

ONTOGENIA DEL ÓVULO Y SEMILLA DE *STERCULIA STRIATA* (STERCULIACEAE)

ANA MARIA GONZALEZ^{1, 2} Y CARMEN L. CRISTÓBAL¹

Summary: Gonzalez, A.M. & C.L. Cristóbal. 2006. Ovule and seed ontogeny of *Sterculia striata* (Sterculiaceae). Bonplandia 15(1-2): 63-77. ISSN: 0524-0476.

Sterculia striata presents two types of flowers on the same foot, perfect flowers that are functionally pistillate, and staminate flowers. For this reason this species was described as andromonoecious. The ovary is apocarpous, constituted by 4-5 carpels, while the style and the stigma are coherent. Considering their ontogeny and organization, the ovules are constituted by two units: the nucellar one, formed by nucella and inner integument; and the funicular one, that includes chalaza and external integument. The position of exostome near the hilum is in accordance with an anatropous ovule. However, due to the combination of all these characteristics the ovule of *S. striata* is described as hemianatropous. The ovule displays a very prominent exostome that persists in the seed as a caruncle. It also presents an obturator of placentarian origin. The fertilization is acrogamous. Three phases of the ovule and seed ontogeny were detected: initial, where nucella is curved until 90°; prefertilization, where the external integument continues its growth until the exostome is closed at 180°; and posfecundation, where the nucelar unit retakes the erect position and the embryo is inverted with respect to the hilum. The seed coat is multiplicative, being the layer of macrosclereids of the exotegmen the mechanical layer. The fruit is a follicle, in which each carpel presents abundant lysigenous cavities filled with mucilaginous substances.

Key words: ovule, seed, inverted embryo, trichomes, lysigenous cavities.

Resumen: Gonzalez, A.M. & C.L. Cristóbal. 2006. Ontogenia del óvulo y semilla de *Sterculia striata* (Sterculiaceae). Bonplandia 15(1-2): 63-77. ISSN: 0524-0476.

Sterculia striata presenta flores estaminadas y perfectas que son funcionalmente pistiladas en un mismo pie, por lo que esta especie se describió como andromonoica. El ovario es apocárpico, constituido por 4-5 carpelos, los estilos y estigmas son coherentes. Considerando su ontogenia y organización, los óvulos están constituidos por dos unidades: una unidad nucelar, formada por nucela y tegumento interno, y una unidad funicular que incluye cálaza y tegumento externo. La posición del exóstoma cercana al hilo concuerda con la de óvulos anátropos. Por esta combinación de características, este óvulo se describe como hemianátropo. El óvulo presenta un exóstoma muy prominente, que persiste formado una carúncula en la semilla. Presenta obturador de origen placentario, la fertilización es porógama. En la ontogenia del óvulo y la semilla se diferencian tres fases: inicial, donde la nucela se curva hasta 90°, fase prefecundación, donde sólo el tegumento externo continúa su crecimiento hasta cerrar el exóstoma a 180°, y una fase final posfecundación, donde la unidad nucela-tegumento interno retoma la posición erecta quedando el embrión en posición invertida con respecto al hilo de la semilla. La cubierta seminal es multiplicativa, siendo la capa de macrosclereidas del exotegmen el estrato mecánico. El fruto es un plurifolículo, cada carpelo presenta abundantes cavidades de origen lisígeno ocupadas con sustancias mucilaginosas.

Palabras clave: óvulo, semilla, embrión invertido, tricomas, cavidades lisígenas.

¹ Instituto de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina.

² E-mail: ana@unne.edu.ar

Introducción

Sterculia striata A. St- Hil. & Naudin es un árbol polígamo, descrito con dos tipos de flores: estaminadas o masculinas y perfectas en el mismo pie (Taylor, 1989).

Las flores poseen el pedicelo articulado y son monoclamídeas. El perianto simple está representado por un cáliz 4-5-mero, castaño con estrías rojas que se corresponden con los haces vasculares.

El fruto es un plurifolículo de color rojo intenso por fuera y naranja por dentro, con 1 a 5 semillas por folículo. Las semillas son elipsoides, de color negro brillante al momento de la dehiscencia del fruto, adquiriendo coloración gris plomo en el fruto completamente maduro, con el hilo blanquecino; a la madurez contienen poca cantidad de endosperma. El embrión se ubica con la radícula opuesta al hilo y posee dos cotiledones carnosos.

Uno de los caracteres usado por Brown (1844, en Guymer, 1988) para la distinción entre *Sterculia* L. y *Brachychiton* Schott & Endl. es la posición de la radícula con respecto al hilo de la semilla, adyacente al hilo en *Brachichyton* y opuesto al hilo en *Sterculia*. Guymer (1988) confirma esta observación y por esta razón denomina al embrión de *S. striata* como "invertido". Este término también fue usado por Corner (1976) y Taylor (1989).

Rao (1953) en su estudio de la embriología de las Sterculiáceas, describe a *Sterculia foetida* L. y *S. colorata* Roxb. con óvulos anátropos, bitégmicos y crasinucelados, pero no estudió el desarrollo del embrión ni el de la semilla.

Guymer (1988) en la revisión del género *Brachychiton* analizó el tegumento seminal de *Sterculia quadrifida* R. Brown y sugiere que la inversión del embrión puede deberse a embrionía adventicia, pero no da evidencias sobre esta interpretación.

El objetivo de este trabajo es el estudio ontogénico del óvulo, semilla y fruto de *Sterculia striata* a fin de dilucidar el origen y desarrollo del denominado "embrión invertido".

Material y métodos

El área natural de *S. striata* abarca NE y centro de Brasil, E de Bolivia hasta el extremo NE de Paraguay. Para este estudio se utilizó material de ejemplares cultivados que se detalla a continuación:

ARGENTINA. Corrientes. Dep. Capital, Escuela Regional de Agricultura, (ERAGIA), *Cristóbal 2250*, cultivado, número que incluye inflorescencias y frutos en distintos estadios de desarrollo.

ARGENTINA. Corrientes. Dep. Mburucuyá, Estancia Santa Teresa, cultivado. *Cristóbal 2328*.

PARAGUAY. Dep. Central. Asunción, cultivado. *Schinini & Mereles 24666*.

Los testigos se encuentran en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES).

Se usó formol-alcohol-ácido acético (FAA) como fijador. El material se deshidrató en una serie de alcohol butílico terciario, se incluyó en parafina siguiendo técnicas usuales (Johansen, 1940) y se cortó con micrótomos rotativos con espesor de 10 µm. Se usó la coloración safranina-Astra blue (Luque et al., 1996).

Para realizar recuentos de fertilidad de polen se usó material fresco, tanto de flores estaminadas como perfectas, usando reactivo de Müntzing (glicerina y carmín acético en proporción 2:1, D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Se maceró el tegumento seminal maduro para la observación de esclereidas, siguiendo la técnica de Schultze (Johansen, 1940).

Las observaciones con microscopio electrónico de barrido (MEB) se realizaron en material fijado en FAA, deshidratado en serie ascendente de acetona, secado a punto crítico y metalizado con oro-paladio.

Observaciones

Sexualidad

Los especímenes estudiados tienen inflorescencias que llevan flores estaminadas y

pistiladas, estas últimas en menor proporción, y hay otros con flores estaminadas exclusivamente.

Flores

Las flores perfectas poseen un andrógino, el gineceo es dialicarpelar, con 4-5 carpelos, placentación marginal y estilos y estigmas coherentes, el tubo estaminal es muy breve de modo que el collar de 4-7 anteras se ubica en la base del ovario (Fig. 1 A). Estas anteras son indehiscentes, los granos de polen son de menor tamaño que los de las flores estaminadas, si bien presentan citoplasma denso, la prueba realizada con reactivos específicos demostró que son estériles, razón por la cual estas flores son funcionalmente pistiladas.

Las flores estaminadas (Fig. 1 B) poseen andrógino y un tubo estaminal compuesto por 9-10 estambres, los granos de polen son fértiles; algunas flores poseen un gineceo rudimentario.

Ontogenia del óvulo

Primordio ovular: Cada carpelo posee 4-6 óvulos dispuestos de a pares (Fig 1 G). Los primordios ovulares aparecen como protuberancias ubicadas en los bordes de los carpelos, en ellos se distinguen dos zonas: el estrato dérmico y una masa central de células (Fig. 2 A; 1_1 , 1_2). Todas las células del primordio son meristemáticas con núcleos grandes, que ocupan casi todo el volumen celular y usualmente con un solo nucléolo.

Durante el crecimiento del primordio, la nucela se curva hasta los 90° (Fig. 2 B, n). Paralelamente se inicia la diferenciación de los tegumentos que en forma de anillos rodean y delimitan la nucela. En este estado cada tegumento posee dos a tres capas de células de espesor (Fig. 2 B, C; te, ti, n).

El óvulo es crasinucelado y subepidérmicamente se diferencia la célula arqueosporica. Esta se divide entre 3 y 4 veces periclinalmente. De las células resultantes, la ubicada más profundamente, cuyo tamaño equivale a 7-8 veces el de las células nucelares vecinas, con un núcleo muy conspicuo y un solo

nucleolo, se diferencia como la célula madre de las megásporas (Fig. 2 B-C). La epidermis nucelar sufre divisiones principalmente anticlinales. La epidermis de la corta rafe y la del tegumento externo poseen gránulos taníferos que ocupan todo el citoplasma (Fig. 2 C, t).

En el óvulo ilustrado en la Fig. 2 D ya ha ocurrido la meiosis, distinguiéndose una célula basal, que es la megáspora funcional sobre la cual se encuentran las 3 megásporas abortadas, más pequeñas y aplastadas. El tegumento externo supera en su crecimiento al interno, posee tres capas de células de espesor, la epidermis interna ha sufrido numerosas divisiones anticlinales. El tegumento interno solo alcanza a cubrir la mitad de la longitud de la nucela; tiene tres capas de espesor. En el funículo y rafe algunas células sufren divisiones longitudinales para constituir el procámium del haz ovular (Fig. 2 D, h).

A pesar que el tegumento externo continúa creciendo, la nucela y el tegumento interno no continúan curvándose, permaneciendo a 90° en relación al funículo, en la figura 2 E se puede apreciar esta relación entre los tegumentos y la nucela en un óvulo con un saco embrionario en formación (tetranucleado). La cálaza se distingue en la base de la nucela por sus células pequeñas, isodiamétricas e intensamente coloreadas, hasta esta región llega el hacecillo ovular (Fig. 2 E, c, h).

A la madurez del óvulo, con el saco embrionario completamente formado, la porción superior del tegumento externo continúa creciendo y completa los 180° de curvatura, el exóstoma queda así junto al funículo del óvulo (Figs. 1 E; 2 F, ex). La porción del tegumento externo que forma el exóstoma es muy gruesa, de unas 10 capas de células de espesor, el resto del tegumento sólo posee tres capas: la externa formada por células de contenido rojo intenso, probablemente tanífera; la capa media de células rectangulares en corte longitudinal; y la epidermis interna de células alargadas radialmente, con núcleos grandes, lo que evidencia divisiones predominantemente anticlinales (Fig. 2 F, te).

El tegumento interno no continúa su desarrollo y por lo tanto no se cierra para formar el endóstoma sobre el ápice nucelar (Fig. 2 F, ti). Tampoco sufre modificaciones sustancia-

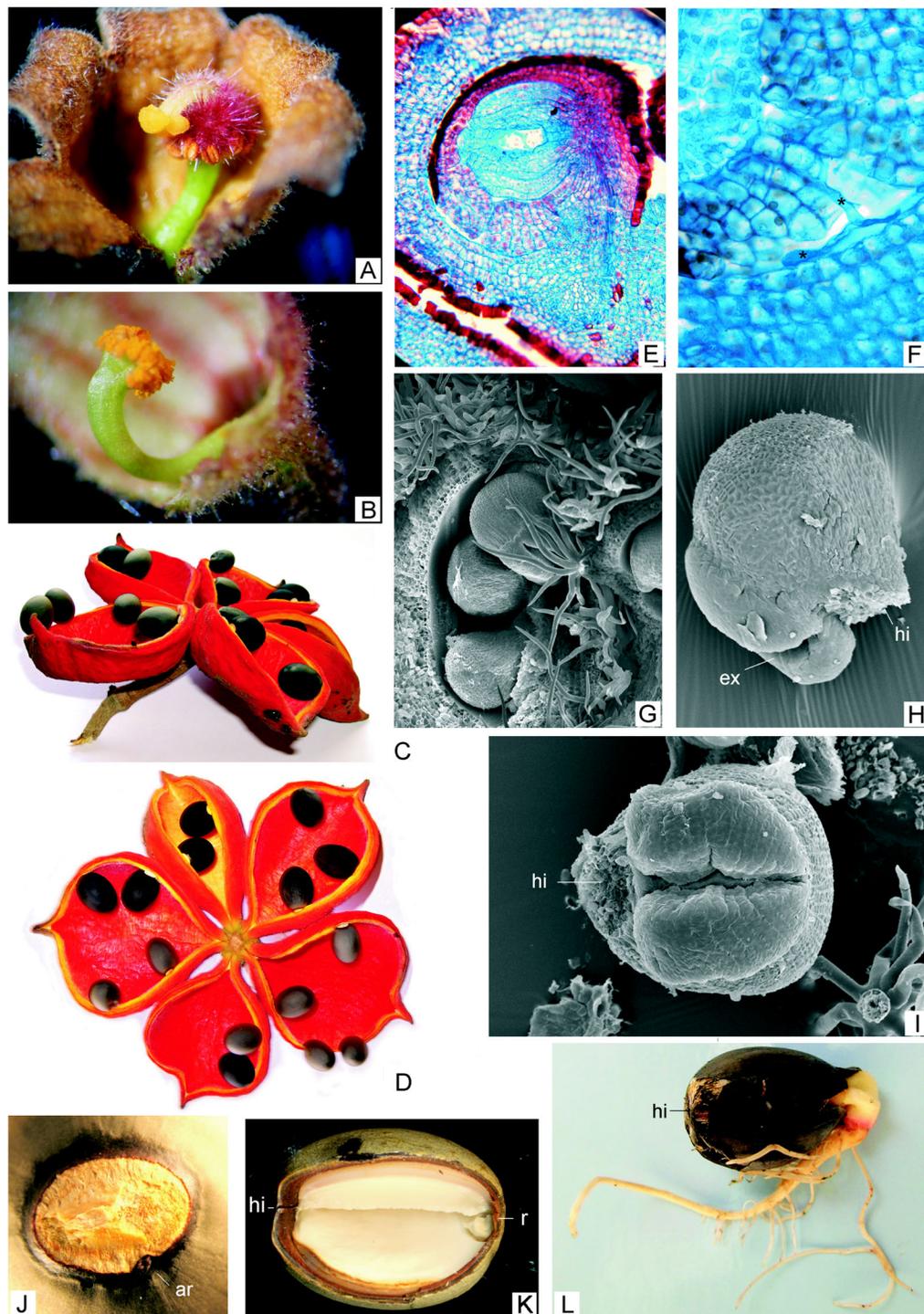


Fig. 1. A: flor perfecta. B: flor masculina. C-D: fruto maduro, C: vista lateral, D: vista superior. E: óvulo maduro, corte longitudinal. F: detalle de los tubos polínicos entrando por el exóstoma (marcados con *). G-I: fotografías de óvulos con MEB. G: ovario en corte longitudinal mostrando la posición de los óvulos. H: vista lateral de óvulo. I: vista del óvulo desde el hilo-exóstoma. J: detalle del hilo y arilo de semilla madura. K: corte longitudinal de semilla madura. L: semilla germinada. Abreviaturas: ar: arilo, ex: exóstoma, hi: hilo, r: radícula.

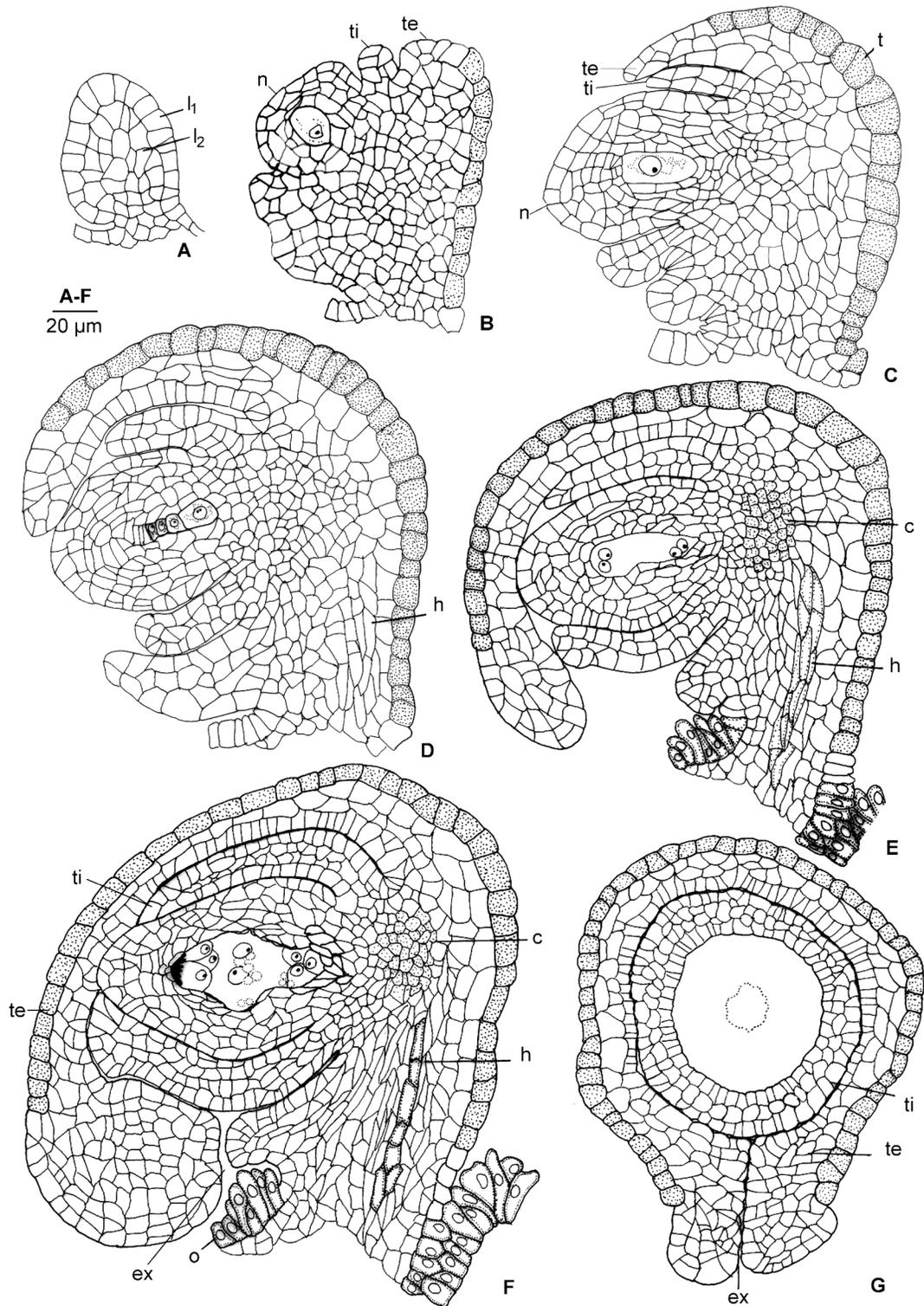


Fig. 2. Ontogenia del óvulo. A-F: cortes longitudinales de óvulos en distintos estadios de desarrollo. G: corte longitudinal transmediano de óvulo maduro. Abreviaturas: c: cálaza, ex: exóstoma, h: haz vascular, l1: estrato dérmico, l2: estrato interno, n: nucela; t: taninos.

les, posee tres capas de espesor. La nucela también detiene su curvatura permaneciendo a 90° en relación al funículo (Fig. 2 F, n).

La micrópila queda así constituida por un canal muy largo y sinuoso principalmente formado por el tegumento externo (Figs. 1 E; 2 F). Observados los óvulos con microscopía electrónica de barrido, el exóstoma es conspicuo y muy prominente; en óvulos desprendidos, vistos desde el hilo, la micrópila es una abertura alargada, de bordes irregulares (Fig. 1 H, I). En un corte transmediano se puede constatar el espesor del tegumento externo en el exóstoma y la longitud de parte de este canal micropilar (Fig. 2 G, te, ex).

Las células de la epidermis interna del carpelo que se enfrentan al exóstoma se diferencian en tejido transmisor constituyendo un obturador placentario que cubre la entrada de la micropila; está formado por células que se alargan radialmente, la pared externa es papilosa, con citoplasma de contenido denso, y núcleo desplazado hacia la mitad externa. (Fig. 2 F, o).

El haz ovular se une al haz marginal del carpelo, atraviesa el funículo y llega a la cálaza sin ramificarse, es netamente procambial, sin desarrollo de elementos xilemáticos (Figs. 1 E, 2 F, h).

El saco embrionario es monospórico, tipo *Polygonum*, el aparato filar es muy conspicuo, la célula central binucleada posee numerosos granos de almidón (Fig. 2 F). En la base del saco embrionario las células tienen las paredes gruesas, diferenciándose en una hipóstasis.

Fecundación: los tubos polínicos crecen a través del tejido transmisor que recubre la placenta, recorren por el obturador el camino hasta el exóstoma, penetran entre ambos tegumentos hasta llegar al ápice de la nucela. Al penetrar la caliptra nucelar el tubo polínico se adelgaza considerablemente, entra al saco embrionario por una de las sinérgidas, donde su descarga se aprecia como un contenido granuloso de color castaño anaranjado. Frecuentemente se observó la entrada de varios tubos polínicos en la micrópila (Fig. 1 F, *), penetrando sólo uno de ellos a la nucela.

Ontogenia de la semilla

El primer cambio observado en el óvulo fecundado es el rápido aumento de la masa nucelar y la multiplicación de estratos en ambos tegumentos (Fig. 3 A-C), lo que produce un reacomodamiento de las partes de la semilla joven: se cierra el endóstoma sobre el ápice de la nucela, la unidad constituida por nucela y tegumento interno recobra su posición erecta por lo que el endóstoma se encuentra alejado del exóstoma. El tegumento externo acompaña este crecimiento pero sin modificar la posición del exóstoma que permanece muy cercano al funículo, y por lo tanto al lado del futuro hilo de la semilla (Fig. 3 B-C, en, ex).

En el saco embrionario se diferencian el cigoto y el núcleo endospermico; las sinérgidas y las antípodas colapsan. La célula media aumenta notablemente de tamaño, los núcleos resultantes de la división celular adoptan una posición parietal por la presencia de una vacuola central, en esta etapa no hay formación de paredes celulares en el endosperma. En este estado el cigoto no sufre divisiones celulares, permaneciendo en estado de reposo. Las células de la hipóstasis ubicadas en la base del saco embrionario lignifican sus paredes, que se observan refringentes con luz polarizada; las células de la zona de la cálaza y en la base de los tegumentos acumulan compuestos tánicos formando una estructura de forma piramidal (Fig. 3 A-B, hp). Hasta sus inmediaciones llega el haz vascular constituyendo una breve rafe (Fig. 3 A-B, h, r)

Semilla joven: la epidermis externa del tegumento externo constituye la exotesta de la semilla, formada por células taníferas a excepción del exóstoma, no hay estomas (Fig. 3 D, et). La mesotesta es la capa que sufre divisiones celulares resultando inicialmente con 5-6 capas de células parenquimáticas (Fig. 3 D, mt). En la endotesta se producen divisiones anticlinales, lo que produce el aumento en superficie (Fig. 3 D, nt).

Tegmen: el exotegmen presenta células dispuestas radialmente, formando una empalizada, producto de activas divisiones anticlinales de la epidermis externa del tegumento interno; el mesotegmen está constituido por

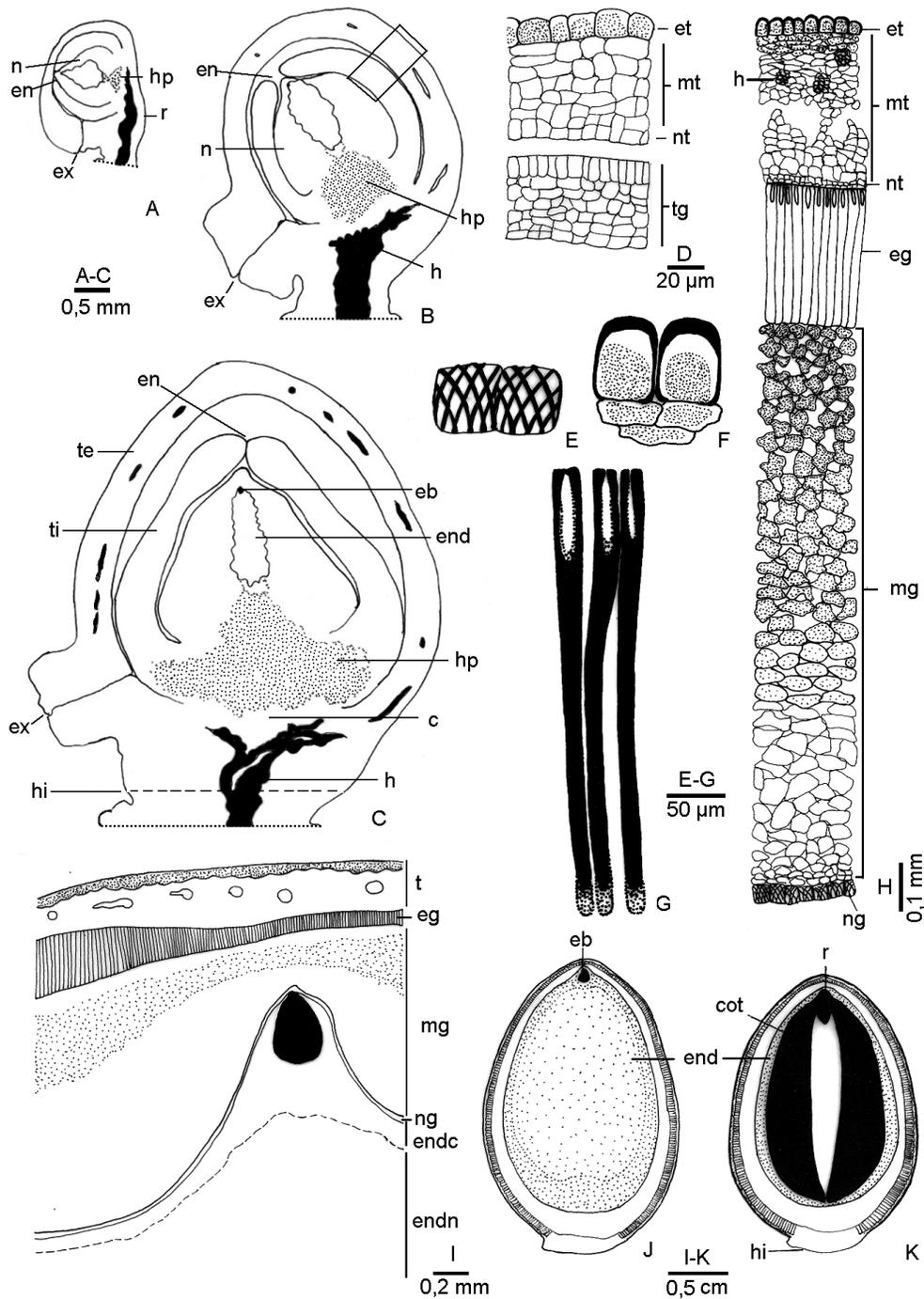


Fig. 3. Anatomía y ontogenia de la semilla. A-C: corte longitudinal de óvulo y semillas en distintos estadios mostrando posición relativa de unidad nucelar y funicular. A: óvulo. B-C: semillas. D: detalle de la cubierta seminal del sector indicado en B. E: detalle del endotegmen. F: detalle de la exotesta. G: detalle de las esclereidas del exotegmen. H: corte transversal de tegumentos de la semilla madura. I: detalle de la cubierta seminal y embrión de semilla madura. J: semilla con embrión joven. K: semilla con embrión desarrollado. Abreviaturas: c: cálaza, cot: cotiledones, eb: embrión, en: endóstoma, end: endosperma, eg: endosperma celular, endn: endosperma nuclear, et: exotesta, ex: exóstoma, h: haz vascular, hi: hilo, hp: hipóstasis, mg: mesotegmen, mt: mestotesta, ng: endotegmen, nt: endotesta, ra: rafe, r: radícula, t: testa, te: tegumento interno, ti: tegumento interno.

4-6 capas de células mientras que el endotegmen es uniestratificado y tiene células cuadrangulares o rectangulares en transcorte (Fig. 3 D, tg).

En las células de la caliptra nucelar se depositan sustancias tánicas; también lo hacen algunas células del endóstoma. Se puede apreciar una doble cutícula entre testa y tegmen, notable por su refringencia en tanto que la existente entre tegmen y nucela es inconspicua.

Semilla de 5 mm de diámetro: una vez alcanzado este tamaño, hilo, cálaza y exóstoma ya se encuentran en un polo de la semilla mientras que endóstoma y ápice de la nucela (con el embrión) quedan en el polo opuesto (Fig. 3 C, hi, c, ex, en, eb).

Cuando la semilla alcanza su tamaño final de 2-2,5 x 1-1,5 cm el embrión aún es cordiforme, midiendo 0,2 x 0,25 mm aproximadamente (Fig. 3, I, J). El endosperma inicia la citocinesis de manera centripeta (Fig. 3 I; endc, endn).

Semilla madura: el embrión en su desarrollo consume la mayor parte del endosperma por lo que el tamaño final de la semilla al momento de la dehiscencia es ligeramente menor que la semilla con endosperma completo (Fig. 3 J, K; end, eb). El embrión posee los cotiledones muy voluminosos, la radícula queda completamente opuesta al hilo de la semilla y presenta epicótilo bien desarrollado (Figs. 1 K; 3 K, cot, end, hi, r). La excrescencia formada por el exóstoma prácticamente no continúa su crecimiento durante la formación de la semilla, por lo que el arilo formado es muy pequeño en la semilla madura, se encuentra en el límite de la zona blanquecina que es el hilo de la semilla (Fig. 1 J, ar).

La testa de la semilla madura queda formada por una exotesta unistrata de células taníferas cuyas paredes radiales y tangenciales externas se engrosan y lignifican (Fig. 3 F, H, et). Las capas de mesotesta adyacentes a la exotesta también depositan taninos, en los estratos externos hay numerosos haces vasculares mientras que en las capas internas se forman importantes espacios intercelulares constituyendo un aerénquima; la endotesta permanece unistrata (Fig. 3 H, et, h, mt, nt).

El exotegmen constituye el estrato mecánico de la semilla, las células en empalizada se

diferencian en esclereidas columnares, de paredes muy gruesas y lignificadas, salvo la porción interna adyacente al mesotegmen que conserva paredes celulósicas muy gruesas, sin lignificar; el lumen queda reducido a una escasa cavidad en la porción superior de la célula (Fig. 3 G, H, eg), es estrellado en transcorte. La altura de las macroesclereidas varía en el contorno de la semilla: sobre la radícula el estrato es continuo pero delgado (0,1 mm), es más grueso en los laterales (0,35-0,4 mm) y se interrumpe en la zona de la cálaza (Fig. 3 I, K, eg).

En el mesotegmen aumenta el número de estratos celulares, llegando a medir 1,8 - 3 mm de espesor en la región adyacente al hilo (Fig. 1 K, hi). Esta capa adquiere consistencia corchosa, está formada por células taníferas de forma irregular, con paredes gruesas y espacios intercelulares (Fig. 3 H, mg). En la semilla madura, sólo persisten las paredes de estas células.

Vascularización de la semilla (Fig. 4): se analizó la misma en una semilla de 5 mm de diámetro, momento en que el embrión, aún en estado cordiforme, ya ocupa su posición definitiva opuesto al hilo, la cálaza permanece muy cercana a este último (Fig. 4 O-P, eb, c, hi).

Al desarrollarse la semilla, el único hacecillo que inervaba la semilla se ramifica divergiendo en un abanico de múltiples haces vasculares que inervan unilateralmente la semilla, del lado opuesto al arilo (exóstoma) (Fig. 4 A-C). Las últimas ramas del haz principal que ingresa a la semilla terminan de ramificarse bajo la región de la cálaza, tejido notablemente tanífero (Fig. H-I, hp). Los hacecillos resultantes se dividen y ramifican numerosas veces vascularizando completamente la testa (Fig. 4 D-M).

En un corte longitudinal radial de la semilla realizado por el exóstoma (Fig. 4 P, F, P'), se puede apreciar como el haz vascular que inerva la semilla se ramifica lateralmente, mientras que otro corte longitudinal radial realizado en ángulo recto con el anterior (Fig. 4 O, F, O') se observa como este mismo haz, visto en otro plano, se bifurca para vascularizar la testa

La germinación de la semilla se produce

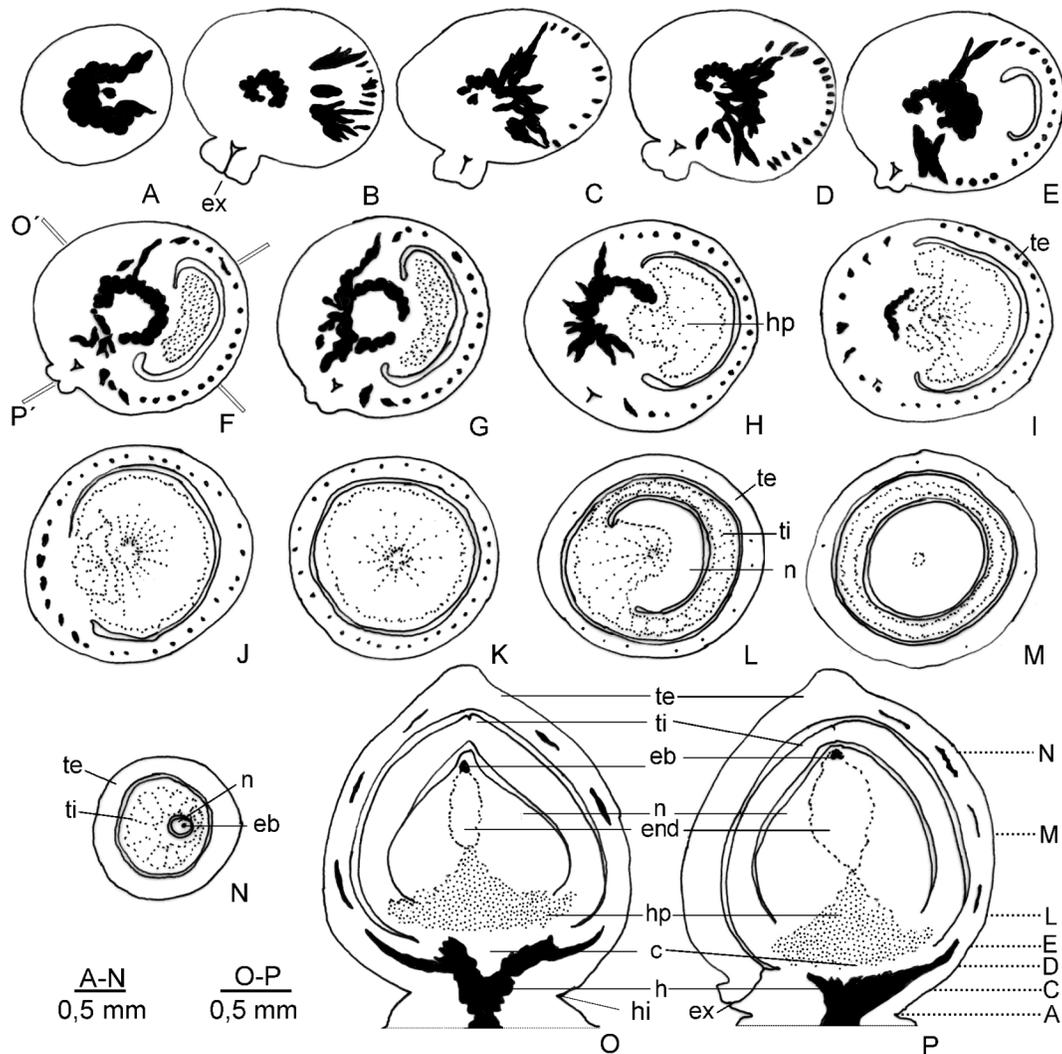


Fig. 1. Desarrollo del óvulo y semilla de *Sterculia striata*. A-E: cortes longitudinales del óvulo en diferentes etapas de desarrollo. F-I: cortes transversales del óvulo en diferentes etapas de desarrollo. J-M: cortes transversales de la semilla en diferentes etapas de desarrollo. N-O: cortes transversales de la semilla en diferentes etapas de desarrollo. P: corte longitudinal radial a través del exóstoma, por el nivel indicado en F. Abreviaturas: c: cálaza, eb: embrión, en: endóstoma, end: endosperma, ex: exóstoma, h: haz vascular, hi: hilo, hp: hipóstasis, n: nucela, te: tegumento interno, ti: tegumento interno.

entre los 7 y 10 días, los cotiledones aumentan de tamaño por imbibición de agua, la radícula rompe la cubierta seminal por la región hacia la cual se orienta, es decir opuesto al hilo de la semilla, la germinación es epigea (Fig. 1 L, hi).

Ontogenia del fruto

Desarrollo prefecundación: las flores per-

fectas presentan 4 o 5 carpelos libres, durante su desarrollo en cada uno se produce la soldadura de los bordes formando la sutura. Los estilos y los estigmas son coherentes, la soldadura se produce en la zona de sutura de los carpelos, quedando un pequeño canal a través del estilo que llega hasta el estigma lobulado, dicho canal se encuentra tapizado por un tejido papiloso, de citoplasma que se colorea intensamente y que se continúa con la epidermis

glandular del estigma. Cada estilo es sólido con un solo haz vascular, no se observa tejido de transmisión. El androginóforo posee cinco canales lisígenos de mucílago que llegan hasta la base de los carpelos.

Luego que los bordes de los carpelos se han cerrado, en el estadio en que se inicia la formación de los óvulos, cada carpelo posee 6-7 capas de células parenquimáticas cubiertas por epidermis uniestratificada; la externa formada por células taníferas, cuadrangulares en transcorte, sin estomas ni indumento. En el ovario maduro, con óvulos con saco embrionario completo, la epidermis externa del carpelo presenta además de las células taníferas gran cantidad de pelos estrellados y glandulares en diferentes estadios de desarrollo (Fig. 5 D-E, ee, ei, pe, pg).

Ontogenia de los tricomas estrellados: la célula inicial de cada tricoma se torna papilosa y sufre divisiones anticlinales hasta formar 7-12 brazos, cada uno presenta contenido denso que se colorea intensamente y tienen paredes celulósicas gruesas pero escasamente lignificadas a la madurez (Fig. 5 D, pe). La base del tricoma puede quedar al mismo nivel de las células epidérmicas o puede elevarse en un pedestal de altura variable, constituido por células epidérmicas y del parénquima subyacente formando una emergencia (Fig. 5 D, E, F, pe).

Tricomas glandulares: no son tan abundantes como los estrellados, se encuentran únicamente en los márgenes del carpelo, en la epidermis externa de la zona de sutura (Fig. 5 E, pg). Se originan a partir de una célula epidérmica tanífera que crece formando una papila globosa. Esta célula pierde su contenido tanífero adquiriendo el citoplasma consistencia granulosa. Luego sufre repetidas divisiones periclinales formando una estructura de 4-7 células, las basales formarán el pie uniseriado, las de la zona media vuelven a dividirse periclinal y anticlinalmente constituyendo el cuerpo y la célula apical, de mayor tamaño, forma la cabezuela (Fig. 5 A-C). Todo el tricoma se encuentra recubierto por una delgada cutícula.

El estrato medio del carpelo está formado por células parenquimáticas donde se encuentran embebidos numerosos haces vasculares. Sólo se destacan los haces marginales por su

mayor tamaño, no se diferencia un haz medio (Fig. 5 D-E, h, hm).

La epidermis interna del carpelo también es uniestratificada, presenta tricomas estrellados con igual desarrollo ontogenético que los de la epidermis externa, solo se diferencian por tener paredes celulares delgadas y carecer de pedestal (Fig. 5 F, ei). En la zona interna de los márgenes carpelares la epidermis se diferencia en tejido secretor, con células papilosas de contenido denso, que se continúan por los bordes del carpelo constituyendo la sutura por encastramiento de sus células (Fig. 5 E, s).

Desarrollo post-fecundación: El cambio más importante ocurre a nivel de parénquima carpelar, aumenta notablemente el número de capas de células, de haces vasculares y se diferencian cavidades de mucílago; continúa el desarrollo de nuevos tricomas estrellados, especialmente abundantes en la epidermis externa (Fig. 5 F-G).

En un fruto joven la pared del pericarpio se diferencia en varias zonas, las capas externas están formadas por parénquima donde abundan las células taníferas, las células que se encuentran bajo un tricoma estrellado participan en la formación del pedestal del mismo (Fig. 5 F, pe). El segundo estrato es el que aloja a los haces vasculares, los cuales se ramifican profusamente; los haces marginales son los de mayor desarrollo, tienen forma de abanico (Fig. 5 F, hm, G).

La zona media del carpelo está ocupada por cavidades lisígenas de mucílago, que confluyen entre sí a medida que aumenta el tamaño del fruto (Fig. 5 F, G, cl). Se inician a partir de células parenquimáticas que retoman la actividad meristemática formando un pequeño grupo de células en activa división (Fig. 5 H); la célula central de este grupo aumenta de tamaño (Fig. 5 I) y se produce la lisis de su contenido (Fig. 5 J), progresivamente las que la rodean repiten este proceso, quedando una cavidad ocupada por mucílago (Fig. 5 K).

El estrato interno del carpelo está formado por células parenquimáticas donde comienza a acumularse gránulos tánicos. La epidermis interna se divide peri-y anticlinalmente (Fig. 5 F, ei).

Fruto maduro: a medida que continúa el

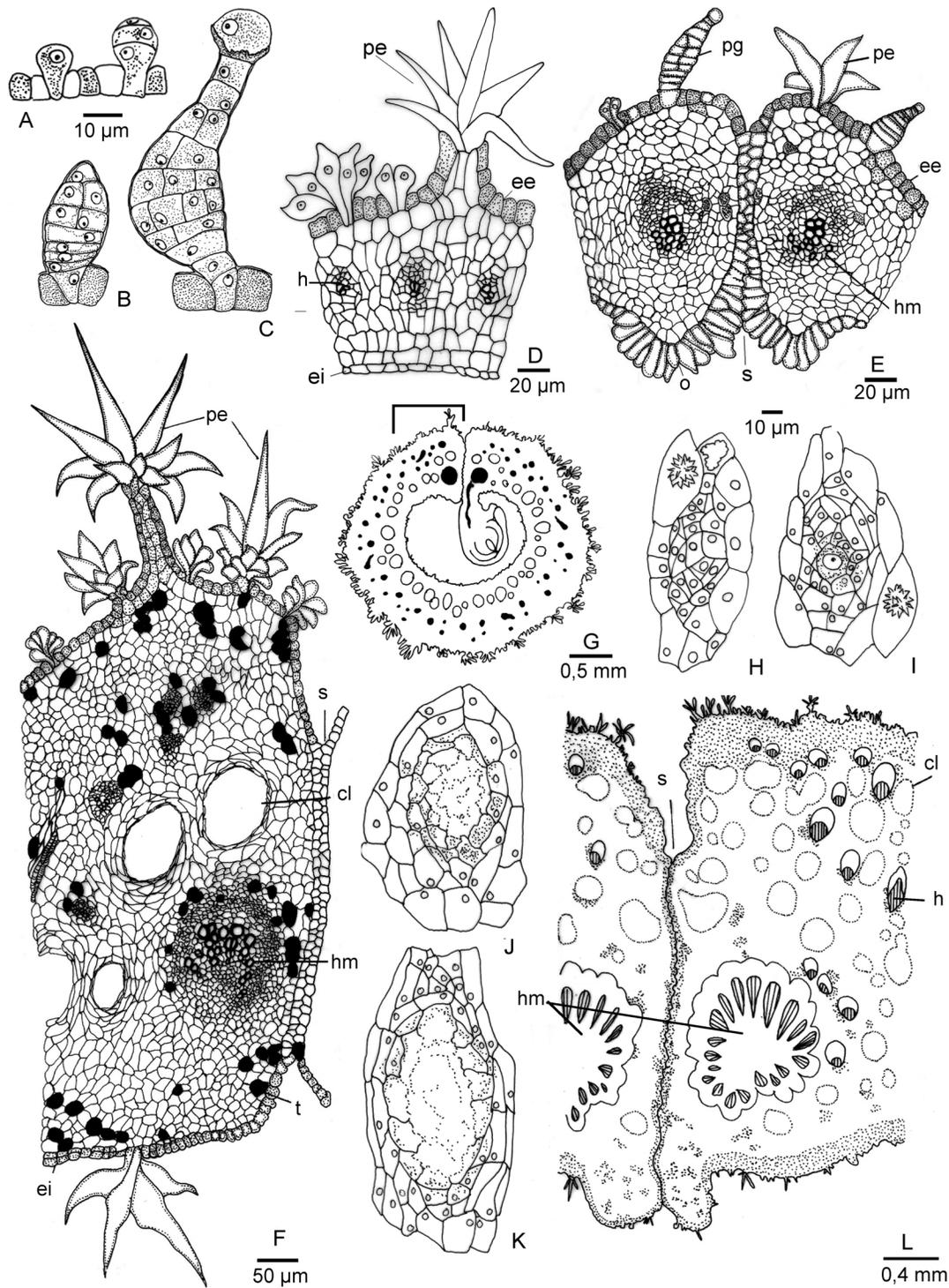


Fig. 5. Anatomía y ontogenia del fruto. A-C: ontogenia de los tricomas glandulares. D: corte transversal de ovario maduro: detalle de la pared del carpelo. E: corte transversal del ovario maduro en la zona de la sutura. F: detalle del pericarpio joven, zona indicada en G. H-K: ontogenia de una cavidad lisígena. L: corte transversal del pericarpio maduro. Abreviaturas: cl: cavidad lisígena, ee: epidermis externa, ei: epidermis interna, h: haz vascular, hm: haz marginal del carpelo, pe: pelo estrellado, pg: pelo glandular, s: línea de sutura, t: taninos.

desarrollo de las semillas, el pericarpio aumenta de espesor manteniéndose la distinción entre las capas antes mencionadas (Fig. 5 L). En las capas parenquimáticas entre las cavidades lisígenas se diferencian fibras de paredes muy gruesas y lignificadas. El fruto maduro tiene una coloración roja muy intensa por fuera y anaranjada por dentro, que contrasta notablemente con el color negro de las semillas. La dehiscencia se produce por la línea de sutura del carpelo (Fig. 1 C, D).

Discusión y Conclusiones

Sexualidad

Esta especie ha sido descrita con flores estaminadas y perfectas (Taylor, 1989; Taroda, 1980, 1984), sin embargo, la androsterilidad de estas últimas fue mencionada por otros autores para *Sterculia foetida* (Rao, 1953), resultados semejantes se encontraron en *S. cordata*, *S. macrophylla*, *S. rubiginosa* y *S. shillinglawii* (Tantra, 1976).

En *Sterculia striata* también se pudo comprobar la androesterilidad de las flores perfectas: los granos de polen presentan citoplasma que se tiñe intensamente con safranina, pero no lo hace con los colorantes específicos para fertilidad de polen; así estas flores son funcionalmente pistiladas. Esta característica ya fue descrita por Sunnichan et al. (2004) para *Sterculia urens* y por Taroda (1980, 1984) para *S. chicha* y *S. striata*.

Taylor (1989) describe a *S. striata* como monoica. Por la presencia de flores perfectas (funcionalmente pistiladas) y estaminadas en un mismo pie se describe a esta especie como andromonoica. La andromonoecia también fue confirmada para *S. urens* por Sunnichan et al. (2004), pero estos autores registraron también árboles con flores únicamente masculinas. Estos datos sugieren una tendencia a la androdioecia. En el material procedente de los dos árboles de *S. striata* cultivados en la Estancia Santa Teresa (Corrientes) tampoco se encontraron flores pistiladas; según comunicación personal del Dr. T. M. Pedersen este ejemplar no produce frutos.

Óvulo y semilla

El desarrollo ontogénico de los óvulos y semillas de *S. striata* se puede dividir en tres fases:

- Fase inicial, afín a la descrita para cualquier óvulo anátropo típico, donde nucela y tegumentos inician, conjuntamente, la curvatura hasta llegar a los 90°.

- En una segunda fase, la nucela y el tegumento interno detienen su desarrollo a los 90° de curvatura, mientras que el tegumento externo continúa su crecimiento cerrando el exóstoma al completar los 180° de curvatura, la cálaza permanece en la posición que tendría en un óvulo hemítropo, la rafe es corta.

- La tercera fase de esta ontogenia es post-fecundación: la unidad nucela-tegumento interno retoman la posición erecta, la cálaza se reacomoda quedando cercana al hilo de la semilla, mientras el tegumento externo no modifica su posición, por lo que el exóstoma permanece cercano al hilo. Esta última fase de reacomodamiento es la causa de la posición invertida del embrión.

En sus primeros estadios el primordio ovular de *S. striata* es bizonado, a diferencia de lo descrito por Bouman (1984), quien considera que los primordios ovulares trizonados es la condición generalizada para la familia Sterculiaceae.

Rao (1953) describe a *Sterculia foetida* y *S. colorata* con óvulos anátropos, con la micrópila en zigzag; también Guymer (1988) los considera anátropos. Corner (1976) caracteriza a los óvulos de la familia *Sterculiaceae* como “anátropos, con la micrópila formada por el exóstoma, fuera de línea con el endóstoma”.

Dado que la posición de la nucela es la que determina el prefijo usado para denominar los diferentes tipos de óvulos (Bouquet & Bersier, 1960), consideramos que la denominación “*Hemianátropo*” es la más correcta para describir a este tipo de óvulo. Este término fue acuñado en 1913 por Warming (Bouquet, 1959) para cubrir formas intermedias entre los tipos anátropo y ortótropo. El motivo por el que los óvulos pueden interpretarse incorrectamente como anátropos es que la micrópila, externamente identificada por la

ubicación del exóstoma, se sitúa cercana al funículo.

La presencia de lóbulos en el exóstoma del óvulo es un carácter descrito en *S. alexandri* Harv. por Van Heel (1970). Corner (1976) analiza *S. foetida* L., *S. lanceolata* Cav. y *S. macrophylla* Vent. y las describe con semillas ariladas, siendo el arilo originado por el exóstoma. También describe a *S. rubiginosa* Vent. sin arilo. En *S. striata* la estructura descrita como arilo se origina a partir de los lóbulos del exóstoma que permanecen en la semilla madura, sin adquirir mayor desarrollo quedando de tamaño reducido. Si se considera su origen, estrictamente esta estructura es una carúncula.

Los óvulos poseen un obturador formado a partir de células de la placenta, Rao (1953) describe una estructura similar para *S. foetida* pero la señala como originaria del funículo; este origen placentario es citado para otra familia relacionada, las Euphorbiaceae, por Bhojwani & Bhatnagar (1986). Se observó la entrada de múltiples tubos polínicos al exóstoma por este obturador, sin embargo solo penetra uno de ellos, siendo la fertilización porógama.

Inversión del embrión

El embrión se forma en el lugar habitual dentro de la nucela, es decir con la radícula orientada hacia el ápice nucelar, con los cotiledones dirigidos a la base de la misma; sin embargo dado que la nucela, en la semilla madura, volvió a ocupar la posición erecta, embrión y endóstoma quedaron en el extremo distal de la semilla mientras que el exóstoma permanece al lado del funículo y cercano a la cálaza. Esta reubicación se produce inmediatamente después de la fecundación y se debe al rápido crecimiento experimentado por la nucela y región de la cálaza.

La expresión “embrión antítropo o inverso” se aplica a aquellos embriones provenientes de un óvulo ortótropo, en los cuales la radícula queda opuesta al hilo de la semilla (Font Quer, 1979). Dado que la semilla de *S. striata* presenta la radícula del embrión opuesta al hilo también es correcto el uso de

este término.

Corner (1976) describe el embrión de *Sterculia* como invertido, con la radícula apuntando a lo que denomina una “cálaza poco diferenciada” carente de heterópila (o falsa micropila) donde el exotegmen es más delgado; una “falsa cálaza” o “cálaza abortiva” se forma cercana a la micropila. Según este autor dicha inversión está relacionada con el hecho de que el haz que entra por el funículo no sería un haz rafeal, y al dividirse en numerosos hacillos, inervan el lado opuesto de la falsa cálaza, que por esta razón no constituiría una verdadera cálaza (Corner, 1976:22, 259). Para este autor esto representa un desplazamiento de funciones en la estructura de la semilla.

De acuerdo a nuestras observaciones esta “falsa cálaza” es la verdadera cálaza de la semilla, y es la región de donde se originan los tegumentos, en ella se interrumpe la capa del exotegmen y se caracteriza además por la presencia de una hipóstasis. Al analizar la vascularización del óvulo y la semilla esta cálaza es la misma zona inervada por el haz del óvulo y de la cual parten las trazas que inervan la testa.

En la descripción de *S. foetida*, Corner menciona además: “el mesófilo del tegmen (mesotegmen) posee un poro pequeño, sin heterópila, en línea con la radícula del embrión”. De acuerdo a nuestras observaciones esto en realidad no es otra cosa que el endóstoma que puede ser observado sobre la radícula embrional cuando la semilla es joven.

No existe embrionía adventicia como fuera sugerido por Guymer (1988).

El cigoto no se desarrolla inmediatamente después de la fecundación; el embrión permanece en estado cordiforme hasta que la semilla alcanza aproximadamente 5 mm de diámetro. En *Theobroma*, otro género de la misma familia, pudo comprobarse que el desarrollo del embrión puede suspenderse hasta 50 días después de la fecundación (Corner, 1976).

Con el estudio ontogénico se puede concluir que tegumento interno y nucela se comportan como una unidad de desarrollo, independiente del tegumento externo, confirmando la hipótesis de Bor (1978) que el óvulo

consta de dos unidades separadas; unidad funicular que incluye el tegumento externo, rafe y cálaza (y originará la testa) y una unidad nucelar de la que deriva el tegumento interno.

Cubierta seminal

Testa y tegmen son multiplicativos; la testa se halla constituida por una exotesta tanífera de paredes gruesas y lignificadas, la mesotesta con numerosos haces vasculares desarrolla una capa aerénquimática. En el tegmen aumenta considerablemente el número de estratos, el exotegmen está formado por una capa de esclereidas columnares de paredes muy lignificadas, a excepción de su porción basal; estas macroesclereidas son denominadas Células de Malpighi (nombre dado por Targioni-Tozzetti, 1853) y son consideradas características para la familia (Werker, 1997). Estas células son las responsables de la impermeabilidad de la semilla. El mesotegmen consiste en una capa de consistencia corchosa de 20-35 estratos de células con taninos que dejan espacios intercelulares. El endotegmen es una sola capa de células cuadrangulares con engrosamientos radiales y entrecruzados de lignina.

Esta anatomía de la cubierta seminal concuerda con la encontrada en otras especies de *Sterculia* (Guymet, 1988; Rao, 1953).

La hipóstasis es una estructura característica del óvulo, sin embargo en *S. striata* persiste y aumenta de tamaño en la semilla, situación similar se ha registrado en *Aristolochia* (Bhojwani & Bhatnagar, 1986).

La vascularización de la semilla concuerda básicamente con la descrita por Corner (1976) para *S. foetida* y *S. rubiginosa*, excepto en lo que se refiere a la ubicación de la cálaza. Esta profusa vascularización de la testa está en relación directa al tamaño de la semilla.

Fruto

Sterculia striata presenta ovario apocárpico, con estilos y estigmas adnatos de manera congénita. Presenta abundantes tricomas estrellados en epidermis externa e interna del pericarpio y glandulares microcapitados en la

epidermis externa, en la zona de sutura; luego de la fecundación hay un incremento en el número de tricomas en ambas caras pero únicamente los de tipo estrellado.

Es notable el desarrollo del fruto a partir de una flor que no supera los 0,5-0,7 cm de longitud, alcanzando el plurifolículo unos 20-22 cm de diámetro. El fruto maduro se caracteriza por la abundancia de cavidades lisígenas, formadas después de la fecundación, en el resto de los órganos estudiados sólo se las encontró en el androginóforo de la flor.

El presente estudio es el primero que describe en detalle el origen ontogenético de la posición invertida del embrión de *Sterculia striata*. Esta especie se destaca además por la presencia simultánea de numerosos caracteres considerados por Corner (1976) como primitivos en las semillas: tegmentos multiplicativos, profusamente vascularizados, con cálaza e hipóstasis elaboradas, ariladas, y también la presencia de un primitivo plurifolículo; se refutan sin embargo las descripciones acerca de la presencia de una falsa cálaza descrita por dicho autor.

Agradecimientos

A María Mercedes Arbo y a los revisores por las sugerencias brindadas en la revisión del manuscrito.

Bibliografía

- BHOJWANI S. S. & S. P. BHATNAGAR. 1986. The embryology of Angiosperms. Vani Educational Books, New Delhi. 284 pp.
- BOR, J. 1978. A note on anatropy versus orthotropy. *Phytomorphology* 28:219-224.
- BOUQUET, G. 1959. The campylotropous ovule. *Phytomorphology* 9(3): 222-227.
- & J. D. BERSIER. 1960. La valeur systématique de l'ovule: développement tératologiques. *Arch. Sci.* 13(4): 475-496.
- BOUMAN, F. 1984. The ovule. In B.M. Johri (ed.). *Embryology of Angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin.

- CORNER, E. J. H. 1976. The seeds of Dicotyledons. 2 Vol. Cambridge University Press, Cambridge.
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. Manual de técnicas en Histología Vegetal. Hemisferio Sur. 83 pp.
- FONT QUER, P. 1979. Diccionario de Botánica. 6° reimpresión. Labor, España. 1244 pp.
- GUYMER, G. P. 1988. A Taxonomic Revision of *Brachychiton* (Sterculiaceae). Austral. Syst. Bot. 1(3): 199-323.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill, New York. 523 pp.
- LUQUE, R., H. C. SOUSA & J. E. KRAUS. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. Acta Bot. Brasil. 10(2): 199-212.
- RAO, C. V. 1953. Contributions to the embryology of Sterculiaceae. J. Indian Bot. Soc. 32: 208-238.
- SUNNICHAN, V. G., H. Y. MOHAN RAM & K. R. SHIVANNA. 2004. Floral sexuality and breeding system in gum karaya tree, *Sterculia urens*. Pl. Syst. Evol. 244, (3-4): 201-218.
- TANTRA, I. G. 1976. A revision of the genus *Sterculia* L. in Malesia. Communication Pengumuman 102.
- TARGIONI-TOZZETTI, A. 1853. Saggio di studi intorno al guscio dei semi. Mem. Reale Acad. Sci. Torino, Serie Seconda 15: 359-444. En Werker E. (1997).
- TARODA, N. 1980. O genero *Sterculia* L. no Brasil. Revisão taxonomica e aspectos de biologia da reprodução. Tese de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- . 1984. A revision of the Brazilian species of species of *Sterculia* L. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 42(1): 121-149.
- TAYLOR, E. L. 1989. A taxonomic revision of the Neotropical species of *Sterculia* L. Thesis. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- VAN HEEL, W. A. 1970. Distally lobed integuments in some Angiosperm ovules. Blumea 18: 67-70.
- WERKER, E. 1997. Seed Anatomy. Encyclopædia of Plant Anatomy. Gebruder Borntraeger, Berlin, Stuttgart. 424 pp.

Original recibido el 13 de febrero de 2006; aceptado el 20 de marzo de 2006.