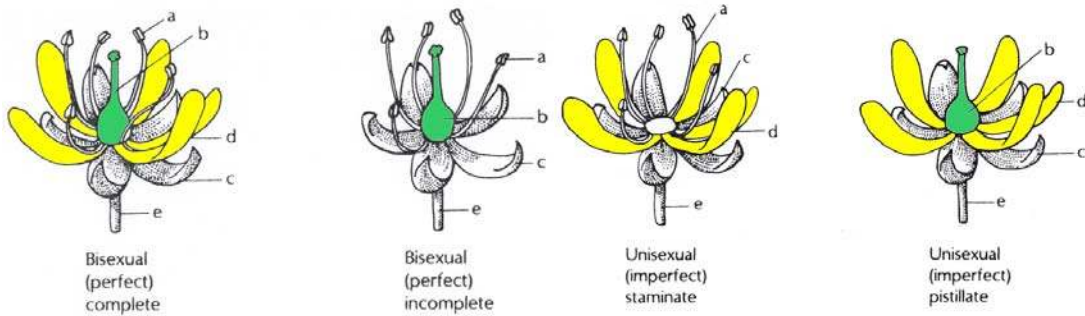


Angiospermas (plantas con flores)

Morfología floral (ir a PPT)

Una flor típica completa bisexual consta de 4 tipos de estructuras: **sépalos** (verdes, protectores), **pétalos** (vistosos y coloreados), **estambres** (estructuras masculinas, forman los granos de polen) y **carpelos** (estructuras femeninas, contienen óvulos). No todas las flores presentan todos los tipos de piezas: pueden carecer de sépalos o pétalos (bisexual incompleta), o carecer de estambres o carpelos (flores unisexuales).



De izquierda a derecha: flor bisexual completa, flor bisexual incompleta, flor unisexual (estaminada), flor unisexual (pistilada). (Graham et al. 2006)

De hecho, las flores de las angiospermas presentan una enorme variabilidad, especialmente en los siguientes aspectos:

- disposición en la planta (**inflorescencias**)
- forma
- simetría
- tipo, número, grado de soldadura y posición relativa de las piezas
- textura
- color
- olor



Diversidad floral en distintas familias de angiospermas. De izquierda a derecha y de arriba abajo: Nymphaeaceae, Papaveraceae, Caryophyllaceae, Rosaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Alismataceae, Orchidaceae.

La variabilidad en la morfología de las flores está estrechamente relacionada con adaptaciones para un transporte eficaz del polen que asegure el éxito reproductivo, es decir, adaptaciones que favorecen que el mayor número posible de óvulos se fecunde y que, por tanto, se forme el mayor número posible de semillas. Paralelamente para que un grupo de plantas tenga éxito es preciso que las semillas se dispersen, alejándose de la planta madre, y colonizando nuevas áreas. La gran variedad de modos de dispersar las semillas y/ o frutos de las angiospermas se verán más adelante.

Tanto en los aspectos referidos a la polinización como en lo que se refiere al transporte de frutos y semillas, la co-evolución de las angiospermas con los insectos y los vertebrados ha contribuido de manera notable a su rápida diversificación y expansión, da cuenta en gran medida de su mayor éxito evolutivo respecto a otros linajes de plantas terrestres.

En resumen, gran parte de la variabilidad floral está relacionada con:

- los modos de transporte del grano de polen (**polinización**) por medio del agua, viento o los animales (ver Tema 21).
- con los **mecanismos de dispersión de frutos y semillas** (ver Tema 22).

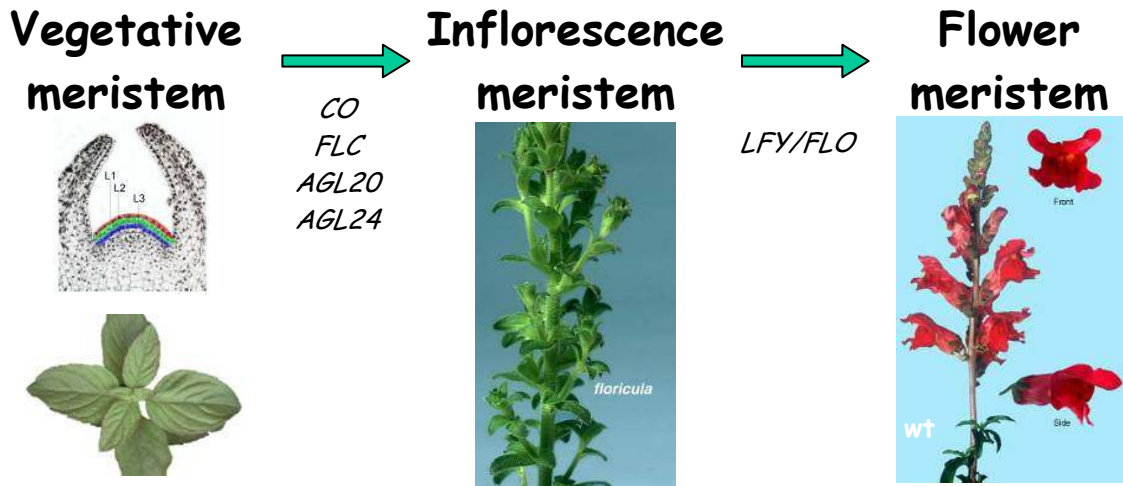
Desarrollo floral

Todos los rasgos florales mencionados están controlados genéticamente, aunque sólo en los últimos años se ha empezado a tener un conocimiento detallado de los mecanismos genéticos básicos involucrados en el desarrollo de la flor.

La flor es un eje vegetativo modificado que en lugar de hojas lleva una serie de apéndices fértiles y estériles (sépalos, pétalos, estambres y carpelos). Además las flores son determinadas, es decir, paran de crecer cuando forman los carpelos, a diferencia de lo que ocurre con los ejes vegetativos que continúan creciendo indefinidamente.

Cuando se dan determinadas condiciones externas, se activan una serie de genes que hacen que el meristemo apical del eje deje de producir en su periferia estructuras vegetativas (primordios de hojas) y comience a producir estructuras reproductivas (meristemas florales). En los meristemas florales se forman de manera secuencial y en verticilos concéntricos los primordios de los órganos florales, en primer lugar los sépalos, después los pétalos, los estambres y los carpelos (aunque a veces no es por ese orden, varía según la especie).

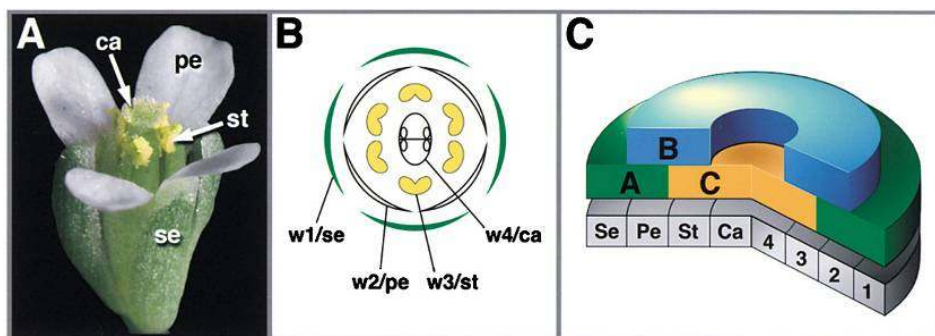
El control de la iniciación y del desarrollo floral está controlado por genes de diversas familias génicas que actúan en los meristemas reproductivos. Destacan los genes *LEAFY* y *APETALA1*, responsables de conferir identidad floral al meristemo (genes de identidad de meristemo, o *meristem identity genes*) y una serie de genes de la familia de los MADS-box que juegan un papel clave para determinar que tipo de órgano floral se forma en cada verticilo. Estos genes se denominan genes de identidad de órgano floral (*floral organ identity genes*).



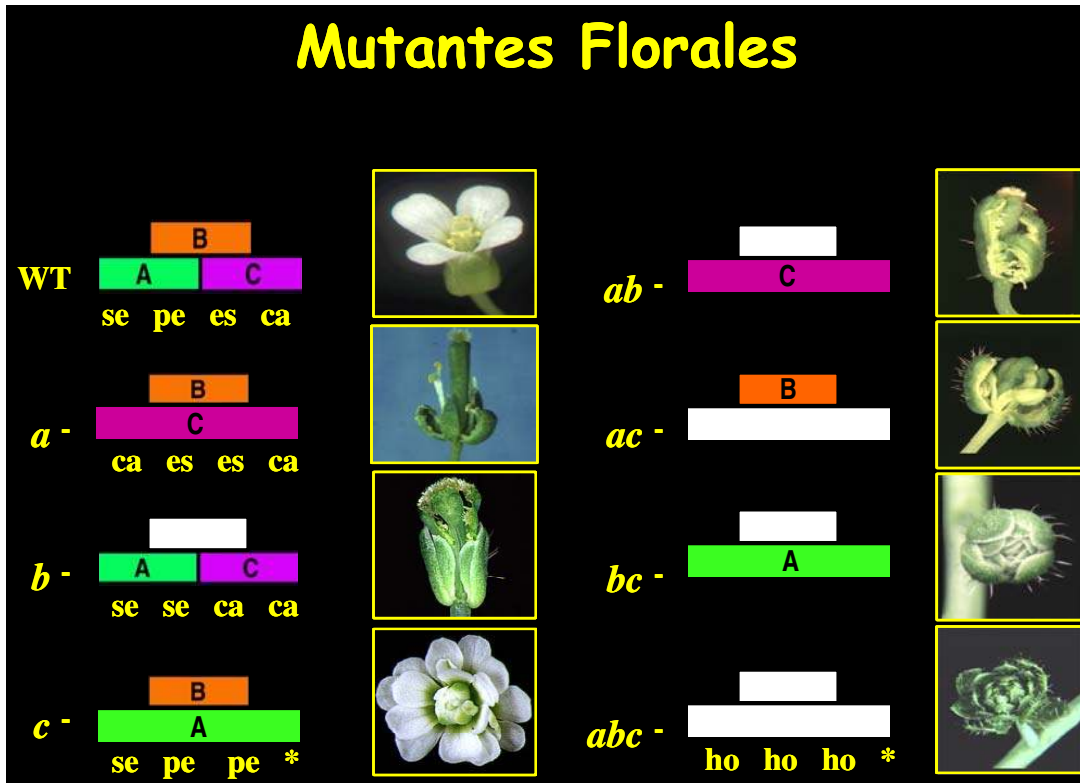
El primer modelo de desarrollo floral que se propuso es el modelo ABC. Este modelo postula que la identidad de los órganos florales es especificada por al menos tres clases de genes homeóticos, los genes tipo A, B y C. En el momento de la iniciación de órganos florales el meristemo floral se divide en tres territorios concéntricos y solapantes (A, B y C) en los que se expresan los genes responsables de determinar la identidad de los órganos florales

Los genes tipo A establecen la identidad de los sépalos, los genes A y B la de los pétalos, los genes B y C la de los estambres y los genes C la de los carpelos. La función de cada tipo de genes solapa con la función de la siguiente clase.

El modelo propone además que las funciones A y C son antagónicas de forma que al suprimir la función A (mediante mutación, por ejemplo) la función C se extiende a todos los verticilos y a la inversa, la función A se extiende a todos los verticilos cuando falta la función C.



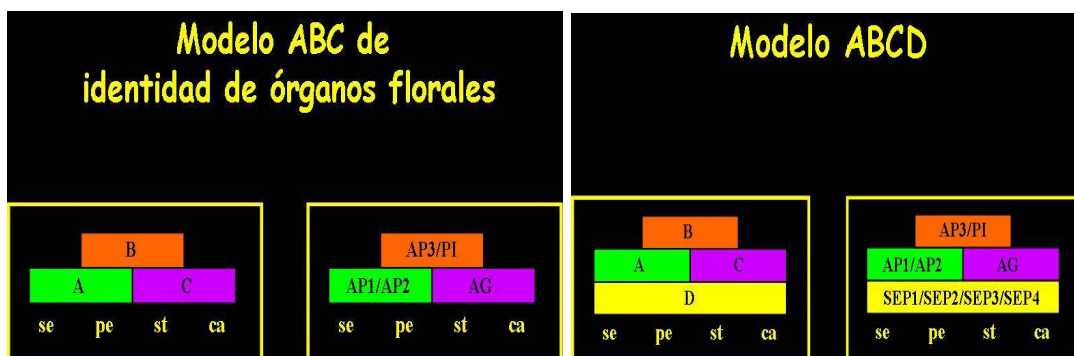
Este modelo se estableció en primer lugar en dos especies: *Arabidopsis thaliana* (una pequeña planta de la familia de la col, Brassicaceae) y *Antirrhinum majus* (boca de dragón, Scrophulariaceae). Se estudiaron plantas mutantes en las que alguno de estos genes no se expresaba, y se analizaron las variaciones que presentaban en la morfología floral. Por ejemplo, el mutante *apetala2* carece del verticilo de sépalos y en su posición presenta carpelos.



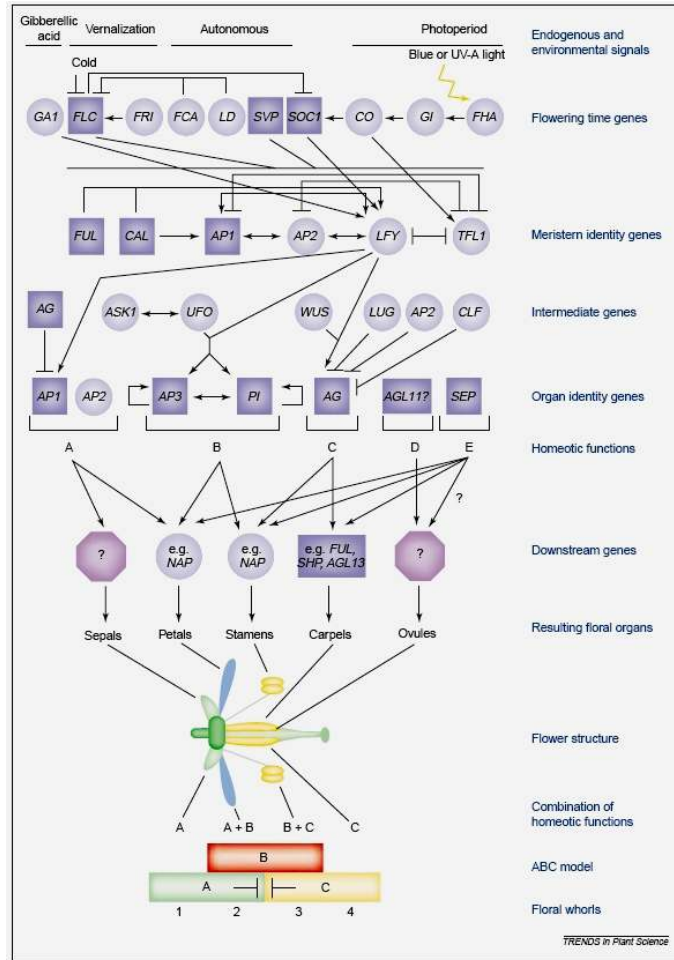
Planta normal (wild type) de *Arabidopsis* y mutantes para los genes de identidad de órgano floral. De arriba abajo, izquierda, (WT) = *wild type*, (a⁻) = mutante en los genes tipo A, carece de sépalos y pétalos, (b⁻) mutante en genes tipo B, carece de pétalos y estambres, (c⁻) mutante en genes tipo C, carece de estambres y de carpelos. Derecha, dobles (ab⁻, ac⁻, bc⁻) y triple (abc⁻) mutantes. Este último carece de piezas florales, y en su lugar presenta hojas *

Estudios posteriores han demostrado que los patrones de expresión y la función de estos genes son similares (están conservados) en la mayoría de las dicotiledóneas avanzadas, aunque en grupos primitivos parecen intervenir además otros genes.

En la actualidad se sabe que los procesos involucrados en la formación de las flores son complejos y se han propuesto modelos más complejos (por ejemplo, el modelo ABCD) pero, en cualquier caso, la proposición del modelo ABC proporcionó un fuerte impulso a los estudios del control genético y molecular del desarrollo floral.



Los genes tipo A - APETALA1 (AP1) y APETALA2 (AP2) - controlan la formación de sépalos y pétalos. Los genes tipo B - APETALA3 (AP3) y PISTILLATA (PI) - controlan pétalos y estambres. El gen tipo C - AGAMOUS - controla la formación de estambres y carpelos.



Soltis, D.E. et al. (2002) Missing links: the genetic architecture of flower and floral diversification. *Trends Plant Sci.* 7, 22–31

Inflorescencias

Ya que la función principal de la flor es que ocurra la polinización y gran parte de los polinizadores son animales, puede parecer óptimo que una planta tenga grandes flores que puedan ser vistas fácilmente. Sin embargo, producir grandes flores, con grandes sépalos y pétalos, tiene un elevado coste para la planta. Además las flores grandes atraen no sólo a los polinizadores sino también a otros herbívoros, interesados en consumir los óvulos y los granos de polen ricos en proteínas. En la evolución de las angiospermas se han seleccionado diversos modos para lograr un balance adecuado entre la necesidad de 'anunciarse' (para ser vistos por los polinizadores), la necesidad de evitar grandes riesgos para las estructuras reproductoras, y la reducción del gasto de materiales y energía.

Una de las formas de lograr este equilibrio, es producir numerosas flores pequeñas sobre un conjunto de ramas próximas, es decir, agrupar las flores en **inflorescencias**. La inflorescencia en conjunto da una buena señal visual a los polinizadores y si algún animal ataca la planta hay más probabilidades de que al menos parte de las flores no resulten dañadas.

La formación de inflorescencias tiene otras ventajas. La planta puede controlar el momento de iniciación, maduración y apertura sucesiva de las flores. De este modo aunque la duración de una flor individual sea muy corta, el periodo en el que hay flores abiertas se alarga y se logra una mejor coincidencia con el momento óptimo de actividad de los polinizadores. En clase veremos ejemplos variados de los distintos tipos de inflorescencias.

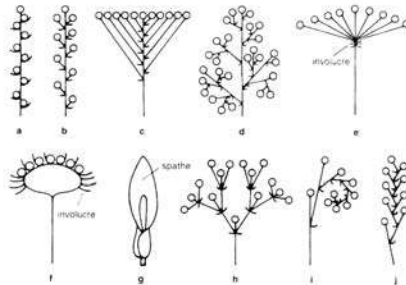


Fig. 4.19. Inflorescencias: a, spike; b, raceme; c, corymb; d, panicle; e, umbel; f, capitulum; g, spadix with spathe; h, biparous cyme; i, scorpioid unisporous cyme; j, helicoid unisporous cyme. Drawings reproduced from *Flore de la Suisse* (1989), D. Aeschmann and H.M. Burdet. Grati with authorization from the authors and the publisher.

Polinización (ir a PPT)

La polinización consiste en el transporte del grano de polen desde el estambre de una flor hasta el gineceo (de la misma o distinta flor). Es decir, acerca los gametos masculinos (dentro del grano de polen) hasta las proximidades de la parte femenina de la planta (en concreto hasta el estigma). Según el vector que intervenga en el transporte se habla de: **anemofilia** (mediante el viento), **zoofilia** (por animales) e **hidrofilia** (por agua).

1. Polinización por el viento: **anemofilia**

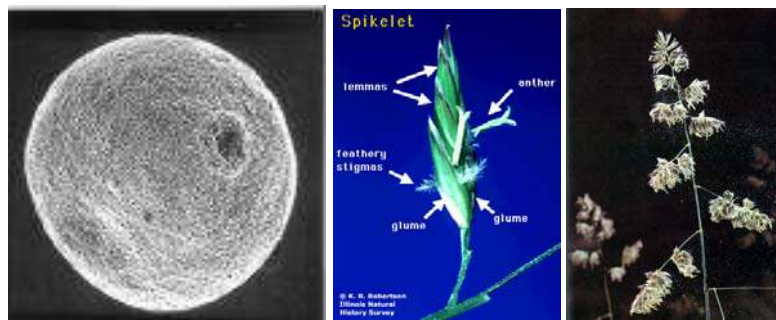
Las **plantas anemófilas** presentan frecuentemente un conjunto de rasgos como:

- Aparición de las flores antes que las hojas (especialmente en caducifolios)
- Flores con sépalos y pétalos muy reducidos
- Estambres en amentos colgantes, o con largos filamentos
- Estigmas grandes, plumosos, sobresaliendo de la flor
- Producción de grandes cantidades de polen
- granos de polen ligeros, de pared lisa, que se mantienen flotando en el aire largas distancias

Hay que tener en cuenta que la probabilidad de que un grano de polen transportado por el viento se deposite en el estigma de otra flor de la misma especie es muy baja. Todos los rasgos señalados tienden a contrarrestar esta baja fiabilidad del viento como transporte específico del grano de polen. Cabe destacar que no sólo algunas angiospermas presentan este tipo de polinización (y se enfrentan a ese problema). La mayoría de las gimnospermas actuales son anemófilas.

Las plantas anemófilas liberan gran cantidad de polen al aire. Algunas especies provocan reacciones alérgicas (rinoconjuntivitis, fiebre del heno) a personas sensibilizadas o con problemas respiratorios. Algunas de las angiospermas que causan más reacciones alérgicas son las gramíneas (Poaceae), *Plantago* (Plantaginaceae) *Parietaria* (Urticaceae), *Chenopodiaceae*, *Artemisia* (Asteraceae), y el olivo (*Olea*,

Oleaceae).



Las gramíneas (Poaceae) son responsables de muchas de las alergias al polen (fiebre del heno). Los granos de polen de las gramíneas se distinguen fácilmente por presentar un solo poro (izquierda), Las flores se agrupan en espiguillas (centro) y tienen estambres y estigmas que sobresalen de las flores. Las espiguillas se agrupan en inflorescencias complejas (derecha).

2. Polinización mediante el agua: **hidrofilia**

Este tipo de polinización se da en plantas acuáticas que viven total o parcialmente sumergidas. No es un modo muy frecuente de polinización pero se conocen unos 31 géneros de 11 familias distintas. Es decir, parece que este tipo de polinización ha surgido independientemente en distintos grupos de angiospermas, que habían adoptado secundariamente un modo de vida acuático. Las plantas hidrófilas tienen estrategias complejas para conseguir que los granos de polen alcancen los estigmas de otra flor.

3. Polinización por animales: **zoofilia**

El transporte del polen por animales (insectos, mamíferos y aves) requiere que la planta presente

- señales visuales (colores, marcas, dibujos), químicas (olores) para anunciarse y ser reconocible
- algún tipo de recompensa para el animal que visita la planta: alimento (polen, néctar), u otras sustancias (aceites) que puedan interesar al animal. El proporcionar una recompensa asegura la fidelidad del animal, de modo que le interese visitar regularmente determinado tipo de flores, y por tanto realice el transporte de polen entre plantas de la misma especie.

En este aspecto, existe todo tipo de variantes: plantas que tienen diferentes polinizadores; plantas con polinizadores específicos; animales especializados exclusivamente (o casi) en determinadas flores; y animales capaces de polinizar flores de diferentes especies.

- granos de polen que se adhieran a los polinizadores
- flores de tamaño y forma adecuadas para que el animal pueda recolectar el polen y las recompensas



Muchos tipos de animales polinizan las flores. Las plantas con polinizadores específicos presentan todo un conjunto de rasgos en la flor, que reflejan su adaptación a ese sistema de polinización. Es lo que se denomina **síndromes florales de polinización**. Los más marcados se dan en la:

- Polinización por insectos: entomofilia
escarabajos: **cantarofilia**
abejas: **melitofilia**
mariposas diurnas y polillas: **psicofilia**
dípteros (moscas): **miofilia** Polinización por aves: **ornitofilia**
- Polinización por murciélagos: **quiropterofilia**
- Polinización por otros mamíferos: lemures, ratones

Referencias

- Coen, E.S. & Meyerowitz E.M. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 353, 31-37.
- Douglas E. Soltis et al. 2002. Missing links: the genetic architecture of flower and floral Diversification Floral Genome Project Research Group. *TRENDS in Plant Science* 7 (1): 22-31.
- Espinosa-Soto, C., Padilla-Longoria, P. & Alvarez-Buylla, E.R. 2004. A gene regulatory network model for cell-fate determination during *Arabidopsis thaliana* flower development that is robust and recovers experimental gene expression profiles. *Plant Cell* 16: 2923-2939
- Graham, L., Graham, J.M. & Wilcox, L.W. 2006. *Plant Biology*. Capítulo 23: Angiosperm diversity and reproduction. Capítulo 24: Flowering plant and animal coevolution.
- Ingrouille, M.J. & Eddie, B. 2006. *Plants: evolution and diversity*. Capítulo 4. Sex, multiplication and dispersal.
- Mauseth, J.D. 1995. *Botany. An introduction to Plant Biology*. Capítulo 9: Flowers and reproduction.
- Jack, T. 2004: Molecular and genetic mechanisms of floral control. *Plant Cell* 16, S1-S17.