

EL SISTEMA EODP EN EL ORDENAMIENTO DE *TUBIFLORAE* Y LA ENDOSPERMOGENESIS NUCLEAR *

por *Teresa Emil Di Fulvio de Basso* ¹

I. Introducción

Las Angiospermas son plantas con flores caracterizadas por poseer los óvulos encerrados en el ovario, o lo que es igual las semillas contenidas en el fruto. En su ciclo de vida se suceden 3 generaciones a saber: el esporófito, los gametófitos y el xenófito (Cocucci y Hunziker, 1976).

El esporófito es la generación que alcanza mayor desarrollo y abarca tanto a los órganos vegetativos: raíz, tallo y hoja, como a los reproductivos: flor y fruto (fig. 1).

Los gametófitos son microscópicos y sólo visibles mediante técnicas especiales. El gametófito masculino se halla contenido en el grano de polen y, aparte de las 2 gametas, sólo posee una célula vegetativa. El gametófito femenino, llamado saco embrionario, se encuentra alojado en el interior del óvulo y en la mayoría de las Angiospermas tiene en total 7 células. Dos de ellas son las gametas femeninas que reciben el nombre de oosfera y célula media (fig. 2); las 5 restantes son células vegetativas y están representadas por 2 sinérgidas y 3 antípodas. Como su nombre lo indica, la célula media ocupa la zona central del saco embrionario, mientras que la oosfera y las 2 sinérgidas se ubican en el polo micropilar; éste es llamado así por la existencia del micrópilo, un pequeño canal por donde, usualmente, penetra el tubo polínico para efectuar la fecundación. En el polo opuesto o calazal se ubican las 3 antípodas.

El xenófito, más conocido como endosperma, es el tejido reservante que persiste en algunas semillas, pero es consumido en otras a medida que el embrión se desarrolla. Se origina por fecundación de la célula media, la más grande del saco embrionario y funciona como depósito de nutrientes y reguladores del crecimiento del embrión, el cual se forma a partir de la oosfera fecundada o zigota.

* Conferencia pronunciada el 17 de noviembre de 1984 con motivo de la recepción del premio "Cristóbal M. Hicken" para el período 1980-1982.

¹ Miembro de la Carrera del Investigador Científico (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina). Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Laboratorio de Embriología, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina.

Agradezco a los profesores Ing. Agrón. ARMANDO T. HUNZIKER y Dr. ALFREDO E. COCUCCI, el continuo asesoramiento y estímulo brindados, cimientos de la distinción recibida.

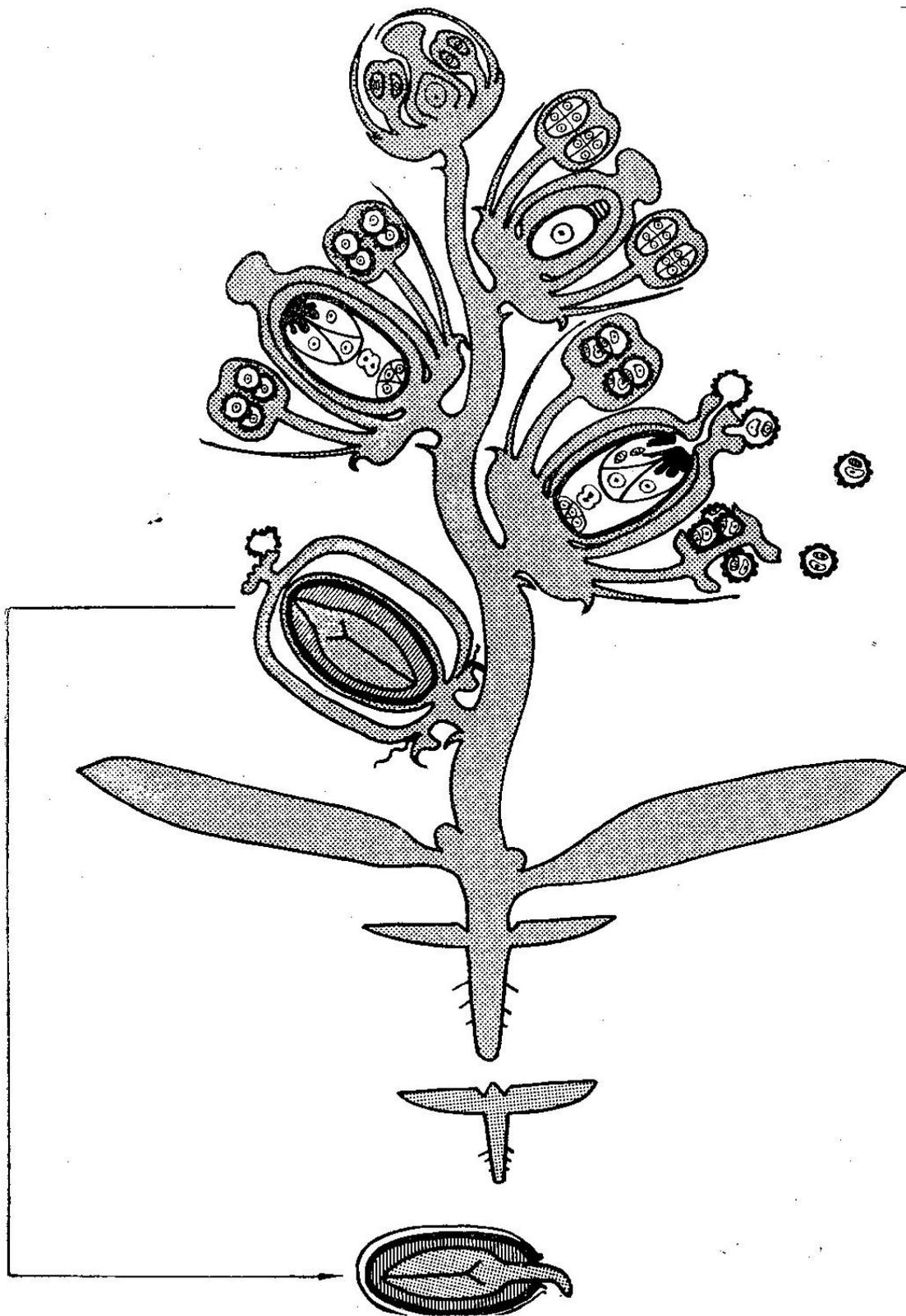


FIG. 1. — Esquema diagramático del ciclo biológico de una especie de Angiospermas Dicotiledóneas. Las áreas punteadas representan tejidos diploides, mientras las rayadas señalan tejidos triploides. Los diseños de líneas sobre fondo blanco aluden a tejidos o células haploides. El dibujo de la parte inferior representa una semilla; el que sigue hacia arriba, una plántula nacida de la misma y el último una planta adulta con cotiledones más 2 hojas vegetativas y sus respectivas yemas. El eje se continúa en una inflorescencia racimosa. La flor terminal es un pimpollo, las que le siguen en orden descendente constituyen estados progresivos de desarrollo hasta terminar con un fruto. (Cocucci, 1969).

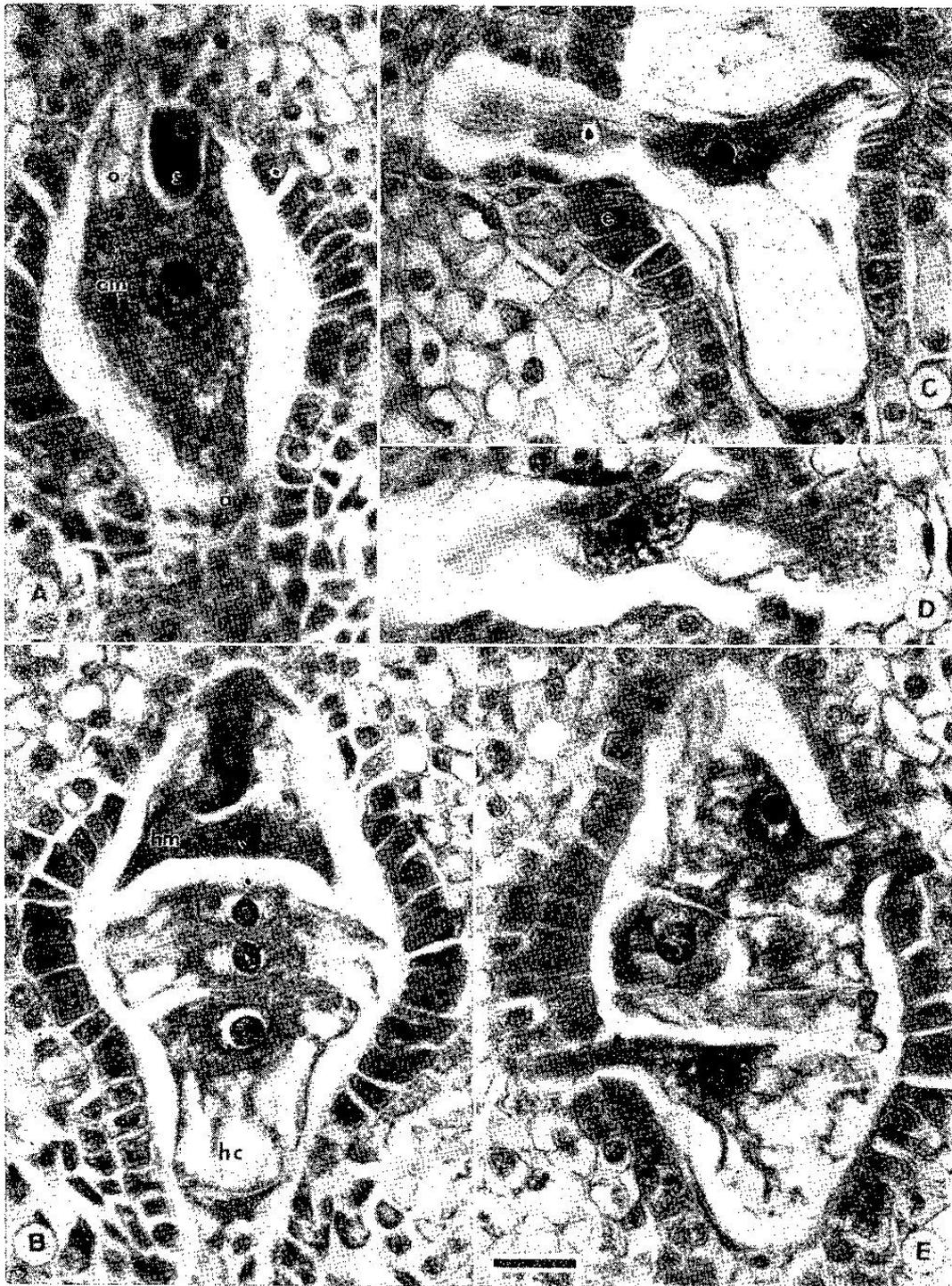


FIG. 2. — Haustorios endospermicos de *Hydrophyllum tenuipes* Heller var. *tenuipes* Jeps (UCBG 561054). A: Saco embrionario; en el polo micropilar (superior) la oosfera (*o*) y una sinérgida (*s*), en el polo calazal (inferior) las antípodas (*a*) degenerantes; de la célula media (*cm*) se deriva el endosperma luego de la fecundación. B: Endosperma 4-celular mostrando el comienzo de diferenciación de los haustorios, micropilar (*hm*) y calazal (*hc*) y del endosperma reservante entre ambos; en el extremo micropilar se destaca la sinérgida penetrada por el tubo polínico. C: haustorio calazal con 2 prolongaciones que atraviesan el endotelio (*e*) para avanzar en el tegumento ovular. D: detalle del extremo distal de una prolongación haustorial que aloja al núcleo. E: Endosperma pluricelular con ambos haustorios avanzando en el tegumento ovular. En todos los casos se trata de cortes longitudinales. La escala equivale a 25 μ m aprox.

Para cumplir con su finalidad, el endosperma alcanza, generalmente, cierto grado de desarrollo antes de que el embrión se inicie; muchas veces es auxiliado en la función de movilizar reservas desde los tegumentos del óvulo, por algunas de sus células que se especializan en mayor o menor grado y reciben el nombre de haustorios endospérmicos (fig. 2 B-E). Aunque no siempre presente, igual ayuda presta el endotelio o epidermis interna especializada del tegumento ovular.

La endospermogénesis es el modo de desarrollarse esta generación y se lo ha utilizado como un carácter en la clasificación de las Angiospermas. Tradicionalmente se reconocen 3 tipos de desarrollo, a saber: celular, nuclear y helobial.

En el tipo celular, tanto la primera división del núcleo endospermogénético como las siguientes, van acompañadas de formación de pared. Por el contrario, en el tipo nuclear no hay citocinesis, hasta un estado más o menos tardío de desarrollo, formándose desde el principio un cenocito cuyos núcleos rodean un vacúolo. En el tipo helobial, la primera división que ocurre es notoriamente desigual y hay formación de pared, resultando una cámara calazal pequeña y otra micropilar mayor. Las divisiones siguientes dan núcleos libres, pudiendo permanecer indivisa la célula menor. Tanto en el endosperma helobial como en el nuclear, se forman paredes entre los núcleos después de un tiempo más o menos largo, es decir que la citocinesis está diferida, variando el retardo con las especies.

II. El sistema EODP

A raíz de los estudios embriológicos que realicé en especies pertenecientes a algunas familias de *Tubiflorae*, debí enfrentarme con la identificación de las diversas variantes que presenta el desarrollo celular (Di Fulvio, 1961, 1966, 1969, 1978, 1981). El análisis bibliográfico demostró que existen varios intentos de clasificación, no utilizados por la mayoría de los embriólogos, quienes prefieren describir cada caso, designándolos a veces, con el nombre del género o de la especie en que se presentan. Esta práctica provocó confusión en la nomenclatura, ya que mientras algunas modalidades del desarrollo tenían más de un nombre, otras permanecían innominadas.

Nació así la idea de elaborar un sistema que permitiera relacionar las diversas variantes conocidas, unificar la nomenclatura y facilitar la comparación de los resultados. Se lo designó "Sistema EODP", porque en su estructuración se tuvieron en cuenta 4 características: 1) si en la primera división del núcleo endospermogénético se forma pared o no; según ello, la endospermogénesis (E) es celular o nuclear; 2) la orientación (O) longitudinal o transversal que tiene dicha pared cuando existe; 3) el destino (D) de las 2 primeras células según formen haustorio o endosperma reservante y 4) la posición (P) longitudinal o transversal de la pared producida en el segundo ciclo mitótico.

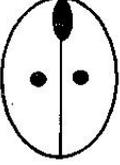
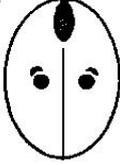
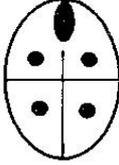
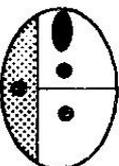
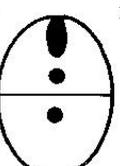
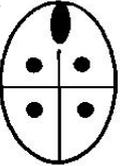
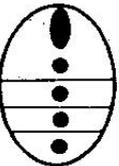
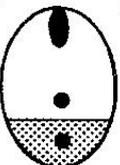
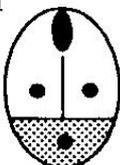
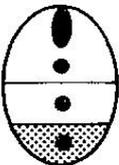
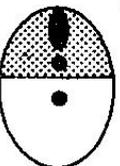
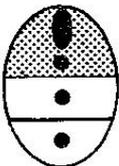
E	O	D	P		
		1er ciclo mitótico	2do ciclo mitótico		
megátipo					
O					
nuclear					
megátipo	11	tipo 111  isolateral	1111  longitudinal	subtipos 1112  transversal	
		tipo 112  heterolateral	1121  longitudinal	subtipos 1122  transversal	
	1	12	tipo 121  isopolar	1211  longitudinal	subtipos 1212  transversal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

FIG. 3. — El "Sistema EODP" para clasificación del endosperma. El punteado señala células que no intervienen en la formación del tejido reservante. En todos los esquemas la cigota se dibujó en el extremo superior; los núcleos semisuperpuestos indican formación de pared en el plano del dibujo (Di Fulvio, 1983).

De esta forma, quedaron delimitados 5 tipos y 12 subtipos de endospermogénesis celular (fig. 3), pasando el endosperma helobial o ser sólo un caso derivado de uno de ellos, con desarrollo intermedio entre celular y nuclear (Di Fulvio, 1983).

III. El sistema EODP en el ordenamiento de Tubiflorae

Tubiflorae constituye, en el sistema de Engler y Diels (1936) un orden de Angiospermas que agrupa a 22 familias de Dicotiledóneas con flores tetracíclicas y corola tubular, como la “campanilla”, el “palán-palán”, el “jacarandá”, etc.

En él están presentes todos los tipos de endospermogénesis celular identificados por el sistema EODP y, en base al mismo, sus familias cuya embriología ha sido investigada, quedan reunidas como se muestra en la figura 4.

El tipo heteropolar micropilar es el más difundido, particularmente el subtipo longitudinal que caracteriza a: *Bignoniaceae*, *Gesneriaceae*, *Globulariaceae*, *Labiatae*, *Lentibulariaceae*, *Martyniaceae*, *Myoporaceae*, *Orobanchaceae*, *Pedaliaceae*, *Phrymaceae*, *Scrophulariaceae* y *Verbenaceae*; el subtipo transversal, en cambio, sólo es propio de *Acanthaceae* (excepto *Thunbergioideae*) y de algunos géneros aislados que difieren, ya sea en el tipo o subtipo, respecto al desarrollo de la familia correspondiente.

El tipo heteropolar calazal, agrupa únicamente a taxones cuya endospermogénesis se aparta de la que es norma en la familia a que pertenecen. Se trata de la subfamilia *Thunbergioideae* de *Acanthaceae* y de los géneros *Coldenia* y *Nemesia* de *Boraginaceae* y *Scrophulariaceae* respectivamente.

El tipo isopolar caracteriza a *Solanaceae* y *Nolanaceae*, a 2 subfamilias de *Boraginaceae* (*Ehretioideae* y *Heliotropioideae*) y a otras tantas tribus de *Hydrophyllaceae* (*Hydrophyllaeae* y *Phacelieae*); se lo ha encontrado además en sólo un género, *Cynoglossum*, de la subfamilia *Boraginoideae* (*Boraginaceae*) y en otro, *Scutellaria*, de *Labiatae*.

De los tipos isolateral y heterolateral hay pocos ejemplos y todos pertenecen a la subfamilia *Boraginoideae*. Respecto al desarrollo del endosperma, *Boraginaceae* es la familia más heterogénea.

En cuanto a la endospermogénesis nuclear, dentro de *Tubiflorae* se presenta en todas las *Convolvulaceae* y *Polemoniaceae* estudiadas hasta ahora (Davis, 1966). Ha sido encontrada también en varios géneros de *Solanaceae* (según datos recopilados por Bernardello, 1983) y en 2 Boragináceas (*Borago* y *Onosma*) así como en *Phacelia tanacetifolia* Benth. y *Ph. malvaefolia* Cham. et Schlecht. de *Hydrophyllaceae* (Svensson, 1925). De los taxa mencionados, sólo se pudo incorporar *Phacelia* en la figura 4, debido a que únicamente en dicho género, se tienen datos sobre la primera división de la célula endospermogénica. En *Lycopsis* (*Boraginaceae*), el desarrollo del endosperma es intermedio en sentido estricto; se

lo ha incluido en la endospermogénesis nuclear, debido a que la producción de pared está postergada hasta que ocurre el segundo ciclo mitótico, formándose recién después núcleos libres (Svensson, 1925).

IV. Consideraciones sobre la endospermogénesis nuclear

El análisis detallado de la primera división del núcleo endospermogénico en *Lycopsis arvensis* L. y *Phacelia tanacetifolia*, demuestra que la endospermogénesis nuclear, no sigue un patrón único sino que presenta variaciones; las mismas se ponen de manifiesto por la orientación del huso y su ubicación en la célula media.

En *Lycopsis* el huso que se forma es horizontal, los núcleos hijos se separan lateralmente y la división sucede en la región calazal de la célula madre. En *Phacelia*, en cambio, el huso es vertical, los núcleos hijos se separan hacia los polos y la cariocinesis ocurre en el ecuador de la célula endospermogénica.

Estas observaciones permiten asociar al primer caso con el tipo heterolateral, y al segundo con el isopolar de la endospermogénesis celular, haciendo presumir que podrían encontrarse también, otras variantes del desarrollo nuclear relacionadas con los restantes tipos celulares.

La búsqueda bibliográfica demostró que, en otros órdenes de Angiospermas, se encuentran ejemplos que confirman esa sospecha. Los mismos se describen a continuación y han sido representados con línea cortada en la figura 4 para distinguirlos de los ejemplos pertenecientes a *Tubiflorae*.

En *Frankenia pulverulenta* Linn. el huso es transversal y la primera mitosis ocurre en las proximidades del ecuador de la célula endospermogénica (Walia and Kapil, 1965). Por el contrario, en *Eriocaulon hookerianum* Stapf el huso es vertical y la primera división se lleva a cabo en el polo calazal (Govindappa and Ramaswamy, 1980), mientras que en *Zizyphus rotundifolia* Lam. sucede en el extremo micropilar con igual orientación del huso (Arora, 1953). Por lo dicho anteriormente, el endosperma nuclear derivaría: en *Frankenia* del tipo isolateral, en *Eriocaulon* del heteropolar micropilar y en *Zizyphus* del heteropolar calazal (fig. 4).

En base a estos datos se puede proponer que, la endospermogénesis nuclear ha derivado de la celular por supresión de la citocinesis. Tal propuesta se ve apoyada por los diversos casos de desarrollo intermedio, donde la formación de pared se inhibe después de una o pocas divisiones completas, determinando la aparición de núcleos libres.

El más conocido de dichos casos es el denominado "endosperma helobial", que deriva del tipo heteropolar micropilar de la endospermogénesis celular; en él sólo la primera división, que ocurre en el polo calazal, forma pared. Fácil resulta comprender entonces, que por supresión de esa única citocinesis, se pudo originar endosperma nuclear a través del helobial; así lo indica la típica posición calazal de los 2 núcleos hijos iniciales que muestra el tejido reservante de *Eriocaulon hookerianum*.

También hay elementos indicadores de que el endosperma intermedio de *Phacelia parryi* Torr. y el nuclear de *Ph. tanacetifolia*, pudieron derivarse del tipo celular isopolar presente en otras especies de *Phacelia*, entre ellas *Ph. congesta* Hook., por supresión gradual de la citocinesis. En la primera especie ésta ocurre después de formadas 4 células, mientras que en la segunda ya se manifiesta en la división inicial del endosperma.

Existirían pues, distintas líneas evolutivas en la endospermogénesis, las que a partir de los diversos tipos de endosperma celular, terminarían con la producción del tipo nuclear respectivo, a través de casos con desarrollo intermedio. Por lo tanto, al usar como carácter taxonómico el modo de formarse el endosperma, debe tenerse en cuenta que: Igual tipo de desarrollo no es índice de estrecho parentesco cuando involucra a líneas evolutivas diferentes; en cambio, desarrollos diferentes señalarían gran afinidad si pertenecen a la misma línea evolutiva.

Para establecer tales correlaciones es imprescindible conocer las características de la primera división, sea la endospermogénesis celular o nuclear. En los actuales sistemas taxonómicos, ésto no se ha tenido en cuenta y el criterio de clasificar al endosperma en nuclear, celular y helobial, ha conducido a resultados poco satisfactorios que han puesto en duda la utilidad de la endospermogénesis en la sistemática de Angiospermas.

Así, Favre-Duchartre (1984) asegura: "There is no important relationship between the type of endosperm and taxonomic assignment" y Stebbins (1974) dice: "...the character nuclear vs. cellular endosperm must be regarded as sufficiently reversible that its phylogenetic value is dubious".

El hecho de que tanto el desarrollo nuclear como el celular se hallen representados, indistintamente, en los órdenes más primitivos y en los más avanzados, se explicaría considerando que el endosperma nuclear pudo derivarse en momentos diferentes para cada línea evolutiva.

Aunque resta mucho por conocer sobre la endospermogénesis, antes que su importancia en el ordenamiento de Angiospermas pueda valorarse, cuesta creer que, tratándose de una generación exclusiva de dichas plantas, su forma de desarrollo no indique relaciones filogenéticas entre los taxa.

Es de esperar que la ejecución de nuevos aportes y una exhaustiva revisión de los trabajos embriológicos ya realizados, teniendo en cuenta los conceptos precedentes, permitan clarificar las actuales dudas en un futuro próximo; y así, un conocimiento más profundo de la endospermogénesis podrá contribuir a perfeccionar la sistemática de Angiospermas.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ARORA, N., 1953. The embryology of *Zizyphus rotundifolia* LAMK. *Phytomorphology* 3 (1-4): 88-98, f. 1-34.
- BERNARDELLO, L. M., 1983. Estudios en *Lycium* (Solanaceae) IV. Biología reproductiva de *L. cestroides*, con especial referencia a la dehiscencia de la antera en el género. *Kurtziana* 16: 33-70, f. 13.

- COCUCCI, A. E., 1969. El proceso sexual en Angiospermas. *Kurtziana* 5: 407-423, f. 1-6.
- COCUCCI, A. E. y HUNZIKER, A. T., 1976. Los ciclos biológicos en el Reino Vegetal 1-102, f. 1-45. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba.
- CRÉTÉ, P., 1951. Répartition et intérêt phylogénétique des albumens a formations haustoriales chez les Angiospermes et plus particulièrement chez les Gamopétales. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 2e. Sér. 12: 131-191, f. 1-40.
- DAVIS, G. L., 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms I-VIII*, 1-528. John Wiley and Sons. New York.
- DI FULVIO, T. E., 1961. El género *Sclerophylax* (Solanaceae). Estudio anatómico, embriológico y cariológico, con especial referencia a la taxonomía. *Kurtziana* 1: 9-103, f. 1-34.
- 1966. Embriología de *Plagiobothrys tenellus* (Boraginaceae). *Kurtziana* 3: 183-199, f. 1-6.
- 1969. Sobre la embriología de *Nolana paradoxa* LINDL (Nolanaceae). *Kurtziana* 5: 39-54, f. 1-5.
- 1978. Sobre la vasculatura floral, embriología y cromosomas de *Ixorhea tschudiana* (Heliotropiaceae). *Kurtziana* 11: 75-105, f. 1-10.
- 1981. La embriología en la sistemática de Angiospermas. *Kurtziana* 14: 21-39, f. 1-5.
- 1983. Los "tipos" de endosperma y de haustorios endospermicos. Su clasificación. *Kurtziana* 16: 7-31, f. 1-4.
- ENGLER, A. UND DIELS, L., 1936. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Aufl. 11: 333-357, f. 422-458. Gebr. Borntraeger. Berlin.
- FAVRE-DUCHARTRE, M., 1984. Homologies and phylogeny. En: B. M. JOHRI (Ed), *embryology of Angiosperms* 697-734, f. 15.1-17. Springer Verlag, Berlin.
- GOVINDAPPA, D. A. and RAMASWAMY, S. N., 1980. Embryology of *Eriocaulon hookerianum* STAPF and the systematic position of *Eriocaulaceae*. *Bot. Not.* 133: 295-309, f. 1-8.
- HERR, J. M. JR., 1984. Embryology and Taxonomy. En: B. M. JOHRI (Ed:), *Embryology of Angiosperms* 647-696, f. 14.1-11. Springer Verlag, Berlin.
- STEBBINS, L. G., 1974. *Flowering plants evolution above the species level I-VIII*, 1-399, figs. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. Cambridge.
- SVENSSON, H., 1925. Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen. Inaugural Dissertation. *Uppsala Univ. Arsskr. Matematik och Naturvetenskap* 2: 1-175, f. 1-15.
- WALIA, K. and KAPIL, R. N., 1965. Embryology of *Frankenia* Linn. with some comments on the systematic position of the *Frankeniaceae*. *Bot. Not.* 118: 412-429. Obra no vista, dato extraído de HERR (1984).