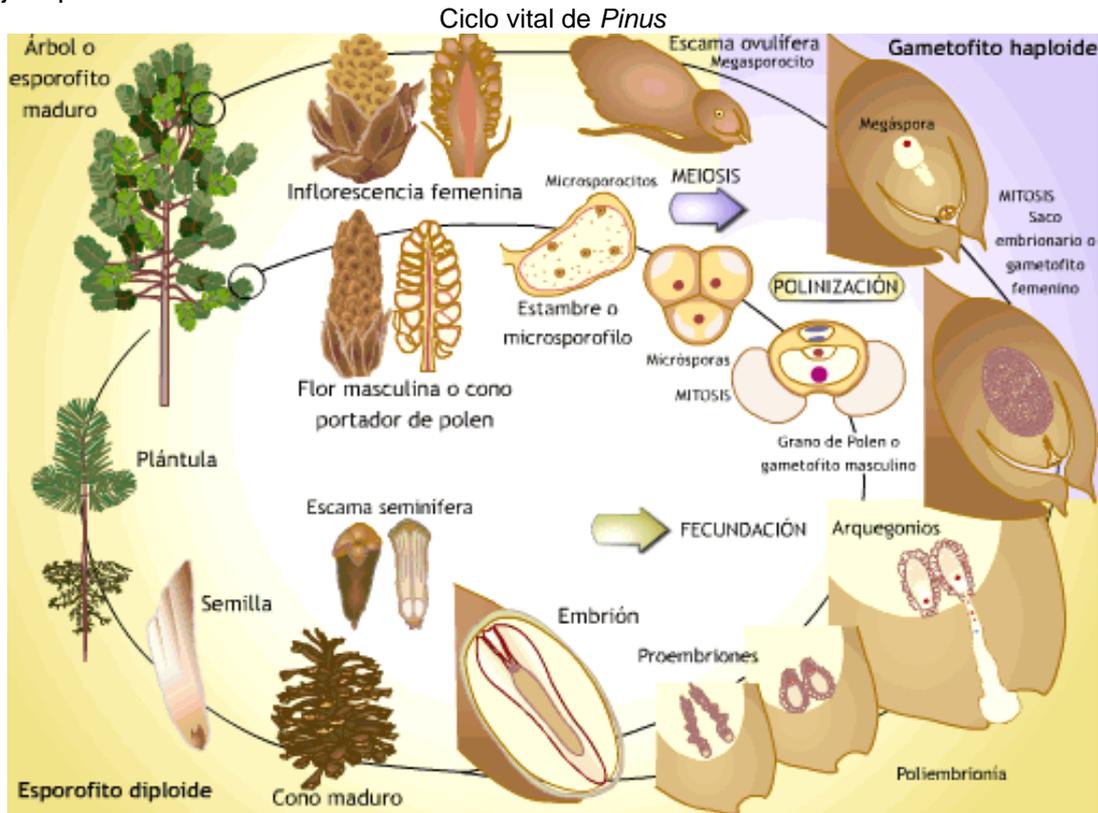


Morfología de Plantas Vasculares

Tema 23: Reproducción y Polinización

23.1. Megasporogénesis y Megagametogénesis en Gimnospermas

Las inflorescencias femeninas de *Pinus*, los conos o piñas, son de mayor tamaño y mucho más complejas que las inflorescencias masculinas.

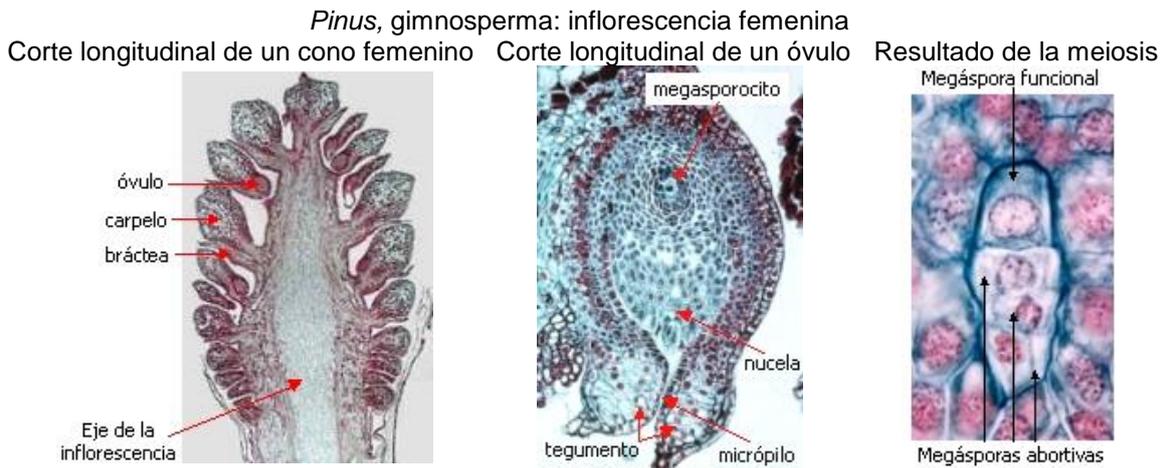


Las brácteas se disponen helicoidalmente alrededor del eje de la **inflorescencia** o **estróbilo**. Cada **flor femenina** está inserta en la axila de una **bráctea tectriz**. La flor es desnuda, está constituida solamente por un **carpelo** o **escama ovulífera**.

Cada escama ovulífera (carpelo) lleva 2 óvulos en su cara superior; cada **óvulo** consiste de la nucela rodeada por un tegumento y con el micrópilo orientado hacia el eje de la inflorescencia. La **nucela** es el equivalente del **megasporangio**.

Megasporogénesis en *Pinus*

En cada megasporangio se diferencia una sola **célula madre de las megásporas** o **megasporocito**. Después de la polinización el megasporocito se divide por meiosis, formando una tétrade lineal de **megásporas**. Las tres orientadas hacia el micrópilo abortan, y sólo la ubicada más profundamente es funcional

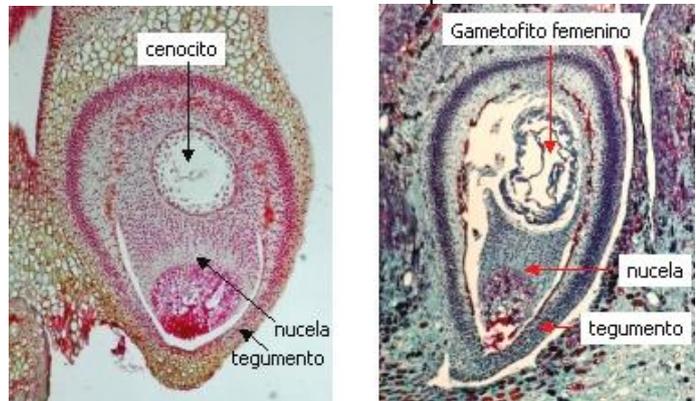


Megagametogénesis en Pinus

La megáspora funcional se divide por **mitosis** muchas veces, iniciando la formación del gametofito femenino. Inicialmente hay una etapa de divisiones nucleares libres, sin formar paredes celulares, hasta constituir un **cenocito** con unos 2000 núcleos. En este estado pasa el invierno, y en la primavera siguiente reanuda el crecimiento. Entonces comienza la formación de paredes entre los núcleos del cenocito, constituyendo el endosperma primario o **prótalo** o **gametofito femenino**.

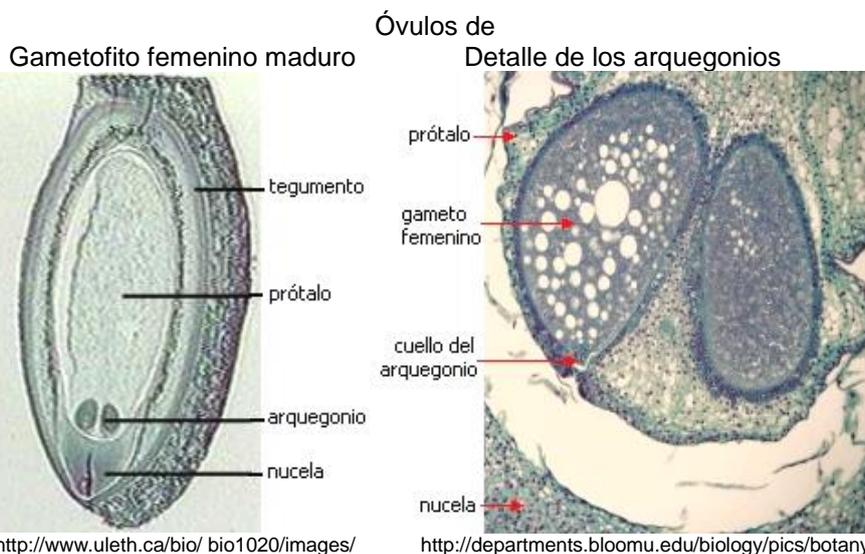
Pinus: óvulos con gametófitos femeninos en formación

En divisiones nucleares libres Inicio de la formación de paredes celulares



<http://departments.bloomu.edu/biology/pics/botany/B500w.jpg>

Una vez que termina la formación de paredes celulares, en el prótalo se forman 2 o 3 **arquegonios** hacia el extremo micropilar. Cada arquegonio está formado por una **ovocélula** o **gameto femenino** voluminoso, por encima del cual están las **células del canal del cuello** y una **célula del canal del vientre** ubicada en el centro. El gametofito femenino maduro es el prótalo con los arquegonios.



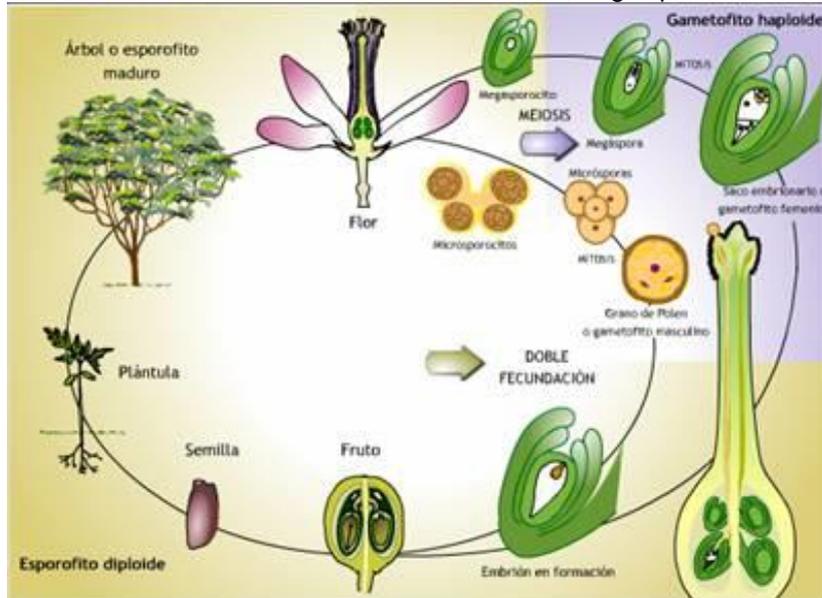
<http://www.uleth.ca/bio/bio1020/images/>

<http://departments.bloomu.edu/biology/pics/botany/>

23.2. Megasporogénesis y Megagametogénesis en Angiospermas

En las Angiospermas, la parte femenina del proceso reproductivo sexual tiene lugar en los óvulos.

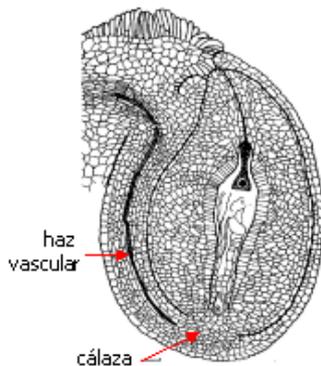
Ciclo vital de *Melia azedarach*, Paraíso, angiosperma.



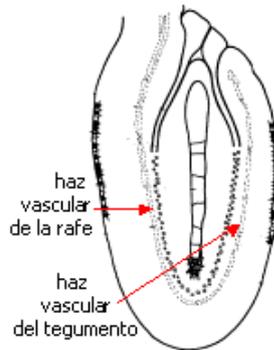
Cada óvulo está inervado por un haz vascular que atraviesa el funículo y llega hasta la cálaza; en los óvulos anátropos recorre toda la rafe. En raras oportunidades el haz vascular se ramifica e inerva parcial o totalmente los tegumentos, como ocurre en los óvulos de algunas Annonaceae, Euphorbiaceae y en los del irupé.

Vascularización de óvulos anátropos

Linum, haz vascular en la rafe

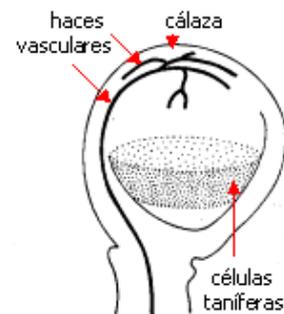


Artabotrys (Annonaceae): tegumento vascularizado



Esquema: Svoma 1997

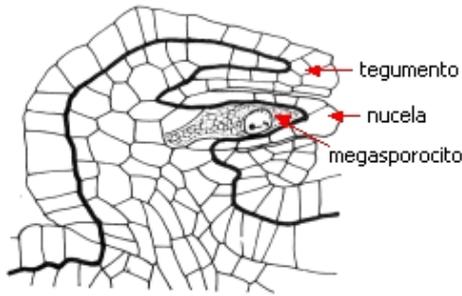
Victoria cruziana, irupé, esquema tridimensional



Esquema: Valla & Martin 1976

La **nucela** del óvulo es el **megasporangio**. En la nucela se diferencia una **célula madre de las megásporas** o **megasporocito**. En los **óvulos tenuinucelados** la célula está en posición subsuperficial, debajo de la epidermis. En los **óvulos crasinucelados**, se diferencia profundamente en la nucela.

Spigelia humboldtiana: óvulo tenuinucelado



Lopezia: óvulo crasinucelado

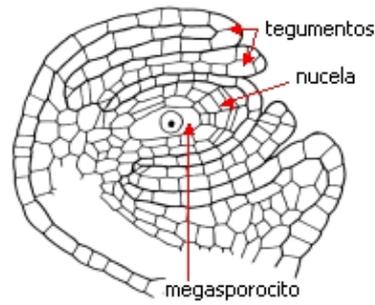
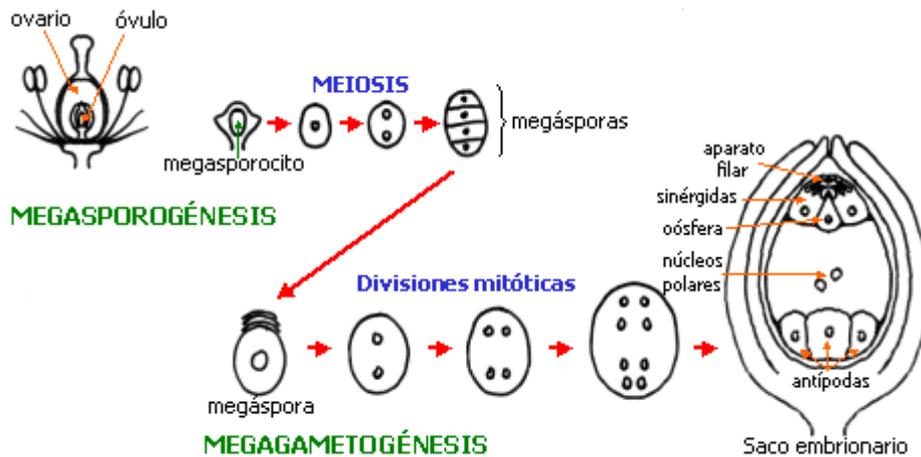


Imagen de Maldonado 1989

Megasporogénesis en Angiospermas

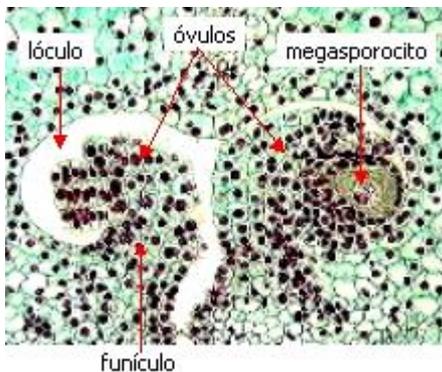
Síntesis de la megasporogénesis y megagametogénesis en Angiospermas



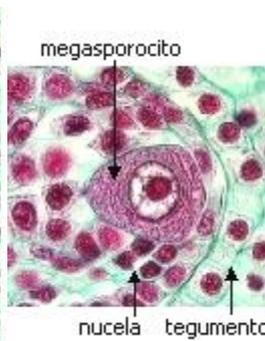
El megasporocito se divide por **meiosis** formando cuatro **megásporas** haploides que se disponen en una tétrada lineal. Comúnmente las tres ubicadas hacia el micrópilo, degeneran, y la más interna originará el **saco embrionario** o **gametófito femenino**. A menudo se forma una pared de **calosa** durante la meiosis, que aísla la megáspora que sobrevive (en los sacos tetraspóricos no se forma calosa).

Megasporogénesis en *Lilium*, angiosperma, en transcortes de ovario

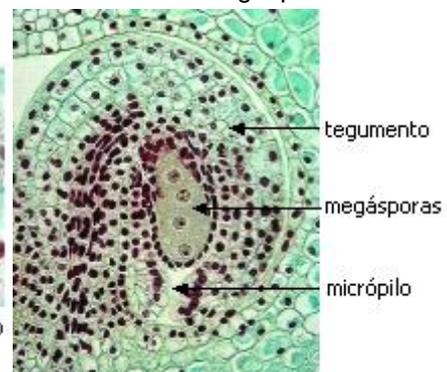
Lóculo con 2 óvulos



Detalle del ápice de un óvulo



Óvulo con tétrada lineal de cuatro megásporas



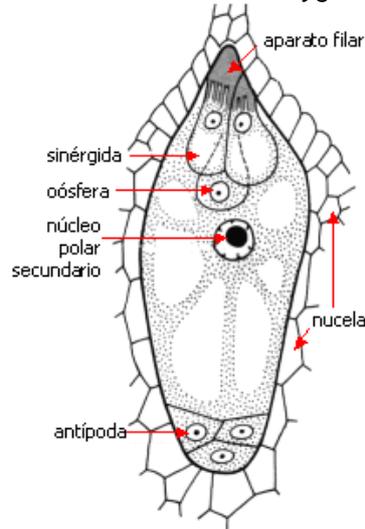
Imágenes de <http://images.iaspr.org/lily/female.shtml>

Megagametogénesis en Angiospermas

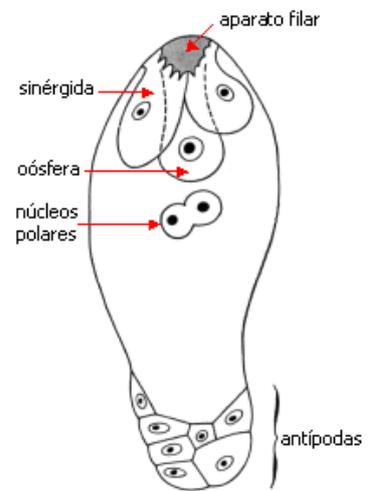
Para formar el saco embrionario o gametófito femenino, la megáspora sufre 3 mitosis sucesivas, se forman 8 núcleos que se distribuyen en 7 células.

Dos grupos de 3 células, se ubican cada uno en un polo, rodeados de pared celular. El grupo que se ubica en el polo micropilar constituye el **aparato ovular**: una ovocélula o **gameto femenino** u **oósfera** y dos **sinérgidas** laterales.

Saco embrionario de *Polygonum*



Saco embrionario del maíz



Esquemas de Camefort & Boue, 1969
Arabidopsis thaliana: sinérgidas
sc: sinérgidas; fa: aparato filar
cw: pared celular;

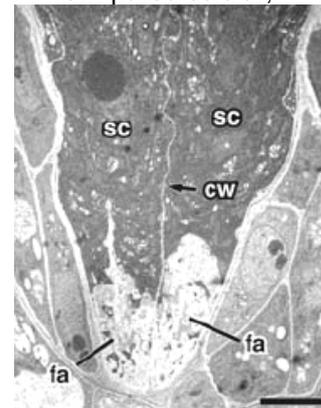


Imagen de Kasahara *et al.* 2005

Las sinérgidas son las células más llamativas por su organización: son células de transferencia, presentan en el ápice el **aparato filar**, una pared con una serie de protuberancias internas, de apariencia fibrosa, formada por hidratos de carbono, hemicelulosa y pectina principalmente.

Su función es la de atraer y recibir al tubo polínico, y también está involucrada a menudo en absorber nutrientes de la nucela y en hacerlos llegar a la ovocélula. En algunos casos forman haustorios.

La pared que las separa de la oósfera a menudo es incompleta, hacia el polo calazal a menudo hay solo plasmalema.

El grupo que se ubica hacia el polo calazal del saco embrionario constituye las **antípodas** que aparentemente participan en la nutrición del saco embrionario; en ciertas especies son haustoriales. En las gramíneas habitualmente se encuentran varias antípodas, en *Sasa paniculata*, bambú, hay unas 300 antípodas en cada saco.

Los dos núcleos restantes, denominados **núcleos polares** se ubican en la **célula del medio**, y frecuentemente se fusionan antes de la penetración del tubo polínico, constituyendo el **núcleo secundario 2n**.

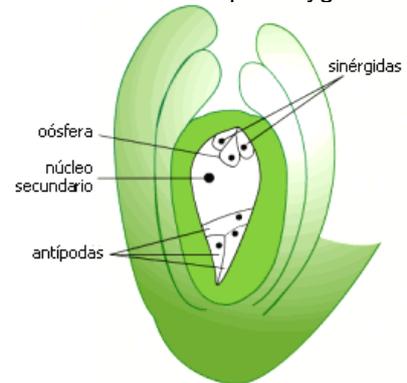
Tipos de saco embrionario

Hay varios tipos de sacos embrionarios según el número de macrósporas que intervienen en su formación, y el número de divisiones mitóticas que se producen.

El tipo más común (80% de los casos conocidos) es el **MONOSPÓRICO**, que deriva de una macróspora. Es el tipo fundamental, llamado tipo *Polygonum* porque se descubrió en este género.

Una variante es el saco monospórico tipo *Oenothera*: la macróspora sufre sólo dos divisiones dando 4 células, 3 forman el aparato ovular (la oósfera y 2 sinérgidas) y la cuarta es la célula del medio, que en este caso es haploide.

Melia azedarach, paraíso:
saco embrionario tipo *Polygonum*



SACOS BISPÓRICOS. Intervienen 2 macrósporas en su formación. En el tipo *Allium*, cada macróspora sufre 2 mitosis, y los 8 núcleos resultantes se ubican igual que que en *Polygonum*.

SACOS TETRASPÓRICOS. Participan las 4 megásporas en la formación del saco embrionario. En el tipo *Adoxa*: cada megáspora se divide una vez, y los 8 núcleos se acomodan como en *Polygonum*.

En el saco tetraspórico tipo *Fritillaria*: 3 megásporas se fusionan formando un núcleo $3n$; las células sufren dos divisiones, se forman 8 núcleos, cuatro n , y cuatro $3n$. Las células del aparato ovular y un núcleo polar son n ; las antípodas y un núcleo polar son $3n$; el núcleo secundario de la célula del medio es $4n$. El género *Lilium* presenta este tipo de saco embrionario.

Es importante señalar que no es raro hallar más de un tipo de saco embrionario en una especie o incluso en el mismo individuo. En *Delosperma* (Aizoaceae) se hallaron 5 tipos diferentes (Mauseth, 1988). En el saco embrionario de *Plumbago* no hay sinérgidas, la ovocélula presenta aparato filar en el polo micropilar.

Tipos de Saco Embrionario

Tipo	Megasporigénesis		Megagametogénesis			Saco Embrionario	
	CCM	Meiosis	1° Mitosis	2° Mitosis	3° Mitosis		
Polygonum							Monospóricos
Oenothera							
Allium							Bispórico
Fritillaria							Tetraspóricos
Adoxa							

23.3. Polinización

La polinización es el transporte de los granos de polen desde los **sacos polínicos** de las anteras hasta el micrópilo de los óvulos en Gimnospermas y hasta el estigma en las Angiospermas.

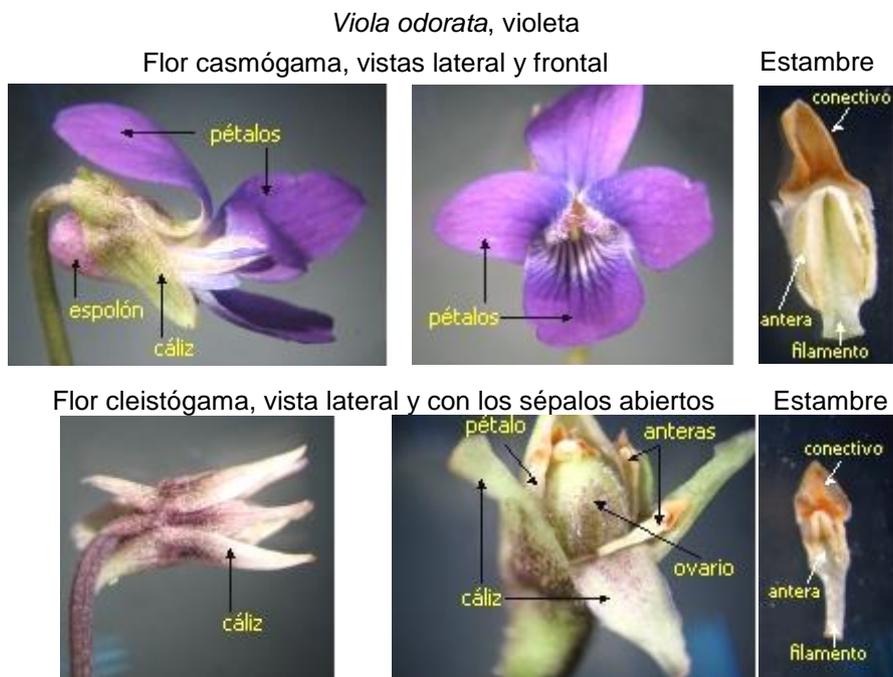
La Biología floral o ecología floral es la ciencia que se ocupa de investigar la variedad de fenómenos que se producen en la polinización de los espermatófitos.



Cleistogamia y casmogamia

La polinización puede producirse antes o después de la **antesis**. El primer caso es la **cleistogamia**, cuando la polinización se realiza ya en el capullo o botón floral, la autogamia o sea la fecundación con las gametas del propio polen, es obligada porque las flores no se abren. Su ventaja es que permite, a una especie bien adaptada, perpetuarse en un medio más o menos estable. Su desventaja es que por la autogamia, la especie presenta menor variabilidad hereditaria, y pierde plasticidad evolutiva.

Hay plantas como el maní, *Arachis* (Leguminosa), y la violeta, *Viola odorata* (Violaceae), que presentan los dos tipos de flores: producen flores casmógamas, y al comienzo o al final de la floración presentan flores cleistógamas, de tamaño, forma y color diferentes. En *Viola odorata* las flores cleistógamas tienen pétalos rudimentarios, y las anteras son más pequeñas, con menor cantidad de polen.



La **casmogamia** es el proceso que ocurre después de la antesis, en flores abiertas. En las flores casmógamas puede tener lugar la autogamia o la alogamia, polinización cruzada.

POLINIZACION DIRECTA - AUTOGAMIA

Cuando el transporte de polen, y por ende, la fecundación, ocurre entre flores del mismo individuo, el proceso se denomina **autogamia**. Está muy difundida entre las malezas, las plantas pioneras y las especies insulares, que necesitan la fructificación de individuos aislados. En especies autógamas, las flores con frecuencia son inconspicuas, con piezas florales reducidas, menor cantidad de polen, sin fragancia y sin néctar.

En las flores monoclinas o perfectas o **cosexuales**, es posible la autofecundación, ya sea por la acción de diversos dispositivos florales o por la intervención de un polinizador.

En el lirio, *Lilium martagon*, el estilo inicialmente erecto, se mueve curvándose para ponerse en contacto con los estambres para autopolinizarse.

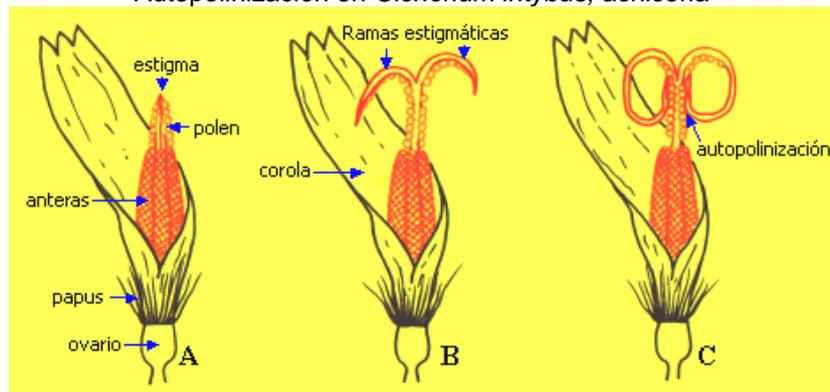
Lilium martagon: estilo móvil



Foto de Spencer C.H.Barrett

En la achicoria, *Cichorium intybus*, las flores son protándricas, es decir que el androceo madura primero; el estilo al crecer, se carga de polen en su cara externa. Si no ocurre polinización cruzada por medio de insectos, las ramas estigmáticas se alargan y se curvan sobre sí mismas, poniendo en contacto su superficie receptiva interna con el propio polen.

Autopolinización en *Cichorium intybus*, achicoria



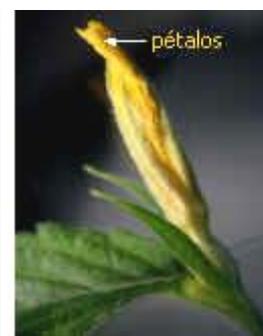
Esquemas modificados de Valla 1979

En *Turnera orientalis*, con flores homostilas, cuando no hay polinización cruzada por medio de insectos, ocurre la autogamia al marchitarse la corola, porque los pétalos se juntan y retuercen poniendo en contacto anteras y estigmas. Se forman frutos en ausencia de polinizadores.

Turnera orientalis, flor homostila



Flor marchita



En flores erectas, disciformes y cóncavas, como las de *Ranunculus*, el agua de lluvia puede provocar la autopolinización o, por salpicadura, la alogamia.

Cuando la polinización ocurre entre flores distintas del mismo individuo se habla de **geitonogamia**, situación común en especies con floración masiva, como el lapacho (*Tabebuia heptaphylla*), el ibirá-pitá (*Peltophorum dubium*), el palo borracho (*Ceiba speciosa*).

Genéticamente es equivalente a la autogamia.

Si la planta es monoica, como la de maíz, por ejemplo, la geitonogamia es obligada.

Peltophorum dubium, ibirá-pitá



Tabebuia heptaphylla, lapacho



Delonix regia, chivato



23.4. POLINIZACIÓN CRUZADA - ALOGAMIA

Cuando el transporte de polen ocurre entre flores de individuos diferentes, tenemos polinización cruzada, y por ende, fecundación cruzada o alogamia.

En muchas especies es obligada, a veces las flores, aún cuando sean cosexuales (hemafroditas), son **autoincompatibles**, es decir que tienen barreras genéticas y fisiológicas que impiden la germinación del propio polen o el desarrollo del tubo polínico (*Malus sylvestris*, manzano). La autoincompatibilidad puede ser esporofítica o gametofítica:

■ La incompatibilidad esporofítica depende de la pared del grano de polen, que es de origen esporofítico. Para que el grano de polen pueda germinar, debe adherirse al estigma, lo que ocurre solamente cuando hay compatibilidad entre las proteínas de reconocimiento que se encuentran en la esporodermis, y los receptores que existen en el estigma.

■ La incompatibilidad gametofítica depende de la constitución genética del gametofito masculino, el polen puede germinar, pero el crecimiento del tubo polínico es detenido después de su penetración en el estilo.



Imágenes de http://www2.unil.ch/lpc/images/docu04/illustr_flor.htm

Las ventajas de la alogamia radican en la producción de nuevas combinaciones genéticas en la población, que aseguran la variabilidad de la especie y en consecuencia, la posibilidad de sobrevivir a los cambios de medio ambiente. Por eso las Angiospermas desarrollaron numerosas adaptaciones florales para favorecer la alogamia, como por ejemplo la separación espacial y temporal de los sexos y otras variaciones como la presentación secundaria de polen.

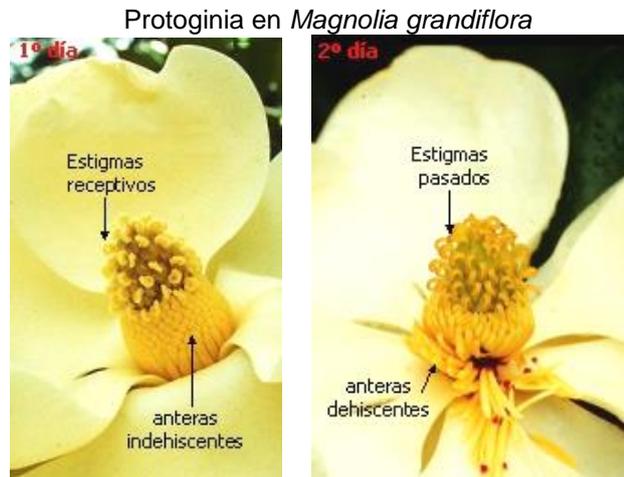
Las flores de las plantas que poseen un sólo tipo de flores, frecuentemente presentan estambres y pistilo de longitud semejante, y se denominan **homostilas**.

DICOGAMIA (separación temporal)

Los estambres y estigmas de una misma flor no alcanzan al mismo tiempo la madurez para la polinización. Si los estambres maduran antes, las flores son **protándricas**, la flor funciona primero como flor masculina y luego como flor femenina. La protandria favorece la alogamia, y es el caso más frecuente en especies con dicogamia intrafloral.



Cuando el gineceo madura antes que el androceo, las flores son proteroginas o **protoginas** (*Magnolia grandiflora*, *Plantago*, especies de Leguminosas). En este caso, la flor funciona primero como flor femenina y luego como flor masculina. Es menos frecuente. Frecuentemente la protoginia intrafloral está asociada con autocompatibilidad, así que este proceso parecería un recurso evolutivo para asegurar la producción de frutos y semillas (Bertin & Newman, 1993).



Imágenes de K.R.Robertson, <http://www.life.uiuc.edu>

La dicogamia puede ocurrir tanto en plantas con flores monoclinas (intrafloral) como en plantas monoicas con flores diclinas (interfloral). Por ejemplo, en *Cucurbita maxima* var. *zapallito*, el zapallito tronco, con flores diclinas, primero aparecen las flores masculinas y unas dos semanas después, las flores femeninas.

Cucurbita maxima, flor femenina



C. maxima, flor masculina

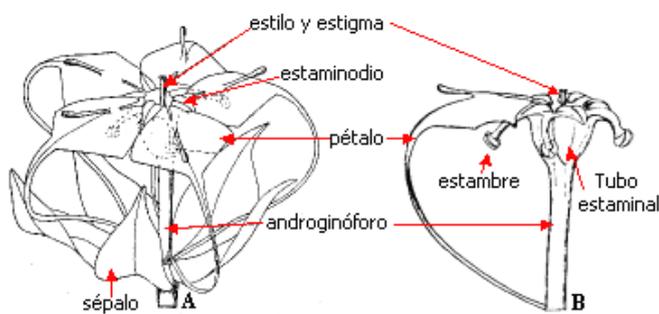


23.5. HERCOGAMIA (separación espacial)

La presentan aquellas flores en las cuales las anteras y estigmas están muy separados unos de otros; es bastante común, generalmente reduce la autopolinización intrafloral, tal como la dicogamia.

En algunos casos muy especializados las flores poseen una conformación tal que dificulta o impide la autogamia (*Iris*, *Asclepiadaceae*, *Orchidaceae*). Las flores de *Ayenia* (*Sterculiaceae*) presentan androginóforo, que eleva el gineceo y el tubo estaminal formado por 5 estambres y 5 estaminodios. Los pétalos presentan una larga uña, y cada uno se apoya sobre el tubo estaminal por encima de un estambre. De esa manera, el estigma queda por encima de los pétalos, y los estambres por debajo, impidiendo la autopolinización

A. Flor de *Ayenia* entera en vista súpero-lateral
B, vista lateral del androginóforo, tubo estaminal y un pétalo



Dibujos de Cristóbal, 1960.

Ayenia mansfeldiana,
flor en vista lateral



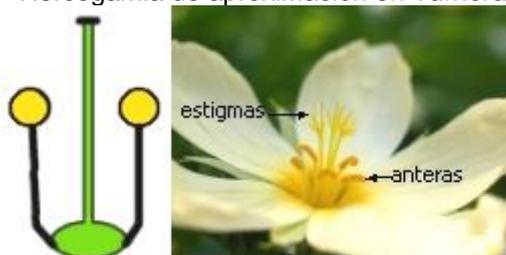
Foto de M. Bonifacino, <http://www.plantsystematics.org/>

Según la posición relativa de anteras y estigmas se presentan varios tipos:

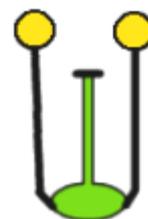
1) **Hercogamia de aproximación:** los estigmas están por encima de las anteras, y son los primeros en contactar a los polinizadores a su ingreso en la flor.

2) **Hercogamia revertida:** las anteras están por encima de los estigmas; ocurre en flores tubulosas, polinizadas por lepidópteros.

Hercogamia de aproximación en *Turnera*



Hercogamia revertida



3) **Hercogamia recíproca o Heterostilia.** Las poblaciones están compuestas por individuos hermafroditas, pero hay 2 (distilia) o 3 (tristilia) tipos de individuos con formas florales caracterizadas por la disposición y longitud recíproca de anteras y estigmas.

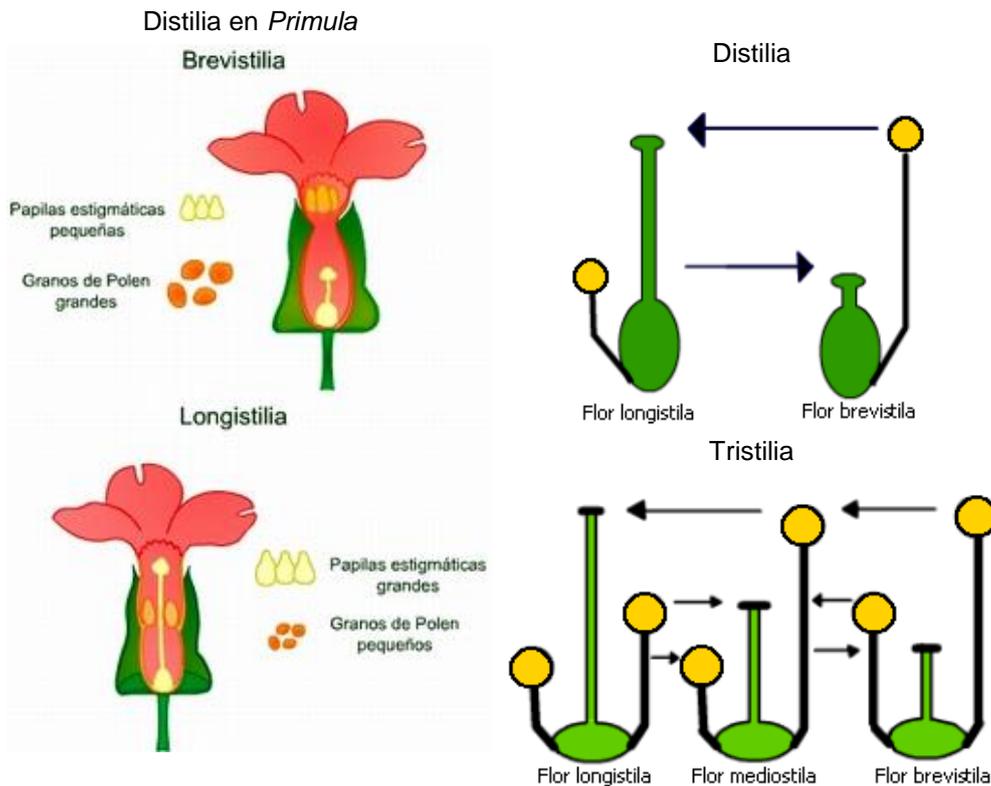
En las especies distilas hay flores **longistilas** (estilos largos y estambres cortos) y **brevistilas** (las anteras están por encima de los estigmas). Los granos de polen de las flores brevistilas son mayores, y a veces presentan escultura diferente. En las flores con estigmas papilosos hay correspondencia entre el tamaño de los granos de polen y la longitud de las papilas del estigma.

En las especies tristilas hay una tercer forma floral, las flores **mediostilas**.

El estigma y el estilo actúan como filtros impidiendo la germinación o llegada del polen propio: autoincompatibilidad genética, hay barreras a distintos niveles. La fructificación resulta óptima sólo cuando la polinización es cruzada.

Se presenta con frecuencia en flores tubulosas, actinomorfas, nectaríferas, polinizadas por

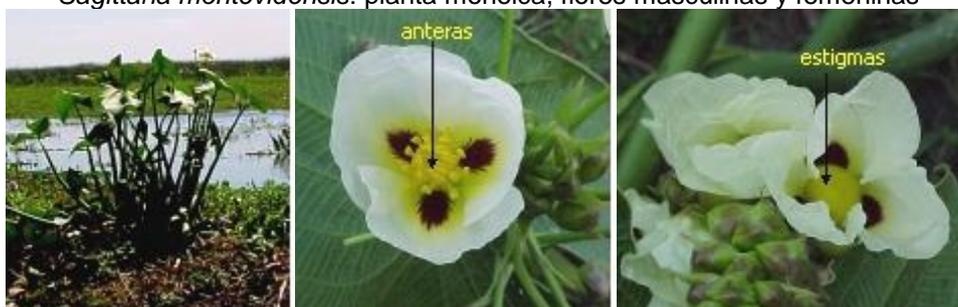
diferentes insectos. La distilia es frecuente en Sterculiaceae, Plumbaginaceae, Turneraceae, Rubiaceae y Boraginaceae. La tristilia se presenta en los géneros *Lythrum*, *Pontederia*, *Eichhornia* y *Oxalis*.



Nasrallah y col. (1999) hallaron un gen localizado en el locus S: "cysteine-rich protein," llamado SCR para abreviar. Es el determinante masculino del proceso reproductivo de la planta. El gen es la clave de porqué el estigma aceptará el polen de otro pie o rechazará el polen del propio pie. El gen se expresa en la antera, donde se produce y codifica el polen.

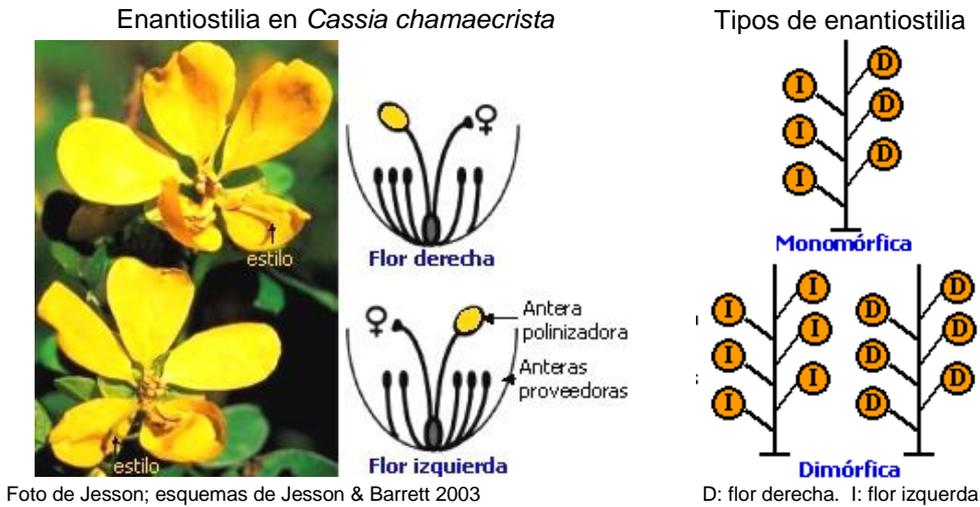
4) Herkogamia interfloral o monoecia. Las plantas monoicas producen flores unisexuales, femeninas y masculinas. Este fenómeno evita la autopolinización; puede estar asociada o no con autoincompatibilidad. Las plantas monoicas autocompatibles presentan geitonogamia obligada. Se ha comprobado que las especies monoicas pueden alterar la proporción de flores masculinas y femeninas en respuesta a estímulos ambientales. Esta plasticidad reproductiva es la principal virtud del sistema.

Sagittaria montevidensis: planta monoica, flores masculinas y femeninas



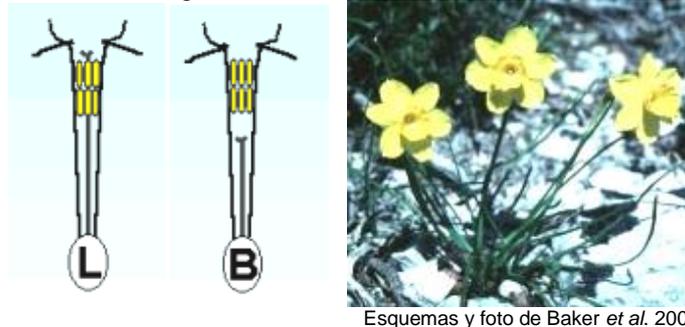
5) Enantiostilia. Es un fenómeno por el cual el pistilo, órgano sexual femenino, está desviado a la izquierda o a la derecha, de manera que cada tipo de flor es la imagen especular (mirror-image) de la otra. Esta asimetría promueve la polinización cruzada en plantas visitadas por abejas, y disminuye el nivel de geitonogamia. Se presenta en flores sin néctar, con anteras dimorfas: la flor presenta varias anteras que proveen polen a los insectos, y una antera polinizadora. Cuando

ambos tipos de flor se encuentran en el mismo individuo, se denomina **enantiostilia monomórfica**, presente por ejemplo en *Cassia chamaecrista* y *Solanum rostratum*. Cuando cada tipo de flor está en individuos diferentes se denomina **enantiostilia dimórfica**, por ej: *Cyanella alba* (Jesson & Barrett, 2003).



6) Dimorfismo estigmático altitudinal (Stigma-height dimorphism). Las plantas presentan dos tipos florales que difieren en la altura de los estigmas. En la forma L (longistila), los estigmas están ubicados por encima de los estambres, mientras en la forma B (brevistila) los estigmas están por debajo de las anteras. La diferencia con la heterostilia es que la longitud de los estambres es similar en los dos casos, o sea que no hay reciprocidad entre la longitud de las estambres y de los pistilos de los dos tipos florales. Se presenta en familias con heterostilia y sin heterostilia (Ericaceae, Liliaceae, Amaryllidaceae) (Barrett & Harder, 2005).

Dimorfismo estigmático altitudinal en *Narcissus assoanus*



23.6. DIOECIA

Es la separación de los sexos en distintos pies (mamón, palmera datilera, el género *Baccharis* (Compuesta) al que pertenece la carqueja, *B. articulata*). Cada especie presenta individuos con flores masculinas e individuos con flores femeninas, lo que determina la alogamia obligada. Muchas plantas dioicas presentan flores relativamente pequeñas, blancas, amarillentas o verdosas, de morfología no especializada, que atraen una variedad de insectos pequeños, especialmente abejas pequeñas de las familias Halictidae, Megachilidae y Meliponini.

A menudo está asociada con plantas de gran tamaño y polinización abiótica (*Salix*, sauce). La dioecia es rara en plantas con flores grandes, especializadas, con morfología compleja.

Baccharis pingraea, planta femenina



Capítulo femenino



Capítulo masculino

Dibujos de Flora de Entre Ríos

PRESENTACIÓN SECUNDARIA DE POLEN

Es la transferencia del polen de las anteras a otra estructura de donde es recogida por los polinizadores. Es virtualmente universal en las Compositae y es común en las Leguminosae Papilionoideae. Por ejemplo en *Pisum sativum* (arveja) el estilo lleva sobre la cara adaxial un conjunto de pelos que semejan un cepillo. La quilla y el estilo son reflejos. Con la visita de un polinizador el estilo baja, y al retomar su posición recoge polen sobre el cepillo desde el cual lo recoge el polinizador.

Pisum sativum, arveja, flor con presentación secundaria del polen



Foto de www.davesgarden.com

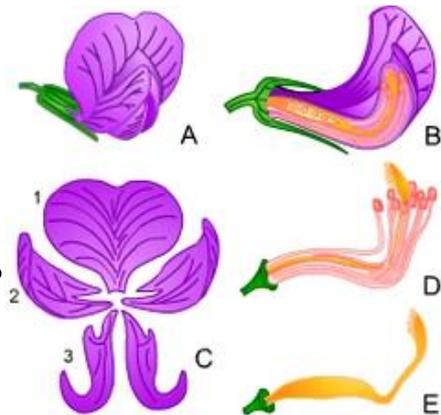
A. Vista frontal de la flor

B. Corte longitudinal de la flor

C. Pétalos separados:
1. estandarte o vexillo
2. alas
3. quilla

D. Androceo diadelfo y Gineceo

E. Gineceo, con estilo reflejo y cepillo de pelos en su parte superior



En *Stylosanthes gracilis* los estambres son monadelfos; antes de la antesis las anteras pequeñas y redondeadas de los estambres del verticilo interno están por debajo de las anteras grandes, ya dehiscentes, de los estambres del verticilo externo. Enseguida de la antesis las anteras pequeñas están por encima de las grandes, sus filamentos se han alargado rápidamente, y junto con el estilo ayudan a empujar el polen hacia afuera cuando una abeja visita la flor. En la antesis tardía, con la visita de otra abeja, se abren y presentan el polen las anteras pequeñas (Yeo, 1993)

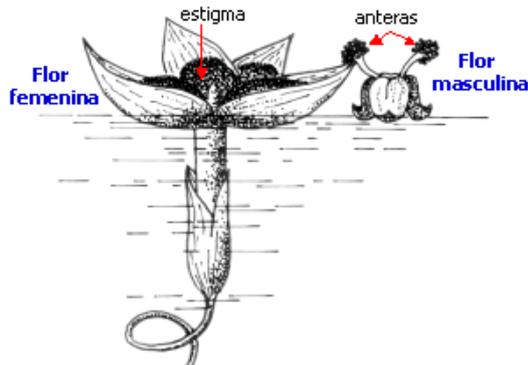
23.7. AGENTES POLINIZADORES

Los granos de polen son inertes, su transporte está asegurado por agentes externos, abióticos como agua y viento, o bióticos como animales diversos.

HIDROFILIA: Polinización por medio del agua.

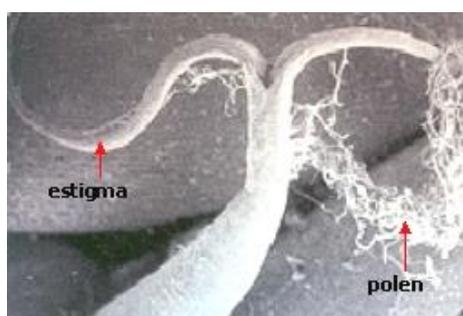
Vallisneria (monocotiledónea acuática) presenta flores flotantes, las femeninas permanecen fijadas a la planta por un largo pedúnculo floral; las flores masculinas se desprenden, flotan, y son llevadas por la corriente del agua o el viento hasta las flores femeninas.

Vallisneria spiralis (monocotiledónea) - polinización hidrófila



Algunas Angiospermas hidrófitas como *Potamogeton striatus* y *P. pusillus*, *Najas marina* (Monocotiledóneas) *Ceratophyllum demersum* (Eudicotiledónea) propias de nuestros humedales, tienen flores masculinas y femeninas sumergidas, en ese caso la reproducción también está adaptada y la polinización es hidrófila. En todos los casos el polen es llevado por el agua hasta los estigmas, y a pesar de que las plantas no están emparentadas, el polen tiene aspecto similar: es filamentososo, flexible, pegajoso. Las flores de *Zostera marina*, planta que vive sumergida en el mar, las flores presentan granos de polen filiformes de más de 2 mm de longitud, y las unidades se adhieren entre sí formando copos. En otras especies con polen esférico, las unidades van embebidas en largas tiras de mucílago. Su forma facilita el contacto y la adherencia a los largos estigmas.

Zostera marina, planta sumergida y polen y estigma



<http://www.laisladelsur.com>

Imagen de Cox 1993

ANEMOFILIA: Polinización por medio del viento

La polinización por medio del viento se presenta en la mayoría de las Gimnospermas. Es más frecuente en Monocotiledóneas (Gramíneas, Cyperáceas, Palmeras) que en Eudicotiledóneas (Salicáceas, Chenopodiáceas, Fagáceas). El transporte de polen no está orientado, por lo cual se producen grandes cantidades de polen, de tamaño pequeño, superficie lisa (facilita la dispersión), y seco, por escasa formación de cemento polínico o por su rápida desecación.

En *Pinus* (Gimnosperma) los granos de polen tienen sacos aeríferos para aumentar la flotabilidad, llegan directamente a los óvulos, que presentan en el micrópilo gotas receptoras de polen, mucilaginosas o azucaradas. En ese momento, las escamas y las brácteas de la inflorescencia están bien separadas. Cuando la gota de fluido micropilar se evapora, el polen se hunde y queda sobre la nucela. Después de la polinización las escamas se juntan, protegiendo a los óvulos entre ellas. Poco después que el polen queda en contacto con la nucela, germina, emitiendo el tubo polínico.

En Angiospermas las flores anemófilas carecen de medios de atracción (perianto, olor, néctar), suelen ser unisexuales, las masculinas más numerosas que las femeninas, que generalmente son uniovuladas. Los estilos y estigmas están agrandados para facilitar la captación del polen, como se puede ver en las flores de *Poterium sanguisorba*; la expulsión del polen está facilitada por la

movilidad de los filamentos estaminales (Gramíneas) o del eje de la inflorescencia (gimnospermas, *Quercus*, *Alnus*). La floración es temprana, las flores aparecen antes que el follaje que puede obstaculizar la captación del polen. Las plantas están reunidas en poblaciones grandes y en lugares expuestos al viento (llanuras o estratos superiores de los bosques). No hay plantas anemófilas en las selvas tropicales ricas en animales antófilos.

La anemofilia tiene baja eficiencia. Se calcula que un pie de maíz produce 50 millones de granos de polen; para fecundar los óvulos de un pie son necesarios sólo 1.000 granos.

Paspalum dilatatum, pasto miel (Gramínea), inflorescencia muy aumentada

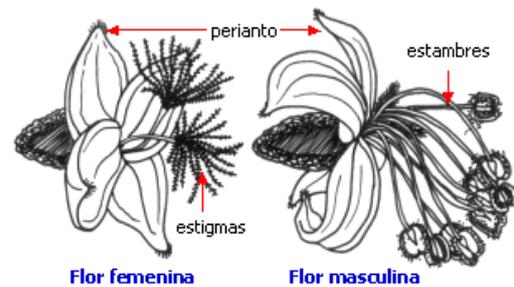


Alnus acuminata, aliso, amentos masculinos péndulos



<http://www.nybg.org>

Poterium sanguisorba: flores con polinización anemófila (muy aumentadas)



Dibujos de Strasburger

23.8. AGENTES POLINIZADORES

ZOOFILIA: Polinización por medio de animales

Los agentes polinizadores son variados, los más comunes son:

- **insectos** (Entomofilia), pueden ser de diversos tipos:
 - **Colépteros** (escarabajos) flores **cantarófilas**
 - **Moscas** (moscas): flores **miófilas**
 - **Himenópteros** (abejas y avispas): las flores se llaman **melitófilas**
 - **Lepidópteros** (mariposas)
- **pájaros** (Ornitofilia)
- **murciélagos** (Quiropterofilia).

Los agentes polinizadores buscan alimentos, recompensas, que son el **polen** (rico en proteínas, grasas, glúcidos y vitaminas) o el **néctar**. Las flores presentan atractivos para asegurar la visita de los agentes, que pueden ser de naturaleza óptica (color) o química (olor).

Los olores atraen a los polinizadores, algunos tienen el olfato muy desarrollado, especialmente los insectos y los murciélagos. De acuerdo con la sensibilidad humana, los olores se clasifican en simpáticos (agradables) o idiopáticos (desagradables). Entre los primeros tenemos olores aromáticos (canela, vainilla, etc.), dulces (miel, rosa, violeta, etc.), a frutas (naranja, banana, etc.). Entre los olores idiopáticos tenemos olores fétidos (olor a carne en descomposición, a excrementos) y olores feos (a pescado, caprino, etc.). También están las feromonas, aromas producidos por los animales para provocar una respuesta de comportamiento reproductivo en un receptor de la misma especie.

Raramente todas las especies de una familia presentan el mismo tipo de polinización: las Aristolochiaceae son uniformemente **miófilas** y las Loranthaceae, Cannaceae y Heliconiaceae

son casi exclusivamente **ornitófilas**. En general en cada familia o en el mismo género hay especies adaptadas a diferentes polinizadores (Vogel, 1990).

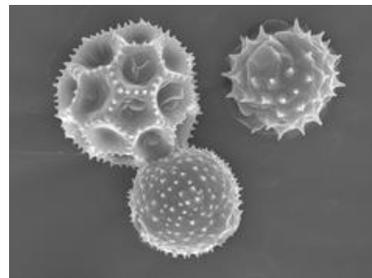
Flores Entomófilas, polinizadas por insectos

La diversificación de las Angiospermas y de los insectos se produjo al mismo tiempo (co-evolución).

El polen de las flores entomófilas presenta púas, espinas, irregularidades que facilitan la adhesión, cemento polínico o hebras de viscina.

Si los polinizadores transportan el polen en el dorso, se habla de nototribia, si lo llevan sobre la cara ventral, de esternotribia.

Polen de plantas entomófilas (MEB)



Coleópteros: flores **cantarófilas**. Son las más primitivas, son flores poliníferas, es decir que ofrecen polen como recompensa, tienen muchos estambres que producen polen en exceso. Son generalmente flores rotáceas, fácilmente accesibles, robustas, verdosas o blanquecinas, fuertemente olorosas. Son frecuentes en las Magnoliaceae, Ranunculaceae, Nymphaeaceae. Probablemente las Rosaceae, Papaveraceae y Dilleniaceae (*Paeonia*) son secundariamente poliándricas y poliníferas .

Los coleópteros, con sus fuertes mandíbulas masticadoras, además de comer las anteras, destruyen frecuentemente diversas partes florales, por esta razón los óvulos de las flores cantarófilas están profundamente ubicados.

Flores cantarófilas: *Nuphar* (Nymphaeaceae) y *Hepatica americana* (Ranunculaceae)



Foto de Raven 2003

La inflorescencia de muchas Aráceas, cuando está lista para la polinización, sufre un brusco aumento de temperatura, gracias a la oxidación de sustancias de reserva acumuladas (en *Philodendron scandens*, planta nativa de América del Norte, la inflorescencia alcanza 46°C cuando la temperatura ambiente es de 4°C). Los coleópteros que visitan estas plantas son atraídos por el olor desagradable, similar a la carne en putrefacción, provocado por sustancias químicas como aminas e indoles, que se dispersan más eficientemente con el calor.

Al atardecer, se reúnen cantidades de coleópteros en el interior de la espata, y allí se alimentan de polen y partes florales al mismo tiempo que se aparean.

Al otro día salen cargados de polen, que depositan sobre las flores femeninas de la inflorescencia en la que se alojan la noche siguiente

Philodendron (Araceae)

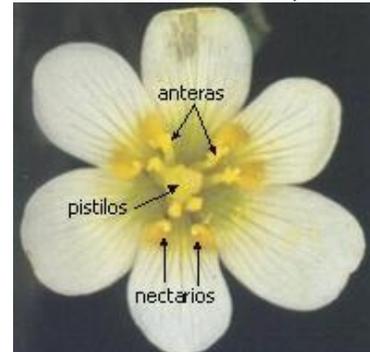


Dípteros (moscas): flores **Miófilas**. Las flores polinizadas por estos insectos son heterogéneas.

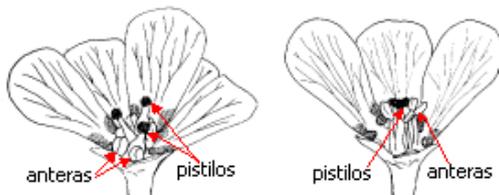
Algunas flores son más o menos inodoras, presentan corola pequeña y néctar libre. Una especie polinizada por moscas es *Cabomba caroliniana*, planta acuática de nuestros humedales.

Cada flor de 2 cm de diámetro aproximadamente, se abre dos días consecutivos; los pétalos presentan en la cara adaxial dos pequeños nectarios; las flores son protoginas, el primer día los 3 pistilos están separados, y los estambres son cortos e indehiscentes.

Cabomba caroliniana, flor



Antesis de *Cabomba*: 1º y 2º día



El 2º día los pistilos se juntan en el centro, y están rodeados por los estambres que se han alargado, de manera que cada antera queda por encima de un nectario.

Moscas visitando flores en su 2º día



Cuando las moscas visitan las flores en su segundo día de antesis, al libar el néctar su cabeza toma contacto con la antera y se carga de polen.

Al visitar flores en su primer día de antesis, al buscar el néctar, la cabeza deposita el polen sobre los estigmas.

Esquemas y fotos de Schneider & Jeter 1982

Otras flores polinizadas por dípteros tienen olor desagradable, a carroña, que atrae a las moscas necrófagas, como por ejemplo las flores de *Rafflesia arnoldii* (Rafflesiaceae), planta del sudeste de Asia, la flor más grande conocida.

Flor de *Rafflesia arnoldii* (casi un metro de diámetro)

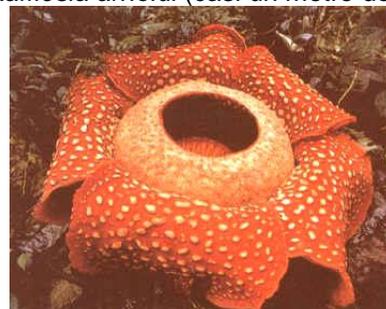


Imagen de www.btinternet.com

Algunas especies polinizadas por dípteros presentan flores trampa con flores unisexuales protoginas. La inflorescencia de *Arum maculatum* es un espádice, está protegida por la espata; en la parte basal presenta flores femeninas, luego están las flores masculinas fértiles, y luego flores estériles (flores neutras) con una gruesa cerda orientada hacia abajo; la porción apical

constituye un osmóforo que produce olor fétido. La espata está dilatada en la base formando una urna, estrechada a la altura de las flores estériles y ampliamente abierta arriba formando el dispositivo de reclamo. La epidermis interna es muy lisa, con gotitas de aceite secretadas por papilas. Las moscas, atraídas por el olor emitido por el osmóforo, resbalan y caen en la urna, de la que no pueden salir por las cerdas de las flores neutras. A la noche las flores masculinas fértiles liberan el polen que espolvorea los insectos. Al día siguiente se marchitan las flores masculinas estériles y los insectos cargados de polen pueden salir y se precipitan generalmente en otra flor en la que polinizan las flores femeninas.

Arum maculatum, polinización miófila

Planta con inflorescencia



Imágenes de <http://www.rz.uni-karlsruhe.de>

Inflorescencia: espata cortada longitudinalmente en la base



Detalle de la porción florífera

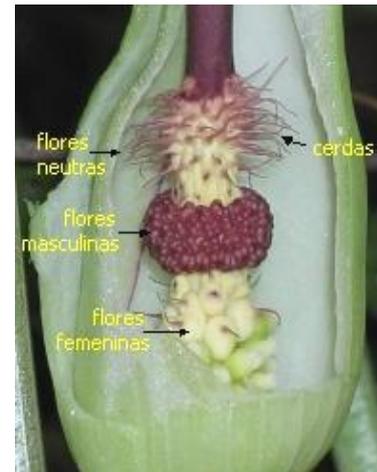


Imagen de <http://bib18.ulb.ac.be>

23.9. ZOOFILIA: Polinización por medio de animales.

Himenópteros (abejas y avispas): flores **melitófilas**. Estos insectos tienen aparato bucal suctor, buscan néctar accesible, porque tienen órganos bucales cortos. Las flores nectaríferas tienen un costo energético menor para la planta, porque el néctar constituye un ahorro de polen.

Las flores melitófilas atraen a las abejas por una combinación de forma, olor y color. Las corolas de estas flores son generalmente amariposadas, labiadas o en fauce, con superficies para que la abeja se pose, con guías (manchas o líneas coloreadas) que señalan dónde se encuentra el néctar. Las flores producen sustancias aromáticas en los osmóforos, que se encuentran en la corola (*Citrus*), corona (*Narcissus*) u otros órganos florales.

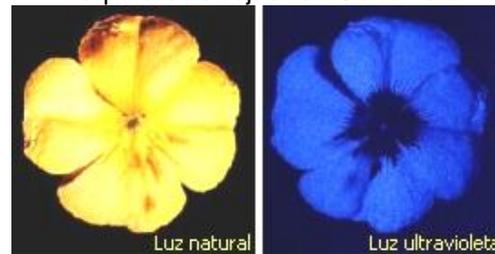
Rosmarinus officinalis, flor melitófila *Angelonia integerrima*, carayá-caá *Citrus*, azahar, fragante



Foto de Raven 2003

Las abejas perciben el amarillo, el azul, el blanco; no perciben en cambio el rojo puro. También perciben los rayos ultravioleta, no visibles por los ojos humanos, y por esta razón, muchas flores que son amarillas a nuestros ojos, a los ojos de las abejas se ven de un color llamado "púrpura de abejas".

"Púrpura de abejas" en *Oenothera*

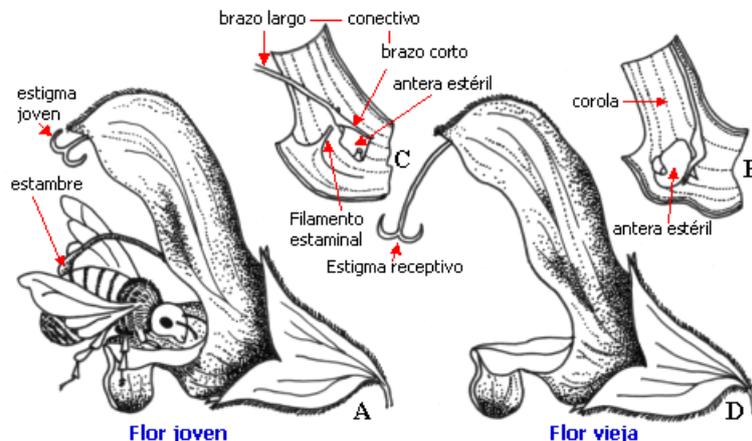


Fotos de <http://www.windows.ucar.edu>

Las abejas son capaces de memorizar sensaciones (color y olor) de una visita favorable, y la repiten varios días en flores de la misma especie: asocian nutrición con atributos florales, y además pueden transmitir la información a sus compañeras mediante el lenguaje por danza.

Las flores se abren gracias a la habilidad de la recolectora; ciertas flores sólo pueden ser polinizadas por animales con una determinada estructura corpórea. La flor de *Salvia pratensis* posee 2 estambres adnatos a la corola, en los cuales el filamento es corto y el conectivo es largo, con 2 brazos; el brazo largo lleva la teca fértil, y el brazo corto una teca estéril convertida en una plaquita que se une con la del otro estambre (Fig. C). Esta plaquita, en posición normal (Fig. B) impide el libre acceso al néctar. Al ser presionada por el polinizador (Fig. C), abejas o abejorros del género *Bombus*, los extremos largos de los conectivos descienden y sus tecas fértiles, unidas entre sí, frotan el dorso del insecto depositando el polen (Fig. A). Las flores son protándricas, así en flores viejas, el estilo se alarga, y estigma receptivo ocupa el lugar de las tecas fértiles (Fig. D), y cuando *Bombus* visita una de ellas deja el polen en el estigma.

Salvia pratensis: polinización entomófila por abejas *Bombus*



Dibujos de Strasburger 2004

En ciertas especies de plantas (Ericaceae, Melastomataceae, *Solanum spp.*, *Cassia*) la recolección del polen es vibrátil (buzz-pollination). Es llevada a cabo por abejas o abejorros (*Bombus*). Estos insectos se aferran a la flor y con rápidas contracciones de sus músculos para vuelo indirecto producen el zumbido característico que hace vibrar las anteras provocando la salida del polen.



en.wikipedia.org

Las flores con polinización vibrátil comparten algunas características: corola en forma de bol o con pétalos reflexos, tamaño pequeño a mediano, frecuentemente falta de néctar, anteras con dehiscencia poricida, granos de polen pequeños o medianos, no grasos, de superficie lisa. (Knudsen & Olesen, 1993) .

Cassia fistula, lluvia de oro, flor e inflorescencia



Hay flores engañosas que imitan la forma, pilosidad y olor de las hembras de ciertas avispas o abejas. El caso mejor conocido es el de *Ophrys insectifera* (D. 46). (Proctor: 206-208, fig. 7.20), orquídea del sur de Europa; es visitada únicamente por dos especies de avispas del género *Argogorytes*. Los machos nacen en primavera varias semanas antes que las hembras, y en sus primeros vuelos son atraídos por la fragancia de las flores de *Ophrys*, similar a las feromonas secretadas por las hembras (Proctor 206). Además, el labelo presenta forma, color y textura similar a las hembras. El proceso se designa como pseudo-copulación porque las avispas macho intentan aparearse con la flor, y al hacerlo, entran en contacto con la antera, trasladando los polinios de una flor a otra en intentos sucesivos.

Ophrys insectifera, planta y flor



<http://linnaeus.nrm.se/>



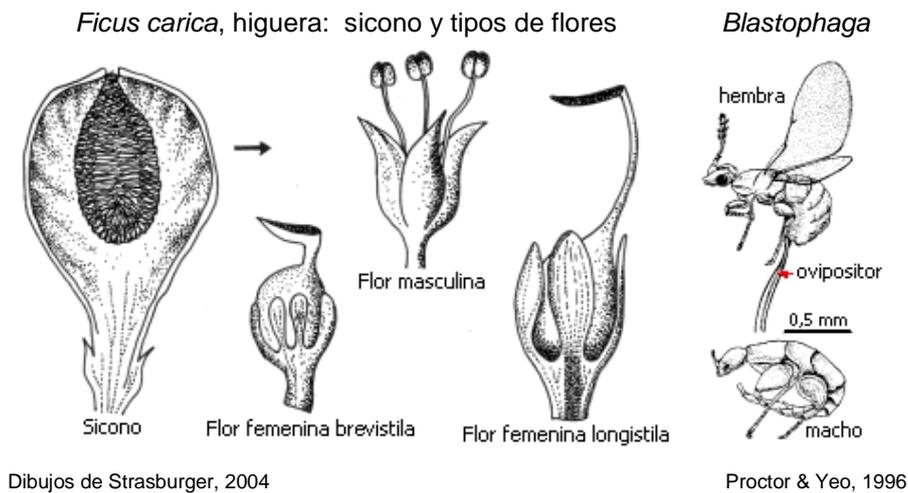
<http://pdubois.free.fr/orchidees/>

Argogorytes:
pseudocopulación



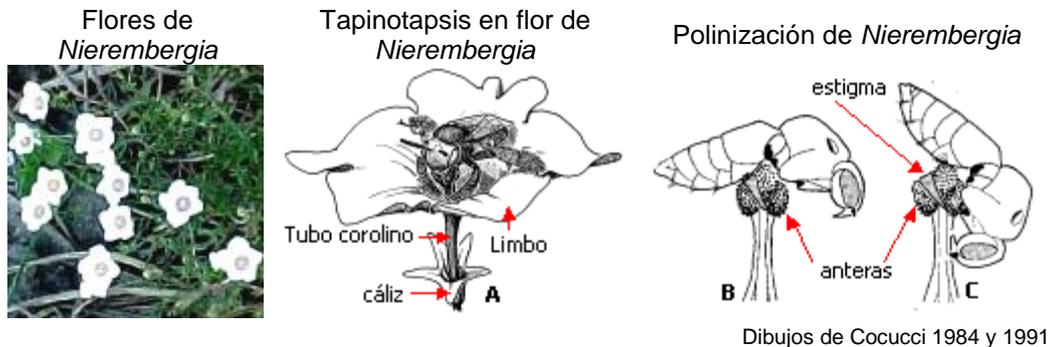
Foto de <http://bib18.ulb.ac.be>

Ficus carica, Higuera: el higo de Esmirna, el higo comercial más importante, presenta sólo flores femeninas longistilas. Para producir frutos necesita la polinización cruzada con la higuera silvestre o cabrahigo, con flores masculinas y femeninas. El polinizador es una avispa diminuta, *Blastophaga psenes*. El cabrahigo tiene flores masculinas fértiles, flores femeninas fértiles longistilas y flores femeninas estériles brevistilas donde las avispas ponen sus huevos, pues su ovipositor es tan largo como el estigma. En primavera nacen las avispas, se aparean y las hembras fecundadas salen cargadas de polen. Entran en los siconos de la higuera de Esmirna; como éstos tienen solo flores longistilas, no pueden depositar allí sus huevos, pero las polinizan.



También existen otras recompensas, las llamadas "flores de aceite" ofrecen aceites o cuerpos grasos secretados o almacenados en glándulas especiales llamadas elaióforos. Las flores de la familia Malpighiaceae, y de varias especies de orquídeas presentan esta característica, que atrae a determinados grupos de himenópteros (abejas Antophoridae).

Nierembergia hippomanica, chuscho (Solanaceae) tiene flores con corola hipocrateriforme, con tubo largo y delgado y limbo amplio, 5-lobado. Presenta pelos secretores en la parte basal del limbo corolino y sobre la porción basal de los estambres. Sus polinizadores más efectivos son dos especies de *Tapinotapsis*, que recogen aceites de los pelos glandulares, juntan polen, duermen y copulan en la flor. Las abejas polinizan la flor al juntar polen, se posan sobre las piezas fértiles, primero el abdomen toma contacto con el estigma (Fig. B); luego al girar hacia abajo para poder recoger polen con las patas traseras, el abdomen toma contacto con las anteras, recogiendo polen que luego depositará en el estigma de otra flor (Fig. C).



Glosario

Antesis: Momento de abrirse el capullo floral.

Antípodas: Aplícase a cada una de las tres células que en el saco embrional de las angiospermas, se hallan en el extremo opuesto al que ocupan las sinérgidas y la ovocélula.

Aparato filar: Pared externa laberíntica (de transferencia) de las sinérgidas.

Aparato ovular: Conjunto de células formado por la ovocélula y las sinérgidas en el saco embrionario de Angiospermas.

Arquegonio: Órgano donde se forman los gametos femeninos en Pteridófitas y Gimnospermas

- Bráctea:** hoja de la región florífera, distinta por su forma, tamaño, consistencia, color, etc., de las hojas normales y de las que, transformadas constituyen las piezas florales.
- Bráctea tectriz:** hoja de la región florífera, que en su axila lleva una flor o una inflorescencia.
- Brevistilas:** dicese de las flores de estilo corto cuando hay polimorfismo floral.
- Cálaza:** Base de la nucela del rudimento seminal, hasta donde llega el hacecillo vascular, que penetra en él por el funículo para ramificarse allí y dirigirse a los tegumentos.
- Calosa:** Substancia distinta de la celulosa y de la pectina, que impregna temporalmente algunas membranas y constituye el callo de los tubos cribosos.
- Carpelo:** Ver megasporófilo
- Casmógamo:** Término que se aplica a las plantas y a las flores, cuya polinización se realiza estando éstas abiertas.
- Célula del canal del cuello:** En el arquegonio, cada una de las células superpuestas que se hallan en el interior del cuello.
- Célula del canal del vientre:** En el arquegonio, la célula que se halla sobre la oosfera, entre ésta y la célula inferior del canal del cuello
- Célula del medio o célula central:** En Angiospermas, célula binucleada del saco embrionario, contiene los dos núcleos polares que pueden unirse entre sí formando el núcleo secundario.
- Célula madre de las megásporas:** Ver megasporocito.
- Cenocito:** Masa protoplasmática multinucleada como consecuencia de divisiones nucleares no seguidas de divisiones citoplasmáticas.
- Cigota:** Célula huevo, producto de la fecundación o singamia. Al desarrollarse formará el embrión.
- Cleistógama:** Término que se aplica a las plantas o flores, cuya polinización se realiza estando éstas cerradas. Se opone a casmógamo.
- Diploide:** Dos juegos de cromosomas (uno de origen materno y otro de origen paterno). La mitosis da como resultado células diploides.
- Disciformes:** En forma de disco.
- Endosperma:** Tejido de reserva de las semillas, formado en las Angiospermas a partir de la fecundación de la célula del medio con una gameta. Es un tejido frecuentemente triploide que puede ser digerido por el embrión.
- Endosperma primario:** En las Gimnospermas es el prótalo femenino, formado a partir de la megáspora. Es el tejido de reserva de las semillas
- Escama ovulífera:** Sinónimo de escama seminífera. En flores e inflorescencias de las coníferas y de otras gimnospermas, es el carpelo o megasporófilo de la flor femenina, ubicado en la axila de la bráctea tectriz.
- Esporofito:** Generación que forma esporos como estructuras reproductivas, éstas son asexuadas. En las plantas vasculares el nivel de ploidía del esporofito es $2n$.
- Funículo:** Cuando los sedimentos seminales y luego las semillas, se unen a la placenta mediante un filamento llamado funículo.
- Gametofito:** Generación que forma gametos, éstos son sexuales. En las plantas vasculares el nivel de ploidía del gametofito es n .
- Generación:** Conjunto de células vegetativas, nacidas por sucesivas mitosis a partir de una determinada célula reproductiva (espora, o cigoto, o estructuras equivalentes como las yemas adventicias, los propágulos, etc.
- Haploide:** Un juego de cromosomas. La meiosis da como resultado células haploides.

- Haustorios:** Término propuesto por De Candolle que, en general, equivale a chupador. Órganos de morfología muy diversa, que sirven para absorber jugos vitales de algún tejido.
- Hemicelulosa:** Polisacárido parecido a la celulosa, pero más soluble e hidrolizable; se encuentra sobre todo en las paredes celulares.
- Inflorescencia o estróbil:** piña de los pinos. Nombre empleado por Linné para designar el pseudocarpo de las coníferas.
- Longistila:** De estilo largo. Opuesto a brevistila.
- Megagametófito.** Gametófito femenino en plantas heterospóricas. En Gimnospermas es el prótalo o endosperma primario. En Angiospermas es el saco embrionario
- Megagametogénesis.** Proceso de formación de los gametos femeninos. En las Pteridofitas ocurre en el prótalo. En las plantas con semilla tiene lugar en la nucela del óvulo.
- Megáspora o Macróspora:** Espora grande, por oposición a micróspora. Espora (n) que originará un gametófito femenino en plantas heterospóricas (muchas pteridófitas, angiospermas y gimnospermas)
- Megasporangio:** órgano donde se diferencia el megasporocito; esporangio donde se forman las megásporas. En las plantas con semilla es la nucela del óvulo.
- Megasporocito:** Célula (2n) que se divide por meiosis y produce cuatro megasporas haploides. También llamada célula madre de las megasporas.
- Meiosis:** División celular en la cual se forman cuatro células hijas con la mitad de cromosomas que la célula madre
- Micrópilo:** En los rudimentos seminales, es la abertura que a modo de canalículo, dejan en el ápice los tegumentos.
- Mitosis.** División celular en la que se forman dos células hijas con igual número de cromosomas que la célula madre.
- Monadelfos:** Aplícase a las plantas, flores, etc, que tienen los estambres soldados por los filamentos en un solo cuerpo.
- Monoclinas:** Grupo de plantas que comprende todas las eudicotiledóneas de flores hermafroditas. Opuesto a diclinas.
- Monoica:** Dícese de las especies en que ocurre el fenómeno de monoecia.
- Mucílago:** Carbohidrato que tiene la propiedad de hincharse con el agua, proceden de las degradaciones de la celulosa, calosa, lignina y sustancias pécticas.
- Nucela:** Parte interna del rudimento seminal, rodeada por el o los tegumentos; en las plantas con semilla, es el megasporangio.
- Núcleo primario del endosperma.** En Angiospermas, núcleo resultante de la fusión de un gameto masculino con los núcleos polares de la célula central del saco embrionario.
- Núcleos polares.** Los dos núcleos contenidos en la célula central o célula del medio del saco embrionario de Angiospermas. Se fusionan constituyendo un núcleo secundario 2n.
- Núcleo secundario:** en Angiospermas, el núcleo formado por la fusión de los dos núcleos polares de la célula del medio del saco embrionario.
- Oófera:** ver ovocélula.
- Osmóforo:** Que trae olor, que despiden fragancia.
- Ovocélula:** Gameto femenino de las plantas con semilla. En Pteridofitas y Gimnospermas situada en el arqueogonio, en Angiospermas en el saco embrionario.
- Óvulos tenuinucelados:** La nucela tiene espesor variable. Si es pequeña, el óvulo es tenuinucelado.

- Óvulos crasinucelados:** Cuando la nucela tiene varias capas de células por fuera del saco embrionario el óvulo es crasinucelado.
- Pectina:** Cualquiera de las sustancias de propiedades gelatinizantes. Se encuentran en frutos maduros, remolachas, zanahoria, etc.
- Plasmalema:** Banda externa del citoplasma próxima a la pared; consiste de una única membrana, también llamada membrana celular o membrana plasmática.
- Prótalo.** Gametófito de las Pteridófitas. Ver megagametófito.
- Proterogina:** Dícese de la planta, flor, etc., dicógama en que el gineceo alcanza su madurez sexual antes de que los estambres tengan polen formado, y puedan emplearse en la polinización.
- Quilla:** carina, conjunto de los dos pétalos inferiores o delanteros de la flor papilionada, que son los más internos.
- Saco embrionario:** El gametófito femenino de las Angiospermas.
- Saco embrionario monospórico.** Formado a partir de una megáspora.
- Saco embrionario bispórico.** Formado a partir de dos megásporas
- Saco embrionario tetraspórico.** Formado a partir de cuatro megásporas
- Sacos polínicos:** Microsporangios de las plantas con semilla, cada lóculo de las anteras.
- Sinérgida:** Cada una de las dos células laterales que acompañan a la ovocélula en el aparato ovular del saco embrionario en Angiospermas.
- Tétrade.** Conjunto de cuatro esporas resultantes de la división meiótica de un microsporocito o megasporocito.
- Viscina:** sustancia viscosa.

Bibliografía

- Baker, A.M., Thompson J.D. & Barrett S. C. H. 2000.**
- Barrett S.C.H. & Harder L.D. 2005.** The evolution of polymorphic sexual systems in daffodils (*Narcissus*). *New Phytologist* 165: 45-53.
- Bertin R.I. & Newman C.R. 1993.** Dichogamy in Angiosperms. *Bot.Rev.* 59: 112-120.
- Burkart A. 1974.** Flora Ilustrada de Entre Ríos. Dicotiledóneas Metaclamídeas. Colección científica del INTA. Tomo VI, Parte VI. 554 págs.
- Cocucci A.A. 1984.** Polinización en *Nierembergia hippomanica* (Solanaceae). *Kurtziana* 17: 31-47.
- Cocucci A.A. 1990.** Pollination biology of *Nierembergia* (Solanaceae). *Pl.Syst.Evol.* 174: 17-35
- Cocucci A.E. 1994.** Los ciclos Biológicos en el reino vegetal. Academia Nac.Ciencias de Córdoba.
- Cox P.A. 1993.** Water pollinated plants. *Scientific American* 269(4): 159-165
- Cristóbal C.L. 1960.** Revisión del género *Ayenia* L. *Opera Lilloana* 4: 1-230.
- Esau K. 1982.** Anatomía de las plantas con semilla. 2a. ed. Hemisferio Sur. Bs.As.
- Jesson L.K. & Barrett S.C.H. 2003.** The comparative biology of mirror-image flowers. *Int.J.Plant Sci.* 164(Suppl.): S237-S239.

- Kasahara R.D., Portereiko M.F., Sandaklie-Nikolova L., Rabiger D.S. & Drews G.N. 2005.** MYB98 Is Required for Pollen Tube Guidance and Synergid Cell Differentiation in Arabidopsis. *The Plant Cell* 17: 2981–2992.
- Knudsen J.T. & Olesen J.M. 1993.** Buzz-pollination and patterns in sexual traits in North European Pyrolaceae. *Amer.J.Bot.* 80: 900-913.
- Maldonado de Magnano, S. 1989.** Embryological studies in *Spigelia humboldtiana* (Loganiaceae). *Phytomorphology* 39: 299-309.
- Nasrallah J., Nasrallah M. and C. Schopfer. 1999.** The Male Determinant of Self-Incompatibility in Brassica. *Science* (número de noviembre)
- Proctor M., Yeo P. & Lack A.** *The Natural History of Pollination.* Timber Press. Portland, Oregon. 479 págs.
- Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003.** *Biology of Plants.* 6a. ed. Freeman/Worth.
- Strasburger, Tratado de Botánica. 2004.** 9a. ed. castellana. Ed.Omega, Barcelona.
- Schneider E.L. & Jeter J.M. 1982.** Morphological studies of the nymphaeaceae. XII. The floral biology of *Cabomba caroliniana*. *Amer.J.Bot.* 69(9): 1410-1419
- Svoma, E. 1997.** Seed development and function in *Artabotrys hexapetalus* (Annonaceae). *Pl.Syst.Evol.* 207: 205-223.
- Valla J.J. & Martín M.E. 1976.** La semilla y la plántula del irupé (*Victoria cruziana* D'Orb.) (Nymphaeaceae). *Darwiniana* 20: 391-407.
- Valla J.J. 1979.** *Morfología de las plantas superiores.* Ed. Hemisferio Sur. 332 págs.
- Vogel S. 1990 Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. *Bol.Acad.Nac.Ci.Córdoba* 59: 1-30.
- Yeo P.F. 1993.** Secondary pollen presentation: Form, function and evolution. *Plant Syst.Evol.* Suppl. 6