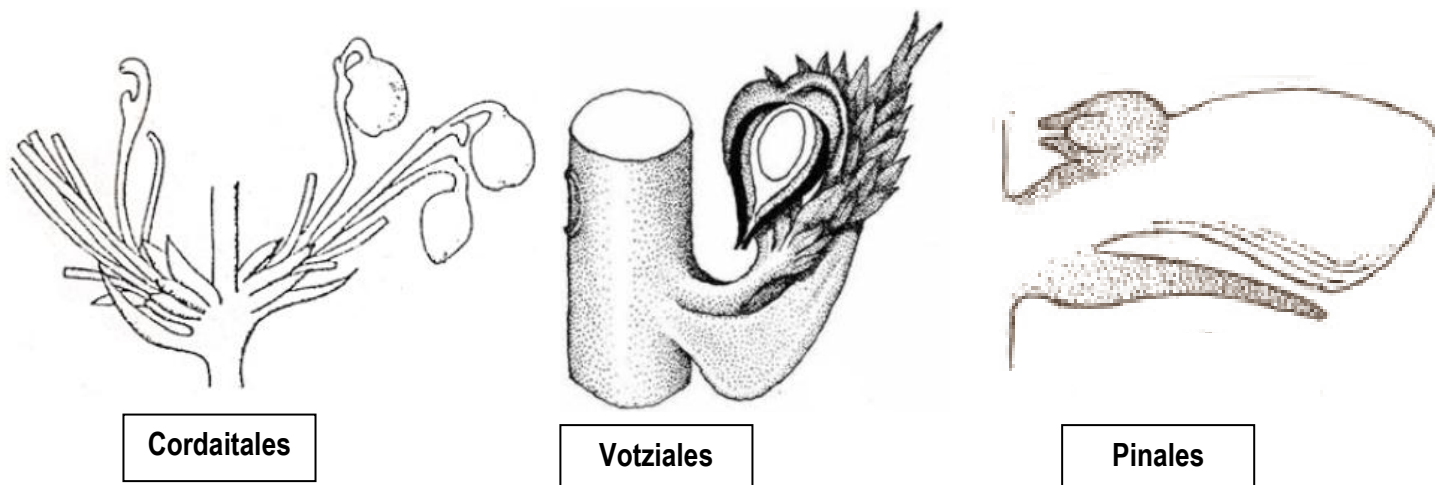


REPRODUCCION EN GIMNOSPERMAS

Un carácter evidente de las gimnospermas es la presencia de conos o estróbilos, péndulos o erectos. Los estróbilos microsporangiados corresponden a agrupaciones de microsporofilos, mientras que los estróbilos macrosporangiados tienen una naturaleza compuesta ya que están constituidos por una bráctea tectriz en cuya axila se desarrolla la escama ovulífera. En algunos géneros como en *Pinus*, la bráctea y la escama ovulífera están fusionadas, en otros permanecen separados (en *Pinus* la bráctea tectriz es más corta que la escama ovulífera). Se supone que el conjunto de escama ovulífera y los óvulos son equivalentes filogenéticamente a un braquiblasto, que se origina en la axila de una bráctea. En este braquiblasto los tegumentos de los óvulos corresponderían a dos profilos, mientras que la escama ovulífera representaría una tercera hoja. Los óvulos se ubican en la cara superior o adaxial de la escama ovulífera, en tanto que los microsporangios se forman en la cara inferior o abaxial de los microsporofilos, en número variable de acuerdo a la especie.

En el grupo fósil de las **Cordaitales**, en la axila de cada bráctea se encuentra una corta ramificación que presenta apéndices llamados escamas, dispuestas en espiral. Las escamas fértiles de los conos macrosporangiados sostienen 1 o más óvulos terminales y péndulos. Por otro lado en el grupo de las **Votziales**, los conos macrosporangiados se ubican en la parte superior del árbol: son compactos, con un eje central que sostiene muchas brácteas de ápice bifurcado dispuesto en espiral. En la axila de cada bráctea hay un pequeño brote con escamas y solo una de ellas es fértil, uniovulada.

En pinos y en muchas otras coníferas los microsporangios y macrosporangios están situados en conos separados sobre el mismo árbol.



Historia de vida en *Pinus*

Como medio de introducción a los procesos de reproducción de las gimnospermas, se describe la historia de vida de *Pinus*, y se da a conocer las variaciones en Cycadidae, Ginkgoidae y Gnetidae.

En *Pinus*, cada óvulo contiene una nucela multicelular (megasporangio) rodeada por un tegumento de gran tamaño que presenta una apertura, el micropilo, enfrentada al eje del cono.

Cada megasporangio contiene un solo megasporocito o célula madre de la megáspora, que sufre meiosis y acaba conteniendo una serie alineada de 4 megásporas. Solo una de éstas es funcional, las 3 que quedan cerca del micrópilo degeneran. Se describe hasta este momento la **macrospirogenesis** (u origen de las megásporas).

En los pinos la polinización se da al principio de la primavera, el polen se adhiere a una gota de líquido pegajoso que hay encima del micrópilo. En esta etapa las escamas del cono

macrosporangiado están muy separadas, a medida que el líquido micropilar se evapora el grano de polen se desliza dentro del micrópilo y toma contacto con la nucela. Después de la polinización las escamas se juntan y colaboran en la protección de los óvulos en desarrollo. Poco después de que el polen hace contacto con la nucela este germina y forma un tubo polínico. En esta etapa el megasporangio todavía no sufre meiosis. Aproximadamente un mes después de la polinización se forman las 4 megásporas, sola una se transformará en megagametofito. El desarrollo del megagametofito es lento; a menudo no empieza hasta unos 6 meses después de la polinización y puede pasar otros 6 meses hasta que sea completo. En las primeras fases del desarrollo del megagametofito se produce mitosis sin formación inmediata de paredes celulares. Unos 13 meses después de la polinización se empiezan a formar paredes celulares alrededor de unos 2000 núcleos libres (divisiones nucleares libres). Aproximadamente 15 meses después de la polinización en el ápice micropilar del gametofito se diferencian 2 ó 3 arquegonios. Se ha llegado al estado adecuado para la fecundación.

Unos 12 meses antes, el grano de polen había germinado produciendo un tubo polínico que lentamente se iba abriendo camino por los tejidos de la nucela hacia el gametofito femenino en desarrollo. Un año después de la polinización la célula generativa del gametofito masculino sufre una división dando lugar a dos tipos de células, una célula estéril o anteridial (equivalente al anteridio de los helechos) y una célula espermatógena. Después, antes de que el tubo polínico alcance el gametofito femenino la célula espermatógena se divide produciendo dos gametos masculinos. El gametofito masculino, o grano de polen germinado, ha llegado a la madurez. Unos 15 meses después de la polinización el tubo polínico alcanza la ovocélula del arquegonio donde descarga gran parte de su citoplasma y los dos gametos masculinos dentro del citoplasma de la ovocélula. El núcleo de un gameto masculino se une al núcleo de la ovocélula y el otro degenera. Normalmente se fecundan las ovocélulas de todos los arquegonios y empiezan a transformarse en embriones- poliembriónía. Sin embargo normalmente se desarrolla uno sólo, al principio de la embriogenia se forman 4 hileras de células cerca del extremo inferior del arquegonio. Cada una de las 4 células de la hilera superior, la que está más apartada del extremo micropilar del óvulo, empieza a formar un embrión. Simultáneamente las 4 células de la hilera que se encuentran por debajo de los embriones, células del suspensor, se alargan mucho y empujan a los 4 embriones en desarrollo hacia el gametofito femenino. Por lo tanto en el ciclo vital de los pinos hay un segundo tipo de poliembriónía, sólo uno de los embriones se desarrolla completamente. Durante la embriogenia el tegumento del óvulo se transforma en cubierta seminal.

La semilla de las coníferas tiene una estructura particular que consiste en una combinación de dos generaciones esporofíticas:

a- Cubierta seminal y restos de la nucela

b- El embrión: eje radícula-hipocótilo, cofia de la raíz y meristema apical en un polo y algunos cotiledones u hojas seminales (generalmente 8 en el polo opuesto).

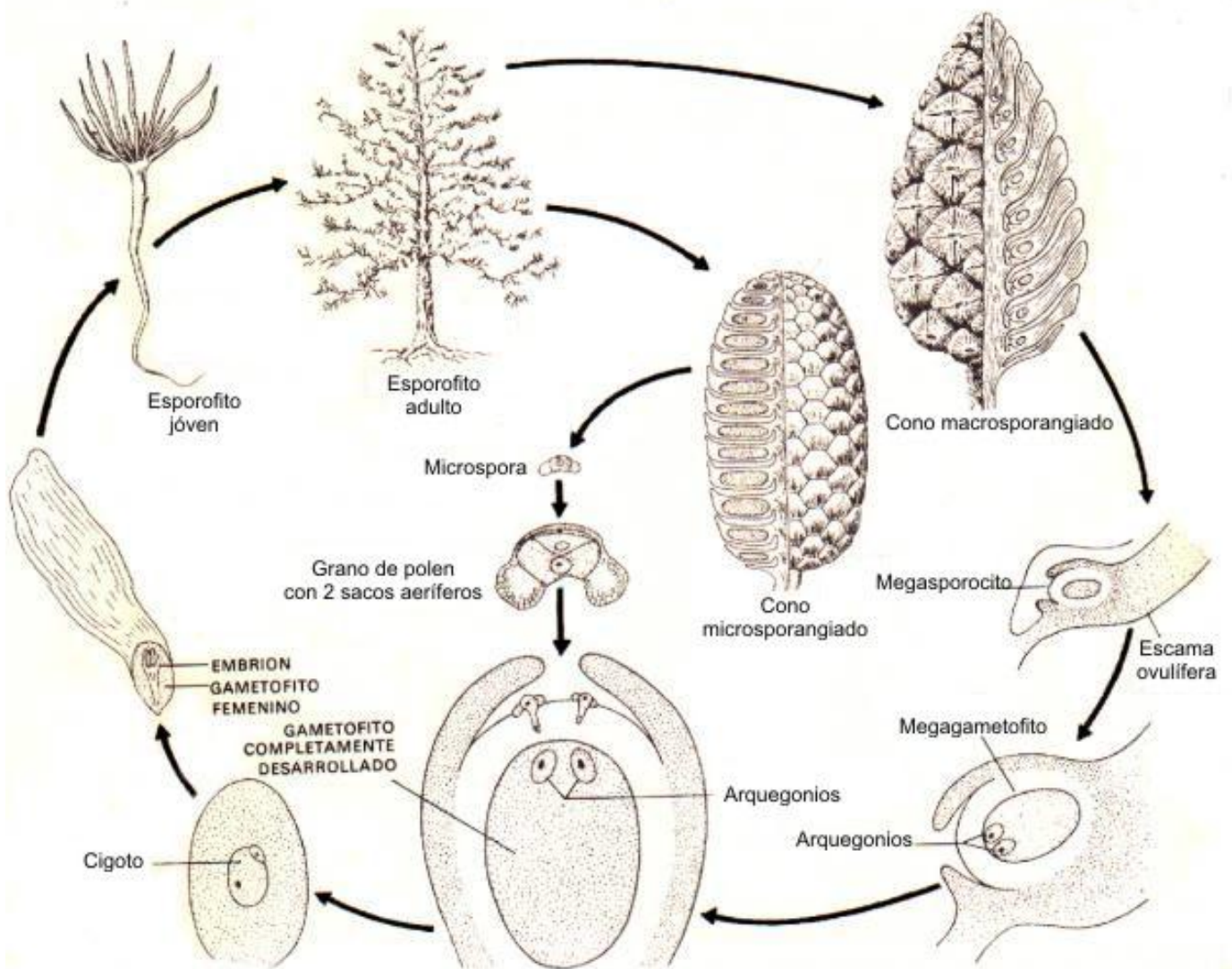
Tanto **a** como **b** son $2n$, o sea diploides. El tegumento tiene 3 capas, la capa central se endurece y actúa como cubierta seminal.

La generación gametofítica es el protalo, proporciona reservas y actúa como tejido nutritivo y alimenticio ($1n$, haploide).

Las semillas de los pinos caen en otoño dos años después de la aparición inicial de los conos y de la polinización. En la madurez las escamas del cono se separan, las semillas aladas vagan por el aire a veces a distancia considerables.

En las Coníferas el tubo polínico, aunque también es haustorial como en *Cycas* y *Ginkgo*, sirve además para transportar los gametos masculinos hasta el arquegonio.

El polen tiene sacos aéreos (*Pinaceae* y *Podocarpaceae*), y sin sacos aéreos (*Araucariaceae*, *Cupressaceae*, *Taxaceae* y *Sciadopityaceae*).



VARIANTES EN LA HISTORIA DE VIDA DE OTROS GRUPOS DE GIMNOSPERMAS

CYCADIDAE:

La reproducción de *Cycas* presenta algunas peculiaridades interesantes:

Los gametos masculinos son pluriflagelados, como los grupos de plantas inferiores por lo que se consideran primitivos.

El tubo polínico funciona como haustorios (análogos a los haustorios de los hongos parásitos). Debido a la movilidad de los gametos masculinos, en este grupo de gimnospermas, la función del tubo polínico no es propiamente de transporte, más bien parece ser nutritiva, durante su penetración digiere las células superficiales del macrosporangio formándose una cavidad encima de los arquegonios llamada cámara arquegonial; esta cámara y la cámara polínica finalmente se funden en una sola. El tubo polínico se rompe y libera los dos gametos masculinos en esa cavidad o cámara arquegonial y de allí nadan hasta los arquegonios.

Excepcionalmente se ha observado que las células del arquegonio se separan entre sí y dejan salir una porción del citoplasma de la ovocélula, que penetra en la cámara arquegonial y succiona los gametos masculinos.

Los otros procesos ocurren como en las demás gimnospermas.

El intervalo entre polinización y fertilización es de 3-4 meses.

El embrión presenta frecuentemente dos cotiledones.

En *Encephalartos* a la polinización la efectúan algunos insectos, principalmente algunos coleópteros.

GINKGOIDAE:

Ginkgo se asemeja a las cícadas por poseer gametos masculinos flagelados y porque el tubo polínico aparentemente también tiene función haustorial.

En algunos ejemplares de *Ginkgo* se ha observado una emergencia del citoplasma de la ovocélula que engloba los gametos masculinos igual que en algunas cícadas.

A medida que aumenta el tamaño del gametofito femenino, la nucela debe expandirse hacia el ápice, y forma un pico nucelar que, en un comienzo es macizo; posteriormente se inicia en su interior una cavidad lisígena que adopta forma de cono y que se denomina cámara polínica. Usualmente se forman 2 arquegonios y poco antes de que éstos completen su desarrollo, una columna de tejido gametofítico yace debajo de la cámara polínica, luego las células nucelares se desorganizan gradualmente originándose alrededor de la columna, la cámara arquegonial.

El intervalo entre polinización y fertilización es de 5 meses.

Características reproductivas peculiares y primitivas:

- Mayor número de células en sus gametofitos.
- Muchas veces los óvulos caen al suelo sin haber sido fertilizados pero con los tubos polínicos cercanos al arquegonio.
- Las células vegetativas del megagametofito son verdes y contienen clorofila a y b.

GNETIDAE:

Los procesos son similares a las Gimnospermas pero con las siguientes particularidades:

- Los tubos polínicos no son haustoriales, por lo general el tiempo de permanencia es corto y efímero.

-El embrión tiene 2 cotiledones.

- *Ephedra*:

- La cámara polínica se forma por degeneración de las células, situadas cerca de la micrópila y está poco desarrollada. En la misma se encuentra un fluido que es denso y pegajoso cuya retracción permite acercar los granos de polen al arquegonio. La formación de este fluido es cíclica, se produce a la mañana y durante el día se seca y se retrae, a la mañana siguiente vuelve a aparecer hasta que se efectúe la polinización.
- Cada óvulo (megasporangio) tiene **2 tegumentos**. Al madurar el óvulo, la parte inferior del tegumento interno se suelda a la nucela, pero la superior queda libre y se extiende formando *el tubo micropilar* que funciona como el órgano receptivo del polen.
- El megagametofito es monospórico y celular (es decir presenta divisiones celulares libres, sin formación de paredes alrededor del núcleo)
- La polinización se lleva a cabo cuando el arquegonio está totalmente formado, por esto el paso entre polinización y fecundación es breve de 10 a 15 horas.
- Los arquegonios se encuentran muy hundidos en el prótalo, tienen 40 células en el cuello (se consideran primitivos).

- *Gnetum*:

- **Cada óvulo tiene 3 tegumentos**. El tegumento interno al igual que en *Ephedra* se prolonga en un pico micropilar.

- El **gametofito es tetraspórico**, los 4 núcleos producidos por meiosis, intervienen en la formación de 1 solo gametofito.
- No presentan arquegonios y sólo se observan grupos de núcleos libres hacia el micrópilo. Algunos de los núcleos del extremo micropilar se consideran ovocélulas funcionales.
- La polinización ocurre cuando el gametofito está en estado nuclear libre.
- El **cigoto no sufre divisiones nucleares libres** como el resto de las Gimnospermas, sino que se tabica inmediatamente como ocurre en Pteridofitas y en Angiospermas.

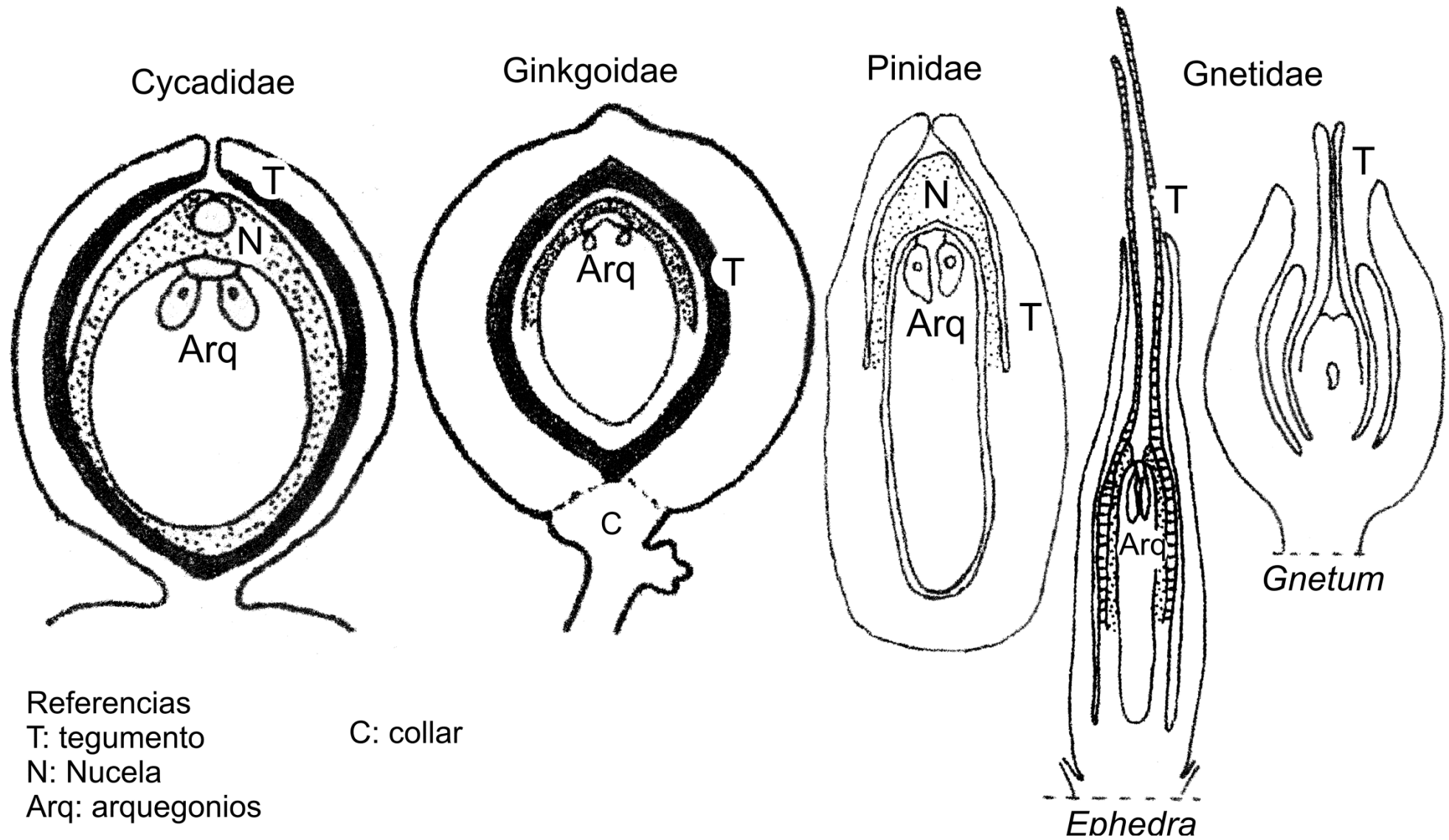
- **Welwitschia:**

- **Los óvulos constan de 2 tegumentos.**
- **El gametofito femenino es tetraspórico y no desarrolla arquegonios.** Los núcleos libre del gametofito femenino se agrupan formando células multinucleadas. Algunas de estas células emiten prolongaciones y se consideran ovocélulas. Estas prolongaciones crecen hasta encontrar el tubo polínico, se disuelven las paredes de contacto y el núcleo femenino entra en el tubo donde ocurre la fertilización, **UNICO CASO EN LAS ESPERMATOFITAS. LA FERTILIZACION OCURRE EN EL TUBO POLINICO Y NO EN EL GAMETOFITO FEMENINO.**
- El cigoto es formado, el cual con divisiones da lugar a una célula suspensora embrional y una célula embrional. La última se divide repetidamente y da lugar a células adicionales del suspensor y el proembrión entero crece hacia el gametofito femenino dentro del tubo gametofítico.

Cuadro comparativo de Reproducción

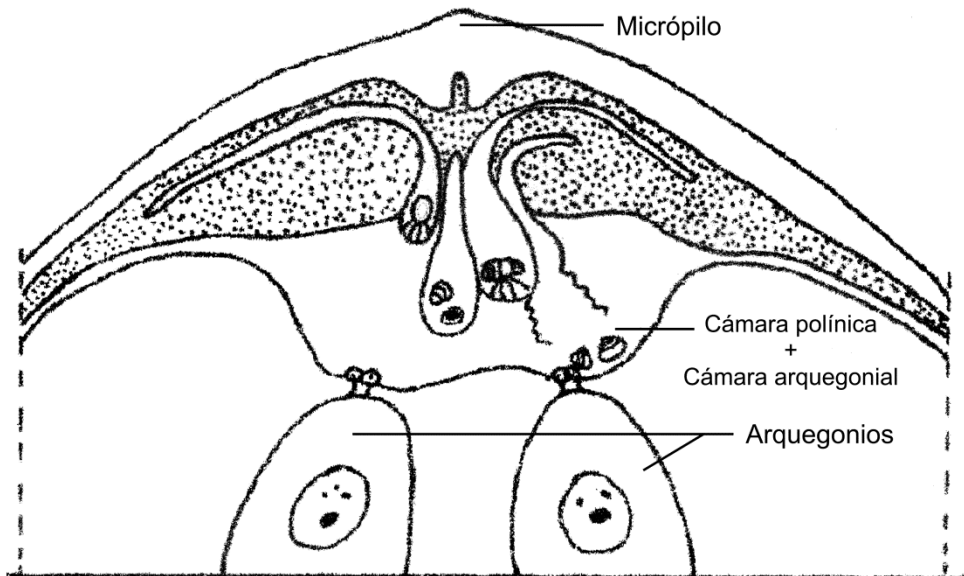
	Cycadidae	Ginkgoidae	Pinidae	Gnetidae		
Intervalo entre la polinización y fertilización	Cycas: 3-4 Meses	Ginkgo: 5 meses	Pinus: 12 a 15 meses	Ephedra: 10-15 hs.	Gnetum	Welwitschia
Función del tubo polínico	Fijación en la cámara polínica y nutrición		Transporte de las dos células espermáticas o gametas masculinas			
Gameta masculina	Gametas móviles o espermatozoides		Gametas inmóviles			
Nº de tegumentos del macrosporangio	1	1	1	2	3	2
Origen del megagametofito	Monospórico				Tetraspórico	
Arquegonios	Presentes				Ausente	
Cámara Polínica	Presente		Ausente	Presente	Ausente	
Cámara Arquegonial	Presente		Ausente			
Estado de desarrollo del macrosporangio en el momento de la polinización	Gametofito en estado nuclear libre	Macrosporangio con célula madre de macrósporas		Arquegonio formado	Gametofito en estado nuclear	
Comienzo de la embriogénesis	Divisiones nucleares libres				Estado celular	

CORTE LONGITUDINAL DE ÓVULOS (MEGASPORANGIOS)

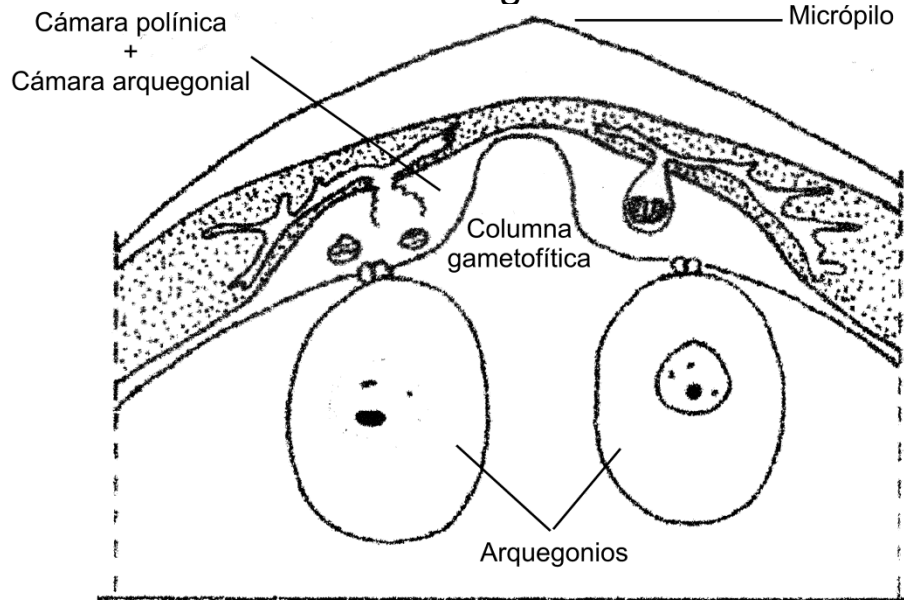


MEGAGAMETOFITOS

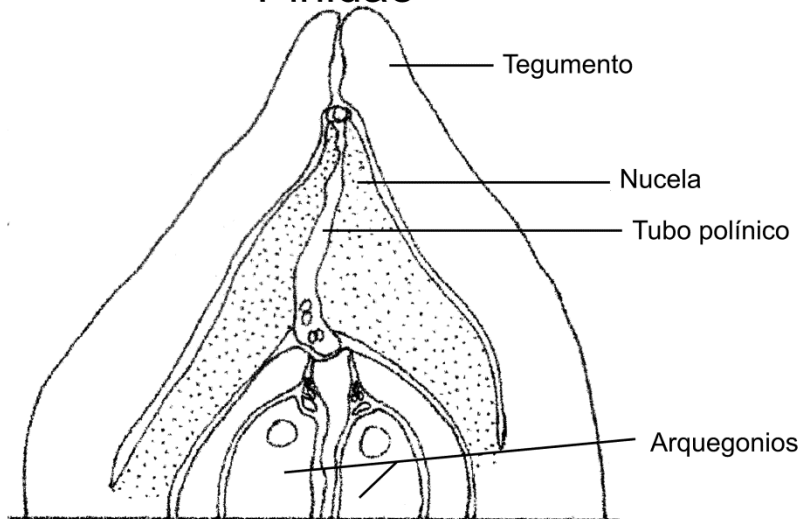
Cycadidae



Ginkgoidae



Pinidae



Gnetidae (*Welwitschia*)

