar cerca del límite mínimo de temperatura, pero raramente producen plántulas normales (Bonner *et al.*, 1994). Los regímenes con temperaturas alternadas (20 °C durante la noche y 30 °C durante el día), parecen ser óptimos para las especies de zonas templadas, aunque se obtuvieron resultados similares con temperaturas constantes de 25 °C (Bonner *et al.*, 1994). En especies tropicales, el mejor rango es comúnmente entre 25 °C y 30 °C.

LUZ

La luz estimula la germinación, pero no es estrictamente necesaria para la mayoría de las semillas; sin embargo, algunas especies tropicales pioneras, típicas de áreas de sucesión temprana, como son *Cecropia* y *Heliocarpus*, tienen semillas fotoblásticas. Un pigmento llamado fitocromo es responsable del fotocontrol de la germinación; éste existe en dos formas reversibles. Forma *Pr* (luz roja) con una absorción máxima de 660 nmh y estimula la germinación; la forma *Pfr* (rojo lejano) tiene una absorción máxima de 730 nmh e inhibe la germinación (Fig. 121) (Bonner, 1966; Hendricks y Borthwick, 1967; Hillman, 1969). La luz roja lejana puede revertir los efectos de la luz roja. Si las semillas son expuestas a la luz roja y roja lejana consecutivamente, las fallas en la germinación dependen de que tipo de luz fuera utilizada. Exposiciones a luz roja por menos de un segundo puede producir estímulos que desencadenan la germinación; este efecto se magnifica si la luz infrarroja se aplica después. Cuando el tratamiento es revertido, la semilla no germina (Bonner, 1966; Kozlowski, 1971; Leopold y Kriedemann, 1975).

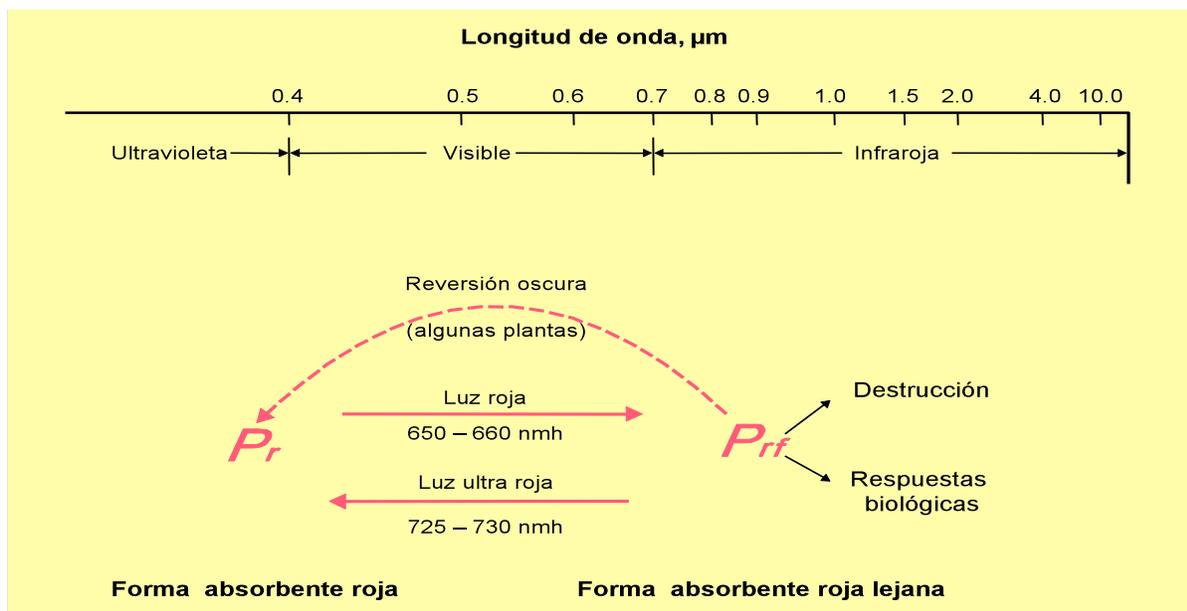


Figura 121. Composición espectral y exposición de los fitocromos de luz roja y roja lejana y viceversa

Cuando *Pr* es iluminado con luz roja, éste cambia a *Pfr*; si posteriormente absorbe luz roja lejana, se convierte en *Pr* (Fig. 121). Dentro de la semilla, *Pfr* se convierte metabólicamente en *Pr* aún en la oscuridad. *Pfr* puede ser destruido metabólicamente y *Pr* resintetizado (Bonner, 1966; Kozlowski, 1971; Leopold y Kriedemann, 1975).

La sensibilidad a la luz está influenciada por pretratamientos con temperatura. Con un incremento de pretratamiento frío, la germinación puede ser incrementada en la oscuridad, y la sensibilidad a la luz roja lejana disminuye. Los requerimientos de luz para la germinación varía con la cantidad de agua imbibida (Bonner *et al.*, 1994, Kozlowski, 1971).

INFLUENCIA GENÉTICA

Un factor que siempre ha sido descuidado y no ha sido bien evaluado es cómo los genomas recibidos por las diásporas controlan la germinación. Varias partes de las diásporas difieren en genotipo; los tejidos de los frutos, otros tejidos rodeando la semilla y la testa tienen genotipo maternal. El endospermo es paternal en una tercera parte, y dos terceras partes maternal. El embrión es mitad maternal y mitad paternal. En general, los genotipos de uno o ambos padres afectan la estructura y composición de las varias partes de la diáspora. Por ejemplo, los genes expresados en el megagametofito juegan un papel importante en la inducción del desarrollo de la semilla, principalmente en el desarrollo del embrión y el endospermo (Angenent y Colombo, 1996; Ray 1998). El ritmo anual endógeno de la germinabilidad de la semilla y el mecanismo interno regulador, aún no son lo suficientemente conocidos.

RESPIRACIÓN DE LA SEMILLA

La respiración permite la adquisición de energía. Ésta requiere oxígeno y la remoción de CO₂. Altos niveles de CO₂ pueden inhibir la germinación y la falta de oxígeno tiene el mismo efecto, aunque algunas especies pueden germinar en condiciones anaeróbicas (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975).

La semilla inhibida tiene tres rutas activas de respiración: glicólisis, pentosa-fosfato y el ciclo del ácido cítrico (ciclo de Krebs). La glicólisis la cual está catalizada por enzimas citoplasmáticas y el ciclo de Krebs (dentro de las mitocondrias), son esenciales para la producción de ATP. El ciclo de Krebs produce ATP a través del ciclo metabólico de ácidos orgánicos. La ruta de la pentosa-fosfato es una fuente de reducción Nicotina Adenina Binucleótido Fosfato (NADPH), la cual actúa como un hidrógeno y

donador de electrones en biosíntesis reductiva, especialmente de ácidos grasos. También existen en esta ruta compuestos intermedios, los cuales inician otros procesos biosintéticos que producen energía (Bewley y Black, 1994; Leopold y Kriedemann, 1975).

Acorde a Bewley y Black (1994) el proceso respiratorio en las semillas ortodoxas consiste de tres o cuatro etapas:

(1) Alto consumo de oxígeno (O₂) e incremento lineal de la respiración durante la hidratación del tejido (hidratación y activación de las enzimas mitocondriales en el ciclo de Krebs y la cadena de electrones).

(2) Reducción en la respiración en proporción a la estabilización de oxígeno absorbido. La semilla es hidratada y el sistema enzimático es activo. Entre las etapas (2) y (3), se da la protusión de la radícula a través de los tejidos circundantes (coincide con las fases (2) y (3) del proceso de imbibición. La cubierta seminal (o testa + endocarpo o pericarpo), pueden actuar como barreras físicas limitando la toma de O₂.

(3) Reactivación de la respiración como resultado de la activación del eje embrionario, los meristemas y la movilización de las reservas almacenadas. La ruptura de la cubierta seminal puede contribuir al incremento del O₂ absorbido.

(4) Respiración limitada a los tejidos de almacenamiento, cuyas reservas son degradadas y removidas.

El embrión dicotiledonar puede ser completo, grande o pequeño, diferenciado, parcialmente diferenciado, rudimentario o no diferenciado. La activación celular en todos los tejidos del embrión se da de manera secuencial y en numerosos casos comienza con el hipocótilo y se extiende a los polos embrionarios. En los embriones los gradientes de activación están en todos los niveles. La secuencia de activación en los cotiledones es bastante compleja y varía entre especies (Bewley y Black, 1982, 1994). La diferenciación de los organelos celulares preexistentes y la síntesis de nuevos organelos complementarios, ocurre durante la germinación temprana. La desintegración del endospermo ocurre durante la germinación tardía y parece estar regulada con las giberelinas producidas en el embrión.

LONGEVIDAD, VIABILIDAD Y DORMANCIA

La regeneración de las comunidades de plantas depende de que las semillas alcancen un lugar

apropiado en el momento adecuado. Deben tener un estado fisiológico correcto para germinar y producir plántulas cuando sea propicia la oportunidad de regenerarse o colonizar. En algunos casos, los requerimientos son satisfechos por una estrategia de germinación, en la cual las semillas germinan tan pronto como caen al suelo; en otros casos, las semillas permanecen por largos periodos de tiempo en el suelo formando bancos de semillas (pioneras o típicas de sucesiones tempranas), con parte de la población germinando intermitentemente. Algunas semillas viven por largos periodos de tiempo en el suelo (Murdoch y Ellis, 1992). El periodo de tiempo en el cual la semilla permanece viable en el suelo es llamado longevidad. La viabilidad es la capacidad germinativa; su pérdida es la etapa final del deterioro de la semilla. El envejecimiento de la semilla produce una declinación gradual de muchas capacidades de la semilla, tales como la tasa de germinación que culmina con la muerte (Bewley y Black, 1994; Murdoch y Ellis, 1992). Especies de los bosques tropicales húmedos tienden a perder su viabilidad rápidamente; quizás de 60 a 70 % de pérdida entre tres y seis meses. Algunas especies pierden su viabilidad en días o semanas (Nichols y González, 1991).

Para sobrevivir en el suelo, las semillas deben mantener su viabilidad durante el tiempo en que la germinación está inhibida por dormancia o quiescencia. La dormancia es la supresión de la germinación durante condiciones ambientales favorables. Un estimado de 10 % de las especies tropicales presenta dormancia (Nichols y González, 1991). Varias condiciones provocan dormancia; la presencia de embriones rudimentarios o fisiológicamente inmaduros, testas resistentes o impermeables, reguladores de crecimiento endógeno inhibiendo la germinación, o almacenamiento inadecuado; algunas dormancias son el producto de interacciones multifactoriales (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Murdoch y Ellis, 1992).

La dormancia puede ser innata o inducida. Dormancia innata (primaria) previene la germinación de las semillas durante su desarrollo y maduración en el árbol materno, y usualmente por cierto tiempo después de su dispersión y recolección (Karssen, 1980/1981). La dormancia es innata externa (primeramente externa) cuando la testa es dura e impermeable a gases o agua o mecánicamente resistente (Ej. *Ilex*, *Magnolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman*, *Stryphnodendron microstachyum*) (Murdoch y Ellis, 1992; Werker, 1980/1981). Este fenómeno también se aplica a semillas que están cubiertas por un pericarpo o endocarpo duro y leñoso. Acorde a Murdoch y Ellis (1992), las semillas duras son innatamente

quiescentes Cuando el embrión contiene sustancias inhibitoras o es fisiológicamente inmaduro, la dormancia es innata interna o primaria interna (Ej. *Juniperus virginiana*) (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994; Murdoch y Ellis, 1992).

La herencia de la dormancia es compleja dado que las distintas partes de la semilla son genéticamente diferentes. Dormancia innata varía tanto con el genotipo como con el ambiente durante la maduración (Fenner, 1992). Semillas producidas durante veranos calientes y secos son menos latentes que aquellas producidas durante en veranos húmedos y frescos. Las semillas que maduran dentro de tejidos verdes tienden a ser más sensibles a la luz que aquellas donde la clorofila decrece durante las etapas tempranas de maduración. La dormancia innata declina antes o después de la dehiscencia. Este periodo es llamado dormancia postmaduración (Murdoch y Ellis, 1992).

La dormancia inducida (secundaria) se desarrolla después de la dispersión o recolección de semillas sin dormancia o semillas que emergen con dormancia primaria, parcial o total (Karssen, 1980/1981). Esencialmente, esto refleja insensibilidad a inductores internos o externos de la germinación. Las principales causas que inducen la dormancia en semillas enterradas son el nivel de humedad, la insuficiencia o falta de luz y oxígeno, la presencia de inhibidores alelopáticos o volátiles y el alto nivel de CO₂ (anaerobiosis o aire insuficiente) (Karssen, 1980/1981; Murdoch y Ellis, 1992). La germinación puede ser inhibida por la exposición de las semillas a largos periodos de luz blanca, especialmente a densidades de flujos radiantes de luz ultrarroja. La dormancia puede prevenirse, retrasarse o reducirse con el uso de luz intermitente de baja intensidad (Murdoch y Ellis, 1992). La dormancia innata es ausente en las semillas recalcitrantes de los trópicos.

La inducción de dormancia primaria mientras las semillas están aún en el árbol, o la inducción de dormancia secundaria en semillas independientes, puede ser completa o relativa (parcial). En un estado de dormancia completa o verdadera, la semilla no germina bajo ninguna condición ambiental; si la dormancia es parcial o relativa, la germinación está restringida a ciertos parámetros de condiciones ambientales (Karssen, 1980/1981; Vegis 1964). La dormancia de la semilla está sujeta a cambios constantes; el incremento de la dormancia es causado por cambios cíclicos seguidos de patrones estacionales (Karssen, 1980/1981). La dormancia que persiste cuando la semilla regresa condiciones ambientales favorables es reforzada o inducida (Roberts, 1972a).

La emergencia de la dormancia está frecuentemente regulada por un sistema promotor-inhibidor, donde el principal promotor es ácido giberélico (GA₃), y el principal inhibidor es el ácido absísico (ABA). Bajos niveles del inhibidor y altos niveles del promotor inducen la germinación. De acuerdo con algunos estudios, en la actualidad no es posible determinar la función precisa del ABA en la inducción a la dormancia (Bewley y Black, 1994; Bonner *et al.*, 1994).

LA PLÁNTULA

El término plántula no ha sido bien definido y su conceptualización varía entre autores. En este capítulo definimos plántula como el estado más joven del nuevo esporofito, que va desde la protusión de la radícula hasta la total liberación de las estructuras protectoras y la abscisión de los cotiledones, hasta que la planta alcanza una altura de 50 cm. Las variaciones entre plántulas de diversas especies y la continuidad entre los programas de desarrollo de la semilla-germinación y crecimiento de plántula, en semillas que carecen de secado de maduración, hacen difícil el establecimiento de límites para este término. La definición propuesta establece al menos algunos límites mínimos.

TIPOS DE PLÁNTULA Y DE GERMINACIÓN

Desde que Caesalpino describió por primera vez la morfología de la plántula en 1583, muchos autores han propuesto diferentes maneras de clasificar plántulas. Para reducir la confusión, simplificar la clasificación y manejar numerosas variaciones en plántulas tropicales, son usados en este capítulo dos tipos de germinación (epigea e hipogea) y dos tipos de plántulas (fanerocotilar y criptocotilar). Los tipos de germinación se refieren a los procesos de germinación mientras que los tipos de plántula enfatizan la posición de los cotiledones.

Muchas plántulas tienen germinación epigea. Los cotiledones (libres o dentro de testa, la testa + el endocarpo o la testa + el pericarpo) y el nudo cotiledonar son afectados por la distancia del nivel del suelo debido al desarrollo del hipocótilo. En la germinación hipogea, los cotiledones y el nudo cotiledonar permanecen a nivel del suelo, parcial o totalmente inmersos, pero raramente enterrados. El hipocótilo es muy pequeño o vestigial, algunas veces inobservable. En la mayoría de los casos, los cotiledones permanecen dentro de la semilla. Este tipo de germinación es común en árboles tropicales y frecuente en semillas grandes y recalcitrantes.

En las plántulas fanerocotilares, los cotiledones están afuera de la testa. Los cotiledones son libres. En las plántulas criptocotilares, los cotiledones permanecen encerrados en la cubierta seminal (o cubierta seminal + endocarpo o cubierta seminal + pericarpo). No importa si son grandes o pequeños, libres o fusionados, etc. Esta clasificación permite una combinación entre tipos de germinación y de plántulas.

Germinación epigea - plántula fanerocotilar-

Ejemplos incluyen semillas y plántulas de las siguientes especies: *Acacia*, *Adenantha*, *Albizia*, *Cassia grandis*, *Dipteryx*, *Diphysa*, *Enterolobium*, *Erythrina*, *Gliricidia*, *Haematoxylum*, *Hymenaea courbaril*, *Hymenolobium*, *Parkia*, *Parkinsonia*, *Pterocarpus*, *Samanea saman*, *Sclerolobium*, *Tamarindus*, *Vatairea*, *Ormosia velutina*, *Stryphnodendron*, *Casuarina*, *Annona*, *Cymbopetalum*, *Mollinedia*, *Bernouillia*, *Cordia alliodora*, *Laetia*, *Psychotria*, *Simira maxonii*, *Palicourea*, *Guettarda*, *Genipa americana*, *Marcia*, *Stemmadenia*, *Tetrapteryx*, *Vochysia*, *Qualea*, *Hyeronima*, *Capparis*, *Terminalia amazonia*, *T. oblonga*, *Guaicum sanctum*, *Cedrela*, *Melia*, *Zizyphus*, *Meliosma*, *Anacardium excelsum*, *Crescentia*, *Tabebuia*, *Jacaranda*, *Ulmus*, *Ilex*, *Casearia*, *Homalium*, *Rapanea*, *Dendropanax*, *Elaeocarpus*, *Vitex*, *Couratari*, *Couroupita* y *Cariniana* (Figs. 122-126). *Calatola costaricensis* (Icacinaceae) presenta un problema de ubicación. La germinación es epigea, pero inicialmente la plúmula permanece encerrada en la cubierta seminal más el endocarpo. Posteriormente el endocarpo se separa a lo largo de dos fisuras y las dos partes se caen. La plúmula continúa su desarrollo dentro de una testa papirácea y continuamente absorbe nutrientes del endospermo. La testa permanece intacta hasta que explota bajo la presión de la plúmula en expansión. La plúmula tiene varios centímetros de largo, cotiledones verdes y varias hojas jóvenes desarrolladas (Figs. 127-129).

Germinación epigea - plántula criptocotilar-

Ejemplos incluyen *Virola*, *Otoba*, *Mimquartia guianensis*, *Ximenia*, *Hura*, *Faramea*, *Omphalea*, *Sterculia apetala* y *Durio* (Figs. 130-132).

Germinación hipogea - plántula fanerocotilar-

Ejemplos son: *Allantoma*, *Lecythis*, *Barringtonia*, *Eschweilera*, *Grias*, *Bertholleia*, *Careya* y *Corythophora* (el hipocótilo permanece dentro de la cubierta seminal; los cotiledones son dos catafilos libres), *Inga* (sarcotesta destruida), *Garcinia* (cotiledón reducido y libre, que a veces asemejan verrugas) y *Caryocar* (cotiledones libres y escamosos) (Figs. 133-135).



Figura 122



Figura 123



Figura 124



Figura 125



Figura 126

Germinación hipogea - plántula criptocotilar-
Ejemplos son *Calophyllum*, *Andira*, *Cynometra*, *Cojoba*, *Sophora*, *Spondias*, *Prioria*, *Mora oleifera*, *Myroxylon swartzia*, *Pentaclethra*, *Ocotea*, *Licaria*, *Nectandra*, *Persea*, *Swietenia*, *Carapa*, *Guarea*, *Trichilia*, *Brosimum*, *Poulsenia*, *Pseudolmedia*, *Mappia*, *Cupania*, *Gustavia*, *Eugenia*, *Syzygium*, *Lacmellea*, *Hernandia*, *Rourea*, *Hirtella*, *Chrysobalanus*, *Licania*, *Parinari*, *Prunus*, *Pachira aquatica*, *Sapindus saponaria*, *Melicoccus*, *Nephelium*, *Quararibea*, *Cavanillesia*, *Terminalia catappa*, *Pouteria*, *Quercus*, *Gynocaryum*, *Oreomunnea* y *Alfaroa* (Figs. 136-146).

ESTRUCTURA DE LA PLÁNTULA

La plántula está formada por la raíz (radícula en el embrión), el hipocótilo, uno, dos o varios cotiledones (hojas embrionarias), el epicótilo y las hojas originadas en los nodos del epicótilo. La plúmula, un término de uso frecuente, es el vástago embrional del embrión o plántula, localizado sobre el nodo cotiledonar (Flores, 1999). Éste incluye el epicótilo

incipiente, el primordio foliar y el meristemo apical. Las figuras 147 a 151 ilustran la estructura de las plántulas de diferentes especies.

RAÍZ

La radícula del embrión puede estar orientada frente al hilo (sinótropo) o en dirección opuesta (antítropo). En la mayoría de las semillas, la radícula emerge a través del micrópilo; en algunas, el embrión empuja la testa, fragmentándola y emergiendo a través de un punto específico. Este punto o abertura ha sido llamado opérculo, embriostega o tapón (Flores, 1999). El opérculo varía en ortogenia, estructura y mecanismo de apertura. El opérculo se forma en las regiones hilar y micropilar, por la exostoma y endostoma, o solamente por el endostoma. El opérculo es más común en monocotiledóneas (Boesewinkel y Bouman, 1984; Jacobson 1984).



Figura 127



Figura 128



Figura 129



Figura 131



Figura 130



Figura 132



Figura 133



Figura 134



Figura 135



Figura 136



Figura 137



Figura 139



Figura 140



Figura 138



Figura 141



Figura 144



Figura 145



Figura 146

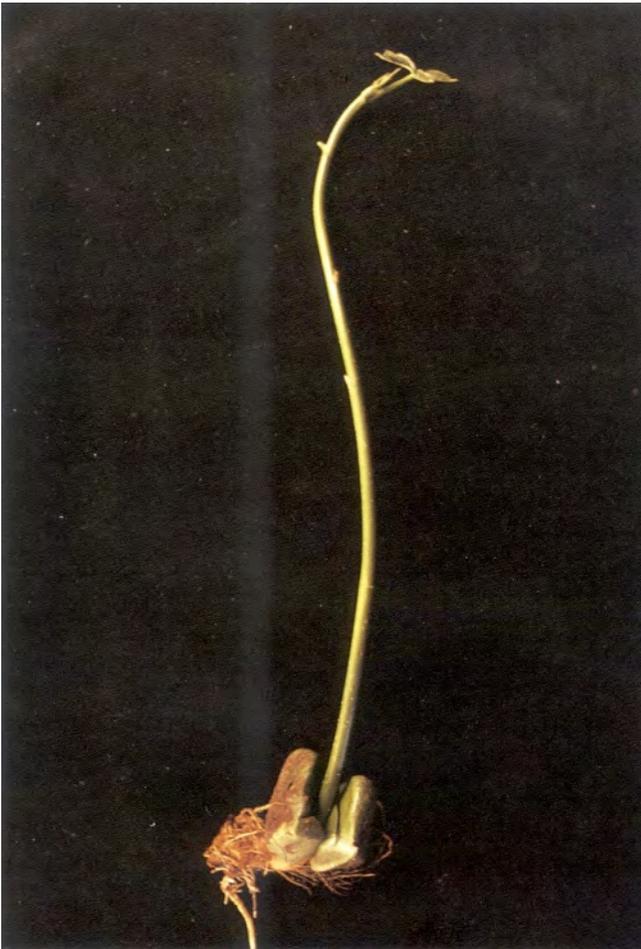


Figura 142



Figura 143

En numerosas especies, la emergencia de la raíz es más complicada dado que se requiere que ésta traspase a través de los tejidos de la cubierta seminal, el fruto o las diásporas. Este fenómeno es frecuente en leguminosas con diásporas aladas (*Hymenolobium mesoamericanum*, *Sclerolobium*, *Myroxylon balsamum*, *Myrospermum frutescens*, *Pterocarpus hayesii*, *P. officinalis* Jacq.), frutos indehiscentes con pericarpo duro (*Andira inermis*,

Prioria copaifera), drupas con un endocarpo leñoso que encierra la o las semillas, formando una barrera física (*Dipteryx panamensis*, *Calatola costaricensis*, *Minquartia guianensis*, *Caryocar costaricense*, *Licania platypus*), y diásporas en las cuales las partes del perianto son duras y envolventes (*Oreomunnea*, *Dipterocarpus*).

En algunas semillas, la protusión de la raíz coincide con la liberación de olores característicos y algunas veces, cambios en la coloración de la testa. La cubierta seminal de *Balizia elegans* (Fabaceae-Mimosoidae) es peculiar debido a los cambios de su color original verdoso, a púrpura en los márgenes, tan pronto como la semilla es imbibida, y también exuda un fuerte olor a azufre. La testa de *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-Caesalpinioideae) libera taninos cuando inicia la protusión de la raíz. En *Stryphnodendron microstachyum* y *Abarema adenophora*, la raíz exuda sustancias sulfúricas y libera un fuerte olor. La raíz de *Abarema adenophora* presenta nódulos días después de la protusión de la raíz.

La raíz es el órgano que soporta (ancla) la plántula y absorbe, conduce y a veces almacena agua y nutrientes. Alorrizia es el proceso a través del cual la plántula desarrolla una raíz embrionaria (radícula) como una raíz pivotante o raíz típica. La primera raíz es denominada raíz principal. En las dicotiledóneas y las gimnospermas, esta raíz penetra directamente en el suelo y da lugar a las raíces secundarias o raíces laterales. Las raíces más viejas se encuentran en la zona cerca del cuello de la raíz (zona de transición del hipocótilo a la raíz) (Fig. 147). Cuando una raíz primaria desaparece y la raíz principal es adventicia, como en el caso de las pteridofitas, la plántula tiene

homorrizia secundaria. En las monocotiledóneas y algunas dicotiledóneas, la raíz principal muere en etapas tempranas y el sistema radical se forma por raíces adventicias, formando un sistema radical fibroso o fasciculado, en el cual no hay una raíz dominante (homorrizia secundaria). Comúnmente las raíces primarias penetran en el suelo más profundamente que las raíces fibrosas. Sin embargo, la superficialidad de las raíces fibrosas y la dureza con la cual se adhieren a las partículas del suelo, permitiéndole reducir la erosión del suelo (Flores, 1994b).

La raíz tiene varias zonas de crecimiento del meristemo o centro quiescente, zona de división celular, región de elongación y región de maduración. Los pelos radicales se forman en la zona de maduración y su desarrollo puede ser inhibido por suelos muy secos o muy húmedos. El número de pelos radicales varía entre especies y pueden estar ausentes en grupos como las Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*, *Persea*) y Olacaceae (*Minquartia guianensis*) (Flores, 1994b, 1994e). Tienen una corta vida, pero en algunas especies leñosas pueden suberizarse o lignificarse, persistiendo por meses o años (Kramer y Kozlowski, 1979). El centro para la percepción de la gravedad parece estar localizado en la punta de la raíz.



Figura 147. Plántula de *Stryphnodendron microstachyum*.

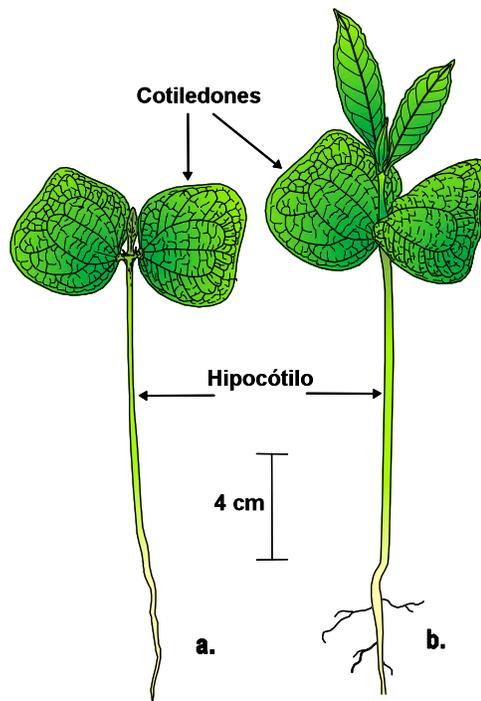


Figura 148. Plántula de *Vochysia guatemalensis*

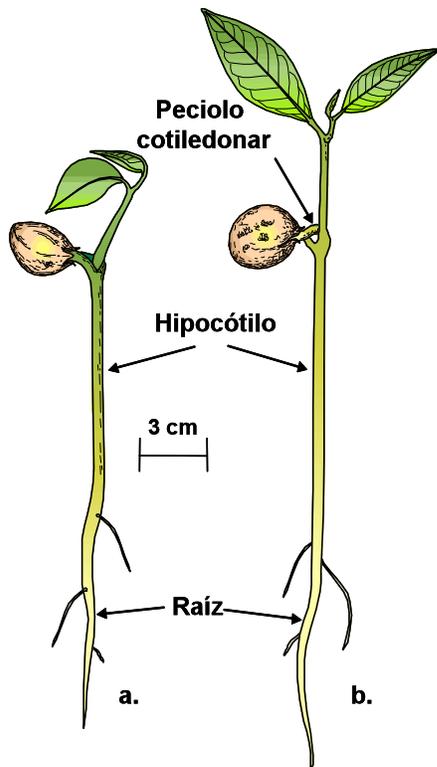


Figura 149. Plántula de *Virola koschnyi*

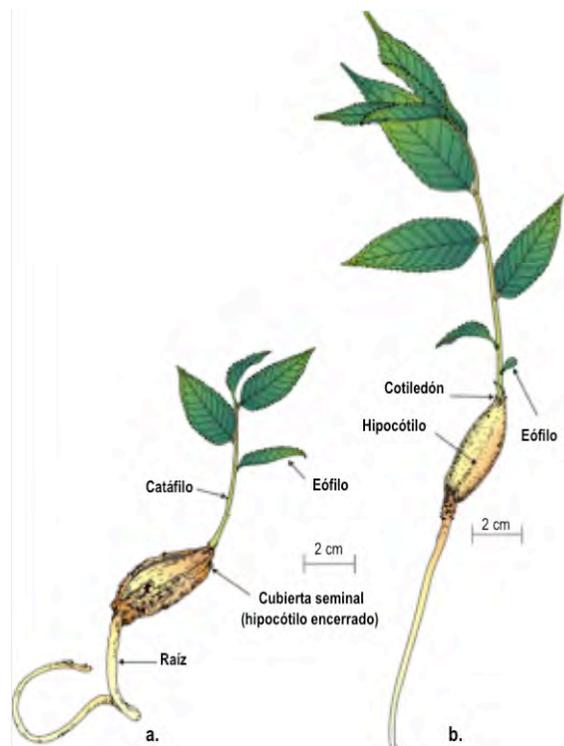


Figura 151. Plántula de *Lecythis ampla*

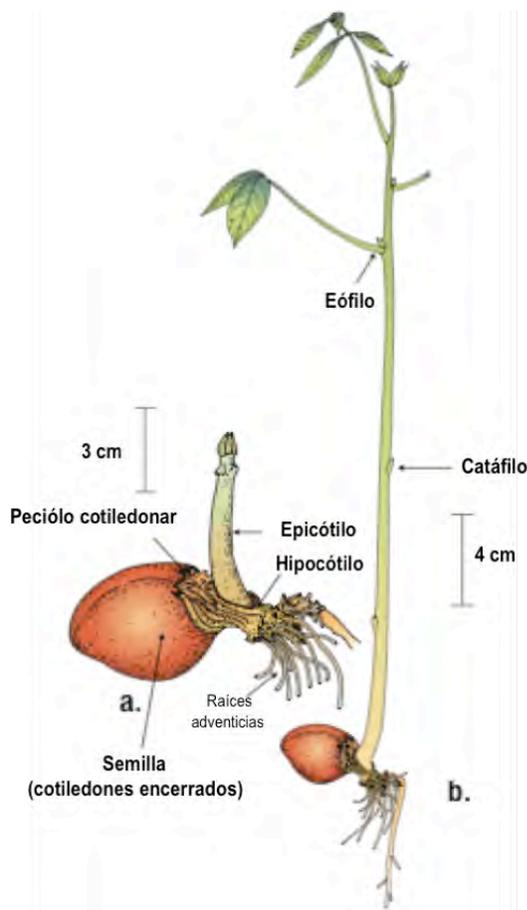


Figura 150. Plántula de *Carapa guatemalensis*

La extensión del sistema radical (lateral y en profundidad) depende de factores como la humedad, temperatura y composición del suelo. Muchas raíces absorbentes están localizadas en los primeros metros de profundidad (formas juveniles y adultas), y condensadas en los primeros 15 cm, lo cual usualmente coincide con el suelo orgánico más rico. La extensión lateral del sistema radical coincide comúnmente con la del sistema aéreo (Flores, 1999).

Durante el crecimiento, es esencial el balance entre fotosintatos (sustancias manufacturadas), el agua y los minerales que están siendo absorbidos por las raíces. Durante el establecimiento de la plántula, la cantidad total de agua y minerales absorbidos generalmente excede la de las fotosintatos producidos. El balance se alcanza gradualmente con la edad, pero el transplante de la plántula siempre altera este proceso. Las raíces absorbentes más delgadas se rompen cuando la planta es removida del suelo, y la poda contribuye a reestablecer el balance entre el tallo y la raíz. Hongos, bacterias e insectos que atacan el tallo o la raíz, pueden también afectar el balance entre el tallo y la raíz (Flores, 1994b, 1999).

Aproximadamente el 90 % de los árboles y en general, las plantas superiores vasculares, están asociadas con hongos en las raíces (micorrizas). Esta relación es simbiótica. Las dos categorías principales que se han establecido son

ectomicorrizas y endomicorriza, las cuales están basadas en la morfología de la micorriza y los hongos involucrados. Las plántulas que carecen de micorrizas crecen más lentamente y son frecuentemente débiles. El hongo micorrízico con su hifa extamatrial, incrementa la supervivencia y crecimiento de la plántula. La hifa incrementa el área de absorción de la raíz para la absorción del agua y elementos del suelo como P, Cu y Zn (especialmente P). La superficie cubierta por las hifas incrementa la superficie de contacto de los pelos absorbentes. Las asociaciones micorrízicas protegen también contra patógenos (Harley y Smith, 1983; Perry y Amaranthus, 1990). Las plántulas con pocos pelos radicales son altamente dependientes de las micorrizas. Las plántulas con micorrizas son más tolerantes a metales pesados y tóxicos, ataque de patógenos, sequía, altas temperaturas del suelo, suelos salinos, pH adverso y trasplante. Frecuentemente, las especies que crecen en zonas costeras e inundadas no tienen micorrizas, pero cuando las especies crecen en zonas costeras secas, la asociación con micorrizas se vuelve indispensable. La rizoosfera micorrízica es rica en bacterias, diatomeas y otros hongos (Azcon y Barea, 1980; Englander, 1982; Flores, 1999; Schenck, 1982).

El hongo micorrízico depende de la dispersión zoocoras. Los animales pueden ingerir esporocarpos a propósito o sin conocimiento de ello, transportando las esporas (Cazares y Trapee, 1994; Cork y Kenagay, 1989; Kotter y Farentinos, 1984; Reddell *et al.*, 1997; Trappe, 1988; Trappe y Schenck, 1982). Las esporas ingeridas mantienen su viabilidad a través del tracto digestivo de vectores vertebrados e invertebrados (Reddell y Spain, 1991; Reddell *et al.*, 1997). Algunos autores proponen que el paso de las esporas a través del tracto digestivo de mamíferos promueve la germinación (Claridge *et al.*, 1992; Lamont *et al.*, 1985). Los esporocarpos de diversos hongos son también parte de la dieta de una fauna local numerosa (Reddell *et al.*, 1997).

Otras asociaciones comunes de las raíces en los trópicos, y especialmente en leguminosas de las subfamilias Papilionoideae y Mimosoideae son aquellas establecidas con bacterias fijadoras de nitrógeno (nódulos bacterianos). La bacteria más comúnmente involucrada en la nodulación de las raíces es *Rhizobium*. La simbiosis bacteriana permite la fijación de nitrógeno atmosférico N y su conversión a amonio, una forma soluble de N que es fácil de usar, e importante para incrementar la productividad de los bosques (National Research Council, 1979). Numerosos árboles de leguminosas tienen nódulos bacterianos, por ejemplo: *Abarema*, *Abrus*, *Acacia*, *Azalia*, *Albizia*, *Anadenanthera*, *Andira*, *Baphia*,

Cedrelinga, *Centrosema*, *Cojoba*, *Dalbergia*, *Detarium*, *Dialium*, *Dipteryx*, *Enterolobium*, *Erythrina*, *Gliricidia*, *Indigofera*, *Inga*, *Lonchocarpus*, *Machaerium*, *Parkia*, *Pentaclethra*, *Piptadenia*, *Pithecellobium*, *Prosopis*, *Pterocarpus*, *Sclerolobium*, *Stryphnodendron*, *Swartzia*, *Tephrosia* y *Platymiscium* (Flores, 1994b; Kirkbride, 1984; Okigbo, 1984). La presencia de nódulos bacterianos también ha sido documentada en *Alnus*, *Coriaria*, *Elaeagnus*, *Hippophae*, *Shepherdia*, *Comptonia* y *Purshia* (Allen y Allen, 1965). Algunas gimnospermas como *Podocarpus* (Burger, 1972), *Libocedrus*, *Agathis* y *Araucaria* (Kozlowski, 1971) también tienen nódulos bacterianos.

Algunas especies semiparásitas como *Ximenia* (Olacaceae) tienen raíces haustoriales (Heckel, 1898) y existen evidencias de comportamiento parásito de las raíces de *Minuartia guianensis* (Olacaceae) (Flores, 1994e).

HIPOCÓTILO

Es la parte del eje de la plántula que se extiende del cuello de la raíz al nudo cotiledonar. El cuello puede ser conspicuo o inconspicuo. Morfológicamente es la zona de transición entre la raíz (con una distribución radial de yemas alternadas del xilema y floema) y el epicótilo, con yemas vasculares formados por el xilema y el floema (Compton, 1912; Eames, 1961).

En las especies con germinación epigea (plántula fanerocotilar o criptocotilar), el hipocótilo está bien desarrollado en color, grosor e indumento que se distinguen de la raíz, cuando el collar de la raíz no es conspicuo (Fig. 125 y 131). La plántula con germinación hipogea (plántula fanerocotilar o criptocotilar) tiene usualmente un hipocótilo pequeño y vestigial (*Calophyllum*, *Carapa*, *Cojoba*, *Pentaclethra*, *Quercus*, *Swietenia*), lo cuál es apenas observable (Fig. 136 y 139). En varios casos, el hipocótilo es un órgano masivo, de almacenaje, ocupando el interior de la semilla casi completamente y que permanece en la semilla durante la germinación. Éste permanece escondido por varias semanas o meses, se alarga y engrosa lentamente, y finalmente rompe la cubierta seminal que lo rodea, o la cubierta seminal y el endocarpo (*Eschweilera*, *Lecythis*, *Caryocar*). Este último tipo de semilla se reconoce porque la raíz y el epicótilo emergen en el lado opuesto de la semilla. Estas semillas frecuentemente producen una o varias raíces adventicias en la base del epicótilo o cerca del nodo cotiledonar. *Garcinia* y otras Clusiaceae ilustran esta clase de desarrollo de la plántula. Sin embargo, *Calophyllum* (Clusiaceae) difiere de este patrón. En estas especies, los cotiledones se fusionan en las tres cuartas partes, en la parte distal de la plántula,

siguiendo un patrón hipogeo-criptocotilar, en vez de un patrón hipogeo-fanerocotilar, seguido por otras Clusiaceae.

EPICÓTILO

Es la parte del eje de la plántula que es distal a los cotiledones (sobre el nodo cotiledonar). El epicótilo se desarrolla a partir de la actividad de los meristemos apicales. Está bien desarrollado en muchas semillas de Fabaceae, Fagaceae y otras familias. Usualmente se distingue fácilmente después de la germinación y difiere del hipocótilo en grosor, textura y color.

SUCESIÓN FOLIAR EN EL TALLO

Las plantas tienen cuatro tipos de hojas: cotiledonales, protofilas, megafilas y las profilas.

Cotiledones

La primera hoja (u hojas) en la planta son los cotiledones. La condición más común es dicotilia, presente en dicotiledóneas y algunas gimnospermas. La policotilia (tres o más cotiledones), sincotilia (gamocotilia o cotiledones parcial o totalmente fusionados), esquizocotilia (división del cotiledón), Pseudomonocotilia (monocotilia falsa debido a la fusión de los cotiledones), monocotilia (un cotiledón) y anisocotilia (cotiledones de diferentes tamaños), representan los extremos de modificación de un dicotilio (Duke, 1965, 1969; Eames, 1961). La policotilia es bastante común. *Acer*, *Juglans* y *Coffea* frecuentemente presentan tres cotiledones (Duke, 1969; Eames, 1961). Numerosas gimnospermas presentan el mismo fenómeno [Ej. *Tsuga* (2 a 7), *Abies* (2 a 10), *Pseudotsuga* (4 a 12) y *Pinus* (3 a 18)] (Chowdhury, 1962). *Qualea paraensis* (Vochysiaceae) puede presentar tres o cuatro cotiledones en algunas plántulas. La sinocotilia es también común. Por ejemplo, *Calophyllum*, *Swietenia*, *Guarea* y *Carapa* tienen cotiledones fusionados distalmente. Si la fusión es menos de la mitad de la longitud del cotiledón, se llaman hemisinocotilia o amfisincotilia. La presencia de cotiledones desiguales (anisocótilo) es frecuente en diversas semillas como son *Calophyllum*, *Peperomia*, *Brosimum* y otras leguminosas.

La sincotilia es una de las causas principales que impiden la emergencia del cotiledón durante la germinación de semillas encerradas en cubiertas seminales duras, frutos con endocarpos duros o diásporas con otros tejidos adheridos. En estas semillas la emergencia del epicótilo requiere crecimiento intercalar en la base de los cotiledones, llevando a la formación del pecíolo. La elongación de

los pecíolos cotiledonares desplaza el nodo cotiledonar hacia el exterior de la testa. Una vez afuera, los pecíolos se abren hacia atrás. Su superficie con concavidad adaxial produce espacio para el desarrollo de la plúmula la cual está envuelta en la base del nodo de los cotiledones. En las especies que son sincotilia, con germinación hipogea y una plántula criptocotilar, los pecíolos cotiledonares algunas veces son gruesos, cortos y leñosos o corchosos, y contienen un color diferente, pero siempre son adaxialmente acanalados (Figs. 136 y 139). Si la germinación es epigea y la plántula es criptocotilar, los pecíolos son largos, flexibles y de textura suave (Figs. 130-132). En algunos grupos, los cotiledones tienen lóbulos. A veces los lóbulos son profundos lo que sugiere una posible esquizocotilia.

La forma, tamaño y grosor de los cotiledones varía ampliamente. Los términos para describir la forma cotiledonar incluye lineal, reniforme (*Hymenolobium*), cordada o auriculada (Bignoniaceae), elíptica (*Guaiaecum*), lanceolada (*Annona*), abobada (*Casuarina*), oblonga (*Erythroxylum*), escamosa (catáfilos, *Lecythis*), trifoliada (*Bursera simaruba*) y oblonga y planoconvexa (*Dipteryx*). Muchos cotiledones tienen pecíolo, pero otros son sésiles o semisésiles.

De Vogel (1980) propone tres tipos de cotiledones desde un punto de vista funcional: almacenaje, haustorial y fotosintético durante la germinación. Numerosas semillas cotiledospermas tienen cotiledones largos, carnosos y ricos en reservas almacenadas (Ej. *Anacardium*, *Aspidosperma*, *Brosimum*, *Calophyllum*, *Carapa*, *Cojoba*, *Dipteryx*, *Enterolobium*, *Guarea*, *Hymenaea*, *Hymenolobium*, *Mangifera*, *Manilkara*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Pachira*, *Pentaclethra*, *Persea*, *Prioria*, *Quercus* y *Sclerolobium*). En muchos casos, el embrión almacena nutrientes en los cotiledones y el hipocótilo, y el embrión completo es grueso y carnoso.

La existencia de *cotiledones haustoriales* asociados a una germinación hipogea (plántula criptocotilar) fue bien documentada por Heckel (1898), quien describió la germinación de *Ximenia americana* (Olacaceae). Este tipo de cotiledón está presente en muchas familias (Celastraceae, Olacaceae, Myristicaceae). En *Myristica*, *Virola* y *Otoba*, el embrión rudimentario se desarrolla divergente de las láminas cotiledonares que son largas, sumamente delgadas y altamente vascularizadas (Flores y Rivera, 1989a; Flores, 1992c, 1999). Los haces vasculares tienen numerosas transferencias de células para un rápido transporte. En *Compsoeura*, los cotiledones son haustoriales pero su estructura es más compleja. Las Olacaceae (*Ximenia americana*, *Minquartia*

guianensis) tienen embriones pequeños los cuales desarrollan cotiledones haustoriales con láminas largas, bien vascularizadas y usualmente coloreadas de rosado o violeta (Figs. 154-158).

Cotiledones verdosos son comunes en muchas semillas (Dahlgren, 1980; Janzen, 1982; Yakolev y Zhukova, 1980). Janzen (1982) en su estudio de 74 especies del bosque tropical seco de Costa Rica, encontró que 55 % de los embriones en desarrollo desde árboles hasta arbustos y herbáceas, son clorofilicos. Los cotiledones, las radículas y el hipocótilo eran verdes. La cubierta seminal era blanca y transparente, y el pericarpo del fruto era verde. En semillas con secado de maduración y dormancia, los embriones se convirtieron en no clorofilicos al final del periodo de maduración. Janzen (1982) sugiere que la etapa clorofilica es importante en el desarrollo del embrión y añade diferentes variables a la compleja interacción de los frutos a las semillas, dado la forma del fruto y la semilla son seleccionadas para incrementar la exposición del embrión a la luz solar. *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Terminalia oblonga*, *Ateleia herber-smithii*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman*, *Gliricidia sepium*, *Haematoxylum brasiletto* H. Karst., *Piscidia carthagenensis*, *Licania arborea*, *Calycophyllum candidissimum* y *Simarouba glauca* DC son ejemplos de árboles que tienen semillas con embriones clorofilicos. En algunas especies (Ej. *Inga*, *Dipteryx*) los embriones con cotiledones carnosos son verdes durante la germinación. En otras, los cotiledones foliáceos se tornan clorofilicos cuando la inicia la germinación. En muchos casos aumentan en tamaño (Ej. *Vochysia*, *Qualea*, *Simira maxonii*) (Figs. 112 y 132). En *Pentaclethra maculoba* (germinación hipogea – plántula criptocotilar), los cotiledones rompen la cubierta seminal y se abren como si fueran válvulas.

La cubierta seminal permanece adherida a la superficie abaxial de los cotiledones, pero la superficie adaxial se torna verde y fotosintética. Estos cotiledones tienen dos funciones: almacenaje y producción de fotosintatos. Cuando asumen la función fotosintética, los cotiledones incrementan su tamaño, cambian en textura y desarrollan un estoma en el extremo distal de la lámina cotiledonal (Flores y Rivera, 1989a). *Smira maxonii* (Rubiaceae) muestra un patrón diferente. El embrión es espatulado y blancuzco, pero cuando inicia la germinación, las láminas cotiledonares se extienden y se tornan de color verde. A medida que expansión de la lámina cotiledonar progresa, ésta se empieza a arrugar debido a que la testa limita su expansión. Finalmente, la presión que se ejerce sobre la cubierta seminal hace que ésta se rompa y los cotiledones se liberen (Figs. 152 y 153).

En muchas especies, las yemas cotiledonares pueden desarrollarse aún si el epicótilo ha sido dañado por herbívoros u otros factores. Este fenómeno es frecuente en las Meliaceae (*Carapa*, *Guarea*), Fabaceae (*Cojoba*, *Pentaclethra*) y Fagaceae (*Quercus*). Sin embargo algunas especies tienen más de una simple yema axilar (Ej. *Swietenia*, *Carapa* y *Pentaclethra maculoba*). Los ejes cotiledonales y las hojas de *P. maculoba* tienen una serie de yemas accesorias descendientes, las cuales se desarrollan en un orden predeterminado para generar un tallo el cual asume la dominancia apical (Flores y Rivera, 1989b). Estas yemas tienen significancia ecológica dado que garantizan una tasa alta de supervivencia de las plántulas, aún en el caso de condiciones limitantes impuestas por la depredación y otros factores en el estrato inferior del bosque.

Un caso particular que requiere más investigación es la capacidad de los cotiledones de *Gustavia superba* (Lecythydaceae) de regenerarse (Harmas *et al.*, 1997). Los cotiledones removidos de plántulas jóvenes fueron capaces de regenerar raíz y tallo. Esta capacidad representa una ventaja para las especies dado que los roedores depredan frutas, semillas y plántulas, como en la mayoría de las plántulas de Lecythydaceae, las cuales se encuentran expuestas en alto grado al ataque de herbívoros en el bosque.

Protofilas.

Son las hojas juveniles de las plantas. En la plántula se llaman catafilas o eofilas.

Catafilas. Derivado del griego *cataphyllum*, significa hojas pequeñas. Las catafilas son las hojas inferiores entre los cotiledones y las eofilas. Son formas reducidas y más simples que las megafilas y, en general, son escamosas, membranosas, hialinas, coriáceas y de color marrón. Usualmente carecen de clorofila. Las escamas de las yemas invernantes o pérulas, al igual que los tallos subterráneos son también llamados catafilas (Font Quer, 1977). Las catafilas son encontradas frecuentemente en el epicótilo de muchas plantas (Ej. *Carapa*, *Swietenia*, *Pentaclethra*, *Lecythis*, *Eschweilera*, *Calophyllum*, *Pseudolomedia* y *Mappia*). Su tamaño, forma y complejidad estructural usualmente incrementa alrededor del eje en dirección acropétala. En muchas especies se caen en las etapas tempranas de desarrollo.



Figura 152

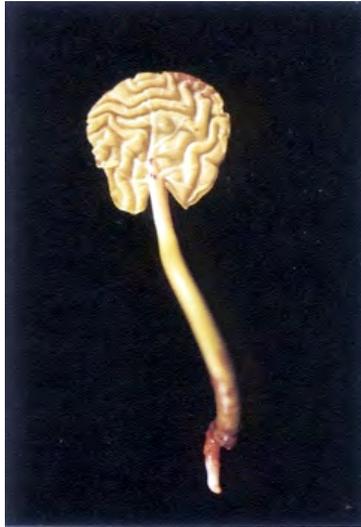


Figura 153



Figura 154



Figura 155



Figura 156



Figura 158

Eofilas. El término significa precoz u hojas juveniles. Tomlinson (1960) definió eofilos como las primeras hojas con color verde y láminas expandidas. En muchas plántulas, una o varias catafilas preceden los eofilos. Familias como Anacardiaceae, Bignoniaceae, Fabaceae (Caesalpinioideae, Mimosoideae, Papilionoideae), Meliaceae y Sapindaceae, tienen plántulas con series transicionales de hojas entre las eofilas y las megafilas. La variación (heterofilia) en las series puede ser constante o variar entre plántulas de la misma especie. Cambios abruptos y carencia de seriación es común en especies como *Guaicum sanctum* (Zygophyllaceae). Las plántulas de esta especie y de *Hymenolobium mesoamericanum* (Fabaceae-Papilionoideae) tienen eofilas peripinadas, similares a las megafilas (Duke, 1969). Otras especies como *Bursera simaruba*, tienen cotiledones trifoliados, eofilos simples y megafilas complejas. Aún otras como *Tilia* tienen cotiledones lobulados seguidos de eofilas y megafilas

con láminas simples (Duke, 1969). Algunas plántulas tienen eofilos que son más dentados o más lacerados que las megafilas (*Cordia*, *Casearia*, *Hasseltia*, *Poulsenia*, *Quercus* y *Rapanea*)

Metafilas.

Son las hojas típicas de las plantas adultas y de manera común morfológicamente diferentes de las protofilas. La hoja típica tiene una lámina o limbo, un pie o pecíolo y una base foliar. El pecíolo puede estar ausente (hoja sésil) o puede ser corto y reducido (semisésil). El pecíolo participa en el transporte de sustancias, soporte de la lámina foliar y situándola en posición favorable para captar la luz solar. En varias especies la lámina no se desarrolla y el pecíolo puede tener espinas, órganos trepadores o zarcillos. En algunas especies, los pecíolos laminares (filodios) substituyen la lámina foliar. *Acacia heterophylla* y *A. mangium* Willd. muestran una serie de transiciones de hoja a filodios.



Figura 157

Las hojas pueden ser simples o compuestas. En las hojas simples, la lámina no se divide en unidades menores. En las hojas compuestas, la lámina se divide en folíolos o pinnas (Fig. 159). La lámina foliar varía en tamaño, forma, textura y otras características. La forma varía de lineal a circular, con una gran riqueza de variación en la lámina, el borde y la base (Figs. 160-163). Familias como las Casuarinaceae (*Allocasuarina*, *Casuarina*) tienen metafilos enrollados, gamofilos (concrecencia congénita) reducidos y escamosos. Las gimnospermas tienen varios tipos. La más conocida es la acícula (aguja) típica de *Pinus*. En otras gimnospermas las hojas son grandes y de diferentes formas. Podocarpaceae tiene hojas lanceoladas, lineales u ovals. Las cicadáceas tienen hojas pinnadas; *Bowenia* tiene hojas bipinnadas, mientras que la de *Ginkgo biloba* son en forma de abanico.

En las hojas compuestas, los folíolos (o pinnas) pueden crecer de un punto central, como en el caso de *Tabebuia* o *Ceiba*, formando hojas palmadas compuestas; si se forman en pares alrededor del raquis como en *Spondias*, *Simarouba*, *Enterolobium* y *Samanea saman*, la hoja es pinnada-compuesta. La hoja con pinna terminal es imparipinnada; si se carece de pinna terminal, la hoja es paripinnada. Cuando las hojas compuestas tienen subdivisiones más complejas, emergen ejes secundarios y el raquis es llamado raquial, y las pequeñas láminas son llamadas foliolulos o pínulas. Los foliolulo o pínulas pueden ser sésiles, semisésiles o tener un peciolulo. En la base del peciolo puede encontrarse un engrosamiento basal llamado pulvinulo (Ej. *Sloanea*, *Elaeocarpaceae*). El peciolulo puede tener doble pulvinulo como en *Protium* (Burseraceae) El pulvino y pulvinulo es común en Fabaceae y está relacionado con nictinastia (Satter y Galston, 1981; Satter *et al.*, 1997; Satter *et al.*, 1981; Simon *et al.*, 1976a, 1976b).

La textura y consistencia de la lámina de la hoja puede ser cartilaginosa, (dura, fuerte o flexible), crustacea (dura, delgada y quebradiza), coriácea (dura, gruesa y fuerte como el cuero), cartáceo (fina y opaca como papel), membranosa (fina, semitranslúcida, como una membrana), o hialina (delgada y translúcida). Algunos cotiledones y hojas, carecen de tricomas y son llamados glabras; otros tienen indumentos o vestiduras. Aquellos que tienen tricomas pueden ser pubescentes (pelos o tricomas cortos y suaves), pilosos (tricomas suaves y ondulados), pulberulentos (mínimamente pubescentes, como polvo), velutinosos (tricomas densos y rectos, largos y suaves), flocosos (tricomas densos y apretados en parches o mechones), hirsutos (tricomas muy rígidos), híspidos (tricomas muy largos y rígidos), lanados (tricomas largos y entretejidos), papilosos (con papilas), sericáceos

(tricomas largos y sedosos, comúnmente apretados), acordonados (tricomas agudos, gruesos, doblados con bases anchas), tomentoso (tricomas densos, gruesos y entretejidos). Los tipos de tricomas pueden ser usados con propósitos taxonómicos. La vestimenta puede ser ferrosa, blancuzca, grisácea, dorada, rojiza, o incolora.

Los cotiledones y metafilos pueden ser estipulados o exestipulados. Los estipulados son los apéndices laterales que emergen de ambos lados de la base foliar. Su desarrollo regularmente precede la lámina foliar. Estos pueden estar conectados a la base foliar (adnados) o ser libres. La mayor parte son pequeños y escamosos, aunque algunos son foliáceos, o modificados como espinas (*Robinia*, *Acacia*) y algunos forman glándulas. Cuando las hojas son opuestas o enrolladas, las estípulas contiguas se fusionan y forman una estípula interpeciolar como en Rubiaceae (*Coffea*, *Randia*, *Hamelia*, *Cinchona* y *Psychotria*) o una ócrea (base ocreal) por concrecencia congénita y elongación longitudinal como en las Poligonaceae (Fig. 162). Las estípulas deciduas dejan cicatrices estipulares en ambos lados de la base de la hoja. Cuando las estípulas son estrechas y tienen un ápice agudo se llaman lacinadas.

Profilas.

Son las primeras hojas de las yemas laterales que dan lugar a las ramas. En las dicotiledóneas hay un par de profilas transversales al eje de la rama; en las monocotiledóneas hay una profila paralela al eje principal. Las dos profilas en las dicotiledóneas son comúnmente opuestas y pueden tener formas reducidas y a veces escamosas. En árboles adultos, algunas especies con ramas florales tienen profilas crescentes que pueden formar estructuras especiales como la cúpula en Fagaceae.

Nervadura foliar

La nervadura de la hoja está formada por un sistema de haces vasculares o venas distribuidas a través de toda la lámina foliar y en estrecha relación con el mesófilo. La venación en la lámina de la hoja tiene valor taxonómico. Las hojas de la mayoría de las dicotiledóneas tienen venas medias y una red de venas progresivamente menores, arregladas en un patrón reticular. Una inspección cercana a las venas menores revela que las areolas áreas del mesófilo en forma de pequeñas isletas, limitadas por venas que se intersectan y que contienen venas pequeñas o ramificadas, terminan libremente en el mesófilo. La siguiente clasificación es una modificación de Hickey (1974) (Fig. 164).

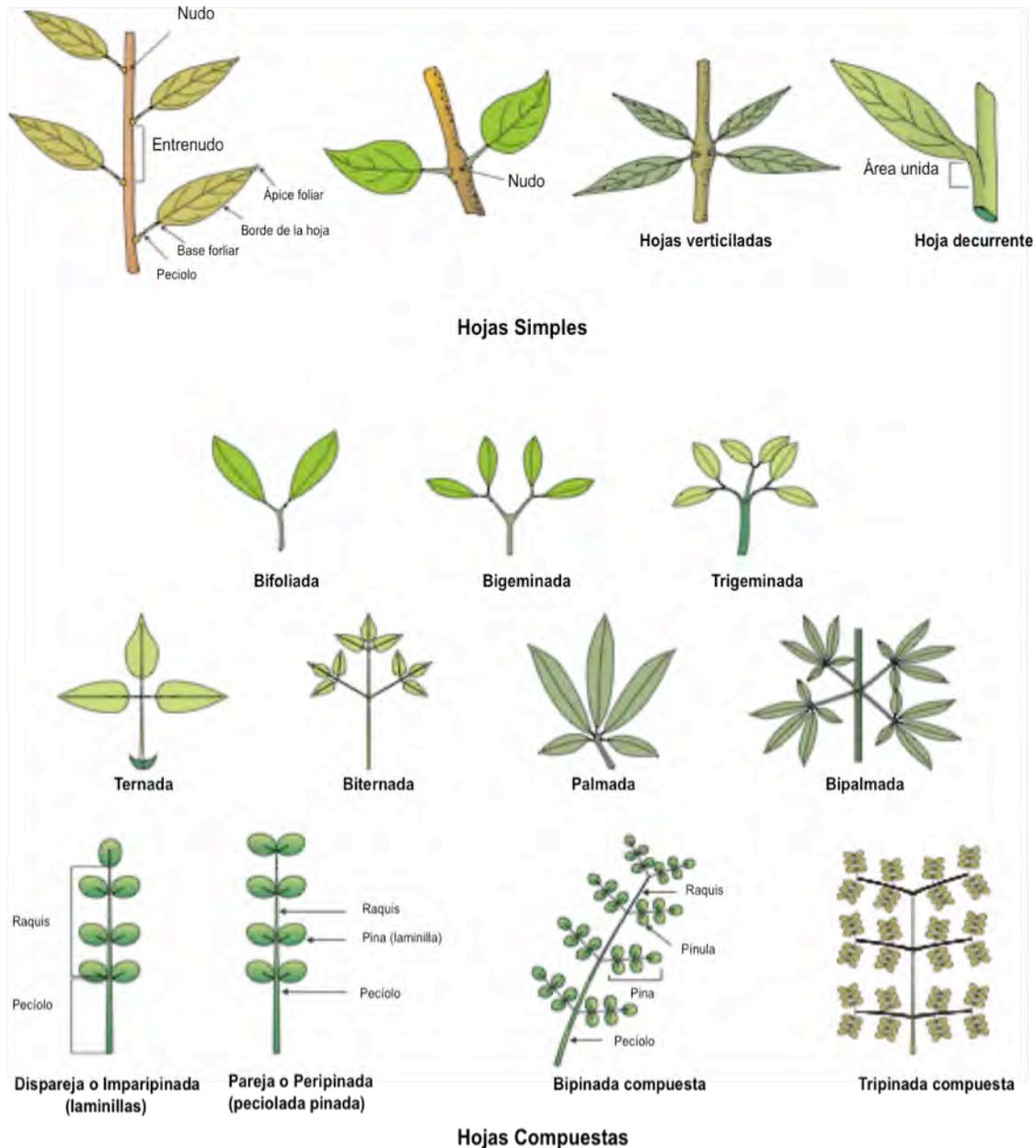


Figura 159. Hojas simples y compuestas

Pinnada

Una vena media es el origen de las principales venas laterales.

Craspedódroma: todas las venas secundarias terminan en el margen de la lámina. Pueden ser simples (todas las venas secundarias y sus ramificaciones terminan en el margen), semicraspedódromas (ramificaciones secundarias dentro del margen, una ramificación termina en el margen y las otras se unen a las venas superadyacentes secundarias), o mixtas (una combinación de los dos tipos anteriores).

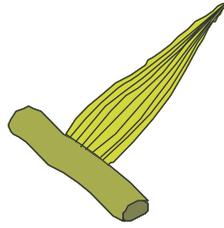
Camptódroma: las venas secundarias no terminan en el margen. Hay cuatro subtipos.

(1) **Broquidódroma:** Las venas secundarias se juntan en una serie de arcos prominentes, formando una vena pseudo-marginal.

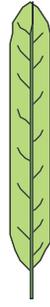
(2) **Eucamptódroma:** Las venas secundarias se arquean hacia arriba, y disminuyen gradualmente de manera distal hacia los márgenes, conectándose a las venas superadyacentes secundarias, a través de una serie de venas entrecruzadas sin llegar a formar bucles marginales conspicuos.



**En forma de aguja
(acícula)**



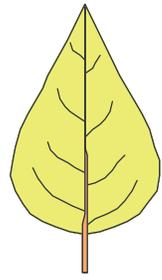
En forma de punzón



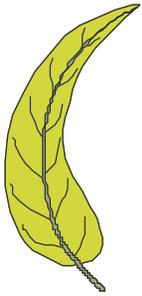
Lineal



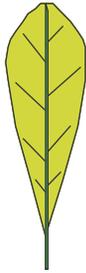
Lanceolada



Ovada



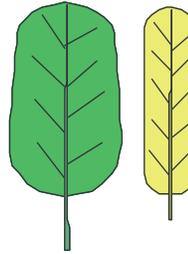
Falcada



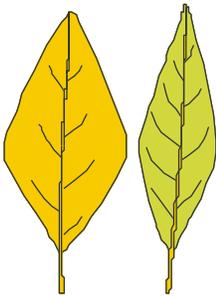
Obovada



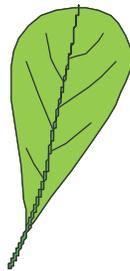
Oblonga



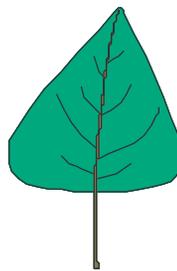
Oval



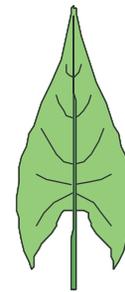
Elíptica



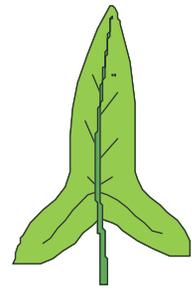
Espatulada



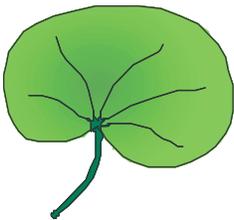
Deltoide



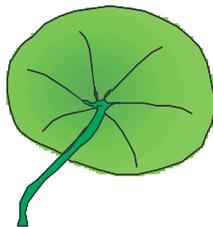
Sagitada



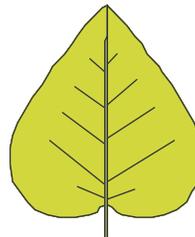
Hastada



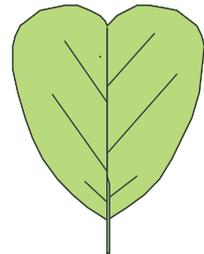
Peniforme



Peltada

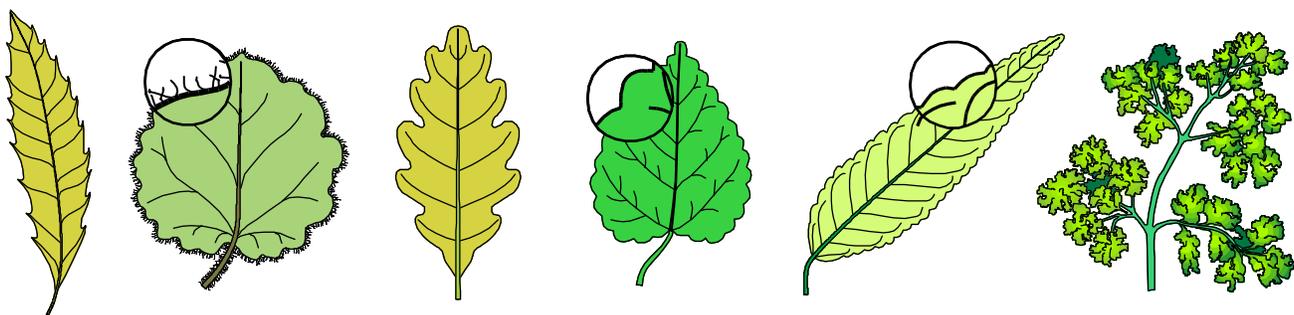


Cordada



Obicordada

Figura 160. Forma de las hojas



Aculeado

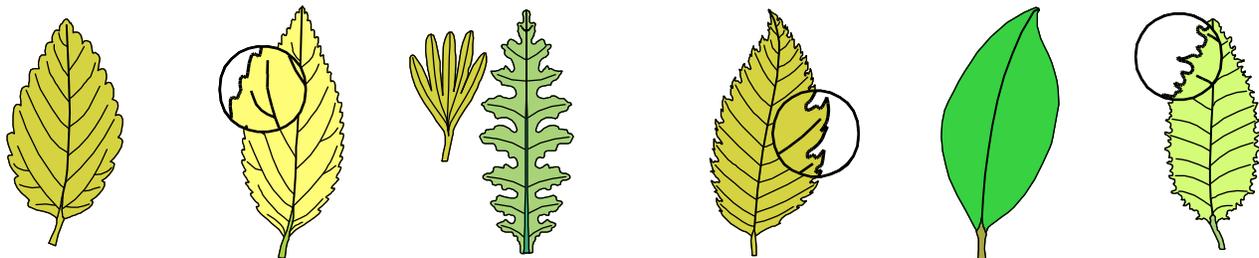
Ciliado

Hundido

Crenado

Crenulado

Crispado



Dentado

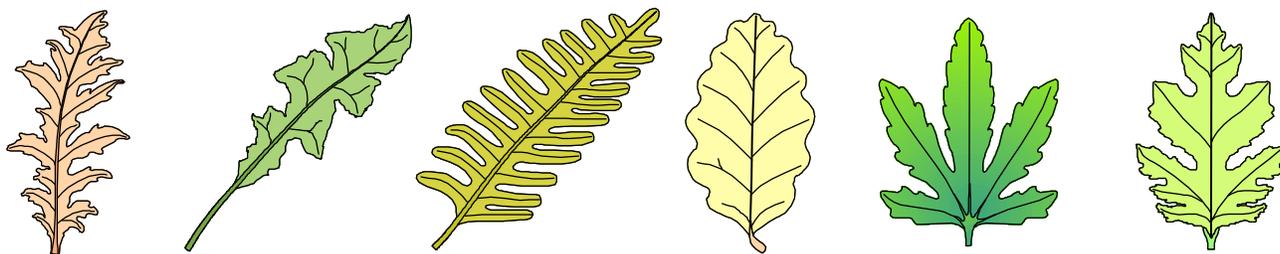
Denticulado

Dividido

Doble serrado

Entero

Eroso



Inciso

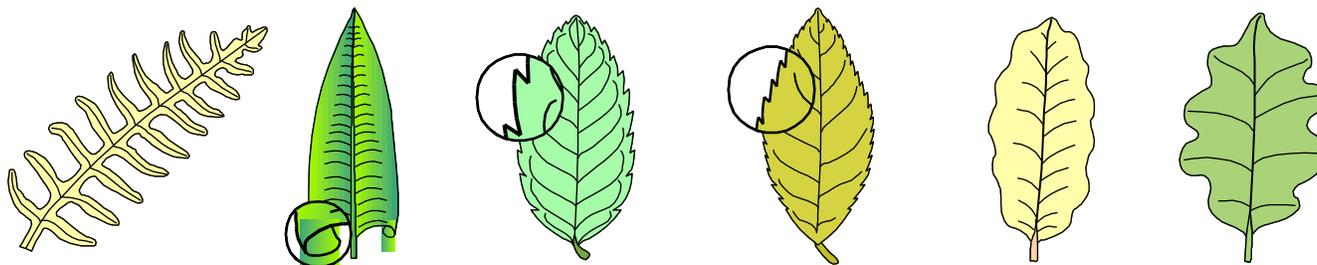
Lacerado

Lacinado

Lobado

Palmatífido

Partido



Pinatífido

Revoluto

Serrado

Serulado

Sinuado

Ondulado

Figura 161. Márgenes foliares

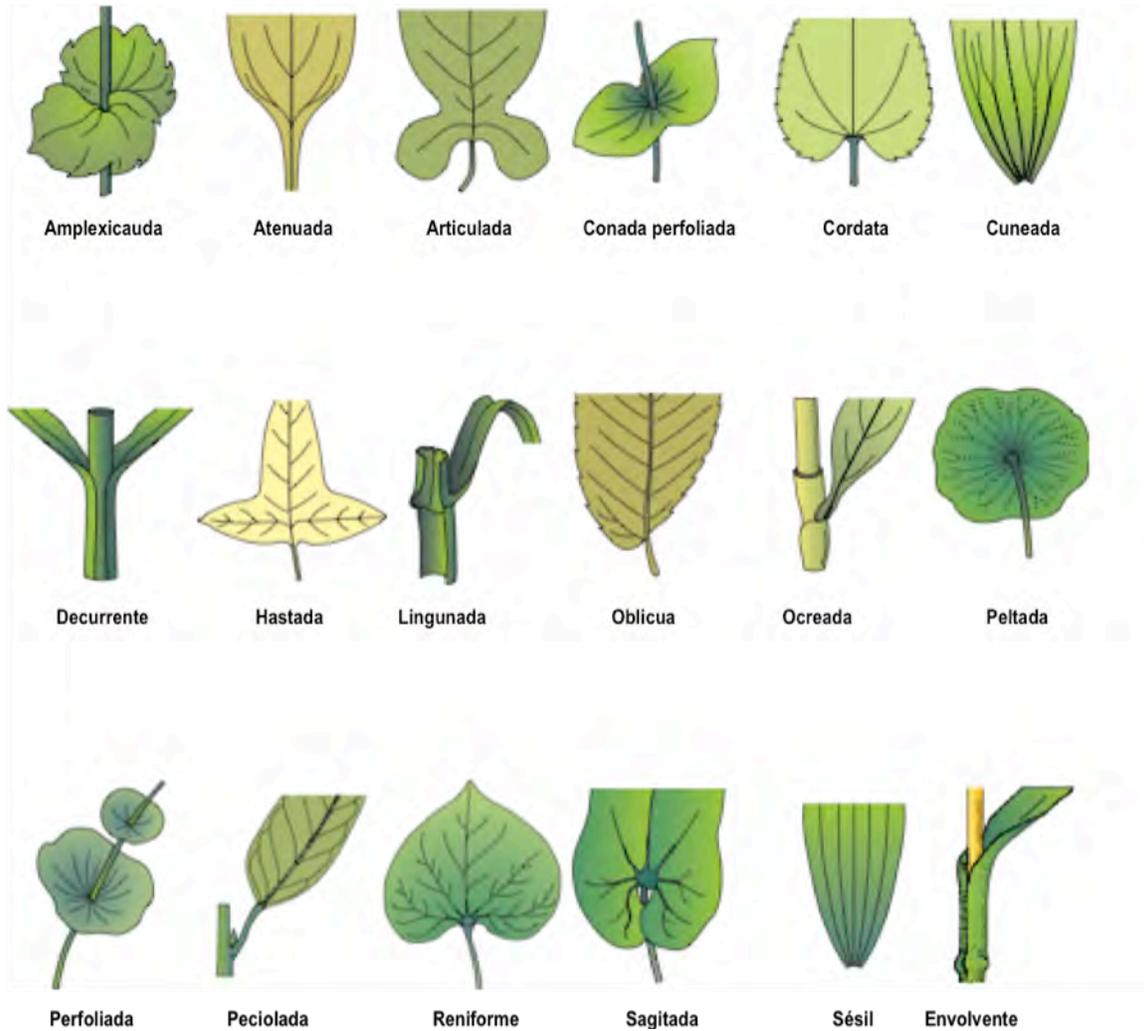


Figura 162. Tipos de base foliar y de su unión con las hojas (Tomado de Bradford, 1974).

(3) **Reticulódroma:** venas secundarias que pierden su identidad hacia el margen de la hoja, debido a la repetida ramificación, formando una retícula.

(4) **Cladódroma:** las venas secundarias se ramifican libremente hacia el margen.

Hifódroma: sólo hay una vena primaria (media), la cual puede estar oculta o ser rudimentaria.

Estriadódroma

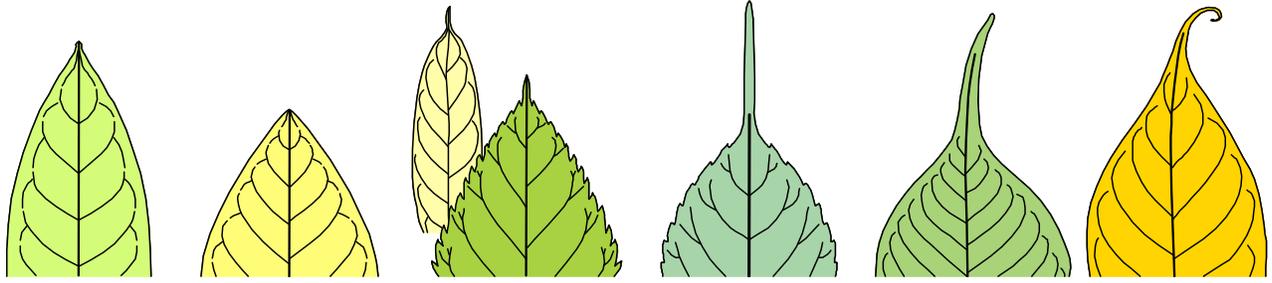
Este tipo fue llamado paralelódromas por Hickey (1974); sin embargo como en la venación descrita por Troll (1957) para las monocotiledóneas, las venaciones mayores que se originan de la base foliar no son equidistantes a lo largo de su curso, y son progresivamente anastomosadas hacia el ápice. Este tipo de venación fue llamado estriado-cerrado por Troll.

Campilódroma

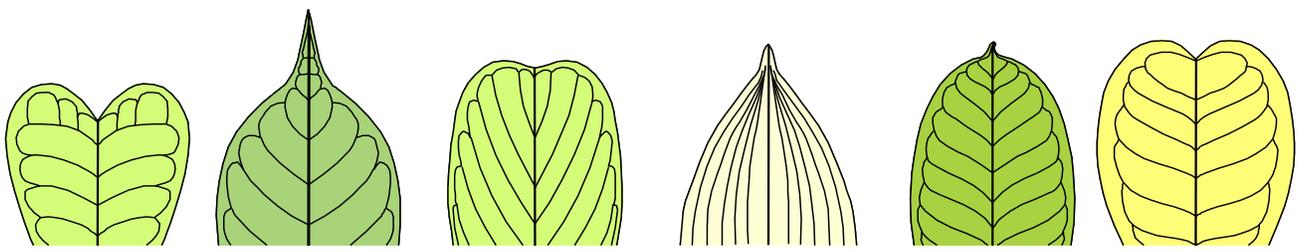
Tienen varias venas primarias o ramificaciones de éstas que se originan cerca o en un sólo punto y se extienden hacia arriba, formando arcos curvos antes de la convergencia en el ápice.

Acródroma

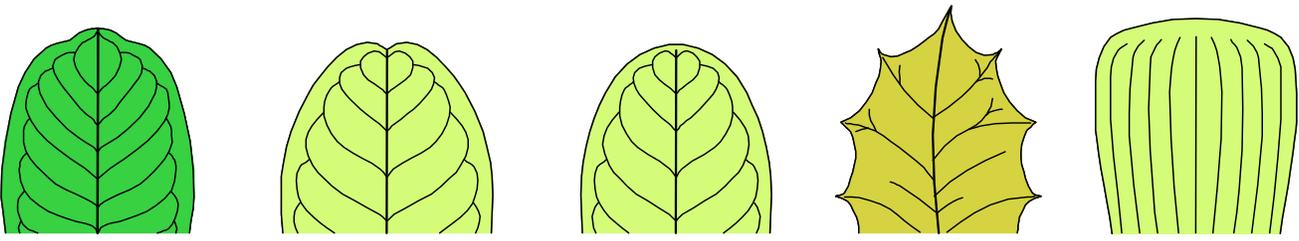
Tienen dos o más venas primarias o secundarias bien desarrolladas, que se extienden en arcos convergentes hacia el ápice. Su origen en la base de la lámina puede ser basal o suprabasal; el desarrollo de las venas laterales puede ser perfecto o imperfecto (incompleto).



Acuminado Agudo Apiculado Aristado Caudado Cirroso



Hendido Cuspidado Marginado Macronado Macronulado Abcordado



Obtuso Retuso Redondeado Espinoso Truncado

Figura 163. Tipos de ápices (Tomado de Bradford et al, 1974).

Actinódroma

Tienen tres o más venas primarias que divergen radialmente de un mismo punto.

Palinactinódroma

Las venas primarias tienen uno o más puntos subsidiarios de radiación encima del punto más bajo. Puede ser basal o suprabasal. El desarrollo puede ser perfecto (marginal o reticular), imperfecto (marginal, reticular) o flabelado.

El tipo más común en las hojas monocotiledóneas es el estriado cerrado. En algunas familias las venas laterales divergen y forman un patrón estriado-arqueado, en otras un patrón estriado-pinnado (Fig. 165). Las hojas aciculares de las gimnospermas (*Pinus*) tienen uno o dos haces vasculares. En otras con hojas pinnadas, las hojas tienen una sola vena como en *Cycas*, una venación pinnada como en *Stangeria* o con venas con ramificaciones dicotomas como en *Ceratozamia mexicana*. Algunas especies como *Gingko biloba*, *Cicaeaster* y *Kingdonia* tienen venación dicotoma (Foster y Gifford, 1974) (Fig. 164).

Las cotiledóneas pueden tener algunos de estos tipos; frecuentemente su venación es simple y puede diferir del tipo encontrado en metafilos. Los eofilos pueden tener un tipo intermedio o transicional.

VARIACIONES EN EL DESARROLLO DE LA PLÁNTULA

El tiempo de desarrollo de la plántula, visible o invisible (dentro de la semilla antes de que la raíz emerja), varía entre especies. Los siguientes cinco ejemplos muestran las numerosas variaciones cronológicas y morfológicas que existen en el desarrollo de la plántula, y aunque se establecen patrones generales, cada semilla y plántula es única.

Dipteryx panamensis tiene un embrión largo y una plúmula bien desarrollada. La germinación visible (emergencia de la raíz) comienza a los 10 días (Fig. 166). Las dos válvulas endocárpicas se abren a lo largo de la sutura dorsal y ventral y la testa se rompe a lo largo de la línea rafal-antirafal. Un hipocótilo verdoso comienza a desarrollarse entre 13 y 15 días y eleva la plúmula, la cual encierra las válvulas parcialmente abiertas. Los eofilos son compuestos y pinnados con foliolos estipulados. La germinación es epigea y la plántula es fanerocotilar (Flores, 1992a)

Calophyllum brasiliense tiene un embrión largo y bien desarrollado, con cotiledones que son gamocotilos en las tres cuartas partes distal, y cóncavos adaxialmente en el cuarto basal. La plúmula está encerrada en esta minúscula cavidad. El eje del embrión está pobremente desarrollado. La germinación visible comienza entre 16 y 18 días, y la emergencia de la plúmula requiere la formación y la extensión de los pecíolos cotiledonares (Fig. 167). El hipocótilo es vestigial. El epicótilo produce varios catafilos deltoides antes de desarrollar los eofilos. La germinación es hipogea y la plántula es criptocotilar (Flores, 1994b).

Viola koschnyi y *Miconia guianensis* tienen un embrión minúsculo y un endospermo masivo, rico en lípidos (Figs. 168-169); en *V. koschnyi* el endospermo es ruminado. En ambas especies, el embrión tiene un periodo largo e intenso de desarrollo dentro de la semilla antes de que la raíz emerja. Ambos embriones desarrollan cotiledones haustoriales y pecíolos cotiledonares que propelen la plúmula. Ambas especies tienen plántulas criptocotilares. Aunque el proceso es similar en ambas especies, la plántula de *V. koschnyi* se desarrolla más rápidamente. En ambas la germinación es epigea y la plántula es criptocotilar (Flores 1992c, 1994e).

El desarrollo de la plántula de *Lecythis ampla* se da de manera lenta. El embrión es grande y la cavidad seminal entera se encuentra llena con un hipocótilo masivo. La radícula y la plúmula son reducidas a una pequeña masa de células meristemáticas en el extremo opuesto del hipocótilo. La radícula se forma entre 35 y 40 días después de sembrar, y la raíz emerge a los 45 días. Algunas veces una raíz adventicia emerge antes de la raíz principal. El desarrollo de la plúmula comienza a los 7 meses y es muy lento. Los cotiledones son estructuras color verde y escamosos (Fig. 170). Algunas catafilas se producen antes de las eofilas. La germinación es hipogea y la plántula es fanerocotilar.

ECOLOGÍA DE LA PLÁNTULA

La ecología de la plántula es sólo parcialmente conocida y muchos factores afectan el desarrollo de la plántula y su supervivencia. Estos factores incluyen la composición del espectro lumínico, la presencia de sombra, el tipo de suelo, la falta de herbívoros y las asociaciones de bacterias y hongos.

La composición del espectro lumínico afecta la germinación de la semilla y el desarrollo de la plántula. En los bosques, la copa de los árboles modifican la composición del espectro solar dado que las hojas absorben la radiación fotosintética activa (400 a 700 nm), pero permiten que la radiación infrarroja cercana (700 a 3000 nm), la cual penetra al estrato inferior (Fetcher *et al.*, 1994). El radio de la radiación infrarroja (R/FR) disminuye con claros a 1.22, con huecos en el bosque a 0.90 y en manchones solares bajo el dosel a 0.87, y con luz difusa bajo el dosel a 0.40 (Fetcher *et al.*, 1994). La El dosel también proporciona diferencias en temperatura y humedad en los diferentes microambientes del bosque (Fetcher *et al.*, 1994).

Las plántulas en muchos árboles tropicales no toleran la sombra (heliofitas) y se desarrollan sólo en los claros del bosque; otras son indiferentes a la sombra y pueden desarrollarse bajo completa sombra (tolerantes esciofitas). Algunas son parcialmente tolerantes a la sombra, pero necesitan luz para desarrollarse completamente (esciofitas parciales); estas pueden sobrevivir en la sombra, pero necesitan luz para desarrollarse completamente (Barton, 1984; Clark, 1994; Clark y Clark, 1984; Finegan, 1991).

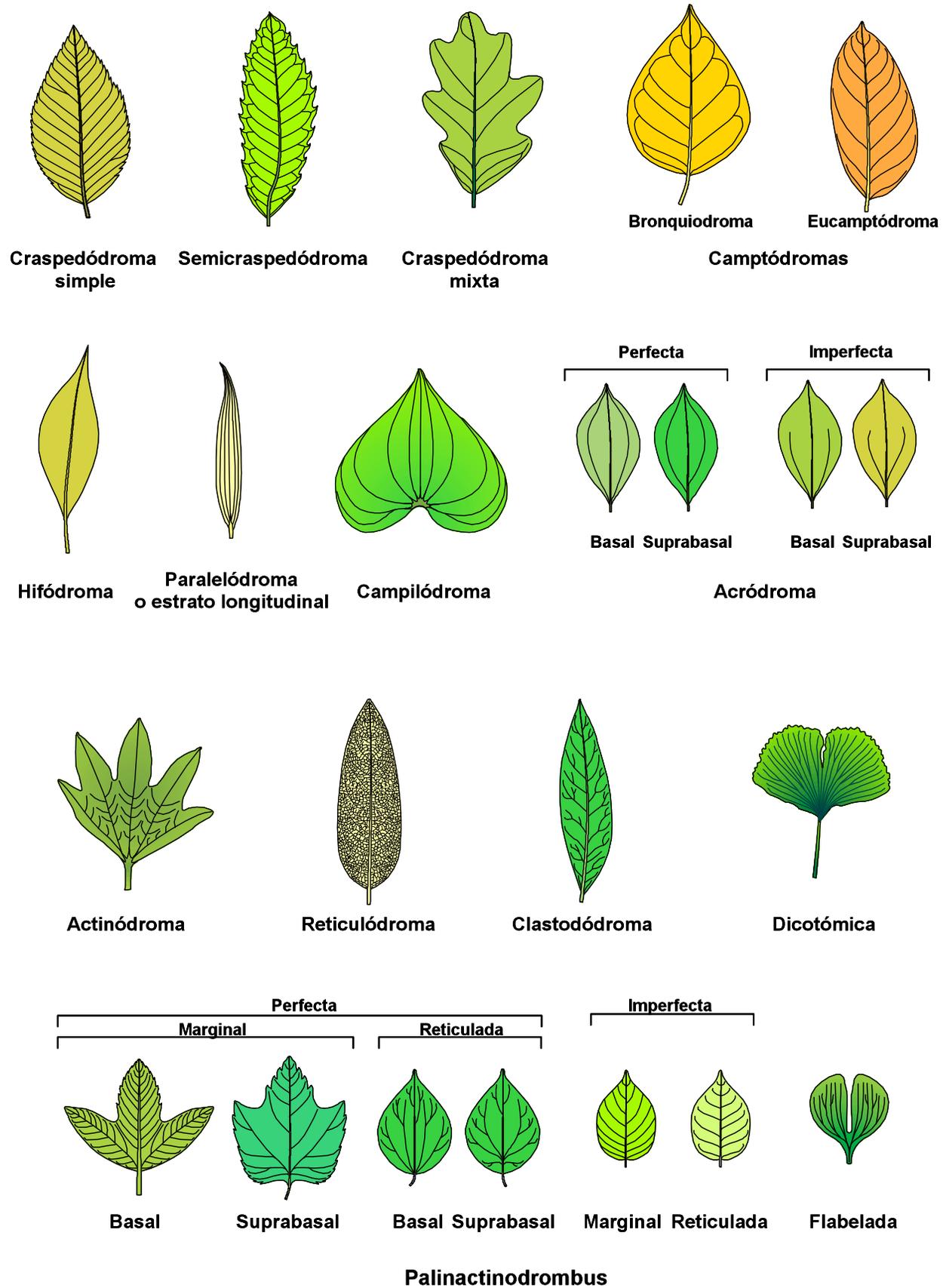


Figura 164. Tipos de nervaduras en dicotiledóneas (Tomado de Hickey, 1974).

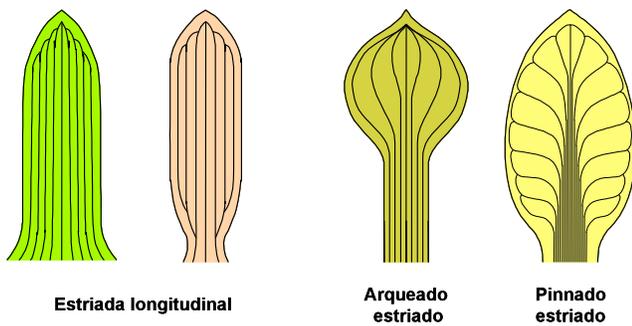


Figura 165. Tipos de nervadura estriada en monocotiledóneas (Tomado de Foster y Gifford, 1974).

Las heliofitas del bosque natural pueden ser efímeras o duraderas. Las efímeras son pioneras con un período de vida corto; tienen madera clara y suave con un crecimiento rápido y ocupan los claros del bosque (*Ochroma*, *Cecropia*). Aproximadamente 10 años después, las heliofitas duraderas comienzan a dominar. Estas especies viven más tiempo y producen mejor madera. Las esciofitas parciales se establecen después, seguidas por las esciofitas (Finegan 1991). Las esciofitas crecen más lentamente y viven por más tiempo que las esciofitas parciales. La incidencia de especies intolerantes a la sombra es alta en diferentes estratos de los bosques, e incrementa hacia el dosel. En “La Selva”, Sarapiquí en Costa Rica, las especies intolerantes a la sombra constituyen el 71 % de las especies en el dosel, el 48 % en el subdosel y el 39 % en el infradosel, (Hartshorn, 1980).

Aunque el comportamiento de la plántula en los bosques es una consideración importante para el manejo y regeneración de los bosques, la grande diferencia ecológica de las plantaciones, involucra

diferentes e inesperadas respuestas, lo cual limita su éxito. Veintitrés especies nativas plantadas en bloques experimentales cerca de la comunidad de San Miguel de Sixaola, Talamanca, Costa Rica, mostraron que las plántulas de algunas especies no sobreviven bajo las sombra del bosque; algunas experimentaron una tasa de mortalidad alta, bajo el pleno sol; mientras que otras fueron indiferentes a los niveles y calidad de la luz, floreciendo en todos los tratamientos. Bajo completa luz solar, la mayoría de las plántulas mostraron un crecimiento longitudinal mayor y altos incrementos en diámetro. Especies como *Dalbergia retusa*, *Dipteryx panamensis*, *Rollinia pittieri*, *Virola koschny*, *Genipa americana*, *Terminalia amazonia* y *T. oblonga* crecieron mejor a pleno sol; en sombra parcial, los árboles juveniles fueron más pequeños y delgados, pero aún así sobrevivieron bien. *Cordia alliodora* fue la única especie que creció mejor bajo sombra parcial; sin embargo, no sobrevivió en sombra total. *Virola sebifera* fue la única especie que creció bien bajo sombra total o parcial (Rodríguez y Van Andel, 1994).

Muchas de las especies establecidas en plantaciones que crecen bien a pleno sol en los bosques naturales, se comportan como esciofitas parciales. Bajo condiciones naturales, no pueden competir con trepadoras, malezas u otros árboles pioneros o arbustos en espacios abiertos; en plantaciones, la competencia es reducida debido a la limpieza periódica del terreno (tres o cuatro veces al año). En el bosque, las especies sobreviven bien bajo sombra parcial, pero su crecimiento es lento (altura y diámetro).

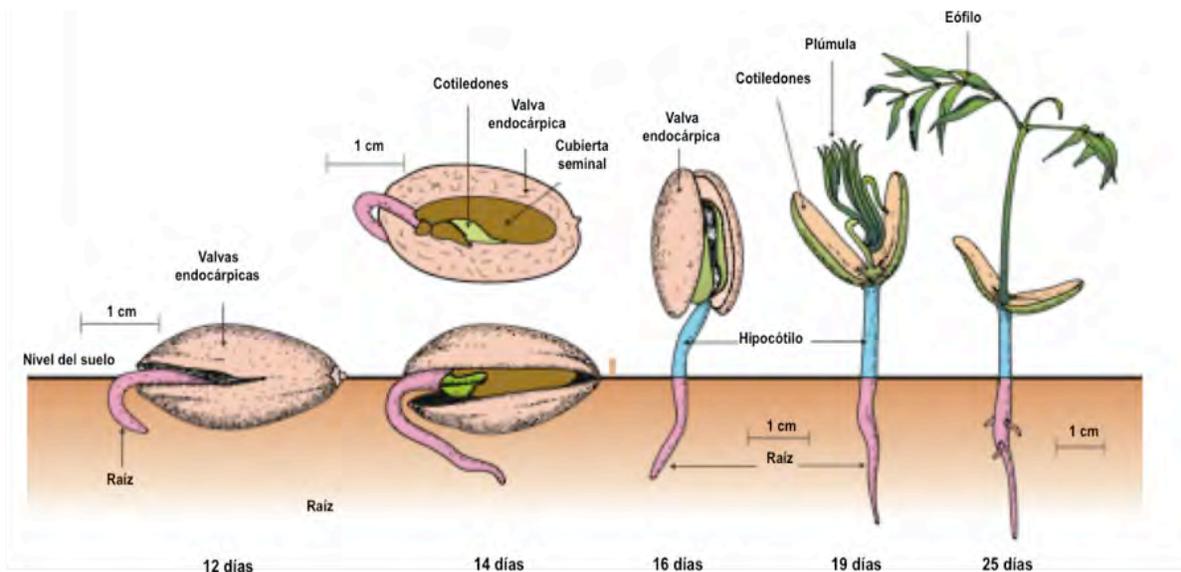


Figura 166. Desarrollo de la plántula de *Dipteryx panamensis*. Germinación epigea; la plántula es fanerocotilar.

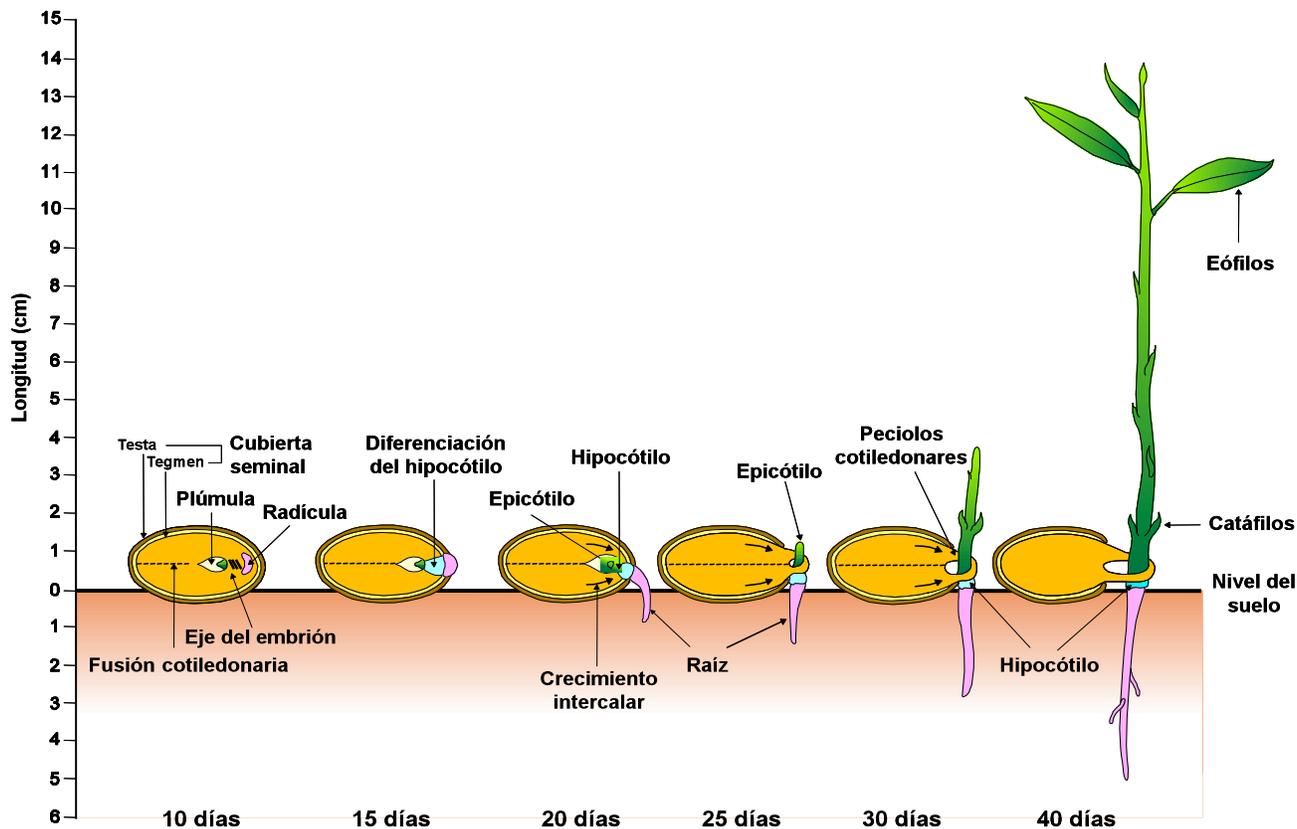


Figura 167. Desarrollo de la plántula de *Calophyllum brasiliense*. Germinación hipogea; la plántula es criptocotilar.

Por otro lado, las heliofitas compiten con las plantas trepadoras y malezas por la poda natural (autopoda), desarrollando una densa copa y exfoliando la nueva corteza. Estas diferencias demuestran porqué el comportamiento de la plántula debe ser estudiado en su ambiente natural, en el invernadero, vivero y los diferentes tipos de plantaciones.

El tipo de suelo, especialmente en el ambiente natural, también afecta a las plántulas. Algunas crecen bien en suelos ácidos (oxilófitas), o salinos (halófitas), y otras en suelos arenosos (psamófitas) o rocosos (litófitas, casmófitas). Las diferencias en el suelo pueden afectar la germinación de las semillas, el vigor de las plántulas, el tamaño, dureza y lignificación del tallo; la profundidad del sistema radical; la pubescencia; la susceptibilidad a la sequía, frío o patógenos, y eventualmente la floración o fructificación del árbol maduro (Daubenmire, 1974). Las plántulas pueden estar fuertemente influenciadas por diferencias menores en la composición del suelo, producidas por los claros del bosque o por el efecto local de la copa de los árboles en el suelo (Brandani *et al.*, 1988). Algunas especies tienen requerimientos específicos del tipo de suelo, por ejemplo, *Vochysia ferruginea* Mart., *V. guatemalensis* y *V. allenii* Standl. y L.O. Williams, pueden formar estratos o parches con *Dipteryx panamensis* y *Pentaclethra macroloba*

en suelos arcillosos y ácidos (pH 5.0 a 6.0), con alta concentración de hierro y bauxita (Flores 1992a, 1993b, 1993c, 1994f).

Los herbívoros juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad en los bosques tropicales (Marquis y broker, 1994). Los herbívoros reducen el establecimiento de semillas debajo del árbol madre debido a una intensa depredación (Connell, 1971; Janzen, 1970). Tan grande como sea la densidad de las plántulas bajo los árboles adultos, igual será la depredación por herbívoros y patógenos (Connell, 1971; Janzen, 1970). Esta mortalidad (densidad-dependiente) puede ser común en muchas especies en el bosque, pero las estrategias de crecimiento varían entre especies y afectan la estructura de las poblaciones (Henriques y Sousa, 1989; Oliveira-Filho *et al.*, 1996). En especies como *Xylopia brasiliensis* (Annonaceae), las variaciones en patrones fenológicos y disponibilidad de frutos definen los patrones de forraje, lo que a su vez afecta a los patrones de dispersión de semillas (Loiselle *et al.*, 1996; Oliveira-Filho *et al.*, 1996).

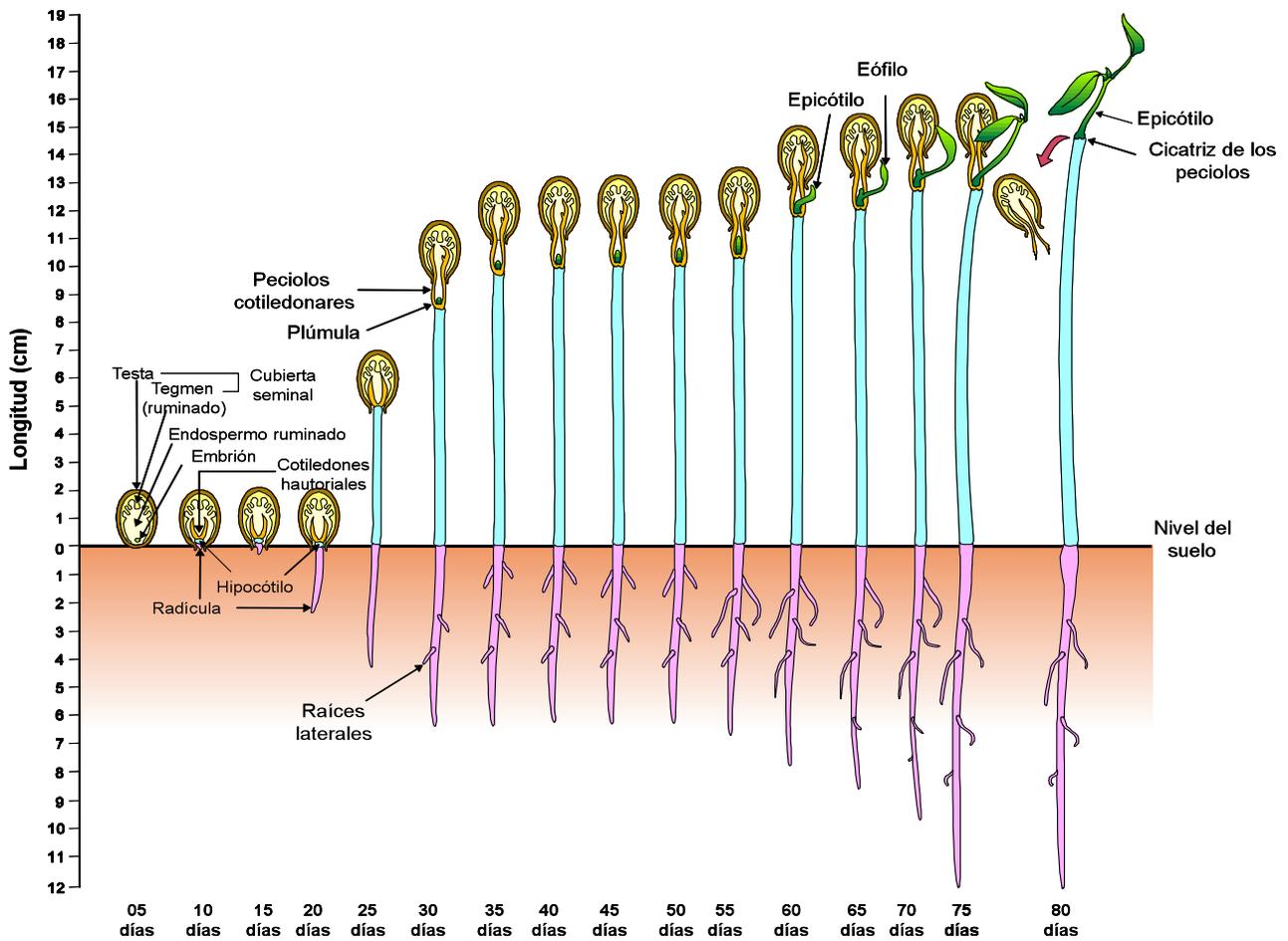


Figura 168. Desarrollo de la plántula de *Vriola* spp. Germinación epigea; la mayor parte de la familia Myristicaceae comparten este patrón.

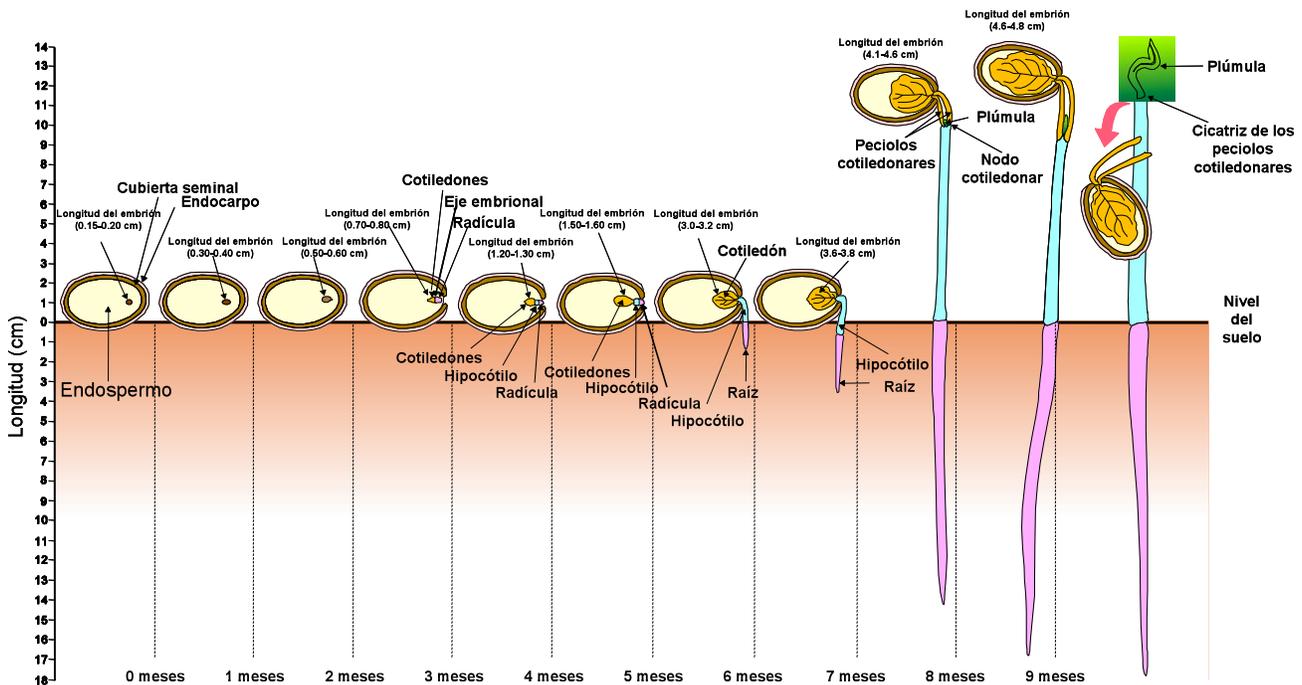


Figura 169. Desarrollo de la plántula de *Minquartia guianensis*. Germinación epigea; plántula cryptocotilar.

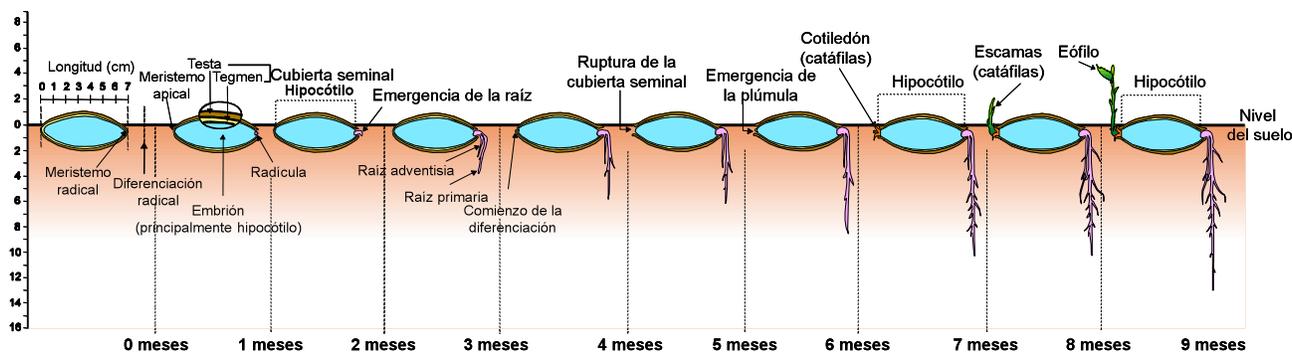


Figura 170. Desarrollo de plántula de *Lecythis* spp. Germinación hipogea; la plántula es fanerocotilar aunque el hipocótilo permanece dentro de la cubierta seminal.

La influencia de herbívoros en la diversidad de las especies en los bosques, puede ser solamente determinada por el estudio de los procesos dinámicos; la restricción de los censos a los patrones de espaciamiento es insuficiente (Clark y Clark, 1984).

En plantaciones de diversas especies forestales del neotrópico, la concentración de herbívoros se intensifica dando como resultado el ataque de las plántulas por hongos. *Colletotrichum* sp. Provoca la destrucción del ápice en *Dipteryx panamensis*; mientras que *Phomopsis*, la mancha foliar de *Virola koschnyi*, y *Nectria* produce la muerte de las plántulas de *Stryphnodendron microstachyum*. Los roedores y otros mamíferos pueden también actuar como depredadores en plantaciones y en el bosque (Ej. venados comen los tallos de las plántulas de *Dipteryx panamensis*, provocando su bifurcación).

La influencia de asociaciones de bacterias (nódulos) y hongos (micorrizas) en la supervivencia y desarrollo de las plántulas es conocida sólo parcialmente. John (1990) propuso que la simbiosis de las micorrizas promueve el desarrollo de las plántulas e incrementa la supervivencia después del trasplante. Debido a que la simbiosis con hongos probablemente está ausente en áreas que serán restauradas, la inoculación de las plántulas puede ser la mejor alternativa (John, 1990). Futuras investigaciones de estas asociaciones pueden incrementar la información necesaria para el uso apropiado de bacterias y hongos en plantaciones tropicales.

COMENTARIO FINAL

Los árboles deben tener polinizadores y dispersores de diásporas (Janzen y Vásquez-Yañez, 1991; Kress y Beach, 1994). El estado de salud y madurez fisiológica del árbol es importante. La expresión sexual en las flores puede ser afectada por la edad del árbol, las condiciones ambientales [nutrición

mineral, factores edáficos, luz (horas de luz, intensidad y calidad), por la temperatura (altas temperaturas promueven plantas masculinas y bajas temperaturas promueve plantas femeninas)], o por la aplicación de reguladores del crecimiento (auxinas, giberelinas) capaces de producir alteraciones sexual (Jackson, 1981; Janzen y Vásquez-Yañez, 1991; Kress y Beach, 1994).

La selección de semillas de árboles forestales es complicada. La forma y tamaño apropiada, las condiciones fitosanitarias y otros parámetros morfológicos son todos necesarios pero insuficientes. Muchas especies tienen polinización cruzada y más de un árbol es necesario para obtener semillas. Algunas hermafroditas o árboles pistilados, nunca producen frutos ni semillas, o son improductivas durante largos periodos de tiempo; por ejemplo, *Hymenolobium mesoamericanum* produce flores y frutos cada 7 u 8 años. La presencia de frutos y semillas antes o después del aprovechamiento forestal (corta de madera), puede ser el único indicador preciso de fertilidad.

La producción de nuevos esporofitos requiere una larga y compleja serie de eventos, comenzando con la inyección floral, seguida de la producción y dispersión de los frutos y semillas, y luego la germinación. El mantenimiento de los bosques tropicales remanentes, la restauración de áreas alteradas y el uso de especies nativas en plantaciones, dependen del conocimiento de la biología y distribución espacial de las especies, la dinámica de las poblaciones y las interrelaciones con los otros elementos del ecosistema.