

ROB KESSELER Y WOLFGANG STUPPY

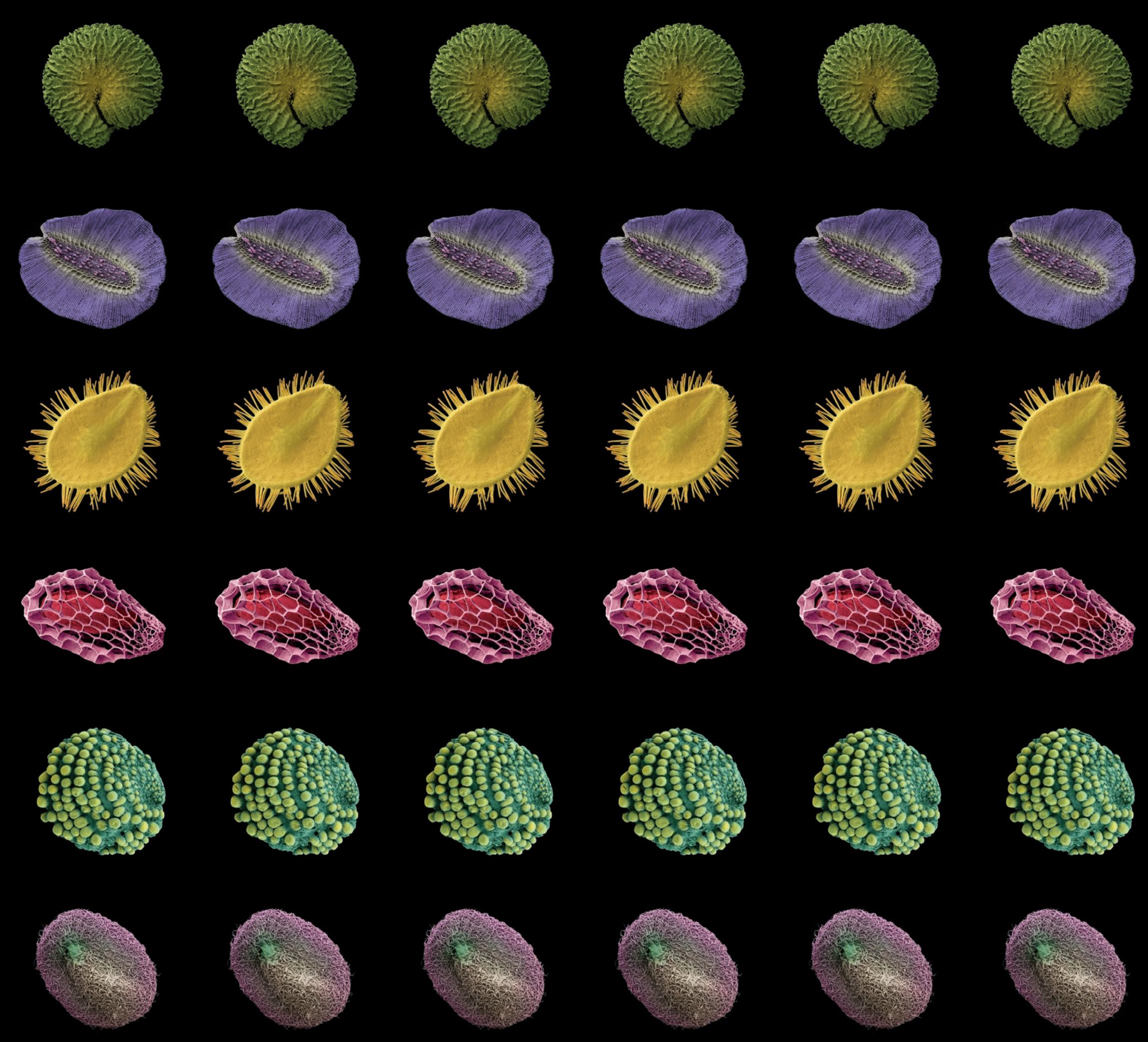
SEMILLAS

LA VIDA EN CÁPSULAS DE TIEMPO



T

CLH



SEMILLAS



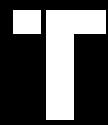
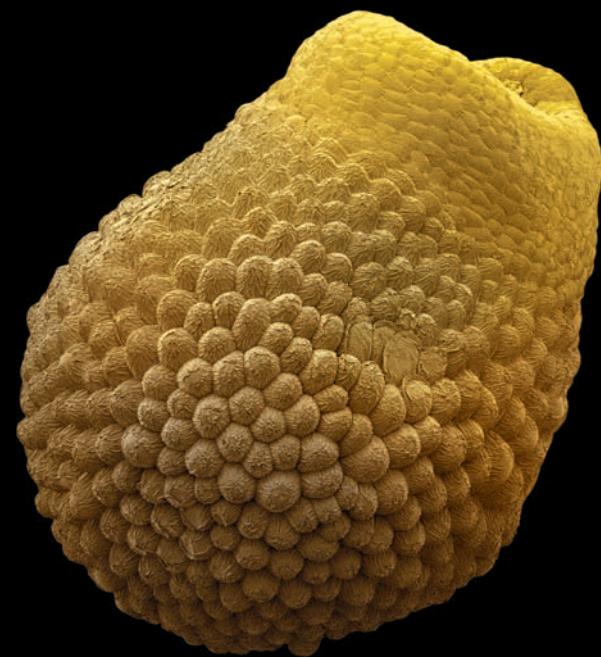


SEMILLAS

LA VIDA EN CÁPSULAS DE TIEMPO

Rob Kesseler y Wolfgang Stuppy

Editado por Alexandra Papadakis



En memoria de mi querido profesor Heribert Huber (1931-2005), quien plantó la semilla que dio origen a este libro.
Wolfgang Stuppy, Kew and Wakehurst Place, febrero de 2006

En memoria de George Busby (1926-2005), artista, mentor y amigo que me puso en el camino.
Rob Kesseler, Londres, febrero de 2006

Agradecimientos

La creación del presente libro necesitó no solo de dos autores, una diseñadora brillante como Alexandra Papadakis, y un editor visionario como Andreas Papadakis, sino también de muchos colegas, amigos y compañeros que contribuyeron de muchas maneras diferentes. Queremos agradecer al profesor Sir Peter Crane, director del Real Jardín Botánico de Kew, su estímulo y apoyo a lo largo de la realización de este proyecto. Agradecemos al personal del Real Jardín Botánico de Kew, particularmente a la sección de micromorfología, a todos los miembros del departamento de Conservación de Semillas y los numerosos colaboradores del Millennium Seed Bank Project de todo el mundo, quienes han contribuido con la extraordinaria colección que aportó las bases para este libro. El Millennium Seed Bank Project está financiado por la UK Millennium Commission y el Wellcome Trust. El Real Jardín Botánico de Kew recibe una subvención anual del UK Department of Environment, Food and Rural Affairs.

El Real Jardín Botánico de Kew

El Real Jardín Botánico de Kew es al mismo tiempo una organización de renombre científico mundial y una gran atracción para los turistas. Más de un millón de personas al año exploran este Patrimonio Mundial; 132 hectáreas de jardines imponentes con seis invernaderos, un lago y estanques, una galería de pintura victoriana y un museo. En su trastienda esconde importantes colecciones de plantas vivas, un herbario de renombre mundial y programas globales de investigación que dan a conocer la biodiversidad y el trabajo de conservación de plantas en todo el mundo. Alrededor de 150.000 niños visitan Kew cada año y muchos estudiantes de horticultura se forman en su renombrada escuela.

Publicado originalmente en inglés en 2006
con el título *Seeds – Time capsules of life*
por Papadakis Publisher, Kimber Studio, Winterbourne, Berkshire, GB
Ed. orig.: Sheila del Vallée y Sarah Roberts
www.papadakis.net

© 2006, 2009 Rob Kesseler, Madeline Harley y Papadakis Publisher
© de esta edición: CLH / Turner, 2012

ISBN: 978-84-9394-784-2
D.L.: M-16811-2012

Reservados todos los derechos.
Esta publicación no puede ser reproducida ni en todo ni en parte
ni por ningún medio sin la autorización previa por escrito de la editorial.

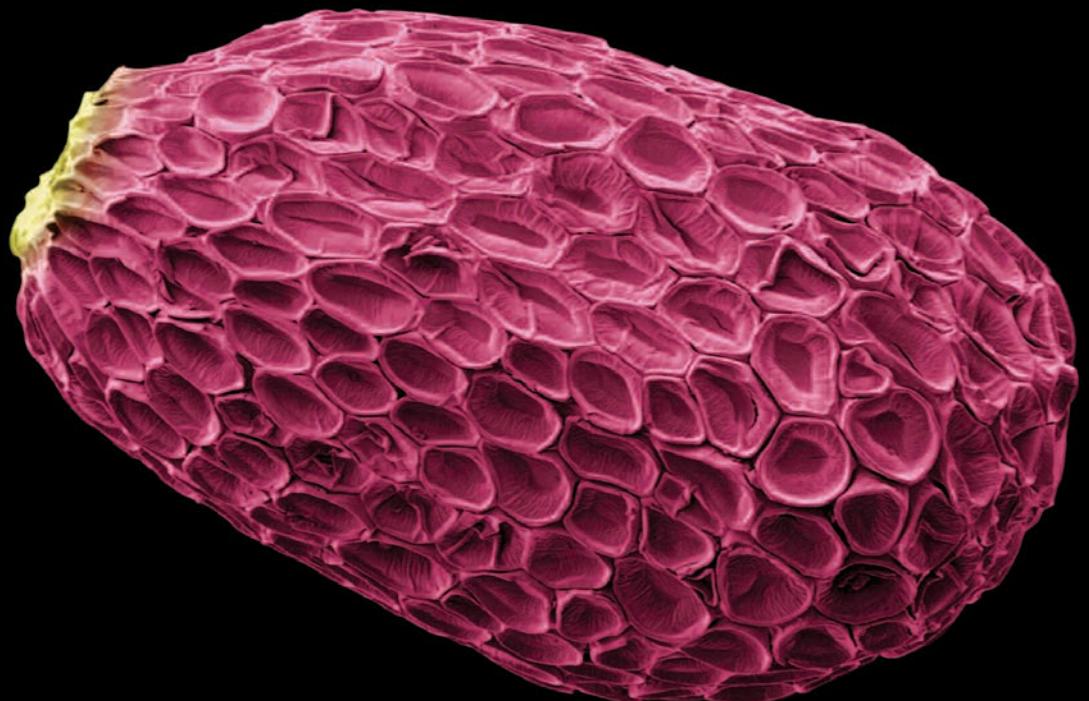
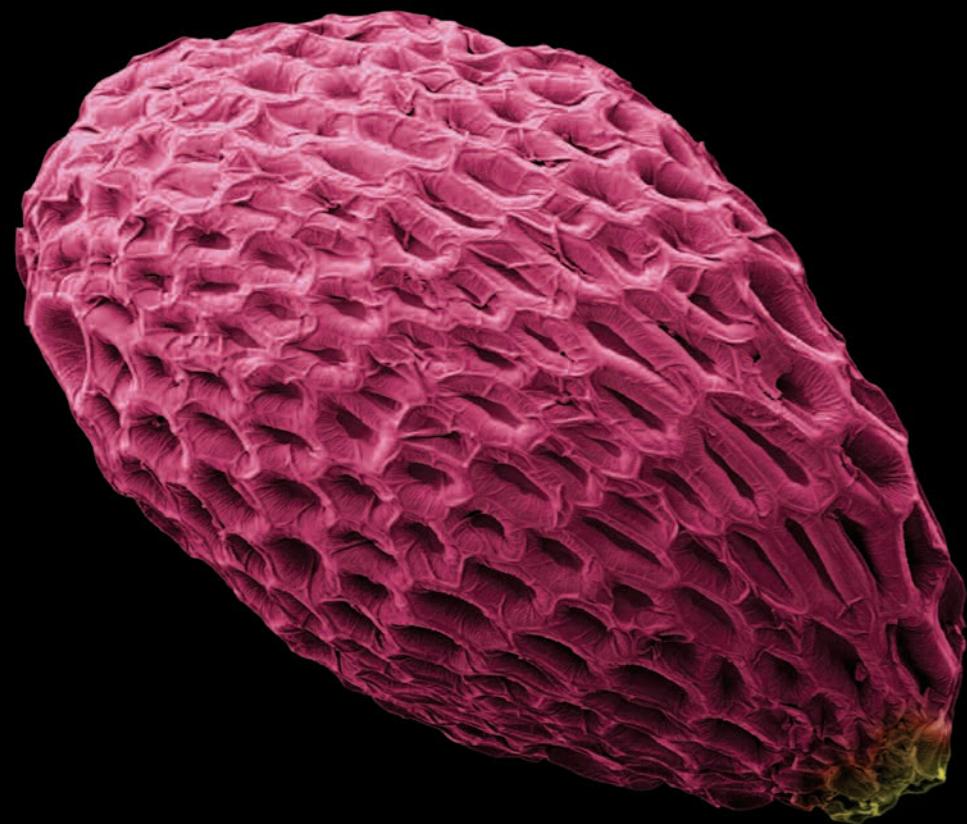
Diseño: Alexandra Papadakis
Maquetación: Inés Atienza

Traducción: Ricarda Riina

página 1: *Castilleja exserta* ssp. *latifolia* (Orobanchaceae) – recolectada en California, EE UU – semilla; 1,9 mm de largo

página 2: *Ariocarpus retusus* (Cactaceae) – espécimen en flor; crece lentamente, no tiene espinas y es más parecido a un agave; una de las plantas más carismáticas de México, buscada ávidamente por coleccionistas

página 3: *Ariocarpus retusus* (Cactaceae) – semilla; 1,5 mm de largo



Erica cinerea (Ericaceae) – brezo; recolectada en el Reino Unido; semilla; 0,7 mm de largo

CONTENIDO

9 **Presentación**

11 **Introducción**

15 **Semillas – La vida en cápsulas de tiempo**

19 **¿Qué es una semilla?**

23 **Evolución de la semilla**

33 **Semillas desnudas**

43 **La poderosa revolución de la flor**

90 **La dispersión de frutos y semillas**

162 **Viajar en el tiempo y el espacio**

173 **Millenium Seed Bank Project**

177 **Un proyecto arquitectónico**

191 **Fitopia**

257 **Apéndices**

258 **Glosario**

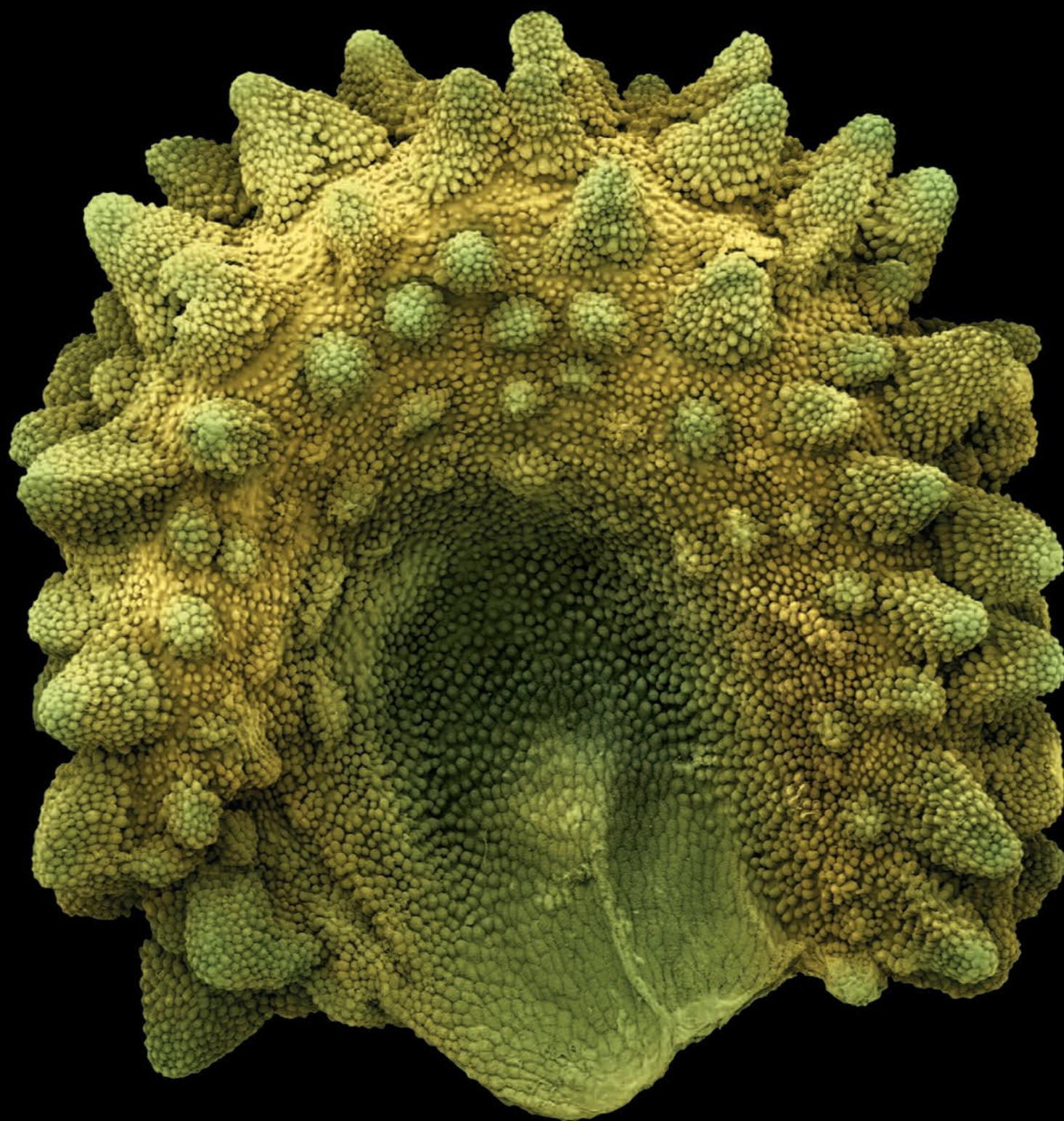
261 **Bibliografía**

262 **Índice de las plantas ilustradas**

264 **Notas**

264 **Agradecimientos**

265 **English texts**



Thamnosma africanum (Rutaceae); recolectada en Sudáfrica – semilla; las razones de las extrañas ornamentaciones de la superficie son desconocidas; 2 mm largo

PRESUPUESTO

*Si se siembra la semilla con fe y se cuida con perseverancia,
solo será cuestión de recoger sus frutos*

Thomas Carlyle

En los primeros años del siglo XIX, el Romanticismo europeo reformuló las relaciones entre el hombre y la naturaleza, asumiendo que cualquier intento de dominio estaba abocado al fracaso. La naturaleza se reveló grandiosa, desbordada, inaprensible, caótica. A partir de entonces, el hombre se consideró parte de un todo extraordinario. En el terreno de las ciencias, esa creencia en la unidad y totalidad del mundo material generó la idea de que en cada parte de la naturaleza podía intuirse el todo.

El libro *Semillas. La vida en cápsulas de tiempo*, segunda publicación de la serie que desde el Grupo CLH iniciamos el año pasado, se ocupa de esas pequeñas partes de la naturaleza, a veces microscópicas, que nos permiten intuir, y asombrarnos ante el todo.

Las magníficas ilustraciones que protagonizan este libro desvelan la complejidad y capacidad de las semillas, elementos esenciales para la proliferación de la naturaleza.

De haber podido contemplar estas imágenes, los abrumados artistas románticos se habrían dado cuenta de que las pequeñas partes que componen la naturaleza no son en absoluto caóticas. Las semillas son estructuras de una sofisticación sorprendente, cuyo descubrimiento desvela la absoluta perfección y precisión de lo natural.

Tal y como reza el título de esta publicación, las semillas, de una diversidad de formas y tamaños casi ilimitada, son verdaderas cápsulas de tiempo, capaces de viajar miles de kilómetros y, de ser necesario, esperar cientos de años antes de germinar. Empaquetada en cada semilla está la información genética completa y necesaria para generar una nueva planta: en definitiva, su objetivo no es otro que la vida.

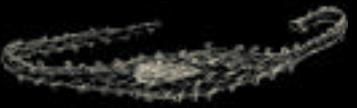
El Grupo CLH lleva más de ochenta años dedicándose al almacenamiento, transporte y distribución de combustibles, labor en la que aspira a la máxima eficiencia y calidad. No es casualidad que una compañía como la nuestra, comprometida con el desarrollo sostenible y la conservación del entorno natural, se fije en los sofisticados mecanismos que alberga la naturaleza, porque consideramos que tenemos mucho que aprender de sus procesos.

Desde hace varios años, el Grupo CLH publica libros centrados en las particularidades del medio ambiente con la intención de divulgar su riqueza biológica y contribuir a su conocimiento y protección, como parte de nuestro compromiso de responsabilidad social.

Con la publicación de *Polen*, *Semillas* y el próximo año *Frutas*, queremos dar un paso más allá. Estos libros de exquisito diseño incorporan una nueva técnica fotográfica que nos permite acceder a la belleza oculta y extraña de las plantas. Una visión privilegiada de las pequeñas partes que componen el todo; ese todo que debemos cuidar con perseverancia.

José Luis López de Silanes
Presidente Ejecutivo de CLH





INTRODUCCIÓN

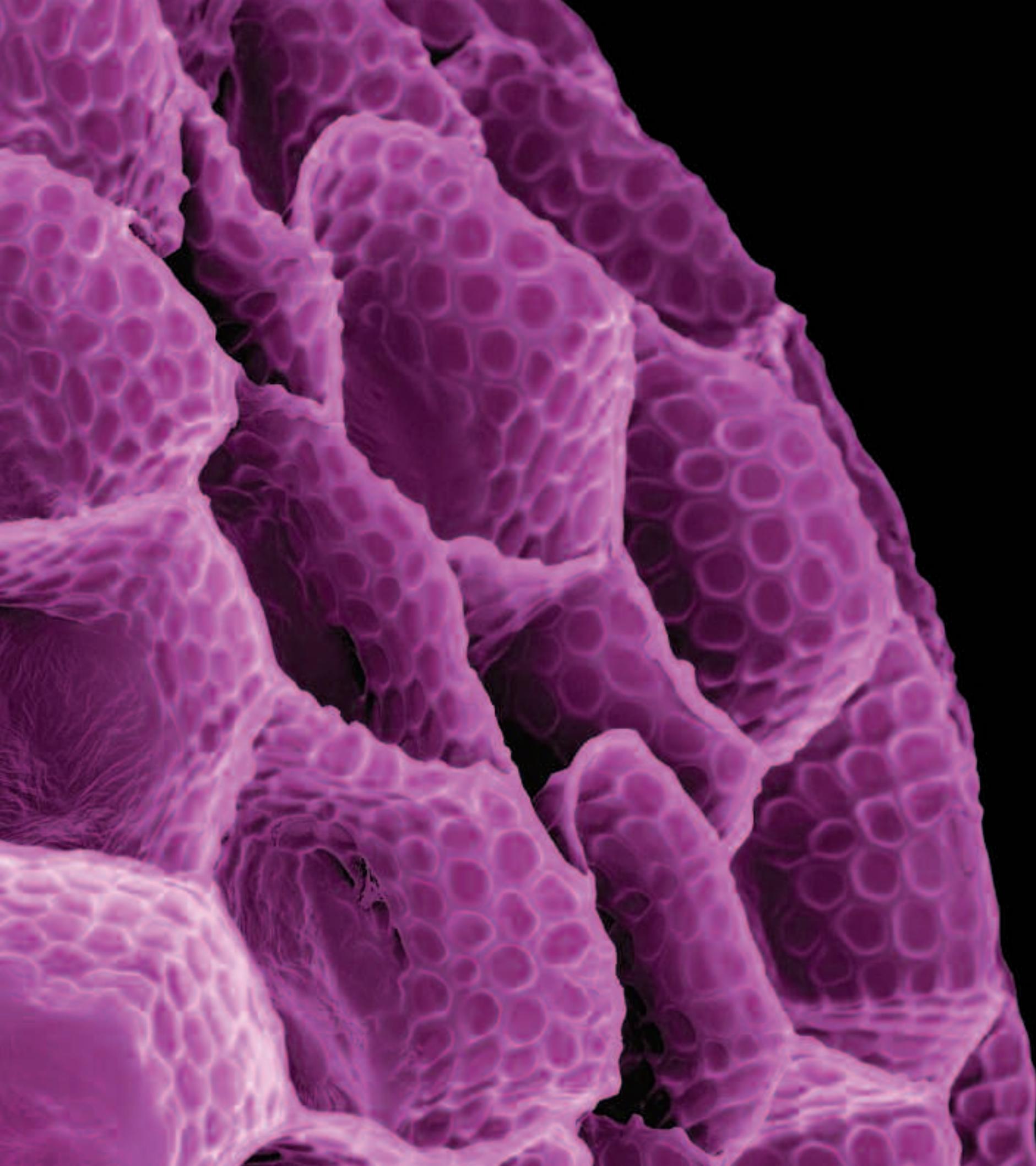
En 2008, Sarah Sallon y sus colaboradores anunciaron en la revista *Science* que habían logrado germinar una semilla de palmera datilera (*Phoenix dactylifera*), rescatada de la fortaleza de Masada, cerca del mar Rojo, donde los romanos sitiaron a un grupo de judíos hace más de 2.000 años. No era el primer anuncio de la germinación de semillas de cientos de años de antigüedad pero este estudio tenía una especial fiabilidad porque la edad, datada por radiocarbono, se determinó directamente a partir de las semillas y no de otros materiales presentes en el yacimiento. Las semillas pueden, pues, viajar en el tiempo.

Las semillas también viajan, claro está, a través del espacio. Hay tantos ejemplos que es difícil elegir. Las islas oceánicas, por ejemplo, que son de origen volcánico -como Hawái, Canarias o las Galápagos- se colonizaron con semillas que fueron llegando de los continentes salvando la barrera geográfica marina que las separaba. Es decir, el hecho de que las islas oceánicas no sean hoy desiertos es prueba de que las plantas, y específicamente sus vehículos, las semillas, se desplazan a través del espacio. Cada ejemplar del árbol del cielo (*Ailanthus altissima*), originario del este de China, puede producir más de 300.000 semillas aladas cada año; lo que unido a su activa producción de chupones (vástagos aéreos) a partir de raíces explica que se considere una de las especies más invasoras.

Las semillas alimentan a los humanos y a otros animales. Son de hecho la fuente de alimentación básica y, en ciertos lugares y épocas, incluso exclusiva de millones de humanos. La agricultura posibilitó el desarrollo de las civilizaciones gracias a una disponibilidad mayor de carbohidratos en los grupos humanos sedentarios con respecto al modelo previo de cazadores-recolectores. El aumento drástico de la capacidad de carga de los ecosistemas humanos no nómadas, concomitante con la producción agrícola, y la diferenciación de funciones en las sociedades, fue posible con semillas de unas pocas especies de cereales. Jared Diamond, en su libro *Armas, gérmenes y acero* -con el que obtuvo un premio Pulitzer en 1998- argumentaba que el destino de las distintas civilizaciones estuvo determinado por la disponibilidad de buenas especies susceptibles de ser domesticadas, entre ellas muy especialmente las de plantas. Llevando el razonamiento un poco más allá, las semillas de unas pocas especies han hecho posible que la humanidad haya llegado hasta donde está hoy.

Y si hablamos de la conservación de la biodiversidad vegetal, en concreto de especies que nos proporcionan servicios ecosistémicos vitales o que, simplemente por razones éticas, deberíamos proteger, las semillas también son el núcleo de la mejor solución que no sea conservar los propios ecosistemas: los bancos de germoplasma. Gracias a la naturaleza de las semillas es posible conservarlas casi indefinidamente con unas condiciones de baja temperatura y, sobre todo, baja humedad que se alcanzan en instalaciones no especialmente sofisticadas. Por eso no es extraño que haya dos grandes proyectos en marcha que explícita o

Antirrhinum coulterianum (Plantaginaceae) – boca de dragón; recolectada en California – vista polar (chalazal) de la semilla – las semillas de esta hierba anual no muestran ninguna adaptación obvia para su dispersión; semilla de 830 µm ancho



Digitalis purpurea (Plantaginaceae) – dedalera; recolectada en el Reino Unido – semilla de 1,3 mm de largo y detalle de la cubierta seminal



implícitamente se han denominado arcas de Noé de las semillas. Por un lado, la iniciativa e instalaciones del Jardín Botánico de Kew (el mismo que ha editado la versión original del libro que les presento) el “Millennium Seed Bank” de Wakehurst Place, cuyo objetivo declarado es preservar el 25% del total de especies de plantas del mundo en ese banco en 2020. Por otro, el que lanzó el gobierno noruego en el archipiélago de Svalbard, excavado en el permafrost de esas islas del océano Ártico.

En definitiva, el papel de las semillas en la historia, la realidad actual y en la supervivencia futura de nuestra especie es simplemente abrumador. Que no estemos recordando permanentemente lo que debemos a estos órganos solamente es explicable por esa característica humana de olvidarse y dar por sentado todo lo que va consiguiendo al poco de lograrlo. Estamos seleccionados evolutivamente para concentrarnos en los cambios que son los que representan amenazas o ventajas potenciales. De la “tierra conquistada”, nos olvidamos.

La semilla es uno de los mayores inventos de la evolución orgánica; un órgano que materializa la tendencia que tiene toda especie -de cualquier grupo de organismos del árbol de la vida- a colonizar nuevos territorios y extender de esa manera su área de distribución. Un órgano que, junto con el polen, representa la única fase que puede desplazarse en el ciclo vital de una planta pero que, a diferencia de este, lleva toda la información genética. Sus ventajas se derivan del hecho de que es un óvulo fecundado, un embrión, con su crecimiento detenido y con sustancias de reserva para las primeras fases de la germinación; por tanto, listo para continuar el desarrollo hasta un individuo adulto si se dan las circunstancias adecuadas. También es económico desde el punto de vista energético para la planta porque la semilla no se desarrolla a menos que el óvulo correspondiente haya sido fecundado, con lo cual no invierte en sustancias de reserva que se desperdiciarían.

Este libro, además de unos textos cuidados, científicamente rigurosos y exhaustivos, ofrece una panorámica visual de la increíble variedad de formas y ornamentaciones de este órgano vital para las plantas. Sigue la pauta del libro *Polen* esto es, textos cuidados e imágenes espectaculares -principalmente obtenidas al microscopio electrónico de barrido- a las que se ha añadido un tratamiento de color para realzar las estructuras, en muchos casos inspirado en los propios colores de las flores de la especie a la cual pertenece cada semilla. La belleza y diversidad de las formas que se descubren en estas macrofotografías es tal que invita a la reflexión. Podría pensarse que esa variedad de estructuras responde a presiones adaptativas que han forzado la selección de formas que favorecen la dispersión de acuerdo con el nicho ecológico de la especie en cuestión. Pero no es solo eso. La historia evolutiva es crucial y condiciona la forma que puede llegar a desarrollarse por selección. Las especies heredan formas de sus antepasados en cada uno de sus órganos y las innovaciones en los diseños tienen que partir de ellas.

Como botánico, a menudo doy por sentado que la variedad de estructuras biológicas son conocidas por los ciudadanos en general. La constatación de que no suele ser así es un estímulo constante para dar a conocer facetas poco conocidas del mundo de las plantas, algo que constituye una de las misiones, en el campo educativo, del Real Jardín Botánico (CSIC). Este libro es un ejemplo ideal de cómo abrir una ventana a un mundo que la mayoría de los ciudadanos desconocen. Es tan fácil maravillarse ante las semillas que uno no sabe si es más atractiva la variedad y belleza de diseños o la elegancia y eficacia funcional que representa para las especies de plantas que las portan. Les invito a que disfruten con este magnífico libro que explora las increíbles formas de estas viajeras en el espacio y en el tiempo.

Gonzalo Nieto Feliner
Director del Real Jardín Botánico de Madrid (CSIC)





LA VIDA EN CÁPSULAS DE TIEMPO

ROB KESSELER Y WOLFGANG STUPPY

Paulownia tomentosa (Paulowniaceae) – paulonia imperial; nativa de China – semilla con un ala lobada periférica que ayuda a la dispersión por el viento; 4,4 mm de largo

Desde la infancia, mirar el desarrollo de las semillas ejerce una fascinación casi mágica: como observar la bellota perfectamente encajada en su copa o la superficie oscura y pulida de la castaña cuando emerge de su cubierta espinosa... Estas formas sensuales nos acercan a la naturaleza y como si de piedras se tratases las rodamos entre nuestros dedos, las metemos en nuestros bolsillos o simplemente las dejamos abandonadas en los marcos de las ventanas donde lentamente se arrugan. También nos es familiar la amapola y sus pétalos rojo fuego que caen rápidamente al madurarse el fruto. Quedando este convertido en esa familiar cápsula repleta de semillas que se agitan como maracas hasta que la tapa se levanta y las semillas logran dispersarse.

Al coger una pequeña semilla en la mano es difícil comprender que, dadas las condiciones adecuadas, una planta hermosa y compleja surgirá de ella. Las semillas son el comienzo y el final del ciclo de la vida de las plantas; portadoras de los códigos genéticos que asegurarán una propagación exitosa y la continuación de la especie. Su resiliencia es famosa: semillas tomadas de muestras de herbario han sido germinadas exitosamente después de más de doscientos años de haber sido recolectadas. Su diversidad de formas y escamas es tan extensa como las plantas de las cuales derivan, desde la gigantesca nuez de Seychelles de hasta veinte kilos hasta las diminutas semillas cual partículas de polvo de la familia de las orquídeas, donde un gramo de semillas puede contener más de dos millones de estas. Hasta el siglo XVII los estudios de plantas iban enfocados principalmente a propósitos medicinales u hortícolas pero, aprovechando el nuevo microscopio compuesto desarrollado por el químico y físico Robert Hooke, botánicos pioneros como Nehemiah Grew y John Ray estuvieron entre los primeros en describir la estructura y los mecanismos reproductivos de las semillas. Esto alimentó una pasión competitiva por cultivar plantas con flores y, posteriormente, por crear jardines donde exhibirlas, conduciendo a una demanda por variedades cada vez más exóticas para satisfacer los crecientes invernaderos y jardines de la nobleza.

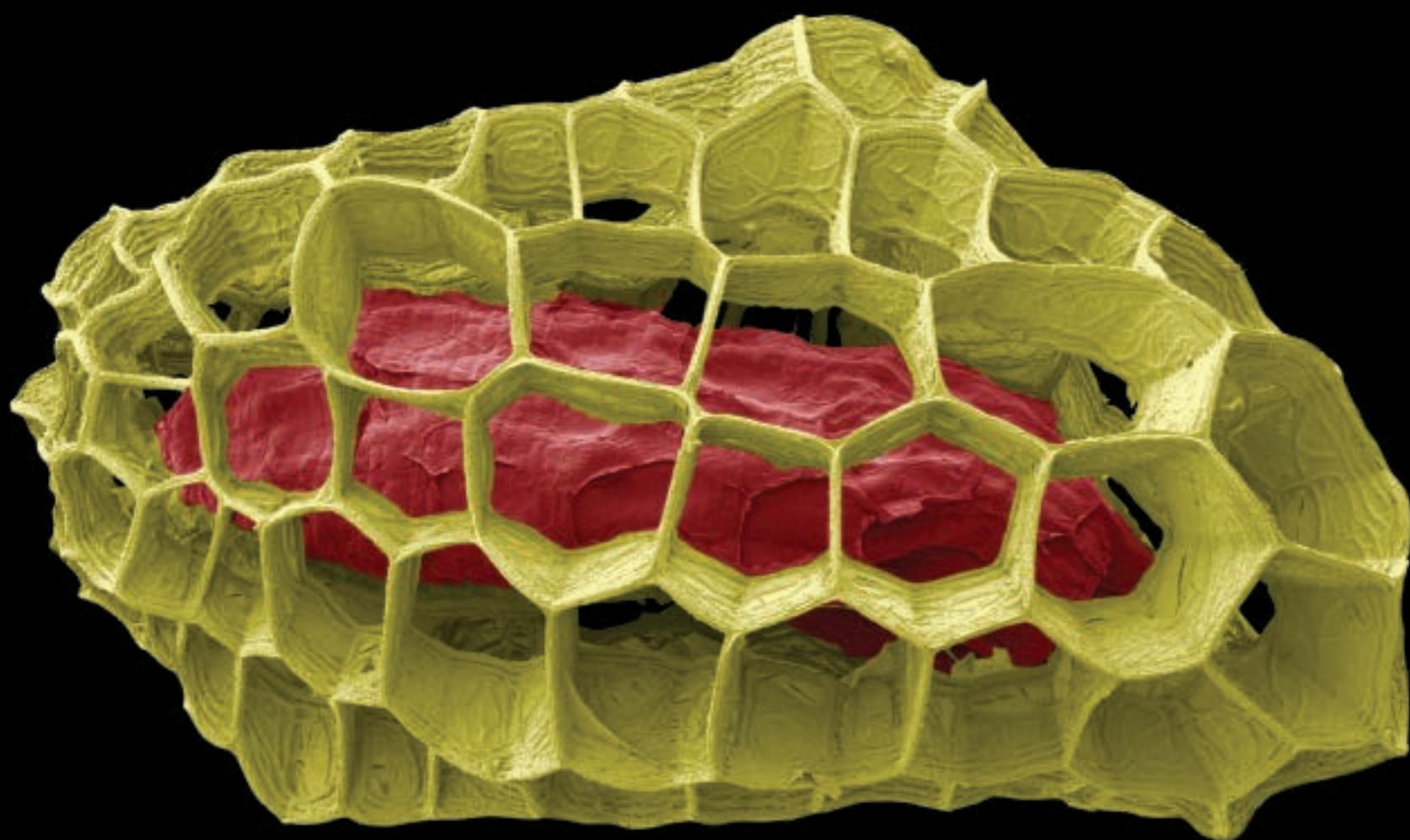


Urospermum picroides (Asteraceae) – barba de viejo; nativa del sur de Europa, norte de África y Asia – frutos (papus removido); la barba de viejo tiene flores amarillas que luego producen frutos dispersados por el viento con un papus plumoso, muy similar al del diente de león (*Taraxacum officinale*); longitud del fruto (sin papus) 10-15 mm



Esta nueva pasión sentó las bases para un enfoque sistemático en la recolección y el estudio científico de las plantas con la creación de los jardines botánicos. Además de las plantas vivas que milagrosamente sobrevivieron las tentativas de ser transportadas miles de kilómetros por mar y tierra, la recolección y el comercio de semillas se convirtió cada vez más en algo común. Hoy esto se ha convertido en una industria multimillonaria para satisfacer la demanda de una población altamente educada en el entusiasmo por la jardinería. Pero aún más importante, según las preocupaciones ambientales iban creciendo y la importancia de la preservación de los hábitats de las plantas para la biodiversidad venía siendo reconocida, ha surgido una red de recolectores de semillas altamente entrenados con conocimiento local de las especies amenazadas. Su preciosa cosecha es distribuida entre los numerosos centros para la investigación botánica alrededor del mundo. En reconocimiento de la necesidad urgente por un enfoque concertado, el Real Jardín Botánico de Kew creó el Millennium Seed Bank en la Wakehurst Place en Sussex en 2000. El Millennium Seed Bank se ha propuesto la ardua pero vital tarea de recolectar y conservar para 2010 más de 24.000 especies de la flora portadora de semillas del mundo.

En el siglo XVIII, artistas y científicos trabajaron estrechamente para examinar y representar las numerosas complejidades de la vida. En un resurgimiento de este espíritu de colaboración, este libro reúne los mundos de la ciencia botánica y el arte para revelar y celebrar la sorprendente diversidad y complejidad de las semillas. Mientras trabajamos juntos nos maravillábamos de los especímenes mostrados ante nuestros ojos, y a través de nuestra colaboración esperamos mostrar al lector cosas que tal vez había visto pero nunca había tenido la oportunidad de examinar al mínimo detalle. En el mundo natural las semillas son dispersadas por el viento, llevadas en las espaldas de los animales o comidas por aves y otros animales para ser depositadas lejos de la planta original. También son dispersadas por los humanos como alimentos a través de largas distancias, como artículos decorativos de prendas o accidentalmente cuando se adhieren a las ropas. A lo largo de este libro esperamos extender la estrategia de dispersión a nuevos públicos.





¿QUÉ ES UNA SEMILLA?

WOLFGANG STUPPY

Lamourouxia viscosa (Orobanchaceae) – recolectada en México – semillas tipo globo o infladas desplegando la forma más extrema del patrón de panal típico de las semillas dispersadas por el viento; ambas paredes de las células de la cubierta seminal, la externa y la tangencial interna, se disuelven para dejar solo el armazón ligero y voluminoso del panal producido por las gruesas paredes radiales; 1,2 mm de largo



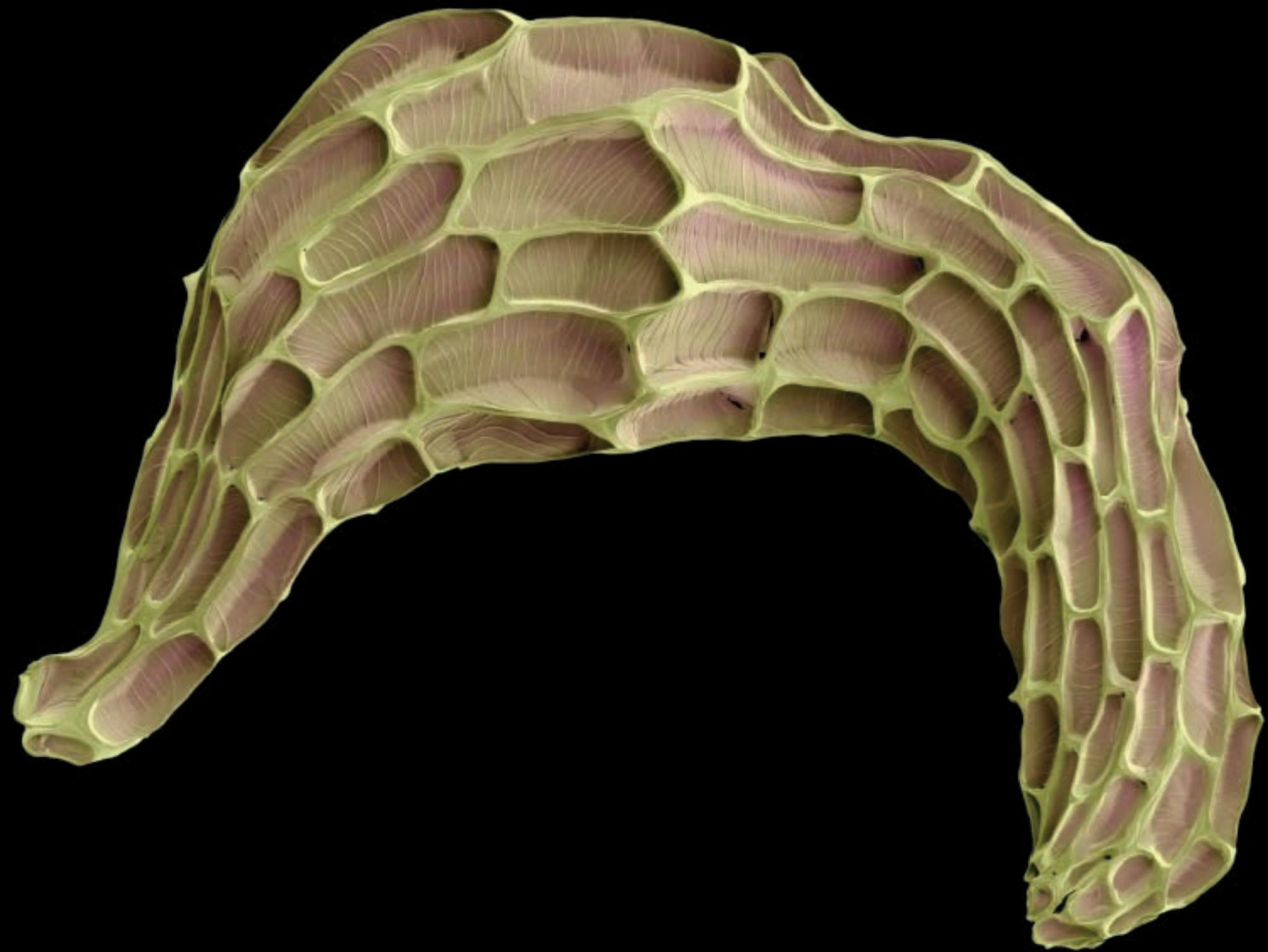
Las semillas son cápsulas de tiempo, recipientes que viajan a través del tiempo y el espacio. En el lugar y el momento apropiado, cada semilla da lugar a una nueva planta. Son los medios más sofisticados de propagación creados por la evolución de las plantas en nuestro planeta y las estructuras más complejas que una planta produce durante su vida. Las semillas tienen dos funciones principales: reproducción y dispersión. Para la mayoría de las plantas, la fase de semilla es la única etapa de sus vidas en la que pueden viajar. Tanto pequeñas hierbas como árboles gigantes crecen a partir de una semilla. Para maximizar su éxito y llenar cada nicho disponible, las plantas han desarrollado una gran diversidad de tamaños, formas y colores de semillas. Por ejemplo, la semilla más grande del mundo (de hecho un fruto con una sola semilla), la nuez de Seychelles, coco de mar o coco doble, puede tener 50 cm de largo, casi un metro de circunferencia y pesar hasta veinte kilos. Las semillas más pequeñas se encuentran en las orquídeas. Pueden ser tan pequeñas como 0,11 mm de largo y pesar menos de 0,5 µg (= 0,0000005 g), lo que significa que un gramo puede contener más de dos millones de semillas.

Esta increíble diversidad, cuyos ejemplos más pequeños son a menudo de una belleza impresionante y una sofisticación exquisita, es en gran parte el resultado de la búsqueda de diferentes estrategias de dispersión. Para una planta es muy importante encontrar una manera de dispersar sus semillas. Esta tarea puede ser llevada a cabo por la planta misma a través de frutos explosivos que expulsan las semillas (los frutos de algunas leguminosas catapultan sus semillas hasta una distancia de 60 m) o a través del desarrollo de una variedad asombrosa de adaptaciones que permiten a la semilla usar viento, agua o animales como vehículos de transporte. Al permitir a sus vástagos viajar lejos de la planta madre, aunque solo sea por una distancia corta, una especie puede conquistar nuevos territorios, incrementar su número y mitigar la competición entre hermanos y padres.

Imaginen que nuestros niños fueran enviados para comenzar una nueva vida en otro lugar, tal vez muy lejos. ¿Qué les daríamos para asegurarles una buena oportunidad de sobrevivir? Ciertamente necesitarán algo para comer, un almuerzo empaquetado quizás. Les daríamos algún tipo de protección contra los elementos, por supuesto contra los depredadores en busca del sabroso bocadillo que llevan consigo. Esta es precisamente la estrategia de las plantas. Una semilla consiste en tres componentes básicos: la descendencia en forma de una pequeña planta llamada embrión; el tejido nutritivo y energético que la rodea, llamado endosperma; y una capa protectora exterior, normalmente llamada cubierta seminal o episperma.

Es ese tejido nutritivo, la reserva de alimento de las semillas, lo que las hace tan preciosas, tan indispensables para las sociedades humanas. No es una exageración decir que toda nuestra civilización está construida sobre semillas. Pensemos en cereales como el arroz, el trigo, el maíz, la cebada, el centeno, la avena y el mijo; y legumbres como judías, guisantes y lentejas. Esta es la fuente principal de alimentación de millones de personas en todo el mundo y son todas semillas. Solo el arroz es el alimento básico de la mitad de las personas de la Tierra.

Cleome gynandra (Capparaceae) – flor de araña africana recolectada en Burkina Faso – producidas por cápsulas, estas semillas no muestran adaptaciones obvias a ningún modo de dispersión particular, aunque su gruesa forma discoidal y su extraña ornamentación pueden ayudarlas en la dispersión por viento y agua; 1,45 mm de diámetro



página anterior: *Eulophia alta* (Orchidaceae) – nativa de América tropical y África – semilla con cubierta seminal ligera desplegando el típico patrón de panal de las semillas globo o infladas dispersadas por viento; 0,9 mm de largo

Lodoicea maldivica (Arecaceae) – nuez de Seychelles; nativa de las Seychelles – el fruto de una sola semilla de esta palmera tarda entre 7 y 10 años en madurar y contiene la semilla más grande del mundo

abajo: *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) – ricino; nativo de África tropical – las semillas de ricino contienen ricina, uno de los venenos más potentes encontrados en la naturaleza. Un miligramo puede matar un adulto; semillas de c. 12 mm de largo



Luego están los placeres de la vida que las semillas proporcionan, como las nueces que picamos, la cerveza que bebemos o el café que ansiamos por las mañanas. Las semillas provienen de muchas de las especies que usamos en la cocina: pimienta, nuez moscada, comino, alcarravea, hinojo y mostaza, por nombrar solo algunas. Las semillas también producen materias primas preciosas: proporcionan valiosos aceites, como el de lino usado en barnices y pinturas, el aceite de colza que sirve como combustible, y el aceite de castor, un lubricante excelente para motores de aviones y maquinaria pesada. Otra materia prima de gran importancia económica es el algodón, el cual está formado por los pelos de las semillas de la planta del algodón.

Además de su inmensa utilidad, las semillas pueden ser extraordinariamente hermosas. Este libro cambiará para siempre la percepción de aquellos que nunca han apreciado su belleza.

Evolución de la semilla

Es fácil comprender la estructura básica de las semillas pero pocos son conscientes de su complejidad subyacente. Las plantas necesitaron millones de años para desarrollar este sofisticadísimo medio de reproducción sexual, pero una vez que surgió se convirtió en un éxito tremendo. De hecho, la evolución de las plantas con semillas a partir de sus ancestros primitivos parecidos a los helechos es un capítulo clave en la historia de la vida sobre la Tierra. Entender cómo y por qué las semillas evolucionaron, y cómo estas cambiaron la faz del planeta, convierte el viaje al mundo microscópico de las semillas en una experiencia iluminadora y emocionante.

¿De dónde vienen las semillas, por qué existen y qué las hace uno de los grandes logros de la evolución vegetal? Para responder a estas preguntas tenemos que echar un vistazo a la evolución de los ciclos de vida de las plantas y, aun más importante, sus métodos de reproducción sexual. Las plantas terrestres primitivas tales como los musgos (incluyendo hepáticas y antoceros), licopodios, equisetos o colas de caballo y helechos, las así llamadas criptogamas, no poseen ni flores¹ ni la capacidad de producir semillas. Se reproducen por medio de esporas.

Las semillas y las esporas difícilmente pueden ser tan diferentes y durante mucho tiempo se creyó que no tenían nada en común. En 1851, el botánico autodidacta alemán Wilhelm Hofmeister (1822-1877) hizo un famoso descubrimiento: demostró que la alternancia de generaciones en las plantas con semillas seguía el mismo principio de los musgos y helechos, y así demostró su conexión evolutiva. Para entender el significado del ingenioso descubrimiento de Hofmeister y comprender cómo evolucionaron las semillas, es necesario echar un vistazo más de cerca a la vida privada de las plantas con semillas.



Semillas – La vida en cápsulas de tiempo

página anterior: *Dryopteris filix-mas* (Dryopteridaceae) – helecho macho; recolectado en el Reino Unido – primer plano de los soros con esporangios abiertos alrededor del indusio marchito; diámetro del esporangio cerca de 0,2 mm

Dryopteris filix-mas (Dryopteridaceae) – helecho macho; recolectado en el Reino Unido – contenido de un esporangio rodeado por esporas sueltas de los esporangios vecinos; diámetro del racimo: 0,15 mm

abajo: *Dryopteris filix-mas* (Dryopteridaceae) – helecho macho; nativo del hemisferio norte templado – lado inferior de un fronde fértil mostrando los soros marrones (grupos de esporangios)



Todo es sexo

De la misma manera que la vida humana comienza con la unión de un espermatozoide del padre y un óvulo de la madre, y la aportación de cada progenitor de un juego de cromosomas, una nueva planta es creada cuando un espermatozoide masculino y un óvulo femenino se unen.

En todos los seres vivos, los cromosomas contienen los genes que determinan todas las características del organismo. A través de la mezcla de cromosomas y de las características genéticas de dos individuos diferentes, se genera un nuevo organismo con una combinación diferente, y de mejores características. Es el sexo el que proporciona la “materia prima” para la evolución.

La meiosis y la leyenda del grano de arroz en el tablero del rey

La clave de la reproducción sexual es una manera de división celular sofisticada llamada división reductora o meiosis. La meiosis es un proceso universal en todos los organismos, incluyendo plantas y animales, que se reproducen sexualmente. Este proceso reduce a la mitad el número de cromosomas en los gametos (espermatozoide y óvulo), efectuándose directamente (en animales) o indirectamente (en plantas a través de los gametofitos). Sin esto, el número de cromosomas se duplicaría en cada nueva generación, tal como el grano de arroz en la famosa leyenda matemática india... Hace mucho tiempo, un hombre sabio realizó un trabajo para el rey de Deccan. El rey insistió en recompensarlo y, tras alguna duda, el humilde hombre pidió un grano de arroz por el primer escaque del tablero de ajedrez del rey, dos por el segundo escaque en el segundo día, cuatro por el tercer escaque en el tercer día, y así sucesivamente. El número de granos de arroz sería duplicado cada día hasta que cada uno de los escaques del tablero de ajedrez fuera cubierto. El rey, que nunca había oído hablar del crecimiento exponencial, estuvo tontamente de acuerdo. Como pronto descubriría, el rey debía al hombre 18.000 billones de granos de arroz o para ser más exactos 18.446.744.073.709.551.615 ($2^{64}-1$), más arroz del que se puede cultivar en toda la superficie de la Tierra.

Lo mismo le pasaría al número de cromosomas en generaciones posteriores si la meiosis no precediera cada acto de reproducción sexual: para que la reproducción sexual funcione, los gametos (óvulos y espermatozoides) deben ser haploides (contener solo un juego de cromosomas parentales) de tal manera que produzcan un nuevo organismo diploide, el cual contiene no más de dos juegos de cromosomas.

Alternancia de generaciones

Algunas plantas son capaces de propagación vegetativa (por medio de la producción de brotes, como las fresas, por ejemplo), lo cual no crea un nuevo tipo de individuo sino simplemente clones de la planta madre, pero la mayoría de las plantas se reproducen sexualmente. Así como en los humanos y casi todos los animales, un espermatozoide tiene que fertilizar un óvulo para producir la próxima generación. Para las algas verdes –un grupo de las cuales fue el ancestro de las plantas terrestres– la fertilización nunca fue un gran problema. Su estilo de vida acuático les permitía liberar los espermatozoides en el agua, donde estos podían

nadar libremente hasta encontrar un óvulo; un método de fertilización simple y efectivo, aunque extremadamente dispendioso.

Cuando las plantas dejaron el agua y comenzaron a conquistar la tierra, probablemente al final del Ordovícico o al comienzo del Silúrico (hace alrededor de 445 millones de años), se tuvieron que adaptar a las condiciones más secas de la vida al aire libre. Tener un espermatozoide móvil que requiriese agua para nadar hasta alcanzar el óvulo para ser fertilizado era una real desventaja en el ámbito terrestre. Las actuales plantas terrestres productoras de esporas, tales como musgos, licopodios, equisetos y helechos, tienen todavía que solucionar este problema. Su distribución está limitada por los requerimientos de la fase productora de óvulos y espermatozoides de su ciclo de vida. Es por eso que normalmente se encuentran creciendo en ambientes húmedos o en áreas secas donde los períodos húmedos son comunes (e.g. helechos xéricos como *Cheilanthes*).

A pesar de esta limitación, estas plantas productoras de esporas poseen un método efectivo de reproducción sexual incluyendo un ciclo llamado alternancia de generaciones², algo que no se encuentra en animales. La alternancia de generaciones implica que sus ciclos de vida incluyen dos generaciones, una generación diploide (con dos juegos de cromosomas, un juego de cada parente) y una generación haploide (con solo la mitad del número de cromosomas), cada una de las cuales puede dar lugar solo a la otra. Y es aquí donde la diferencia entre semillas y esporas se evidencia claramente. Las semillas germinan para producir una nueva generación diploide, mientras que las esporas producen una generación haploide. Esto puede parecer complicado pero una comparación de los ciclos de vida de los diferentes tipos de plantas terrestres aclarará esta diferencia fundamental entre semillas y esporas. Comenzaremos con las plantas terrestres más primitivas que son los musgos.

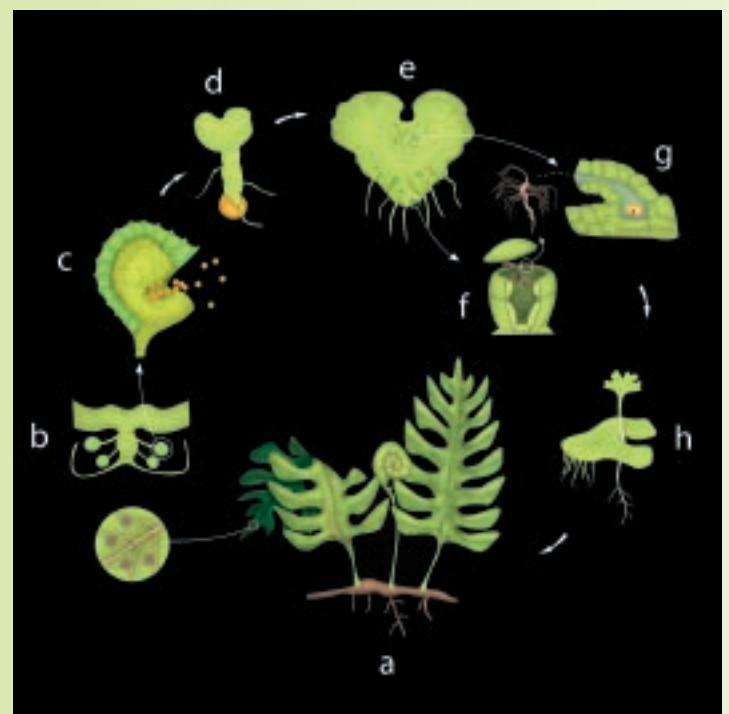
El ciclo de vida de los musgos

Las esporas de los musgos dan lugar a una generación haploide, las pequeñas y conocidas plantas de musgos. Cuando estas alcanzan la madurez producen los órganos masculinos (anteridios), que liberan el espermatozoide móvil, y los órganos femeninos (arquegonios), que contienen los óvulos. El espermatozoide y el óvulo son generalmente llamados gametos por lo cual las pequeñas plantas de musgos que los producen son también llamadas de generación gametofítica o gametofito (literalmente planta gameto).

Un baño romántico

En presencia de agua (lluvia, rocío, rociada de un río o cascada), las células espermáticas son liberadas de los anteridios y nadan hasta los óvulos que las esperan en los arquegonios de la misma planta o de una planta vecina. Así como los gametofitos que los producen, los espermatozoides y los óvulos son ambos haploides y contienen solo un juego de cromosomas. Despues de la fertilización el óvulo contiene dos juegos de cromosomas (e.g., se convierte en diploide) y es llamado cigoto. El cigoto permanece en la planta madre, que le proporciona agua y nutrientes, y en la medida que se desarrolla producirá un embrión de musgo pequeño.

Ciclo de vida de un helecho – en sentido horario (a) esporofito; (b) esporangios cubiertos por el indusio en las caras inferiores de los frondes fértiles del helecho; (c) esporangio maduro liberando esporas; (d) espora germinando; (e) gametofito maduro (protalo) produciendo anteridios (órganos sexuales masculinos) y arquegonios (órganos sexuales femeninos) en el lado inferior; (f) anteridio maduro liberando espermatozoides móviles, los cuales nadan hasta el arqueionario maduro más cercano; (g) arqueionario que contiene un solo óvulo; (h) esporofito joven saliendo del lado inferior del protalo



Este embrión crece para formar la familiar cápsula del musgo que representa la generación diploide del ciclo de vida de los musgos. Puesto que las nuevas esporas haploides son producidas dentro de la cápsula del musgo, esta se denomina también generación esporofítica o simplemente esporofito (literalmente planta espora). Cuando la cápsula madura, se abre por arriba y libera las esporas que serán llevadas por el viento o arrastradas por el agua. Al caer en un lugar adecuado, las esporas crecen para formar una nueva planta de musgo (gametofito) y el ciclo reproductivo se inicia de nuevo.

El ciclo de vida de los helechos

Al menos en principio, los helechos tienen la misma vida sexual que los musgos. En el lugar adecuado y con suficiente humedad, una espora de helecho producirá la generación gametofítica. Sin embargo, el gametofito de un helecho no se parece en nada a un helecho. Es un pequeño lóbulo aplanado verde, muy similar al gametofito de algunas hepáticas. Esta plántula haploide, también llamada prótalo (literalmente pre-tallo), normalmente produce sus órganos sexuales (anteridios y arquegonios) en su cara inferior para prevenir su desecación. Aunque la fertilización en los helechos sigue el mismo patrón que en los musgos, lo que pasa después podría hacer avergonzar a cada musgo: el cigoto de un helecho no solo produce una pequeña cápsula que necesita el soporte de la planta madre, sino que se desarrolla en una planta totalmente independiente, a menudo hermosa e impresionante, que puede crecer por muchos años y algunas veces alcanzando el tamaño de un árbol. Esto significa que en el ciclo de vida de los helechos, la generación gametofítica permanece relativamente pobre desarrollada mientras la generación esporofítica es fuertemente favorecida³. Por ende, cada planta de helecho que vemos es un esporofito. A menudo hay filas regulares de pequeñas manchas marrones, ligeramente abultadas, debajo de los frondes de los helechos. Estas manchas marrones, llamadas soros, son grupos de contenedores de esporas (esporangios) cubiertos por una especie de sombrilla o paraguas protector, el indusio. Al igual que las esporas de los musgos, las esporas de los helechos son diminutas y flotan fácilmente en el aire, algunas veces viajando kilómetros con una ligera brisa.

¿Qué tiene el esporofito que no tenga el gametofito?

El esporofito tiene una ventaja evolutiva clara que se encuentra en la genética de la planta: es diploide y por tanto tiene dos copias de cada gen. Esto significa que si un gen funciona mal debido a una mutación, la planta tiene la segunda copia del mismo gen, actuando como una copia de seguridad y compensando el daño. Las mutaciones genéticas tienen por lo tanto menor probabilidad de tener un impacto negativo en la viabilidad de un esporofito que en la vitalidad de un gametofito. Además, dos copias del mismo gen ligeramente diferentes permiten al esporofito responder de manera más flexible a cambios ambientales resultando en una mejor aptitud que la del gametofito.

Ampelopteris prolifera (Thelypteridaceae) – helecho; nativo de los trópicos del viejo mundo – esporofito joven surgiendo de la cara inferior de un prótalo verde oscuro parecido a una hepática



Cuando los machos son micro y las hembras son mega

Mientras la mayoría de los musgos son monoicos, es decir que los anteridios y los arqueogonios se encuentran en el mismo gametofito, algunos son dioicos, es decir que producen los espermatozoides y los óvulos en individuos diferentes. La mayoría de los helechos prefieren esto último. Solo un grupo muy pequeño de helechos, los helechos de agua a los que pertenecen el trébol de agua (*Marsilea*, *Regnellidium*), la *Pilularia*, el helecho mosquito (*Azolla*) y el helecho flotante (*Salvinia*), producen gametofitos femeninos y masculinos separados. Aparte de su sexo, las esporas masculinas y femeninas también difieren en tamaño, una condición llamada heterosporia. Debido a la diferencia en tamaño, las esporas masculinas son llamadas microsporas y las esporas femeninas megasporas. Las microsporas dan lugar a los microgametofitos masculinos y las megasporas a los megagametofitos femeninos. Los contenidos en los cuales estos dos tipos de espora son producidos en el esporofito son los microsporangios y los megasporangios. Las hojas del esporofito que llevan estos micro y megasporangios son llamadas micro y megaesporofilos, respectivamente. Esta avalancha de términos técnicos puede ser desalentadora pero hace las comparaciones de los diferentes ciclos de vida de las plantas mucho más fáciles. Por ahora, es suficiente con recordar que micro significa masculino y mega significa femenino.

En los helechos de agua actuales, la heterosporia, casi con toda seguridad, representa una adaptación al estilo de vida acuático al cual estos revirtieron. No obstante, esa era la condición preferida entre los ancestros de las plantas con semilla. De hecho, como pronto se aclarará, la heterosporia representó un papel importante en la evolución de las semillas.

¿Cómo evolucionaron las semillas?

Las primeras plantas con semillas o espermatofitos aparecieron hace unos 360 millones de años, hacia el final del Devónico. Estas plantas con semillas tempranas combinaban semillas con follaje parecido al de los helechos y se pensaba que estaban entre los helechos y las plantas con semillas modernas, por ende el nombre helechos con semillas o pteridospermas. Sin embargo, ahora se sabe que los helechos mismos no fueron los ancestros directos de las plantas con semillas. Este rol cae en una rama lateral extinta, más bien oscura de plantas heterospóricas parecidas a helechos. Los eventos exactos y los estados transicionales que llevaron de los ancestros heterospóricos parecidos a helechos a las primeras plantas con semillas son dudosos. Lo que es cierto es que los dos pasos cruciales hacia el hábito de semilla fueron la evolución del óvulo y el grano de polen.

De megasporangios a óvulos

La transición desde plantas parecidas a helechos, productoras de esporas, a plantas portadoras de semillas, estuvo marcada por cambios significativos en el megasporangio y el megagametofito. Contrario a sus heterospóricos ancestros parecidos a helechos, que dispersaban sus esporas libremente en el viento y el agua, las plantas con semillas retuvieron sus megasporas dentro de los megasporangios. Los megasporangios permanecieron adheridos al esporofito y cada uno de ellos producía una sola megaspora haploide viable. A partir de esta sola



arriba: *Azolla filiculoides* (Azollaceae) – helecho mosquito; encontrado en todas las regiones tropicales y cálidas

centro: *Salvinia* sp. (Salviniaceae) – helecho flotante; encontrado en todas las regiones tropicales y cálidas – una cobertura densa de pelos hidrófobos sobre la superficie superior de la hoja hace que las hojas nunca se mojen. Los pelos consisten de un tallo, el cual se divide en cuatro ramas que se re conectan en la punta para formar una trampa de aire en forma de jaula

abajo: *Marsilea quadrifolia* (Marsileaceae) – trébol de agua; nativo de Eurasia – las hojas de este helecho acuático están compuestas de cuatro lóbulos semejantes a un trébol



arriba: *Passiflora* cv. 'Lady Margaret' (Passifloraceae) – flor de la pasión "Lady Margaret" – óvulos inmaduros, sus nucelas (rojo brillante) están rodeadas por el integumento interno y externo en desarrollo, el cual en este estado temprano forma dos collares en la base en vez de un envoltorio completo; cada óvulo 0,1 mm de diámetro

centro: *Passiflora caerulea* (Passifloraceae) – flor de la pasión azul; nativa de Sudamérica – sección transversal del ovario con los óvulos maduros; diámetro de la sección transversal: 3,4 mm

abajo: *Passiflora* cv. 'Lady Margaret' (Passifloraceae) – flor de la pasión ornamental cultivada en Kew

megaspora, el gametofito femenino se desarrollaba dentro de los confines del megasporangio. Otro cambio evolutivo muy importante fue que el esporofito de las plantas con semillas cubrió sus megasporangios con una capa protectora llamada integumento. El integumento podría haber evolucionado a partir de la fusión de las ramas primordiales (los telomas) que rodeaban el megasporangio y proporcionaban la cubierta de la semilla madura. A través de la retención y la nutrición del megagametofito de la planta madre y la adición de un integumento protector, el megasporangio había evolucionado en un nuevo órgano mejorado, el óvulo. Aunque muy pequeño y permaneciendo dentro del megasporangio (ahora llamado nucela), el megagametofito continuó produciendo arqueonios portando ovocélulas que necesitaban ser fertilizadas. Pero con el megagametofito desarrollándose en el esporofito dentro de la nucela en vez de libremente en el suelo, la transferencia de espermatozoides se volvió más difícil. Este problema fue solucionado con la evolución del polen (del latín "harina fina").

De microsporas a granos de polen

Como el megasporangio se mantenía adherido al esporofito y el megagametofito se desarrollaba dentro del óvulo, la fertilización en las plantas con semillas tenía que producirse directamente en el esporofito y las microsporas de las plantas con semillas primitivas tuvieron que adaptarse a nuevas condiciones. Como los megagametofitos estaban ahora adheridos al esporofito y rodeados de aire, la ausencia de agua era probablemente un factor limitante para la fertilización. Un nuevo método de transferencia, independiente del agua, era necesario para permitir a las células espermáticas alcanzar el óvulo.

La solución llegó con la evolución del polen. Los granos de polen son simplemente diminutas (micro) esporas que son capaces de germinar sobre o cerca del megasporangio para producir un microgametofito muy pequeño y altamente simplificado. Los megasporangios productores de polen de las plantas con semillas son llamados sacos polínicos. Los granos de polen se originaron del tejido diploide fértil dentro de los sacos de polen, la arqueospora. En un estado temprano en el desarrollo del saco polínico, las células diploides de la arqueospora se convierten en células madre de las microsporas (o microsporocitos).

Polinización primitiva

Las plantas con semillas más antiguas conocidas –tal como *Moresnetia zalesskyi* (llamada así en honor del pueblo de Moresnet en Bélgica) y *Elkinsia polymorpha* (llamada así en honor de Elkins, un pequeño pueblo en West Virginia, EE UU) – datan del Devónico (hace 417-354 millones de años) y tenían un método peculiar de polinización y unos óvulos bastante extraños.

Su prepolen primitivo consistía en microsporas ligeramente más avanzadas dispersadas por el viento, destinadas a aterrizar y germinar en los óvulos donde casi seguramente liberarían sus espermatozoides móviles. Los óvulos de estas primigenias plantas con semillas eran también muy primitivos. En estos preóvulos, que medían cerca de 12 mm de diámetro y 37 mm de largo, el integumento no formaba todavía un envoltorio completo alrededor del megasporangio (=nucela) sino que consistía en varios lóbulos separados y esparcidos que

rodeaban la nucela formando una copa, dejando su parte superior visible. En su ápice expuesto, la nucela de los preóvulos poseía una abertura en forma de embudo, el lagenostoma. La función del lagenostoma era recolectar el polen del aire. Algunos creían que los granos de polen aterrizaban en el embudo desde el cual eran pasados directamente a la cámara de polen que se encontraba debajo. Pero es probable que ambos, la cámara de polen y el lagenostoma, estuvieran llenos de un líquido y que el polen fuera capturado mediante una gota de polinización con un menisco que se arqueaba por encima de la abertura del lagenostoma. La gota polínica era reabsorbida y el polen capturado era succionado hacia la cámara polínica encima del área donde el megagametofito producía sus arqueonios. En el fondo había una columna central, una protuberancia formada por tejido nucelar. Una vez que suficiente polen había caído a través del lagenostoma o la gota polínica había sido reabsorbida, la cámara polínica era sellada del exterior de una manera más notable. El megagametofito desarrollaba un “poste de tienda” que irrumpía la pared del megasporangio que cubría el suelo de la cámara polínica, y empujaba la columna central hacia arriba para tapar la abertura del lagenostoma. Ahora en contacto con el megagametofito y su arqueonio, los granos de prepolen germinados, presumiblemente para liberar los gametos masculinos móviles muy similares a los producidos por sus ancestros semejantes a helechos. El líquido acuoso en el cual nadaban en la cámara de polen (probablemente los restos de la gota polínica o algún tipo de secreción similar) lo producía el óvulo.

Espermatozoides viajando por tubos

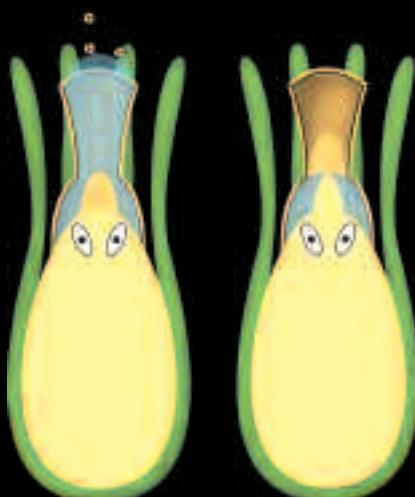
No se sabe a ciencia cierta cómo eran los microgametofitos de las plantas con semillas primitivas. Sabemos que al final del Carbonífero superior (hace alrededor de 300 millones de años) los granos de polen de las plantas con semillas germinaban con excrecencias cilíndricas, los llamados tubos polínicos. Los tubos polínicos fueron inicialmente formados como haustorios que crecían dentro del tejido de la nucela para absorber nutrientes con los cuales mantener el crecimiento del microgametofito. Esta es todavía la condición prevaleciente en las cíadas actuales (un grupo antiguo de plantas con semillas que se asemejan superficialmente a las palmas) y el árbol de ginkgo. Sus gametofitos masculinos se desarrollan para formar tubos polínicos haustoriales, los cuales crecen durante varios meses y penetran la nucela. En las cíadas y el ginkgo los gametos masculinos son todavía móviles y dos grandes espermatozoides nadadores son liberados dentro de la cámara polínica desde donde se dirigen a los arqueonios que contienen las ovocélulas. Los microgametofitos de las coníferas y otras plantas con semillas usan la energía almacenada en el grano de polen para crecer. Sus gametos masculinos carecen de flagelos y no son capaces de moverse, así que son transportados por el tubo polínico directamente a la ovocélula, sin depender del agua.



página anterior arriba: *Archaeosperma arnoldii*, una pteridosperma del Devónico tardío – reconstrucción de una rama seminífera mostrando dos pares de semillas

página anterior abajo: *Fitzroya cupressoides* (Cupressaceae) – ciprés patagónico: nativo de Chile y Argentina – cono femenino joven con óvulos maduros exhibiendo una gota de polinización en el micropilo

abajo: polinización primitiva – diagrama ilustrando una teoría de como las primeras plantas con semillas eran polinizadas: los preóvulos (mostrados en sección longitudinal) estaban rodeados por un integumento que consistía en varios lóbulos separados y espaciados. Las nucelas tenían una abertura en forma de embudo en su ápice, el lagenostoma. La gota de polinización era reabsorbida y el polen capturado era succionado a la cámara polínica, la cual entonces era sellada por una protuberancia formada por tejido nuclear. Dentro de la cámara polínica sellada, en estrecha proximidad con el megagametofito, los granos del prepolen germinaban y presumiblemente liberaban los espermatozoides móviles



El micropilo – la vía de entrada al huevo

Durante su evolución, los óvulos de las plantas con semillas también experimentaron cambios. Entre el Devónico tardío y el Carbonífero temprano, el integumento de algunos espermatofitos (plantas con semillas) comenzó a formar una sola capa cohesiva encerrando toda la nucela. Para permitir al polen acceso continuado al lagenostoma, el integumento tenía una abertura en el ápice, el micropilo. Aunque las plantas actuales han perdido el lagenostoma hace mucho tiempo, el micropilo es todavía un aspecto distintivo de sus óvulos y persiste como la puerta de entrada a las ovocélulas. Una cámara polínica puede todavía ser encontrada debajo del micropilo de las actuales cíadas, ginkgo, Ephedra y muchas coníferas, donde esta exuda un fluido pegajoso, la gota de polinización. Esta gota de polinización captura el polen del aire alrededor. Cuando la gota de polinización es reabsorbida, esta succiona los granos de polen recogidos a través del micropilo dentro de la cámara de polen donde estos germinarán y finalmente liberarán los gametos masculinos de sus tubos polínicos.

Para atreverse a ir donde ninguna planta ha ido antes

La evolución del polen y del óvulo fueron eventos fundamentales en la evolución de las plantas terrestres. Esto les dio la independencia del agua para su reproducción sexual, otorgándoles una enorme ventaja sobre todas las otras plantas que habían existido hasta el momento. En las plantas con semillas, la ovocélula fertilizada se desarrolla en un nuevo esporofito dentro de la seguridad del óvulo. Al contrario que en los helechos, donde el cigoto tiene que crecer para formar un nuevo esporofito inmediatamente, en las plantas con semillas una vez que el embrión ha alcanzado un cierto tamaño este puede permanecer por un tiempo dentro del óvulo hasta que las condiciones para germinar sean mejores. Este embrión temporalmente inactivo está equipado con reservas de alimentos de la planta madre y protegido por el integumento (más conocido como cubierta seminal o episperma) contra la desecación y el daño físico. La semilla había llegado y las plantas terrestres estaban listas para atreverse a ir donde ninguna planta había ido antes, expandiéndose a casi cada rincón del planeta, desde los polos al ecuador, dondequiera que la vida vegetal fuera posible.

Cambio climático, sexo más seguro y el surgimiento de las plantas con semillas

El significado de la evolución de la semilla entre las plantas puede compararse al de la evolución de los huevos con cascarón en los reptiles. De la misma manera que las semillas les dieron a las plantas la libertad de su dependencia de hábitats húmedos, los huevos capacitaron a los reptiles para convertirse en los primeros vertebrados completamente terrestres. En ese sentido, los musgos y los helechos son como los anfibios, que dependen del agua para la fertilización a pesar de su vida terrestre. Como sucede con todas las innovaciones radicalmente nuevas, a las plantas con semillas les llevó algún tiempo conseguir dominar la flora de nuestro planeta. Las primeras fueron criaturas humildes, pequeños árboles que, a lo sumo, que producían semillas en los extremos de las ramas, no en estructuras especializadas como los conos de las más avanzadas coníferas y cíadas. En el periodo de tiempo tras el Devónico (hace 417-354 millones de años) y el Carbonífero (hace 354-290 millones de años), las plantas con



semillas estuvieron todavía a la sombra de sus gigantes esporíferos contemporáneos. En la era Paleozoica, en los períodos geológicos del Devónico y el Carbonífero, el clima de la Tierra era generalmente más cálido y más húmedo que hoy, haciéndolo ideal para las plantas esporíferas o esporofitos dependientes de agua para su reproducción sexual, y permitiéndoles crecer alcanzando tamaños gigantescos. Durante el Carbonífero, la Tierra estaba cubierta por bosques gigantes que prosperaban en los extensos pantanos que ocupaban grandes partes de nuestro planeta. Estos bosques pantanosos constituidos por licopodios y equisetos arborescentes heterospóricos, helechos arborescentes y otras plantas hoy extintas. Los miembros más sobresalientes de esta flora ya hace tiempo perdida eran los altos árboles de escamas (hasta 35 m), como *Lepidodendron* (del griego lepis = escama + dendron = árbol) y árboles de *Sigillaria* (latín: *sigillum* = sello, por las cicatrices de las hojas parecidas a sellos alineados), parientes de los musgos e isoetes actuales que dominaron los pantanos prehistóricos. Fueron principalmente estos árboles heterospóricos parecidos a los helechos quienes proporcionaron la materia orgánica que más tarde se convertiría en carbón.

En el Pérmico (hace 290-248 millones de años), la mayoría de los continentes se unió en un supercontinente conocido como Pangea. La formación de esta enorme masa de tierra disparó el enfriamiento global, creando un ambiente árido más extremo, especialmente en el interior de la Pangea. Los ecosistemas cambiaron radicalmente. Los pantanos de carbón desaparecieron en su mayoría, así como el 70% de los vertebrados terrestres y el 85% de las especies del océano, en la extinción masiva más catastrófica de la historia de la Tierra. Esta fue la hora de las plantas con semillas. Las nuevas condiciones climáticas estaban lejos de las ideales para las plantas productoras de esporas. Las semillas ofrecían un modo de reproducción sexual mucho más seguro, independiente del agua –una enorme ventaja en los ambientes más secos del Pérmico–. Durante el Carbonífero tardío y el subsiguiente Pérmico, las plantas con semillas se convirtieron en grandes árboles y pronto desplazaron a sus contemporáneos criptogámicos de casi todos los hábitats. Hoy, el 97% de todas las plantas terrestres pertenece a los espermatofitos (plantas con semillas). Las semillas constituyan simplemente una invención demasiado buena: los modelos obsoletos como los árboles escamosos (*Lepidodendron*) y los árboles de *Sigillaria* no podían competir con los espermatofitos.

La competición nunca cesa

En principio, la evolución sigue las reglas de los negocios: el éxito puede mantenerse solo mediante la innovación constante que crea mejores productos más eficientemente. En el curso de la evolución la aparición del polen y las semillas además dispararon adaptaciones a modos todavía más económicos de reproducción sexual entre los espermatofitos. Mientras que las esporas de los ancestros de las plantas con semillas –y aquellos de los musgos, equisetos, licopodios y helechos– fueron capaces de encontrar un lugar adecuado para la germinación dondequiera que hubiera suficiente humedad, las plantas con semillas requieren una deposición del polen mucho más precisa. Muchos cambios en la arquitectura de los órganos reproductivos de las plantas con semillas pueden entenderse como simples adaptaciones para mejorar la liberación, transferencia y recepción del polen.

Semillas desnudas

Los óvulos de las plantas con semillas primitivas eran llevados desnudos sobre las ramas o a lo largo de los márgenes de las hojas (esporofilos), razón por la cual se les dio el nombre de gimnospermas (literalmente “las de las semillas desnudas”). Esta disposición primitiva de los óvulos puede ser observada hoy en la palma sagú, un árbol perteneciente al género más primitivo de las cícadas actuales conocido como *Cycas*. En los especímenes femeninos, los círculos o racimos de los esporofilos portadores de óvulos alternan con las hojas normales en el ápice de la planta, un comportamiento reproductivo asombrosamente pasado de moda.

Los órganos portadores de semillas de las gimnospermas

Ya algunas de las pteridospermas más tempranas (incluyendo *Elkinsia* y *Moresnetia*) protegieron sus óvulos rodeándolos parcialmente con estructuras sueltas en forma de copa, llamadas cúpulas. Estas cúpulas tenían alrededor de 10 mm de largo por 7-10 mm de ancho, profundamente lobadas y contenían entre uno y cuatro óvulos. Aparte de su función protectora, sus lóbulos extendidos probablemente también ayudaban en la captura de polen al causar remolinos en el aire en movimiento. Otro método de protección tanto de óvulos como de polen era disponer los esporofilos en conos. Aparte de los miembros del género *Cycas*, todas las otras cícadas (y, extrañamente, todas las plantas masculinas de cícadas), así como las coníferas, reúnen juntas sus hojas productoras de polen (microsporofilos) y sus hojas productoras de óvulos (megasporofilos), pero separadas por sexos en conos masculinos productores de polen y conos femeninos de semillas. Esta disposición apretada de los esporofilos endurecidos sobre vástagos especializados ofrecía mejor protección para sus preciosos granos de polen y óvulos contra animales predadores como los escarabajos. Pero cuando llega el momento de la polinización, sus óvulos aún tienen que ser expuestos al ambiente con la finalidad de capturar el polen necesario para la fertilización. Las coníferas y las cícadas son por lo tanto consideradas todavía gimnospermas de semillas desnudas. La antigua aparición de las cícadas es fascinante, pero no sorprendente considerando la edad evolutiva del grupo. Los fósiles de las cícadas, incluyendo miembros del género *Cycas* de apariencia más antigua, pueden ser encontrados en sedimentos que datan del Pérmico más temprano (hace 290-148 millones de años). Durante gran parte de la era Mesozoica siguiente (abarcando el Triásico, Jurásico y Cretácico), las cícadas fueron tan abundantes y diversas que a menudo se hace referencia a ese periodo como la “edad de las cícadas y los dinosaurios”. Desde entonces las cícadas han declinado y lo que queda hoy es una mera fracción de su diversidad Mesozoica. Las cícadas sobreviven como fósiles vivientes, casi sin cambiar durante más de 200 millones de años, con tan solo unas 290 especies. Las coníferas aparecieron unos pocos millones de años antes que las cícadas, probablemente en el Carbonífero tardío. Durante las eras Pérmica y Mesozoica estas plantas dominaron muchos ecosistemas boscosos abarcando desde climas tropicales a boreales. Por razones que veremos más tarde, las coníferas sufrieron un declive similar al de las cícadas y en la actualidad sobreviven solo 630 especies.

El cono más grande del mundo

En las cíadas actuales, cada esporofilo femenino lleva dos óvulos cerca de su base. La única excepción es *Cycas*, cuyos megasporofilos primitivos más parecidos con hojas llevan entre cuatro y diez óvulos, dependiendo de la especie. Los conos de las cíadas, especialmente los femeninos, pueden ser muy largos y pesados, tal como lo demuestran de manera impresionante los dos miembros del género *Lepidozamia* (Zamiaceae) del este de Australia. *Lepidozamia hope* (la cíada de Hope) puede crecer hasta 29 m y es la cíada viviente más alta. Como las otras cíadas, es dioica, lo cual significa que produce conos de polen y conos de semillas en plantas separadas. Sus conos de polen pueden ser de hasta 70 cm de largo y los conos de semillas de 80 cm, con un peso de hasta 45 kg. Los conos de semillas más grandes (hasta 90 cm de largo) y pesados (más de 45 kg) de las cíadas son producidos probablemente por su pariente cercano *L. peroffskyana*, también evocativamente conocida como zamia piña. Comparados con los de las cíadas, los conos de semillas más largos de las coníferas son más bien pequeños, de 25 a 50 cm; estos pertenecen al pino del azúcar (*Pinus lambertiana*, Pinaceae) de Norteamérica. Más cortos en longitud, pero mucho más masivos son los conos de semillas del pino Coulter (*P. coulteri*) de California. Estos pueden llegar a medir 35 cm de largo y pesar más de 4 kg, por lo que resultan bastante peligrosos cuando caen del árbol.

El enigma del cono femenino de las coníferas

Los conos de polen de las coníferas son por lo general relativamente insignificantes, más bien blandos y de corta vida. Sus equivalentes femeninas son mucho más grandes y duras a causa de sus escamas leñosas, y pueden permanecer en el árbol durante varios años tras la fertilización. Los conos femeninos de las coníferas son –como uno esperaría– un poco más complicados que los conos masculinos. Así como el cono masculino de las cíadas, el cono masculino de las coníferas es simplemente una rama corta con los microsporofilos con muchos (en las cíadas) o solo dos (en las coníferas) sacos de polen en el lado inferior. Una escama individual de un cono femenino de conífera es considerada una rama lateral muy reducida. Esto suena bastante complicado y de hecho la interpretación del cono femenino de las coníferas ha sido (y para algunos todavía es) el objeto de muchas discusiones entre botánicos. Después de todo, cada escama de un cono de semillas de coníferas tiene dos óvulos, justo como las escamas de un cono femenino de cíadas, entonces ¿por qué no son equiparables? Una comparación de las coníferas modernas con los fósiles de sus ancestros extintos demostró la compleja naturaleza de los conos de semillas y disipó la inquietud de la mayoría de los botánicos.

Extrañas y maravillosas gimnospermas

Aparte de las familiares cíadas y coníferas, hay otras gimnospermas bastante especiales. Una de ellas es el singular ginkgo de China, con sus características hojas en forma de abanico que se asemejan a las del helecho del género *Adiantum*. El ginkgo es una especie única con ningún pariente vivo y por lo tanto clasificada en su propio género (*Ginkgo*) propia familia

página siguiente: *Encephalartos laevifolius* (Zamiaceae) – nativa de Sudáfrica y Swaziland – planta femenina; conos de semillas c. 20-30 cm de largo y 15-20 cm de diámetro

abajo: *Pinus lambertiana* (Pinaceae) – pino del azúcar; cono recolectado en California – los conos seminíferos de esta especie de pino del oeste de Norteamérica son los más largos conos de coníferas del mundo; de 25 a 50 cm





(Ginkgoaceae), propio orden (Ginkgoales), propia clase (Ginkgoopsida) y propia división (Ginkgophyta). Hojas petrificadas de la especie ancestral han sido encontradas en sedimentos que datan de 270 millones de años atrás, del Pérmico, lo que hace del ginkgo otro ejemplo de fósil viviente de gimnosperma. Durante el medio Jurásico y el periodo Cretácico, hace alrededor de 175-65 millones de años, los gingkos estaban ampliamente distribuidos y varias especies habitaban a lo largo del antiguo continente de Laurasia (hoy Norteamérica y Eurasia). Hace relativamente poco tiempo (en términos geológicos), hacia el final del Plioceno (hace 5,3-1,8 millones de años), los gingkos desaparecieron del registro fósil en todas partes. Solo la especie moderna, *Ginkgo biloba*, sobrevivió en una pequeña área de China, donde ha sido reverenciado como árbol sagrado por los budistas y plantado en los jardines de los templos. Debido a su resiliencia a la polución, los gingkos son árboles populares en todo el mundo. Tal como las cícadas, son plantas dioicas y las plantas masculinas al menos disponen sus microsporangios en pequeños conos. Los individuos femeninos llevan sus óvulos en pares en las puntas de cortos tallos. Otras gimnospermas inusuales y casi siempre desapercibidas son los miembros de las Gnetales, los cuales incluyen no solo tres géneros vivientes, que además no se parecen entre sí y cada uno está clasificado en su propia familia: *Gnetum* (árboles o trepadoras de hoja ancha tropicales, engañosamente semejantes a una angiosperma), *Ephedra* (arbusto ramoso verde del hemisferio occidental y los semidesiertos de Eurasia, más conocido como la fuente de la efedrina, un medicamento popular contra los resfriados), y la extraña y maravillosa *Welwitschia mirabilis* de los desiertos del suroeste de África, una de las plantas más raras de nuestro planeta. *Welwitschia mirabilis* fue nombrada así en honor del botánico austriaco Friedrich Welwitsch (1806-1872), quien encontró las primeras plantas en 1860 en el desierto del Namib, en el sur de Angola. Su nombre específico latino *mirabilis* significa maravillosa; no se necesitan explicaciones adicionales una vez que uno ha visto la planta. Como las cícadas y coníferas, *Welwitschia mirabilis* lleva las semillas en conos conspicuos. La planta misma consiste de una enorme raíz principal subterránea que alcanza la profunda mesa de agua. Todo lo que se ve en la superficie es un robusto tronco en forma de copa con dos hojas en forma de cinta. Constantemente creciendo en la base mientras van muriendo en las puntas, estas son las únicas hojas que la planta produce en toda su vida, que puede llegar a 1.500 años.

La vida sexual de las gimnospermas

A pesar de las grandes innovaciones como son el polen y el óvulo, la vida sexual de las gimnospermas aún presenta notables semejanzas con la de sus antepasados productores de esporas, especialmente en el comportamiento del gametofito femenino que, en las gimnospermas es una estructura sustancial constituida por miles de células. El gametofito se desarrolla a partir de una megaspora haploide, la cual se origina por división meiótica de la célula madre de la megaspora.

página siguiente: *Cycas revoluta* (Cycadaceae) – palma de sagú; nativa de Japón – ápice de la planta femenina con un grupo emergente de megasporofilos portando óvulos

abajo: *Cycas megacarpa* (Cycadaceae) – nativa de Queensland – detalle de los megasporofilos con semillas en diferentes estadios de desarrollo





La madre de una espora

Durante la meiosis, una célula del tejido interior del megasporangio, la célula madre de la megaspora (diploide), forma una tétrada lineal (una fila de cuatro) de megasporas haploides. Solo una de las megasporas sobrevive para dividirse varias veces, produciendo un gametofito grande y carnoso. Este megagametofito crece a expensas del tejido del megasporangio, pero permanece encerrado dentro de sus restos. De la misma manera que la nucela produce una ovocélula haploide, los sacos de polen (microsporangios) producen granos de polen haploides por medio de división meiótica de las células madres del polen en las arqueosporas. La única diferencia es que las cuatro microsporas que se producen a partir de una célula madre del polen sobreviven todas para formar granos de polen. El grano de polen germinando entonces representa el microgametofito reducido. Como resultado de su miniaturización, el gametofito masculino de las plantas con semillas ha cesado desde entonces de producir su esperma en anteridios especiales, aunque todavía prevalecen algunos recuerdos misteriosos del pasado.

El espermatozoide más grande del mundo

Aunque las plantas con semillas han solucionado en gran parte el problema del transporte del esperma, los espermatofitos más primitivos actuales (ginkgos y cíadas) aún producen células espermáticas móviles que nadan unos pocos milímetros a través de un líquido acuoso producido por el óvulo femenino. Estos se propulsan hacia adelante con la ayuda de pequeñas colas, llamados flagelos, exactamente de la misma manera que lo hacían las células espermáticas de los helechos, sus parientes lejanos. Estos “hervideros de esporas” se mueven y de hecho parecen pequeños animales unicelulares, de ahí el nombre de espermatozoides. Son como el esperma humano, pero más grandes y con muchas más colas. En *Zamia roezlii*, una interesante cícada de la región costera del Chocó en Colombia, una sola célula espermática mide casi medio milímetro (0,4 mm) de diámetro (visible a simple vista) y tiene de 20.000 a 40.000 flagelos en el dorso. El ritmo pulsátil sincrónico de estos flagelos propulsa los espermatozoides hacia adelante en su camino hacia la ovocélula. Con tales espermatozoides gigantes las cíadas poseen el récord mundial entre los organismos vivos. En todas las plantas con semillas, el gametofito masculino produce solo dos gametos masculinos (espermatozoides o núcleos espermáticos). Solo la enigmática cícada cubana *Microcycas calocoma* libera de 12 a 16 espermatozoides de cada tubo polínico. En las plantas con semillas más avanzadas, como las coníferas, gnetales y plantas con flores, los dos gametos masculinos están reducidos a simples núcleos celulares o simplemente nucleos espermáticos. Estos no pueden moverse por sí solos, y tampoco necesitan hacerlo, ya que son convenientemente conducidos directamente hasta la ovocélula a través del tubo polínico.

página siguiente arriba: *Ephedra equisetina* (Ephedraceae) – nativa de China y Japón – el fruto consiste en dos pares de brácteas carnosas rojas que rodean a una sola semilla

página siguiente abajo: *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae) – nativa del suroeste de África – cono seminífero

abajo: *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) – ginkgo; nativo de China – semillas maduras dispuestas en pares en un tallo común





Cuando mega realmente significa mega

Mientras que el microgametofito reducido de las gimnospermas deja de producir los gametos masculinos en contenedores especiales (anteridios), sus equivalentes femeninas hacen honor a su nombre. Los megagametofitos no solo se vuelven más grandes, sino que además se toman la molestia de formar los arqueonios apropiados en los cuales albergar sus ovocélulas (excepto en *Gnetum* y *Welwitschia*). Los arqueonios son siempre producidos debajo de la abertura del integumento, en el extremo micropilar del óvulo. El número de arqueonios producido por un megagametofito varía mucho dentro de las gimnospermas: la florida torreya (*Torreya taxifolia*) produce uno casi invariablemente, los ginkgos siempre producen dos, los pinos normalmente dos o tres, y la metasecuoya (*Metasequoia glyptostroboides*) tiene entre ocho y once, mientras que las secuoyas de California (*Sequoia sempervirens*) pueden producir hasta sesenta. La mayoría de las cíadas producen de uno a seis arqueonios por megagametofito, con una notable excepción: en la casi extinta palma de corcho (*Microcycas calocoma*) nativa de Cuba, los gametofitos femeninos producen más de un centenar de arqueonios⁴. Solo cinco o seis de ellos son en realidad funcionales, pero producen la ovocélula más grande del reino vegetal (3 mm de largo).

¿Dos árboles de una sola semilla?

En presencia de varios arqueonios, todas las ovocélulas son generalmente fertilizadas y comienzan a desarrollarse como embriones. Al final sobrevive solo un embrión mientras los otros son abortados. Sin embargo, algunas veces madura más de un embrión. El tres o cuatro por ciento de las semillas de pinos, por ejemplo, contienen dos o incluso tres embriones y cuando se planta un árbol de pino a partir de semillas es posible, en teoría, que resulten más plántulas que semillas sembradas.

El embrión de las gimnospermas

Los embriones de las gimnospermas se desarrollan de manera extraña. El ejemplo mejor conocido es el del pino. En los pinos (*Pinus spp.*, Pinaceae), la ovocélula fertilizada produce inicialmente dieciséis células cerca del extremo inferior del arqueonio. Estas dieciséis células están organizadas en cuatro filas de cuatro células cada una. Lo que sucede luego es bastante extraño. Cada célula de la capa superior de frente al megagametofito da lugar a un embrión, mientras que al mismo tiempo las cuatro células correspondientes a la segunda fila por debajo producen un embrión como un tallo suspensor. Los suspensores crecen mucho más largos para empujar los cuatro embriones en desarrollo a través de la pared del arqueonio y dentro del tejido nutritivo del megagametofito. Al final solo sobreviven los embriones más fuertes que han sido empujados más lejos dentro del megagametofito. Los restos del suspensor pueden observarse en un corte cuidadoso de un piñón como una hebra delgada y blanca pegada a la punta de la raíz del embrión.

Si las coníferas son extrañas, las gnetales están locas

Si las coníferas nos parecían extrañas, las gnetales son aún más misteriosas. Su integumento interior forma un largo micropilo en forma de pico que sobresale más allá de las brácteas que rodean al óvulo. Aunque este micropilo es bastante inusual, el polen también es capturado como en otras angiospermas, es decir a través de una gota de polinización. Lo que hace a las gnetales únicas tiene que ver con asuntos “privados” que suceden en el óvulo. En el caso de la relativamente simple *Ephedra*, como en las coníferas, el megagametofito se desarrolla de una sola megaspora sobreviviente y produce de dos a tres arquegonios en la base de la profunda cámara del polen. Aunque todas las ovocélulas pueden ser fertilizadas, solo una se desarrolla hasta el final. El cigoto superviviente se divide mitóticamente tres veces para dar lugar a ocho cigotos hijos, de los cuales todos (pero normalmente solo de tres a cinco) pueden convertirse en embriones. En los parientes del género *Gnetum*, las cosas son totalmente diferentes. Para comenzar, no solo una sino las cuatro megasporas originadas a partir de la división meiótica de la célula madre de la megaspora sobrevive y participa en la formación del megagametofito. No hay arquegonios albergando las ovocélulas. De hecho, en el momento de la fertilización, el gametofito femenino consiste solo en una gran célula con numerosos núcleos libres. Debido a que varios tubos polínicos pueden alcanzar el megagametofito, cada uno de los núcleos libres puede actuar como una ovocélula y dar lugar a numerosos cigotos. Los cigotos tienen tallitos (suspensores) que pueden dividirse y, una vez más, producir múltiples embriones. Como es habitual, solo un embrión por semilla alcanza la madurez.

Los tubos de amor de la *Welwitschia*

Las prácticas sexuales de las gimnospermas se vuelven todavía más raras con la *Welwitschia*, la tercera y más extraña de las gnetales. Como en el *Gnetum*, el gametofito femenino se desarrolla a partir de las cuatro megasporas y carece de arquegonios. Durante la polinización, este consiste en varias células plurinucleadas formando una especie de masa embrional. Algunas de las células de esta masa embrinal desarrollan tubos dentro del tejido circundante del megasporangio donde estas se encuentran con los tubos polínicos entrantes. La fusión del esperma con el núcleo de la ovocélula presumiblemente tiene lugar en estos “tubos de amor” pero el embrión en desarrollo es empujado hacia abajo dentro del tubo a causa del alargamiento de su tallo suspensor.

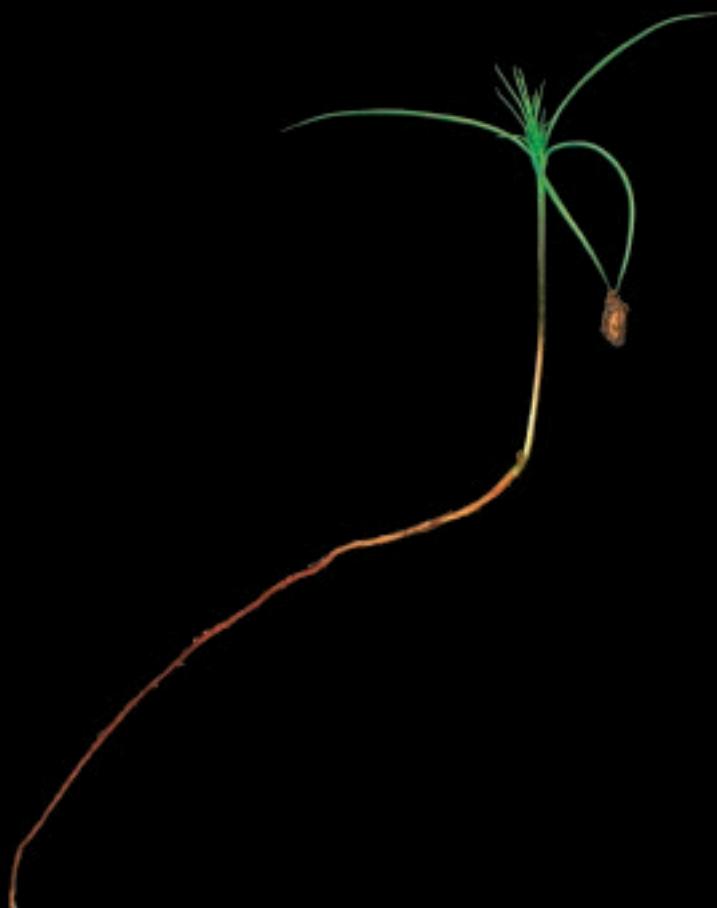
Simples cícadas

Después de las muchas y extrañas maneras de formar embriones, el caso de las cícadas es relativamente simple. El cigoto produce un único embrión, el cual está equipado con un largo tallo suspensor no dividido. En la semilla madura los restos del suspensor permanecen pegados a la punta de la radícula y aparece como un hilo blanco enrollado cuando el embrión sale de la semilla al germinar.



página anterior: *Pinus lambertiana* (Pinaceae) – pino del azúcar; recolectado en California – sección longitudinal de la semilla (abajo) y embrión extirpado (arriba)

abajo: *Pinus tecunumanii* (Pinaceae) – pino rojo; nativo de Centroamérica – plántula mostrando los cuatro cotiledones que rodean el vástago principal emergente con sus numerosas hojas jóvenes



¿Cuántas hojas hay en un embrión de una gimnosperma?

El embrión maduro de las gimnospermas consiste típicamente en una o más hojas embrionarias (cotiledones) pegadas a la punta del tallo corto y recto (hypocotilo), el cual tiene una raíz diminuta (radícula) en la parte inferior. Pueden existir solo un cotiledón (en *Ceratozamia*, un círculo), dos (la mayoría de las círcadas, cipreses, araucarias, tejo, *Ginkgo*, *Ephedra*, *Welwitschia* y *Gnetum*), tres (*Encephalartos*, otra círcada, y ocasionalmente *Ginkgo*, tejo y *Gnetum*), cuatro (*Sequoia*), o muchos como en las Pinaceae, la familia de los pinos (por ejemplo, hay alrededor de doce cotiledones en *Pinus pinea*). En las dos angiospermas más extrañas –*Welwitschia* y *Gnetum*– el embrión desarrolla un órgano único y sin parangón –el alimentador– una protuberancia lateral del hipocotilo, más grande que el embrión mismo.

La fiambra haploide de las gimnospermas

Durante el desarrollo de la semilla de las gimnospermas, el tejido del gametofito femenino nutre al embrión en crecimiento, almacenando grandes cantidades de grasa rica en energía y proteínas hasta que se convierte en la fiambra del joven esporofito. Si un piñón, por ejemplo, es cortado transversalmente por la mitad el embrión de pino redondeado estará en el centro, rodeado por su megagametofito protector.

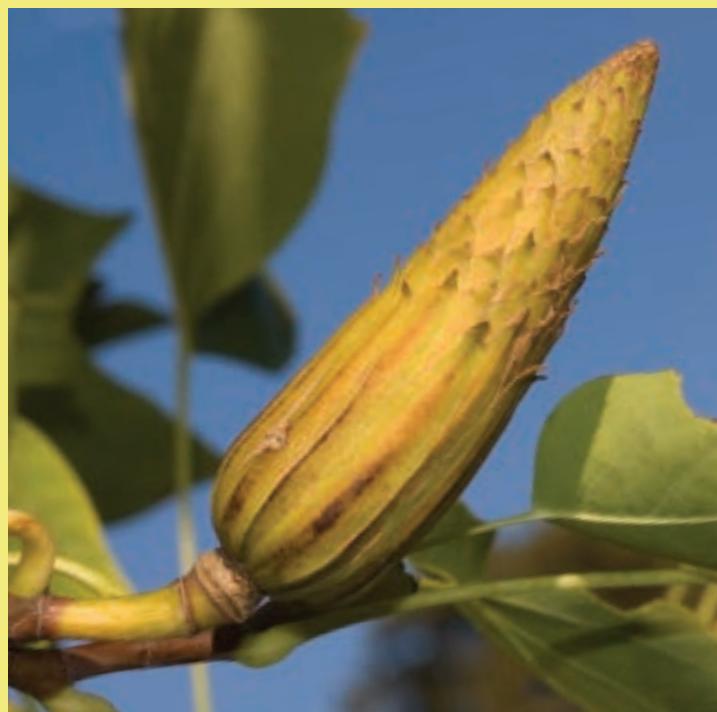
El declive

Las gimnospermas y los helechos dominaron los bosques y pantanos durante la mayor parte del Mesozoico (incluyendo los períodos Triásico, Jurásico y Cretácico) hasta hace unos 10 millones de años. Las círcadas, ginkgos, coníferas y muchas especies ya extintas hace mucho tiempo, fueron las plantas que sirvieron de alimento a los dinosaurios. La mayoría de esas gimnospermas están ahora extintas, con poco más de unas mil especies vivas hoy día, una sombra de su diversidad original. ¿Por qué? Por causa de otra revolución, el advenimiento del poder de la flor.



Liriodendron tulipifera (Magnoliaceae) – árbol de las tulipas; nativo del este de Norteamérica –el gineceo en el centro de la flor consiste de numerosos carpelos separados dispuestos espiralmente alrededor del eje central; en el fruto maduro cada carpelo se habrá desarrollado en una nuez alada de una sola semilla (sámarra)

página anterior: flor; abajo: fruto ligeramente inmaduro con las sámaras todavía estrechamente empaquetadas entre ellas



La poderosa revolución de la flor

Hace unos 140 millones de años, durante el Jurásico tardío (entre 206 y 142 millones de años atrás) o en el Cretácico temprano (hace entre 142 y 65 millones de años) cuando los dinosaurios estaban en su apogeo, apareció un nuevo grupo de plantas que pronto cambiaría la faz de la tierra: los antofitos. El nombre puede no parecernos familiar, pero cualquiera que se haya parado a admirar y oler una flor hermosa lo conoce. Casi todas las plantas –gramíneas, flores silvestres, arbustos y árboles (excepto coníferas), vegetales, cactus, palmeras, orquídeas– pertenecen a este grupo. Antofito significa planta con flor en griego. Pero aunque son denominadas plantas con flores no fueron las primeras plantas en producir flores. Científicamente una flor se define como un tallo corto especializado, cuyo crecimiento termina con la producción de uno o más esporofilos (hojas que llevan micro o megasporangios, masculinos o femeninos, respectivamente). En términos de crecimiento, una flor es por lo tanto el acto final. Razón por la cual ningún tallo emerge nunca del centro de una flor. Estrictamente hablando, los conos masculinos y femeninos de las cícadas son flores masculinas y femeninas. En un intento de restringir el término flor a las estructuras encontradas en las angiospermas, la definición preferida requiere la presencia adicional de hojas florales estériles rodeando los esporofilos, por ejemplo, los pétalos de una rosa. Sin embargo, aun esto no asegura a las angiospermas el derecho exclusivo del uso de la palabra flor. Existen flores pequeñas, no muy llamativas, con hojas periféricas alrededor de los esporofilos en las gimnospermas gnetales (*Ephedra*, *Gnetum* y *Welwitschia*). El nombre antofitos –o plantas con flores– no es por ende el más apropiado para este grupo de plantas. Para reflejar su innovación revolucionaria y excluir las gimnospermas con flores nos referiremos a ellas como angiospermas.⁵ *Angiosperma* es la contraparte del término *gimnosperma* (semilla desnuda) y significa semilla cubierta o encerrada. ¿Pero cómo y por qué las angiospermas cubrieron sus semillas?

La evolución del carpelo

Tomemos, por ejemplo, un esporofilo de la palma sagú (*Cycas revoluta*, Cycadaceae), una gimnosperma primitiva. Se trata simplemente de una hoja con óvulos alineados a lo largo de su borde. Ahora imaginemos que ese esporofilo se dobla a lo largo de su nervio medio y sus márgenes opuestos se fusionan para formar una bolsa con los óvulos adentro. El resultado es lo que los botánicos llaman un carpelo. Sin embargo, los óvulos encerrados dentro del carpelo se enfrentan a un pequeño inconveniente. ¿Cómo serán alcanzados por el polen o por el esperma masculino? Este problema se solucionó con la creación de una zona de captura de polen, el estigma (del griego mancha, cicatriz). El estigma es un tejido receptivo húmedo en la superficie del carpelo, inicialmente situado a lo largo de la línea de unión de los márgenes de los esporofilos, pero más tarde reducido a una pequeña plataforma en la punta del carpelo. Esta plataforma proporciona a los granos de polen las condiciones ideales para su germinación. Los tubos polínicos se abren camino dentro del estigma, alcanzando pronto un canal especial o tejido conductor que sustenta su crecimiento y los guía hasta los óvulos dentro del carpelo, el útero de la flor. Con el desarrollo del estigma, el obstáculo



página anterior: *Drimys winteri* (Winteraceae) – canelo; nativo de Centroamérica y Suramérica – el gineceo en el centro de la flor consiste de un racimo de carpelos separados (gineceo apocárpico)

abajo: *Drimys winteri* (Winteraceae) – canelo – sección longitudinal de un carpelo mostrando una serie de óvulos suspendidos

Drimys winteri (Winteraceae) – canelo – detalle del gineceo



inicial creado por el carpelo cerrado ha sido –de manera muy elegante– convertido aun en otra ventaja: mientras los óvulos desnudos de las gimnospermas polinizadas por el viento tienen que ser polinizados individualmente, el estigma de las angiospermas ha creado un solo punto de entrada para todo el polen entrante. Un solo evento de polinización libera suficiente polen para la fertilización de todos los óvulos en el carpelo. Además, la germinación del polen equivocado puede fácilmente ser inhibida o aún prevenida por señales químicas producidas por la superficie del estigma. El carpelo fue sin duda la innovación revolucionaria de las angiospermas y allanaría el camino para su casi total dominio del mundo vegetal. Pero ¿por qué es tan ventajoso para los óvulos estar encerrados dentro de carpelos en vez de estar desnudos a lo largo del margen de la hoja o en la superficie de las escamas de los conos? La verdad es que están mejor protegidos de los predadores, pero un cono puede hacer más o menos el mismo trabajo y es mucho más fácil para el polen alcanzar los óvulos si estos no están encerrados. Para comprender completamente el significado de la evolución del carpelo es necesario ver el panorama en su conjunto.

Llevados por el viento

Las primeras plantas con semillas se aprovechaban del viento para transportar y dispersar su polen, de la misma forma que los musgos y los helechos confiaban sus esporas a las corrientes de aire. La polinización por el viento es todavía hoy el método preferido entre las gimnospermas pero es una manera muy cara de llevar el polen a los óvulos. Hay solo una probabilidad mínima de que el viento lleve un grano de polen directo a un óvulo de la misma especie. Por lo tanto, el viento no es un mensajero fiable. Las cíadas y las coníferas compensan esto produciendo enormes cantidades de polen: nubes de polen amarillo pueden verse saliendo de pequeños conos masculinos de un árbol de pino en la primavera cuando el viento sopla. A pesar de la colocación estratégica de los conos femeninos, más grandes en las puntas de las ramas, asegurar una polinización exitosa requiere un número enorme de granos de polen. Cuando se trata de polinizar flores, los insectos son mucho más fiables y precisos que el viento. Los insectos polinizadores, como las abejas, se mueven de flor en flor buscando recompensas, típicamente en forma de polen o néctar, y de ese modo aseguran el movimiento relativamente preciso del polen. Por esta razón las flores polinizadas por insectos necesitan producir menos granos de polen para asegurar la polinización, una ventaja reproductiva evidente sobre las flores polinizadas por viento.

“Louis, creo que este es el principio de una gran amistad”⁶

Animales, pájaros e insectos visitaban ocasionalmente las flores polinizadas por el viento de las gimnospermas primitivas. Entre estos visitantes primitivos había insectos con fuertes mandíbulas (principalmente escarabajos), que eran capaces de masticar la dura pared de esporopolenina para engullir los contenidos nutritivos del polen. Sedientos al finalizar su comida, algunas veces visitaban las flores femeninas para tomar un trago de la azucarada gota de polinización en la punta del óvulo y así, accidentalmente, depositar algo de polen. Esta relación más bien casual se convirtió gradualmente en algo más serio. Las cícadas modernas de hoy, por ejemplo, son dioicas, lo cual significa que llevan sus conos masculinos y femeninos (flores) en individuos o plantas separadas. Cuando llega el tiempo de la polinización, ambos conos, masculino y femenino, emiten calor y un olor fuerte que atrae insectos (e.g. gorgojos), al mismo tiempo que sus escamas (esporofilos) comienzan a aflojarse y separarse. Esta es también la estrategia de la palma de papel⁷ (*Zamia furfuracea*), una cícada de la familia Zamiaceae. Cuando maduran, los conos masculinos atraen enjambres de gorgojos ofreciéndoles protección, alimento (el nutritivo polen) y hasta un sitio para aparearse; en cambio los conos femeninos son venenosos para proteger así sus preciosos óvulos. Los conos femeninos no ofrecerían nada para tentar a visitantes potenciales si no los engañaran imitando la apariencia y el olor de los conos masculinos. Ya esto es bastante inteligente para una gimnosperma supuestamente primitiva, pero es mucho más avanzado en angiospermas, que se han convertido en las verdaderas maestras de la seducción animal. La necesidad de menos polen para alcanzar una polinización exitosa fue un gran avance puesto que implicaba ahorros considerables de energía y materiales. Además, al tener los óvulos guardados en carpelos, las angiospermas tenían asegurada la protección contra animales visitantes hambrientos. No solo fueron capaces de descubrir rápidamente las enormes ventajas de una amistad estrecha con los insectos y otros animales, sino que además este nicho estaba todavía en gran parte desocupado y fueron capaces de explotarlo implacablemente. ¿Cómo? Por medio de un “concurso de belleza”.

Los secretos de la atracción

Esta nueva amistad con los animales dio lugar a una dura competición entre las angiospermas para lograr la atención de potenciales polinizadores. Para volverse más atractivas y captar la atención del merodeador y hacerlo un polinizador más eficiente, las angiospermas desarrollaron estructuras coloridas conspicuas a las cuales nos referimos como flores “verdaderas”. Uno de los secretos de una flor auténtica es su exitosa estrategia de publicidad para atraer potenciales clientes polinizadores. Para hacer sus flores más llamativas añadieron hojas coloridas al tallo de los esporofilos y a menudo una fragancia seductora. Veamos por ejemplo la rosa. La reina de las flores debe toda su maravillosa belleza a sus vistosos pétalos, que no son otra cosa que hojas modificadas alrededor de los órganos reproductivos situados en el centro de la flor. Su exquisita fragancia complementa la experiencia positiva, acrecentando el atractivo de la flor, de la misma manera que un perfume cautivador complementa el encanto de una mujer hermosa. Otro gran avance en la evolución de la flor de las angiospermas

página siguiente arriba: *Centaurea cyanus* (Asteraceae) – aciano; nativa de Eurasia típica de la familia del girasol, la “flor” del aciano consiste en muchas flores individuales reunidas estrechamente formando el llamado capítulo (cabeza de flores). Las abejas son visitantes frecuentes; mientras colectan el néctar y el polen polinizan las flores individuales

página siguiente abajo: *Orbea semota* (Apocynaceae) – nativa del este de África – la flor de esta suculenta está adaptada para atraer moscas carroñeras para su polinización; su coloración, los pelos trémulos alrededor del margen y su olor son todos una imitación de un animal muerto

abajo: *Cedrus atlantica* (Pinaceae) – cedro del Atlas; nativo del norte de África – conos masculinos liberando su polen dispersado por el viento





vino dado por la combinación de microsporofilos y megasporofilos en una misma flor, algo que solo muy pocas gimnospermas (la mayoría de las cuales están hoy extintas) lograron hacer alguna vez. Estas flores bisexuales o hermafroditas⁸ evitaron la duplicación del esfuerzo necesario para separar las flores masculinas y femeninas, lo que habría requerido equipar a ambas con atractivos y recompensas para polinizadores. Puesto que los microsporofilos (estambres) y los megasporofilos (carpelos) están en la misma flor, el polen puede ser recibido de insectos y al mismo tiempo algo de polen de la propia flor puede quedar adherido a estos visitantes. Las flores bisexuales simplemente proporcionan una única parada donde recibir y expedir polen, y al mismo tiempo un solo lugar donde recompensar al expedidor con alimento (polen) y bebida (néctar).

Arquitectura floral

Una típica flor de angiosperma consiste en cuatro o cinco verticilos de hojas especializadas. El verticilo exterior es el cáliz, una estructura en forma de copa que consiste en un grupo de entre tres y cinco hojas verdes pequeñas llamadas sépalos. Dentro del cáliz está la corola, grande y a menudo de colores brillantes, normalmente compuesta de tres a cinco pétalos. Los sépalos y los pétalos forman juntos el perianto de una flor. Insertos, alternos y opuestos a los pétalos, se encuentra uno o dos verticilos de microsporofilos o estambres. Un estambre consiste en un tallo delgado, el filamento, que porta la antera en el ápice. La antera es la parte fértil del estambre y lleva cuatro miscrosororangios, los sacos de polen. Los estambres a su vez circundan el verticilo central, la parte femenina de la flor, los carpelos. El número de carpelos en cada flor depende de la especie. Pueden ser numerosos, como en los ranúnculos (*Ranunculus* sp., Ranunculaceae), el botón de oro (*Caltha palustris*, Ranunculaceae) y ejemplos más exóticos, como el canelo o wintera aromática (*Drimys winteri*, Winteraceae) y sus parientes las magnolias (*Magnolia* sp., Magnoliaceae). Otras especies, tales como los miembros de la familia de las leguminosas (Fabaceae), que incluyen habas y guisantes, tienen solo un carpelo por flor.

¿Por qué todo tiene dos nombres?

Los científicos les han dado a los órganos sexuales de las plantas diferentes nombres aunque sus equivalentes directos fueron ya presentados y nombrados apropiadamente en los ciclos de vida de los musgos y helechos. En las plantas con semillas, los microsporofilos y megasporofilos son llamados estambres y carpelos, el microsporangio y megasporangio son los sacos polínicos y la nucela, y las microsporas son los granos de polen. Puede que sea verdad que a los científicos les encante inventar nuevos términos del vocabulario de nuestros ancestros griegos y latinos, pero en el caso de las plantas con semillas, al menos, se debe a razones estrictamente históricas. Antes del revolucionario descubrimiento de Hofmeister en 1851, los científicos ya habían creado todo un conjunto de términos técnicos diferentes para designar los órganos reproductivos de las plantas con semillas. Fue el naturalista y físico inglés Nehemiah Grew (1641-1712) quien inventó mucha de la terminología usada hoy para las diferentes partes de la flor. Grew comenzó sus observaciones sobre la anatomía de

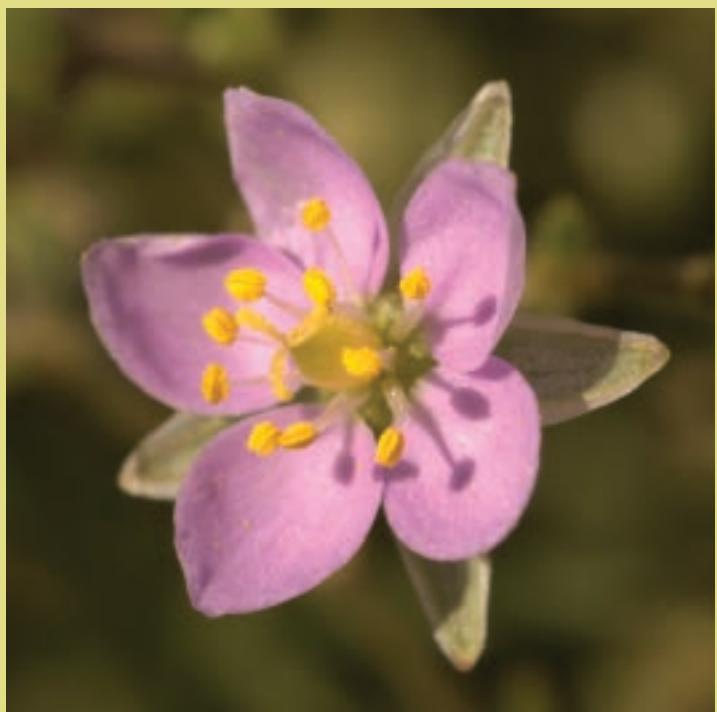


Spergularia rupicola (Caryophyllaceae) – espesugaria de roca; recolectada en el Reino Unido – semilla; sin adaptaciones obvias a un modo específico de dispersión, pero desplegando un patrón de superficie intrincado típico de la familia del clavel: las células papilosas de la cubierta seminal están entrelazadas como las piezas de un rompecabezas, como revela el patrón intrincado de líneas onduladas alrededor de las células individuales. La dispersión se logra cuando las cápsulas expulsan las semillas al ser mecididas por el viento; la forma aplanaada de las semillas puede ayudar aún más a la dispersión por viento; 0,6 mm de largo



arriba: Diagrama de una flor de angiosperma típica (de la periferia al centro): eje floral y cáliz (verde claro); pétalos (rosa); anteras (amarillo); ovario con estilo y estigma (verde oscuro); óvulos (negro)

abajo: *Spergularia rupicola* (Caryophyllaceae) – espergularia de roca; nativa de Europa – detalle de la flor



las plantas en 1664 y en 1672 publicó su importante primer ensayo *Anatomy of Vegetables Begun*, el cual fue seguido en 1673 por *Idea of a Phytological History*. Su publicación más importante, *Anatomy of Plants*, apareció en 1682. Esta incluía un capítulo sobre la “Anatomía de las hojas, flores, frutos y semillas” en el cual analizaba la función de las flores, y por primera vez se identificaban los estambres y carpelos como órganos masculinos y femeninos. Cuando Hofmeister fue capaz de probar que los órganos sexuales de las criptógamas (mugos, helechos, etc.) y las plantas con semillas tenían una similitud evolutiva fundamental, la terminología de Grew había sido establecida hacía mucho tiempo. Ambos conjuntos de términos se han conservado y son usados paralelamente.

Tecnología de fusión

A lo largo de la evolución, las angiospermas desarrollaron una tendencia a fusionar las partes de sus flores, especialmente los carpelos. En las familias más avanzadas, los carpelos están normalmente unidos formando un solo ovario o pistilo para el cual el término científico es gineceo sincárpico.⁹ En un gineceo sincárpico los carpelos comparten un único estigma, que puede estar alzado por encima de la parte inflada que porta el óvulo por una extensión delgada de los carpelos, el estilo. Este estigma compartido ayudó además a racionalizar la polinización debido a que un solo evento de polinización podría ahora lograr la fertilización de todos los óvulos de no solo uno, sino de varios carpelos. La fusión de los carpelos es fácilmente visible cuando el ovario de un tulipán, por ejemplo, es cortado en dos. Aunque están fusionados, los tres carpelos de una flor de tulipán mantienen sus paredes y dividen el ovario en tres cámaras claramente discernibles con sus óvulos adentro. Otras partes de la flor de las angiospermas con una fuerte tendencia evolutiva para amalgamarse son los pétalos. Buenos ejemplos de este fenómeno son las campanuláceas (Campanulaceae) donde los cinco pétalos forman una corola de una sola pieza en forma de campana, que le da el nombre a la planta. Muchas familias avanzadas evolutivamente como la familia de las escrofulárias (Scrophulariaceae) y la familia de la menta (Lamiaceae) tienen flores con pétalos fusionados y moldean sus corolas para adaptarlas a sus polinizadores preferidos, lo que nos hace regresar a la relación íntima de las angiospermas con los animales.

La belleza está en los ojos del que mira

Fue la relación con los animales –especialmente con los insectos– lo que permitió la increíble diversidad de angiospermas de la que hoy nos maravillamos. La variación de las diferentes partes de la flor en número, tamaño, forma, simetría y color, permitió desarrollar una casi infinita diversidad de tipos de flores. Por medio de la especialización y el ajuste de sus flores para coincidir con la preferencia (en color y olor) y necesidades físicas y habilidades (tamaño corporal, longitud de las partes bucales) de un cierto grupo de insectos o algunas veces una única especie de abeja, mariposa, polilla o escarabajo, las angiospermas encontraron un modo eficiente para evitar que el polen indeseado fuera depositado en sus estigmas. Esta es la razón por la cual algunas flores poseen colores brillantes y emiten un olor agradable (la rosa, por ejemplo), mientras que otras son menos agradables a nuestros sentidos,



página anterior: *Ophrys sphegodes* (Orchidaceae) – recolectada en el Reino Unido – semillas con cubierta seminal ligera como una bolsa, desplegando el patrón típico de panal de las semillas globo o infladas dispersadas por el viento; 0,6 mm de largo

abajo: *Ophrys apifera* (Orchidaceae) – orquídea abeja; nativa de Europa central y meridional (incluyendo Gran Bretaña) y del norte de África – flor; el perfume y la apariencia de la flor de la orquídea abeja imita una abeja hembra, atrayendo irresistiblemente a abejas macho en busca de pareja. Cuando una abeja macho trata de copular con la flor, el desprevenido insecto se lleva encima los pegajosos polinarios. Cuando la abeja perpleja cae en la misma trampa en otra orquídea de la misma especie, transfiere los polinarios al estigma de la nueva flor y la polinización es facilitada



especialmente aquellas que oliendo y luciendo como un animal muerto tratan de atraer moscas carroñeras (e.g. la flor carroñera (*Smilax herbacea*, *Smilacaceae*) de Norteamérica, y las del género africano *Stapelia*). Algunas orquídeas van más lejos llegando a interferir en la vida sexual de sus polinizadores mimetizando a un compañero potencial de apareamiento (e.g. las orquídeas abeja del género *Ophrys*), o –posiblemente aún más perturbador para el animal– imitando a un animal rival macho que debe ser atacado (e.g. *Oncidium planilabre*).

Quid pro quo o el milagro de la coevolución

Durante la historia de la evolución, la relación entre plantas e insectos se desarrolló como una alianza muy estrecha. De hecho, la alianza se ha convertido en algo tan importante para ambos que no solo las plantas se adaptaron a las necesidades del insecto, sino que los insectos también se adaptaron a sus flores. La así llamada co-evolución entre insectos y plantas fue probablemente el factor más influyente en el origen y diversificación de las angiospermas. Esta adaptación mutua de flores e insectos puede ser tan obvia que Charles Darwin fue capaz de predecir el polinizador de la orquídea estrella de Madagascar, *Angraecum sesquipedale*, sin ni siquiera haberlo visto. Cuando observó el enorme espolón hueco de 30-35 cm en la parte posterior de la flor, postuló que debía ser un insecto con una lengua suficientemente larga para alcanzar el néctar al final del espolón, seguramente una polilla. Solo varias décadas después de su muerte la suposición de Darwin fue confirmada: una polilla gigante con una lengua de más de 22 cm de largo fue capturada en Madagascar a principios del siglo veinte. A este animal, elusivo por mucho tiempo, le fue dado el nombre de *Zanthopan morganii praedicta* (“*praedicta*” por la predicción de Darwin). Aunque esta polilla había sido nombrada y descrita en 1903, la prueba final de que se trataba del polinizador de la orquídea estrella no llegó hasta 130 años después de la perspicaz predicción de Darwin. En 1992 el zoólogo alemán Lutz Wasserthal fue en una expedición a Madagascar para localizar la elusiva polilla en su hábitat natural. El viaje fue exitoso: Wasserthal regresó con fotografías sensacionales proporcionando evidencias irrefutables de que *Zanthopan morganii praedicta* era realmente el polinizador de *Angraecum sesquipedale*. Quedaba la pregunta de por qué esta polilla desarrolló estas partes bucales tan absurdamente largas. La respuesta tiene que ver con su estrategia de alimentación. La mayoría de las polillas se alimentan mientras se mantienen aleteando en un punto fijo enfrente de las flores. Wasserthal cree que la elongación extrema de la probóscide del insecto y el tipo de vuelo eran adaptaciones para protegerlas de predadores como las arañas cazadoras, que se esconden en o detrás de las flores.

Solo polillas con probóscides extremadamente largas pueden estar fuera del alcance de las arañas cazadoras. El escenario evolutivo probable es que las polillas desarrollaron sus alargadas partes bucales como un mecanismo de defensa. Subsecuentemente, las flores adaptaron su forma para reclutar la polilla, convenientemente preadaptada, como su polinizador. Con su propio servicio de transporte instalado, una especie de planta puede prevenir hibridación no deseada con sus parientes cercanos. Este mecanismo de aislamiento genético tan eficiente hizo posible que muchas especies evolucionaran dentro de un periodo de tiempo relativamente corto, aunque estuviesen creciendo próximas a sus primas o primas segundas.

Además, un polinizador especializado en una flor particular viaja grandes distancias entre dos flores de la misma especie. Esto permite a las comunidades de plantas angiospermas ser más diversas, lo que quiere decir que tienen un número mayor de especies pero un número menor de individuos por especie en una cierta área. La mejor prueba de que esta estrategia funciona es, una vez más, proporcionada por las orquídeas. Sus flores son las más sofisticadas de todas las angiospermas y, con más de 18.500 especies, son el grupo más grande y exitoso de las plantas con flores de nuestro planeta. Su mecanismo de polinización extremadamente selectivo hace posible que más de 750 especies diferentes de orquídeas crezcan en una sola montaña como la del Mount Kinabalu en Borneo.

Siempre hay algún ludista

Como en toda sociedad, hay también “retros” entre las angiospermas, que nunca se unieron al concurso de belleza floral o renunciaron y retornaron a la polinización por el viento. Esta renuencia o reversión no ocurrió porque las plantas encontraran la competición por la atención muy estresante. Sucedió, como es frecuente en la evolución, por razones económicas. Las angiospermas polinizadas por el viento se encuentran principalmente en lugares donde no hay muchos animales polinizadores, pero si hay mucho viento. De hecho, a pesar de la gran inversión en producir grandes cantidades de polen, la polinización por el viento es bastante eficiente económicamente en comunidades donde las plantas polinizadas por el viento son comunes y crecen muy juntas. Los bosques de coníferas del Ártico son buenos ejemplos, así como las sabanas en África, pero también algunos bosques de angiospermas de hoja ancha en las regiones templadas. Árboles deciduos como el aliso, abedul, haya, roble, castaño, avellano, y todas las gramíneas son buenos ejemplos de angiospermas que revirtieron a la polinización por el viento.

Las cosas solo pueden mejorar

Hasta ahora, los caracteres progresivos más destacados de las angiospermas (carpelos con estigma o flores bisexuales) giran todos en torno a los óvulos y semillas. Con tantas grandes innovaciones y una fuerte tendencia hacia el perfeccionamiento de sus órganos reproductivos, es difícil creer que las angiospermas hayan mantenido las mismas prácticas sexuales que las gimnospermas. Pero ¿cómo podrían hacer un órgano increíblemente sofisticado como la semilla aún mejor? Una mirada más de cerca a la vida sexual de las angiospermas nos dará la respuesta.





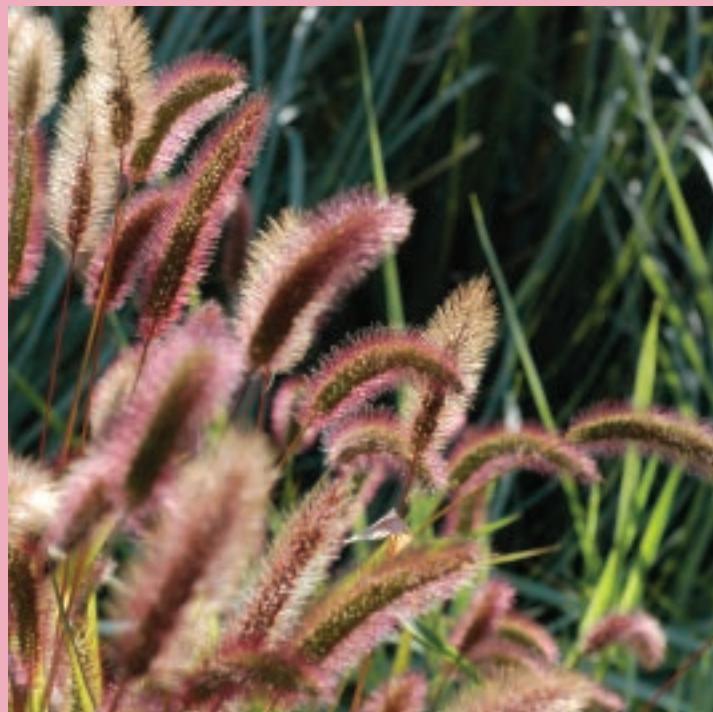
página anterior: *Angraecum sesquipedale* (Orchidaceae) – orquídea estrella; nativa de Madagascar – semillas globo o infladas dispersadas por el viento mostrando un patrón de panal colapsado alargado.
Semilla 360 µm de largo

arriba: polinización de la orquídea estrella de Madagascar (*Angraecum sesquipedale*) por la polilla gigante *Xanthopan morganii praedicta*, el único insecto con una lengua suficientemente larga para alcanzar el néctar al final del largo espolón (30-35 cm)



página anterior: *Setaria viridis* (Poaceae) – almorejo; probablemente nativa de la Micronesia pero encontrada en todos los trópicos – fruto (cariopsis) con palea y lema aún adheridas; c. 1,8 mm de largo

abajo: *Setaria viridis* (Poaceae) – almorejo – plantas en fruto



La sorprendente vida sexual de las angiospermas

Si se hubiera escrito un Kama Sutra para las plantas, las angiospermas aportarían los más exquisitos ejemplos de cómo hacer el amor en el mundo vegetal. Sus métodos de reproducción sexual son tan sofisticados que, aún hoy, los científicos no entienden con seguridad por qué lo hacen de la manera en que lo hacen.

Doble envoltura protectora

Aunque los científicos no están muy seguros cuándo, cómo y por qué ocurrió, las angiospermas cubrieron sus nucelas con un segundo integumento. Tales óvulos con doble integumento (bitégmicos), uno interior y otro exterior, pueden encontrarse también entre las normalmente unitégmicas gimnospermas. *Ephedra* y *Welwitschia* son las dos gimnospermas con óvulos bitégmicos; el tercer miembro de las gnetales, *Gnetum*, tiene óvulos que consisten en un megasporangio rodeado por lo que algunos interpretan como tres integumentos. Para hacer las cosas aún más complicadas, muchas angiospermas, especialmente las más avanzadas, tienen óvulos con un solo integumento. Sin embargo, sus óvulos unitégmicos derivaron de óvulos bitégmicos a través de la supresión de uno o bien de la unión de los dos integumentos. Cualquiera que sea el número de integumentos de un óvulo, siempre tiene que tener un punto de entrada a la ovocélula. En los óvulos bitégmicos, cada integumento tiene su propia abertura micropilar. La del integumento exterior es llamada exostoma; la del interior se denomina endostoma. Juntos, el exostoma y el endostoma, forman el micrópilo en los óvulos bitégmicos.

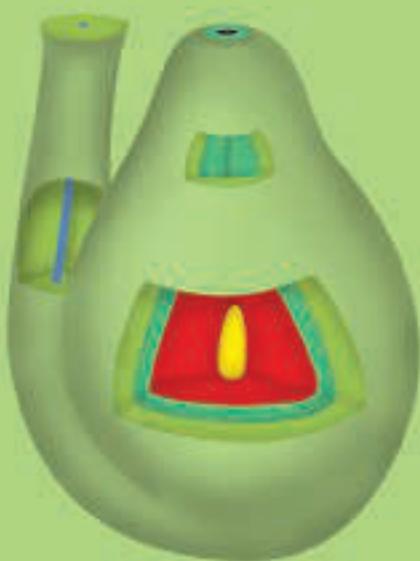
Cordón umbilical y ombligo

La cálaza es también el lugar donde el suplemento vascular del óvulo normalmente termina. Como un feto en el útero, las semillas en el ovario están pegadas a una placenta por un cordón umbilical. Cuando las semillas dejan el fruto (ovario maduro), el cordón umbilical, llamado funículo en plantas, se desprende de la semilla y deja una cicatriz. Esta cicatriz, básicamente equivalente al ombligo humano, está presente en todas las semillas y es llamada hilo. El hilo es generalmente pequeño y algunas veces casi invisible. En muchas semillas, sin embargo, el hilo es grande y constituye un aspecto característico prominente de la semilla (por ejemplo en cactus, castañas o ciertas leguminosas).



página anterior: *Passiflora caerulea* (Passifloraceae) – pasionaria azul; nativa de Sudamérica (de Brasil a Argentina) – óvulos maduros suspendidos en cortos funículos, con el micrópilo apuntando hacia la pared del fruto (placenta); un solo óvulo (sin funículo) 0,5 mm de largo

abajo: Diagrama de un óvulo de angiosperma típico – verde claro: integumento externo; verde oscuro: integumento interno; rojo: nucela; amarillo: saco embrionario; el micrópilo está marcado como un punto negro en el ápice; la estructura tubular a la derecha representa el funículo (cortado mostrando su haz vascular central)



Al revés

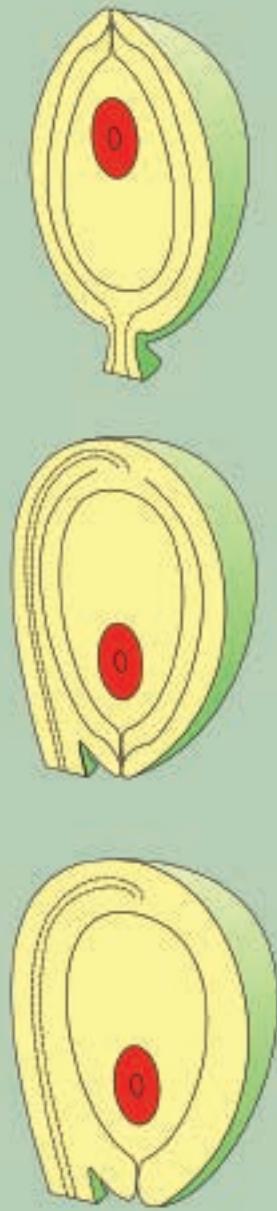
Los óvulos de las gimnospermas, comparados con los de las angiospermas, son relativamente simples. Tienen un eje recto longitudinal y el punto donde están pegados a la planta madre coincide con la cálaza. Encerrados dentro de los carpelos, el micrópilo de estos óvulos apunta hacia el lado opuesto al margen del carpelo, que es el área donde los tubos polínicos penetran en la cámara ovular. En las angiospermas el tubo polínico tiene, en consecuencia, que crecer a una cierta distancia fuera del tejido conductor del carpelo antes de alcanzar el micrópilo. Para solucionar este problema, las angiospermas han puesto sus óvulos al revés de tal manera que el micrópilo esté posicionado más cerca del margen del carpelo. Este óvulo anátrropo “invertido” distingue a las angiospermas de las gimnospermas, las cuales solo tienen óvulos átropos (no invertidos). Mientras el hilo y el micrópilo están localizados en extremos opuestos en las semillas átropas, estos se encuentran muy próximos en las semillas anátrropas. Otro indicador de anatropía es la presencia de una estructura como una costura llamada rafe. En la cubierta de la semilla madura, el rafe a menudo aparece como un surco o cresta que se extiende entre los extremos opuestos de la semilla. Originalmente se pensaba que el rafe era la porción del funículo que se fusionaba con el integumento tras su inversión. Aunque es verdad que el rafe lo forma el funículo, no es realmente el resultado de la fusión de tejidos: más bien se desarrolla de una elongación del funículo en el punto donde es adherido a la cálaza de un óvulo joven. Por medio de este crecimiento intercalado del funículo la nucela gira 180 grados y el micrópilo termina cerca del futuro hilo. El óvulo anátrropo está presente en el 80 por ciento de todas las familias, siendo este el tipo más común de óvulo en angiospermas. Solo en unas pocas excepciones, alrededor de veinte familias, se sabe que han revertido a los óvulos átropos. Esto sucede sobre todo en el caso de los ovarios con un solo óvulo erecto cuyo micrópilo enfrenta o en algunos casos toca el tejido conductor (e.g. en Juglandaceae, Piperaceae, Polygonaceae, Myricaceae, Urticaceae) por lo que es innecesario invertir el óvulo.

Pubertad precoz

Los eventos dentro de la nucela de las angiospermas son inicialmente los mismos que en las gimnospermas. Dentro del tejido de la nucela, una célula, la célula madre de la megaspora, sufre meiosis para producir cuatro megasporas haploides de las cuales tres (aquellas más cercanas al micrópilo) normalmente mueren.¹⁰ La superviviente es llamada la megaspora funcional. A partir de este punto, sin embargo, todo es diferente en las angiospermas y sobre todo mucho más rápido. En vez de producir un gametofito femenino que consiste en miles de células y uno o más arquegonios, el megagametofito de las angiospermas es simplificado. Despues de solo tres divisiones mitóticas (normales) de su núcleo, la megaspora funcional da lugar a ocho núcleos haploides libres, los cuales están distribuidos en dos grupos de cuatro, uno en cada polo de la megaspora. En el próximo estadio, un núcleo de cada grupo migra hacia el centro. Como vienen de polos opuestos, son llamados convenientemente núcleos polares. Tras la formación de las paredes celulares, el gametofito maduro consiste típicamente en ocho núcleos distribuidos en siete células, una de las cuales funciona como



Melocactus zehntneri (Cactaceae) – melocacto; nativo de Brasil – semillas con un hilo grande (marrón) cubriendo el micrópilo (protuberancia en forma de embudo con borde rojo) y con un largo haz vascular central del funículo todavía pegado; producido en una baya y dispersado por animales que la comen, esta semilla no muestra adaptaciones obvias a un modo particular de dispersión además de la superficie bastante lisa que asegura un pasaje fácil a través del tubo digestivo; semillas de 1,2 mm de largo



Secciones longitudinales de los principales tipos de óvulos de angiospermas con el saco embrionario en rojo: (a) óvulo átropo con dos integumentos (bitégmico); el hilo y el micrópilo se encuentran opuestos el uno al otro; el rafe no está presente; (b) óvulo anátrópico con dos integumentos; hilo y micrópilo están en estrecha proximidad; el largo rafe se extiende a lo largo del lado izquierdo del óvulo; (c) óvulo anátrópico con un solo integumento (unitégmico)

una ovocélula.¹¹ Estas siete células del megagametofito, también llamado saco embrionario en las angiospermas, están ordenadas en un patrón particular: hay tres células pequeñas en el extremo micropilar formando el saco embrionario, el cual consiste en la ovocélula y dos sinérgidas acompañantes. Las tres células del saco o aparato embrionario encaran otro juego de células antípodas en el extremo opuesto del saco embrionario. Finalmente, entre el saco embrionario y las células antípodas hay una gran célula central conteniendo dos núcleos polares. Una vez que el gametofito femenino ha alcanzado este estadio, está listo para la fertilización. La reducción progresiva de los gametofitos femeninos (y masculinos) observada en las plantas con semillas es un ejemplo impresionante de un fenómeno recurrente en la evolución tanto de plantas como animales. Este se denomina progénesis. La progénesis es un término políticamente correcto para algo muy similar a una “pubertad precoz” y se refiere a un organismo que alcanza su madurez sexual mientras está todavía en su estado juvenil. Ciertos anfibios e insectos son buenos ejemplos.

Cuando se trata de sexo, las angiospermas lo quieren todo

La evolución del megagametofito de siete células y ocho núcleos es novedosa y radical, pero es solo el preámbulo a un acto de reproducción sexual más complejo. Para comenzar, las gimnospermas no tienen nada comparable a las células antipodales ni a los núcleos polares de las angiospermas. Las células antipodales no tienen normalmente una función particular y pronto se degeneran, pero los núcleos polares asumen un papel único: se suman a la unificación de lo masculino y femenino. Pero ¿de qué manera y por qué les está permitido unirse al asunto más privado? En el lado masculino, las microsporas comienzan como una sola célula. Pronto, la joven microspora sufre una división mitótica dentro del grano de polen, resultando en una célula vegetativa y una célula generativa. Aún antes de que los granos de polen sean liberados de los sacos polínicos, la célula generativa a menudo se divide mitóticamente para producir dos núcleos espermáticos. Los núcleos espermáticos son gametos con un pequeño volumen de citoplasma alrededor de su núcleo y carecen de flagelo. Cuando un grano de polen alcanza el estigma de una flor, este germina, produciendo un tubo polínico. Su crecimiento está dirigido por los núcleos de las células vegetativas. El tubo polínico penetra el estigma y se adentra hacia abajo por el estilo, finalmente entra en la cavidad del ovario y llega al micrópilo del óvulo. Una vez alcanzado el micrópilo, el tubo polínico libera los dos núcleos espermáticos en una de las sinérgidas próximas a la ovocélula. Inmediatamente antes de esto, los dos núcleos polares haploides en la célula central se fusionan para formar un núcleo diploide y migran a una posición cercana al aparato ovárico. Lo que sucede luego es único en el reino vegetal.

Polinizadas una vez, fertilizadas dos veces

Mientras las antiguas hermanas gimnospermas usan solo uno de los dos núcleos espermáticos para fertilizar una ovocélula y permiten al otro desperdiciarse o fertilizar un arqueogonio vecino, las angiospermas requieren de ambos para alcanzar un extraordinaria doble fertilización –uno de los núcleos espermáticos entra en la ovocélula como es habitual, mientras

el otro baja hacia la célula central donde se encuentra con los núcleos diploides (formados por dos núcleos polares). Este segundo núcleo haploide, al igual que el primer núcleo espermático haploide que fertilizó la ovocélula, se fusiona con el núcleo diploide de la célula central para formar un nuevo núcleo triploide. Solo cuando esta doble fertilización (de la ovocélula y de uno de los núcleos centrales) ha sido exitosa, el cigoto dará lugar al embrión y el óvulo comenzará a desarrollarse hasta convertirse en semilla. Antes de observar el desarrollo del embrión en detalle, el destino de la enigmática célula triploide central merece ser explorado.

La fiambra triploide de las angiospermas

Aún antes de que el cigoto produzca un embrión reconocible, la célula triploide central crece formando un tejido que constituye el componente que define la semilla de las angiospermas, el endosperma.¹² El endosperma rodea el embrión en crecimiento y lo nutre mientras dura su desarrollo. A medida que la semilla madura, el embrión crece más adentro en el endosperma. Lo que el embrión no ha consumido en el momento que la semilla madura, persiste en la semilla y sirve de reserva alimenticia para el joven esporofito durante la germinación. Que el endosperma forme el principal constituyente de los granos de cereales es la razón de que arroz, trigo, maíz, avena y mijo proporcionen el alimento básico para millones de personas en todo el mundo. Es este tejido almacenador de la semilla, único y sin parangón, el que más que cualquier otra cosa caracteriza a las angiospermas. Pero ¿por qué surge de una segunda fertilización si no produce un embrión?

¿Es el endosperma un gemelo para el sacrificio?

En 1898-1899, el biólogo ruso Sergei Gavrilovich (1857-1930) y el botánico francés Jean-Louis-León Guignard (1852-1928) descubrieron paralelamente el origen del desarrollo del endosperma a partir de la doble fertilización. Pero desde entonces, la evolución de los eventos específicos que dieron lugar a la formación de un endosperma triploide ha seguido siendo un misterio. Investigaciones recientes han mostrado que las Gnetales en las Gimnospermas –aceptadas por algunos como las parientes vivientes más cercanas de las angiospermas– también sufrieron el proceso de doble fertilización. En las Gnetales, sin embargo, la doble fertilización no conduce a la formación de un cigoto y un endosperma –como se esperaría– sino de dos cigotos diploides. Una teoría afirma que en los ancestros de las angiospermas, extintos hace mucho tiempo, el segundo evento de fertilización produjo un embrión gemelo genéticamente idéntico pero que una vez que el linaje de las angiospermas se separó, este embrión gemelo evolucionó en una estructura embrionaria nutricia, el endosperma. Sin embargo, no se ha demostrado aún que las Gnetales sean los parientes vivos más cercanos de las angiospermas. No sabemos si los científicos algún día resolverán este enigma. Debido al incompleto registro fósil, las angiospermas parecen haber aparecido de repente y con considerable diversidad en la historia de la Tierra pero sin antecedentes obvios. El origen evolutivo de las angiospermas –el asunto sin resolver más destacado en la biología evolutiva vegetal– continua siendo el “misterio abominable” de Darwin desde hace más de un siglo.

Ciclo de vida de las angiospermas – en sentido horario desde arriba: (a) sección longitudinal de una flor y detalle del óvulo mostrando la nucela (verde brillante) con la célula madre de la megáspora (amarillo) adentro; (b) tras la meiosis la célula madre de la megáspora forma una tétrada lineal de megásporas de las cuales una, la megáspora funcional, sobrevive; (c) la megáspora después de dos divisiones mitóticas conteniendo cuatro núcleos; (d) megagametofito maduro (saco embrionario) constituido por ocho núcleos distribuidos en siete células organizadas como sigue: tres células en el extremo micropilar forman el aparato ovárico que consiste de la ovocélula (naranja) y dos células sinérgidas (blanco); tres células antípodas (púrpura) en el extremo opuesto; una gran célula central con dos núcleos polares (azul); (e) sección transversal de la antera mostrando los cuatro microsporangios (sacos polínicos) que contienen la célula madre de la micróspora; (f)-(j) la célula madre de la micróspora sufre meiosis para formar cuatro granos de polen, cada uno conteniendo un núcleo vegetativo (marrón) y un núcleo degenerativo (rojo); (k) tubo polínico alcanzando el óvulo en el ovario a través del micrópilo; mientras el núcleo generativo sufre mitosis para formar los dos núcleos espermáticos (rojo); (l) el tubo polínico ha descargado los dos núcleos espermáticos (rojo) en una de las células sinérgidas (blanco); un núcleo espermático entra en la ovocélula (naranja), el otro se une a los dos núcleos polares (azul) en la célula central; (m) semilla en desarrollo con embrión (naranja), endosperma (punteado) y el resto de la nucela (verde brillante); (n) semilla madura; (o) semilla germinando; (p) plántula





Las ventajas de la doble fertilización

Así como el origen evolutivo del endosperma sigue siendo un misterio, las ventajas de la doble fertilización no están completamente claras. Al incorporar genes paternos y maternos, el tejido endospermático es genéticamente idéntico al embrión. Esto podría mejorar el desarrollo del embrión al reducir el riesgo de incompatibilidades genéticas entre la madre y la descendencia. También es una posibilidad en las gimnospermas, donde el tejido que rodea al embrión (el megagametofito haploide) es totalmente maternal.

Desde un punto de vista económico, la evolución del endosperma también parece ser una mejora. Aunque gimnospermas tales como ginkgos, cíadas y coníferas pueden estar orgullosas de sus semillas, la manera en que las “hacen” no es particularmente eficiente. Su vida sexual primitiva les obliga a producir su tejido de almacenamiento (el masivo megagametofito) por adelantado, antes de que la ovocélula sea fertilizada. Las angiospermas ponen su energía en la formación de un endosperma rico en energía solo después de la fertilización exitosa del óvulo. Si la polinización de la flor falla, las angiospermas no habrán despilfarrado su preciosa energía y materiales. La conservación es siempre una gran ventaja en la carrera evolutiva.

El embrión de las angiospermas

Tras la fertilización, o algunas veces antes, las células sinérgidas y antípodas se degeneran mientras el cigoto comienza a dividirse mitóticamente. En todas las angiospermas, la primera división del cigoto es asimétrica. Esta divide al cigoto transversalmente en una gran célula basal que mira hacia el micrópilo y una pequeña célula apical orientada en dirección opuesta. Esta primera división determina la polaridad del embrión. La célula apical crece formando un embrión propiamente dicho mientras que la célula basal más grande produce una especie de tallo suspensor, similar al encontrado en las gimnospermas. Originalmente, el suspensor fue concebido como un medio para anclar el embrión al micrópilo mientras este empujaba al embrión más profundamente dentro del endosperma. Hoy en día, sabemos que su función es mucho más compleja. El suspensor no solo nutre al joven esporofito con nutrientes transferidos de la planta madre, sino que también controla los primeros estadios de desarrollo del embrión por medio del suplemento de hormonas. Al contrario del embrión, el suspensor tiene una vida corta y en la semilla madura no quedan rastros de su existencia previa.

Monocotiledóneas y dicotiledóneas

Inicialmente, el embrión propiamente dicho es solo una protuberancia globular de células, pero pronto comienzan a diferenciarse los ejes embrionarios (hipocótilos), con la raíz (radícula) en un extremo y las primeras hojas del joven esporofito, las hojas de la semilla o cotiledones, en el otro extremo. Debido a que el desarrollo del embrión empieza justo debajo del micrópilo, la punta de la radícula siempre marca ese lugar.

El embrión de las gimnospermas puede tener cualquier número entre uno y más de diez cotiledones, pero el embrión de las angiospermas tiene dos o solo uno. Los botánicos han usado desde hace mucho tiempo esta clara distinción muy conveniente para separar las

Glinus lotoides (Molluginaceae) – recolectado en Burkina Faso – dos semillas todavía adheridas a un pedazo de la pared del fruto; el peculiar arilo funicular (eleosoma) consiste de dos lóbulos laterales con una larga proyección en forma de cola entre ellos. La función del arilo es probablemente la de facilitar la dispersión por hormigas, pero puede también ayudar a la dispersión por el viento

angiospermas en dos grupos, las dicotiledóneas con dos hojas seminales y las monocotiledóneas con solo una hoja. Hay muy pocas excepciones a esta regla donde el número de cotiledones excede de dos. Algunos individuos de *Magnolia grandiflora* (Magnoliaceae), por ejemplo, pueden desarrollar ocasionalmente tres o más cotiledones, mientras otras especies normalmente producen tres (e.g. *Degeneria vitiensis*, Degeneriaceae) o hasta ocho cotiledones (*Persoonia* spp., Proteaceae). Hay también algunas dicotiledóneas en las cuales los dos cotiledones son desiguales en tamaño (anisocótilos). En casos extremos, como el del ciclamen (*Cyclamen europaeum*, Primulaceae) y *Corydalis* spp. (Ranunculaceae), el embrión desarrolla solo un cotiledón, mientras el segundo es suprimido. En *Streptocarpus wendlandii* (Gesneriaceae) la anisocotilia no se manifiesta hasta después de la germinación. En la semilla los cotiledones son morfológicamente idénticos, pero inmediatamente tras la germinación, un cotiledón muere mientras el otro permanece como la única hoja de la planta que se desarrollará, hasta alcanzar una longitud de hasta 70 cm o más. En otras dicotiledóneas los dos cotiledones están fusionados en uno en el embrión maduro.

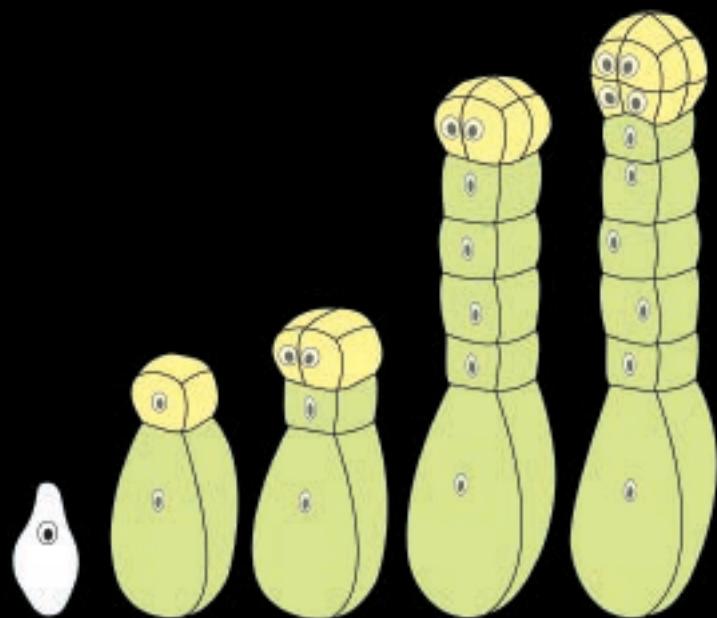
Tales dicotiledóneas “pseudomonocotiledóneas” son encontradas en la familia de la zanahoria (Apiaceae) y la familia del botón de oro (Ranunculaceae). Para completar la selección de excepciones, los miembros de la familia monocotiledónea del ñame (Dioscoreaceae) algunas veces tienen dos (desiguales) cotiledones. Las dicotiledóneas son un grupo más grande. Se estima que comprenden unas 261.000 especies distribuidas en más de 443 familias, comparadas con las 53.000 especies en 91 familias de las monocotiledóneas. Sin embargo, en vista de las últimas estimaciones de un total de 422.000 especies de angiospermas en el mundo, los números anteriores están probablemente subestimados. Las monocotiledóneas y las dicotiledóneas son generalmente fáciles de distinguir, aún sin contar las hojas de sus embriones. Las monocotiledóneas son plantas principalmente herbáceas con hojas simples que carecen de una división entre tallo y lámina y poseen venación paralela. Todas las gramíneas, bananas, bambúes, lirios, orquídeas y palmas, por ejemplo, son monocotiledóneas. Investigaciones recientes han demostrado que durante la evolución de las angiospermas, las monocotiledóneas se separaron como un linaje dentro de las dicotiledóneas primitivas. En algún momento deben haber perdido uno de sus cotiledones.

Diversidad de embriones

En muchas angiospermas primitivas, en el momento en que la semilla es liberada de la planta madre, el embrión es muy pequeño en relación a la cantidad de endosperma. Esto es así para los miembros de la familia de la anona (Annonaceae), la del acebo (AQUIFOLIACEAE), la del bérbero (Berberidaceae), la de la magnolia (Magnoliaceae), la de la amapola (Papaveraceae), la del botón de oro (Ranunculaceae) y la del canelo (Winteraceae). Tratar de encontrar el embrión en una semilla de una magnolia, chirimoya (*Annona cherimola*), amapola, botón de oro, canelo (*Drimys winteri*) o en la *Jeffersonia diphylla* puede ser muy difícil y parecer más como un ejercicio de terapia ocupacional. Los embriones en estas semillas son microscópicamente pequeños con cotiledones difícilmente discernibles y la cantidad de endosperma es enorme en relación al embrión.

página siguiente: *Castilleja flava* (Orobanchaceae) – recolectada en Idaho, EE UU – semilla globo desplegando la forma más extrema del típico patrón de panal encontrado en las semillas globo dispersadas por el viento; ambas paredes tangenciales, externa e interna, de las células de la cubierta seminal se disuelven dejando solo la voluminosa jaula en forma de panal producida por las paredes radiales engrosadas

abajo: Desarrollo del embrión de las angiospermas – de izquierda a derecha: la primera división del cigoto es asimétrica, resultando en una gran célula basal y una pequeña célula apical. Esta primera división determina la polaridad del embrión. La célula apical (amarillo) se desarrolla para formar el embrión propiamente dicho mientras la célula basal más grande (verde) produce una especie de tallo suspensor





Una gran variedad de embriones de diferentes formas y tamaños puede ser encontrada en las plantas con semillas, desde los microscópicamente pequeños hasta aquellos que llenan la semilla entera. En 1946 Alexander C. Martin publicó un artículo titulado “The comparative internal morphology of seeds” (La morfología comparativa interna de las semillas) basado en las semillas de 1.287 géneros de plantas, incluyendo gimnospermas y angiospermas. Lo que Martin encontró fue que la estructura interna de las semillas variaba tremadamente con respecto a su tamaño relativo, forma y posición del embrión. Su sistema de clasificación, el cual es todavía ampliamente usado hoy día, distingue diez tipos diferentes de embriones y dos tipos de semillas extremadamente pequeñas. Estos doce tipos son divididos en dos. Los embriones de la división periférica están restringidos a la mitad inferior de la semilla o se extienden a lo largo de su periferia. Estos están presentes predominantemente en las monocotiledóneas. Debido a la pérdida de un cotiledón, sus embriones asimétricos pueden tener las formas más inusuales, tales como discos achatados (“tipo amplio”) o estructuras en forma de cabeza (“tipo capitado”). Los embriones pequeños, muy poco diferenciados, en forma de disco se encuentran en los parientes de la familia de las gramíneas (Poaceae), tales como la familia Eriocaulaceae, la familia del junco (Juncaceae), las Restioniaceae y las Xyridaceae. Los menos comunes, los embriones capitados, están presentes solo en unas pocas familias, como las Cyperaceae, la familia del ñame (Dioscoreaceae) y las Commelinaceae. Los embriones de “tipo lateral”, los cuales se presentan como una cuña apretada contra el lado del endosperma, son únicos de la familia de las gramíneas. El cuarto y último tipo de embrión de la “división periférica” es (redundantemente) llamado “tipo periférico”. Este se encuentra solo en un orden (un rango taxonómico por encima del nivel de familia) de las dicotiledóneas, las Caryophyllales, el cual incluye la familia de los cactus (Cactaceae), las Caryophyllaceae, la familia de la fitolaca (Phytolacaceae), las Nyctaginaceae, la familia de las piedras vivientes (Aizoaceae), la familia de la verdolaga (Portulacaceae), la familia del amaranto (Amaranthaceae), y la familia de las centidionias (Polygonaceae). Aquí el embrión ocupa una posición única dado que se extiende a lo largo de la periferia de la semilla, en vez de seguir su eje longitudinal a través del centro. La razón de esta posición marginal del embrión reside en la naturaleza peculiar del tejido almacenador de la semilla de las Caryophyllales. En vez de presentar un endosperma triploide, el tejido central contiene el almidón alrededor del cual el embrión se curva, se origina a partir de la nucela diploide. Aunque extraño, tal almacenamiento nucelar o perisperma está presente en otras angiospermas. La mayor parte de un grano de pimienta (*Piper nigrum*, Piperaceae) o de la semilla de un nenúfar (*Nymphaea* spp., Nymphaeaceae) consiste de perisperma. En las complicadas semillas de la familia del jengibre (Zingiberaceae), el tejido almacenador consiste en una cantidad significativa de ambos, endosperma y perisperma.

En las semillas que pertenecen a la “división axial” de Martin (originalmente llamada “axial” por él mismo), el embrión sigue el eje longitudinal de la semilla a través de su centro. Los embriones de “tipo linear” son cilíndricos con cotiledones delgados y no significativamente más anchos que el eje del embrión. Esta forma de embrión más bien inespecífica se encuentra en gimnospermas (coníferas, cícadas, *Ginkgo*) y en angiospermas (ambas

página siguiente: *Aloe trachyticola* (Asphodelaceae) – semilla recolectada en Madagascar – una típica plántula de monocotiledónea mostrando la primera hoja delgada del follaje mientras el único cotiledón permanece dentro de la semilla para reabsorber el endosperma

abajo: *Plantago media* (Plantaginaceae) – llantén mediano; recolectado en el Reino Unido – plántulas mostrando un par de cotiledones opuestos típicos de las dicotiledóneas





mono y dicotilédoneas). Ejemplos de ambos tipos pueden encontrarse en la familia de las leguminosas (Fabaceae), donde la subfamilia de las papilionoides (Papilionoideae) está caracterizada por el “tipo doblado” y las subfamilias de las mimosoides y caesalpinioides (Mimosoideae y Caesalpinoideae) tienen normalmente embriones “tipo invertido”.

Los embriones periféricos, doblados y algunas veces plegados, son el resultado de una curvatura del eje longitudinal de la semilla. Las semillas con un eje longitudinal curvo, donde el micrópilo y la chálaza no están opuestos, son llamadas campilotropas. La ventaja de las semillas campilotropas es que permiten al embrión ser más largo que la semilla y así dar lugar a una plántula más alta con mejores oportunidades de competir con otras plántulas por la luz. Para semillas muy pequeñas Martin creó dos categorías basadas solamente en el tamaño: semillas que van de 0,3 a 2 mm de largo pertenecen al “tipo pequeño”; semillas menores a 0,2 mm de largo son las de “tipo micro”. Las medidas de Martin excluyen la cubierta seminal. Estas semillas diminutas contienen embriones minúsculos subdesarrollados con cotiledones pobemente desarrollados o carecen totalmente de cotiledones. Son normalmente dispersadas por el viento y están presentes en una variedad de familias de angiospermas, siendo las orquídeas (Orchidaceae) el caso más famoso, pero también la familia del jopo (Orobanchaceae), la de las droseras (Droseraceae), la de las campanuláceas (Campanulaceae) y la de las gencianas (Gentianaceae). Semillas medianas o grandes con embriones minúsculos, tales como las de la familia de la anona (Annonaceae), la familia de la magnolia (Magnoliaceae), la familia del botón de oro (Ranunculaceae) y la familia del canelo (Winteraceae), representan al “tipo rudimentario” de Martin.

El tamaño sí importa

El tamaño del embrión en las semillas es un factor importante en la vida de la planta. Las semillas con embriones muy pequeños necesitan a menudo algún tiempo de espera antes de que puedan germinar. Durante el tiempo de espera, el cual puede durar meses, los nutrientes almacenados en el endosperma son primero movilizados y luego son absorbidos por el embrión. Una vez que las semillas del fresno (*Fraxinus excelsior*, Oleaceae) o las de las magnolias han sido dispersadas, el embrión está listo para madurar y hacerse más grande antes de que sea suficientemente fuerte para dejar la protección de la cubierta seminal. Si las semillas con embriones pequeños germinaran más rápido, como las de algunas palmas tales como la palmera de abanico mexicana (*Washingtonia robusta*) o la palmera de burití o carandai brasileño (*Trithrinax brasiliensis*), la semilla permanece pegada a la plántula hasta que todo el endosperma ha sido reabsorbido, lo cual lleva bastante tiempo. La desventaja de las semillas que no pueden germinar rápido es que son incapaces de reaccionar rápidamente a las inesperadas oportunidades tales como un aguacero en un área de baja pluviosidad (por ejemplo, desiertos y semidesiertos). Las atractivas ventajas de las semillas de germinación rápida fueron por lo tanto una fuerza impulsora para la evolución de semillas con embriones más grandes y más desarrollados. En los casos más extremos el embrión usa todo el endosperma disponible antes de que la semilla madure. Los nutrientes proporcionados por la planta madre son entonces almacenados directamente en el propio tejido del embrión, generalmente en



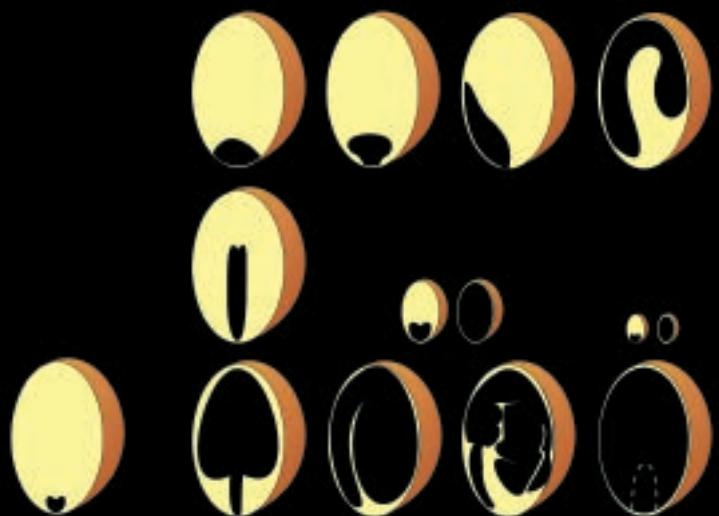
sus hojas. Estos embriones almacenadores desarrollan cotiledones gruesos y carnosos o delgados y plegados, llenando toda la cavidad de la semilla. Con todos los nutrientes del endosperma ya absorbidos antes de la germinación, los embriones almacenadores están listos para salir y así son capaces de aprovechar de manera inmediata oportunidades favorables en su ambiente.

Un miembro de la familia de las leguminosas tiene el récord mundial entre los embriones almacenadores. Las semillas sin endosperma de la *Mora megistosperma* (sin. *Mora oleifera*), un árbol de América tropical, pueden ser de hasta 18 cm de largo y 8 cm de ancho y pesar hasta un kilo, lo cual las convierte en las semillas de dicotilédonea más grandes del planeta. La mayor parte de la semilla consta de los dos cotiledones engrosados tal como los poseen las semillas de legumbres más familiares como las judías, arvejas y lentejas. La única diferencia es que las semillas de la *Mora megistosperma* tiene una cavidad llena de aire entre los cotiledones, lo cual les otorga flotabilidad en el agua de mar, una adaptación a su hábitat de manglares costeros. Otros embriones acumuladores comestibles con cotiledones grandes incluyen pipas del girasol, anacardos, cacahuetes y nueces. Que estos populares “frutos secos” sean embriones acumuladores explica por qué se parten tan fácilmente en dos mitades: los cotiledones.

El extremo opuesto son las “semillas polvo”, tipo micro, de las orquídeas. Todo lo que contienen dentro de la delgada y ligera cubierta seminal es un embrión esférico subdesarrollado sin nada de endosperma. Con reservas de alimento insignificantes para el embrión, las orquídeas tienen que entrar en una relación simbiótica con hongos micorrízicos compatibles tan pronto como germinan. El hongo abastece al embrión en germinación con preciosos carbohidratos y minerales. Para algunas, especialmente las orquídeas terrestres de las zonas templadas, la relación con su hongo específico es vital para el resto de sus vidas. Poco se conoce acerca de cuán específicas son las orquídeas en seleccionar a sus hongos acompañantes. Se sabe al menos que algunas orquídeas son capaces de establecer relaciones micorrízicas con varias especies diferentes de hongos.

arriba: Tipos de embrión (de izquierda a derecha): *Dypsis scottiana* (Arecaceae; recolectada en Madagascar; 12 mm de largo) – tipo rudimentario; *Anagyris foetida* (Fabaceae; recolectada en Arabia Saudita; 16 mm de largo) – tipo doblado; *Brachystegia utilis* (Fabaceae; recolectada en Malawi; diámetro mayor: 5,8 mm) – tipo invertido; *Spermacoce senensis* (Rubiaceae; recolectada en Malawi; 3 mm de largo) – tipo linear; *Porlieria chilensis* (guayacán, Zygophyllaceae; recolectada en Chile; 9,3 mm de largo) – tipo espatulado; *Ipomoea pauciflora* (Convolvulaceae; recolectada en México; 5,1 mm de largo) – tipo plegado

abajo: Diagrama mostrando los doce tipos de semillas propuestos por Martin en 1946 (de izquierda a derecha y de arriba abajo; embrión negro, endosperma amarillo): división periférica (primera fila) comprendiendo los tipos basal, capitado, lateral y periférico; división axial (filas segunda y tercera) comprendiendo los tipos linear, pequeño y micro (con y sin endosperma), espatulado, doblado, plegado e invertido; el embrión más a la izquierda en la última fila es del tipo rudimentario





Se requieren tres generaciones para crear una semilla

Las semillas están compuestas de tejidos de tres generaciones diferentes; esto se cumple tanto para gimnospermas como para angiospermas. La primera generación es la cubierta seminal protectora. Esta se desarrolla a partir del integumento, el cual a su vez está formado por las células diploides del esporofito padre. La segunda generación es el tejido nutritivo, el cual viene provisto de las células corporales haploides del gametofito femenino (en las gimnospermas) o del endosperma triploide (en las angiospermas). La tercera generación es el embrión diploide, el cual combina el material genético de dos individuos diferentes, el esporofito madre (que provee la ovocélula) y el esporofito padre (que provee el polen). Esta combinación sofisticada de tres generaciones de tejido genéticamente diferentes en un solo órgano hace de la semilla la estructura más compleja producida por un espermatófito.

...o a veces solo una

Aunque es cierto que la gran mayoría de las angiospermas produce sus semillas sexualmente, hay algunas excepciones notables. Algunas plantas pararon de explotar las ventajas de la doble fertilización y se abstuvieron –parcial o totalmente– de la reproducción sexual. Hay más de 400 especies en más de 40 familias de angiospermas que son capaces de producir semillas asexualmente, por medio de un proceso llamado apomixis. Curiosamente, aunque bien representada entre las monocotiledóneas y dicotiledóneas, la apomixis parece estar totalmente ausente en las gimnospermas.

Se piensa que las especies apomicticas han evolucionado independientemente de ancestros con reproducción sexual múltiples veces. Algunas son solo apomicticas facultativas y pueden también reproducirse sexualmente, mientras otras son apomicticas obligadas cuya única forma de reproducción es por apomixis. Aunque los mecanismos que conducen a la reproducción apomictica son diversos, el principio subyacente es que la división meiótica es omitida, de manera tal que la ovocélula diploide es producida y se desarrolla en un embrión sin fertilización previa (partenogénesis). Para el desarrollo del endosperma la mayoría de las plantas apomicticas requiere la fertilización de la célula central con sus dos núcleos polares. Pero algunas especies apomicticas han abandonado la fertilización de la célula central, lo cual da lugar entonces al desarrollo del endosperma por sí mismo.

Orobanche sp. (Orobanchaceae) – jopo; recolectado en Grecia – semilla de tipo pequeño mostrando el típico patrón de panal





página anterior: *Mora megistosperma* (Fabaceae) – mangle nato; nativo de América tropical – semilla individual y fruto abierto con dos semillas; el mangle nato tiene la semilla más grande (hasta 18 cm de largo y pesa cuando está fresca casi un kilo) de todas las dicotiledóneas; semilla c. 12 cm de largo

abajo: *Astrocaryum murumuru* (Arecaceae) – palmera muru-muru; nativa de la Amazonia – plántula joven con la semilla todavía adherida; semilla 14,5 mm de largo



El 75% de todas las especies apomícticas pertenecen a solo tres familias: las gramíneas (Poaceae), la familia de la rosa (Rosaceae) y la familia del girasol (Asteraceae), la cual incluye ejemplos tan conocidas como el diente de león (*Taraxacum officinalis*), la vellosilla (*Hieracium pilosella*) y las cincoenrama (*Potentilla* spp.). Como resultado de los diversos mecanismos apomíticos las semillas contienen embriones que son genéticamente idénticos a la planta madre. Estos embriones clonales son útiles en la propagación apomíctica de cultivos como las especies de *Citrus* (Rutaceae), mangostán (*Garcinia mangostana*, Clusiaceae) y las moras (*Rubus fruticosus*, Rosaceae). Sus semillas generadas apomicticamente producen una copia exacta de la planta madre, perpetuando así caracteres valiosos de una raza particular o híbrido a través de generaciones sucesivas de semillas.

Homenaje a las gimnospermas

Hermosas flores, estrategias de polinización inteligentes, doble fertilización y una producción de semillas más eficiente – el modo de vida de las angiosperma fue, y todavía es, un gran éxito. El registro fósil muestra que las angiospermas aparecieron rápidamente y repentinamente entre finales del Jurásico y principios del Cretácico (hace alrededor de 140 millones de años). Para finales del Cretácico (en torno a 65 millones de años atrás), habían literalmente explotado en una inmensa diversidad de especies, ocupando la mayoría de las comunidades vegetales terrestres. Rápidamente habían desplazado con creces a los helechos y gimnospermas, la vegetación dominante durante el Pérmico, el Triásico y el Jurásico.

No obstante, los helechos y las gimnospermas todavía habitan en la tierra hoy en día. De hecho, investigaciones recientes sugieren que la mayoría de las especies de helechos vivientes (80%) se diversificaron solo en el Cretácico, después de que las angiospermas aparecieran, lo cual es mucho más tarde de lo que se esperaría para un grupo supuestamente tan antiguo. Los hábitats nuevos y más complejos creados por las angiospermas, especialmente los bosques que formaron, ofrecieron nuevos nichos para otros organismos. Los helechos estuvieron probablemente entre los oportunistas que aprovecharon esto, lo cual explicaría su retorno en el Cretácico. Con más de 10.000 especies existentes, los helechos superan diez veces en número a las gimnospermas. A pesar de su reducida diversidad, las gimnospermas todavía representan un papel significativo en el presente. Las coníferas en particular representan una competición seria para las angiospermas. Aunque las angiospermas maduran más rápidamente que las gimnospermas y generalmente producen más semillas en el mismo tiempo, las coníferas, al menos, están mejor adaptadas a hábitats fríos y secos. Esta es la razón por la cual dominan los bosques de las latitudes septentrionales, a altas elevaciones y sobre suelos arenosos. De hecho, los bosques de coníferas cubren cerca del 25% de la superficie terrestre y proporcionan la mayoría de la celulosa usada para fabricar papel.

Sin embargo, con una estimación de 422.000 especies, es cierto que las angiospermas superan en número las 1.000 especies de gimnospermas que todavía existen hoy día. Su increíble versatilidad y la habilidad para adaptarse a casi todos los climas y situaciones no tienen rival en el reino vegetal y les ha permitido convertirse en las soberanas indiscutibles de la flora del planeta. La fantástica diversidad de las angiospermas se manifiesta en casi todos



página anterior: *Hieracium pilosella* (Asteraceae) – vellosilla; recolectada en el Reino Unido – ápice del fruto (cipsela) con un gran papus que ayuda en la dispersión por el viento; semilla (excluyendo el papus) 0,8 mm de diámetro

abajo: *Hieracium pilosella* (Asteraceae) – vellosilla; nativa de Eurasia y norte de África – el capítulo maduro, en el ápice de un largo tallo erecto, presenta al viento los pequeños frutos con sus paracaídas (cipselas)



los aspectos de su apariencia, pero en ninguna parte se evidencia mejor que en sus órganos reproductivos, flores, semillas y, por supuesto, en los contenedores en los cuales producen sus semillas.

Los órganos portadores de la semilla de las angiospermas

La evolución de las flores con carpelos polinizadas por animales y semillas más eficientes es solo la primera parte de la exitosa historia de las angiospermas. La segunda parte incluye una gama magnífica de estrategias y adaptaciones desarrolladas por las angiospermas para dispersar sus semillas y así asegurar la supervivencia de sus especies y la expansión a nuevos territorios. Encerrar los óvulos dentro de carpelos tiene muchas ventajas. A medida que las semillas maduran en algún momento tienen que dejar la planta madre, y para las angiospermas tempranas el confinamiento dentro del carpelo podría haber sido un obstáculo importante. Pero pronto esta dificultad inicial de liberar las semillas de los carpelos fue superada. Una manera de solucionar el problema de las angiospermas fue desarrollar carpelos con una sola semilla, de tal manera que el carpelo era dispersado junto con la semilla. Esta característica todavía se encuentra en la mayoría de los frutos indehiscentes tales como las nueces y las drupas. Sin embargo, durante el curso de la evolución, las angiospermas han perfeccionado sus órganos portadores de semillas, más conocidos como “frutos” y así convirtieron ese obstáculo inicial en otra ventaja. Desarrollaron una amplia variedad de adaptaciones específicas que las capacitaron para explotar cada medio de transporte posible para sus semillas y frutos, incluyendo el viento, el agua y, aún más importante, a los animales. Una vez más, la extraordinaria habilidad de las angiospermas para diversificarse y adaptarse a cada nicho disponible contribuyó a su éxito evolutivo. Cada estrategia de dispersión se refleja en los complejos síndromes de adaptación que aparecen después de que los óvulos han sido exitosamente fertilizados. Todo empieza con el marchitamiento de la flor polinizada.



Punica granatum (Lythraceae) – granada – sección longitudinal del fruto maduro, con una piel coriácea muy dura. Las blancas paredes membranosas y esponjosas subdividen el interior en compartimientos que albergan numerosas semillas sarcotestales con cubiertas transparentes jugosas, rojo brillante. Las semillas representan aproximadamente más de la mitad del peso del fruto

abajo: *Punica granatum* (Lythraceae) – granada; nativa de Asia (desde Irán al Himalaya) y ampliamente cultivada en todo el Mediterráneo desde tiempos remotos – flores polinizadas (los largos pétalos rizados de color rojo ya se han caído) mostrando los numerosos estambres rodeados por el grueso cáliz persistente

más abajo: *Punica granatum* (Lythraceae) – granada – fruto joven con el largo cáliz persistente



Metamorfosis

Tan pronto como una flor es polinizada y sus óvulos fertilizados no hay ya necesidad de atraer más polinizadores. Los llamativos pétalos y los estambres normalmente se marchitan y se caen, mientras que el ovario comienza a hincharse y se transforma en un fruto. Dentro del ovario, los óvulos crecen, se forma el endosperma y se desarrolla el embrión, mientras que los suaves integumentos se convierten en la dura cubierta seminal.

Mientras las semillas de las gimnospermas tardan al menos entre doce o catorce meses en madurar, la mayoría de las angiosperma produce sus semillas mucho más rápido, usualmente en unas pocas semanas o meses. Los plátanos, por ejemplo, tardan solo dos o tres meses, las cerezas son comestibles después de tres o cuatro meses, los mangos pueden ser cosechados entre cuatro o cinco meses (100–130 días) después de florecer. Los cocos tardan todo un año para madurar después de la polinización y la nuez de Brasil necesita aún más (15 meses). Con siete a diez años de flor a fruto, la nuez de la palmera de Seychelles (*Lodoicea maldivica*, Arecaceae) –una angiosperma extremista en muchos aspectos– es la más lenta en fructificar de todas. En comparación, las malezas se reproducen rápidamente tal como la oruga (*Arabidopsis thaliana*, Brassicaceae) que completa un ciclo de semilla a semilla en menos de seis semanas.

Los extremos – frutos más pequeños que un espermatozoide, más pesados que una piedra de molino

Aunque algunas veces no lo notemos o no seamos conscientes de ello, cada angiosperma produce algún tipo de fruto. Hierbas, arbustos y árboles, todos producen sus propios frutos característicos, y la variedad es infinita. Solo la gama de tamaños va desde los frutos casi microscópicos de las angiospermas más pequeñas, la planta acuática lenteja de agua (miembros del género *Wolffia*), hasta los enormes frutos de la *Cucurbita maxima*, mejor conocidos como calabazas gigantes. Para dar una perspectiva: un fruto de *Wolffia* totalmente desarrollado es solo 0,3 mm de largo y más pequeño que el esperma de *Zamia roezlii*, mientras las calabazas más grandes del mundo puede pesar el increíble peso de 600 kg. Las angiospermas desarrollaron una tremenda diversidad de formas y modelos, desde las jugosas bayas y drupas, las duras nueces, los frutos alados planeadores y helicópteros, hasta cápsulas explosivas y vainas ferozmente espinosas. Diferentes botánicos, en un intento desesperado de clasificarlos, en los últimos dos siglos, generaron más de 150 nombres técnicos de frutos. Tratar de explicar la maraña de clasificación de los frutos va más allá del alcance de este libro. Sin embargo, para dar una idea de la agonía a la que los botánicos todavía se enfrentan, a continuación expondremos los principales criterios usados para poner un poco de orden en la abrumadora diversidad de tipos de frutos.



página anterior: *Aztekium ritteri* (Cactaceae) – nativo de México – semilla con arilo funicular (eleosoma) que probablemente ayuda a su dispersión por hormigas. Su crecimiento extremadamente lento, a ornamentación de su superficie parecida a grabados aztecas, tamaño pequeño (raramente excediendo 5 cm de diámetro) y su extraordinario hábitat (acantilados verticales, o casi verticales, de caliza y yeso prácticamente desprovistos de cualquier otra vegetación) hacen de este cacto uno de los más carismáticos; semilla (incluyendo al eleosoma) 0,8 mm de largo

abajo: *Blossfeldia liliputana* (Cactaceae) – nativa de Argentina y Bolivia – semilla con arilo funicular (eleosoma) que probablemente ayuda en la dispersión por hormigas. Son las semillas más pequeñas de todos los cactus con un diámetro de solo 12 mm. Junto con *Aztekium ritteri* y *Strombo-cactus disciformis*, *Blossfeldia* pertenece a un grupo de cactus enanos restringidos naturalmente a los acantilados o escarpas; todos producen semillas diminutas, como partículas de polvo de 0,65 mm de largo (incluyendo el eleosoma)



Una breve introducción a la clasificación de los frutos

A pesar de las dificultades que los botánicos experimentan con el aumento de la atención puesta a los detalles estructurales, los tres principios básicos de clasificación de frutos son relativamente simples: (1) el tipo de ovario del cual se originan (apocárpico o sincárpico); (2) la consistencia de la pared del fruto (blanda o dura); y (3) si el fruto se abre o no al madurar para liberar sus semillas. Puesto que cada combinación de caracteres es posible en las angiospermas, los tres criterios son aplicados independientemente.

Los tres tipos básicos de fruto

El criterio más importante de la clasificación de los frutos es la estructura del ovario a partir del cual el fruto se desarrolla. Los frutos simples, como cerezas, tomates, naranjas y pepinos, se desarrollan a partir de una flor con un solo pistilo, el cual puede tener un solo carpelo o varios carpelos unidos. Los frutos múltiples se desarrollan a partir de flores con varios pistilos separados. Estas flores se encuentran habitualmente en familias de angiospermas primitivas tales como las Annonaceae, Magnoliaceae y Winteraceae. Los frutos del tulipífero (*Liriodendron tulipifera*), un miembro de la familia Magnoliaceae, forma estructura como conos en las cuales cada uno de los numerosos carpelos se desarrolla en un frutillo plano con alas delgadas. En el árbol del canelo, *Drimys winteri* (Winteraceae), el gineceo apocárpico de cada flor no produce solo uno sino un racimo de bayas en forma de judías. Un pariente exótico del canelo es la chirimoya (*Annona cherimola*, Annonaceae). En este caso los carpelos se fusionan a medida que se desarrolla lo que parece ser un fruto simple. El único rastro del gineceo apocárpico original es el distintivo patrón hexagonal en la cáscara del fruto, que marca los límites entre los carpelos individuales. Los ejemplos más familiares de frutos múltiples son las moras (*Rubus fruticosus*) y las frambuesas (*Rubus idaeus*), ambas miembros de la familia de la rosa (Rosaceae). Su formación a partir de flores con ovarios apocárpicos explica por qué se asemejan a un denso agrupamiento de uvas diminutas, donde cada pequeño glóbulo representa un carpelo. Los frutos de la morera (*Morus nigra*, Moraceae) pertenecen a otra gran categoría de fruto. Las moras no se desarrollan a partir de una sola flor con varios pistilos separados, sino que son el producto de una inflorescencia entera (un grupo de flores individuales). Por ende, cada perlita o frutilla de una mora fue una vez una flor diminuta. Otros ejemplos culinarios de frutos compuestos son las piñas (*Ananas comosus*, Bromeliaceae) y los frutos de los miembros de la familia de las Moraceae, como son los higos (*Ficus carica*), los frutos de pan (*Artocarpus altilis*) y los frutos del árbol de Jack (*A. heterophyllus*). Por cierto, un fruto de buen tamaño del árbol de Jack puede ser hasta de 90 cm de largo y pesar 50 kg, lo cual lo hace el fruto más grande del mundo producido por un árbol.

Drupas y bayas

Los otros dos criterios de clasificación separan los frutos en carnosos y secos, y en los que permanecen cerrados (frutos indehiscentes) o abiertos para liberar sus semillas (frutos dehiscentes). Aunque los dos criterios se aplican independientemente, los frutos blandos y carnosos son normalmente indehiscentes y al ser comidos por frugívoros, estos dispersan las semillas en sus heces. Los dos tipos principales de frutos carnosos indehiscentes son las drupas y las bayas. En las drupas, como las cerezas, ciruelas, melocotones y mangos, el pericarpio (la pared del ovario en un fruto maduro) se diferencia en tres capas: la más externa y fina (la cáscara del fruto), el carnoso mesocarpio y una dura capa interna llamada endocarpio. Epi y mesocarpio son las partes comestibles, mientras el endocarpio forma el hueso o la almendra de una sola semilla. En las bayas el pericarpio es totalmente blando y jugoso y permanece por definición indehiscente. En contraste con las drupas, las bayas en su mayoría contienen muchas semillas. Típicas bayas de múltiples semillas son tomates, pepinos, uvas y arándanos. El aguacate es un ejemplo de baya con una sola semilla. Como ya hemos demostrado con las moras, muchos frutos que llamamos bayas no son, hablando en términos botánicos, en absoluto bayas. Las bayas del enebro son las más engañosas de todas. Famosas por darle a la ginebra su sabor característico, los frutos del enebro no son bayas sino conos de una gimnosperma llamada *Juniperus communis* (Cupressaceae). En los dos o tres años durante los cuales los conos femeninos de esta conífera dioica maduran, sus tres escamas superiores se desarrollan en una cubierta azul carnosa que envuelve la semilla casi de la misma manera que el pericarpio de una baya verdadera.

Nueces verdaderas

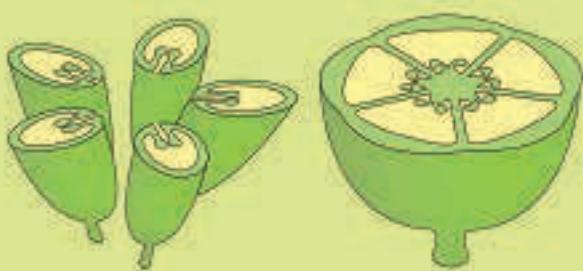
Los frutos indehiscentes que tienen el pericarpio duro y seco son llamados nueces. La pared del fruto de una nuez permanece cerrada, haciendo imposible la distribución independiente de las semillas que encierra. Por consiguiente, por la misma razón que las drupas, las nueces son en su mayoría monoseminales. Como la definición de arriba indica, los científicos usan el término nuez en una forma mucho más precisa y ligeramente diferente al uso dado por el lenguaje coloquial. Botánicamente hablando, las nueces no solo incluyen las familiares nueces del nogal, los cacahuetes y los anacardos, sino también las nueces aladas (sámaras), como las de los olmos (*Ulmus spp.*) y los fresnos (*Fraxinus spp.*), y otros frutos mucho más pequeños que la mayoría de las personas tratarían erróneamente como semillas.

Combretum zeyheri (Combretaceae) – nativo de Sudáfrica – los frutos cuatrialados dispersados por el viento pueden ser de hasta 8 cm de diámetro. A las aves cálidos les gusta comer las semillas de los frutos caídos



abajo: secciones transversales de un gineceo apocárpico con cinco carpelos separados (izquierda) y un gineceo sincárpico con cinco carpelos fusionados (derecha)

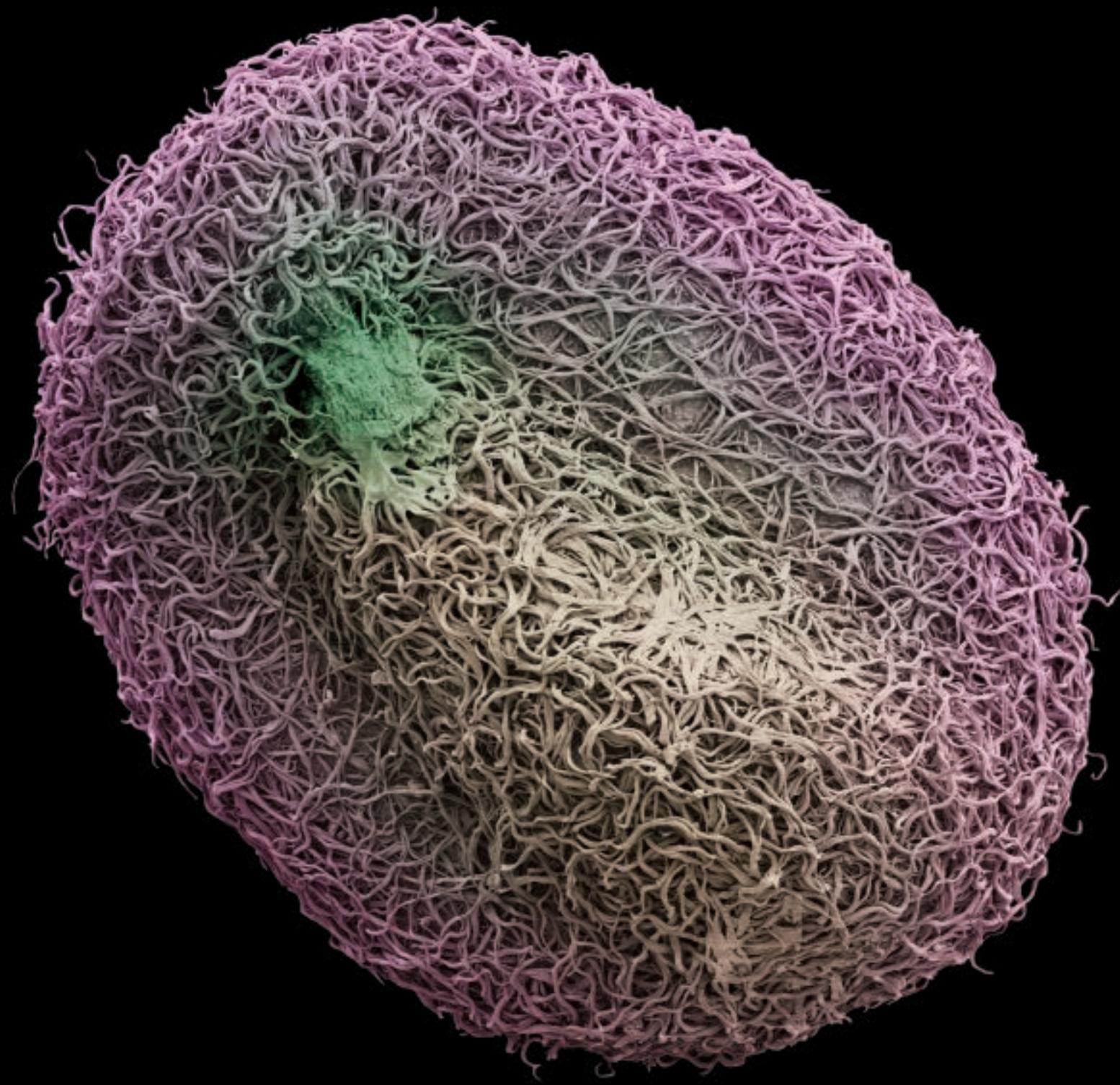
más abajo: *Macadamia integrifolia* (Proteaceae) – nuez de macadamia de cáscara lisa; nativa de Queensland – frutos; lo que es llamado generalmente “nuez” es la única semilla presente dentro de la cáscara verde coriácea (pericarpio) del fruto que es parecido a una baya; más tarde el pericarpio se abre por un lado, pero la abertura es demasiado pequeña para que la semilla salga



Nueces que son semillas y semillas que son nueces

Según la definición botánica de nuez, los pequeños granos de la familia de las gramíneas (que incluyen todos nuestros cereales) y las “semillas” del girasol son, de hecho, nueces en miniatura. Cada grano de arroz, trigo o avena –así de pequeño como parece– es un fruto. Igualmente, cada pipa de girasol es una pequeña nuez que se desarrolla de una de las cien- tos de florecillas arregladas en espiral sobre el disco de la inflorescencia. Es de notar, como es lo típico para un miembro de la familia del girasol, que una cabeza de girasol no es una sola flor, sino una inflorescencia completa imitando la apariencia de una flor individual. Algunos parientes de la familia del girasol, como el diente de león (*Taraxacum officinale*), el salsifi de prado (*Tragopogon pratensis*) y la vellosilla (*Hieracium pilosella*), colocan sus pequeñas nueces en una especie de paracaídas (el papus), lo que les permite volar con el viento. Con todas estas diferencias entre los varios tipos de nueces, los científicos comenzaron a crear nombres para cada tipo. Además de llamar sámaras a las nueces aladas, los botánicos usaron el tradicional término cariópside para designar al fruto de las gramíneas, principalmente porque su fino pericarpio está estrechamente adherido a la cubierta de la semilla. Las nueces pequeñas, con un pericarpio más bien blando separado de la cubierta seminal, como en los girasoles, fueron llamados aquenios o cipselas si, como el diente de león, poseían un paracaídas.

Todas las nueces o núcules tienen una cosa en común: actúan funcionalmente de la misma manera que una semilla. El papel protector de la cubierta seminal ha sido suplantado por la pared endurecida del fruto (pericarpio). Esto explica por qué, en lenguaje coloquial, nos referimos a las nueces como semillas y a las semillas como nueces. Ejemplos de las primeras son algunas exquisitezcas como los piñones descascados (*Pinus pinea*, Pinaceae), las nueces de Brasil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) y las nueces de macadamia (*Macadamia integrifolia* y *M. tetraphylla*, Proteaceae). Mientras está todavía en el árbol, cada semilla de macadamia está envuelta individualmente en una cáscara verde coriácea (el pericarpio), la cual más tarde se abre por uno de sus lados; pero la abertura es demasiado estrecha para permitir la salida de la semilla. Las almendras descascadas (*Prunus dulcis*, Rosaceae) y los pistachos (*Pistacia vera*, Anacardiaceae) son, de hecho, las almendras (propriamente dichas) de los frutos drupáceos.



página anterior: *Scutellaria orientalis* (Lamiaceae) – nativa del sur de Europa – núculas de una sola semilla; como en otros miembros de esta familia, el ovario es profundamente cuatriloculado y cuando madura se divide en cuatro núculas monoseminales, cada una de 1,8 mm de largo

Detalle de la superficie de una núcula monoseminal (450x)



Núculas

Una variación interesante en el tema del fruto simple son los frutos que –a pesar de desarrollarse de un ovario sincárpico– al madurar se desintegran en sus constituyentes carpelares. Estos frutos, llamados esquizocápicos, se rompen en dos o más frutículos, y cada frutículo consiste en un carpelo entero o la mitad de uno. Los frutículos son usualmente secos, permanecen cerrados y contienen una sola semilla, lo cual hace de ellos casi nueces verdaderas. Como son frutículos en vez de frutos, son llamados núculas en vez de nueces. Los frutos esquizocápicos son típicos de la familia de las zanahorias (Apiaceae). Ejemplos de este tipo de fruto pueden ser encontrados en cualquier estante de especias –alcaravea, comino, cilantro, anís e hinojo–. Los frutículos alados del arce (*Acer* spp., Sapindaceae), los cuales forman un par en el fruto intacto, son otro ejemplo familiar de un fruto esquizocárpico.

Los frutículos de ambos, Apiaceae y *Acer*, representan un solo carpelo entero. En otras familias la división del fruto va un paso más lejos. El ovario de la familia de la menta (Lamiaceae) y la familia de la borraja (Boraginaceae) generalmente consiste en dos carpelos fusionados, los cuales son profundamente lobados para formar dos compartimientos adicionales. En la madurez, los cuatro compartimientos se separan en núculas monoseminales, cada una comprendiendo la mitad de un carpelo. Aún para el ojo entrenado, las mitades de carpelos con semillas de *Salvia*, *Origanum* (orégano), *Thymus* (tomillo) y otras Lamiaceae, parecen engañosamente semillas verdaderas, que es lo que las consideran la mayoría de la gente. Un ejemplo extraño de un fruto esquizocárpico es el de la *Ochna natalitia* (Ochnaceae). En las flores del género *Ochna*, los carpelos están unidos solo en la base y comparten un estilo común. Una vez polinizados y fertilizados, los carpelos se desarrollan separándose en dos drúpulas que se sitúan como huevos en el borde de un plato, en un ensanchado eje floral rojo y carnoso.

Cápsulas

Los frutos en los cuales el pericarpio se abre (frutos dehiscentes) para exponer o liberar las semillas, son llamados cápsulas. Hay varias maneras en las cuales el pericarpio puede abrirse: a través de poros, por una abertura circular que define una tapa, o por ranuras longitudinales regulares. Las cápsulas de las amapolas, por ejemplo, se abren por medio de un anillo de poros alrededor del extremo superior. Las semillas son expulsadas a través de dichos poros de la misma forma que la sal de un salero, a medida que el viento bate los frutos en su largo y delgado tallo. Ejemplos de cápsulas que se abren por una tapa son aquellos de los murajes (*Anagallis arvensis*, Primulaceae), la *Jeffersonia diphylla* (Berberidaceae), el pepinillo del diablo (*Ecballium elaterium*, Cucurbitaceae) y el pote de mono o sacupaia (*Lecythis pisonis*, Lecythidaceae) de los trópicos de Sudamérica. Sin embargo, la mayoría de las cápsulas se abren a lo largo de una línea regular, la cual puede seguir los septos (las paredes entre los carpelos individuales de un gineceo sincárpico) o por la línea media de cada lóculo (la cavidad que lleva las semillas de un carpelo). Las cápsulas del primer tipo son llamadas septicidas y las del segundo tipo, cápsulas loculicidas. Las cápsulas septicidas son menos comunes que las loculicidas; las dedaleras (*Digitalis* spp., Plantaginaceae) y las tilandsias (*Tillandsia* spp.,





Especies comunes de la familia de la zanahoria (Apiaceae) – de izquierda a derecha: *Pimpinella anisum* (anís; nativo de Grecia y Egipto; fruto 3,6 mm de largo); *Carum carvi* (alcaravea; nativo del Mediterráneo; fruto 6 mm de largo); *Cuminum cyminum* (comino; nativo del Mediterráneo; fruto 5 mm de largo); *Anethum graveolens* (eneldo; nativo de Asia Central; fruto 4,5 mm de largo); los frutos de la familia de la zanahoria se desarrollan a partir de un ovario sincárpico compuesto de dos carpelos que se separan al madurar para formar núcules individuales. En las especies mostradas las dos núcules están todavía unidas



página anterior: *Ochna natalitia* (Ochnaceae) – nativa del sur de África – fruto inmaduro; en el género *Ochna* los carpelos de la flor están unidos en la base y se desarrollan en drúpulas separadas que se sitúan en el ensanchado, carnoso y rojo eje floral

abajo: *Cyclamen graecum* (Primulaceae) – pamporcino; nativo de Grecia, Turquía y Chipre – detalle de la cápsula c. 1,5 cm de diámetro. Los frutos están estratégicamente localizados al nivel del suelo donde se abren a través de cinco a siete valvas para dejar ver las pegajosas semillas con una capa externa azucarada que atrae hormigas para realizar la dispersión



Bromeliaceae) son dos ejemplos de plantas con cápsulas septicidas. Las cápsulas loculicidas más comunes están presentes en muchas dicotiledóneas tales como el castaño de Indias (*Aesculus hippocastanum*, Sapindaceae), el bálsamo del Himalaya (*Impatiens glandulifera*, Balsaminaceae) y en muchas monocotiledóneas como lirios (*Iris* spp., Iridaceae), *Allium* spp. (Alliaceae) y fritillarias (*Fritillaria* spp., Liliaceae).

Las cápsulas se describen principalmente como frutos secos pero existen excepciones notables como las cápsulas carnosas del bálsamo del Himalaya (*Impatiens glandulifera*, Balsaminaceae), el pepinillo del diablo (*Ecballium elaterium*, Cucurbitaceae) y las especies tropicales de *Hedychium* (Zingiberaceae). Para estar en concordancia total con la definición botánica estricta de cápsula, un fruto no solo tiene que ser dehiscente sino que tiene también que desarrollarse a partir de un ovario sincárpico compuesto de dos o más carpelos unidos. Así, el fruto de las *twinleafs* que, como miembro de la familia de los bérberes (Berberidaceae) tiene un solo carpelo por flor, es estrictamente un fruto capsular y no una cápsula verdadera. Lo mismo se aplica a la familia de las leguminosas (Fabaceae) en las cuales el fruto típico es de un solo carpelo que se abre a lo largo de la sutura dorsal y ventral, partiendo el fruto en dos mitades. Su fruto capsular, que conocemos de muchas plantas ornamentales (e.g. lupinos, guisantes de olor) y comestibles (e.g. judías, guisantes, lentejas), es tradicionalmente llamado legumbre. Si un único carpelo se abre solo a lo largo de una línea (normalmente a lo largo del lado ventral), como en los frutos múltiples de la familia del botón de oro (Ranunculaceae) y el anís estrellado (*Illicium verum*, Schisandraceae) o en el fruto compuesto en forma de cono de las banksias (*Banksia* spp., Proteaceae), este se denomina folícuo.

Cápsulas indehiscentes

Las legumbres y los folículos obtuvieron dichos nombres porque sus frutos no se ajustaban a la definición de una cápsula verdadera al no cumplir con el requisito de provenir de un ovario sincárpico. En otros casos, muchos botánicos parecen cerrar los ojos: por ejemplo, se refieren al fruto del baobab (*Adansonia digitata*, Malvaceae) como cápsula indehiscente. El gran fruto del árbol del baobab da la impresión general de una cápsula pero esta no se abre, por ende el paradójico nombre cápsula indehiscente (que no se abre). La seca y dura cáscara del fruto del baobab más o menos encierra treinta semillas y se le da el nombre de “fruto de Judas”. Las semillas están embebidas en una pulpa harinosa blanca, llamada “cremor tártaro”. Esta pulpa es rica en vitamina C y es usada para preparar papillas para bebés recién nacidos cuando las madres no producen suficiente leche, o preparada como una bebida refrescante para tratar fiebre y diarrea; también puede servir como un sustituto, libre de colesterol, del queso parmesano. Otra discordancia en la definición de cápsula es el famoso árbol de la nuez de Brasil (*Bethelletia excelsa*). Sus grandes frutos leñosos tardan catorce meses en madurar y su pericarpio es tan duro que solo puede ser partido con un hacha. En su hábitat natural, el bosque lluvioso amazónico, los únicos animales capaces de roer su camino hasta las semillas son los agutíes (roedores recolectores y dispersores de frutos y semillas). Al cabo de un durísimo trabajo con sus afilados dientes frontales, en forma de cinceles, el



Nigella damascena (Ranunculaceae) – arañuela; nativa del Mediterráneo – semilla; sin adaptaciones obvias a un modo de dispersión específico, pero mostrando un patrón de superficie muy sofisticado. La dispersión se logra cuando las semillas son arrojadas al mismo tiempo que las cápsulas son batidas por el viento; semilla 2,6 cm de largo

página siguiente: *Nigella damascena* (Ranunculaceae) – arañuela; nativa del Mediterráneo – detalle de la cubierta seminal (180x)



agutí logra perforar un agujero dentro del duro pericarpio del fruto de la nuez de Brasil y allí se encuentra con más semillas de las que puede consumir en una sola vez. Por esta razón, algunas de las semillas son escondidas y enterradas. Es solo a partir de las semillas olvidadas o abandonadas por estos roedores que pueden crecer en el bosque. Sin la ayuda de ellos las semillas del árbol (las conocidas nueces de Brasil) nunca lograrían escapar de sus frutos.

Frutos en la cama de Procusto

Existen muchos más frutos parecidos a cápsulas que simplemente no se abren y que no se ajustan a la definición botánica de cápsula. El pimiento (*Capsicum annuum*, Solanaceae), el fruto del cacao (*Theobroma cacao*, Malvaceae) y la feroz uña del diablo (*Harpagophytum procumbens*, Pedaliaceae) son ejemplos de cápsulas indehiscentes. La humanidad conoce desde hace mucho tiempo la naturaleza de este dilema conceptual. Un mito griego cuenta la historia de un bandido y posadero llamado Procusto. Procusto tenía una casa donde ofrecía alojamiento al viajero solitario. Allí lo invitaba a tumbarse en una cama de hierro y mientras el viajero descansaba, lo amordazaba y ataba al lecho. Si el viajero era alto, Procusto cortaba las partes de su cuerpo que sobresalían: los pies, las manos y la cabeza. Si por el contrario era bajo lo estiraba descoyunturándolo a golpes. Procusto continuó aterrorizando a los viajeros hasta que se encontró con el héroe Teseo, quien lo obligó a invertir el juego: Teseo amordazó y ató a Procusto a su propia cama y lo torturó cortándole a hachazos los pies y la cabeza hasta “ajustarlo” a la cama.

Difícilmente valdría la pena contar la historia de Procusto si la creación de la paradójica expresión “cápsula indehiscente” fuera el único ejemplo en su tipo. Otros términos oximorónicos, dados a frutos en un intento procrusteano de adecuarse a la norma por medios violentos, son “drupa seca” (para el coco), “drupa dehiscente” (para la almendra) o “baya dehiscente” (para la nuez mozcada). Para acomodar estos y muchos otros –especialmente tropicales– tipos de frutos en una clasificación científica más lógica, los botánicos crearon una pléthora de términos técnicos con sus definiciones correspondientes, resultando en más de 150 términos para frutos.

Frutos falsos

Del mismo modo que no es una tarea simple clasificar frutos morfológicamente, es difícil definir científicamente lo que es un fruto en primer lugar. Durante los siglos XVII y XVIII, mucho antes de que la detallada estructura del gineceo fuese tomada en cuenta, definir un fruto parecía una tarea simple. En 1964, Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) definió un fruto simplemente como el producto de una flor. Menos de un siglo más tarde, Carl von Linné (1707-1778) en su *Species Plantarum* (1754) y Joseph Gärtner (1732-1791) en su famoso libro *De fructibus et seminibus plantarum* (“Sobre los frutos y las semillas de las plantas”), publicado en 1788-1792, concluyó que un fruto era un ovario maduro.

Aunque la simplicidad de estas definiciones pudiera parecer creíble y atractiva, estas agravaron un conjunto de consecuencias más bien inadmisibles. Por ejemplo, de acuerdo con esas definiciones, los frutos compuestos que se desarrollan a partir de más de una flor no se

Illicium verum (Schisandraceae) – anís estrellado; nativo de China meridional y Vietnam (solo conocida de cultivo) – fruto inmaduro tal como es vendido comercialmente para su uso como especia culinaria. El fruto deriva de un gineceo apocárpico y es por tanto clasificado como un fruto múltiple; cada carpelo individual se desarrolla en un solo folículo; fruto 4 cm de diámetro



Bertholletia excelsa (Lecythidaceae) – nuez de Brasil; nativa de Brasil – fruto leñoso grande con agujero hecho por un animal que permite ver la semilla erosionada. En su hábitat natural, el bosque pluvial amazónico, los frutos maduros caen al suelo, donde los agutíes (roedores marrones del tamaño de un gato) son los únicos animales capaces de roer su camino a través de la pared del fruto hasta la semilla. Los agutíes comen algunas de las semillas y esconden el resto para usar posteriormente. Las semillas olvidadas en un escondite germinan tras 12 a 18 meses para crecer como nuevos árboles; el fruto ilustrado es de 10 cm de largo



califican como frutos, ni tampoco los órganos seminíferos de las gimnospermas, puesto que carecen de los carpelos que forman el ovario. Es, por tanto, sorprendente que muchos botánicos todavía sigan los conceptos tradicionales (obsoletos) de los siglos XVII y XVIII. Ellos creen que los frutos verdaderos derivan de una sola flor o peor, únicamente de un gineceo de una sola flor. Si algunas partes de la flor diferentes de los carpelos están involucradas en la formación del fruto, muchos libros de texto afirman –siguiendo la buena tradición procrustea- que se trata de un falso fruto o pseudocarpo. Siendo procrusteanos, el término pseudocarpo es, por supuesto, contradictorio, ya que este se refiere a un tipo de fruto que se supone no es un fruto. Haciendo un esfuerzo heroico para poner orden en el caos de la clasificación de los frutos, Richard Spjut (1994) sugirió el término, más apropiado, antocarpo para los frutos en los que las partes florales adheridas persisten y se desarrollan para formar una parte integral del fruto maduro (del griego: anthos = flor + karpos = fruto). Spjut también merece reconocimiento por proveer una definición científica precisa del término “fruto” que por primera vez permite a los botánicos referirse a los órganos seminíferos de las gimnospermas como frutos propiamente dichos.

El efecto fresa

Las fresas son el ejemplo más claro de un falso fruto (o antocarpo) porque la mayoría de la parte comestible es producida por el eje de la flor en el que los numerosos carpelos individuales (múltiples frutos) están insertados. Los carpelos individuales de una fresa madura forman cada uno una núcula de una sola semilla. Estas núculas se ven como diminutos gránulos marrones embebidos en la superficie carnosa del fruto. Lo que nos parecen como pelos o cerdas son los restos de los estilos adheridos a cada núcula. Otros antocarpos incluyen manzanas, escaramujos y granadas (los tres con tubos florales carnosos), las piñas (inflorescencia carnosa) y todo lo que califica como cipsela. Algunos ejemplos magníficos de antocarpos son producidos por miembros de la familia Dipterocarpaceae, árboles gigantes que forman el componente dominante de los bosques pluviales de sudeste de Asia. Los cinco sépalos persistentes de la flor rodean su, normalmente, gran nuez de una sola semilla. Dependiendo del género, dos (*Dipterocarpus*, *Hopea*, *Vatica*), tres (*Shorea*) o los cinco (*Dryobalanops*) sépalos se agrandan mucho durante la maduración del fruto, proporcionando a los frutos dispersados por el viento un vuelo de helicóptero en sus prolongadas caídas al suelo. Debido a que sus alas no son formadas por el ovario, como en las sámaras verdaderas, son llamadas pseudosámaras.

Gran parte de la morfología de un fruto está determinada por la estructura heredada de la flor, especialmente del gineceo. Sin embargo, hay muchos más tipos de frutos que de gineceos. La enorme diversidad de tipos de fruto es una prueba de la gran flexibilidad con que las angiospermas evolucionaron y se diversificaron. Entre todos los frutos, los antocarpos demuestran mejor que ninguno cómo desarrollar casi cada modificación y combinación concebibles de órganos para alcanzar su objetivo: una dispersión exitosa de sus semillas.

La dispersión de frutos y semillas

Al contrario que los animales, las plantas están enraizadas en el suelo y restringidas a un lugar. En consecuencia, para la mayoría de las plantas, la semilla es la única fase de su vida en que son móviles. Viajar como una semilla le da a una planta la única oportunidad para escapar de competiciones indeseadas y de otras condiciones desfavorables y peligrosas tales como depredadores atraídos por las plantas madres. En la mayoría de los casos no es ventajoso para una semilla germinar en su sitio de origen. Las jóvenes plántulas tendrían que competir por luz, agua y nutrientes, no solo con sus hermanas sino también con la planta madre. Por esta razón, los frutos y las semillas han desarrollado adaptaciones especiales que les permitan viajar. Estas adaptaciones funcionales pueden ser obvias y estéticas, creando estructuras que se asemejan a complejas piezas de ingeniería. Por eso no es sorprendente que la dispersión de frutos y semillas haya fascinado desde siempre tanto a biólogos como al público en general.

Dependiendo del tipo de fruto, la naturaleza de la unidad de dispersión (la diáspora), varía. En los frutos dehiscentes (cápsulas), los cuales se abren para liberar sus semillas, es la semilla misma que funciona como diáspora. Los frutos y los frutículos que permanecen cerrados (bayas, drupas, nueces y núcules) son dispersados con las semillas. En las plantas rodadoras (estepicursores) como la rusa *Salsola kali* (Amaranthaceae) y el amaranto (*Amaranthus caudatus*, Amaranthaceae), la planta entera funciona como diáspora. Independientemente de la naturaleza de sus diásporas, las plantas persiguen cuatro estrategias principales de dispersión: pueden confiar en procesos naturales (dispersión por viento o agua); tener frutos que dispersan ellos mismos sus semillas activamente (autodispersión); o incitar, y algunas veces hasta esclavizar a animales transportistas a su servicio (dispersión por animales). La enorme diversidad de diásporas existente entre las plantas con semillas es principalmente el resultado de adaptaciones a estos cuatro mecanismos de dispersión. La estrategia usada por una diáspora se refleja normalmente en su configuración y se manifiesta por un síndrome específico de caracteres que incluyen color, textura y tamaño.

Dispersión por el viento

En todos los climas, muchas plantas confían sus diásporas al viento. Dado que este tipo de dispersión es una práctica tan común, la diversidad de diásporas dispersadas por el viento es enorme y se les podría dedicar fácilmente un libro entero. Estructuralmente, son generalmente las semillas mismas las que representan las unidades dispersoras llevadas por el viento. Con menos frecuencia las unidades dispersoras vienen representadas por frutos indehiscentes casi siempre de una sola semilla, la cual es dispersada conjuntamente con el fruto al viajar encerrada dentro de este. La dispersión por el viento o anemocoria tiene varias ventajas. Fuertes corrientes de aire o una tormenta pueden llevar un fruto o semilla muy lejos, algunas veces muchos kilómetros. Viajar con el viento es también barato ya que las ricas recompensas energéticas requeridas para atraer animales dispersores son innecesarias. No obstante, una desventaja significativa de la dispersión por el viento es que la distribución de las diásporas depende de la dirección y fuerza de este. En consecuencia, la dispersión por el viento es azarosa y dispendiosa. La mayoría de las semillas dispersadas por el viento están



Frutos de la familia del meranti (Dipterocarpaceae) – nativa del Sudeste asiático – dependiendo del género de los cinco sépalos de una flor, dos (*Dipterocarpus*), tres (*Shorea*) o los cinco (*Dryobalanops*) pueden llegar a desarrollarse y agrandarse para formar los frutos de las Dipterocarpaceae son llamados pseudosámaras: de izquierda a derecha y de arriba abajo: *Dipterocarpus costulatus* (keruing kipas en Malayo, 18,5 cm de largo); *Dryobalanops aromatica* (kapur en Malayo, 8,5 cm de largo); *Dipterocarpus grandiflorus* (keruing belimbing en Malayo, 25 cm de largo); *Dipterocarpus cornutus* (keruing gombang en Malayo, 15 cm de largo); *Shorea macrophylla* (engkaban jantong en Malayo, 12,5 cm de largo). Los miembros de la familia del meranti son componentes dominantes de los bosques lluviosos tropicales y son explotados por su valiosa madera



predestinadas a fracasar en su empeño de alcanzar un lugar donde puedan crecer y formar una nueva planta. Y así parte de la energía que se ahorra en recompensas para un animal dispersor tiene que ser invertida en la producción de un mayor número de semillas. Por ejemplo, una simple cápsula de una orquídea puede contener hasta cuatro millones de semillas minúsculas conocidas como “semillas polvo”. Las diásporas dispersadas por el viento muestran algunas adaptaciones funcionales distintivas. Su estructura y forma están adaptadas para captar tanto viento como sea posible e incrementar su flotabilidad en el aire. Esto puede lograrse a través de apéndices como alas y pelos, una cubierta seminal o pericarpo ultraligero, incorporación de cámaras de aire o por una combinación de estas adaptaciones. Cualesquiera que sean los órganos involucrados, los tejidos que constituyen estas estructuras consisten generalmente en células muertas llenas de aire con paredes finas para poder reducir el peso y reducir la densidad total de la diáspora al mínimo.

Diásporas aladas

Semillas y frutos dispersados por el viento provistos de alas son comunes entre gimnospermas y angiospermas. Dependiendo de si la diáspora es una semilla o un fruto, las alas pueden formarse del tejido de la cubierta seminal, de la pared del ovario, el agrandamiento de los sépalos o de las hojas próximas a la flor (brácteas). Las alas pueden estar constituidas por una sola estructura lateral, un par de láminas opuestas, un anillo continuo rodeando la circunferencia de la diáspora o por alas múltiples. La forma y la colocación de las alas determinan las características del vuelo de la diáspora.

Diásporas con un solo ala lateral

En las semillas del arce (que son en realidad frutículos de un fruto esquizocárpico) y en las sámaras producidas por los fresnos, el único ala lateral que poseen les permite un vuelo como de helicóptero. Durante el vuelo, la diáspora rota alrededor de su centro de gravedad, localizado en el extremo engrosado del fruto portador de la semilla. Frutos muy similares se encuentran en la familia de las leguminosas (por ejemplo, *Tipuana tipu*, *Luetzelburgia auriculata*), de las que la más grande pertenece al árbol brasileño araribá amarillo (*Centrolobium robustum*). La gigantesca ala de esta sámera –hasta 30 cm de largo– está pegada a la parte espinosa, también grande, que lleva la semilla. Las casuarinas, miembros del género *Casuarina* en la enigmática familia Casuarinaceae, también tienen semillas encerradas en sámaras con una sola ala. Sus sámaras, más bien pequeñas, miden generalmente menos de un centímetro de largo y son liberadas de complejos amentos parecidos a conos. Estos amentos representan frutos compuestos en los que cada sámera es encerrada herméticamente por dos pequeñas hojas (bractéolas), las cuales se abren solo cuando los frutos están maduros. El tilo de hoja pequeña (*Tilia cordata*, Malvaceae) nos da un ejemplo más familiar de un fruto alado compuesto. En este caso el eje de la inflorescencia está unido parcialmente a la enorme bráctea. Más tarde, la bráctea actúa como un ala para transportar a un grupo de nueces lentamente hasta el suelo en vuelo de helicóptero.





Tilia cordata (Malvaceae) – tilo de hoja pequeña; nativo de Europa – el fruto (compuesto) maduro es un grupo de pequeñas nueces redondas cubiertas con pelos de color gris marrón. Las nueces son llevadas en un racimo colgante en un tallo de la inflorescencia, que está parcialmente unido a la enorme bráctea que actúa como ala para bajar lentamente a las nueces hasta el suelo en vuelo de helicóptero



Centrolobium microchaete (Fabaceae) – tarara amarilla; nativa de Sudamérica – fruto (sámarra) con una sola ala lateral pegada a la parte espinosa que lleva la semilla; longitud total c. 15 cm. Las sámaras más grandes de este tipo se encuentran en una especie relacionada, el araribá amarillo (*Centrolobium robustum*) que tiene alas de hasta 30 cm de largo



Acer pseudoplatanus (Sapindaceae) – arce blanco; nativo de Europa y del oeste de Asia – frutí culo; los frutos se desarrollan a partir de dos carpelos unidos que luego se separan al madurar en dos n úculas aladas cada una con una sola semilla; el frutí culo mide c. 5 cm de largo

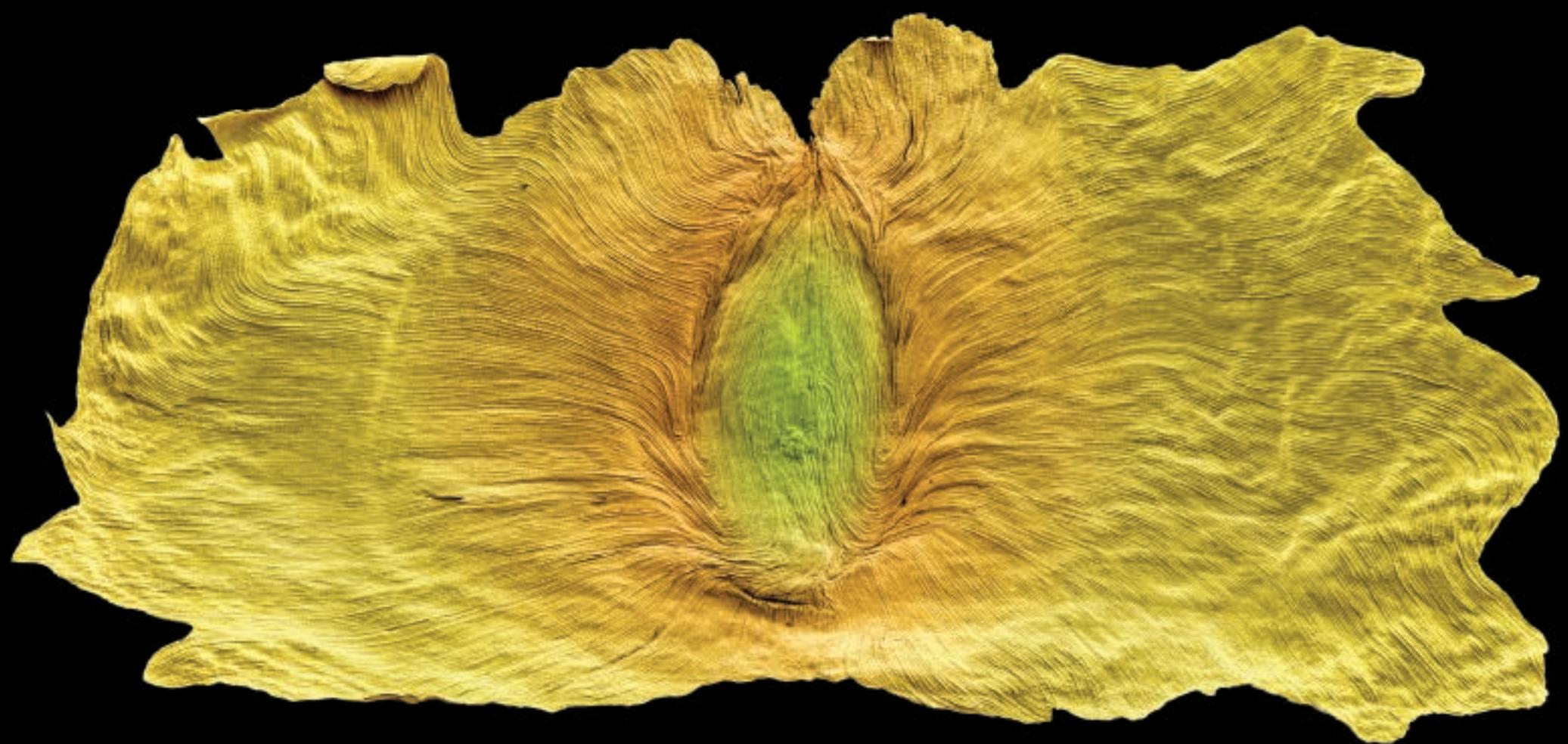
Diásporas similares pero representando semillas unilateralmente aladas en vez de frutos, se encuentran en las gimnospermas y angiospermas. Entre las gimnospermas, dichas semillas son producidas por las araucarias (*Araucaria* spp., Araucariaceae) y por muchos miembros de la familia del pino (Pinaceae), como por ejemplo: pinos (*Pinus* spp.), píceas (*Picea* spp.), abetos (*Abies* spp.), alerces (*Larix* spp.) y tsugas (*Tsuga* spp.). El ala de estas semillas no es generada por la cubierta seminal, como en las angiospermas, sino por una sección de la superficie de la escama que se desprende junto con la semilla. En muchas especies de pino (por ejemplo, *Pinus banksiana*) los conos permanecen en el árbol por varios años y solo se abren para liberar sus semillas al ser afectados por el fuego. Estos conos que tardan mucho tiempo en abrirse son llamados serótinos.

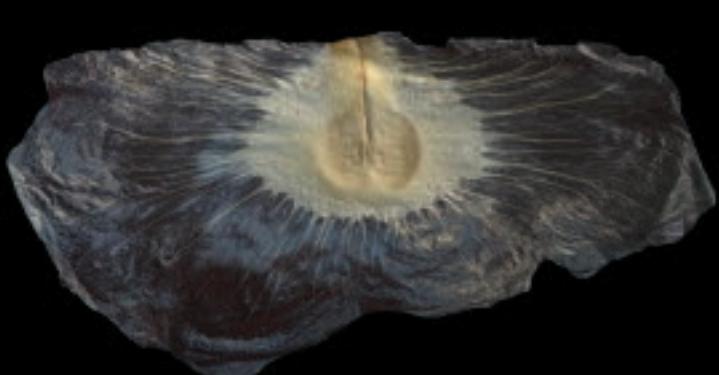
Entre las angiospermas, las semillas unilateralmente aladas han evolucionado independientemente en un amplio grupo de familias, por ejemplo, la familia Celastraceae (e.g., *Hippocratea parviflora*), la familia del caobo (Meliaceae; e.g., *Swietenia mahagoni*), la familia de las malvas (Malvaceae, e.g. *Pterospermum acerifolium*), la familia Altingiaceae (e.g. liquidámbar, *Liquidambar styraciflua*) y la familia Proteaceae (e.g. *Banksia*, *Hakea*). Algunas tienen frutos muy interesantes. Las pequeñas semillas aladas del liquidámbar son liberadas de un racimo esférico de pequeñas cápsulas (un fruto compuesto) curiosamente parecido a una estrella de muchos picos. Los miembros del género australiano *Banksia* también liberan sus semillas aladas de los frutos compuestos leñosos pero sus conos se parecen más a los de las gimnospermas y, como los conos del *Pinus banksiana*, los frutos de *Banksia* son con frecuencia serótinos. Los frutos herméticamente cerrados, bien armados contra los depredadores y el fuego, pueden permanecer en la planta durante años y abrirse solo después de que la planta madre haya sido destruida por el fuego. Una vez que han sido expuestos al calor intenso, los frutículos individuales (folículos) de los conos de la *Banksia* rápidamente se abren para liberar cada uno un par de semillas aladas.

Diásporas con dos alas

Las diásporas con dos alas horizontales opuestas rotan sobre su eje longitudinal o planean suavemente en el aire con el aumento de las corrientes térmicas. La familia de la vid trompeta (Bignoniaceae) se caracteriza por semillas con alas en forma de láminas finísimas. Muchas tienen dos alas opuestas, como las del tulipán africano (*Spathodea campanulata*), la trepadora *Pandorea pandorana*, el *Pithecoctenium crucigerum* y el arbusto trompeta amarilla (*Tecoma stans*).

Dado que hay considerablemente menos viento en los bosques lluviosos tropicales que en los climas templados, no sorprende que las alas más grandes de semillas planeadoras se encuentren en las selvas de Indonesia. Las semillas de la liana *Alsomitra macrocarpa*, un miembro de la familia de la calabaza (Cucurbitaceae), pueden llegar a medir 12 cm transversalmente. Son liberadas de un gran fruto en forma de pote desde lo alto del dosel y en condiciones favorables viajan por cientos de kilómetros. Se dice que su forma aerodinámica sirvió a los ingenieros de aviones como modelo para el diseño de las alas.





página anterior: *Astianthus viminalis* (Bignoniaceae) – palo de agua; recolectado en México – semilla; como muchas otras especies de la familia de la vid de trompeta, este pequeño árbol de México y Centroamérica posee semillas con alas muy delgadas. A pesar de su apariencia tan similar, las semillas del palo de agua son 13 veces más pequeñas que aquellas de su primo vaina de mono (*Pithecoctenium crucigerum*); envergadura de las alas 5,6 mm

abajo: *Pithecoctenium crucigerum* (Bignoniaceae) – vaina o peine de mono; recolectado en México – semilla dispersada por el viento con dos alas horizontales opuestas. El centro de la semilla en forma de corazón, donde se encuentra el embrión, está marcado por un rafe que va como una línea elevada desde el hilo más oscuro hasta el centro. Según el folclor regional de Yucatán, México, las diosas mayas de la selva de Xtabay se aparecen en asentamientos aislados en forma de una mujer hermosa, peinando su cabello con la superficie rugosa de los frutos de esta liana. Las semillas con esta forma planean suavemente en el aire en días calmos o rotan sobre su eje longitudinal con el viento; la envergadura total de la semilla es 7,6 cm

Diásporas con más de dos alas

Las diásporas con alas apicales múltiples, tales como las pseudosámaras de la familia Deipterocarpaceae, describen un movimiento giratorio similar al de las diásporas de un solo ala. Dependiendo de la fuerza del viento, los frutos con múltiples alas laterales siguen un patrón de vuelo más irregular, aleteando o girando en su camino al suelo. Algunos ejemplos impresionantes de estos frutos se encuentran en miembros de las familias Combretaceae y Malvaceae. Los frutos cuatrialados de *Combretum zeyheri* (Combretaceae), un árbol sudafrikan, pueden alcanzar 8 cm de diámetro. De forma similar pero mucho más grandes en tamaño y con más alas son los frutos del árbol del cuipo (*Cavanillesia platanifolia*), un gigante de 40 m del bosque húmedo centroamericano.

A una escala mucho más pequeña tenemos las pequeñas semillas aladas de ciertas espuelas de caballero (*Consolida* spp., *Delphinium* spp., Ranunculaceae). Un vestido de lamelas como de papel, colocadas en espiral alrededor del eje longitudinal de las semillas de *Delphinium peregrinum*, *D. requienii* y *Consolida orientalis*, sirve como aparato para captar el viento, que las arranca de sus frutos y las traslada a través del suelo más allá de la sombra de la planta madre.

Diásporas en forma de disco

La cuarta posibilidad comprende las diásporas equipadas con un ala en forma de anillo continuo rodeando la parte central que lleva el embrión. Con el centro de gravedad en el medio, estas diásporas planean lentamente hasta el suelo describiendo vueltas en el aire calmo, pero girando o revoloteando en el viento. Entre las plantas que producen sámaras de una sola semilla están nuestros conocidos olmos (*Ulmus*, Ulmaceae), la *Ptelea trifoliata* (Rutaceae) con sámaras maravillosamente ornamentadas, la espina santa (*Paliurus spinachristi*, Rhamnaceae) y la teca silvestre (*Pterocarpus angolensis*), un árbol africano de la familia de las leguminosas (Fabaceae) con frutos que no solo impresionan por su tamaño, sino también por las largas cerdas que cubren la parte que lleva la semilla.

También hay casos de alas periféricas en semillas dispersadas por el viento, sobre todo en algunos miembros de la familia Bignoniaceae. El magnífico árbol de jacaranda (*Jacaranda mimosifolia*) y el popular árbol de la catalpa (*Catalpa bignonioides*) poseen semillas planas como laminillas de papel con un ala que circunda la zona del embrión. Otro árbol cultivado frecuentemente –similar en aspecto a la Catalpa y también con semillas aladas parecidas a las de las Bignoniaceae– es el árbol princesa (*Paulownia tomentosa*). Sin embargo, a pesar de su semejanza superficial con la catalpa, los caracteres anatómicos lo sitúan en su propia familia (Paulowniaceae) donde es el único representante arbóreo de una familia de plantas herbáceas. Casi perfectamente circulares en contorno y con un intrincado centro ornamentado son las semillas de la *Velleia rosea* en la familia Goodeniaceae. Ejemplos en miniatura de semillas en forma de disco son las de la linaria común (*Linaria vulgaris*, Plantaginaceae) y las semillas, más grandes, de la hierba de golondrina (*Spergularia media*, Caryophyllaceae). Con un diámetro entre 1,5 mm y 2 mm las semillas de la linaria común son en promedio ligeramente más grandes que las de las hierbas de golondrina, que raramente sobrepasan los 1,5 mm.





Semillas de espuela de caballero (Ranunculaceae) con un vestido espiralado de lamelas finísimas que las ayudan en la dispersión por el viento; de izquierda a derecha: *Delphinium peregrinum* (nativo del Mediterráneo; 1,3 mm de diámetro); *Delphinium requienii* (nativa del sur de Francia, Córcega y Cerdeña; 2,5 mm de largo); *Consolida orientalis* (nativa del sur de Europa; 1,8 mm de diámetro)

Parecidas en forma y tamaño, pero haciendo gala de una superficie con una ornamentación muy elaborada como una obra maestra de construcción ultraliviana, son las semillas de la planta sudafricana *Nemesia versicolor* (Plantaginaceae), una pariente de la linaria común.

Pelos, plumas y paracaídas

Mientras los frutos más pesados dispersados por el viento son equipados con alas aerodinámicas, las diásporas pequeñas pueden arreglárselas con solo un mechón de pelos, el cual les proporciona suficiente resistencia al aire para flotar durante kilómetros con una brisa ligera. Hay varias posibilidades para el arreglo de los pelos (células largas llenas de aire) en la diáspora. En el caso más simple, los pelos cubren la diáspora entera. En algunas especies de don diego (e.g. *Ipomoea kituiensis*, Convolvulaceae) la cubierta seminal produce pelos largos densos. Semillas similares se encuentran en algunos miembros de la familia de la malva (Malvaceae); el más famoso es el algodón (*Gossypium herbaceum*): las etiquetas de nuestras ropa indicando la proporción de algodón del que están hechas son la prueba de la gran utilidad de los largos pelos blancos de sus semillas. Las diminutas semillas del álamo (*Populus*) y el sauce (*Salix*), ambos en la familia Salicaceae, están envueltas en una nube de pelos que produce el funículo. Estos pelos mantienen las semillas a flote no solo en el aire sino también en el agua, una estrategia doble que concuerda perfectamente con la preferencia de estas plantas por llanuras de inundación y otros hábitats húmedos. Un principio de dispersión similar se encuentra en la ceiba sudamericana (*Ceiba pentandra*, Malvaceae). Dentro de sus grandes cápsulas, las lisas semillas globulares están embebidas en una masa de pelos sedosos ligeros producidos por las paredes del carpelo. Estos pelos tienen propiedades valiosas: sus amplios espacios interiores llenos de aire los hacen extremadamente ligeros y proporcionan buen material de aislamiento y relleno para colchones. Además, su capa exterior (cutícula) a prueba de agua nunca se humedece. La ceiba puede aguantar treinta veces su propio peso en agua y por eso también se usa para llenar chalecos salvavidas.

Si los pelos están colocados de una manera más localizada en la semilla, pueden parecer como uno o dos mechones (comas) o coronas de pelos. En las hierbas de san Antonio (*Epilobium* spp., Onagraceae) un mechón de pelos, bastante desordenado, adorna el extremo calazal de las semillas. Los pelos de las semillas de la familia de las adelfas (Apocynaceae) están dispuestos de forma más precisa: forman paracaídas perfectamente simétricos, en el extremo micropilar (*Nerium oleander*, *Tweedia caerulea*) o en el extremo calazal (como en la rosa del desierto, *Adenium obesum*). Cuando están dentro del fruto, los pelos rígidos de las comas están doblados y apretados unos contra otros, pero tan pronto como el fruto (un folículo) se abre, el paracaídas se desdobra y provoca la salida de la semilla en una nube de seda.

Ejemplos clásicos de frutos con paracaídas (cipselas) se encuentran en la familia del girasol (Asteraceae). Todos hemos cogido una de las delicadas cabezas de semillas globosas del diente de león (*Taraxacum officinale*) o el salsifí de los prados (*Tragopogon pratensis*) y visto los pequeños frutos como paraguas flotando en el aire. En las cipselas de la familia del girasol el paracaídas está formado por el cáliz modificado plumoso de la flor que se denomina papus. El papus está colocado en el extremo de un tallo largo y delicado, el cual carga la

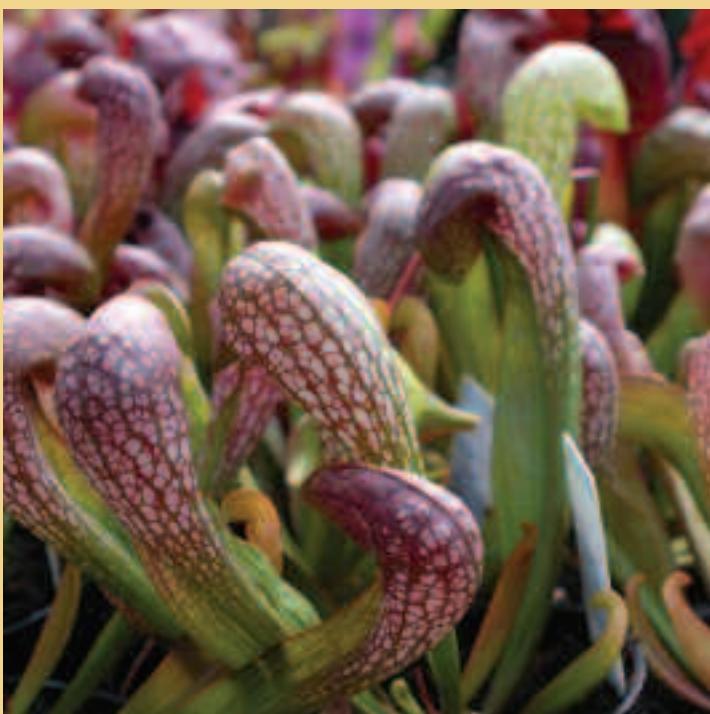
Spergularia media (Caryophyllaceae) – hierba de golondrina; recolectada en Bélgica – semilla con Ala periférica que ayuda en la dispersión por el viento; 1,5 mm de diámetro, incluyendo la Ala





página anterior: *Darlingtonia californica* (Sarraceniaceae) – la planta de jarra californiana; nativa del oeste de los Estados Unidos – semillas con numerosas proyecciones llenas de aire y una superficie impermeable, que ayuda en la dispersión a través del viento y el agua; semilla 2,3 mm de largo

abajo: *Darlingtonia californica* (Sarraceniaceae) – la planta de jarra californiana; nativa del oeste de los Estados Unidos – las plantas jarra viven en suelos ácidos pobres en nutrientes, como las turberas, y han evolucionado hasta convertirse en plantas carnívoras que capturan insectos en sus hojas, modificadas en forma de jarra para completar sus requerimientos de nitrógeno con proteínas animales



parte del fruto con la semilla en el extremo inferior. El más ligero soplo de viento desprende el fruto de la planta madre y las corrientes térmicas pueden transportarlo por muchos kilómetros. Aún más elaboradas que las delicadas cipselas de las Asteraceae son aquellas de las parientes distantes en la familia Dipsacaceae. El papus plumoso es reemplazado por un juego de aristas rígidas. El paracaídas del fruto no es producido por la flor misma, sino por el collar de una bolsa de aire formado por un cáliz exterior de cuatro brácteas laterales fusionadas rodeando al gineceo. En conjunto, las cipselas de la familia Dipsacaceae son más pesadas y mucho más gordas que sus delicadas equivalentes en la familia del girasol. Tal vez sea porque persiguen una doble estrategia: las rígidas aristas del cáliz pueden también fácilmente enganchar los frutos al pelaje de los animales.

En los frutos múltiples de la familia del botón de oro (Ranunculaceae) los estilos persistentes de los frutículos individuales algunas veces ayudan en la dispersión por el viento si se desarrollan en estructuras plumosas. En la hierba de los pordioseros (*Clematis vitalba*) los largos estilos peludos son responsables de la apariencia enmarañada del fruto, lo que le da el nombre de barba de viejo. El mismo tipo de fruto es encontrado en su pariente flor del viento (*Pulsatilla vulgaris*). Pelos de un tipo y propósito especial cubren las semillas de *Blepharis ciliaris* (Acanthaceae). En su hogar en la región mediterránea, *Blepharis ciliaris* muestra algunas adaptaciones singulares a las condiciones secas de su hábitat. Aunque las plantas mueren en la estación seca, estas continúan manteniendo sus semillas hasta la llegada de las próximas lluvias. Una vez que los restos de *Blepharis ciliaris* se empapan por una lluvia fuerte, un mecanismo higroscópico obliga a la planta no solo a exponer sus frutos sino también a catapultar las semillas varios metros. Las semillas están cubiertas con gruesos pelos blancos adpresos, que son transformados tan pronto como entran en contacto con el agua. En pocos segundos se vuelven erectos y babosos, encolando las semillas al suelo antes de que el viento pueda llevárselas lejos. El tamaño y la orientación de los pelos asegura que el polo de la raíz del embrión se sitúe lo más cercano posible a la superficie del suelo. El embrión aprovecha las condiciones temporales húmedas y favorables del clima, normalmente seco del Mediterráneo. Rápidamente se divide la fina cubierta seminal con sus cotiledones y clava su raíz hacia abajo en el suelo en menos de seis horas. El mismo comportamiento puede observarse en otras especies de *Blepharis*, tales como la *Blepharis mitrata* del sur de África.

Anemobalística

Una forma indirecta de dispersión por el viento se presenta en plantas con frutos dehiscentes. Las cápsulas de las plantas anemobalísticas están colocadas en tallos largos flexibles que se mecen en el viento. Para liberar sus semillas abren pequeñas valvas (clavelitos silvestres como *Petrorhagia nanteuilii*, y *Silene dioica*) o poros (amarolas, campánulas) en varios números y disposiciones. La oscilación del tallo del fruto, que puede también ser disparado por animales y humanos, catapulta las semillas fuera del fruto. Para apoyar aún más sus cualidades anemocóricas las semillas del clavelito silvestre y el clavel (*Petrorhagia nanteuilii*, *Dianthus* spp., Caryophyllaceae) son aplanas y ligeramente cóncavo-convexas.



Leucochrysum molle (Asteraceae) – recolectada en Australia – fruto dispersado por el viento (cipsela) con papus plumoso. A la derecha detalle de la punta de uno de los radios del papus mostrando un grano de polen asteráceo (tal vez perteneciente a la misma especie) atrapado entre las puntas infladas de los pelos





página anterior: *Clematis tangutica* (Ranunculaceae) – clemátide; nativa de Norteamérica y Asia (China, India, Mongolia) – detalle de fruto (múltiple) compuesto de numerosas núcules de una sola semilla (aqueños) con un largo estílo plumoso, que les permite viajar con el viento

abajo: *Tweedia caerulea* (Apocynaceae) – estrella del sur, nativa de Sudamérica – fruto (folículo) con una nube sedosa de semillas plumosas que salen; cada semilla lleva un paracaídas perfectamente simétrico de pelos rígidos en el extremo frontal (micropilar) de manera que así pueden viajar con la más ligera brisa

páginas siguientes: *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) – adelfilla; común en las regiones templadas del norte – izquierda: detalle de la cápsula desparramando una nube de semillas peludas; derecha: semilla con un mechón de pelos en su extremo inferior (chalazal) que la ayuda en su dispersión por el viento; la semilla (sin los pelos) es de 0,95 mm de largo



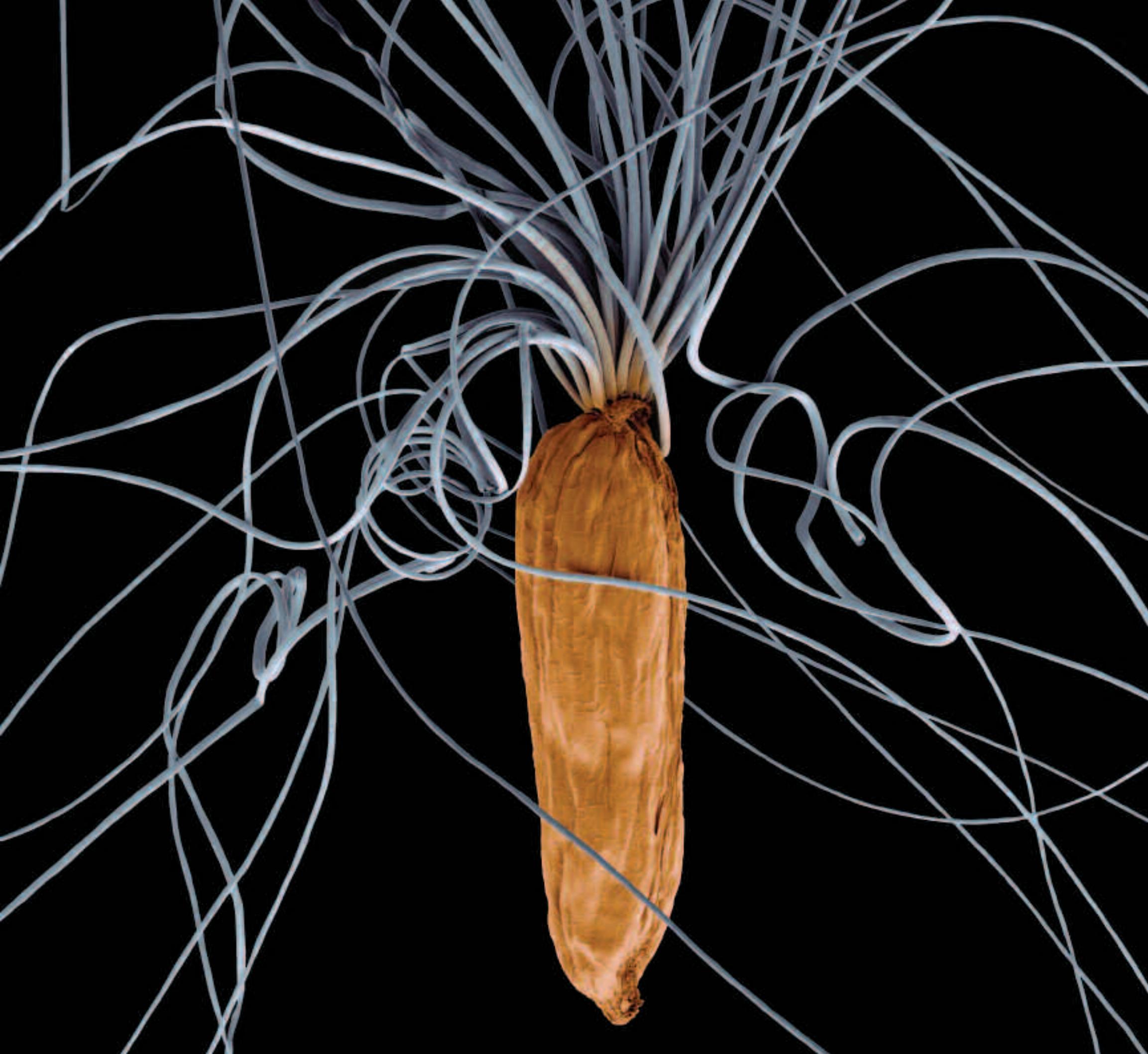
El loto sagrado (*Nelumbo nucifera*, Nelumbonaceae) es una planta anemobálgica de un tipo especial. Con flores similares a las de los nenúfares y un estilo de vida acuático, esta planta fue considerada durante mucho tiempo un parente cercano de los nenúfares (Nymphaeaceae) pero investigaciones recientes han demostrado (sorprendentemente) que sus parentes más cercanos son los plataneros (Platanaceae) y los miembros de la familia Proteaceae. *Nelumbo* es especial por muchas razones, incluyendo su singular fruto. El centro de la gran flor es ocupado por un eje floral agrandado con la forma y apariencia de un cabezal de ducha. Hundidos en esta estructura están los carpelos individuales (gineceo apocárpico), cada uno de los cuales se desarrolla en una sola núcule. Las núcules permanecen embebidas en sus compartimientos en el eje floral hasta que maduran, momento en que los compartimientos se abren suficientemente para que las semillas salgan. Cuando los largos tallos de los frutos son movidos por el viento, las núcules son expulsadas y lanzadas al agua donde inmediatamente se hunden hasta el fondo. Si el tallo del fruto se rompe, las núcules pueden ser dispersadas largas distancias. El “cabezal de ducha” es más ancho en la parte superior que en la inferior y así cae cabeza abajo en el agua. Su tejido esponjoso lleno de aire asegura que el fruto flote en la superficie, liberando algunos de los frutículos instantáneamente y otros más tarde, a medida que el aire remanente escapa de las cámaras.

La mayoría de las plantas anemobálgicas tiene semillas más o menos esféricas sin adaptaciones especiales, aunque no carecen necesariamente de ornamentaciones en su superficie. Algunos de los patrones de superficie más espectaculares se encuentran en miembros de la familia de los claveles (Caryophyllaceae), muchos de los cuales son anemobálgicos. Las células de sus cubiertas seminales están entrelazadas como las piezas de un rompecabezas como lo muestran los patrones intrincados creados por sus paredes radiales onduladas. Además, cada célula de la testa tiene una pared exterior convexa. Esto es, con frecuencia, tan solo un abultamiento suave (e.g. *Arenaria franklinii*, *Dianthus* spp., *Petrorhagia nanteuilii*, *Silene maritima*) pero en muchas especies las células de la testa forman papilas cortas (*Agrostemma githago*, *Silene dioica*, *S. vulgaris*) o proyecciones en forma de dedos (e.g. *Stellaria holstea*) que le dan a las semillas una apariencia espinosa. Curiosamente, la flor de cuclillo (*Lychnis flosculi*) tiene semillas espinosas y lisas en el mismo fruto.

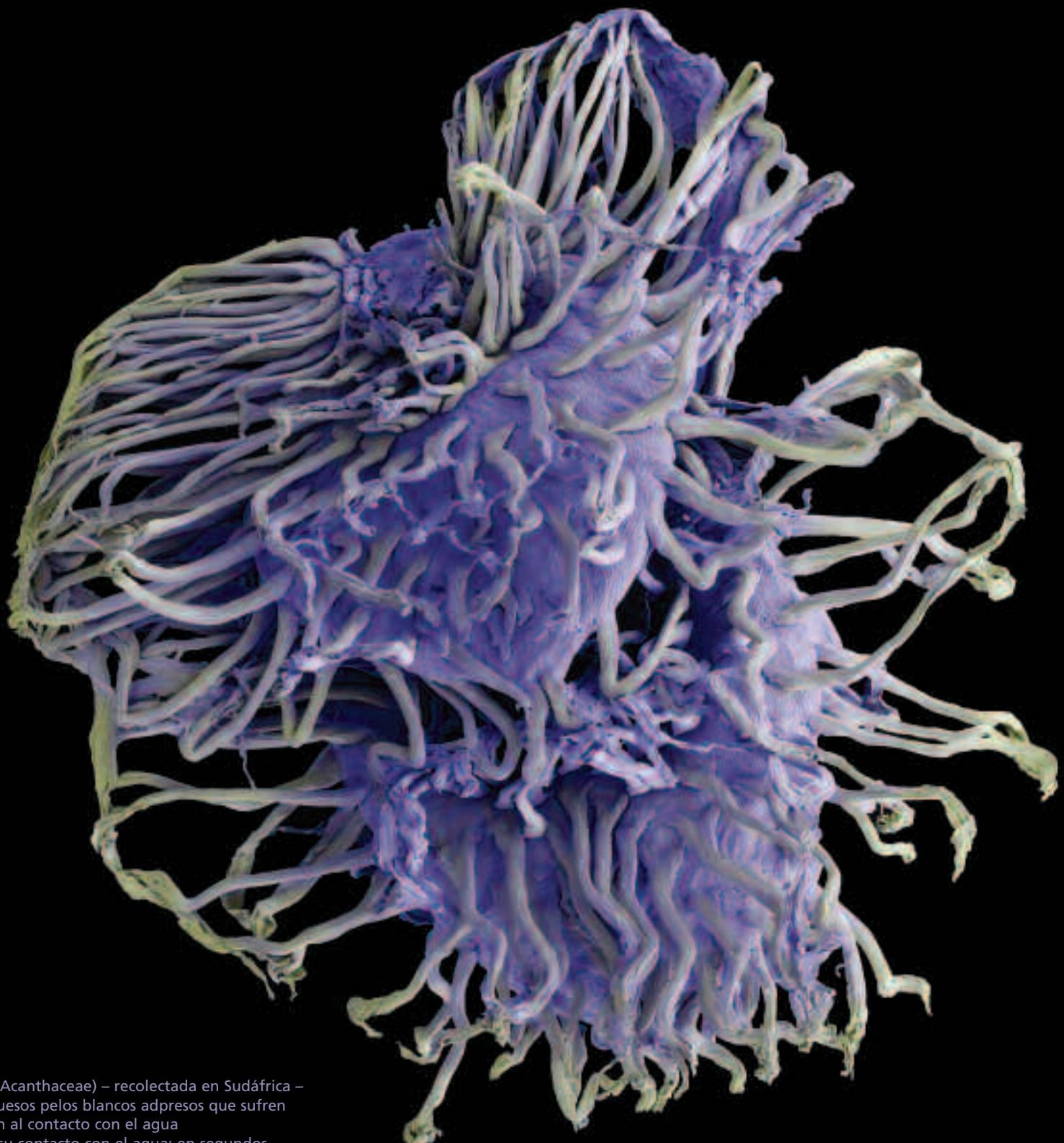
Frutos inflados

Una alternativa a las alas aerodinámicas es incrementar la superficie de la diáspora y al mismo tiempo reducir su peso específico. Esto puede lograrse a través de la abundancia de pelos, como en las semillas del algodón, o de la inclusión de grandes espacios de aire. Estas cámaras de aire pueden formarse de varios órganos del fruto. Una solución común es un ovario inflado que crea un fruto en forma de balón con una pared muy fina y a menudo transparente. Frutos de este tipo están presentes en algunas plantas ornamentales muy conocidas como la flor de miel (*Melianthus minor*; Melianthaceae), la espanta lobos (*Colutea arborea*, Fabaceae), la *Sutherlandia frutescens* (Fabaceae), el jabonero de la China (*Koelreuteria paniculata*, Sapindaceae), o la *Staphylea trifolia* (Staphyleaceae). La estrategia de incorporar espacios con aire para obtener estructuras livianas con grandes superficies también ha sido adoptada por las semillas, como veremos en el próximo párrafo.

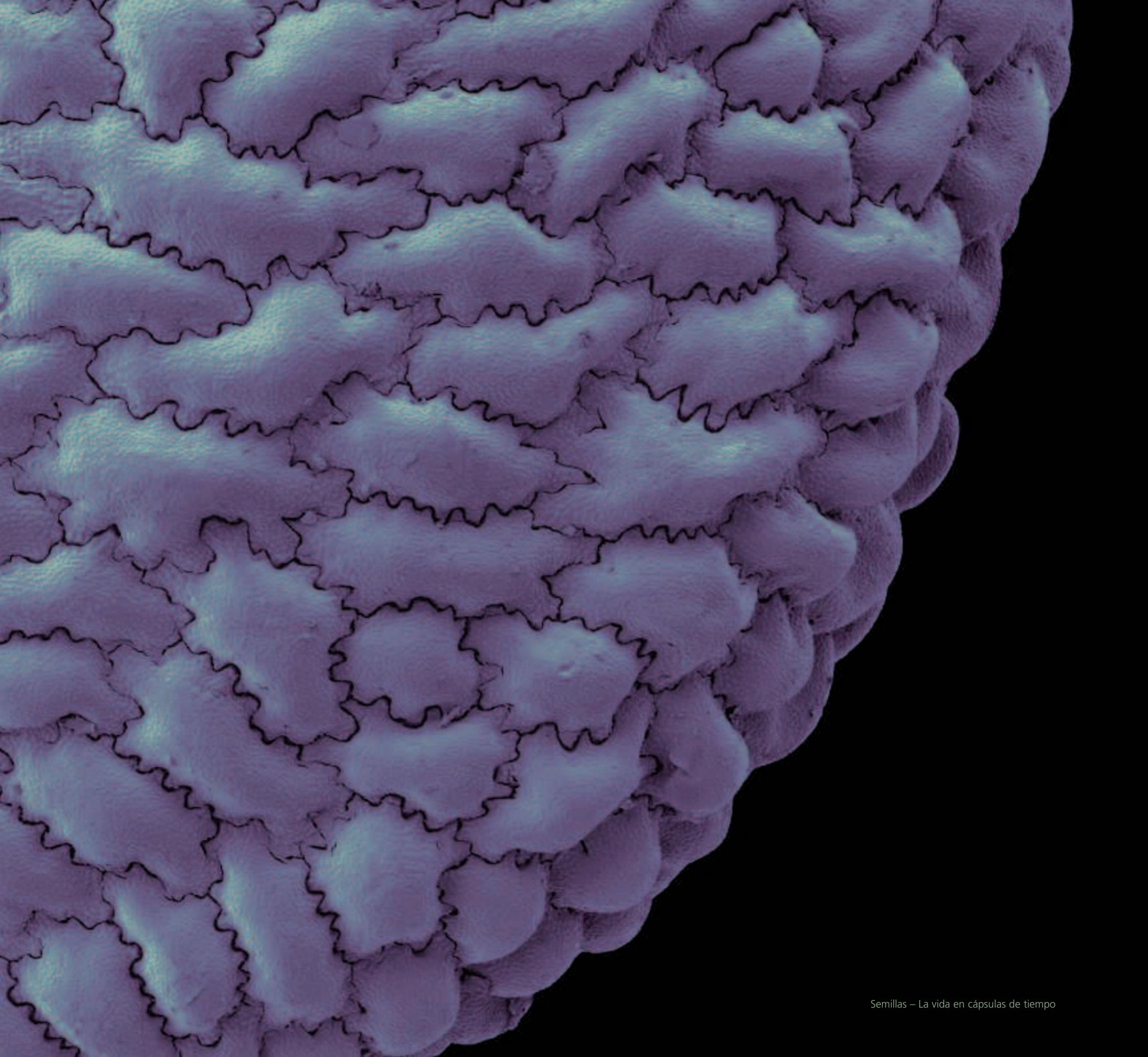








izquierda: *Blepharis mitrata* (Acanthaceae) – recolectada en Sudáfrica – semilla seca cubierta con gruesos pelos blancos adpresos que sufren una increíble transformación al contacto con el agua
derecha: semilla después de su contacto con el agua; en segundos los pelos se erizan, babosos y pegajosos, y encolan la semilla al suelo. Lo que parece como dos valvas de la cáscara son los cotiledones del embrión, que rápidamente dividen la fina cubierta seminal y clavan su raíz dentro del suelo en menos de seis horas





abajo: *Arenaria franklinii* (Caryophyllaceae) – arenaria de Franklin, recolectada en Idaho, EE UU – semilla sin adaptaciones obvias a algún modo particular de dispersión pero desplegado un intrincado patrón superficial típico de la familia del clavel, con las células de la cubierta seminal entrelazadas como las piezas de un rompecabezas; semilla 1,3 mm de diámetro

página anterior: detalle de la cubierta seminal

Semillas infladas y semillas polvo

La estrategia más efectiva para asegurar dispersión por el viento sobre largas distancias es la producción de un gran número de semillas extremadamente pequeñas y livianas. Para dar una idea de las dimensiones en cuestión, una sola cápsula de una orquídea tropical americana, *Cycnoches chlorochilon*, produce casi cuatro millones de semillas, y un gramo de las semillas de orquídeas dispersadas por el viento (e.g. *Calanthe vestita*) contiene más de dos millones de semillas. Estas “semillas polvo”, difícilmente más grandes que los óvulos de los cuales se originaron, logran reducir su peso a costas del endosperma y el embrión. En el momento de la dispersión, la cantidad de endosperma, si existe, es a menudo insignificante y el minúsculo embrión es meramente un bullo globular de 8–150 células indiferenciadas. Se ha observado que el embrión del espárrago borde (*Monotropa hypopitys*, Ericaceae) consiste en tres células rodeadas de nueve células de endosperma.

La fuerte relación superficie/volumen de estas “semillas polvo” reduce significativamente su velocidad de caída en el aire: una pequeña semilla de orquídea cae a alrededor de 4 cm por segundo, lo cual es lento comparado con la sámaras de un olmo, que cae a una velocidad de 67 cm por segundo. La flotación aérea se ve también aumentada por un síndrome de adaptaciones obvias como bolsas de aire, que consisten en células grandes vacías, espacios intercelulares o un espacio entre la cubierta seminal y la parte embrional del centro. Las semillas equipadas con estos espacios llenos de aire son llamadas comúnmente semillas infladas. La diferencia entre las “semillas polvo” sin bolsas de aire y las semillas infladas es meramente adaptativa y ambas modalidades pueden encontrarse dentro de una misma familia (e.g. Droseraceae). Típicas “semillas polvo” sin cámaras de aire son las de los jopos o rabos de lobo (*Orobanche* spp., Orobanchaceae), begonias (*Begonia* spp., Begoniaceae) y muchos miembros de la familia Ericaceae (e.g. *Erica* spp., *Rhododendron* spp.). Semillas similares pueden encontrarse en ciertas especies de droseras (e.g. *Drosera cistiflora*, *D. uniflora*, *D. intermedia*, Droseraceae), en las grasillas o atrapamoscas (*Pinguicula* spp., Lentibulariaceae), algunos miembros de la familia de las gencianas (e.g. *Blackstonia perfoliata*, Gentianaceae), la familia de las campánulas (*Wahlenbergia hederacea*, Campanulaceae) y la familia de las saxífragas (e.g. *Heuchera* spp., *Saxifraga* spp.), y Podostemaceae (*Weddellina squamulosa*). Las semillas infladas son más conocidas en las orquídeas pero también en las siguientes familias: Droseraceae, incluyendo un número de especies de drosera (e.g. *Drosera anglica*, *D. natalensis*, *D. rotundifolia*); Parnassiaceae tales como la *Parnassia fimbriata*; Gentianaceae como la genciana de turbera (*Gentiana pneumonanthe*) y la uniflora genciana ciliada (*Gentianopsis simplex*); Ericaceae como el peralito (*Pyrola secunda*); dedaleras (*Digitalis* spp., Plantaginaceae) y muchas Orobanchaceae como las castillejas (*Castilleja* spp.), los gallaritos (*Pedicularis* spp.), los *Orthocarpus* spp., y miembros de los géneros *Lamourouxia* y *Cistanche*.

Para incrementar aún más la relación superficie/volumen, muchas semillas infladas incorporan un tubo estrecho o en forma de huso por medio de extensiones de la cubierta seminal en extremos opuestos, e.g., en los polos micropilar y calazal. Esta estrategia alcanza su máxima longitud en las semillas casi filiformes del *Narthecium ossifragnum* (Melanthiaceae, que tiene semillas de hasta 8 mm de largo), el género *Pitcairnia* (Bromeliaceae, semillas de hasta



Petrorhagia nanteuillii (Caryophyllaceae) – clavelito silvestre; recolectada en el Reino Unido – semilla, sin adaptaciones obvias a ningún modo particular de dispersión pero desplegando un intrincado patrón superficial típico de la familia del clavel; la forma aplanada y convexa de la semilla (alta relación superficie/volumen) puede ayudar en la dispersión por el viento; 1,2 mm de largo

página siguiente: detalle de la inflorescencia





página anterior: *Drosera cistiflora* (Droseraceae) – nativa de Sudáfrica (Western Cape) – semilla mostrando el típico patrón de panal de las “semillas polvo” dispersadas por el viento; la célula anómala en el medio repite el patrón de la cubierta seminal; la textura suave y aterciopelada de la superficie se genera por una capa de gránulos de cera; 0,5 mm de largo

abajo: *Drosera capensis* (Droseraceae) – drosera del cabo; nativa de Sudáfrica – las droseras son plantas carnívoras que atrapan insectos, con hojas cubiertas de pelos brillantemente coloreados que secretan un muscílago pegajoso. Cualquier insecto pequeño que se pose en las hojas se quedará encolado a los pelos. Inmediatamente, tras atrapar un insecto, las hojas se enrollan y liberan enzimas para digerir su presa. La insectivoría es una adaptación a condiciones de suelos pobres en nutrientes y proporciona a la planta el nitrógeno del cuerpo de los insectos

página 118: *Narthecium ossifragum* (Melanthiaceae) – recolectada en el Reino Unido – “semilla polvo” dispersada por el viento, extremadamente alargada, casi filiforme; c. 6 mm de largo

página 119: detalle de las flores; el *Narthecium ossifragum* se encuentra en brezales húmedos y turberas. Su nombre latino *ossifragum* significa “rompe huesos” y se refiere a la antigua creencia de que los huesos de cualquier oveja que la comiera se volverían quebradizos



18 mm de largo) y ciertas orquídeas tropicales (*Acanthephippium papuanum*, *Sobralia macrantha*). Excepciones notables entre las casi invariablemente semillas filiformes de la familia de las orquídeas, se encuentran presentes en *Cyrtosia*, *Eulopia* y *Stanhopea*: las tres poseen semillas aplanadas más parecidas a semillas aladas. En contraste, las semillas de la vainilla (*Vanilla planifolia*, Orchidaceae) son muy poco atractivas. En vez de confiar en el viento para su dispersión, las vainas de la vainilla son comidas por murciélagos y las semillas germinan tras pasar por sus intestinos. Esto explica la ausencia del síndrome de semillas infladas en la vainilla, cuyas semillas en forma de discos lisos negros son responsables de las minúsculas manchas oscuras del helado de vainilla.







página anterior: *Cistanche tubulosa* (Orobanchaceae) – jacinto del desierto; recolectado en Arabia Saudí – semilla inflada que muestra la forma más extrema del típico patrón de panal encontrado en semillas dispersadas por el viento: ambas paredes tangenciales, interna y externa, de las células de la cubierta seminal se disuelven para dejar solo un ligero y voluminoso panal en forma de jaula producido por el engrosamiento de las paredes radiales; semillas 600 µm de diámetro

abajo: *Polistes gallicus* (Vespidae) – avispa de papel europea, Grecia – los nidos de esta especie están suspendidos de un corto tallo y carecen de la capa de papel externa. La semejanza de las semillas del jacinto del desierto con un panal de avispas real es asombrosa. Al contrario de las abejas, que construyen sus panales de cera, las avispas construyen los suyos de celulosa recolectada de material vegetal



El principio de la estructura en forma panal

Aunque poco relacionadas, las familias que presentan síndromes de semillas polvo y semillas infladas muestran una convergencia asombrosa. En muchas, si no en la mayoría, la cubierta seminal formada de una sola capa tiene un patrón distintivo de panal con facetas isodiamétricas o elongadas. El patrón de panal da una máxima estabilidad a la estructura de la cubierta seminal con un mínimo de grosor y por consiguiente con un mínimo peso. Este es un principio universal y las estructuras en forma de panal pueden observarse tanto en el mundo animado como en el inanimado. Aparecen en la organización de los átomos de carbono en el grafito; las abejas las usan para construir sus contenedores para almacenar la miel; se encuentran en la superficie de ciertos granos de polen; y en la ingeniería moderna los núcleos de panal confieren gran estabilidad a estructuras sándwich (por ejemplo, puertas, componentes ultralivianos de los aviones, etc.). En el caso de las semillas polvo e infladas, el patrón de panal es producido por las células muertas llenas de aire de su cubierta seminal. Las paredes radiales son ligeramente engrosadas mientras las paredes tangenciales externas permanecen delgadas y colapsan a medida que las células se secan. Esto no solo revela los patrones de panal internos de la cubierta seminal, sino que también incrementa el área superficial de la semilla. En la mayoría de las semillas infladas, las paredes tangenciales externas e internas permanecen intactas. Sin embargo, hay algunas variaciones interesantes. En las semillas de la dedalera (*Digitalis* spp.) y el género relacionado *Anarrhinum* (ambos de la familia del llantén, Plantaginaceae), las paredes tangenciales externas desaparecen totalmente en la madurez, exponiendo así las paredes radiales que forman el patrón de panal. La pérdida de la pared exterior ayuda a reducir el peso de la semilla y al exponer la red de paredes radiales se incrementa el área superficial. La estrategia de ahorrar material y peso se refleja también en la sorprendente microestructura regular de las paredes radiales: las series verticales de áreas circulares u oblongas no forzadas crea un relieve reticular que –en términos ingenieriles– es de nuevo meramente una variación del uso eficiente de los materiales gracias al principio del panal. En algunos miembros de la familia de los jopos (Orobanchaceae) como en los *Cordylanthus* spp. y en algunas especies como *Orthocarpus luteus*, la pared tangencial externa de la cubierta seminal también desaparece. Lo que aparece visible debajo es el complejo patrón reticulado de la pared tangencial interna, la cual parece añadir estabilidad a la cubierta seminal. La tercera y más sorprendente variación en semillas con patrón de panal se encuentra también en la familia de los jopos (e.g. *Castilleja*, *Cistanche* spp., algunos *Orthocarpus* spp.). En estos casos, ambas paredes tangenciales, interna y externa, se disuelven para dejar solo la voluminosa jaula del panal producida por el engrosamiento de las paredes radiales. Una posible explicación de por qué estas semillas exponen totalmente su sistema reticulado de paredes celulares viene sugerida por una observación interesante de algunos *Orthocarpus* spp. Estas especies de *Orthocarpus* son parásitas de raíces, especialmente de miembros de la familia del girasol (Asteraceae). Dentro del género *Orthocarpus*, existen tres tipos de cubierta seminal, pero solo una exhibe el patrón extremo de panal jaula. Se ha observado que las semillas de éste último tipo tienden a quedar atrapadas entre las cerdas del papus de los frutos (cipselas) de la planta hospedadora, la achicoria (*Hypochaeris glabra*, Asteraceae), que

crece frecuentemente junto con *Orthocarpus*. Esta extraordinaria dispersión en conjunto (por el viento) del parásito y el hospedador asegura que las semillas del *Orthocarpus* germinen cerca de su futura planta hospedadora.

Una convergencia extraordinaria

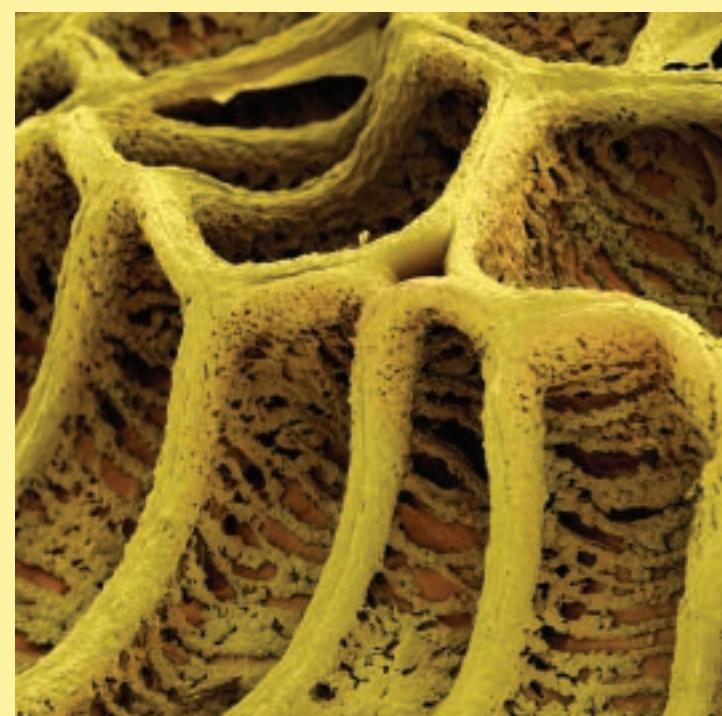
La larga lista de ejemplos donde se presentan las semillas polvo e infladas muestra que estas se encuentran en una amplia variedad de familias lejanamente emparentadas dentro de las angiospermas. Que sus similitudes sean debidas a la convergencia evolutiva más que al resultado de compartir un ancestro común cercano viene demostrada por el hecho de que las mismas formas y patrones se presentan en grupos lejanamente emparentados. Las semillas de algunas especies de *Pinguicula* (Lentibulariaceae), por ejemplo, son muy similares a las de algunas especies de *Drosera* en la pariente lejana Droseraceae. Un ejemplo todavía más sorprendente es *Pyrola secunda* en la familia Ericaceae, que posee semillas que son indistinguibles en apariencia de las semillas de las orquídeas.

Cuando comparamos el estilo de vida de las plantas con semillas polvo o con semillas infladas, es asombroso que la mayoría de estas pertenezcan a familias que tienen que resolver algún tipo de problema nutricional. Son epífitas, insectívoras y otras plantas de turberas, parasíticas parciales o totales, o plantas micotróficas sin clorofila. Las epífitas viven en lo alto de las ramas del dosel donde disponen de escasa agua y pocos nutrientes (e.g. orquídeas epífiticas). Las plantas que viven en suelos ácidos y pobres en nutrientes como las turberas se enfrentan al mismo problema (e.g. Parnassiaceae). Algunas plantas de turbera se han convertido en insectívoras para completar su nitrógeno de proteínas animales (e.g. Droseraceae, Lentibulariaceae). Uno de los grupos más extraños e interesantes de las angiospermas son las plantas micotróficas sin clorofila. Estas dependen enteramente de los hongos para su nutrición y tienen poca, si alguna, clorofila para permitirles asimilar sus propios azúcares. Entre estas están los miembros de las Ericaceae, como la *Monotropa hypopitys*, *Chimaphila* spp., *Pyrola* spp. y *Monotropa uniflora*, la enigmática familia Burmanniaceae y algunas orquídeas como la *Neottia nidus-avis* y la *Corallorrhiza trifida*. Hemiparásitas como las Orobanchaceae (e.g. *Castilleja*, *Cordylanthus*, *Lamourouxia*, *Orthocarpus*, *Pedicularis*) son parásitas de raíces. Aunque estas son verdes y capaces de fotosintetizar, una porción substancial de sus carbohidratos son extraídos de la planta hospedadora a través de sus raíces.

Algunas hemiparásitas pueden vivir por su cuenta pero se desenvuelven mejor si encuentran un hospedador conveniente. No está claro por qué estos diferentes especialistas nutricionales están conectados por el síndrome de semillas polvo e infladas. Las plantas micotróficas y las parásitas de raíces se enfrentan al reto de que sus semillas tienen que encontrar al menos un hospedador adecuado (hongo o planta) para poder germinar con éxito. De igual modo es cierto para la mayoría de las orquídeas, las cuales son incapaces de germinar sin entrar en una relación micorrízica con su hongo específico. La estrategia detrás del síndrome de semillas polvo e infladas no es por tanto recorrer largas distancias. Se trata más de una estrategia para asegurar una cierta probabilidad estadística de que al menos alguna de las numerosas semillas producidas terminará en un lugar que cumpla sus tan extremadamente

página siguiente: *Orthocarpus luteus* (Orobanchaceae) – recolectada en Oregón, EE UU – semilla inflada exhibiendo el típico patrón de panal de las semillas infladas dispersadas por el viento. La pared tangencial externa de las células de la cubierta seminal desaparece, revelando el intrincado patrón de las paredes tangenciales interiores (coloreadas en marrón); semilla 1,3 mm de largo

abajo: *Orthocarpus luteus* (Orobanchaceae) – recolectada en Canadá – detalle de la cubierta seminal (600x)









Anarrhinum orientale (Plantaginaceae) – nativa del Mediterráneo – flores y semilla; semilla desplegando el típico patrón de panal de las semillas infladas dispersadas por el viento. Como en las semillas similares de la pariente cercana dedalera (*Digitalis* spp.), la pared tangencial externa de las células de la cubierta seminal ha desaparecido totalmente en la madurez, exponiendo las paredes radiales que forman el panal; semilla 1,25 mm de largo

específicos requerimientos de germinación. Dispersión a largas distancias significa que la misma cantidad de semillas es distribuida sobre un área mayor, lo cual podría bajar las probabilidades de encontrar un hospedador compatible en una localidad adecuada. El hecho de que muchas de las especies involucradas sean endémicas con una distribución muy limitada apoya esta teoría. Esto no significa, sin embargo, que las semillas polvo y las semillas infladas sean incapaces de viajar largas distancias. Las orquídeas, por ejemplo, logran alcanzar islas remotas lejos de los continentes. Es famosa la documentación de que estas semillas estaban entre las primeras pioneras que recolonizaron las isletas de Krakatoa tras la catastrófica erupción volcánica del 27 de agosto de 1883. El nexo claro entre la estructura y función del síndrome de las semillas polvo e infladas ha sido ya señalado. Aparte de alcanzar una alta relación superficie/peso, las semillas polvo e infladas tienen otras propiedades físicas interesantes. Primero, su superficie es casi impermeable. Esto se debe tanto a la química de la cubierta seminal como a su patrón reticulado. Muchas semillas polvo e infladas pueden estar a la deriva en la superficie del agua sin humedecerse nunca. Cuando alcanzan un substrato sólido, la lluvia las arrastra dentro de las más finas grietas de la corteza de los árboles o del suelo. En este punto, su áspera superficie esculpida las ayuda a anclarse al substrato sólido. Sustancias húmicas solubles presentes en la corteza o en el suelo causan entonces cambios en la cubierta seminal, volviéndola permeable para absorber el agua necesaria para la germinación.

Dispersión por el agua

La posibilidad de que el agua ayude en la dispersión de frutos y semillas ha sido ya mencionada someramente. Las diásporas dispersadas por el viento como las semillas y frutos plomosos (e.g. las de los sauces y álamos), frutos inflados (e.g. los de los carpas) y semillas infladas pueden a menudo ser también transportadas por el agua, si bien esto pasa accidentalmente. Las diásporas aladas, si son suficientemente pequeñas, pueden también flotar gracias a la tensión superficial del agua; las diminutas semillas aladas de *Spergularia media*, por ejemplo, son capaces de flotar durante muchos días. La dispersión por el agua de diásporas primariamente dispersadas por viento no es tan sorprendente puesto que las estrategias físicas detrás de sus adaptaciones, una relación superficie/volumen baja, no solo les permite flotabilidad en el aire sino con frecuencia (automáticamente) también en el agua. Las diásporas de algunas especialistas, particularmente plantas acuáticas, plantas de pantano y turberas y otras que viven próximas al agua, poseen, sin embargo, adaptaciones específicas para la dispersión por el agua. La cualidad más importante de las diásporas dispersadas por el agua sigue siendo su flotabilidad, la cual es frecuentemente mejorada por la adición de tejidos impermeables, especialmente el tejido del exterior. Son muy comunes los dispositivos flotadores reconocibles en la forma de espacios de aire y tejidos suberosos impermeables. Las semillas del nenúfar gigante (*Victoria amazonica*) y otras Nymphaeaceae (e.g. *Nymphaea alba*) están rodeadas por una bolsa de aire translúcida plateada de origen funicular; su suave tejido efímero mantiene la semilla a flote solo durante unos pocos días. Los tejidos suberosos consisten en células muertas llenas de aire cuyas paredes están impregnadas de suberina, la sustancia química que le da al corcho sus cualidades impermeables. Un mesocarpo de corcho masivo con grandes

abajo: *Pyrola secunda* (Ericaceae) – peralito; nativa de Norteamérica – los pirolas, también llamadas peralitos, prosperan en los suelos muy ácidos de los bosques de coníferas. Debido a que contienen salicato de metilo, las plantas tienen un característico olor medicinal

página siguiente: *Pyrola secunda* (Ericaceae) – peralito; recolectada en el Reino Unido – semillas con cubierta seminal liviana en forma de bolsa mostrando el típico patrón de panal de las semillas infladas dispersadas por el viento; c. 0,5 mm de largo; las semillas de esta especie son difícilmente distinguibles de las semillas de algunas orquídeas (ver páginas subsiguientes)

página 128: *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) – flor de cuco; nativa de Europa – inflorescencia; esta especie es la orquídea más común en el Reino Unido y es encontrada en la mayor parte de Europa excepto en el Sur

página 129: *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) – semillas con cubierta seminal liviana en forma de bolsa exhibiendo el típico patrón de panal de las semillas infladas dispersadas por el viento; c. 0,6-0,7 mm de largo









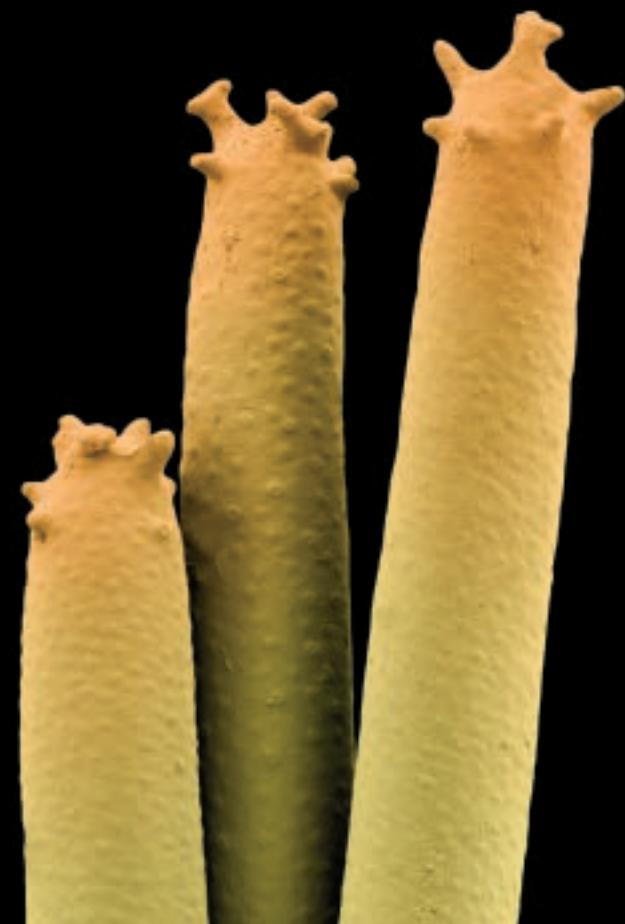
espacios intercelulares llenos de aire otorga a los frutos de *Cerbera manghas* (Apocynaceae) una excelente flotabilidad durante mucho tiempo. En su hogar, en los pantanos de manglares a lo largo de la costa del Índico y del oeste del Pacífico, este árbol debe su amplia distribución a la navegabilidad de sus frutos.

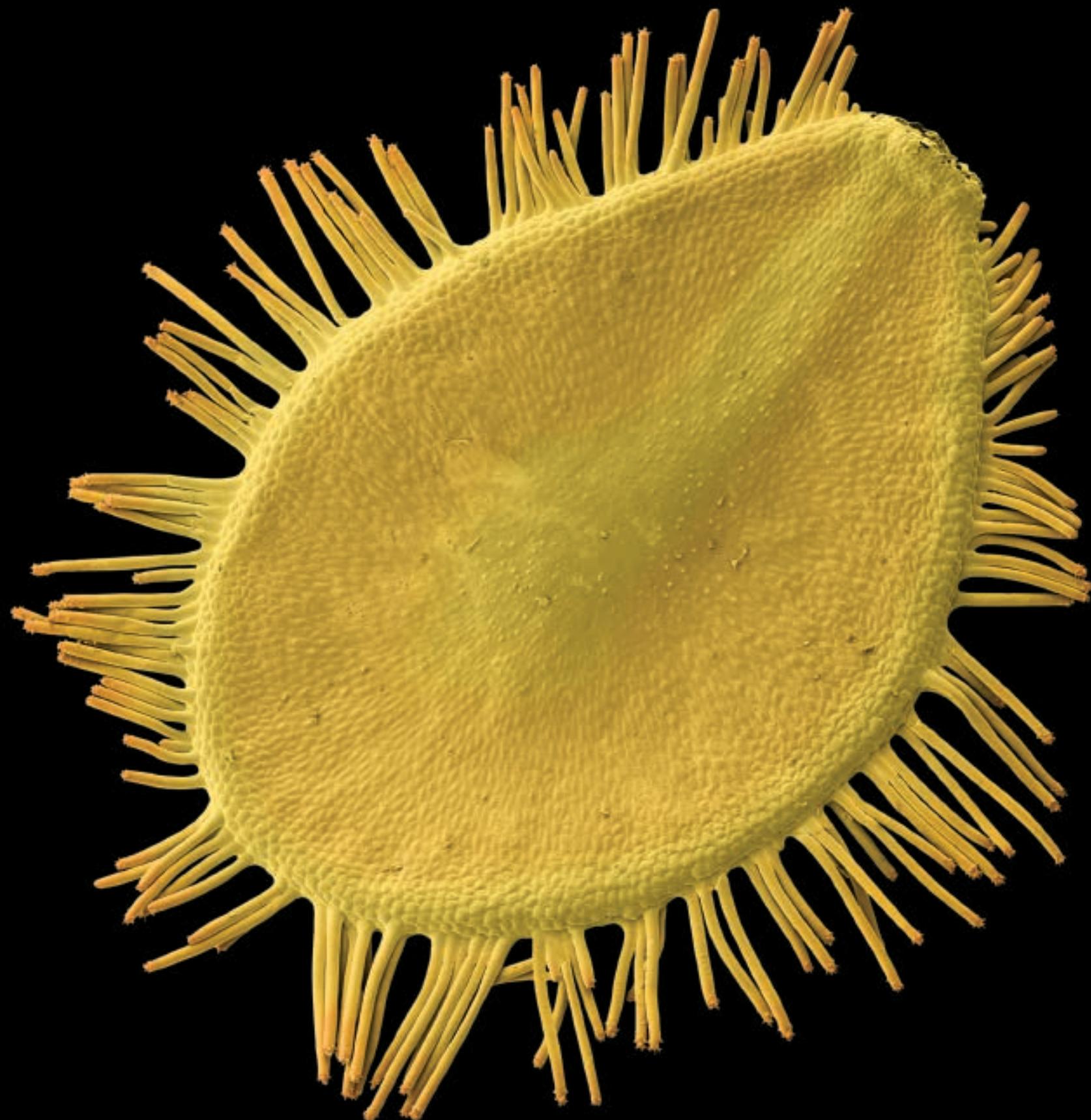
Los ganchos o espinas a menudo presentes en las diásporas dispersadas por el agua, les ayudan a anclarse a un sustrato apropiado y a aferrarse al pelaje o plumaje de mamíferos o aves. Las semillas de la planta acuática *Nymphoides peltata* (Menyanthaceae) poseen una combinación de varias de estas adaptaciones. Una vez que las partes carnosas del fruto se pudren o han sido consumidas por caracoles, el fruto se abre por la base para liberar las semillas directamente al agua. Su forma plana discoide, los flecos de pelos rígidos alrededor de la periferia y su superficie impermeable las capacita para usar la tensión superficial del agua y así evitar hundirse. Aunque las semillas son más pesadas que el agua, pueden flotar durante dos meses si no son perturbadas. Sus pelos cerdosos les permiten formar pequeñas cadenas o balsas en la superficie del agua, o viajar enganchándose a un ave acuática. Probablemente los ganchos más feroz de todas las diásporas dispersadas por el agua son los que adornan el fruto de la castaña de agua (*Trapa* spp., Lythraceae). Sus dos o cuatro espinas curvas y afiladas no solo se enganchan a grandes aves y otros animales o anclan el fruto al suelo, sino que además pueden causar heridas dolorosas a humanos cuando pisán los frutos. Dentro de cada castaña de agua hay una sola semilla grande y amilácea, que es comestible. Una especie, *Trapa natans* (castaña de agua, abrojo de agua), ha sido cultivada en China durante más de tres mil años, pero las crujientes castañas de agua comúnmente usadas en la gastronomía china son los cuernos carnosos (no la semillas) de una planta totalmente no relacionada (*Eleocharis dulcis*, Cyperaceae). Las diásporas de otras plantas acuáticas (e.g. cola de zorro, *Ceratophyllum* y bricio, *Callitriches*), especialmente aquellas que crecen en aguas profundas, carecen de dispositivos para flotar. Sus semillas necesitan germinar en el suelo sumergido de los hábitats inundados y a menudo se sumergen instantáneamente, pero las corrientes pueden llevarlas a cierta distancia sobre el suelo. Otra posibilidad es que la fase dispersora de las diásporas no flotantes sea retardada hasta después de la germinación. Las semillas de la salicaria (*Lythrum salicaria*, Lythraceae) y el junco floreciente (*Butomus umbellatus*, Butomaceae) germina en el mismo lugar donde se hunde, pero sus plántulas suben luego a la superficie para ser dispersadas por corrientes o por el viento.

Dispersión por lluvia

El agua en forma de lluvia ofrece otras oportunidades interesantes para la dispersión. Especialistas raros, como las plantas piedra (Aizoaceae), dependen de las gotas de lluvia para expulsar sus semillas de sus cápsulas. Aunque las semillas no están adaptadas para flotar, estas son suficientemente pequeñas para ser esparcidas por el efecto de las gotas de lluvia. La mayoría de las Aizoaceae, como las piedras vivas (*Lithops* spp.) y sus parientes, viven en regiones secas del sur de África donde el agua no está siempre disponible. Mientras la mayoría de los frutos capsulares se abren en la medida que se van secando, el mecanismo de apertura de las cápsulas de las Aizoaceae se dispara solo cuando los frutos se humedecen. Además, el

Nymphoides peltata (Menyanthaceae) – recolectada en el Reino Unido – semilla dispersada por el agua y detalle de los pelos marginales. Aunque más pesada que el agua, la forma plana y discoide, la superficie impermeable y los flecos de pelos rígidos, le permiten a esta semilla usar la tensión superficial del agua para evitar hundirse. Los pelos cerdosos alrededor de su periferia también se pegan al plumaje de aves acuáticas; semilla (incluyendo cerdas) c. 5 mm de largo





movimiento higrocástico de las valvas de las cápsulas es reversible, es decir, que pueden abrirse y cerrarse repetidamente. Esto asegura que sus semillas sean dispersadas solo cuando el agua necesaria para su germinación esté disponible en abundancia. Una imagen más común en las latitudes templadas son los frutos de la calta (*Caltha palustris*). Cuando estos folículos se abren a lo largo de su porción superior para presentar sus semillas, forman un cuenco listo para captar gotas de agua de lluvia o rocío. Cuando las gotas de agua caen en los folículos las semillas son desparramadas. Puesto que la calta normalmente crece en aguas someras en los bordes de estanques o riachuelos, las semillas están destinadas a caer al agua donde son capaces de flotar. El tejido lleno de aire de su extremo calazal las capacita para estar a flote durante cuatro semanas. De manera similar a las plantas anemobalísticas, las hidrobalísticas han desarrollado estructuras elásticas para catapultar sus diásporas lejos de la planta. La energía cinética necesaria para acelerar sus diásporas es absorbida de las gotas de lluvia por medio de un mecanismo de trampolín. En miembros de la familia de la menta (Lamiaceae) como la canina (*Scutellaria galericulata*) y la consuelda menor (*Prunella vulgaris*), el trampolín está formado por el cáliz de la flor. El flexible labio superior del cáliz en forma de cuchara, es golpeado por las gotas de lluvia que dobran el pedicelo flexible de la flor, el cual a su vez rebota para expulsar las núcules. Algunos géneros de la familia de la mostaza (Brasicaceae) con frutos achatados, como el carraspique (*Thlaspi arvensis*), tienen una estrategia diferente. Cuando sus frutos son golpeados por una gota de agua, el pedicelo elástico se dobla hacia abajo y rebota arrojando los dos lados papiráceos del fruto con las semillas adentro. Un viento fuerte puede lograr el mismo resultado.

Los manglares

Los manglares son árboles y arbustos tropicales y subtropicales encontrados principalmente en la zona intermareal de los océanos. El nombre hace referencia a la forma de vida en vez de a un grupo de plantas relacionadas. Mundialmente, más de cincuenta especies en dieciséis familias diferentes son considerados manglares. Habiéndose adaptado a condiciones excluyentes para la mayoría de las plantas, los manglares crecen en terrenos pantanosos y fangosos, regularmente inundados por las mareas. Aparte de sus características raíces zancudas, la adaptación morfológica más significativa a su hábitat extremo es su método de reproducción. En lugar de producir semillas normales, la mayoría de las cuales se perderían al ser barridas por las mareas, los manglares son vivíparos. La viviparidad en animales significa que el embrión crece dentro de la madre (como en casi todos los mamíferos) y no dentro de un huevo (como en la mayoría de los reptiles y aves). Las plantas vivíparas, como los manglares, producen semillas que germinan mientras están todavía pegadas a la planta madre. Una vez que el cigoto ha sido fertilizado el embrión simplemente continúa creciendo. Por medio de la extensión de su hipocótilo, el embrión pronto penetra la fina cubierta seminal y sale rompiendo la pared de la baya. Un embrión completamente desarrollado del mangle más común, el mangle rojo (*Rhizophora mangle*, Rhizophoraceae), puede tener 25 cm de largo. En un momento dado, la “plántula” en forma de garrote cae y se establece inmediatamente en el sustrato fangoso o flota en el mar hasta que la próxima marea la lleve y desplace a algún

Caltha palustris (Ranunculaceae) – calta; nativa de las regiones templadas del Norte – fruto (múltiple) maduro antes de su apertura y fruto con folículos abiertos listo para captar algunas gotas de lluvia o rocío que esparcirá o botará las semillas. Como crecen en aguas someras a las orillas de estanques y riachuelos, los botones de oro tienen semillas con un dispositivo flotador en el extremo inferior (calazal) constituido por un tejido blanco (más tarde marrón) lleno de aire, el cual les permite flotar hasta por cuatro semanas



Cephalophyllum loeum (Aizoaceae) – nativa de Sudáfrica – fruto antes y después de humedecerse; los miembros de la familia de las plantas piedra son especialistas raros que dependen de las gotas de lluvia para espacer sus semillas fuera de sus cápsulas. En vez que abrir en condiciones secas, como la mayoría de las cápsulas, estos frutos se abren al humedecerse y se cierran de nuevo al secarse. Este mecanismo de apertura hidrocástica asegura que las semillas sean dispersadas solo cuando hay agua disponible para la germinación



otro lugar. Las ventajas de la viviparidad en el hábitat del manglar son claras: a través del mantenimiento de sus embriones hasta que formen una plántula de buen tamaño y bien diferenciada, los manglares proporcionan a su descendencia un comienzo por adelantado. Listas para partir y equipadas con algunas reservas, las plántulas de mangle echan raíces muy rápido una vez que alcanzan el suelo.

Viajeros oceánicos

Las semillas y frutos de muchas plantas que habitan en o alrededor de la zona costera inevitablemente terminan en el mar, donde son luego arrastrados por las corrientes oceánicas. Los frutos y semillas pueden caer directamente en la playa o terminar en lagunas o pantanos costeros desde donde son dispersados por la marea. Los que se originan más hacia el interior del continente llegan al mar, en muchos casos accidentalmente, gracias a riachuelos y ríos. Por otro lado, cierto número de plantas, especialmente en los trópicos, poseen diásporas específicamente adaptadas para viajar en el agua de mar durante meses o incluso años. Un ejemplo es el fruto del árbol de mangle *Cerbera manghas*, que ya ha sido mencionado. Una vez que estas diásporas, equipadas para navegar, alcanzan las principales corrientes oceánicas, pueden ser transportadas a miles de kilómetros de su lugar de origen. Charles Darwin estuvo cautivado con la idea de que las semillas de países tropicales podían viajar a Europa. Algunas personas tienen el hobby de colecciónar semillas y frutos exóticos traídos por el mar desde lugares lejanos. Estos frutos o semillas a la deriva son popularmente conocidos como “habas de mar”. Aunque parezca fascinante, ir a la deriva con las corrientes oceánicas es –como la dispersión por el viento– una estrategia muy fortuita y dispendiosa. Muchos frutos y semillas a la deriva pierden su flotabilidad y probablemente terminan en el fondo del océano o en algún lugar con condiciones inapropiadas para vivir. Por ejemplo, los frutos y semillas tropicales de Sudamérica y el Caribe son regularmente llevados por la Corriente del Golfo a playas bastante inhóspitas del norte de Europa. Las llegadas más frecuentes del Nuevo Mundo son de miembros de la familia de las leguminosas (Fabaceae), lo cual explica probablemente por qué son llamadas “habas de mar”. Estas semillas deben haberles parecido extrañas a los habitantes locales a lo largo de la historia, especialmente durante la Edad Media. No sorprende entonces que tantas historias, leyendas y creencias supersticiosas, estén entretejidas a su alrededor.

Entada gigas (corazón de mar) crece como una enorme liana en los bosques tropicales de América y África. Sus semillas son unas de las diásporas hidrocoras más comúnmente encontradas en playas europeas. Con un diámetro de hasta 5 cm, estas semillas marrones en forma de corazón son de por sí grandes, pero son además producidas en las vainas de mayor tamaño de todas las leguminosas, midiendo hasta 1,80 m de largo. Las semillas del corazón de mar y las grandes semillas de su pariente *Entada phaseoloides* de África y Australia eran comúnmente esculpidas e incrustadas en cajas de tabaco y relicarios en Noruega y otras partes de Europa. En Inglaterra, las semillas eran usadas como aros de dentición y amuletos de buena suerte para proteger a los niños en el mar. Las perlas de mar (*Caesalpinia major*) eran llevadas como amuletos por los habitantes de las islas Hébridas para protegerse del mal de



página anterior: *Cerbera manghas* (Apocynaceae) – cerbera de ojo rasado; nativa de las Seychelles y las islas del Pacífico – fruto hidrocoro; encontrado comúnmente como resto flotante en playas de los océanos Índico y Pacífico. Una vez que la cáscara externa se pudre, se logra ver la jaula de haces vasculares leñosos encerrando un masivo mesocarpo suberoso con grandes espacios intercelulares llenos de aire. El tejido suberoso le proporciona al fruto una excelente flotabilidad por largo tiempo en agua de mar; fruto 9 cm de largo

abajo: *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) – mangle rojo; fotografiado en la isla pacífica de Pangai Motu en el Reino de Tonga – rama con tres frutos vivíparos (bayas), uno de los cuales ya ha dejado caer su largo embrión verde; la planta en el fondo muestra la típica forma de vida del mangle rojo



ojo. Se decía que las semillas se ennegrecían cuando el portador se hallaba en peligro. Las habas de mar más intrigantes tienen que ser las habas de María o habas de la crucifixión. Estas semillas negras o marrones, globosas a oblongas, son producidas por una trepadora que crece en los bosques del sur de México y Centroamérica, miden 20-30 mm de diámetro y 15-20 mm de espesor. Su sello distintivo es una cruz formada por los dos surcos, de ahí sus nombres habas de la crucifixión o habas de María. Para las personas religiosas esta semilla tenía un significado simbólico. Habiendo sobrevivido el océano, se creía que daban protección a cualquiera que las poseía. En las Hébridas, por ejemplo, se creía que una mujer en trabajo de parto que sostuviera una semilla de haba de María en su mano tendría un parto fácil. Las semillas eran entregadas como preciosos talismanes de madre a hija por generaciones.

A parte de su resiliencia al agua de mar, el prerequisito más importante de una diáspora para viajar exitosamente por los océanos es la flotabilidad. La mayoría de las diásporas tropicales no flotan ni en agua dulce ni en agua de mar. Se estima que menos del 1% de las plantas con semillas tropicales produce frutos o semillas que van a la deriva en el agua de mar durante al menos un mes. Aquellas específicamente adaptadas a la dispersión por agua poseen varios mecanismos de flotación. Las semillas incrementan su gravedad específica de varias maneras: evitando llenar completamente la cavidad de la gruesa cubierta seminal leñosa (e.g. la nuez de la india, *Aleuritis moluccana*, Euphorbiaceae), dejando un espacio lleno de aire entre sus dos cotiledones (e.g. *Entada* spp., *Mucuna* spp., *Merremia* spp., *Mora megistosperma*) o produciendo tejido cotiledonar ligero (e.g. leguminosas como *Dioclea* spp.). Los frutos hidrocoros pueden o no combinar estas características con cavidades de aire en su pericarpio o una cáscara fibrosa o suberosa. Tan solo con la última, los frutos del bonete de obispo (*Barringtonia asiatica*, Lecythidaceae), comunes restos flotantes en las playas de la Polinesia francesa, permanecen flotando por al menos dos años.

El coco (*Cocos nucifera*, Arecaceae) combina un fruto de cáscara fibrosa y esponjosa con una burbuja de aire en la cavidad endospermática. La semilla adentro está protegida por un mesocarpo grueso y duro, haciendo del coco una drupa seca en vez de una nuez. Aunque nadie lo llamaría haba de mar, el coco es un ejemplo clásico de un viajero oceánico. Su excelente adaptación a la dispersión por agua de mar ha esparcido los cocoteros por todos los trópicos. La distancia máxima promedio que un coco puede alcanzar mientras es capaz de flotar, siendo todavía una semilla viable, es de 5.000 kilómetros. Cuando finalmente se queda varado en alguna playa germina lentamente una vez que el agua de lluvia lava la sal recolectada durante su viaje. Debido a que la arena retiene difícilmente humedad alguna, el endosperma líquido dentro del coco proporciona una reserva de agua crucial desde la germinación hasta que las raíces de la plántula alcanzan el agua dulce del subsuelo.

El fruto más enigmático de los frutos hidrocoros es la nuez de Seychelles, el fruto con la semillas más grande del mundo. Aunque no son parientes cercanos, la nuez de Seychelles es similar al coco, de ahí sus nombres alternativos de doble coco y coco de mar. Al contrario que el coco, la nuez de Seychelles no está adaptada a la dispersión a través del océano. No puede flotar cuando está fresca y no logra sobrevivir tras el contacto prolongado con el agua de mar. En el siglo xv, mucho antes de que las Seychelles fueran descubiertas en 1743,

los endocarpios eran arrastrados a las playas del Índico. Dado que la mayoría de los frutos eran encontrados en las Maldivas, la especie recibió el nombre latino, un tanto engañoso, de *Lodoicea maldivica*. La distribución real de esta extraordinaria palmera está limitada a las islas Seychelles de Praslin y Curieuse. La nuez de Seychelles es famosa no solo por su tamaño sino también por la forma bastante sugestiva de sus frutos, la cual ha dado lugar a varias supersticiones. Marineros malayos y chinos pensaban que el doble coco provenía de una palmera misteriosa, parecida al cocotero, que crecía debajo el agua. En Europa se pensaba que los frutos, altamente costosos, tenían propiedades medicinales y que su endosperma era un antídoto contra venenos. El valor que tenía el coco de mar antes del descubrimiento de las Islas Seychelles es descrito por Albert Bickmore en su libro *Travels in the East Indian Archipelago* publicado en 1869: “Para los primeros marineros del océano Índico, la nuez de Seychelles era solo conocida por sus semillas que a la deriva eran arrastradas por el mar a las costas de toda la región. El príncipe de Ceilán, de quien se decía que habría dado un barco entero cargado de especias a cambio de un solo espécimen del coco doble, podría haber satisfecho a plenitud su anhelado deseo si hubiera sabido que esta semilla no era rara en las Seychelles al norte de Mauricio.”

Autodispersión

Algunas plantas, en vez de confiar sus semillas al viento, el agua o los animales, han desarrollado mecanismos que las capacitan para dispersar sus semillas por sí solas, al menos a una corta distancia. La autodispersión o autocoria se lleva a cabo activamente catapultando las semillas (dispersión balística) o enterrando los frutos directamente en el suelo (geocarpia).

Dispersión balística

Los mecanismos usados por las plantas para expulsar las semillas de sus frutos pueden ser causados por movimientos pasivos (higroscopia) de tejido muerto o por movimientos activos causados por la alta presión de las células vivas.





página anterior: : habas de mar – de arriba abajo: *Merremia discoides-perma* (Convolvulaceae) – haba de María; recolectado en las Islas Hébridas, Escocia; c. 2 cm de diámetro; *Caesalpinia major* (Fabaceae) – perla de mar amarilla; recolectada en Jamaica; *Entada gigas* (Fabaceae) – corazón de mar; recolectada en Jamaica; hasta c. 4,5 cm de diámetro; *Mucuna urens* (Fabaceae) – haba de mar o haba hamburguesa; c. 2,5 cm de diámetro

abajo: *Lodoicea maldivica* (Arecaceae) – nuez de Seychelles; nativa de las Seychelles – los frutos de una sola semilla, que tardan 71 años en madurar, son producidos por una de las palmeras más extraordinarias y contienen las semillas más grandes del mundo. Antes del descubrimiento de las Seychelles, estos especímenes eran altamente cotizados en Europa; fruto (mesocarpio fibroso removido) 33 cm de largo

Frutos explosivos pasivos

Los frutos secos dehiscentes, como las cápsulas y folículos, se abren gradualmente a lo largo de líneas preformadas a medida que el pericarpio se va muriendo y secando. El encogimiento de su tejido produce tarde o temprano la ruptura de la pared del fruto. Esto es normalmente un proceso lento y gradual, pero en algunos frutos el pericarpio está adaptado específicamente para acumular un alto grado de tensión, la cual en su momento es liberada para producir una explosión súbita que expulsa las semillas. El principio subyacente de este mecanismo está basado en la orientación diferencial de las células alargadas en las capas vecinas, las cuales consisten en fibras cruzadas de paredes engrosadas. A medida que las células se secan, se contraen paralelas a su eje longitudinal, dando lugar a que las capas vecinas tiren en diferentes direcciones. Finalmente, la tensión es liberada en una movimiento de torsión explosivo de los fragmentos del fruto que se separan, y que generalmente corresponden a los carpelos completos o mitades de estos. En algunas leguminosas son las dos valvas del único carpelo las que se separan a lo largo de sus lados ventral y dorsal. Al retorcerse en direcciones opuestas a gran velocidad, las valvas de los carpelos arrojan las semillas con mucha fuerza. Ejemplos de plantas muy conocidas con este comportamiento son la retama de escobas (*Cytisus scoparius*), el retamo espinoso (*Ulex europaeus*), el guisante de olor (*Lathyrus odoratus*) y los altramujes (*Lupinus* spp.). Normalmente, las semillas son dispersadas a una corta distancia. En el retamo espinoso, estas se quedan dentro del radio de la planta madre con solo un 2% que alcanza cerca de los 22,5 m. Como suele suceder, las distancias son más impresionantes en los trópicos. El fruto de la *Tetraberlinia morelina*, un árbol leguminoso africano de los bosques lluviosos del oeste de Gabón y sudeste de Camerún, ayudado por su gran altura, lanza sus semillas hasta 60 m de la planta madre. Esta es la dispersión balística más larga jamás registrada. Una familia de plantas en la cual el fruto típico es una cápsula dehiscente explosiva es la familia Euphorbiaceae. En los miembros herbáceos templados, como la pequeña lechetrezná (*Euphorbia peplus*), la lechetrezná girasol (*Euphorbia helioscopia*), la mercurial perenne (*Mercurialis perennis*) y la mercurial anual (*Mercurialis annua*), el fruto está compuesto de tres carpelos. Cuando explota, el fruto se desintegra en seis mitades de carpelos que sacuden fuera tres semillas. El ejemplo más sorprendente en esta familia es nativo de los trópicos del nuevo mundo. El gineceo del jabillo (*Hura crepitans*) de Sudamérica y el Caribe no solo tiene muchos más carpelos (5-20 carpelos, que es inusual en las lechetreznas) sino que el fruto costado o acanalado del tamaño de una mandarina estalla mucho más violentamente, con el sonido de un disparo (del latín *crepare* = estallar). La fuerza de la explosión catapulta las planas semillas discoidales, de las cuales hay tantas como carpelos, hasta una distancia de 14 m. El nombre del jabillo en inglés (*sandbox* = caja de arena) data del tiempo de la invención del papel secante y las plumas estilográficas, cuando los frutos del jabillo servían de contenedores de la arena para secar la tinta que corría profusamente de las plumas de ganso.



Euphorbia helioscopia (Euphorbiaceae) – lecherezna de girasol; recolectada en el Reino Unido – semilla con arilo (eleosoma) para atraer hormigas para la dispersión. Los arilos de las Euphorbias y sus parientes están formados típicamente por un hinchamiento del integumento externo alrededor del micrópilo; el canal micropilar central persiste y es a menudo visible en la semilla madura; 2,3 mm de largo

página siguiente: *Euphorbia epithymoides* (Euphorbiaceae) – nativa de Europa central y oriental – detalle de la inflorescencia con frutos en desarrollo



Frutos explosivos activos

Los frutos dehiscentes carnosos son capaces de acumular suficiente presión para explotar por medio de los tejidos de células con paredes engrosadas, lo cual incrementa su presión celular interna (llamada turgencia) incorporando agua adicional. Como los tejidos se hinchan, tarde o temprano la presión contra las capas celulares inelásticas vecinas es tan grande que el más leve movimiento del fruto desencadena una explosión que expulsa las semillas. El paso de un animal puede disparar el mecanismo, y aunque las semillas de estos frutos son generalmente lisas y no pegajosas, pueden enredarse en el pelaje y ser transportadas hasta cierta distancia. Ejemplos clásicos de frutos que explotan activamente son la alegría (*Impatiens spp.*) en la familia Balsaminaceae y el pepinillo del diablo (*Ecballium elaterium*) en la familia de la calabaza (Cucurbitaceae).

Cualquiera que haya jugado con los frutos de la alegría, estrujándolos delicadamente entre dos dedos, sabe que su nombre es muy apropiado. Sus frutos péndulos están compuestos de cinco carpelos, con líneas preformadas dehiscentes entre los mismos. La presión se acumula en las capas externas del pericarpio, y cuando es suficientemente fuerte para separar los carpelos, el más ligero movimiento ocasiona la explosión de los frutos. El exterior del pericarpio se expande más que su interior haciendo que las valvas del fruto se curven hacia adentro en un movimiento increíblemente rápido que lanza las semillas hasta 5 m de distancia. El desencadenador de la explosión puede ser un animal que pasa, gotas de lluvia o agua que cae de un árbol, el viento o hasta semillas disparadas de un fruto vecino. A medida que los frutos del mediterráneo pepinillo del diablo maduran, las capas del tejido interno incrementan la presión de turgencia contra la gruesa y bastante inelástica cáscara externa. La línea de ruptura predeterminada en la base del pedicelo apunta hacia arriba en el aire girando casi 180° contra el pedicelo. En cualquier momento, el más leve movimiento hace que el pedicelo salga como un corcho, dejando un agujero a través del cual jugos acuosos y semillas salen como un chorro. La presión dentro del fruto es tan alta que las semillas pueden viajar más de 10 m.

Los que batén todos los récords son los muérdagos enanos, que usan más o menos el mismo principio del pepinillo del diablo. Estos parásitos de árboles de pino, predominantemente nativos de Norteamérica, son miembros del género *Arceuthobium* de la familia del muérdago de navidad (Viscaceae; recientemente reunida con la familia Santalaceae). Mientras otros muérdagos dependen de aves para la dispersión de sus semillas, los muérdagos enanos (con la excepción de *Arceuthobium verticilliflorum*) han evolucionado en frutos dehiscentes explosivos. Igual que en el caso del pepinillo del diablo, el pedicelo se dobla hacia abajo a medida que el fruto madura y se forma una línea de dehiscencia alrededor de su punto de unión. Una vez que el fruto ha alcanzado la madurez, el más leve toque lo desprende del pedicelo. La presión que se acumula dentro de la baya verde oscura de una sola semilla es tan alta que dispara las diminutas semillas pegajosas a través del agujero de la pared gomosa del fruto a una distancia de hasta 16 m y a una increíble velocidad de 2 m por segundo (97 m por hora). Un solo pino ponderosa infestado con *Arceuthobium campylopodum* puede ser bombardeado por más de dos millones de semillas, las cuales pasan el invierno en



arriba: *Lathyrus clymenum* (Fabaceae) – arvejilla o chícharo morado; nativa del Mediterráneo – detalle de los frutos dehiscentes; los frutos leguminosos dehiscentes explosivos expulsan sus semillas torciendo las dos valvas de su único carpelo en direcciones opuestas

abajo: *Hura crepitans* (Euphorbiaceae) – jabillo; nativo de Sudamérica y el Caribe – el fruto acanalado o costado del árbol del jabillo es del tamaño de una mandarina y explota violentamente catapultando sus planas semillas discoideas hasta unos 14 m

página siguiente: *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae) – la impaciencia; nativa del Himalaya – detalle de las flores y frutos (arriba) y un fruto que ya ha explotado (abajo). Cuando las semillas están maduras, la presión se acumula en las capas externas de la pared del fruto (pericarpio). A un cierto punto el mínimo movimiento ocasiona que los frutos exploten y las semillas sean lanzadas hasta 5 m de distancia





la superficie donde caen y germinan la primavera siguiente. Si una semilla es suficientemente afortunada para caer en un árbol hospedero compatible, su embrión crece, sostenido por el tejido endospermático fotosintético, y penetra la corteza del hospedador. Las especies de *Arceuthobium* pueden vivir dentro de su hospedador durante meses o incluso años antes de producir una planta.

Aún si las semillas son catapultadas por frutos explosivos pasivos o activos, estas son solo dispersadas a unos pocos metros. La ventaja de la dispersión balística es su bajo coste, ya que no exige la recompensa para animales dispersores y normalmente requiere muy poco en términos de desarrollo de estructuras especializadas. La estrategia preferida de las plantas anuales es dispersar sus semillas de tal manera que les permita mantener y expandir una población existente en el mismo lugar en vez de colonizar nuevos territorios. Para las plantas perennes el factor más importante es que las semillas eviten la competición con la planta madre. Sin embargo, la expulsión de las semillas de sus frutos es a menudo solo la primera fase de su historia de dispersión. Muchas semillas, como el pepinillo del diablo, los pensamientos, las lechetreznas y el retamo espinoso, tienen un apéndice oleoso rico en energía, el cual funciona como una carnada para atraer y engañar a las hormigas que cargan con las semillas llevándolas lejos de la planta madre.

Geocarpia – o cómo los cacahuetes terminan bajo tierra

Esta es una pregunta legítima si uno nunca ha visto una planta de cacahuate (*Arachis hypogaea*, Fabaceae). Después de todo, los cacahuetes son frutos y, los frutos se desarrollan a partir de flores y las flores necesitan ser polinizadas, lo que ocurre normalmente en el aire. Entonces, ¿cómo es que un fruto acaba bajo tierra? La respuesta es que la planta por sí misma los entierra. Después de la polinización y la fertilización, el ovario es empujado hacia abajo dentro del suelo, por eso el nombre de geocarpia para este tipo de autodispersión. El carpelo único de la flor de cacahuate está situado en el extremo de un órgano como un tallito llamado ginóforo. Tan pronto como los óvulos son fertilizados, el ginóforo se dobla hacia abajo y se alarga hasta que ha empujado al joven ovario bajo tierra. Una vez que el ovario alcanza su destino subterráneo, se infla para producir cacahuetes. Otras leguminosas que entierran sus frutos de la misma manera son: el cacahuete Bambara del oeste de África (*Vigna subterranea*) y *Astragalus hypogaeus* del oeste de Siberia.

La geocarpia se presenta principalmente en plantas anuales que viven en climas secos y calientes como desiertos, pastizales y sabanas. En este caso, enterrar los frutos no solo protege a las semillas contra los animales de pastoreo, sino que también asegura que la próxima generación sea mantenida en un lugar apropiado dentro de un ambiente inhóspito.

Un ejemplo raro de una planta de zonas templadas que entierra sus frutos es la hierba de campanario (*Cymbalaria muralis*, Plantaginaceae), una flor silvestre común en riscos y rocas de Gran Bretaña, Europa y Norteamérica. Cuando florece, las flores miran hacia el sol. Apenas han sido polinizadas, sus pedicelos se alejan de la luz solar y buscan la sombra alargándose y buscando el substrato de fisuras oscuras y grietas en las cuales depositar su fruto. Cuando maduran, las cápsulas se abren para liberar un pequeño número de semillas



página anterior: *Cymbalaria muralis* (Plantaginaceae) – hierba de campanario; recolectada en el Reino Unido – semilla sin ninguna adaptación obvia a un modo de dispersión específico. Las semillas son sembradas por la planta madre, la cual deposita sus frutos en grietas y fisuras oscuras. La superficie rugosa de las semillas puede ayudarlas a evitar rodar fuera de sus sitios protegidos; semilla 0,6 mm de largo

abajo: *Cymbalaria muralis* (Plantaginaceae) – hierba de campanario; fotografiada en el Reino Unido – flores



irregularmente ornamentadas. La cuidadosa siembra por parte de la planta madre y la superficie rugosa de los frutos evita que rueden fuera de su ambiente protegido.

Taladros para autoenterrarse

Algunas diásporas se entierran a sí mismas después de la dispersión. Aparte de mantenerlas fuera del alcance de animales predadores, el autoenterramiento es considerado una adaptación a suelos secos ya que permite a la diáspora alcanzar capas más húmedas justo debajo de la superficie del suelo. El movimiento rotatorio de sus apéndices higroscópicos, que se tuercen y destuercen con los cambios de humedad, permite a la diáspora enterrarse ella misma en el suelo. Este comportamiento es más famoso en las especies de alfilerillos, e.g. alfilerillo de tallo rojo (*Erodium cicutarium*) y la almizclera (*E. moschatum*). Sus diásporas consisten en fragmentos (frutículos) de un fruto esquizocárpico con un largo espolón. Una vez que el fruto se divide, cada frutículo de un sola semilla retiene un espolón compartido, el cual le sirve como una arista higroscópica móvil. El mismo mecanismo se encuentra en un número de parientes muy lejanas en la familia de las gramíneas (Poaceae). Los flósculos de la avena silvestre (*Avena fatua*), la cebada silvestre (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) y la *Stipa comata* están equipados con una arista, cuya porción basal se tuerce y destuerce con los cambios en los niveles de humedad. Los flósculos taladradores de la *Stipa setacea* son tan afilados que son capaces de penetrar la lana y la piel de oveja. Una vez que se han embebido en la carne del animal, los pelos curvos en la superficie de los flósculos imposibilitan su desenganche. Los movimientos musculares de los animales torturados insertan los frutos más profundamente en sus cuerpos. Los flósculos de *Stipa setacea* han sido encontrados en el músculo cardiaco de ovejas muertas.

Arrastrándose a pequeños saltos

Los apéndices que se mueven higroscópicamente capacitan a otras diásporas para arrastrarse por el suelo a cortas distancias. Estas diásporas rustreras se encuentran en algunas gramíneas, en la familia del girasol (Asteraceae) y en la familia del cardo (Dipsacaceae). Sus frutos tienen un papus (caliz modificado) que se mueve higroscópicamente. Por ejemplo, los frutos (cipselas) del aciano (*Centaurea cyanus*, Asteraceae) están coronados por un mechón de segmentos de papus cortos y rígidos en forma de escamas, los cuales son demasiado pequeños para jugar algún papel en la dispersión por el viento. Su función es bastante diferente: con los cambios de humedad las escamas del papus se mueven repetidamente hacia adentro y afuera, empujando los frutos unos pocos centímetros sobre el suelo. Los dientes apuntando hacia adelante a lo largo sus bordes previenen el movimiento en la dirección opuesta. Las distancias a las que estos frutos se arrastran son cortas pero al menos se apartan de la planta madre; el viento y la lluvia pueden llevarlos más lejos. Una estrategia adicional, más específica, se la proporciona un abultamiento comestible en la base para atraer hormigas, un modo de dispersión que será tratado en detalle más adelante.

Las aristas especializadas permiten a los frutos de ciertas gramíneas (e.g. *Arrhenatherum elatius*, *Avena sterilis*) saltar en pulsos por cortas distancias. La parte distal de su larga arista es

recta mientras la parte inferior está torcida helicoidalmente y es extremadamente higroscópica. Con los cambios de humedad la parte basal se enrolla o desenrolla, rotando la parte distal recta de la arista. Puesto que cada fruto tiene sus propias aristas que rotan en direcciones opuestas, sus partes distales se encuentran en algún momento y se enredan. La tensión que se acumula entre ellas se libera cuando la presión es suficientemente fuerte para empujar las partes distales entre sí. En medio segundo, el movimiento espasmódico de las aristas catapulta la diáspora en el aire.

Dispersión por animales

Los movimientos de los animales son menos accidentados que los del viento y el agua, lo que convierte a los animales en agentes dispersores más fiables. Una planta que logra desarrollar relaciones con animales necesita menos semillas para garantizar la sobrevivencia de la especie. La evolución de las diásporas dispersadas por animales tiene claramente muchas ventajas y por lo tanto no sorprende que el cincuenta por ciento de las gimnospermas (*Ephedra*, *Gentum*, *Ginkgo*, una pocas coníferas y todas las cícadas) usen animales para ayudar en la dispersión de sus semillas. Una vez más, fueron las angiospermas las que perfeccionaron el cambio de agentes dispersores de abióticos a bióticos a través de la evolución de una diversidad fascinante de estrategias que les permitieron viajar en el interior o exterior de los animales. Estas relaciones estrechas, algunas veces altamente especializadas, entre angiospermas y sus animales dispersores proporcionan otra clave para entender el éxito evolutivo de este grupo. La evidencia de tales estrategias está presente en cada fruto dulce y jugoso que disfrutamos. La pulpa dulce de los frutos es una carnada para incitar a dispersores potenciales a que traguean las semillas y las disperseen en sus heces.

Si corren con suerte, las semillas caerán en un sitio adecuado para crecer bien lejos de la sombra de la planta madre. Esta forma de dispersión es llamada endozoocoria, “dispersada adentro de un animal”. La endozoocoria es un fenómeno frecuente en muchas familias con frutos carnosos, e.g. Ericaceae, Rosaceae, Solanaceae. Las semillas dispersadas por endozoocoria no presentan adaptaciones conspicuas para facilitar su dispersión. Son normalmente lisas, globosas a ovoides, y están cubiertas por un endocarpio duro (si provienen de drupas) o con una cubierta seminal dura (si provienen de bayas) para poder soportar los jugos gástricos y las enzimas intestinales. Muchas semillas de frutos carnosos germinan mejor una vez que han pasado a través del tracto intestinal de un animal. Entre los vertebrados los dispersores más importantes son las aves y los mamíferos, especialmente en climas templados. En los trópicos, donde la dispersión es llevada a cabo principalmente por vertebrados, los peces y reptiles también actúan como dispersores. Las diásporas dispersadas por vertebrados ofrecen una recompensa en forma de una pulpa nutritiva rica en azúcares, proteínas o grasas, pero solo cuando las semillas están maduras. Los frutos inmaduros poseen colores inconspicuos, son más bien duros y no tienen aroma; a lo sumo son agrios, o peor, venenosos, y siempre incomibles. Tan pronto como las semillas maduran los frutos envían señales con la promesa de una recompensa segura y nutritiva. La naturaleza de las señales depende del tipo de animal que se quiere atraer. Las aves tienen una visión para el color excelente

página siguiente: *Centaurea cyanus* (Asteraceae) – aciano; recolectada en el Reino Unido – fruto (cipsela); el penacho corto y rígido de los segmentos escamosos del papus en la parte superior es demasiado pequeño para jugar algún papel en la dispersión por el viento. Con los cambios de humedad las escamas se mueven repetidamente hacia afuera y adentro, empujando así los frutos por el suelo unos pocos centímetros a medida que repiten ese movimiento. El movimiento en direcciones opuestas es evitado por los cortísimos dientes apuntados hacia afuera y dispuestos a lo largo del margen de las escamas del papus. Para alcanzar dispersión adicional por hormigas, la cipsela posee un cuerpo oleoso comestible (eleosoma) en la base; 6 mm de largo

abajo: *Centaurea cyanus* (Asteraceae) – aciano; nativa de Eurasia – detalles del capítulo (cabezuela de flores)





pero un sentido del olfato poco desarrollado. Las diásporas adaptadas a la dispersión por aves (ornitocoria) son por lo tanto inodoras, pero pueden cambiar el color verde a algo más llamativo como rojo, color que las aves distinguen mejor contra un fondo verde; el púrpura, el negro y algunas veces el azul, o combinaciones de estos (especialmente rojo y negro) son también comunes. Para los mamíferos, una estrategia ligeramente diferente promete mayor éxito. Los mamíferos dependen más de su buen sentido del olfato y muchos son nocturnos. Por esta razón, los frutos dispersados por mamíferos presentan a menudo (pero no siempre) colores poco llamativos (marrón o verde) y exudan un olor aromático fuerte cuando están maduros. Manzanas, peras, nísperos, membrillos, rosas mosquetas, frutos cítricos, mangos, papayas, maracuyás, melones, plátanos, piñas, frutos de pan e higos, todos tienen como objetivo atraer roedores, murciélagos, primates, monos y hasta elefantes como dispersores de sus semillas. Algunas veces las plantas dependen totalmente de los animales. Los frutos de la *Gardenia thunbergia* (Rubiaceae) del este de Sudáfrica, de color verde grisáceo, duros e inconspícuos, pueden permanecer en los arbustos durante varios años si no son comidos por los antílopes (o usados como herramientas por los indígenas).

En comparación con las aves, los mamíferos juegan un rol menor como dispersores de semillas en los climas templados de Europa, donde los animales comedores de bayas incluyen no solo herbívoros como el venado y el jabalí silvestre sino también algunos carnívoros como zorros, martas y tejones. En los trópicos los frutos dispersados por mamíferos son mucho más comunes. Simios, monos y particularmente murciélagos frugívoros están entre sus dispersores principales. Sin embargo, los dispersores endozoochoros más importantes de todos son las aves. Esto puede deberse en parte al gran número de especies de aves. Las aves son también dispersores populares porque no mastican su alimento, lo que significa que no destruyen las semillas mientras devoran el fruto. Generalmente, los frutos ornitocoros no son muy grandes y contienen una semilla grande que no es tragada por el ave (e.g. cerezas) o muchas semillas pequeñas, las cuales son ingeridas junto con la pulpa del fruto (e.g. grosellitas). En un clima templado, los frutos dispersados por aves maduran en el otoño, cuando las aves necesitan abastecer sus reservas energéticas antes de las largas migraciones al Sur.

Semillas buscando atención

Aunque las diásporas dispersadas por animales son por lo general frutos blandos con una pulpa nutritiva, como las bayas y las drupas, en algunas plantas la recompensa es la propia semilla. La parte comestible puede ser una cubierta seminal carnosa, llamada sarcotesta o un apéndice especial llamado arilo.

página siguiente arriba: *Podocarpus lawrencei* (Podocarpaceae) – mañío montañero; nativo del sur de Australia y Tasmania – fruto c. 10-14 mm de largo; el nombre *Podocarpus* se deriva del griego (podos = pie + karpos = fruto) y se refiere a una característica de los mañíos: su única semilla se encuentra subtendida por una protuberancia carnosa (arilo) brillantemente coloreada que atrae animales, y especialmente a aves, para su dispersión

página siguiente centro: *Taxus baccata "Fructo luteo"* (Taxaceae) – una variedad hortícola del tejo inglés con frutos amarillos en vez de rojos. El arilo madura 69 días después de la polinización y es la única parte de la planta que no es venenosa. Los frutos del tejo son comidos por aves (e.g. zorzales, bombicílidos), que dispersan las semillas, intactas, en sus excrementos

página siguiente abajo: *Gardenia thunbergia* (Rubiaceae) – gardenia silvestre; nativa de Sudáfrica – los duros frutos fibrosos en forma de huevos miden 5-7,5 cm de largo y 3,5 cm de diámetro. Sus dispersores naturales son elefantes, antílopes y búfalos (por ende su nombre en Afrikan "buffelsbal"). Si los frutos no son comidos por animales pueden permanecer en la planta por años

abajo: *Paeonia cambessedesii* (Paeoniaceae) – peonía; nativa de las Islas Baleares – fruto múltiple; cuando madura, los folículos individuales se abren para exponer las numerosas semillas fértiles, negro brillante, del tamaño de un guisante y un número de semillas estériles más pequeñas rojas brillantes y carnosas. El propósito de las últimas es mejorar la señal visual y ofrecer una recompensa comestible para las aves visitantes





Semillas con coberturas carnosas

Cuando la cubierta seminal proporciona una recompensa, solo la parte exterior se convierte en carnosa y produce una sarcotesta conspicuamente coloreada; las capas interiores normalmente forman una cáscara protectora, llamada escleroteca. Las semillas con sarcotesta estaban ya presente entre las gimnospermas, más notablemente en *Gnetum*, el arcaico *Ginkgo* y en las cícadas. La presencia de semillas con sarcotesta en fósiles vivientes sugiere que la oferta de una cubierta seminal comestible para atraer animales dispersores es una estrategia antigua que probablemente condujo a las plantas con semillas a su larga y exitosa interacción con animales como distribuidores de sus diásporas. Con su gruesa sarcotesta naranja amarillenta, las semillas del *Ginkgo* se asemejan a una baya amarillenta o a una drupa. A pesar de su apariencia bastante apetecible, la parte carnosa de la semilla madura contiene ácido butírico y exuda el infame olor de mantequilla rancia cuando comienza a pudrirse, una vez que las semillas han caído. No se sabe qué animal fue encantado por este olor. Debido a que los ginkgos aparecieron mucho antes que los mamíferos, sus dispersores naturales más probables fueron posiblemente los dinosaurios. Su mal olor hace que los árboles femeninos de *Ginkgo* sean poco apreciados como planta ornamental. No obstante, en Asia las semillas (desnudas), llamadas nueces de ginkgo, son consideradas una delicatessen. Su parte comestible, el masivo tejido del megagametofito dentro de la escleroteca, es consumido hervido o tostado en China, Japón y Corea; también es usado en la medicina herbolaria tradicional china para tratar problemas pulmonares y en Occidente para mejorar la memoria. Las cícadas revelan sus grandes semillas, a menudo de colores brillantes, cuando los megasporofilos se separan y los conos se desintegran en la madurez. La sarcotesta es casi siempre roja, púrpura o escarlata (e.g. *Encelphalartos longifolius*, *Lepidozamia hopei*, *Macrozamia fraseri*, *Stangeria eriopus*) pero puede ser naranja (e.g. *Encelphalartos laevifolius*, *Zamia furfuracea*), marrón (e.g. *Encelphalartos dyerianus*), amarilla (e.g. *Cycas macrocarpa*) o blanca (*Ceratozamia* spp., *Dioon* spp.). En muchas especies de *Encelphalartos* los propios conos femeninos maduros son muy coloridos (e.g. *E. ferox* con conos rojizos), lo cual es indudablemente una adaptación para atraer animales dispersores potenciales. La sarcotesta carnosa de las semillas de las cícadas (y algunas veces la semilla entera) proporciona alimento para una variedad de animales como aves (e.g. guacamayas, cacatúas, tocos, emúes, casuarios), roedores (e.g. ratas, ratones, ardillas), pequeños marsupiales (e.g. rabipelados, canguros, ualabíes), murciélagos frugívoros, y algunos mamíferos de porte mayor (e.g. osos, pecaríes, babuinos, monos).

Las semillas de las angiospermas que poseen sarcotesta son dispersadas principalmente por aves. Cuando los folículos verdes de los frutos múltiples de las magnolias se abren, cada uno libera una o dos semillas rojas brillantes, las cuales están colgadas de sus folículos con finos hilos sedosos y bambolean con la más leve brisa para atraer aves. El origen de los hilos sedosos es bastante inusual: cuando las semillas caen fuera de sus folículos los engrosamientos helicoidales de las paredes presentes en los elementos vasculares del funículo se desenrollan y dejan colgar la semilla. Frutos y semillas similares son también encontrados en las peonías (*Paeonia* spp., Paeoniaceae). En *Paeonia cambessedesii*, los folículos individuales de los frutos múltiples se abren cuando maduran para desplegar las numerosas semillas del tamaño





de un guisante con una sarcotesta negra brillante. Semillas estériles más pequeñas, carnosas y de color rojo brillante, se entremezclan con las semillas negras fértiles para mejorar tanto el contraste óptico como la recompensa alimentaria para las aves. Un fruto popular cuya pulpa consiste en la capa celular externa carnosa de la cubierta seminal es la granada (*Punica granatum*, Lythraceae). La granada, aunque originalmente nativa de Irán y la región del Himalaya, ha sido cultivada durante largo tiempo en la región mediterránea y consecuentemente naturalizada en esta región, especialmente en el Medio Oriente. Las semillas pueden consumirse directamente del fruto o ser usadas para preparar zumos o jarabes (granadina). El Árbol de la Sabiduría en el Jardín del Edén era probablemente un granado. En ninguna parte consta que haya sido un manzano.

Apéndices de semillas comestibles

Las semillas también pueden valerse de apéndices comestibles (arilos) para atraer aves y otros animales. Entre las gimnospermas, las semillas ariladas están presentes solo en ciertas coníferas, las cuales producen sus semillas en bayas o estructuras parecidas a drupas monosemiales. Entre las más conocidas están los miembros de la familia del tejo (Taxaceae) y de la familia Podocarpaceae, en las cuales las semillas maduras están rodeadas basalmente o cubiertas parcial o totalmente por un arilo carnoso rojo brillante. El nombre común tejo de baya se refiere a la copa carnosa roja que rodea la semilla del tejo inglés (*Taxus baccata*); el arilo dulce es la única parte de la planta que no es venenosa. Los frutos de *Ephedra* en las gnetales son superficialmente similares pero su parte carnosa externa está formada por dos pares de brácteas (hojas modificadas).

Una variedad infinitamente mayor de apéndices seminales se encuentra entre las angiospermas. Sus arilos evolucionaron convergentemente y su origen es totalmente diferente de los arilos de las coníferas. Las semillas ariladas en las angiospermas están adaptadas para atraer animales vertebrados e invertebrados. Los arilos son comunes en las leguminosas (Fabaceae) donde están formados por un hincharcimiento del funículo en el hilo de la semilla. Las grandes semillas negras de la afzelia (*Afzelia africana*), por ejemplo poseen un arilo altamente nutritivo en su extremo hilar, su color naranja brillante provee una atracción llamativa. Tras mordisquear el arilo, las aves descartan las grandes semillas. A causa de su apariencia atractiva, las semillas son usadas como amuletos de buena suerte y en joyas botánicas. Una variación interesante del arilo fúnicular se encuentra en algunas especies de *Acacia*. Las semillas negras de *Acacia cyclops* del oeste de Australia están rodeadas a lo largo de su periferia por un funículo dilatadamente elongado, el que se convierte en un arilo carnoso naranja brillante cuando las semillas maduran. Seis veces más ricas en grasas que las de otras acacias, los arilos de *Acacia cyclops* son una fuente importante de energía para las aves. En Sudáfrica, donde las especies se han convertido en una maleza invasiva, los nutritivos funículos son comidos también por ratas y babuinos. Una especie nativa de Sudáfrica con unas semillas ariladas bastante espectaculares es la flor ave del paraíso (*Strelitzia reginae*, Strelitziaceae). Como es típico de muchas monocotiledóneas, su gineceo tricarpelar se desarrolla en una cápsula loculícida que se abre en tres valvas. Las semillas negras del tamaño de un guisante están alineadas en dos filas a lo largo de



páginas anteriores (izquierda): *Macrozamia communis* (Zamiaceae) – burrawang; nativa de Australia (New South Wales) – planta femenina con cono de semillas; cuando los conos seminíferos de las cíadas maduran se desintegran dejando expuestas sus grandes semillas carnosas, a menudo brillantemente coloreadas, para atraer animales dispersores. En su nativa Australia, una gran variedad de animales como aves (e.g. cotorras, cacatúas, emúes, casuarios) y murciélagos frugívoros se alimentan de las semillas carnosas (derecha): macrosporófilo individual con dos semillas



página anterior y arriba: *Afzelia africana* (Fabaceae) – afzelia; recolectada en Burkina Faso – fruto abierto (legumbre) constituido por las dos valvas del único carpelo; el fruto contiene en su interior un gran número de semillas negras con arilos naranja brillante para atraer aves dispersoras. A causa de su atractiva apariencia las semillas son también usadas por fabricantes de joyas botánicas; vaina de 17,5 cm de largo

cada valva, las cuales atraen la atención de aves por medio de un apéndice parecido a un ala tupida naranja brillante de pelos gruesos y oleosos que se originan a partir de los funículos y del integumento alrededor del micrópilo. Es muy difícil encontrar un fruto abierto con semillas aún dentro –prueba del gran éxito de esta estrategia.

Algunos de nuestros frutos más apreciados, tropicales y subtropicales, son tan deliciosos porque sus jugosos apéndices seminales están diseñados para atraer mamíferos en vez de aves. Muchos se originan en el sudeste de Asia, como por ejemplo el lichi (*Litchi chinensis*) y el longan (*Dimocarpus longan*), ambos miembros de la familia del jaboncillo (Sapindaceae). Su dulce carne consiste en el tejido funicular que envuelve una única semilla marrón brillante. Las paredes del ovario contribuyen solo a la fina cáscara coriácea externa. Algunas veces llamado reina de los frutos o alimento de los dioses, el fruto de *Garcinia mangostana* (Clusiaceae) más conocido como mangostán. Los frutos indehiscentes en forma de baya son del tamaño de una mandarina o pequeña naranja. Escondidas dentro de la gruesa, púrpura oscura, coriácea e incomible cáscara se sitúan 510 semillas planas envueltas en un jugo espeso; un arilo funicular blanco nieve a rosado¹⁷. La carne del arilo tiene un olor delicioso y sabor exquisito, descrito variadamente como una fusión de piña y melocotones o reminescentes de fresas mezcladas con naranjas. Desafortunadamente, los frutos duran solo unos pocos días y se disfrutan mejor directamente del árbol. Los importados por los supermercados de ultramar tienen que ser cosechados inmaduros en detrimento de su sabor. Se requiere alguna destreza para atravesar la gruesa y coriácea cáscara del mangostán y de otros frutos dispersados por mamíferos, como naranjas y plátanos, para acceder a sus deliciosos contenidos. Los mejor equipados para esto son los monos, que son también los dispersores naturales de los mangostanes en su área nativa en el sudeste asiático. Las semillas son raramente ingeridas sino más bien descartadas una vez que el arilo carnoso ha sido mordisqueado.

Si el mangostán es la reina de los frutos, el durio (*Durio zibethinus*, Malvaceae) tiene que ser el rey de los frutos, al menos para la gente del sudeste de Asia. Un durio puede pesar casi tres kilogramos y ser tan grande como una pelota de fútbol. Ferozmente espinoso en su exterior, la cápsula verdosa lleva un número de semillas envueltas en un arilo funicular grande y delicioso. Cuando los frutos están maduros, el tejido duro del arilo amarillento se transforma en una crema como natilla de cuya consistencia y sabor escribió Wallace: “Su consistencia y sabor son indescriptibles. Una rica natilla como mantequilla saborizada con almendras da la mejor idea de eso, pero entremezcladas vienen ráfagas de sabores que traen a la mente queso crema, salsa de cebolla, cerezas y otras incongruencias.”. Entre los dispersores naturales del durio están los orangutanes, los rinocerontes asiáticos, tigres, osos y elefantes. Lo que atrae a estos animales no es el tenue color del fruto sino su olor penetrante. El durio es el fruto más punzante del mundo y su olor es una combinación de heces y ajo podrido. La mayoría de la gente del sudeste asiático se deleita con el sabor de los cremosos arilos pero los occidentales son espantados usualmente por su mal olor. La estrategia de poseer arilos grandes es atraer vertebrados dispersores pero hay un microcosmos entero de pequeñas semillas y otras diásporas que portan nódulos gramos diseñados para reclutar mensajeros más pequeños como las hormigas.

Dispersión por hormigas

En 1906 el biólogo suizo Rutger Sernander fue el primero en señalar que las semillas de muchas especies de plantas estaban especialmente adaptadas para la dispersión por hormigas, una estrategia a la cual denominó mirmecoria. Las semillas mirmecoras son pequeñas y suficientemente ligeras para que las hormigas puedan cargarlas en sus dorsos hasta sus nidos. Como una recompensa a sus esfuerzos, reciben alimento en forma de un apéndice rico en grasas, azúcares, proteínas y vitaminas (el eleosoma). Las hormigas usan estos nódulos altamente nutritivos, o eleosomas, principalmente para alimentar a sus propias crías. Las hormigas mantienen las semillas en su nido hasta que el tejido nutritivo haya sido consumido y entonces las abandonan aún viables dentro del nido o las deshechan fuera del nido en el rico suelo de la pila de desperdicios de la colonia. En gran medida este comportamiento de transportar semillas es esterotípico e inducido por la presencia del ácido ricinoleico en el eleosoma, el mismo ácido graso insaturado que se encuentra en las secreciones de las larvas de las hormigas.

Morfológicamente, el eleosoma puede tener varios orígenes. Con frecuencia son apéndices seminales (arilos) derivados de diferentes partes de la semilla o del funículo. Los eleosomas de las semillas del retamo espinoso (*Ulex europea*, Fabaceae), algunos cactus (e.g. *Aztekium*, *Blossfeldia*, *Strombocactus*) y muchas Caryophyllaceae (e.g. *Moehringia trinervia*) son protuberancias infladas del funículo en el hilo. Las semillas de *Glinus lotoides* (e.g. *Aztekium*, *Blossfeldia*, *Strombocactus*) tienen un extraño arilo funicular que consiste en dos lóbulos laterales con una extensión en forma de cola entre estos. En las semillas de muchos miembros de la familia de las lechetreznas (*Euphorbia* spp., *Mercurialis* spp., *Ricinus communis*; Euphorbiaceae) y polígalas (e.g. *Polygala* spp., Polygalaceae) los eleosomas están formados por una excrescencia del integumento externo alrededor del micrópilo (arilo exostómico). Los apéndices lipídicos de las semillas de la hierba golondrina (*Chelidonium majus*, Papaveraceae) son producidos por un hincharimiento del rafe; y en los pensamiento tanto el rafe como el exostoma participan en la creación del eleosoma. En otros casos, los eleosomas son producidos por la pared del fruto, como en las cipselas de algunas Asteraceae (e.g. *Centaurea cyanus*) o las núcules de algunas Lamiaceae (e.g. *Lamium maculatum*) y Boraginaceae (e.g. *Borago officinalis*, *Pulmonaria officinalis*, *Symphytum officinale*). Estos son solo unos pocos ejemplos de algunas maneras de cómo se forman los eleosomas en diásporas dispersadas por hormigas.

Más de ochenta familias de plantas presentan mirmecoria. Esta juega un gran papel en bosques deciduos templados en Europa y Norteamérica y especialmente en los matorrales secos de Australia y Sudáfrica. Las tierras cálidas australianas son el hogar de más de 1.500 especies de plantas dispersadas por hormigas. La distancia de dispersión promedio de las semillas mirmecoras es muy corta: entre uno y dos metros de la planta madre, aunque puede ser 70 m en casos extremos. Los beneficios de esta relación planta animal son mutuos: la hormiga recibe una fuente de alimento fiable y nutritiva mientras las semillas de la planta son transportadas suficientemente lejos para reducir la competición entre plántulas y planta madre. Al enterrar las semillas a poca distancia debajo de la superficie del suelo, las hormigas las esconden de los predadores como roedores, y también evitan que sean destruidas por fuegos. Esto



Tersonia cyathiflora (Gyrostemonaceae) – recolectada en Australia – semillas con eleosoma que ayuda en la dispersión por hormigas; semilla (incluyendo eleosoma) 2,7 mm de largo



Polygala arenaria (Polygalaceae) – recolectada en Burkina Faso – semilla con eleosoma que ayuda en la dispersión por hormigas; la función del mechón basal de pelos cerdosos se desconoce; semilla (incluyendo eleosoma y pelos) 2,2 mm de largo

último puede explicar la importancia de las hormigas como agentes dispersores en los hábitats secos de Australia y África que son regularmente barridos por fuegos estacionales.

La dispersión por hormigas parece ser obligatoria para algunas plantas mientras en muchas otras constituye un mecanismo adicional y subsecuente a la dispersión balística. El primero es el caso del ciclamen. Una vez que las flores han sido polinizadas, los pedicelos se doblan hacia abajo y se enrollan formando un resorte apretado que empuja las cápsulas llenas de semillas hacia el suelo. Situadas estratégicamente al nivel del suelo, las cápsulas maduras abren sus de cinco a siete valvas y exponen sus semillas pegajosas, listas para ser recogidas por hormigas atraídas por su capa azucarada externa. La mirmecoria es a menudo combinada con la autocoria (autodispersión). Las cápsulas de la hierba golondrina (*Chelidonium majus*, Papaveraceae) se abren por dos poros basales y a través de estos las semillas, con su respectivo eleosoma, caen al suelo para ser recolectadas por hormigas. En muchas otras especies, la mirmecoria está combinada con frutos de dehiscencia explosiva como es el caso de muchas leguminosas (e.g. retamo espinoso, *Ulex europaea*), pensamientos (*Viola* spp.), lecheterznas (*Euphorbia* spp.) y mercuriales (*Mercurialis* spp.). Cuan dependientes se vuelven ciertas plantas mirmecoras a sus hormigas dispersoras específicas queda plasmado con un ejemplo del Sudáfrica. Muchas plantas de la vegetación de fynbos tienen diásporas mirmecoras. Hace dos décadas, las hormigas nativas dominantes en la región del Cabo de Buena Esperanza fueron desplazadas por la invasora hormiga argentina, *Iridomyrmex humilis*. Al contrario que las hormigas nativas de gran tamaño, las hormigas argentinas, mucho más pequeñas, movían las diásporas a cortas distancias y no las almacenaban en sus nidos bajo tierra. Consecuentemente, las diásporas (aqueños) de la Proteaceae *Mimetes Cucullatus* eran dejadas expuestas y comidas por predadores. El resultado es que las plántulas se ven reducidas en número y crecen muy cercanas a la planta madre. A largo plazo esta invasión puede conducir a la extinción de muchos miembros de la espectacular flora Capensis. Investigaciones recientes muestran que esto no es un escenario único: pequeñas hormigas invasivas tales como las hormigas argentinas y las hormigas de fuego están invadiendo ecosistemas alrededor del mundo –por ejemplo en los Estados Unidos y Australia– donde están desplazando a las tradicionales compañeras locales de muchas plantas nativas.

página siguiente arriba: *Pinus cembroides* (Pinaceae) – piñón mexicano, fotografiado en las Montañas Davis, oeste de Texas – las semillas de cáscara gruesa son dispersadas naturalmente por animales acaparadores como la urraca mexicana (*Aphelocoma ultramarina*), un ave de la familia de los cuervos (Corvidae). Los conos tienen 45 cm de diámetro y se abren cuando maduran, exponiendo las semillas sobre sus escamas, de donde las aves pueden recogerlas fácilmente. Las semillas de estas especies han sido usadas como alimento desde hace mucho tiempo por humanos y son todavía los “piñones” comunes comercializados en México

página siguiente abajo: *Cnidoscolus* sp. (Euphorbiaceae) – semilla con eleosoma atractando hormigas; fotografiado en el norte de México – las diásporas dispersadas por hormigas poseen típicamente un nódulo lipídico (eleosoma) como un atractivo nutritivo. La estrategia de dispersión por hormigas (mirmecoria) está presente en más de ochenta familias de plantas donde ha evolucionado varias veces independientemente. Debido a sus múltiples orígenes evolutivos, los órganos que producen los eleosomas varían enormemente. En la familia de las lecheterznas (Euphorbiaceae) el eleosoma está formado por una excrescencia externa de la cubierta seminal alrededor del micrópilo; semilla c. 1 cm de largo

abajo: *Durio zibethinus* (Malvaceae) – durio, variedad cultivada; nativo del sudeste de Asia – fruto (cápsula loculicida) abierto mostrando las grandes semillas envueltas en un arilo suave y cremoso. A pesar de su fuerte olor, detestado por la mayoría de los occidentales, el durio es considerado el “rey de los frutos” en su nativa Asia sudoriental. Cuando está completamente maduro, los arilos, inicialmente de una dureza gomosa, se tornan cremosos con un sabor delicioso indescriptible que recuerda a una mezcla de natilla, nueces, especias, plátanos y cebollas; longitud c. 25 cm





Dispersión por recolectores y almacenadores de semillas

Una estrategia similar a la dispersión por hormigas, pero que no requiere ninguna adaptación obvia de las diásporas, depende de la mala memoria o la muerte prematura del gránívoro almacenador. Los roedores y ciertas aves almacenan semillas como alimento para el invierno. Algunas semillas tienen que ser sacrificadas para proveer comida para el animal, pero las ardillas, por ejemplo, nunca encuentran todas las semillas que han enterrado, dejando así un buen número para germinar. La dependencia del árbol de la nuez de Brasil de los agutíes ha sido ya descrita. Un ejemplo europeo es la relación igualmente exclusiva entre la gimnosperma pino cembro (*Pinus cembra*, Pinaceae) y el ave apropiadamente llamado cascanueces, el cual juega un rol vital en el ciclo de vida del pino cembro a grandes elevaciones en los Alpes centrales. Con su fuerte y especializado pico el cascanueces está prácticamente solo en la tarea de sacar las semillas de los duros conos y romper sus duras cáscaras. Las colectan ávidamente para el invierno, almacenando hasta sesenta en su buche en cada recolección. Una vez obtenida una buena cosecha, regurgita las semillas y las esconde bajo tierra, lejos del árbol original. El cascanueces tiene una memoria fenomenal y encontrará sus semillas enterradas aún si estas estuvieran por debajo de un metro de nieve, sin embargo unas pocas de las 100.000 semillas colectadas en un buen año escaparán a su escrutinio y darán lugar a nuevos árboles.

Viajeras pegajosas

En vez de ofrecer recompensas costosas o sacrificar parte de sus semillas con el fin de sobornar animales para que dispersen sus frutos y semillas, muchas plantas prefieren usar el auto-stop como medio económico y efectivo de transporte. Estas plantas desarrollan espinas, ganchos y sustancias pegajosas, las cuales son usadas para adherirse a la piel, plumaje, pelaje o piernas de animales y aves desprevenidos. Como las diásporas viajan en el exterior del animal, el modo de dispersión es llamado epizoocoria. Una gran ventaja de la epizoocoria es que la distancia de dispersión no está limitada por factores tales como tiempo de retención en el tracto intestinal, como en la endozoocoria. Tarde o temprano, la mayoría de las diásporas adhesivas caen por sí mismas o son removidas por los animales a los cuales están pegadas. Algunos pasajeros afortunados permanecen sin ser detectados o se establecen en una zona del cuerpo del animal donde no pueden ser desprendidos y permanecen allí durante mucho tiempo, algunas veces hasta que este muere. Por esta razón, las diásporas epizoocoras tienen una gran probabilidad de ser dispersadas a mayores distancias que la mayoría de las diásporas que usan otros modos de dispersión.

Las semillas que poseen una cubierta muscilaginosa para adherirse a animales son raras. Los pocos ejemplos incluyen linaza (*Linum usitatissimum*, Linaceae), llantén (*Plantago* spp., Plantaginaceae), miembros de la familia de la mostaza (Brasicaceae, e.g. *Lepidium* spp.) y muérdagos parasíticos. La adaptación a la dispersión por epizoocoria más común y efectiva es cubrir la superficie de la diáspora con espinas, púas o ganchos. Todos hemos experimentado la tenacidad de estas semillas con espinas ganchudas tras una caminata por el bosque. Entre los ejemplos más pegajosos de climas templados están los frutos y hasta los capítulos

enteros (cabezuelas de semillas) de los miembros de la familia del girasol (Asteraceae), el más famoso el arponcito o acetillo (*Bidens pilosa*), la bardana (*Arctium lappa*) y el cadillo (*Xanthium strumarium*). Otros casos comunes son los frutículos de los esquizocarpos de las lapas (también llamadas amor de hortelano; *Galium aparine*, Rubiaceae), la lengua de perro (*Cynoglossum officinale*, Boraginaceae) y la *Hackelia deflexa* var. *americana* (Boraginaceae).

El primero en entender el notable mecanismo de estas diásporas pegajosas fue el ingeniero eléctrico suizo George de Mestral, un montañista y naturalista aficionado. Un día en 1948, después de una caminata por las montañas de Jura, examinó cuidadosamente las semillas pegadas a sus pantalones de cazador y al pelaje de su perro. Descubrió que el principio adhesivo estaba basado en pequeños ganchos que se aferraban a los minúsculos bucles de hilo en la tela de sus pantalones. Inspirado por la naturaleza de los ganchos y el principio del bucle, el ingeniero inventó un nuevo abrochador. A pesar de la resistencia pública y el ridículo, de Mestral continuó perfeccionando su diseño de un nuevo abrochador y finalmente en 1955, patentó Velcro® (basado en el *velour* francés = terciopelo y el *crochet* = gancho) y comenzó su propia compañía. Cuando vendió las Industrias Velcro, estas producían cincuenta y cinco millones de metros al año del famoso abrochador de gancho y bucle.

El principio del gancho y el bucle de las bardanas (*Arctium*), arrancamoños (*Xanthium*) y lenguas de perro (*Cynoglossum*) es delicado comparado con las crueles diásporas epizooicas de los desiertos secos tropicales y subtropicales y de las sabanas y praderas de América, África y Madagascar. Adaptadas a pegarse a las patas en lugar del pelaje de los animales de pastoreo, estos duros frutos indehiscentes o dehiscentes tardíos, poseen espinas, garras o cuernos, puntiagudos y afilados. En el Nuevo Mundo los más notorios son los así llamados garras del diablo. Las garras del diablo de Norteamérica pertenecen a especies del género *Proboscidea* (esp. *Proboscidea louisianica*) y su pariente más pequeño *Martynia annua*, ambos miembros de la familia Martyniaceae. En Sudamérica, son sus parientes carnívoros del género Ibicella los que producen garras del diablo similares, o frutos unicornio como son llamados (e.g. *Ibicella lutea*). Todas tienen frutos verdes que parecen inofensivos, los cuales revelan su verdadera naturaleza después de que sus partes carnosas externas se hayan marchitado. Cuando el endocarpio expuesto se seca, los picos elongados de la semilla se separan hasta el medio para producir un par de espolones curvos, afiladamente puntiagudos, transformando la diáspora en un artílugo cruel, a punto de agarrarse a la pezuña y perforar la piel.

Los miembros de la familia del sésamo (Pedaliaceae) muestran su estrecha relación con las Martyniaceae al compartir los mismos medios despiadados de dispersión, y creando trampas todavía más terribles. Como el autor puede testimoniar por experiencia propia, los frutos del género *Uncaria* de Madagascar son sin duda los frutos más tenaces de todas las diásporas epizoocoras. Con sus espinas radiales coronadas por un par de ganchos curvos, afilados y puntiagudos, rasgan la piel con facilidad y son imposibles de desprender de la ropa sin usar tijeras de podar. El miembro más infame de la familia del sésamo es *Harpagophytum procumbens*, acertadamente llamado garfio de ataque o, como a su pariente garra del diablo. Sus escandalosamente crueles vainas leñosas, usadas como trampas para ratones en Madagascar, pueden causar heridas terribles a animales con pezuñas hendidas o con patas más o menos blandas.

página siguiente: *Hackelia deflexa* var. *americana*. (Boraginaceae) – recolectada en Canadá – núcula de una sola semilla desplegando la estrategia más común y efectiva para asegurar la dispersión por un animal, es decir, cubrir la superficie de la diáspora con espinas de púas o ganchos. Como en muchos miembros de la familia de la borraja, el ovario de *Hackelia* es profundamente cuatrilobado y se divide en la madurez en cuatro núculas con una sola semilla; núcula (incluyendo espinas) 3,5 mm de largo

abajo: *Hackelia* sp. (Boraginaceae) – fotografiada en las Montañas Davis en Texas – rama con un fruto entero; cada fruto se desintegrará en cuatro frutículos espinosos semejantes a los mostrados en la página siguiente





Otros miembros de las Pedaliaceae producen relativamente clementes pero, no obstante, dolorosos instrumentos de tortura: las dos espinas verticales afiladas en la parte superior de los duros frutos en forma de disco del aguijón del diablo africano (*Dicerocaryum eriocarpum*) se clava profundamente dentro de la carne de cualquiera que tenga la mala suerte de pisarlos.

Dispersión por influencias humanas

Cualquier tipo de dispersión mediada por humanos es llamada antropocoria. Esto incluye las actividades de recolección de semillas por las poblaciones indígenas que llevan un estilo de vida tradicional, así como también actividades agrícolas modernas. Las plantas han sido siempre llevadas de país en país y han sido utilizadas lejos de su lugar de origen. Hoy día, los animales de granja son también trasladados cientos de kilómetros. Los humanos actúan como dispersores cuando escupen una pepita de cereza, arrojan un corazón de manzana por la ventanilla del coche o se deshacen de las semillas pegadas a sus ropas después de un paseo por el campo. La dispersión a larga distancia se logra gracias a nuestro entusiasmo por pasar vacaciones en sitios exóticos. Los mochileros pueden recorrer el mundo llevando las mismas botas montañeras enlodadas e inadvertidamente cargando una cornucopia de pequeñas semillas y otras diásporas a través de barreras biogeográficas. Una especie llevada súbitamente a un nuevo ambiente normalmente no logra sobrevivir pero ocasionalmente prospera y, en casos extremos, se convierte en invasiva. En Nueva Zelanda, plantas exóticas como el retamo espinoso (*Ulex europaeus*, Fabaceae), la mora (*Rubus fruticosus*, Rosaceae) de Europa y el jenibre kahili (*Hedychium gardnerianum*, Zingiberaceae) de Sudáfrica se apoderan de los hábitats naturales. En Gran Bretaña, el número de malezas agresivas introducidas como plantas ornamentales en jardines está aumentando; estas incluyen el perejil gigante (*Heracleum mantegazzianum*, Apiaceae) y la *Fallopia japonica* (Polygonaceae).

El impacto de la introducción accidental o intencional de especies exóticas en hábitats naturales no debería ser subestimada. En unos pocos cientos de años, las especies invasivas (animales y plantas) introducidas por humanos se han convertido en una causa principal de extinción de especies nativas en países de todo el mundo. Las cualidades estéticas del paisaje pueden también ser afectadas negativamente por los recién llegados.

página siguiente: *Harpagophytum procumbens* (Pedaliaceae) – garra del diablo; nativa de África meridional y Madagascar – fruto con grandes garfios leñosos adaptados a engancharse a las patas y el pelaje de animales. Las duras patas de los ostriches están bien protegidas contra sus espinas afiladas pero los animales con pezuñas hendiditas o con patas relativamente blandas pueden sufrir heridas terribles; la raíz tuberosa de la garra del diablo ha sido usada por las gentes de Khoisan del desierto de Kalahari durante miles de años para tratar dolor durante el embarazo y para preparar ungüentos para curar dolores, forúnculos y otros problemas de la piel. Introducidos en Europa al comienzo de 1900 los extractos de las raíces secas son hoy vendidos como un remedio natural para aliviar dolores e inflamación en personas con artritis y otras condiciones dolorosas; fruto 9 cm de largo

abajo: *Proboscidea louisianica* (Martyniaceae) – garra del diablo pálida; nativa del sur de los Estados Unidos – fruto con garras puntiagudas afiladas listo para engancharse a las patas de animales de pastoreo. Cuando están aún inmaduros, los frutos verdes son inofensivos y parecen una vaina de judía curva inflada en la parte basal. Cuando el endocarpio expuesto se seca, su elongado pico se separa hasta el medio dejando un par de espolones curvos, afiladamente puntiagudos, revelando así la naturaleza cruel del fruto; 17 cm de largo







página anterior: *Uncarina* spp. (Pedaliaceae) – nativa de Madagascar – los frutos de la Uncarina, probablemente los más tenaces de todos los frutos, están adaptados para adherirse al pelaje o plumas de animales y aves. Una vez atrapados por los extremadamente afilados garfios que coronan las puntas de las largas espinas radiales del fruto (ver detalle abajo) es casi imposible escapar sin lesionarse; fruto 8 cm de diámetro



Diásporas sin adaptaciones obvias para su dispersión

Muchas semillas pequeñas provenientes de frutos capsulares no muestran adaptaciones obvias a un modo particular de dispersión. Las semillas polvo y semillas infladas pesan menos de 0,005 mg, pero semillas granulares pequeñas por debajo de 0,05 mg son también fácilmente dispersadas por el viento, aún sin contar con ninguna adaptación especial (e.g. *Calluna vulgaris*, *Erica* spp., *Meconopsis cambrica*, *Papaver* spp.). Las pequeñas semillas granulares y otras diásporas (e.g. las núcules de las Lamiaceae), sean o no suficientemente ligeras para ser llevadas por el viento, pueden ser dispersadas aún más lejos tras su liberación del fruto por sucesos accidentales o fortuitos. El agua de lluvia puede lavarlas y hacer que terminen en un ria-chuelo, donde flotan antes de ser depositadas en la orilla del río o en una planicie de inundación. La dispersión accidental por endozoocoria es también una opción posible. Muchas diásporas pequeñas no especializadas pueden también adherirse a las patas, pelaje o plumas de animales que pueden desplazarlas a una distancia considerable. Sorprendentemente, muchas semillas pequeñas despliegan patrones en su superficie, los cuales aparentemente no tienen significancia para su dispersión. Las magníficamente ornamentadas semillas de las Caryophyllaceae han sido ya mencionadas. Semillas similares con patrones de superficie intrincados se encuentran en la relacionada familia de las plantas piedra (Aizoaceae), la familia de la verdolaga (Portulacaceae) y la familia de los cactus (Cactaceae) pero también en otras familias lejanamente emparentadas. Por ejemplo, los patrones de la superficie de las semillas espinosas de la monocotiledónea *Ornithogalum dubium* (Hyacinthaceae) son notablemente similares al típico patrón de las dicotiledóneas Caryophyllaceae (cubierta seminal con paredes onduladas radiales y proyecciones en forma de dedos).

Los patrones reticulados de la superficie similares a aquellos encontrados en las semillas polvo e infladas son también muy comunes en semillas más grandes, no dispersadas por el viento, de una variedad de familias no relacionadas, e.g. *Ornithogalum nutans* (Hyacinthaceae), *Blackstonia perfoliata* (Gentianaceae), centaura común (*Centaurea erythraea*, Gentianaceae), *Melissa begonifolia* (Solanaceae), *Pholistoma auritum* (Boraginaceae) y *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae). Es difícil creer que las semillas desarrollarían patrones de superficie tan elaborados si estos no proporcionaran una ventaja evolutiva. Explicaciones adaptativas posibles pueden encontrarse en el desarrollo de la semilla o en los detalles de su dispersión y ecología de germinación. Peculiaridades estructurales afuncionales, pueden ser también rudimentos de adaptaciones hace tiempo obsoletas, sus orígenes perdidos en la historia evolutiva desconocida de la planta. La naturaleza no siempre revela todos sus secretos. Algunas veces puede ser suficiente que un carácter no tenga desventajas para evolucionar y prevalecer.

Viajeros en el tiempo y el espacio

Las semillas no solo viajan en el espacio sino también en el tiempo. Sus viajes comienzan cuando son arrojadas de la planta madre. Ya sean desplazadas lejos de su lugar de origen por el viento, el agua o los animales, o permanezcan más o menos en el mismo lugar, en algún momento todas las semillas tocan suelo en su destino final. En las condiciones constantes de calor y humedad de los bosques lluviosos tropicales muchas semillas germinan inmediatamente, de lo contrario se secan y mueren. Estas semillas intolerantes a la desecación o recalcitrantes mantienen un alto contenido de agua y nunca enlentecen su actividad metabólica. Aún si son almacenadas en condiciones húmedas, las semillas recalcitrantes pierden su viabilidad rápidamente, un problema crítico en la comercialización y conservación. Alrededor del cincuenta por ciento de los árboles tropicales tienen semillas intolerantes a la desecación, incluyendo cultivos como el durio (*Durio zibethinus*, Malvaceae), el árbol de Jack o la yaca (*Artocarpus heterophyllus*, Moraceae), el caucho (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae) y el cacao (*Theobroma cacao*, Malvaceae). Pero las plantas con semillas recalcitrantes no están restringidas a los trópicos. Muchos árboles templados de hoja ancha también tienen grandes semillas recalcitrantes. Ejemplos incluyen encinos (*Quercus* spp., Fagaceae), castaños (*Castanea sativa*, Fagaceae) y castaños de India (*Aesculus* spp., Sapindaceae). Sin embargo, más del noventa por ciento de todas las plantas de climas templados y secos poseen semillas tolerantes a la desecación o semillas ortodoxas. De hecho, perder agua es parte de la rutina de su proceso de maduración. A medida que su contenido de agua decrece se convierten en tolerantes a la desecación y a las bajas temperaturas. La tolerancia a la desecación es ventajosa en ambientes estacionales y áridos donde las semillas ortodoxas pueden descansar en un estado seco inactivo hasta que las condiciones para la germinación sean favorables: la primavera siguiente quizás, o la próxima temporada de lluvias. El embrión inactivo puede algunas veces esperar el momento oportuno durante décadas o incluso siglos dentro de la seguridad de la cubierta seminal o la pared endurecida del fruto.



Semillas sin ninguna adaptación obvia a un modo específico de dispersión: *Damasonium alisma* (fruto estrella, Alismataceae; recolectada en el Reino Unido; 2,2 mm de largo); *Anagallis arvensis* (Primulaceae; recolectada en el Reino Unido; 1,2 mm de diámetro)



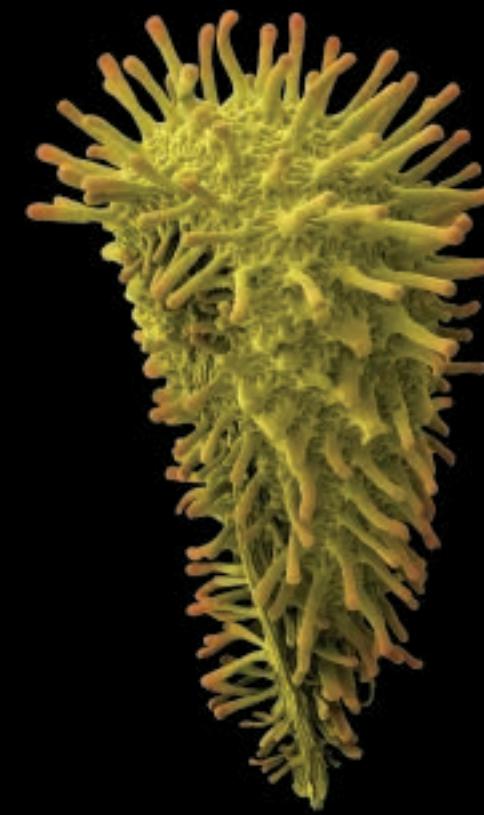
Semillas sin ninguna adaptación obvia a un modo específico de dispersión: *Heuchera rubescens* (Saxifragaceae, recolectada en Utah, EE UU); *Hermannia muricata* (Malvaceae, recolectada en Sudáfrica; 1,3 mm de largo)

Más viejo que Matusalén

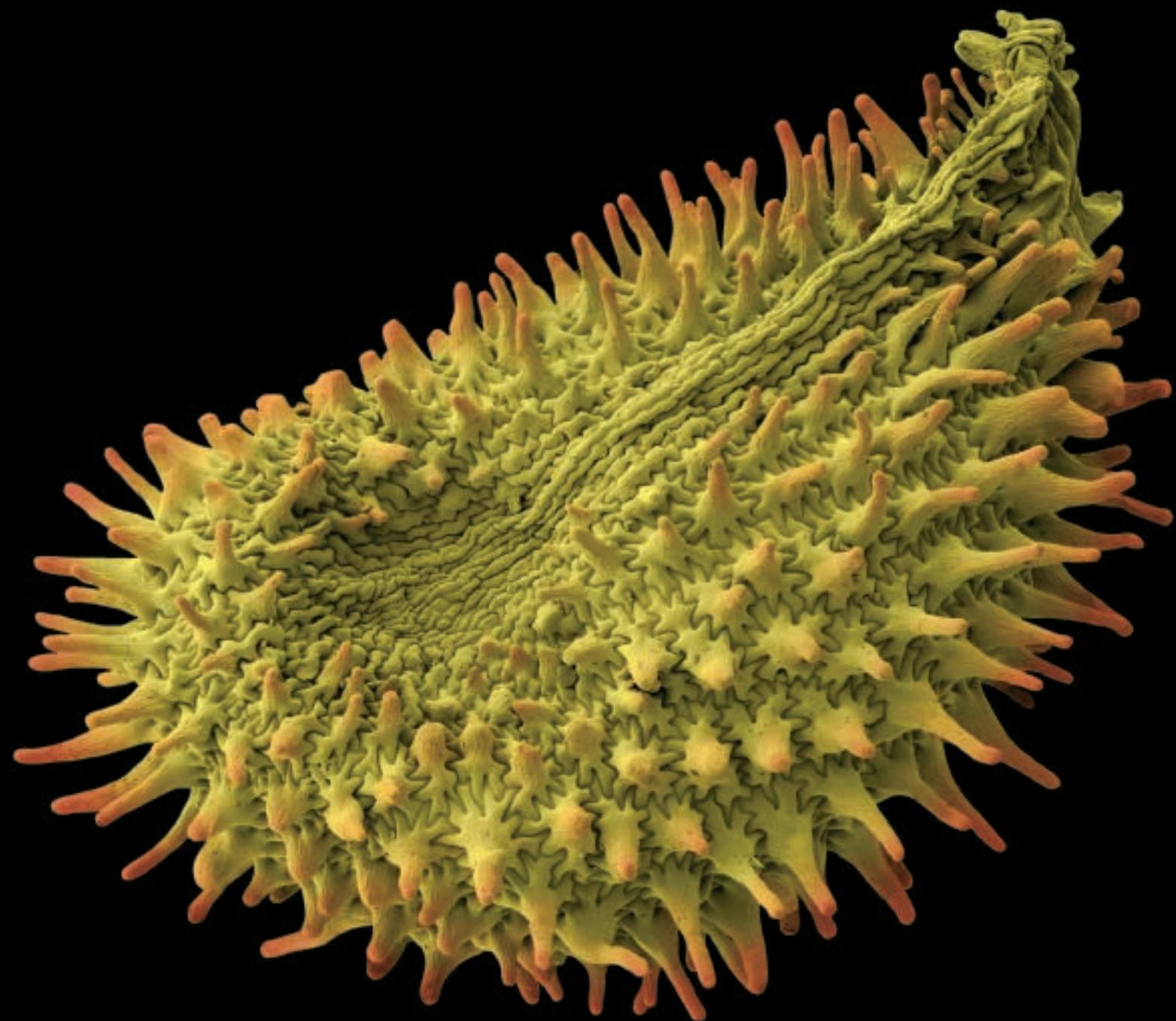
Leyendas, cuentos y observación científica rigurosa hablan de semillas que germinan después de cientos de años en estado seco o congelado, despertando mucha expectación y curiosidad públicas. Lamentablemente, la mayoría de estas suposiciones surgen más bien de la imaginación del descubridor optimista que de correctas dataciones. En el siglo XIX y a principios del siglo XX se constató que granos de trigo y cebada encontrados en tumbas egipcias de entre tres y seis mil años habían germinado. Muchos científicos respetables, sobretodo en la primera mitad del siglo XIX, apoyaron la idea de que semillas tan antiguas podrían aún ser viables. En esa época el público estaba obsesionado con el antiguo Egipto y fascinado por la idea de que semillas "momia" de las tumbas de los reyes pudieran brotar después de miles de años. No hay prueba científica de que estos granos de cereal mantuviesen su vitalidad, pero el cuento de las semillas momia sigue profundamente arraigado en la imaginación popular. La investigación moderna indica que, en las condiciones en las cuales fueron encontradas, ninguna de las especies involucradas producía semillas que pudiesen sobrevivir más allá de unas pocas décadas. Un descubrimiento mucho más creíble tuvo lugar en Santa Rosa de Tastil en Argentina. Una semilla viable de capacho (*Canna indica*, Cannaceae) fue descubierta dentro de una concha del nogal argentino (*Juglans australis*, Juglandaceae) que era parte de un collar de cascabel. La datación por radiocarbono de los restos de carbón alrededor y de la propia concha en la cual la semilla de *Canna* debe haber sido insertada aún blanda dió una edad al collar de alrededor de seiscientos años.

La afirmación más extraordinaria de una diáspora viajando en el tiempo se hizo en 1967, en relación a las semillas de *Lupinus arcticus* (Fabaceae) descubiertas por una operación minera entre tres y seis metros bajo tierra en el limo helado del arroyo Miller, en el territorio canadiense del Yukon. Se pensó que tenían cerca de diez mil años, su longevidad se explicaba por su dura cubierta seminal y por el hecho de que se encontraban profundamente enterradas en permafrost. Desafortunadamente, su edad fue inferida a partir de evidencias muy circunstanciales: fueron encontradas en una madriguera de un antiguo roedor asociada con el cráneo de un roedor del género *Dicrostonyx* y la datación fue sugerida apenas por analogía con los restos de otro roedor similar en Alaska central. En ausencia de cualquier datación directa de las semillas por técnicas precisas de radiocarbono, la hipótesis del *Lupinus arcticus* queda sujetada a dudas considerables y es improbable que sea aceptada por los científicos.

La semilla viviente más antigua cuya edad pudo ser establecida pertenece al loto sagrado (*Nelumbo nucifera*, Nelumbonaceae). El loto sagrado tiene un significado religioso profundo para hindúes y budistas y sabemos que se ha cultivado en China durante más de 3.000 años. Desde hace mucho que se dice que sus semillas –botánicamente núcules de un fruto múltiple con un pericarpo muy duro impermeable al agua y al aire– pueden vivir por siglos. Una prueba científica de su legendaria longevidad fue ofrecida en 1995 por Jane Shen Miller, que pudo germinar semillas de loto recogidas del fondo de un lago seco en la antigua Manchuria (hoy parte del nordeste de China). Técnicas modernas usando aceleradores de espectrometría de masas permitieron una datación precisa por radiocarbono de un



Ornithogalum dubium (Hyacinthaceae) – estrella de Belén amarilla; recolectada en Sudáfrica – semilla sin ninguna adaptación obvia a un tipo específico de dispersión pero exhibiendo un intrincado patrón superficial: las células de la cubierta seminal se encuentran conectadas como las piezas de un rompecabezas. La dispersión probablemente ocurre cuando las cápsulas lanzan las semillas hacia fuera al balancearse con el viento; semilla 1,1 mm de largo

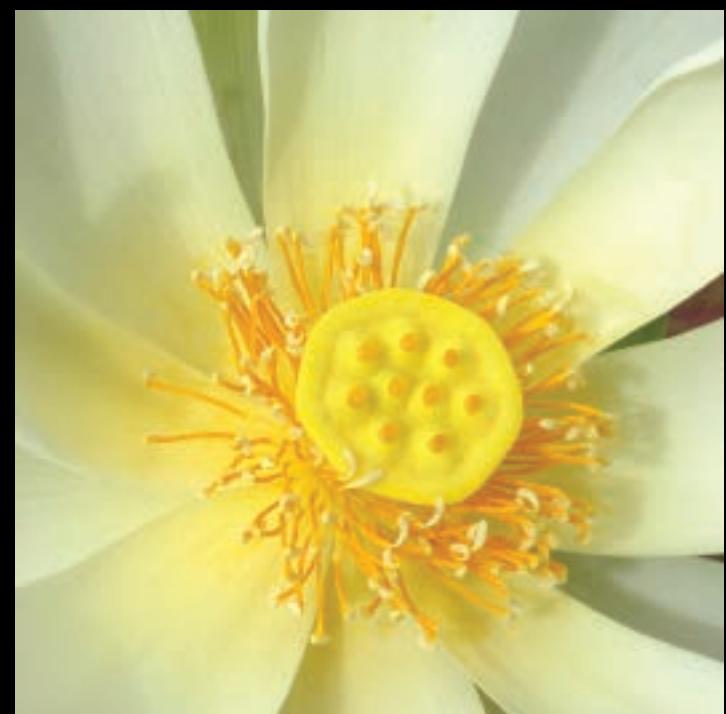


pedazo diminuto del duro y grueso pericarpo de la núcule sin matar la semilla. Usando este método, se demostró que la semilla germinante más antigua tenía 1.288 (± 250) años.

Más recientemente, investigadores israelitas han dado con un nuevo hallazgo que, si fuera demostrado, pondría a *Nelumbo nucifera* en el segundo lugar entre las semillas que sobreviven más tiempo. El 12 de junio de 2005 una noticia sobre la germinación de una semilla con 2.000 años de la palmera datilera (*Phoenix dactylifera*, Palmae) llegó a los titulares del New York Times y otros periódicos. La semilla pertenecía a un lote encontrado en los años setenta durante una excavación arqueológica en Masada, la fortaleza de montaña construida por el rey Herodes y lugar del famoso cerco del año 73 d. C. por 960 rebeldes judíos, que prefirieron cometer suicidio masivo en vez de rendirse a los romanos. Según la datación por radiocarbono llevada a cabo en Suiza con un diminuto trozo de la semilla germinada, sus orígenes se remontan a 1.990 (± 50) años atrás, es decir entre 65 y 35 años d. C., justo antes del famoso asedio. Los investigadores israelitas tienen grandes esperanzas con esta preciosa plántula, a la cual han nombrado Matusalén [Methuselah] en honor a la figura bíblica que supuestamente vivió 969 años. Las palmeras datileras nativas de Judea fueron destruidas hace mucho; las que hoy crecen allí provienen de Irak. La palmera original de Judea era muy apreciada en la antigüedad por sus cualidades medicinales y afrodisíacas. Sin embargo, las palmeras datileras son dióicas y si Matusalén llega a la edad adulta, pasarán cerca de treinta años antes de que florezca y revele su sexo. Si Matusalén resulta ser feminina y produce frutos, puede tener aún las preciosas características genéticas de la palmera original de Judea y convertirse en un tesoro para los mejoradores de palmeras e investigadores médicos.

página siguiente: *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) – lotus sagrado; nativo de Asia hasta Australia – fruto consistiendo del eje floral agrandado con numerosas cámaras, cada una conteniendo una sola núcule con semilla. Mientras los largos tallos del fruto se balancean con el viento, las núcules son expelidas al agua, donde inmediatamente se hunden hasta el fondo. Las semillas del loto están encerradas en el pericarpo extremadamente duro de la núcule y pueden mantener su viabilidad por más de mil años

abajo: *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) – lotus sagrado; nativo de Asia hasta Australia - primer plano de una flor mostrando el inusual gineceo, que consiste en 12-40 carpelos individuales hundidos en un eje floral grande y esponjoso. Siendo sus flores semejantes a nenúfares y su estilo de vida acuático, el loto sagrado se parece superficialmente a los nenúfares (Nymphaeaceae), a pesar de que se ha demostrado que sus parientes vivientes más cercanos son el árbol del plátano o platanero (Platanaceae) y miembros de la familia Proteaceae. El loto sagrado tiene un profundo significado religioso para los hindúes y los budistas de la India, Tibet y China, donde se ha cultivado desde el siglo XII a. C.





Un año de semillas, siete años de malas hierbas

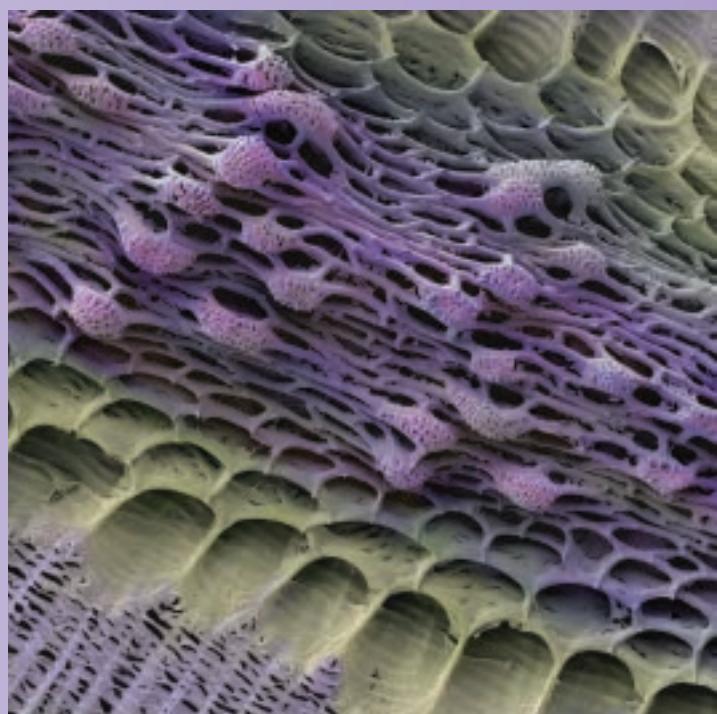
A pesar de que las semillas de apenas unas pocas especies pueden sobrevivir estos lapsos de tiempo bíblicos, la mayoría de las semillas normales pueden mantener su viabilidad durante varias décadas en la tierra. La germinación puede retrasarse por la ausencia de suficiente humedad o puede ser suprimida por las bajas temperaturas y la falta de luz solar, por ejemplo, cuando las semillas son enterradas. Esto tiene sentido una vez que una pequeña semilla que germina a 30 cm bajo tierra no tendría ninguna posibilidad de alcanzar la vital luz solar. Con el pasar de los años se acumulan semillas viables sobre y dentro de la tierra formando un banco de semillas. La aparición repentina de amapolas en los campos de batalla de la Primera Gran Guerra en Flandes es un buen ejemplo. Se creó que la alteración del suelo por el impacto de los proyectiles y la excavación de trincheras y sepulturas trajo a la superficie las semillas de amapolas enterradas desde mucho antes en los antiguos campos de trigo. No es simplemente la falta de agua y luz solar, lo que puede retrasar la germinación por un periodo de tiempo infinito. Muchas plantas desarrollaron mecanismos específicos que aseguraban que sus semillas no germinaban inmediatamente, incluso bajo las condiciones más favorables. Las semillas que presentan este comportamiento se denominan latentes y los diversos mecanismos que las mantienen durmientes se resumen bajo el fenómeno de latencia. Hay tres tipos fundamentalmente diferentes de latencia en semillas: física, morfológica y fisiológica.

La semilla puede permanecer latente por una razón tan sencilla como la presencia de una fuerte cubierta seminal o pericarpio, que evita que el agua llegue al embrión. Las semillas duras de varias leguminosas y las núcules del loto sagrado son buenos ejemplos de diásporas físicamente latentes, que con frecuencia poseen aperturas preformadas que responden a altas temperaturas, grandes fluctuaciones térmicas diarias o fuego. Las semillas físicamente latentes no dependen del daño accidental pero sí de sus sistemas altamente especializados de detección de signos para determinar cuándo generar vida. Otras semillas no germinan inmediatamente porque sus embriones están inmaduros durante la época de dispersión y el embrión necesita crecer y diferenciarse, como por ejemplo muchas Ranunculaceae (e.g. *Anemone*, *Ranunculus*). A pesar de referirse a estas semillas generalmente como morfológicamente latentes, dado su alto contenido de agua y su actividad metabólica (el embrión en desarrollo) es discutible si deberían considerarse como verdaderamente latentes. Cualquier jardinero puede atestiguar que la razón más compleja para una germinación retrasada es la latencia fisiológica. Sin ningún indicador visual y una multitud de causas diferentes, las semillas fisiológicamente latentes germinan solamente cuando se han dado ciertos cambios químicos dentro de ellas. Los disparadores ambientales para los cambios pueden ser temperaturas altas o bajas, humo o fuego. Para complicar aún más las cosas, diferentes tipos de latencia pueden darse juntos en la misma semilla, sea latencia morfológica y fisiológica o, más raramente, latencia física y fisiológica. La diferencia más importante es que la latencia fisiológica es reversible, mientras que las latencias física y morfológica no lo son. La ventaja de la latencia fisiológica es su flexibilidad. Algunas hierbas cultivables sufren un ciclo de un año de latencia que les permite germinar solamente en una época concreta del año.



página anterior: *Nemesia versicolor* (Plantaginaceae) – semilla con ala periférica para asistir en la dispersión eólica; semilla (incluyendo ala) 2,4 mm de diámetro

abajo: *Nemesia versicolor* (Plantaginaceae) – *leeubekkie* (en afrikaans); recolectada en Sudáfrica (Cape Province) – detalle de la cubierta de la semilla



El desplazamiento de semillas bajo tierra y la latencia contribuyen a la creación de un banco de semillas persistente. La presencia de muchas hierbas anuales en bancos de semillas bajo tierra y las diferencias de profundidad de latencia entre semillas del mismo fruto explican el dicho popular "Un año de semillas, siete años de malas hierbas". Si las semillas se dejan dispersar por una sola temporada, sus descendientes perseguirán al jardinero descuidado por muchos años. Está claro que las semillas latentes no han evolucionado para escapar de la vigilancia del jardinero orgulloso. La verdadera estrategia detrás de la latencia es obtener una dispersión oportuna. Para que una especie sobreviva, es absolutamente esencial que por lo menos algunas de sus semillas germinen en el sitio adecuado, en el momento justo. La latencia es un mecanismo que respalda este objetivo de varias formas: permite disponer de más tiempo para que los varios agentes de dispersión puedan llevar las semillas más lejos y, lo más importante, determina la mejor temporada para germinar. En un clima templado muchas semillas germinan en primavera para aprovechar al máximo la temporada de crecimiento y asegurar que estén bien establecidas antes del invierno. Otras están programadas para germinar en otoño para que puedan desarrollar un sistema de raíces fuerte que las proteja de la sequía en el verano. Además, los diferentes grados de latencia en semillas de la misma planta aseguran que la germinación se extienda en el tiempo, reduciendo el riesgo de perder una generación entera a través de algún suceso catastrófico, como fuegos, sequías o heladas.

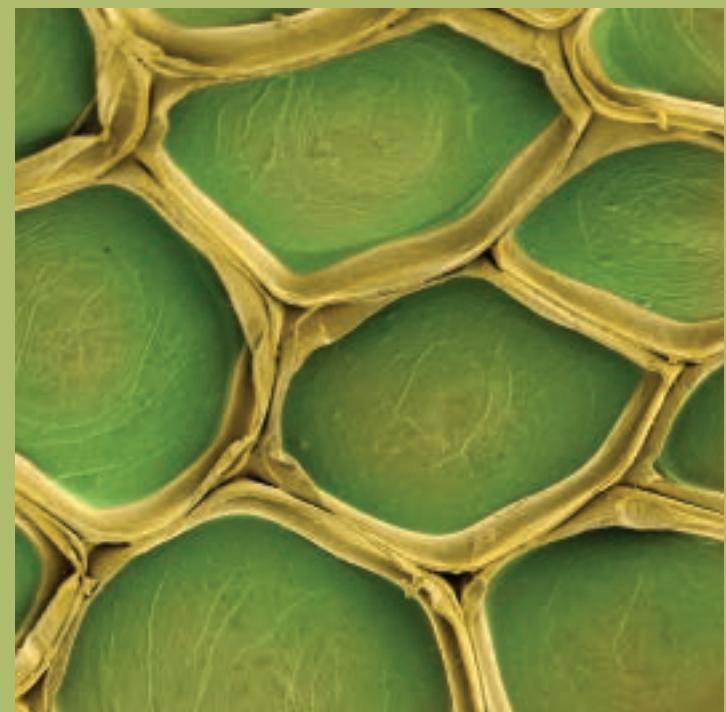
La vida en cápsulas de tiempo

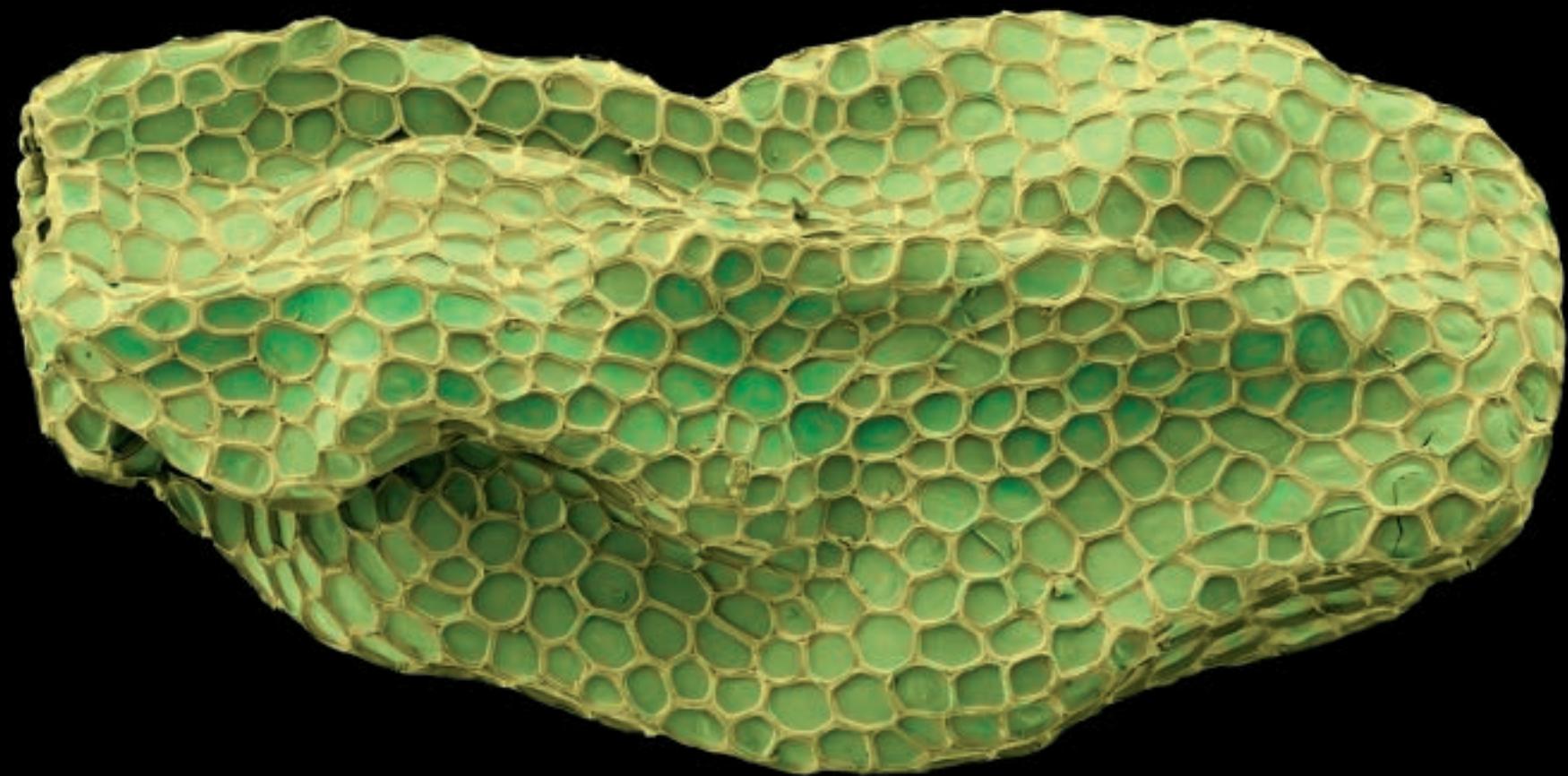
La habilidad de las semillas ortodoxas de sobrevivir por largos períodos de tiempo en un estado seco es su cualidad más asombrosa y trascendental. Los bancos de semillas bajo tierra y los bancos de semillas aéreos creados por especies serotinas como el *Pinus banksiana* y muchas Proteaceae de Sudáfrica y Australia proveen de un seguro de vida a las especies que invierten en ellos. Para todas las especies anuales y muchas plantas perennes en hábitats propicios al fuego, el escondrijo natural creado por ellas es la única forma de poder sobrevivir en condiciones ambientales adversas. Los bancos de semillas naturales juegan pues un papel importante en la sucesión de las plantas y en la evolución de sus comunidades. La extraordinaria destreza de las semillas para sobrevivir tuvo también una gran influencia en la evolución de nuestra civilización. El desarrollo de las sociedades modernas está fuertemente vinculado a los avances en la agricultura. La agricultura y los asentamientos permanentes se hicieron posibles solo cuando las personas descubrieron que podían colectar y almacenar semillas para cultivar su propio suministro de cierto cultivo en lugar de tener que llevar la vida nómada de cazador-recolector. En los años sesenta la gente empezó a darse cuenta que los cultivos de alto rendimiento estaban desplazando la formidable diversidad de cultivares locales que los pueblos indígenas en todo el mundo habían seleccionado durante siglos. Las variedades tradicionales locales no solo están mejor adaptadas al clima y a condiciones edáficas de su lugar de origen, sino que también poseen valiosos rasgos genéticos para la creación de nuevas variedades. Su tamaño pequeño y longevidad hacen de las semillas medios eficientes de preservar el gremoplasma vegetal.

Las semillas ortodoxas maduras pueden secarse sin dañarse hasta niveles muy bajos de contenido de humedad (de 1 a 5 por ciento). A medida que su contenido de humedad disminuye, las semillas se vuelven cada vez más tolerantes a temperaturas frías. La explicación de este fenómeno se encuentra en las propiedades físicas del agua. En las células vegetales el agua se puede encontrar libre (agua libre) o ligada a moléculas (agua ligada) como proteínas, azúcares y polisacáridos. A temperaturas inferiores a 0°C el agua libre se congela y se expande mientras forma cristales de hielo. Mientras crecen, los cristales de hielo dañan los organelos de las células y perforan las membranas celulares, literalmente apuñalando de muerte a las células. El agua ligada a moléculas a su vez eletromagnéticamente enlazadas a otras moléculas mayores, es incapaz de producir los letales cristales de hielo. Las semillas recalcitrantes son ricas en agua libre y por tanto no pueden sobrevivir temperaturas por debajo de cero mientras que las semillas ortodoxas, cuando se secan apropiadamente, no contienen casi agua. Hace mucho que se estableció que la longevidad de las semillas ortodoxas maduras en almacenamiento hermético aumenta con la disminución del contenido de humedad del embrión y del endosperma y también con la disminución de la temperatura ambiental. Esta relación predecible y cuantificable entre contenido de agua y temperatura de almacenaje se resume en la regla de oro de Harrington de 1972, que predice que el tiempo de vida en almacenaje se duplica por cada un por ciento de reducción del contenido de humedad (basado en el peso fresco), y que se duplica por cada reducción de 5°C en la temperatura de almacenaje. A pesar de ser casi imposible de verificar experimentalmente, esa regla sencilla forma la base teórica de todo el almacenaje moderno de semillas. Las predicciones sugieren que la longevidad de las semillas bajo condiciones convencionales de los bancos de semillas (almacenamiento en contenedores herméticos a más o menos 20°C bajo cero) varía de una pocas décadas para las especies con menos tiempo de vida hasta más de mil años para las más longevas. El primer uso de instalaciones dedicadas al almacenaje de semillas, llamados bancos de semillas o silos, fue para preservar las variedades de los cultivos más importantes, sobre todo de cereales. Hoy día, la destrucción continua de nuestro ambiente causada por el crecimiento de la población mundial ha creado un nuevo reto para los bancos de semillas: la preservación de semillas de especies silvestres que han sido llevadas al borde de la extinción en su hábitat natural. Desde 1600 se han documentado 654 extinciones de especies, pero esta es sin duda una subestimación enorme del número real. La extinción masiva causada por la destrucción de la selva tropical ha sido comparada a la desaparición de los dinosaurios. Con vastas áreas de nuestro planeta aún botánicamente inexploradas, no hay forma de saber cuantas especies de plantas están de momento amenazadas de extinción. Las estimaciones varían entre 30.000 y 100.000. Con tantas especies enfrentadas a su desaparición del planeta para siempre, los bancos de semillas han adquirido un papel único: proveer un seguro de vida para plantas amenazadas y transformar semillas normales en cápsulas de vida en el tiempo.

página siguiente: *Parnassia fimbriata* (Parnassiaceae) – recolectada en Oregón, EE UU – semilla con cubierta suelta y parecida a una bolsa exhibiendo el patrón de panal típico de las semillas infladas dispersadas por el viento; 1,3 mm de largo

abajo: detalle de la cubierta seminal (900x)







MILLENNIUM SEED BANK PROJECT

El Arca de Noé del siglo XXI y los venideros



página anterior: Entrada pública al Banco de Semillas Millennium en Wakehurst Place en Sussex. Gestionado por el Departamento de Conservación de Semillas del Real Jardín Botánico de Kew, Reino Unido, el edificio aloja una de las más ambiciosas iniciativas de conservación del país: el MSBP aspiraba en el año 2010 haber colectado y preservado las semillas de aproximadamente 24000 especies de plantas silvestres de todo el mundo

arriba: semillas germinando en una placa de petri con agar durante un test de germinación en el Banco de Semillas Millennium

La empresa de bancos de almacenaje de semillas de especies silvestres más ambiciosa en la actualidad es el Millennium Seeds Bank Project (MSBP), dirigido por el Real Jardín Botánico de Kew. El MSBP fue fundado en el año 2000 como un proyecto internacional de conservación establecido para marcar el inicio del nuevo milenio. En su inicio, el proyecto contó con fondos del Wellcome Trust, Orange plc y otras corporaciones y mecenas privados. El Real Jardín Botánico de Kew ya había dirigido un banco de semillas de especies silvestres desde principios de los años setenta. Al inicio del MSBP, el banco de semillas existente fue mudado al nuevo y premiado edificio Wellcome Trust Millennium Building, diseñado por Stanton Williams Architects. Ubicado en Wakehurst Place, en Sussex, el "jardín campestre" de Kew, ofrece instalaciones en un entorno de excepcional belleza natural. Además de proveer de almacenamiento a muchos miles de especímenes de semillas en una gran bóveda subterránea, tiene instalaciones para investigación avanzada y procesamiento de semillas, además de áreas de exhibición para el público.

Durante la primera década del proyecto, el MSBP ha recolectado, conservado e investigado un 10% de la flora mundial, que es de aproximadamente unas 242.000 especies según el estudio de 1987 del conservador de Mabberley. Los conservadores de Kew están dirigiendo sus esfuerzos a las especies en peligro, especies endémicas y a las de mayor importancia económica local en las regiones áridas y semiáridas de la Tierra. La dedicación a plantas de áreas de pluviosidad estacional o errática trae beneficios prácticos para un banco de semillas. El porcentaje de especies con semillas ortodoxas (que se pueden almacenar exitosamente) es más alto en estas áreas que en hábitats más húmedos como los bosques tropicales. Además, el claro carácter estacional de los procesos vegetacionales en zonas secas permite una colecta de semillas más previsible de lo que es posible en climas calientes y húmedos. Otra ventaja es que la mayoría de las especies en zonas secas son hierbas, arbustos o pequeños árboles con semillas accesibles, lo que hace la colecta más fácil. Más importante que estas consideraciones prácticas, es el hecho de que las zonas secas constituyen un tercio de la superficie de la Tierra, incluyendo muchos de los países más pobres del mundo. A pesar de recibir menos atención que los bosques tropicales, las tierras secas sustentan a una quinta parte de la población mundial y sostienen una tremenda diversidad de vida vegetal. Las zonas áridas se encuentran entre los entornos más amenazados de la Tierra, con vastas áreas perdidas cada año por desertificación progresiva. Esta depredación continua reduce la diversidad de plantas que son las fuentes de sustento para muchos, especialmente en las regiones más pobres.

La enorme tarea de colectar semillas de decenas de miles de especies se basa en una extensa colaboración e intercambio de información internacionales. Hay cuarenta y ocho



arriba: *Strelitzia reginae* (Strelitziaceae) – flor de ave del paraíso; nativa de Sudáfrica – semilla con un arilo conspicuo de gruesos pelos anaranjados brillantes, que son muy atractivos para las aves; c. 1 cm de largo (incluyendo el arilo)

centro: *Abrus precatorius* (Fabaceae) – regaliz americano; encontrado en todas las regiones tropicales – semilla dura y brillante, mimetizando a una semilla con cubierta carnosa o a una baya

abajo: *Acacia cyclops* (Fabaceae) – nativa del sudoeste de Australia – semillas rodeadas por un arilo anaranjado brillante formado por una capa doble del funículo que engloba las semillas en una dirección y que se repliega para englobarlo una vez más en la dirección opuesta; 9 mm de largo (incluyendo el arilo)

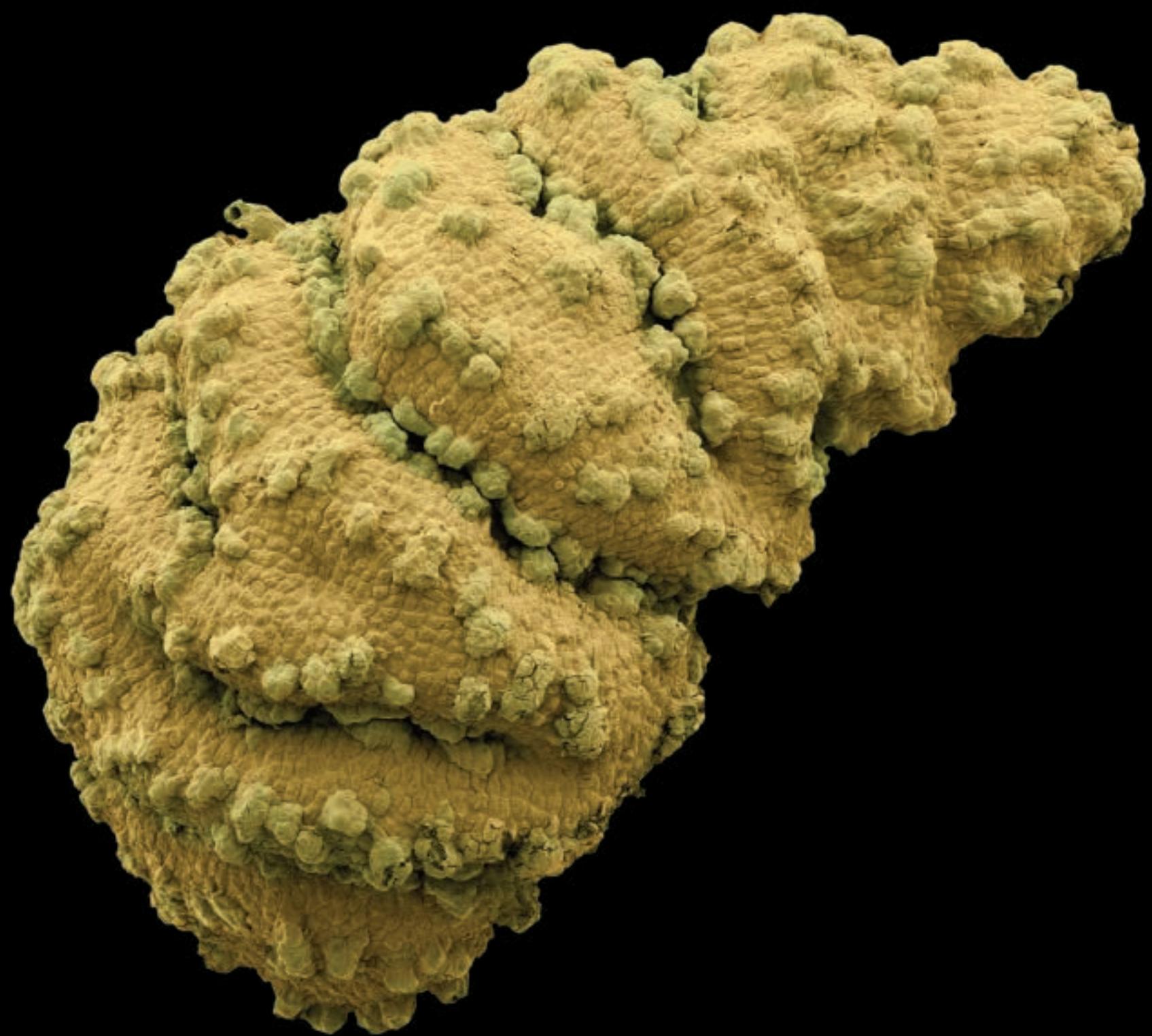
instituciones copartícipes de dieciséis países distintos activas en el MSBP; estos son (en orden alfabético): Australia, Botswana, Burkina Faso, Chile, China, EE UU, Jordania, Kenia, Líbano, Madagascar, Malawi, Mali, México, Namibia, Sudáfrica y Tanzania. Un porcentaje sustancial de las semillas colectadas se mantiene en el país de origen si hay instalaciones adecuadas disponibles localmente. En caso contrario, la mitad de las semillas colectadas de cada especie se pone aparte y se mantiene en el banco de semillas de Kew hasta que los respectivos países tengan su propio banco de semillas. El programa internacional de colecta se lleva a cabo de acuerdo con las leyes nacionales e internacionales, y es particularmente consciente del Convenio sobre la Diversidad Biológica acordado en la Cumbre de la Tierra de 1992 en Río de Janeiro. Los procedimientos del banco de semillas son muy sencillos. A la llegada, las semillas se limpian para despojarlas de las partes innecesarias del fruto, así como descartar semillas enfermas, infestadas o vacías. El paso siguiente es secar las semillas bajo condiciones estables (15% de humedad relativa a 15°C) durante por lo menos cuatro semanas en una sala dedicada al secado. Después del secado las semillas están listas para su almacenaje a menos de 20°C. Para asegurarse de que una colección es viable, la germinación de una muestra representativa es testada normalmente usando placas de petri con agar líquido. Idealmente, las colecciones deberían tener una viabilidad de 75% para garantizar un cambio genético mínimo. Durante el largo almacenaje de las semillas, las pruebas de germinación se realizan a intervalos regulares de diez años para monitorizar la calidad de las colecciones. Para ayudar a mejorar la conservación de las semillas, especialmente de aquellas de difícil almacenaje, el departamento de Conservación de Semillas de Kew lleva un programa activo de investigación que se especializa en aspectos fundamentales de almacenaje, longevidad y germinación de semillas. El programa de Reino Unido del MSBP ya ha colectado semillas del 96% de las plantas superiores nativas del país. Esta es la primera vez que un país ha apoyado la conservación de su flora de esta forma. Las colecciones de semillas de especies silvestres se conservan durante largos períodos para poder servir de provisión inicial para que las generaciones futuras puedan adaptarse a cambios. Seguras en los bancos de semillas, las especies relevantes para el bienestar humano se preservan aunque en la naturaleza se extingan. Más importante aún es que habrá disponibilidad de semillas para ayudar a la recuperación de ecosistemas dañados. Los bancos de semillas ya tienen un valor hoy día.



página anterior, arriba izquierda: contenedores de semillas listos para ser sellados y puestos en almacenamiento frío
 página anterior, arriba derecha: una semilla embebida en un bloque de hielo dentro de un microtomo congelante, un instrumento que corta secciones del grueso de una hojilla, las cuales bajo el microscópio revelan detalles minúsculos de la estructura interna de la semilla
 arriba derecha: los frascos de conserva convencionales han demostrado ser ideales para almacenar semillas bajo condiciones secas a menos 20°C
 arriba y más a la derecha: cuarto frío con unidades de almacenamiento eficientes con compactadores en el Millennium Seed Bank
 abajo: *Hura crepitans* (Euphorbiaceae) – jabillo; nativo de Sudamérica y el Caribe – las planas semillas discoideas tienen alrededor de 1.5 cm de diámetro y producen grandes plántulas cuyos cotiledones permanecen dentro de la semilla donde siguen digeriendo el endosperma hasta agotar sus reservas alimenticias



Tal vez reflejando las primeras señales de la adaptación del ser humano a los cambios que él mismo está provocando en los ecosistemas, ya se está haciendo un uso significativo del Millennium Seed Bank. En los últimos cinco años casi 3.000 colecciones se han puesto a disposición de treinta y ocho países. Las colecciones son distribuidas bajo términos que garantizan los derechos del país de origen sobre cualesquiera beneficios consecuentes, y han sido requeridas para apoyar obras en varias áreas de la sostenibilidad: en la agricultura, la atmósfera (en conexión con los niveles de dióxido de carbono y cambio climático), biodiversidad, productos químicos, energía, salud y agua. Los bancos de semillas son una forma altamente rentable de preservar la variación genética, dentro de una especie y entre especies distintas. Las semillas ocupan poco espacio y requieren poca atención por períodos de tiempo considerables. El coste total del banco de semillas es de 72 millones de libras, incluyendo el coste de construcción del edificio Millennium del Wellcome Trust. A primera vista parece ser una cantidad muy grande de dinero, pero no si hacemos un esfuerzo por comprender la magnitud del reto al que nos enfrentamos. Sabemos por el registro fósil que la vida en la Tierra ha experimentado cinco grandes extinciones masivas. Después de cada desastre pasaron entre cuatro y veinte millones de años para que la biodiversidad global recuperara los niveles de pre extinción. En comparación, los humanos modernos hemos existido no más de 200.000 años. Esto significa que por cada especie, animal o planta, que llevemos a la extinción, tendríamos que esperar millones de años para que fuese reemplazada por evolución natural. Al cabo de ese tiempo los propios seres humanos habrían evolucionado a una especie diferente, en caso de que no se hubieran extinguido del todo. El sustento de cada persona depende de ecosistemas funcionales y sanos, y para su existencia la biodiversidad es clave. En vista de que las crisis de extinción provocadas por nosotros se advierten cada vez más frecuentes en el futuro próximo, debemos actuar ya y tomar medidas de precaución, tales como hacer bancos de semillas, si ha de haber alguna posibilidad de recuperación a corto plazo para nuestro medio ambiente en el futuro. Las consecuencias de no hacer nada son simplemente impensables.





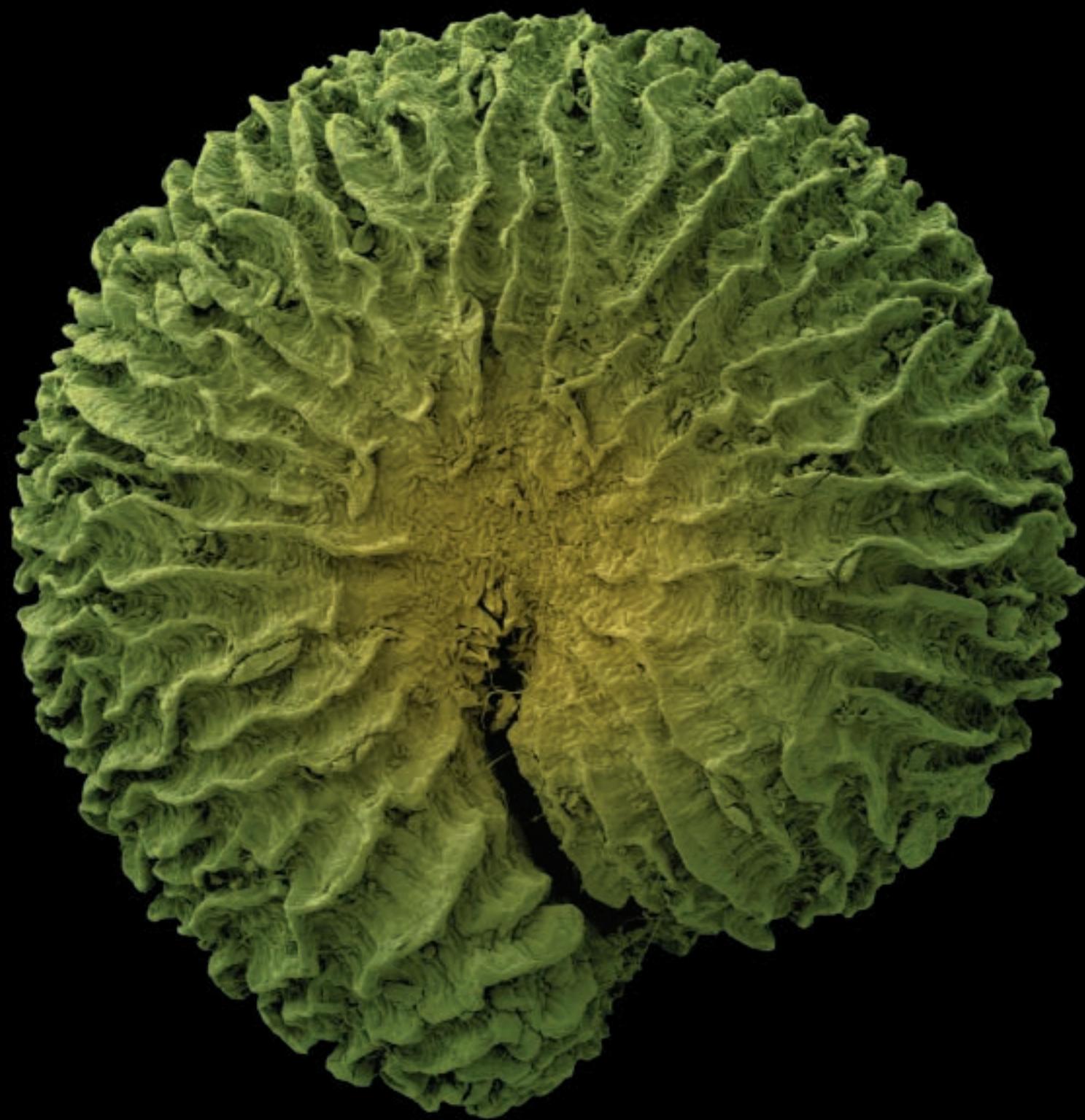
UN PROYECTO ARQUITECTÓNICO

ROB KESSELER

*Ciencia es lo que sabes, arte es lo que haces.
Y el mejor arte se basa en la mejor ciencia en cualquiera de sus formas*

William R. Lethaby
Form in Civilization, 1922

Hermannia sp. (Malvaceae) – recolectada en Sudáfrica, Provincia Limpopo – semilla sin adaptaciones obvias a un modo específico de dispersión, pero desplegando un patrón de superficie interesante; 1,4 mm de largo





página anterior: *Cleome* sp. (Capparaceae) – flor araña; recolectada en Madagascar – semilla; 1,5 mm de diámetro

arriba: techo abovedado de la Chris Church Cathedral, Oxford

abajo: hojas de la palma *Licuala grandis* – fotografiada en la "Palm House" de Kew

La huella botánica en la arquitectura

La relación entre el mundo vegetal y la arquitectura es tan antigua como las primeras viviendas rudimentarias que los humanos construyeron cuando abandonaron sus cuevas. Llamar primitivas a esas primeras estructuras resta comprensión al valor funcional del material que usaron para crear estructuras sencillas; una compresión basada en la observación y la experimentación. El tallo columnar, en sus diversas formas, posee grandes propiedades de soporte, y las superficies acanaladas radiales de las hojas de palma resultan ideales para cubrir techos, proporcionando sombra y canalizando el agua lejos del centro. De esta manera los primeros constructores emularon las propiedades y características de las plantas en sus construcciones, estableciendo un vínculo entre plantas y forma, creando así un precedente arquitectónico tan relevante en la actualidad como lo fue entonces.

La transición de las viviendas primitivas a los templos para la cultura y el comercio ha dado lugar a muchas adaptaciones de la forma y la decoración botánicas. El capitel corintio que preocupó a Vitruvio (c. 725 a.C.), con sus aparentes inspiraciones en la planta de *Acanthus* demostró ser tan popular que ha sobrevivido por dos milenios y medio. Esta pasión por la inflorescencia aérea fue traída a su culminación en el ápice de los pilares dentro del Museo Universitario de Oxford, donde los albañiles irlandeses bajo la tutela de John Ruskin (1819-1900), esculpieron los capiteles directamente a partir de especímenes de los jardines botánicos de la universidad. Cada capitel representaba una planta diferente, de tal manera que la decoración arquitectónica cambió de un embellecimiento puramente ornamental a uno donde todo el edificio podía ser leído como un trabajo de referencia botánica.

Escribiendo en 1922 sobre la relación entre la ciencia y la arquitectura, William Lethaby, arquitecto y primer director de la Central School of Arts and Crafts de Londres, anticipó agudamente los cambios dinámicos que iban a tomar lugar en el diseño arquitectónico durante el siglo xx. Emergiendo de una era en la cual los ideales ruskinianos y las formas naturalísticas del movimiento de artes y oficios (Arts and Crafts Movement) habían mutado para convertirse en el más orgánicamente opulento *Art Nouveau*, la arquitectura de la era transicional de la posguerra se convirtió en el sujeto de las influencias gemelas del constructivismo y el expresionismo que subsecuentemente definió el territorio para el modernismo. Apoyándose en el potencial de los nuevos materiales para la construcción: (hormigón armado, acero y vidrio); los ingenieros permitieron a los arquitectos idear formas visionarias que marcaron un cambio radical de estilo, escala y entendimiento teórico del rol vital que la arquitectura juega en nuestra forma de vida y en el trabajo. Simples proyectos de viviendas, nuevas fábricas y pabellones de exposiciones ofrecieron oportunidades para que los arquitectos redefinieran las topografías urbanas.





página anterior: *Encephalartos inopinus* (Zamiaceae); endémica de Sudáfrica – conos masculinos

arriba: 30 St Mary Axe, Londres. Foster & Partners, comúnmente llamado "The Gherkin" (El Pepinillo), "Crystal Phallus" (Falo de Cristal) o "Swiss Re Tower" (Edificio Swiss Re) en referencia a su antiguo dueño y ocupante principal. El alto edificio de 180 m es famoso por su arquitectura nada convencional

Con el establecimiento del modernismo y su estética reductivista basada en la puridad de la función, parecía haber poco espacio para lo que era visto como ornamentos superfluos. Irónicamente el comentario “el ornamento es un crimen” del arquitecto austriaco Adolph Loos (1870-1933), tenía sus raíces en la honestidad de la mano de obra y la artesanía, que había sido expuesta tan claramente por William Morris (1834-1896) y el movimiento de artes y oficios. Este resultó ser un tiempo de vacas flacas para la referencia botánica dentro de la arquitectura, pero como en todas las cosas, los estilos cambian, las nuevas tecnologías evolucionan y las nuevas oportunidades se presentan por sí mismas. Fue a través de una experimentación estructural, usando los principios de la geometría y las matemáticas, como se promovió un cambio pionero, que se alejaba de la geometría plana del modernismo liderado por el visionario arquitecto, ingeniero y diseñador Buckminster Fuller (1895-1983). Sus domos geodésicos y las estructuras de cáscaras enrejilladas de arquitectos posteriores como Frei Otto (n. 1925) se hacen eco del espíritu de la era de la exploración espacial, y trasladan a la arquitectura a una dimensión global. Sus formas y estructuras tienen paralelos dentro de los bloques de construcción de la naturaleza, y cuestionan cómo queremos vivir en el futuro. Su creencia optimista en la tecnología fue recompensada a medida que las emergentes ciencias de la computación evolucionaban hasta el punto de que complejas bioformas podían ser concebidas y visualizadas, calculadas y construidas. El ritmo de este cambio ha sido rápido, como lo ha sido también la creación de una diversidad de formas nuevas y de lenguajes para describirlas: blobitecture, barroco biológico, biotécnica, tecnorgánico, biomorfismo, organicismo, biometáfora, organicidad, algoritmos evolutivos, esquemas de códigos casi genéticos...

La relación con la forma natural está evolucionando más allá de su típica y superficial idea de inflar las formas asimétricas, más allá de lo que el biólogo D'Arcy Thomson describió, en su influyente libro *On Growth and Form* (1917), como “forma como un diagrama de fuerzas”. Los avances del entendimiento de los campos de la biomecánica y las ciencias botánicas acoplados con el desarrollo rápido de materiales sensibles y simulaciones por ordenadores permiten a los arquitectos desarrollar edificios como entidades vivientes completas. Al igual que sus contrapartes vegetales y animales, los edificios están volviéndose más sensibles a las condiciones climáticas, y en la medida que el desarrollo de propiedades autocurativas en los materiales se convierta en una posibilidad real, la relación entre la arquitectura y el mundo vegetal está evolucionando a una posición de emulación más que de imitación.

Dondequier que las nuevas tecnologías nos lleven, el examen de estas estructuras minúsculas de las semillas con su asombrosa diversidad de formas, superficies articuladas complejas y membranas de tensión, es un recordatorio claro de que la naturaleza continúa proporcionándonos ejemplos inspiradores que desafían nuestra propia creatividad.

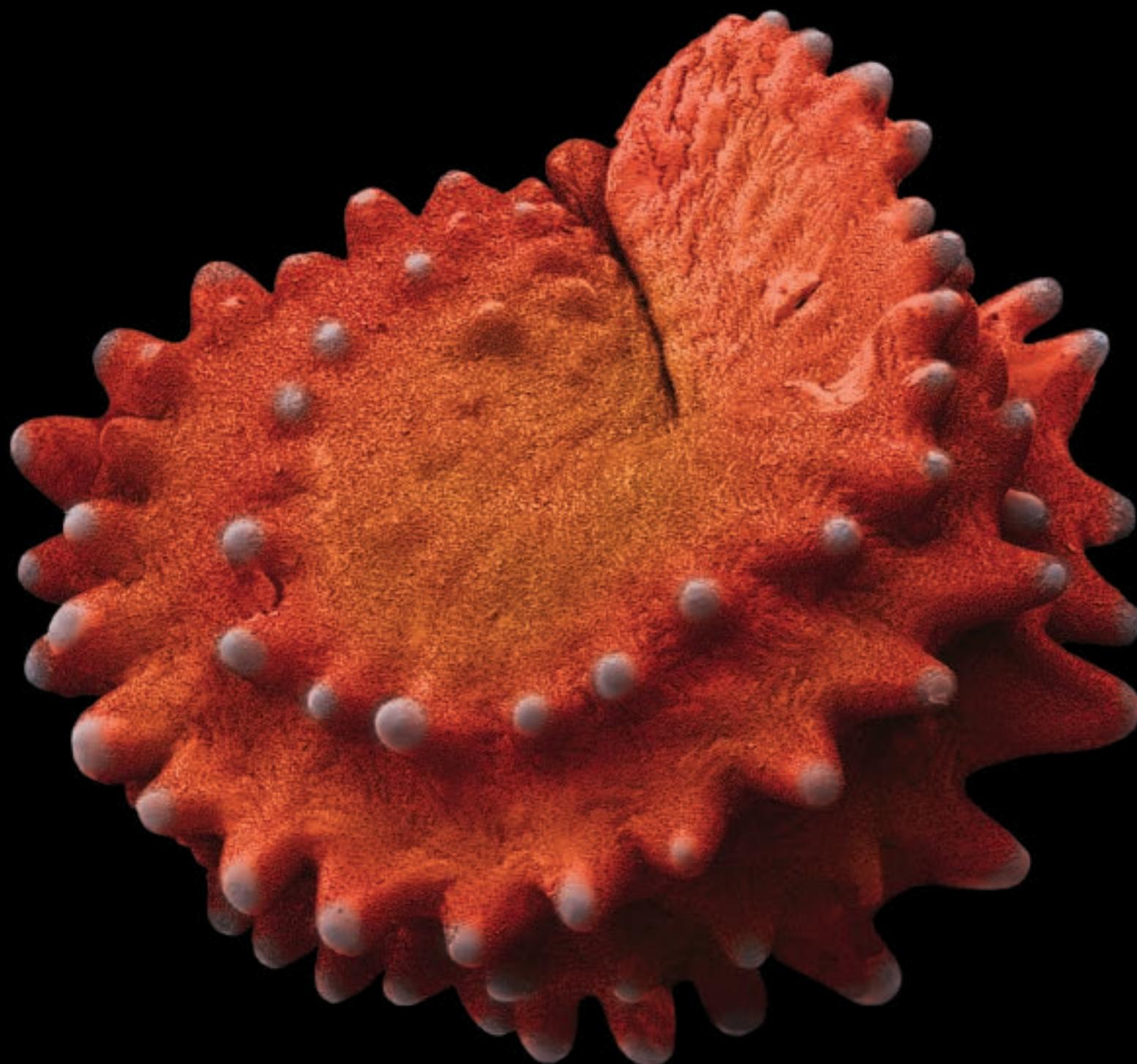


página siguiente: Downland Gridshell, Weald and Downland Museum,
West Sussex. Edward Cullinan Arquitects

Delphinium peregrinum (Ranunculaceae) – espuela de caballero;
nativa del Mediterráneo – semilla dispersada por el viento cubierta
por laminillas como de papel dispuestas helicoidalmente alrededor
del eje longitudinal; 1,2 mm de diámetro







página anterior: interior de las escaleras del The Monument, Londres,
construido en 1671-1679 por Sir Christopher Wren (1632-1723)

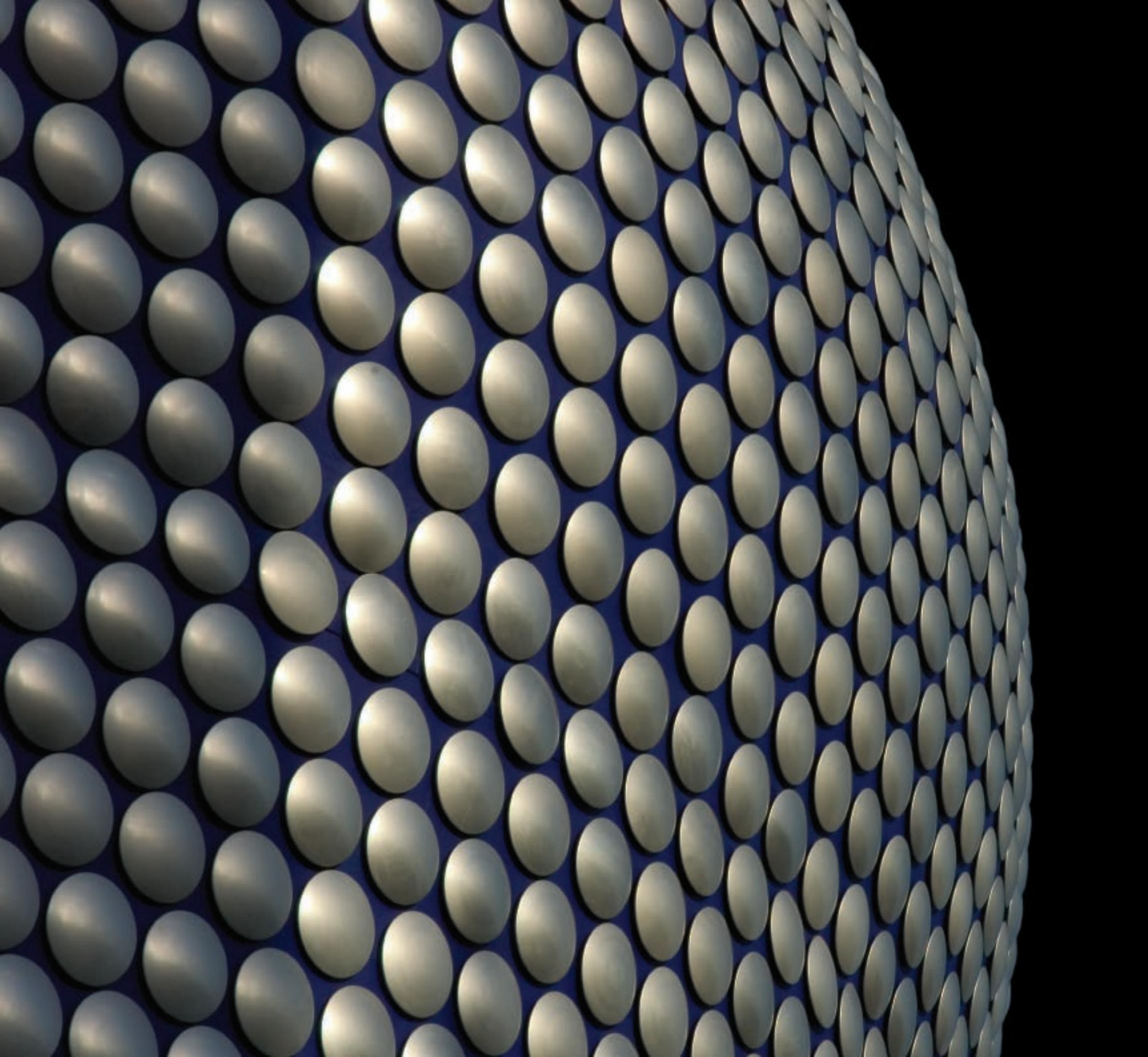
Prenia tetragona (Aizoaceae) – recolectada en Sudáfrica, Cape Province – semilla; como es típico en la familia de las plantas piedra, la semilla es expulsada de las cápsulas que se abren higrocásticamente, aunque cuenta con esculturas conspícuas; hasta un 1,3 mm de diámetro



página siguiente: El Proyecto Edén, Cornwall, Nicholas Grimshaw & Partners

Pholistoma auritum (Boraginaceae) – flor de fiesta; recolectada en California, EE UU – semilla; la forma globosa y el patrón de panal capacitan a la semilla para ser sopladas a ras del suelo por el viento o llevada junto con el agua de lluvia; 2,9 mm de diámetro

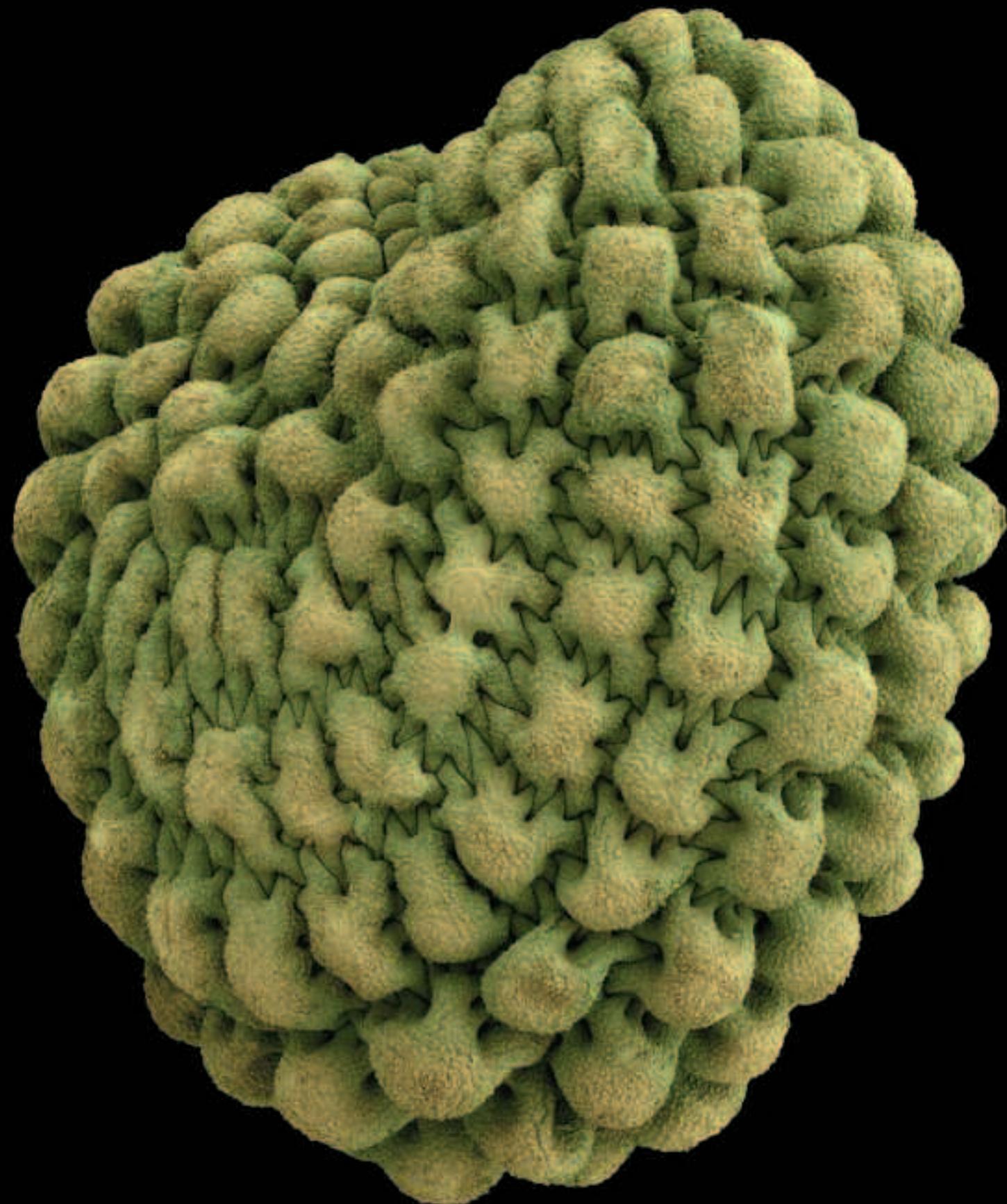






página anterior: Selfridges, Birmingham, Future Systems

Glottiphyllum oligocarpum (Aizoaceae) – recolectada en Sudáfrica, Western Cape – semilla; como en otros miembros de la familia de las plantas piedra, las semillas de esta especie son expulsadas de las cápsulas que se abren higrocásticamente; tienen esculturas conspícuas pero no muestran ninguna adaptación obvia a un modo de dispersión específico; 1,2 mm de diámetro

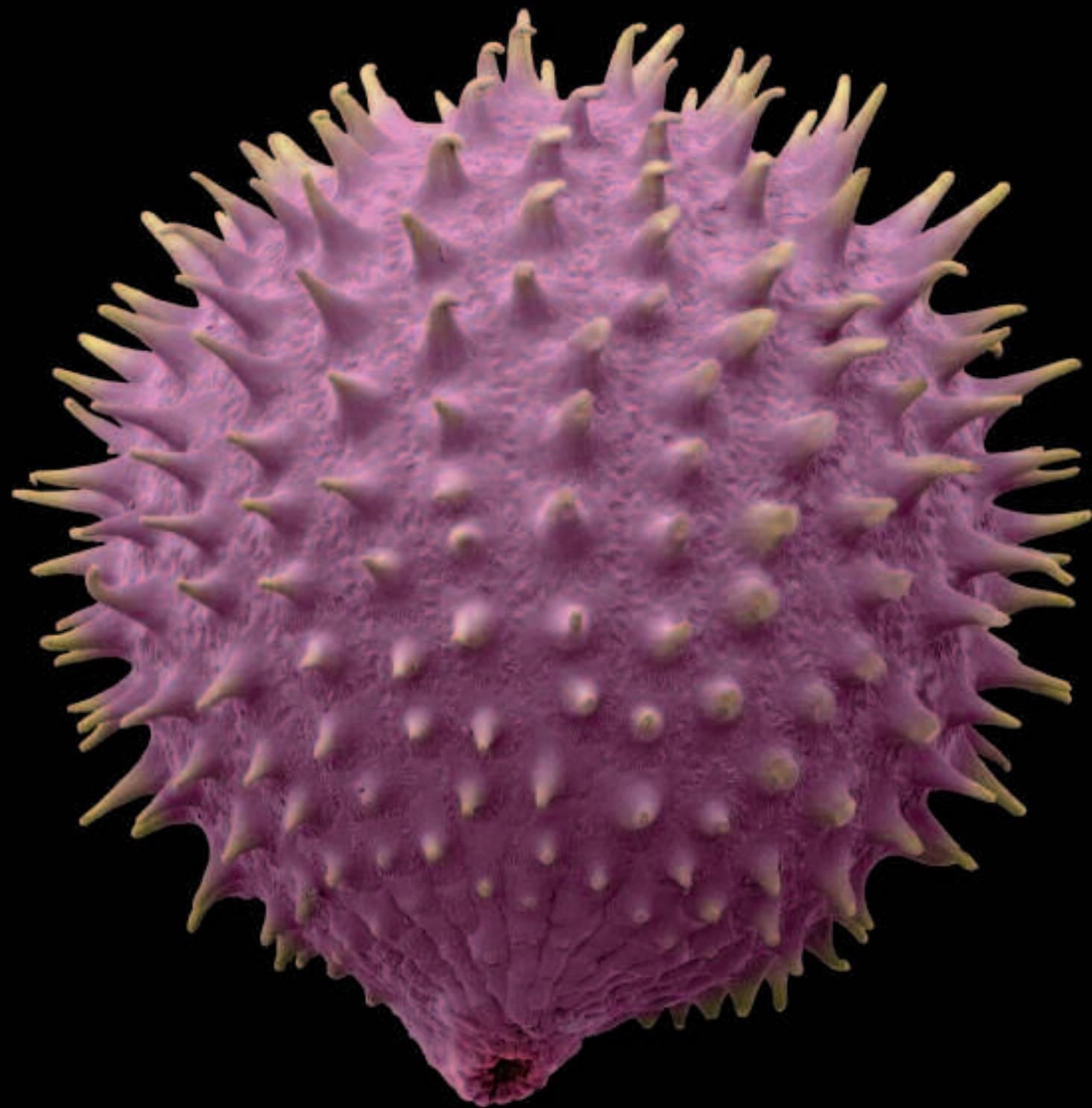




FITOPIA

ROB KESSELER

Stellaria pungens (Caryophyllaceae) – recolectada en New South Wales, Australia – semilla sin ninguna adaptación obvia para la dispersión pero desplegado el patrón intrincado en su superficie típico de esta familia: las células ligeramente papilosas de la cubierta seminal están conectadas como piezas de un rompecabezas; 1,5 mm de diámetro



La diferencia entre mirar y ver... una claridad asombrosa

"Entonces deberías decir lo que piensas," prosiguió la Liebre de Marzo.

"Lo hago," replicó Alicia con impaciencia; "al menos – al menos pienso lo que digo – que es lo mismo."

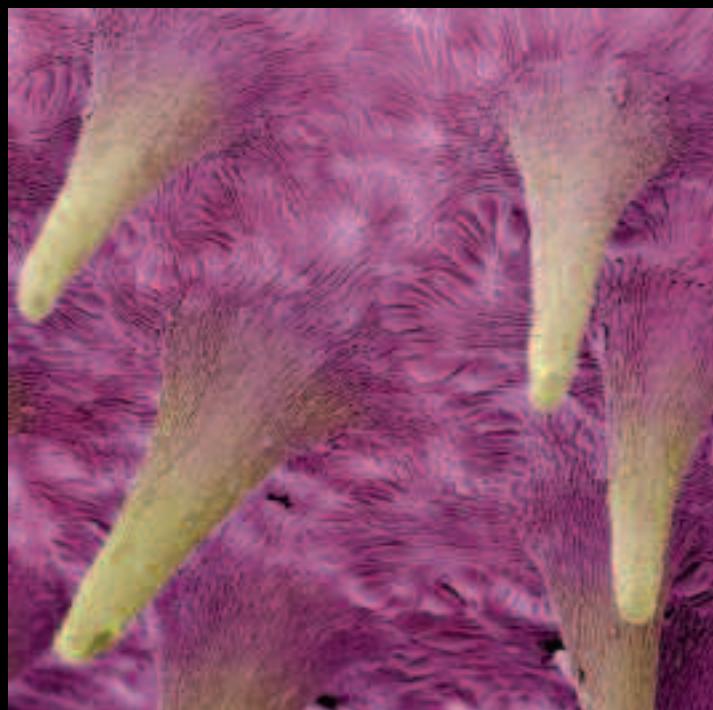
"¡Ni mucho menos!" dijo el Sombrerero.

"Es como si dijeses que 'veo lo que como' es lo mismo que 'como lo que veo'!"

Lewis Carroll, *Alicia en el país de las maravillas*

página anterior: *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae) – recolectada en Oregón, EE UU – la semilla espinosa es arrojada desde cápsulas; no presenta adaptaciones obvias para un modo específico de dispersión, sin embargo, su superficie espinosa podría enredarse en el pelaje de un animal, o la semilla globular podría ser llevada a ras del suelo por el viento o el agua de lluvia; 0,6 mm de diámetro

abajo: detalle de la cubierta seminal (1000x)

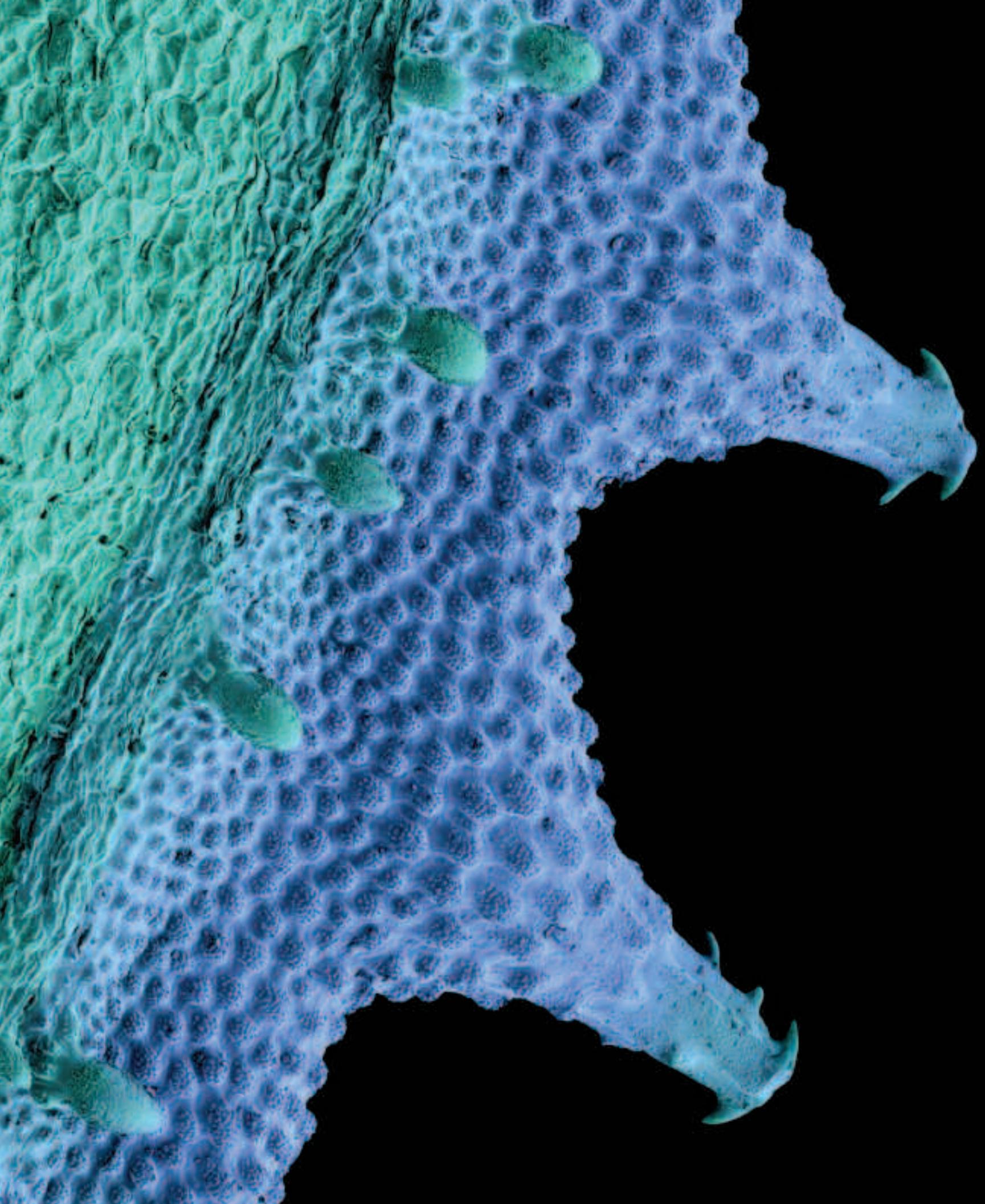


La necesidad de representar y entender las flores y las plantas que nos rodean tiene una larga y gloriosa historia. Ellas han sido símbolos poderosos que llevan muchos mensajes, hitos con los cuales retenemos el contacto con el mundo natural; es difícil imaginar una parte de nuestras vidas en la que las plantas no estén involucradas. Así como el estudio sistemático de las plantas ha evolucionado, así también han evolucionado las actitudes para representar pictóricamente a las mismas, las cuales a su propia manera han propagado un complejo y colorido género de críticas, llenas de opiniones contradictorias que reflejan actitudes divergentes dentro de los campos respectivos del arte y la ciencia:

En el mundo del arte, ilustración es una palabra sucia. Sugiere una imitación servil. Es vista como perteniente al mundo de la funcionalidad. Y todos sabemos que el arte alcanza su máximo cuando trasciende la funcionalidad; para decirlo más claramente, cuando es inútil.¹³

Las ilustraciones botánicas han tenido muy poco que ver con el arte, sino que pertenecen más bien al reino de las ciencias. Las consideraciones estéticas son totalmente inapropiadas, y la belleza es un efecto colateral agradable pero totalmente irrelevante.¹⁴

Aparte de ser un gran perjuicio para los artistas involucrados, estas dos afirmaciones también parecen implicar que el trabajo solo tiene validez dentro de la comunidad inmediata para la cual fue creado. En realidad, la fabulosa diversidad del arte botánico ha sido responsable de crear, inspirar e informar nuevas audiencias, reflejando los ideales y aspiraciones de las sociedades en las cuales fue creado. Lo que estos comentarios demuestran es que cada disciplina tiene sus tabúes y concuerda en modos de operación más allá de los cuales el consenso sugiere que no pisemos, aún dentro de un mundo artístico donde se siente orgullo al subvertir las reglas. Los lenguajes engendrados por el arte contemporáneo y la naturaleza son complejos y cíclicos. Sin embargo, mientras ahora se reconoce que nuestra experiencia con la naturaleza está culturalmente mediada, es importante no perder de vista el objeto de esa mediación. Discurrir sobre la naturaleza de la naturaleza puede ser erosivo, como una fotocopia de una fotocopia; puede degenerarse hasta el punto en que la imagen está allí pero los



Semillas – La vida en cápsulas de tiempo



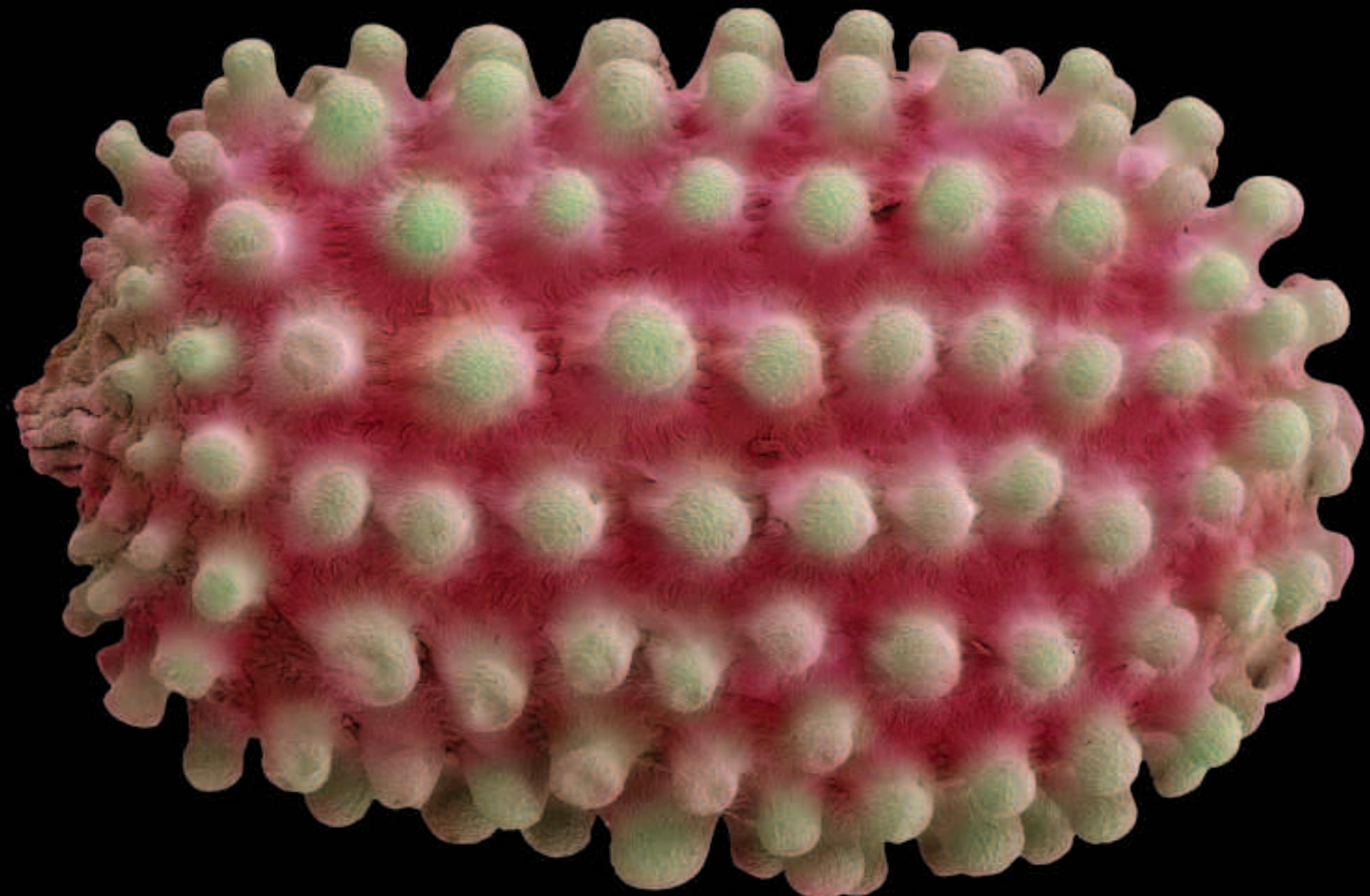
Trichodesma africanum (Boraginaceae) – recolectada en Arabia Saudita – núcula de una sola semilla 3,9 mm de largo (incluyendo las espinas)

página anterior: detalle de la superficie desplegando la estrategia más común y efectiva para asegurar la dispersión sobre un animal, es decir, cubrir la superficie de la diáspora con espinas o garfios. Como muchos otros miembros de la familia de la borraja, el ovario de *Trichodesma* es fuertemente cuatrilobado y se divide en la madurez en cuatro núculas monoseminales

detalles se han ido. La diferencia entre ver lo que comes y comer lo que ves es importante. El instinto humano distingue entre lo comestible y lo venenoso, entre un enemigo y una presa, es una herramienta evolutiva esencial para sobrevivir. Sin embargo, el ritmo de vida actual, velocidad de cambio y la diversidad de objetos e imágenes que pasan ante nuestros ojos, ha evolucionado en una abrumadora miasma visual, requiriendo que nos convirtamos en adeptos a la identificación instantánea, asimilándolas y catalogándolas. ¿Nos hemos convertido en expertos en el reconocimiento a expensas de un entendimiento más perceptivo y una apreciación que surge de una examinación concentrada de un sujeto dado? ¿Ha derogado la sociedad la responsabilidad a los expertos con sus sistemas racionales taxonómicos y genéticos de identificación y clasificación?

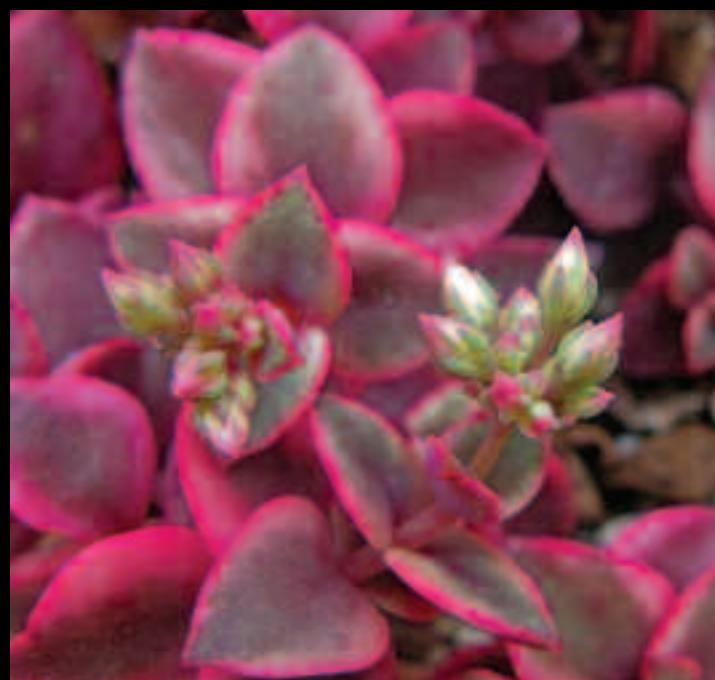
Tomemos por ejemplo el común botón de oro (*Ranunculus acris*), fácilmente reconocible en el campo. Los expertos nos dicen que la familia a la cual pertenece (Ranunculaceae) es una planta con flores primitiva no fácilmente definida en términos evolutivos, con más de treinta variedades silvestres diferentes en el Reino Unido, incluyendo no solo los botones de oro, sino también la flámula, el eléboro, el ranúnculo acuático, la pulsatilla, la anémona de bosque, la colombina y la clemátide o hierba de los pordioseros. En contraste, para el no especialista, aunque su nombre descriptivo podría revivir memorias de la infancia de llevarse una flor a la barbilla para detectar un gusto por la mantequilla, podría sin embargo estar en apuros para decir cuántos pétalos tiene. En la creación de este libro fueron invertidas muchas horas examinando las complejidades de semillas muy pequeñas, ampliadas grandemente por un microscopio electrónico de barrido. Con esta herramienta la diversidad y complejidad de forma y estructura de la semilla es sorprendente; qué tal nivel de detalle existe a una escala minúscula es difícil de comprender y uno solo puede maravillarse de la tecnología que hace esto posible. Regresar a examinar las plantas y flores de las que las semillas fueron recolectadas necesita de una inspección más concentrada y al hacerlo uno se da cuenta de la sofisticación y poder de nuestras propias intrínsecas tecnologías ópticas. La diferencia entre mirar y ver es puesta bajo un enfoque nítido.

La creación de las imágenes para este libro fue concebida para revivir el espíritu de mirar. La macrofotografía de las flores originales las colocan bajo focos hiperrealísticos para estimular al lector a mirar de nuevo esa flor tan familiar, sea una maleza a lo largo del camino o un ramo de una florista. Bajo el SEM la tecnología trabaja su magia pero nos presenta una imagen en blanco y negro, la cual es subsecuentemente coloreada. Esto a menudo provoca la pregunta, “es este el color real de la semilla”, a lo que la respuesta es no. Si es así, ¿cómo se selecciona el color y por qué? Sin profundizar demasiado en el enigma filosófico de qué es el color, vale la pena recordar que cuando miramos una flor no la vemos de la misma manera que la ve un insecto. Las flores han evolucionado estrategias complejas para asegurarse de atraer a los polinizadores apropiados, a través del olor, la imitación morfológica, códigos y patrones de color. La mayoría de los insectos tienen mayor sensibilidad a los colores en el extremo azul del espectro y son capaces de detectar colores ultravioletas, revelando patrones que dirigen al insecto a donde se encuentra el polen en la flor, de la misma manera que un avión es guiado a un aterrizaje seguro por medio de las luces de la pista en la noche.



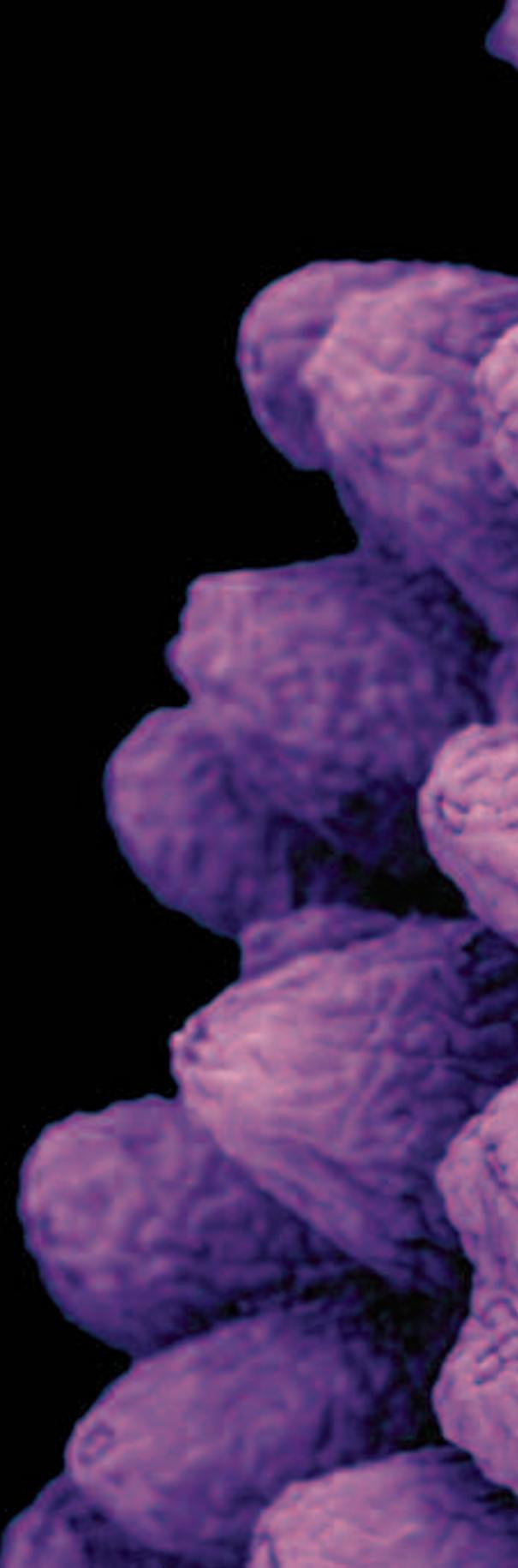
página anterior: *Crassula pellucida* (Crassulaceae) – recolectada en Sudáfrica – semilla sin adaptaciones obvias para la dispersión pero desplegando un patrón intrincado en su superficie causado por papilas que surgen del centro de cada célula epidérmica de la testa

Crassula pellucida ssp. *marginalis* (Crassulaceae) – nativa de Sudáfrica – yemas florales

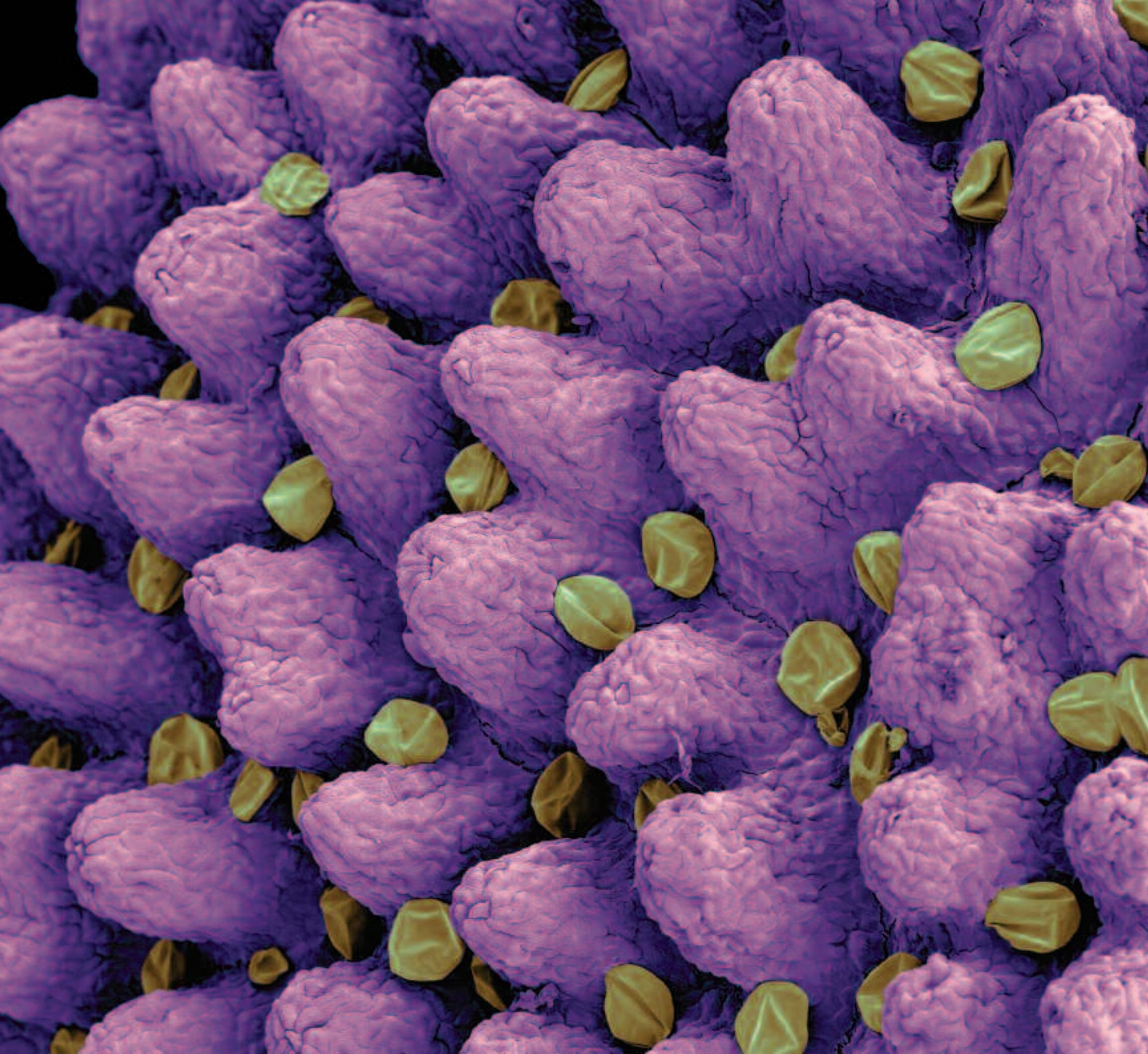


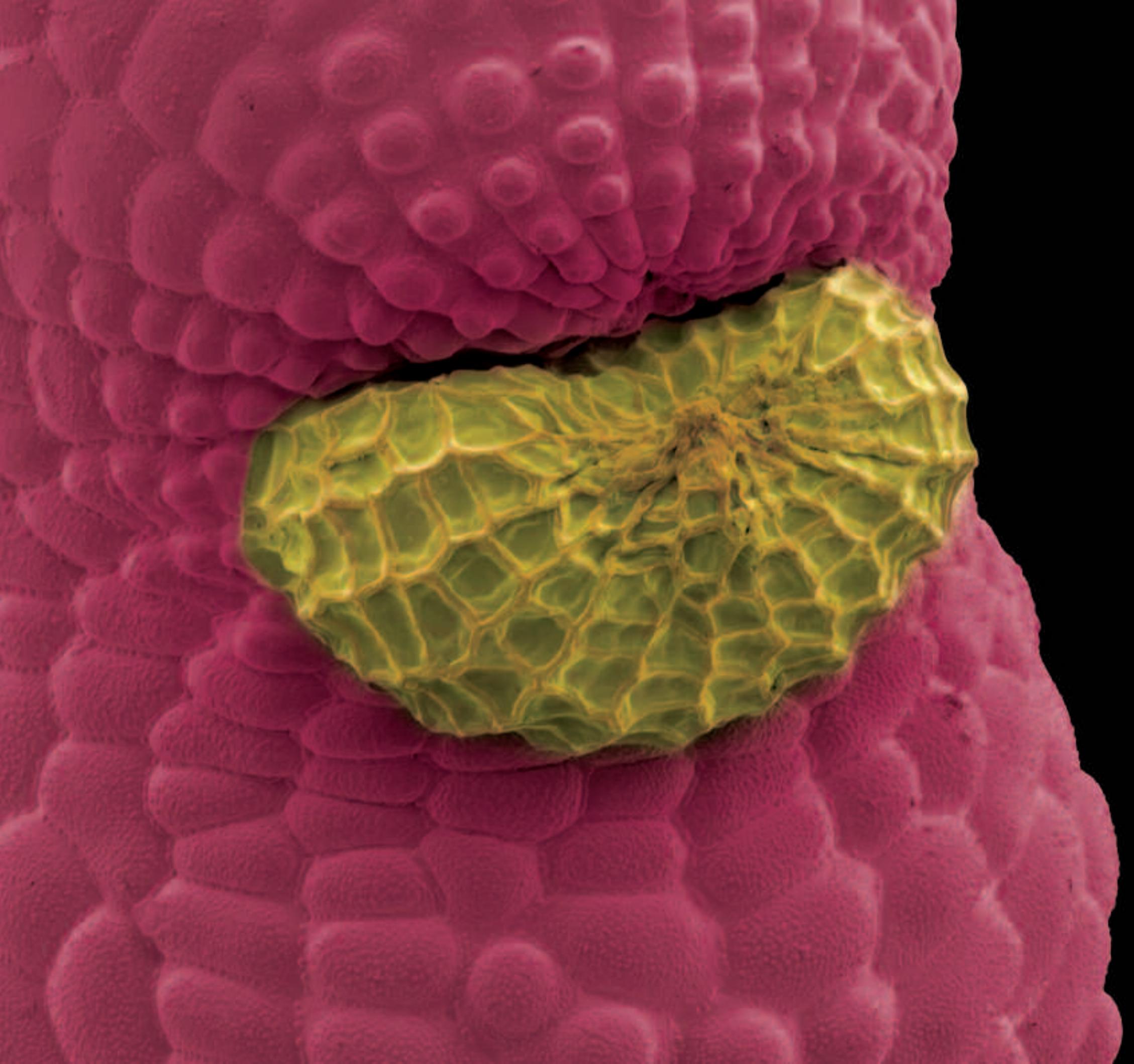
Trabajando juntos como artista y científico, compartiendo la misma fascinación por las semillas, así como por las plantas de las que las colectamos, nosotros también empleamos diversas estrategias para asegurar que nuestro sujetoatraiga tantos “visitantes” como sea posible. Bajo condiciones normales la investigación científica está restringida a propuestas metodológicas muy concretas, pero en este caso seleccionamos nuestras muestras con el expreso propósito de revelar los extremos de las formas. Puesto que la biodiversidad es vital dentro de nuestros ecosistemas para la continuidad de la longevidad de la existencia humana, creemos que es importante celebrar esa biodiversidad. Los especímenes seleccionados fueron compuestos y fotografiados para mostrar sus características morfológicas con una claridad íntima e impresionante. A estas imágenes grises les fue añadido color, una interferencia cromática a menudo inspirada en los tonos de la flor original, una mezcla sutil reminescente de los fotografiados teñidos a mano, dando a las imágenes un misterio de otro mundo que transforma al espectador de uno que solo mira a uno que ve y quiere conocer más. Los colores guian los ojos y estimulan la investigación para promover lo que Mark Gisborn llama “imaginación de la semejanza”¹⁵ a través de la fusión total de la práctica científica y artística. Al realizar esto esperamos revivir la importancia de la colaboración entre los artistas y los científicos botánicos, una importancia que fue suavemente remarcada por T. J. Diffey en su ensayo, “Natural beauty without metaphysics” (Belleza natural sin metafísica):

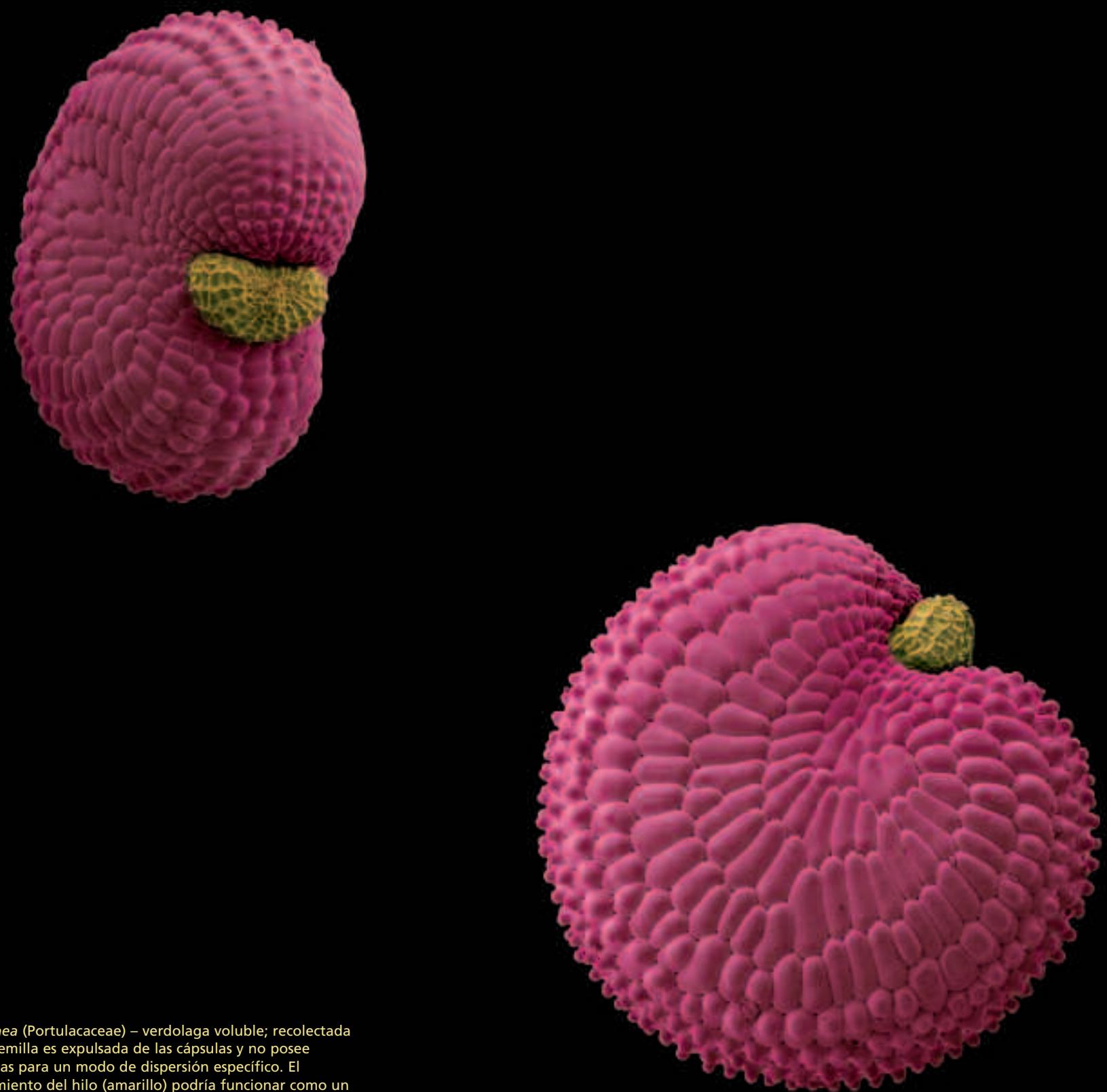
Para que el arte continúe con su tradicional tarea de hacer a la naturaleza estéticamente accesible a un público más amplio, son necesarias al menos tres cosas: primero, la naturaleza requiere mediación para una audiencia porque esa audiencia no puede apreciarla a simple vista o sin ayuda; segundo, el arte como mediador de la naturaleza no debe ser implacablemente formal y abstracto en sus intenciones; tercero, la naturaleza debe estar disponible al artista como un sujeto de estudio.



Scutellaria galericulata (Lamiaceae) – escutelaria común; recolectada en el Reino Unido – núcula de una sola semilla; un miembro típico de la familia de la menta, esta especie tiene un ovario profundamente cuatrilobado que se divide en la madurez en cuatro núculas monoseminales. La superficie papilosa está bien equipada con glandulas oleosas (amarillo); 1,6 mm de largo







Calandrinia eremaea (Portulacaceae) – verdolaga voluble; recolectada en Australia – la semilla es expulsada de las cápsulas y no posee adaptaciones obvias para un modo de dispersión específico. El conspicuo hinchamiento del hilo (amarillo) podría funcionar como un eleosoma para atraer hormigas pero su textura y color natural (negro) sugiere que es probablemente un arilo rudimentario que ha perdido su función; semillas 0,56 mm de diámetro



Euphorbia sp. (Euphorbiaceae) – lecherezna;
recolectada en el Líbano – semilla, 3 mm de largo



Euphorbia peplus (Euphorbiaceae) – lechetreznilla; recolectada en el Reino Unido; 1,6 mm de largo – las semillas de *Euphorbia* poseen habitualmente un arilo (eleosoma) para atraer hormigas. En la familia entera los arilos se forman por un hinchamiento del integumento externo alrededor del micropilo (exostoma); el canal micropilar central persiste y es, normalmente, todavía visible en la semillas maduras





Abutilon angulatum (Malvaceae); recolectado en Botswana – semilla sin adaptaciones obvias a un modo específico de dispersión; parte del funículo está todavía adherido; 2,4 mm de largo

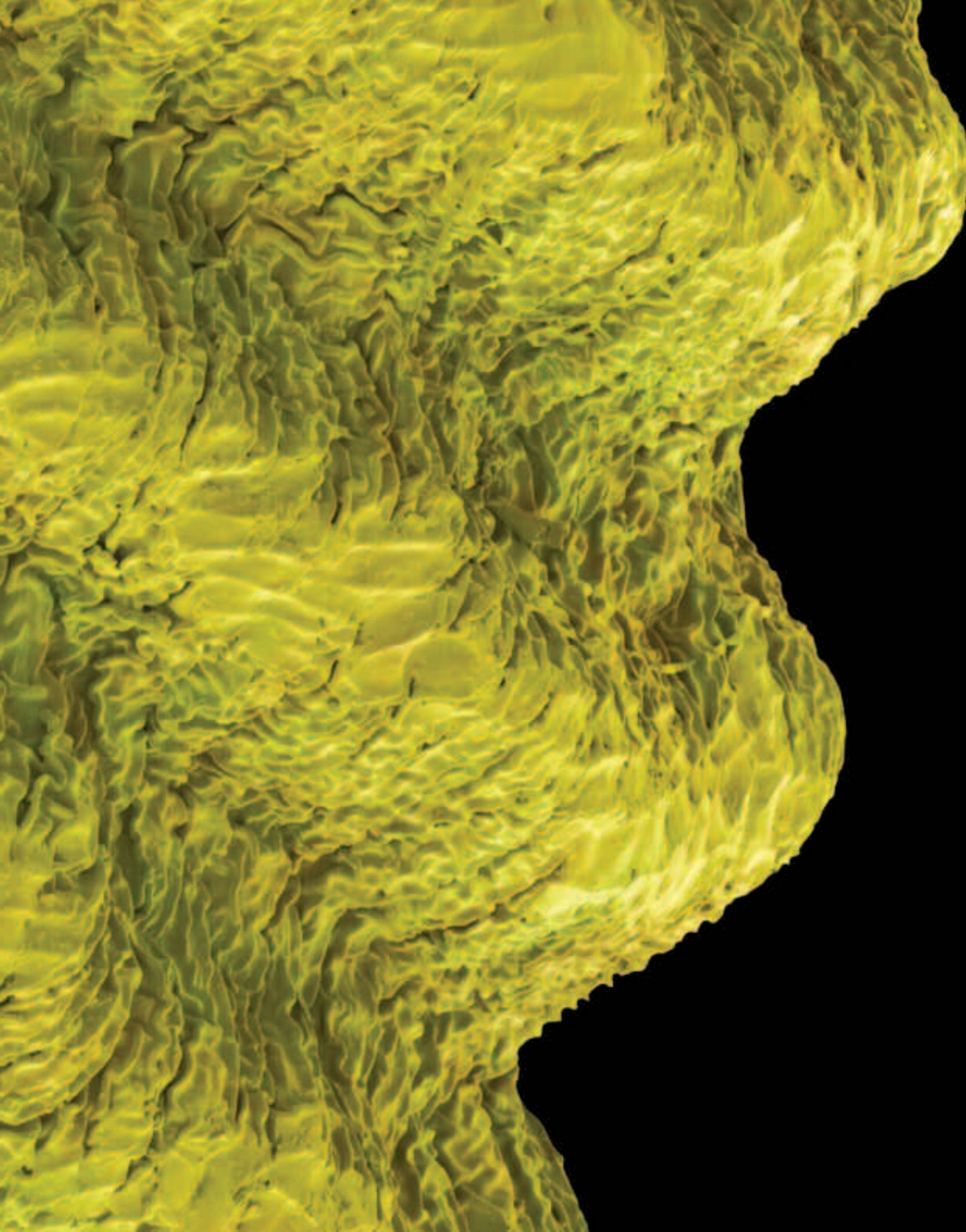
página anterior: *Abutilon pictum* cultivar (Malvaceae) – flor

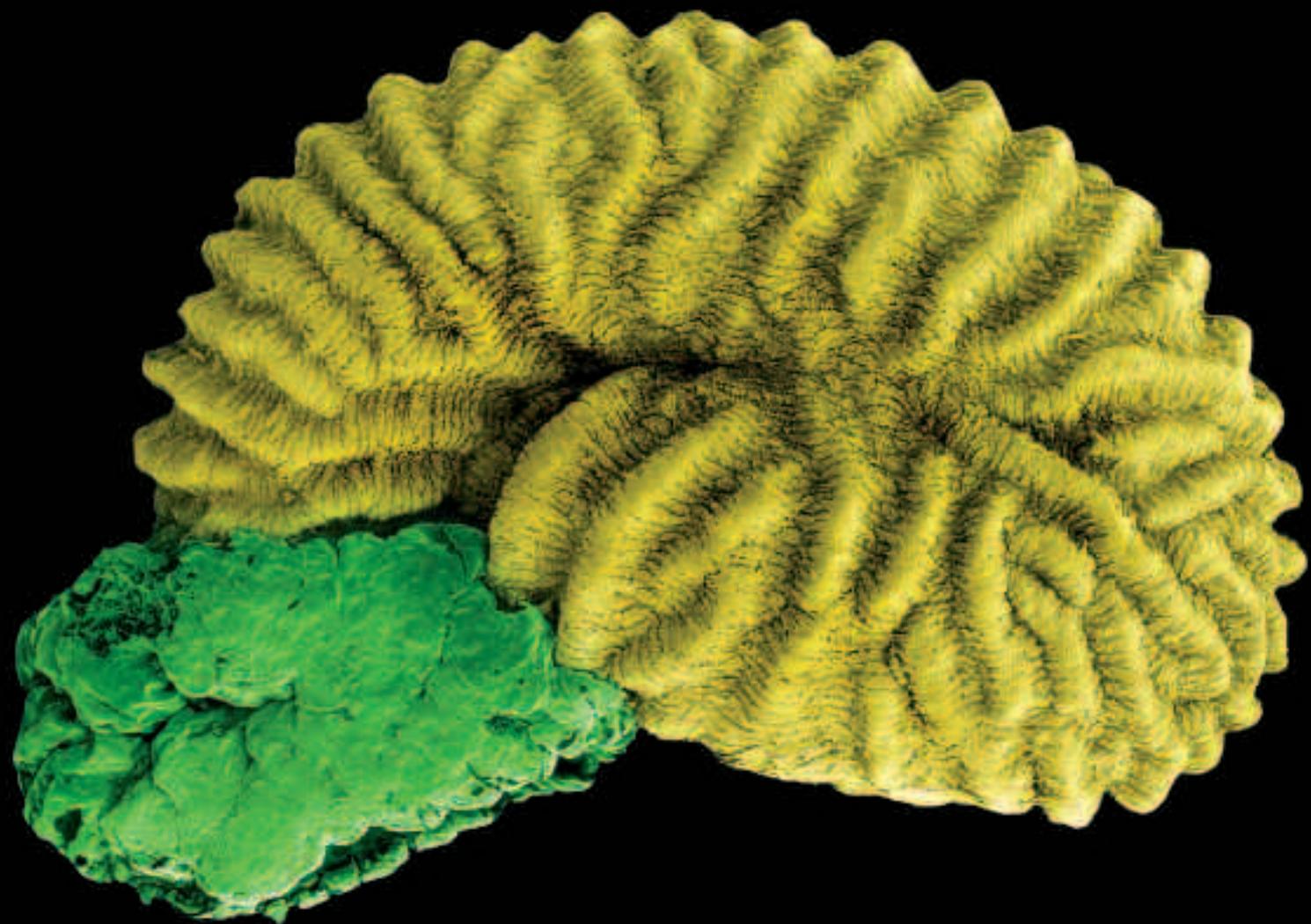


Alcea pallida (Malvaceae) – malva pálida; nativa del centro y sudeste de Europa – frutículo individual; 5,3 mm de diámetro

página siguiente: fruto maduro; el fruto (esquizocárpico) se desarrolla de un ovario sincárpico y se divide en la madurez en segmentos de una sola semilla (frutículos), cada uno correspondiente a un carpelo individual







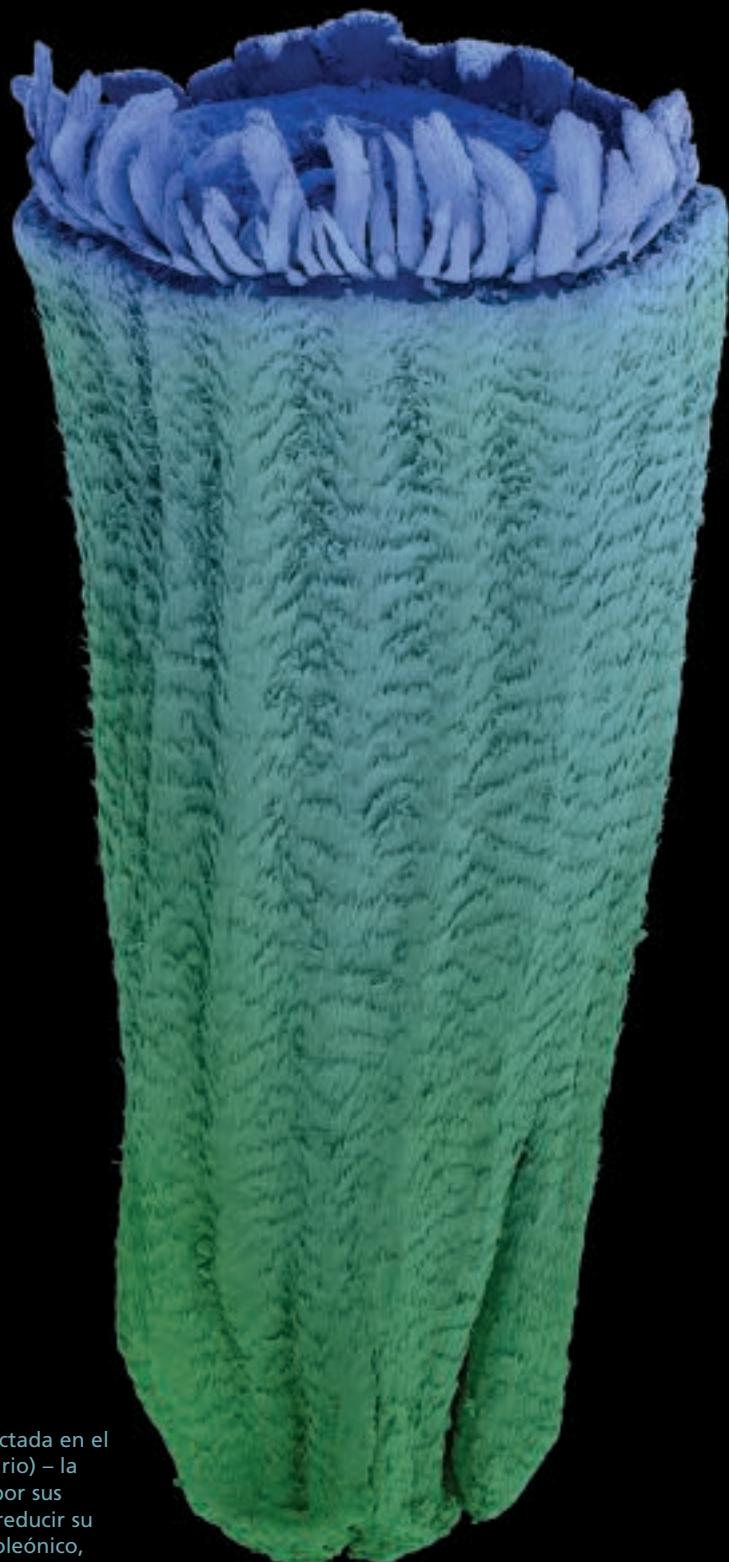
Codonocarpus cotinifolius (Gyrostemonaceae) –
recolectado en Australia – semilla con eleosoma
que ayuda en la dispersión por hormigas; semilla
(incluyendo eleosoma) 2,6 mm de largo

página anterior: detalle de la cubierta seminal (180x)



Calendula officinalis (Asteraceae) – caléndula; popular planta de jardín de origen incierto – flor y fruto (aquenio); los frutos curvos de esta especie varían tremadamente en tamaño y forma. Los tres tipos diferentes de frutos están presentes en la misma cabezuela o capítulo, un fenómeno llamado heterocarpiá (Del griego: heteros = diferente + karpós = fruto). Los largos, más externos y espinosos están adaptados tanto a dispersión por animales y por el viento; los del medio son en forma de cuchara y están adaptados a la dispersión por viento y agua; los frutos más interiores (ilustrado) se asemejan a gusanos o larvas de insectos, posiblemente para engañar a aves para que los recojan; el fruto ilustrado tiene 3,6 mm de diámetro

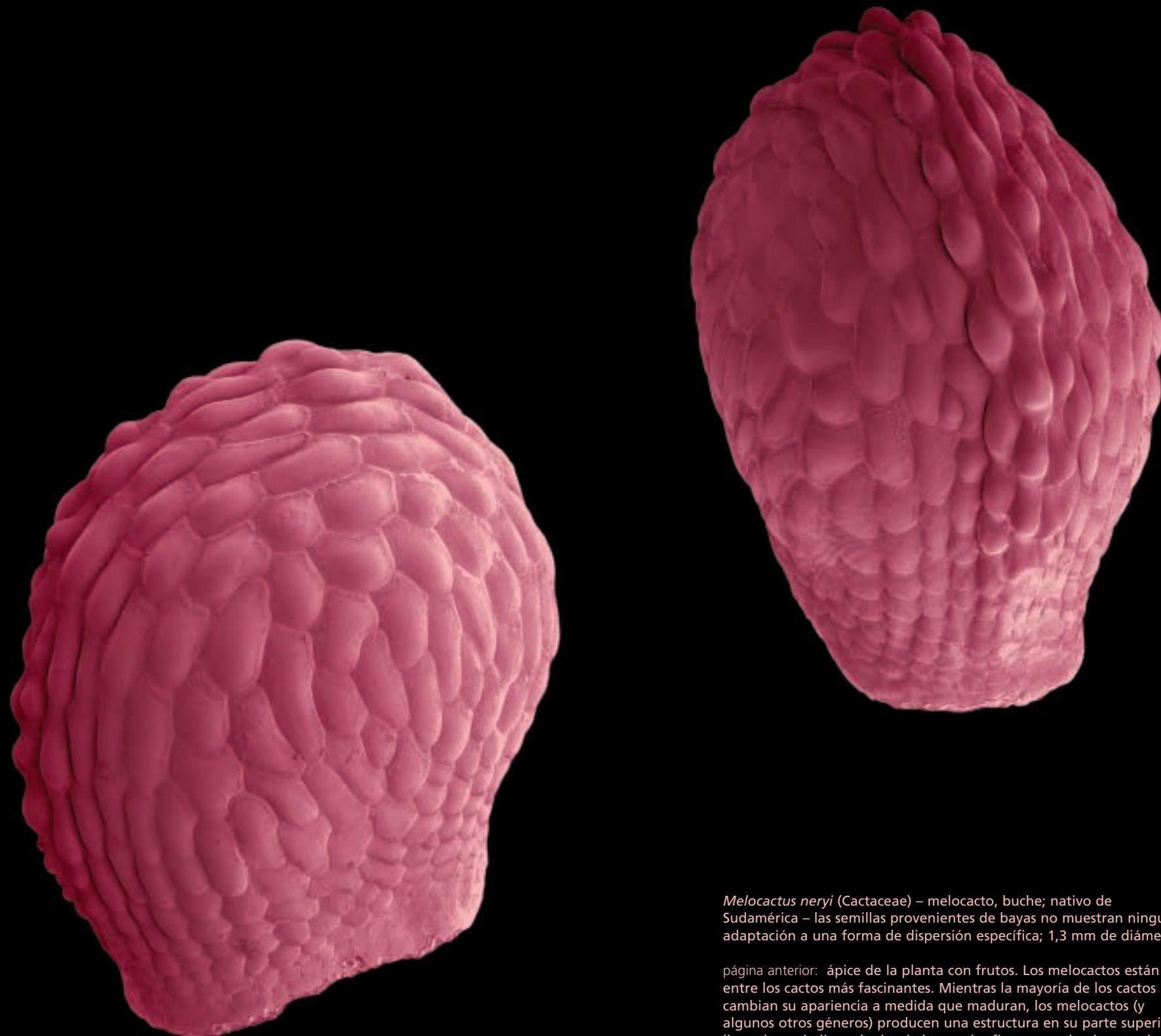




Cichorium intybus (Asteraceae) – achicoria común; recolectada en el Reino Unido – flor y fruto (aquenio con papus rudimentario) – la achicoria ha sido cultivada desde tiempos inmemoriales por sus hojas comestibles, son habitualmente blanqueadas para reducir su amargor. En Europa durante el bloqueo continental napoleónico, las raíces de achicoria fueron usadas como sustitutos del café; 2,4 mm de largo

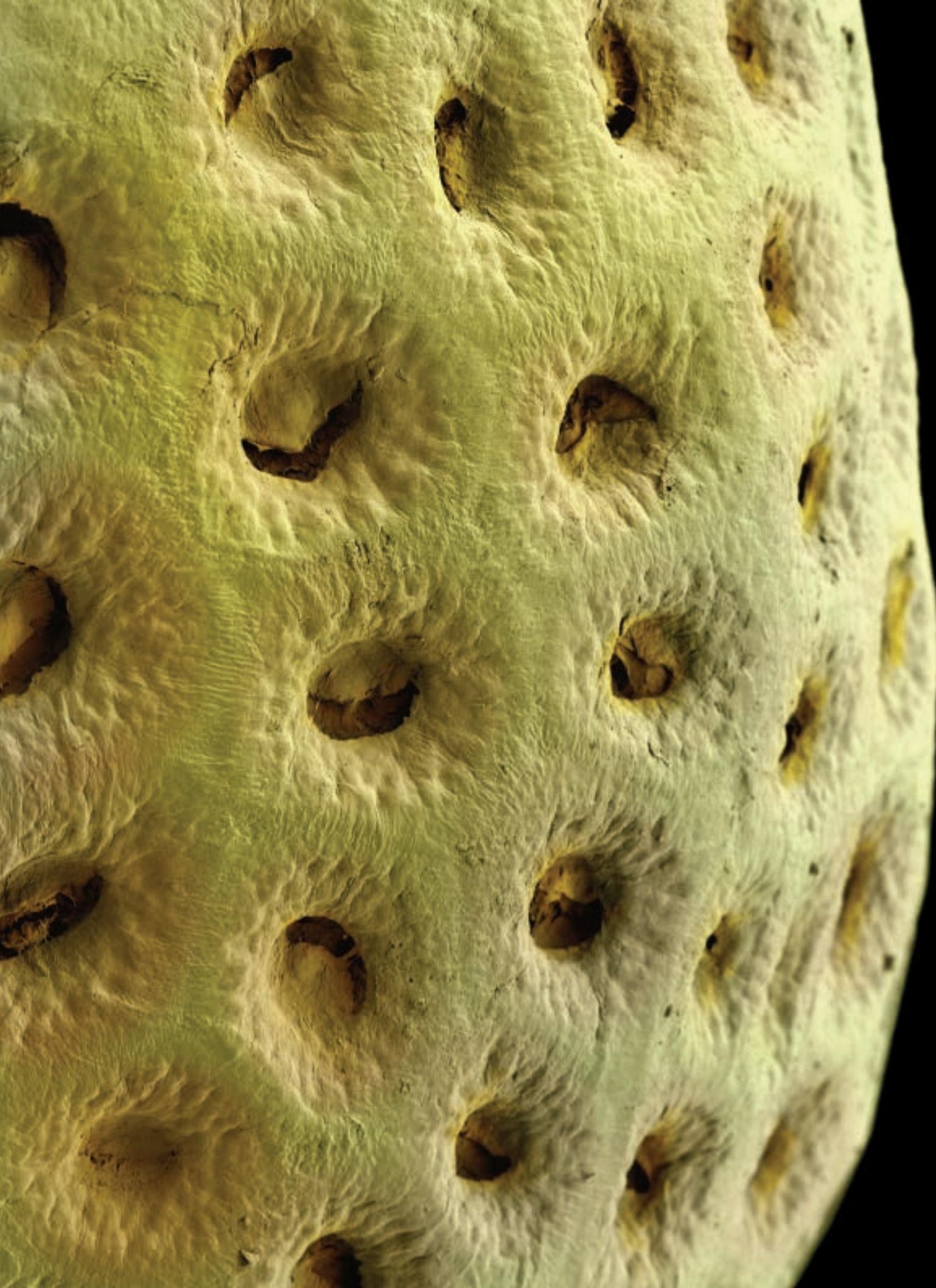


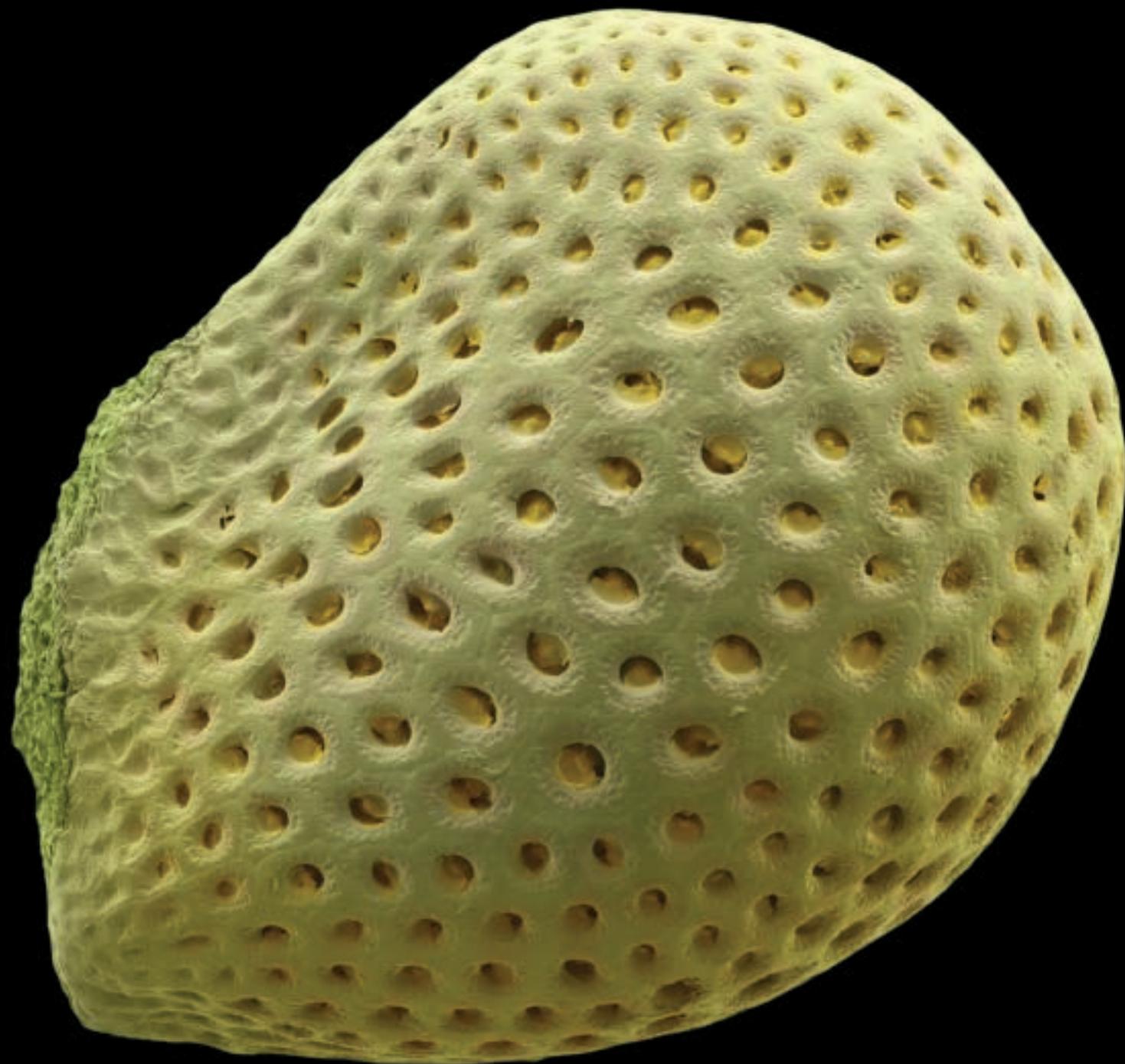




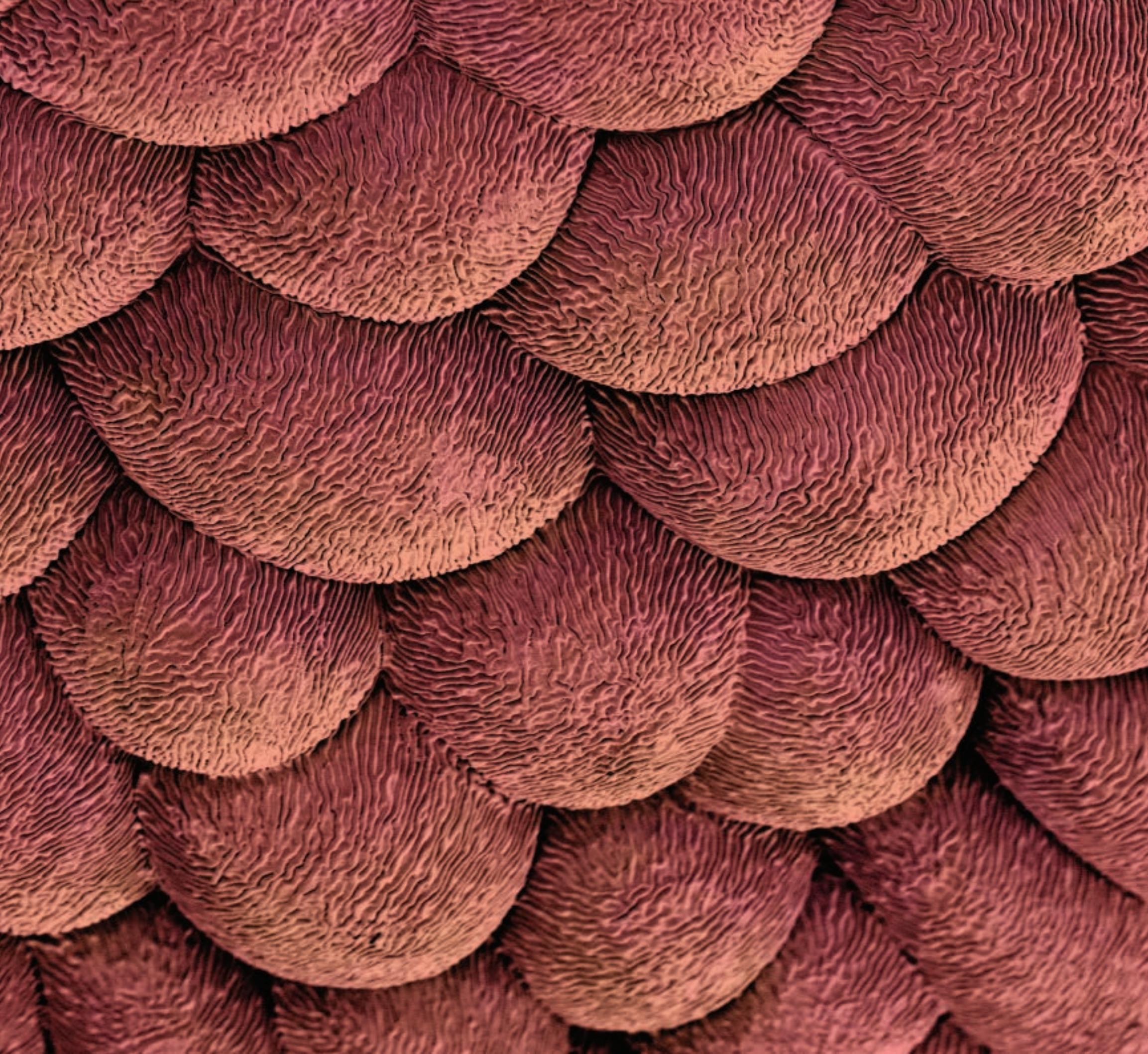
Melocactus neryi (Cactaceae) – melocacto, buche; nativo de Sudamérica – las semillas provenientes de bayas no muestran ninguna adaptación a una forma de dispersión específica; 1,3 mm de diámetro

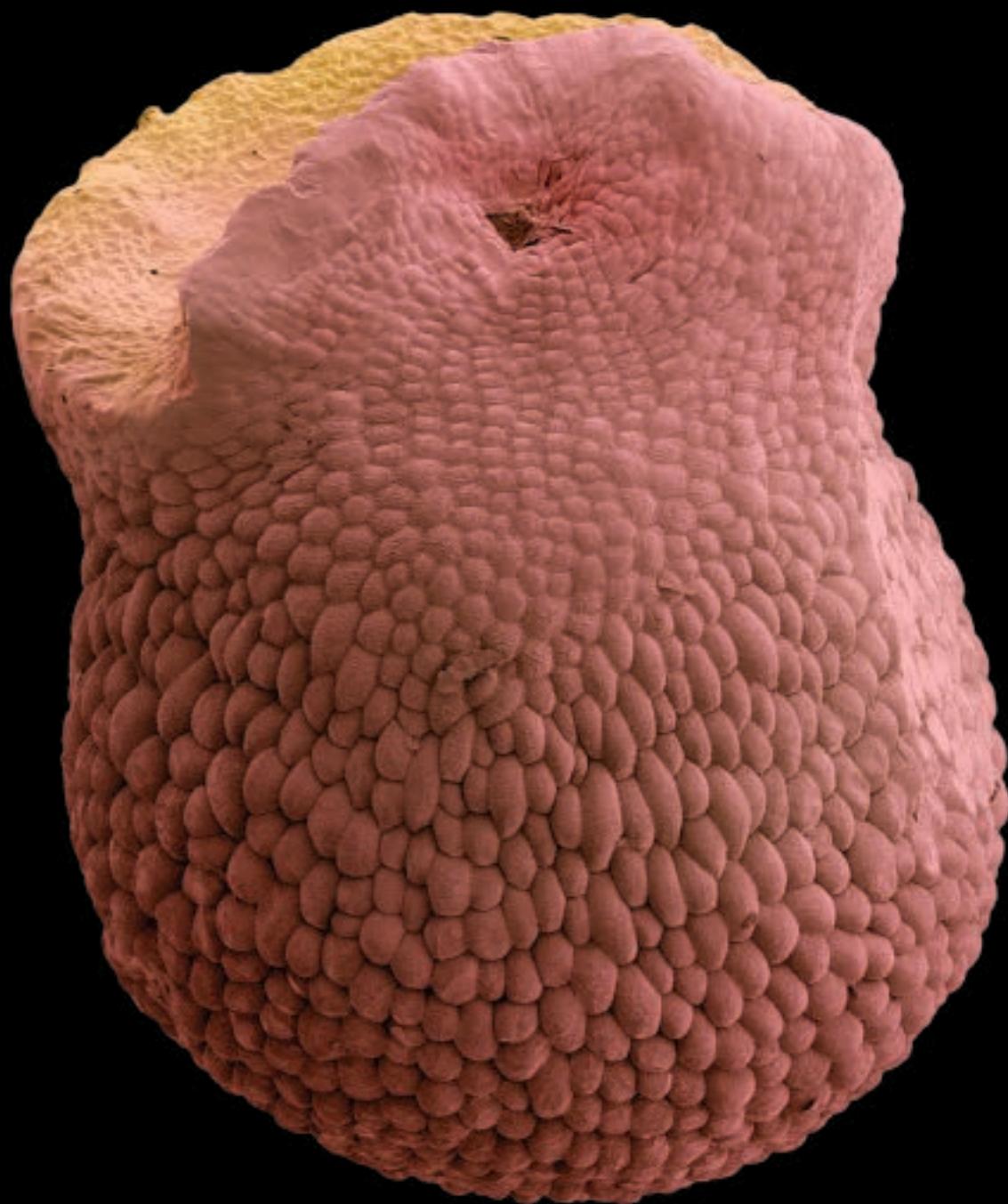
página anterior: ápice de la planta con frutos. Los melocactos están entre los cactus más fascinantes. Mientras la mayoría de los cactus no cambian su apariencia a medida que maduran, los melocactos (y algunos otros géneros) producen una estructura en su parte superior, llamada *cephalium*, de donde brotan las flores cuando alcanzan la edad de florecer





Mammillaria theresae (Cactaceae) – nativa de México – semilla sin ninguna adaptación obvia a un modo particular de dispersión; 1,5 mm de largo





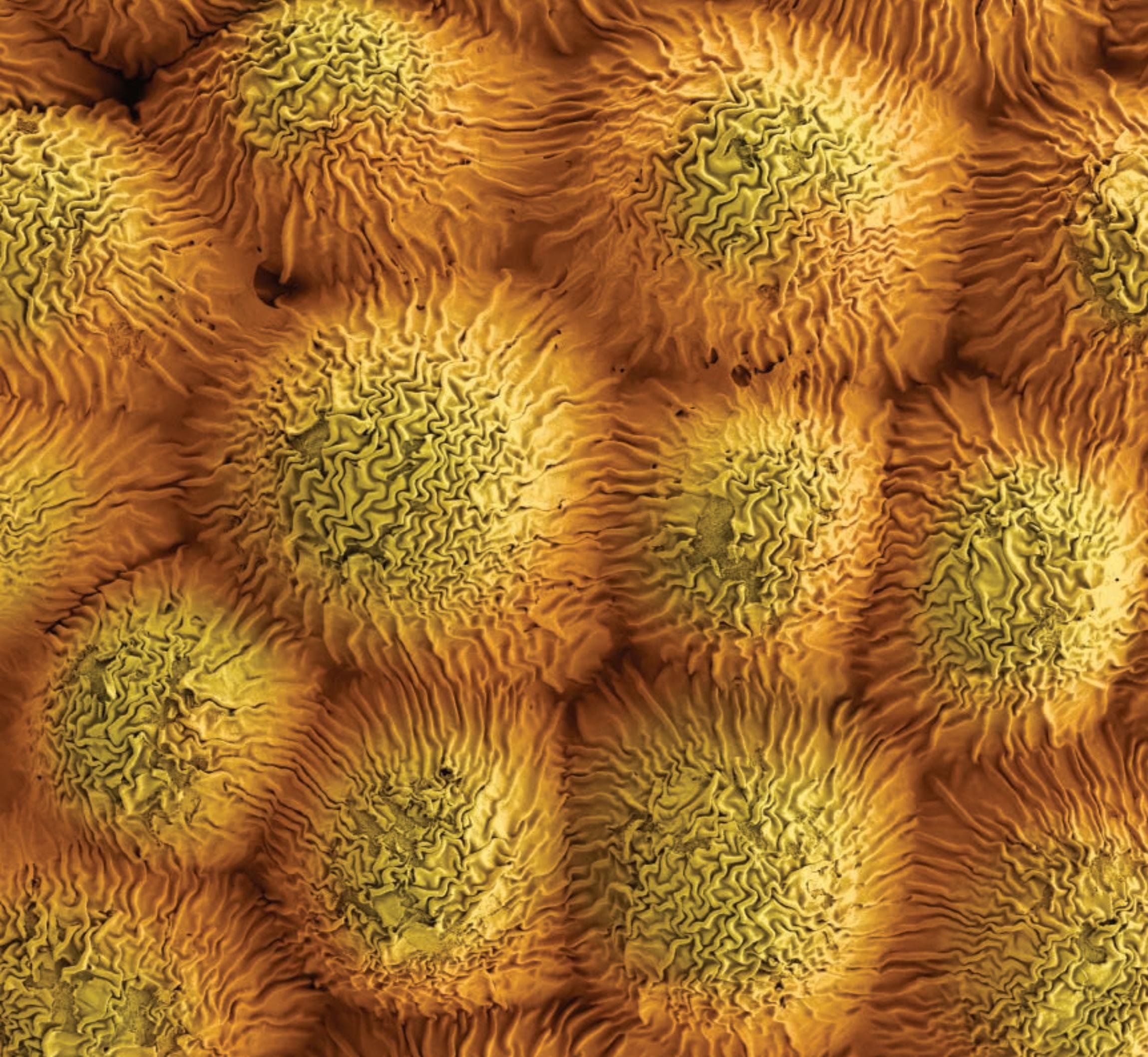
Lophophora williamsii (Cactaceae) – peyote; nativa del desierto de Chihuahua de Texas y el norte de México – como la mayoría de las semillas provenientes de bayas, las del peyote no muestran ninguna adaptación obvia a un modo específico de dispersión; 1,3 mm de largo

página anterior: detalle de la cubierta seminal; a alta magnificación (450x)
las células de la cubierta seminal muestran un patrón intrincado de finas arrugas regulares; estas arrugas son el resultado de plegamientos de la cutícula, una capa cerosa que cubre la cubierta seminal



Ariocarpus retusus (Cactaceae) – chaute; nativo de México – semilla; parecidas a rocas para camuflar su apariencia, las c. 8 especies del género *Ariocarpus* están entre las que crecen más lentamente de todos los cactus, tardando a menudo una década antes de la primera floración; longitud de la semilla 1,5 mm

página siguiente: detalle de la cubierta seminal; a alta magnificación (300x) las papillas convexas, cada una representando una célula individual de la cubierta seminal, muestran un patrón intrincado de arrugas las cuales son el resultado de los plegamientos de la cutícula, una capa cerosa que cubre la cubierta seminal

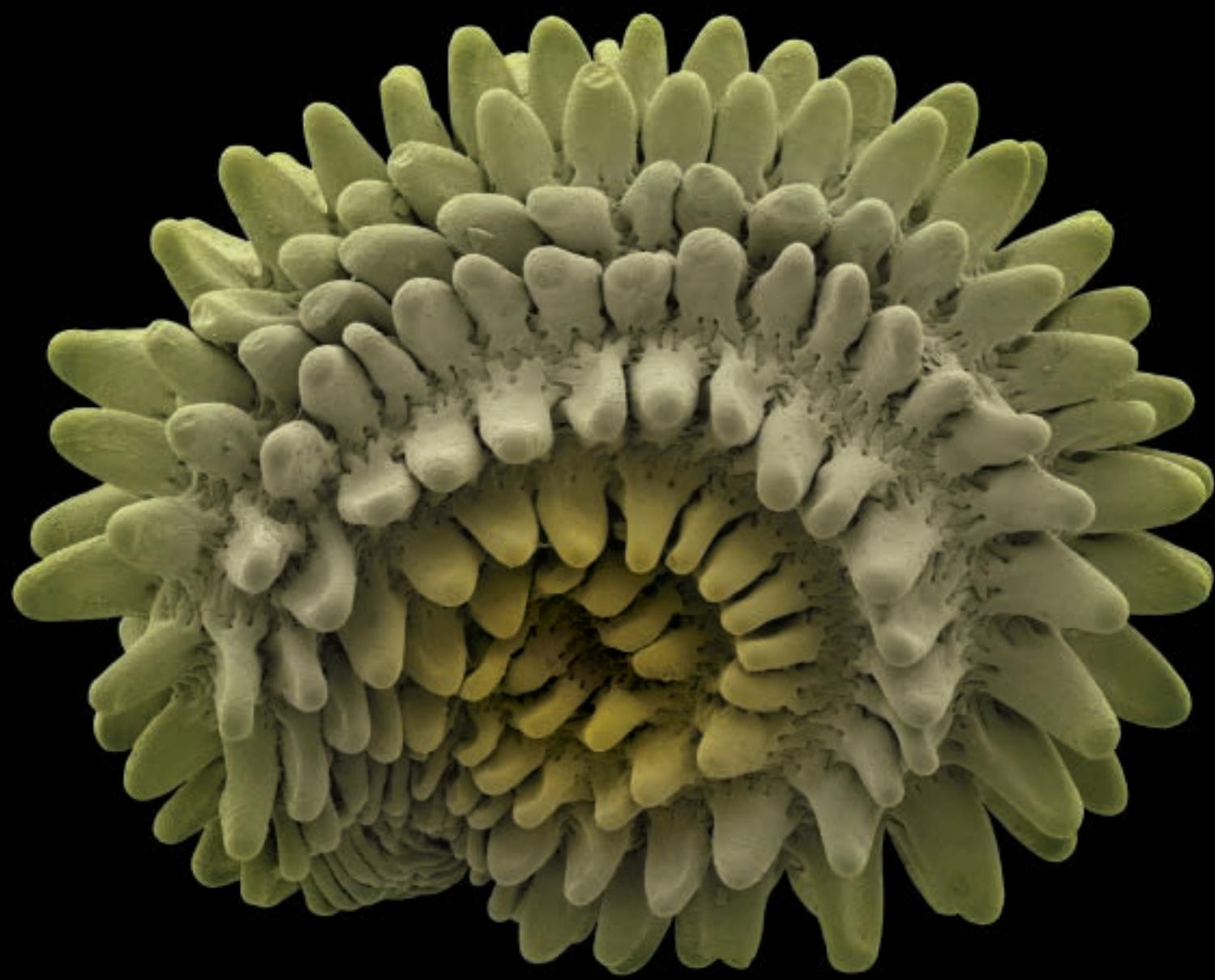




Lychnis flos-cuculi (Caryophyllaceae) – flor de cuclillo; recolectada en el Reino Unido – flor y semilla sin adaptaciones obvias a un modo específico de dispersión pero desplegando un patrón superficial intrincado típico de las cariofiláceas; la dispersión ocurre cuando las cápsulas expulsan las semillas una vez que el viento bambolea sus flexibles tallos; 0,9 mm de largo







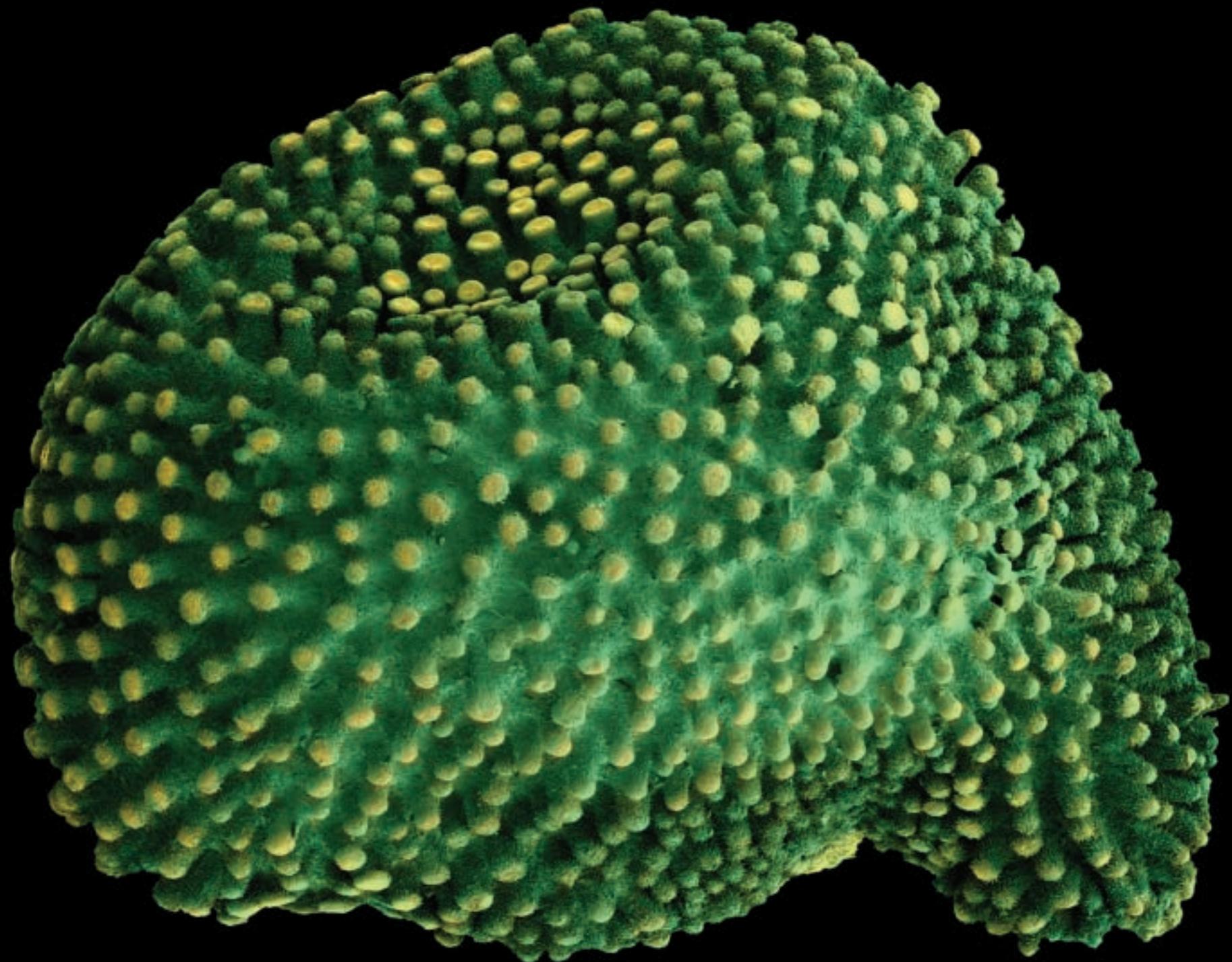
Stellaria holostea (Caryophyllaceae) – estrella; recolectada en el Reino Unido – semilla; 2,2 mm de largo



Silene gallica (Caryophyllaceae) – carmelitilla; recolectada en Grecia – semilla sin ninguna adaptación obvia a un modo específico de dispersión, pero desplegando un patrón superficial intrincado típico de las cariofiláceas: las células convexas de la cubierta seminal están conectadas como las piezas de un rompecabezas. La dispersión ocurre cuando las cápsulas expulsan las semillas con el bamboleo del viento; 1,5 mm de largo

página siguiente: primer plano de la flor





Orthopterum coegana (Aizoaceae) – recolectada en Sudáfrica – semilla sin ninguna adaptación obvia a un modo de dispersión particular. En condiciones de humedad, la acción capilar de las papillas cerdosas puede ayudar a mantener una capa de agua alrededor de la semilla

página siguiente: detalle de la cubierta seminal (900x)

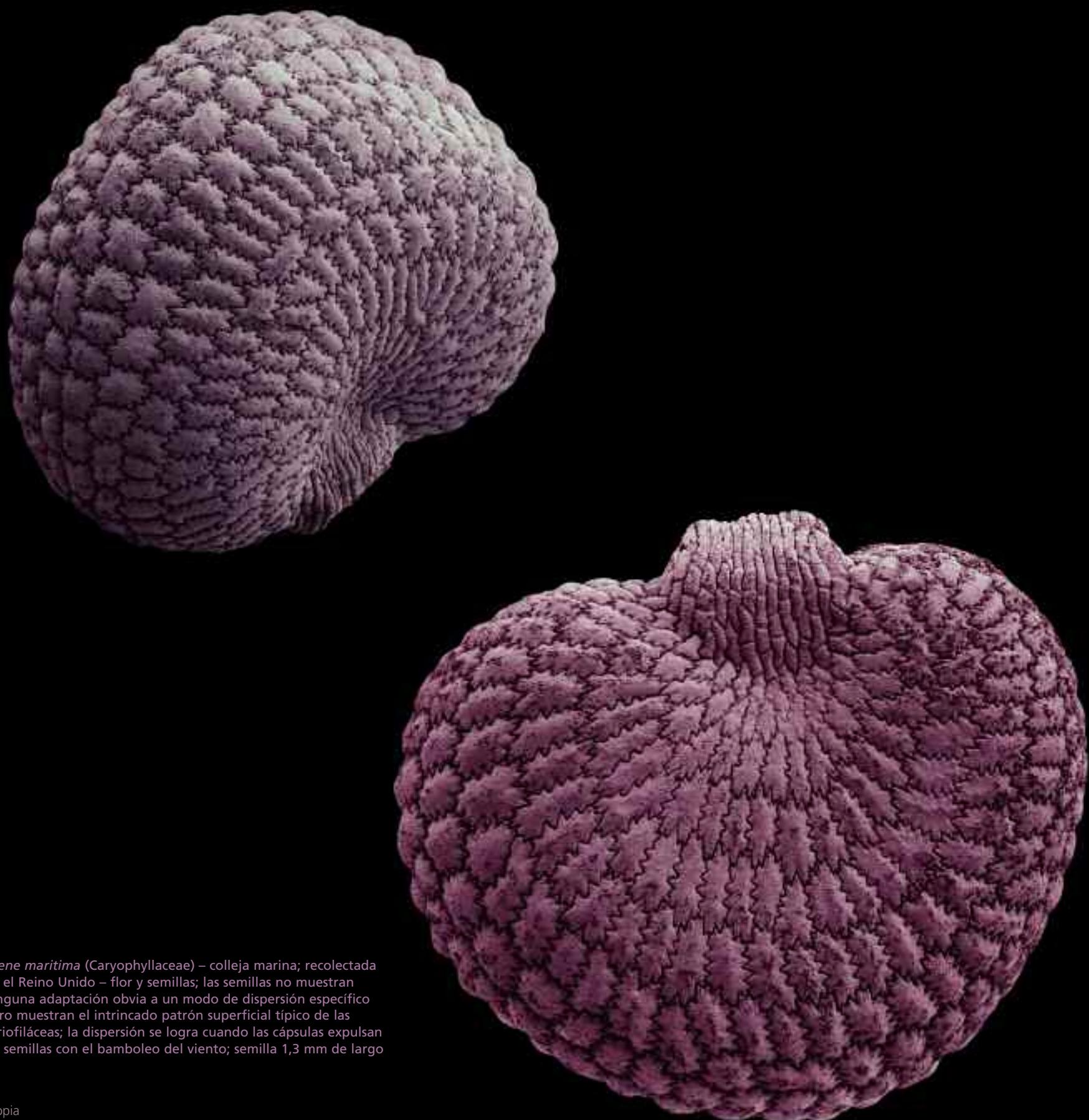




Agrostemma githago (Caryophyllaceae) – neguilla; recolectada en el Reino Unido – flor y semilla; la semilla no tiene adaptaciones obvias a un modo específico de dispersión pero muestra el intrincado patrón superficial típico de las cariofiláceas: las células papilosas de la cubierta seminal están conectadas como las piezas de un rompecabezas. La dispersión se logra cuando las cápsulas expulsan las semillas gracias a la acción del viento que mece los flexibles tallitos de los frutos; semilla 3,7 mm de diámetro





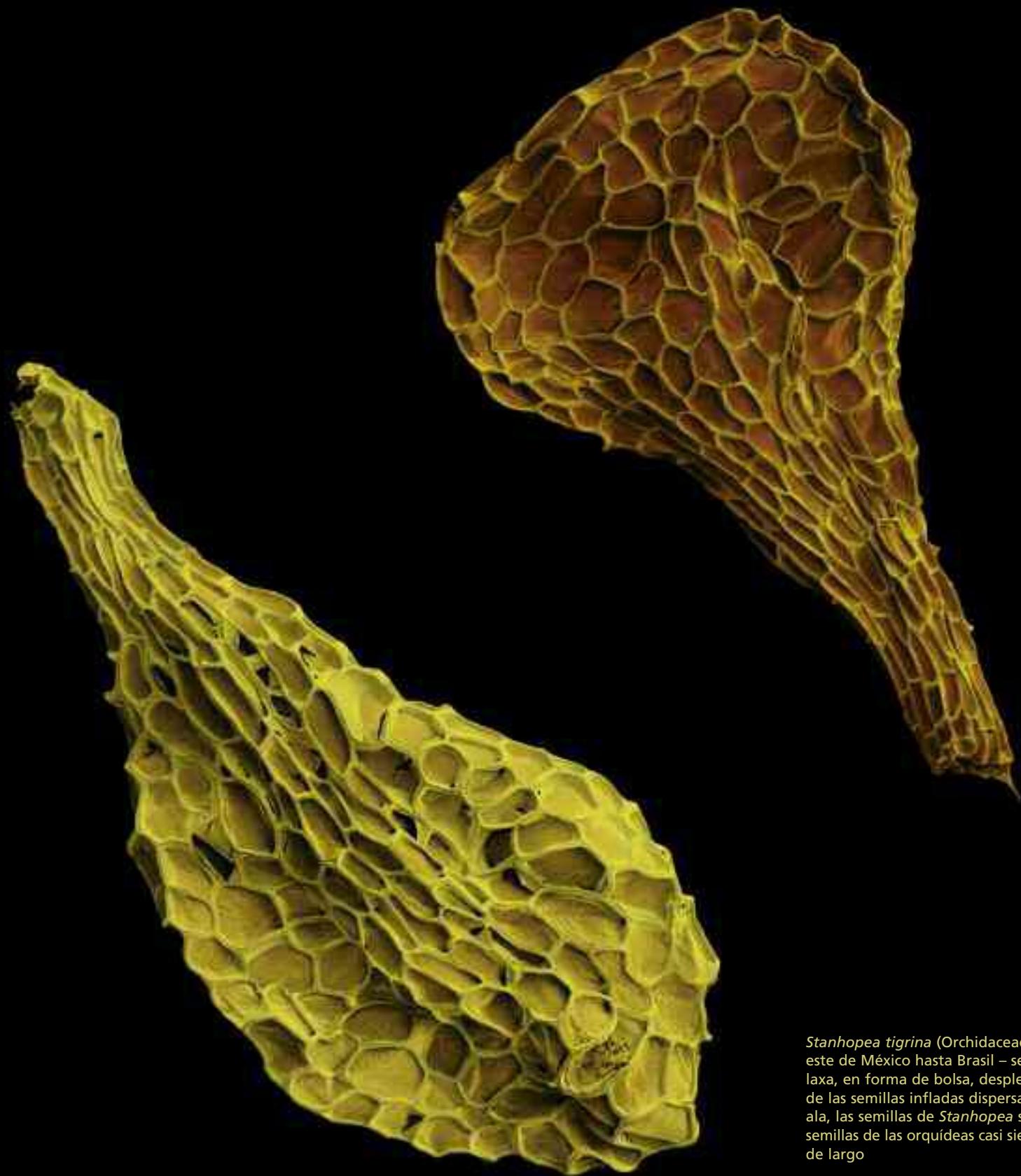


Silene maritima (Caryophyllaceae) – colleja marina; recolectada en el Reino Unido – flor y semillas; las semillas no muestran ninguna adaptación obvia a un modo de dispersión específico pero muestran el intrincado patrón superficial típico de las cariofiláceas; la dispersión se logra cuando las cápsulas expulsan las semillas con el bamboleo del viento; semilla 1,3 mm de largo





Silene dioica (Caryophyllaceae) – colleja roja; recolectada en el Reino Unido – las cápsulas y semillas no tienen ninguna adaptación obvia a un modo de dispersión específico pero despliegan el intrincado patrón superficial típico de las cariofiláceas; la dispersión ocurre cuando las cápsulas expulsan sus semillas gracias a que sus tallos flexibles son bamboleados por el viento; semilla 1,2 mm de largo



Stanhopea tigrina (Orchidaceae) – Stanhopea tigre, nativa del este de México hasta Brasil – semilla con una cubierta seminal laxa, en forma de bolsa, desplegando el típico patrón de panal de las semillas infladas dispersadas por el viento; con su forma de ala, las semillas de *Stanhopea* son una excepción notoria entre las semillas de las orquídeas casi siempre en forma de huso; c. 0,66 mm de largo

página siguiente: *Stanhopea Assidensis* [= *S. tigrina* x *S. wardii*] (Orchidaceae) – híbrido artificial – detalle de la flor



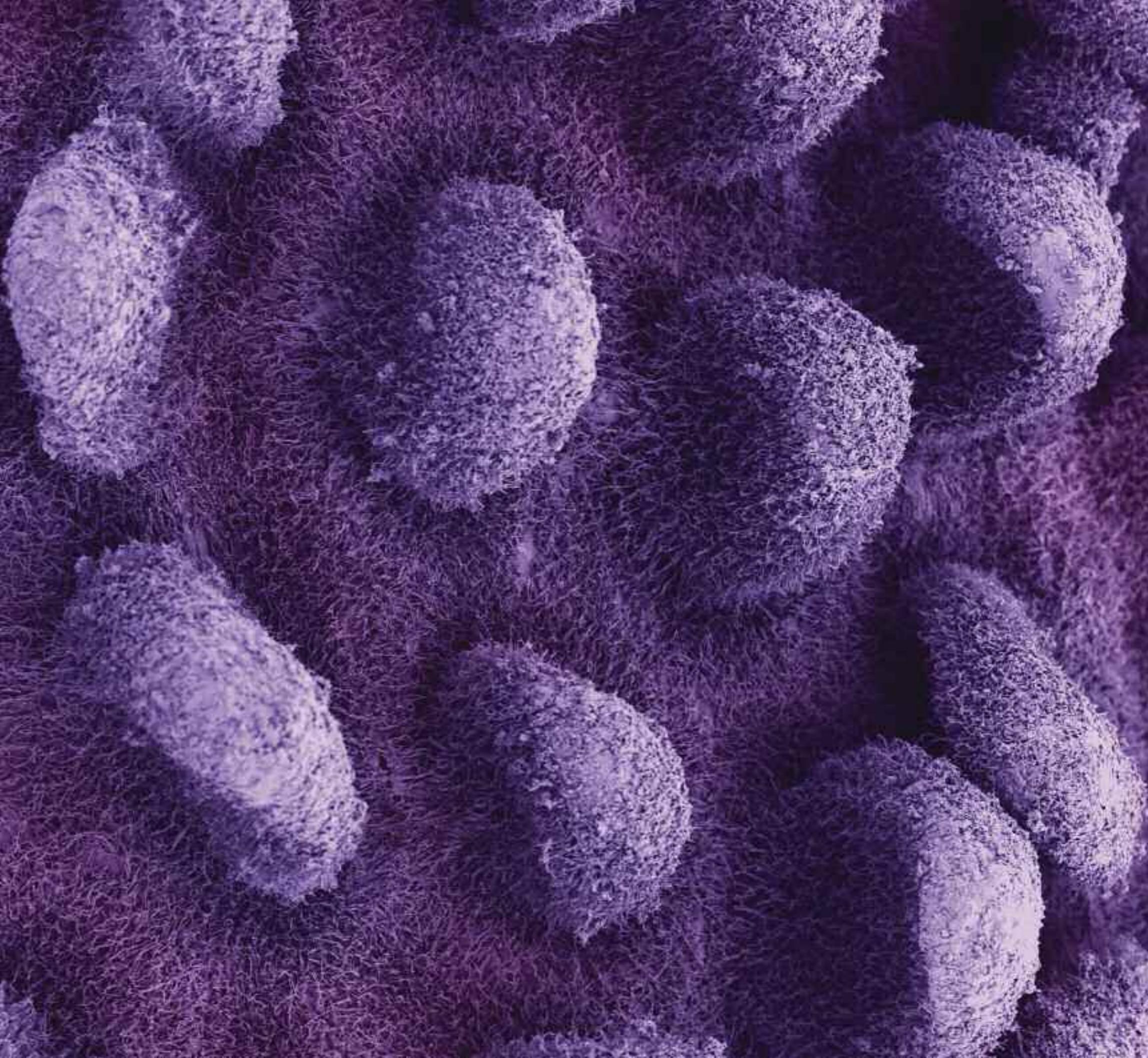


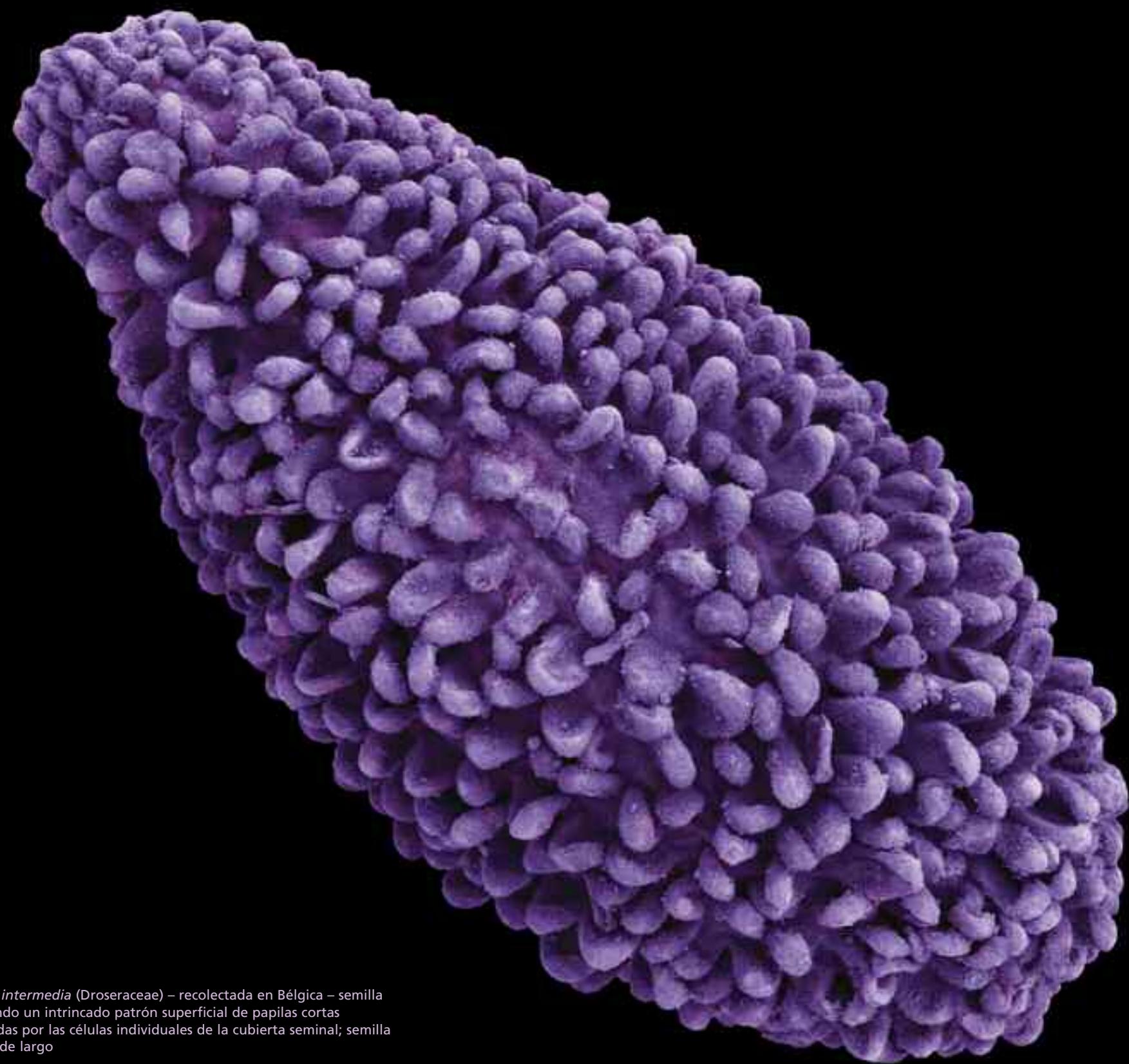


Semillas de drosera (Droseraceae)

izquierda: *Drosera capillaris* – nativa del este de los EE UU – semilla 0,6 mm de largo; derecha: *Drosera natalensis* – nativa de Sudáfrica, Mozambique y (presuntamente) Madagascar – semilla 0,8 mm de largo; las semillas de ambas especies tienen la típica forma de huso y el patrón reticulado de las semillas polvo dispersadas por el viento

página anterior: *Drosera capillaris* (Droseraceae) – nativa del este de los EE UU – inflorescencia

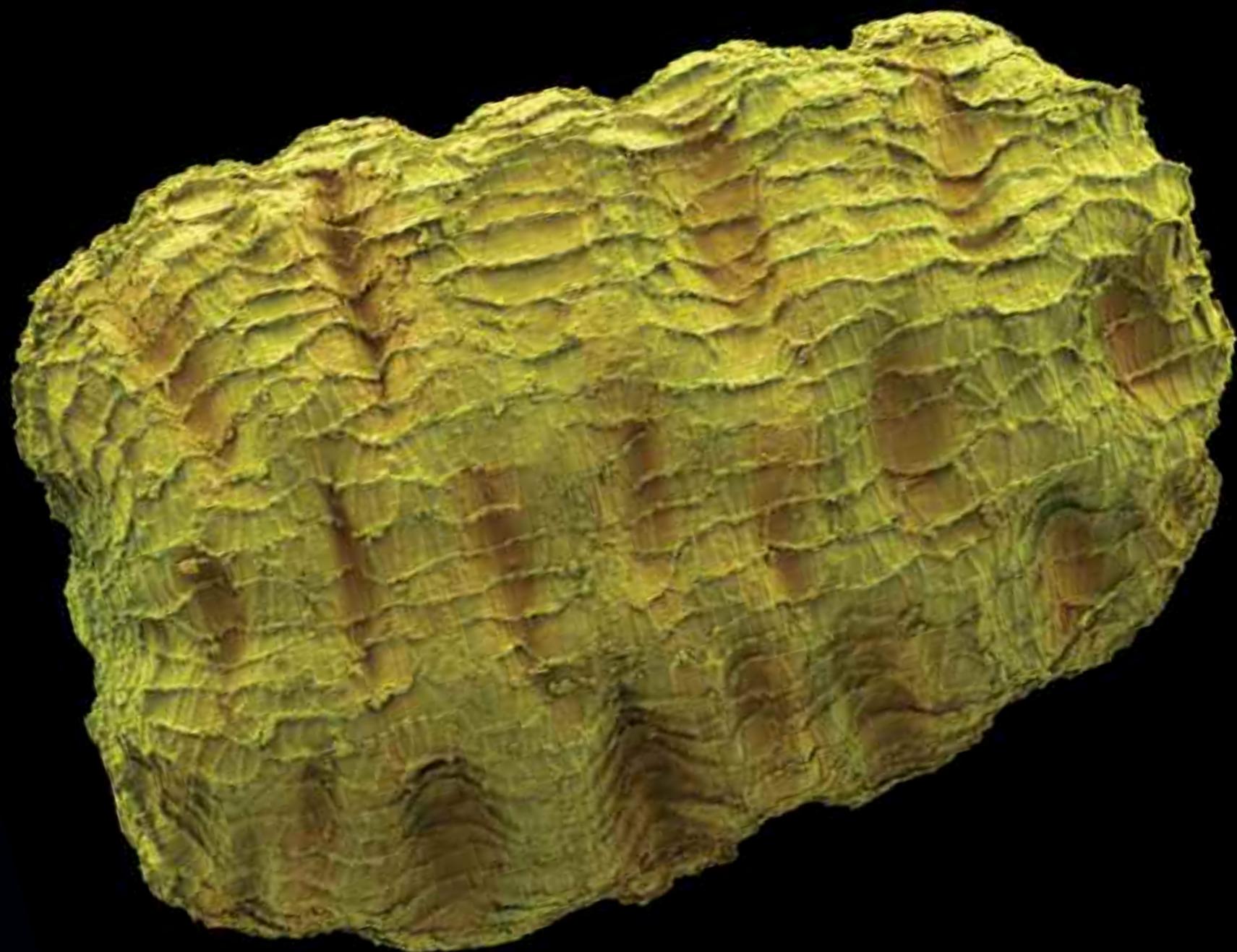




Drosophila intermedia (Drosophilidae) – recolectada en Bélgica – semilla
exhibiendo un intrincado patrón superficial de papilas cortas
producidas por las células individuales de la cubierta seminal; semilla
0,7 mm de largo

página anterior: detalle de la cubierta seminal (900x)





Verbascum dumulosum (Scrophulariaceae) – verbasco; nativo de Turquía – semilla sin ninguna adaptación obvia a un modo particular de dispersión; 0,6 mm de largo

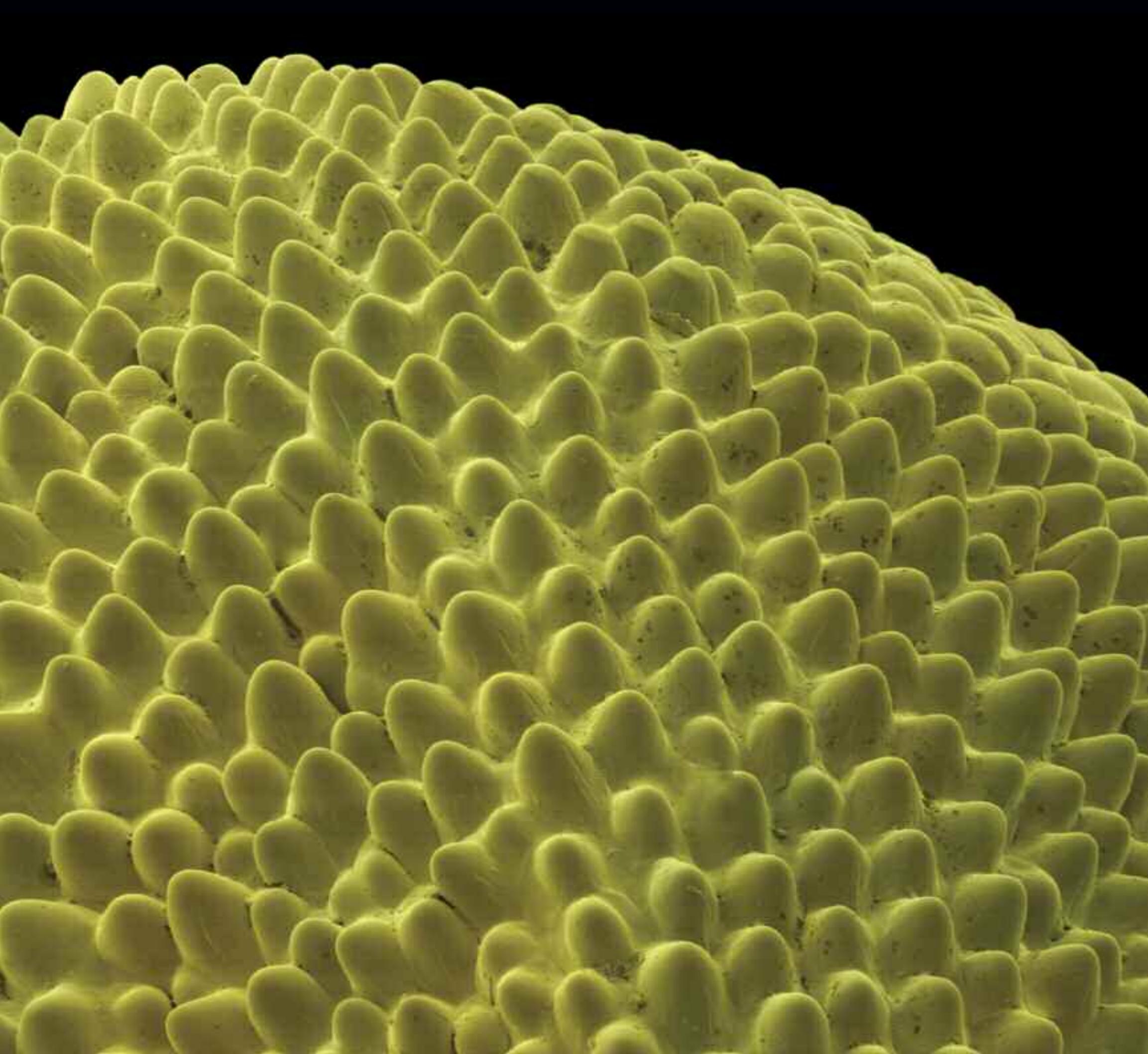
página anterior: detalle de las flores

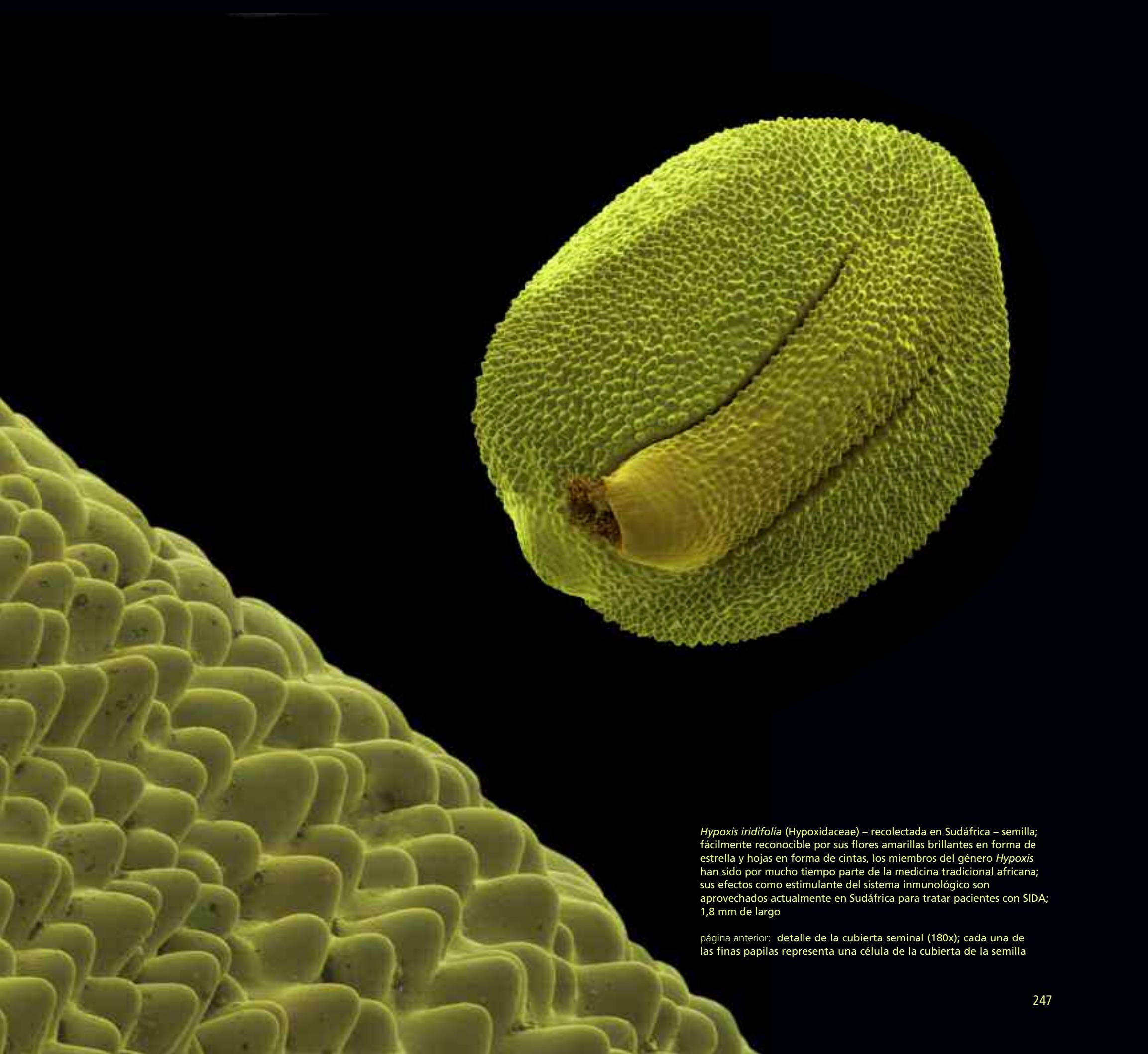




Symphytum officinale (Boraginaceae) – consuelda; recolectada en el Reino Unido – núcula de una sola semilla con un eleosoma basal para atraer hormigas para la dispersión; como muchos miembros de la familia de la borraja, el ovario de esta especie es profundamente cuatrilobado y se divide en la madurez en cuatro núculas monoseminales, cada una de 4,4 mm de largo

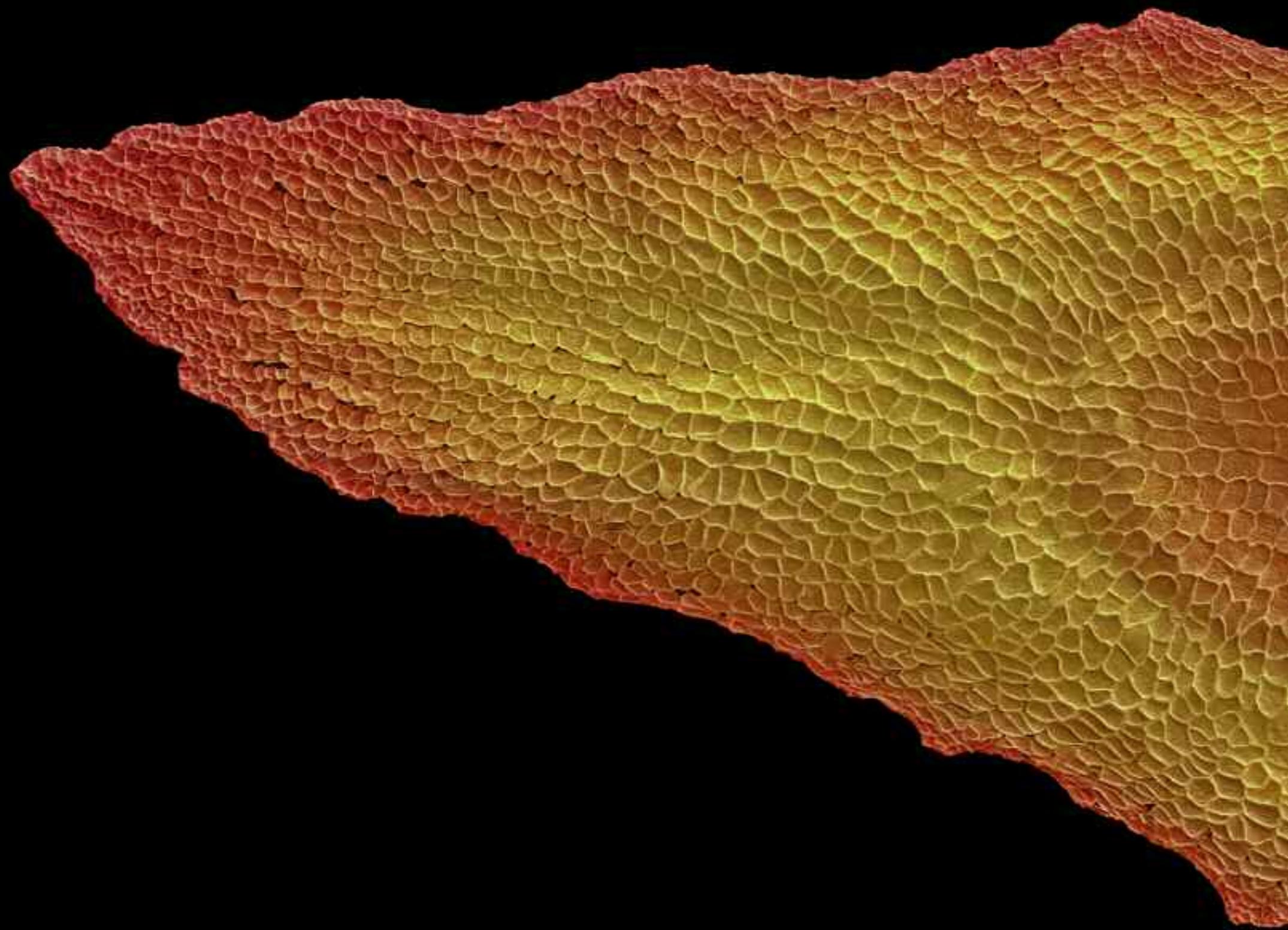
página anterior: detalle de la inflorescencia

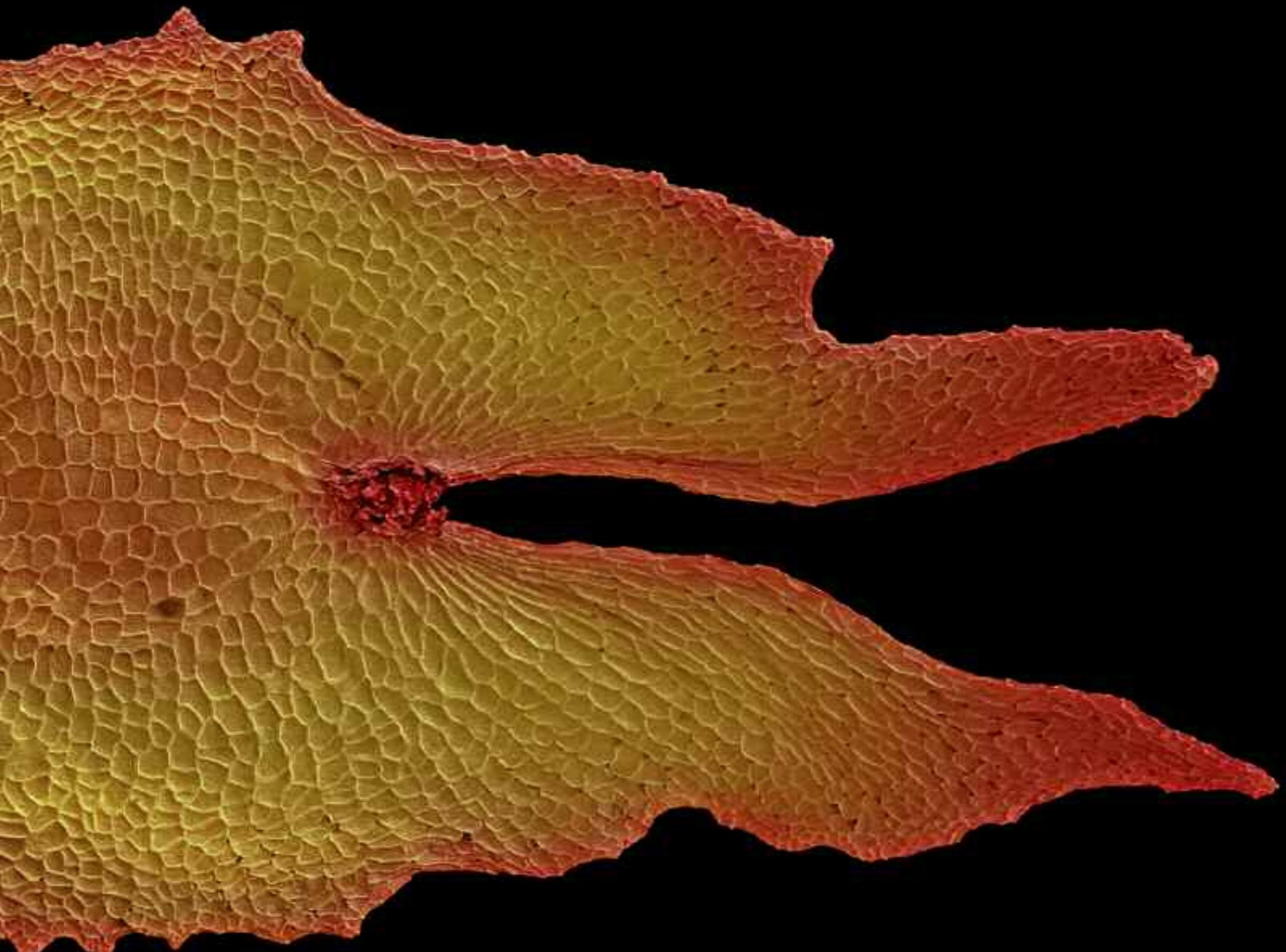




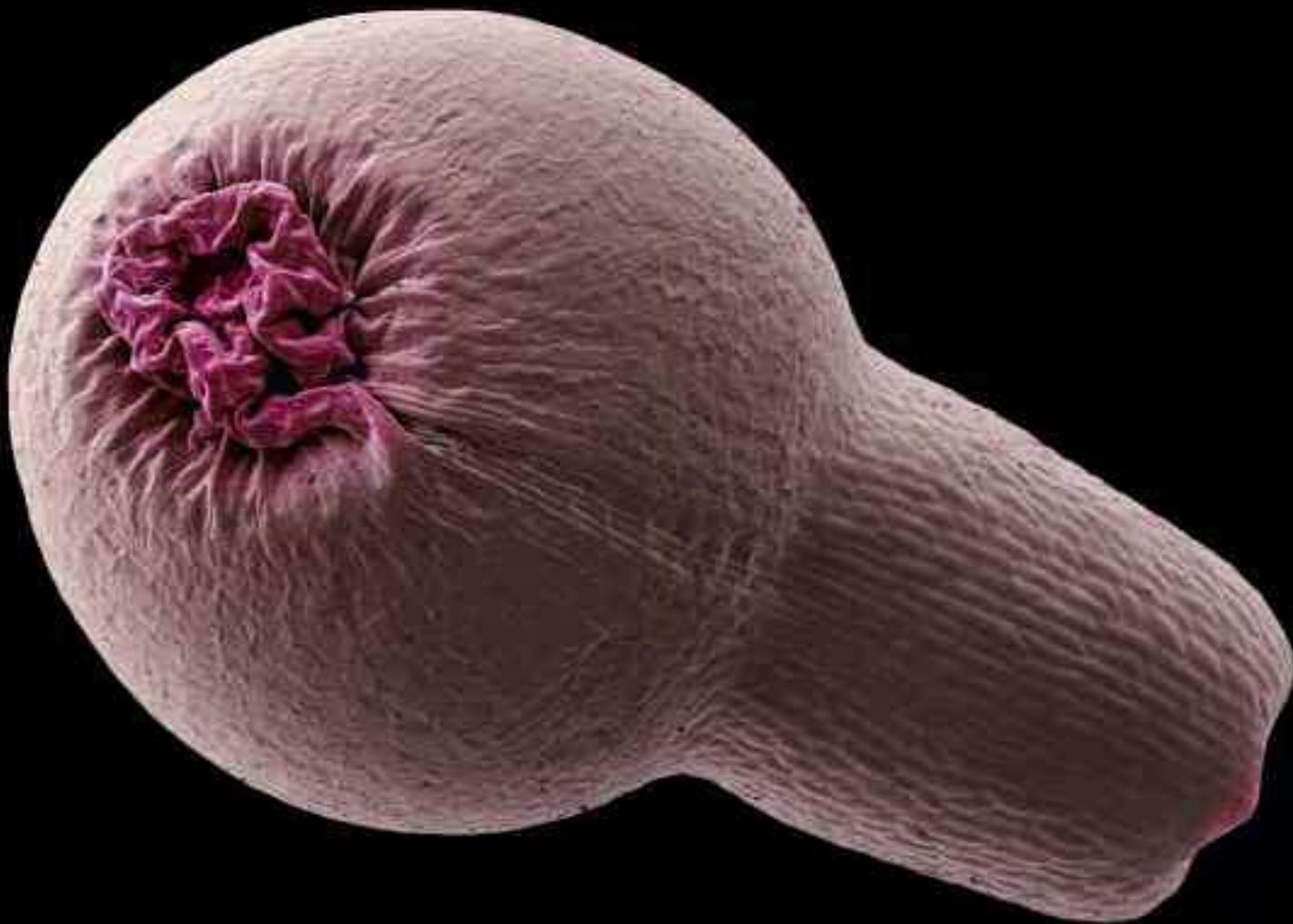
Hypoxis iridifolia (Hypoxidaceae) – recolectada en Sudáfrica – semilla; fácilmente reconocible por sus flores amarillas brillantes en forma de estrella y hojas en forma de cintas, los miembros del género *Hypoxis* han sido por mucho tiempo parte de la medicina tradicional africana; sus efectos como estimulante del sistema inmunológico son aprovechados actualmente en Sudáfrica para tratar pacientes con SIDA; 1,8 mm de largo

página anterior: detalle de la cubierta seminal (180x); cada una de las finas papilas representa una célula de la cubierta de la semilla





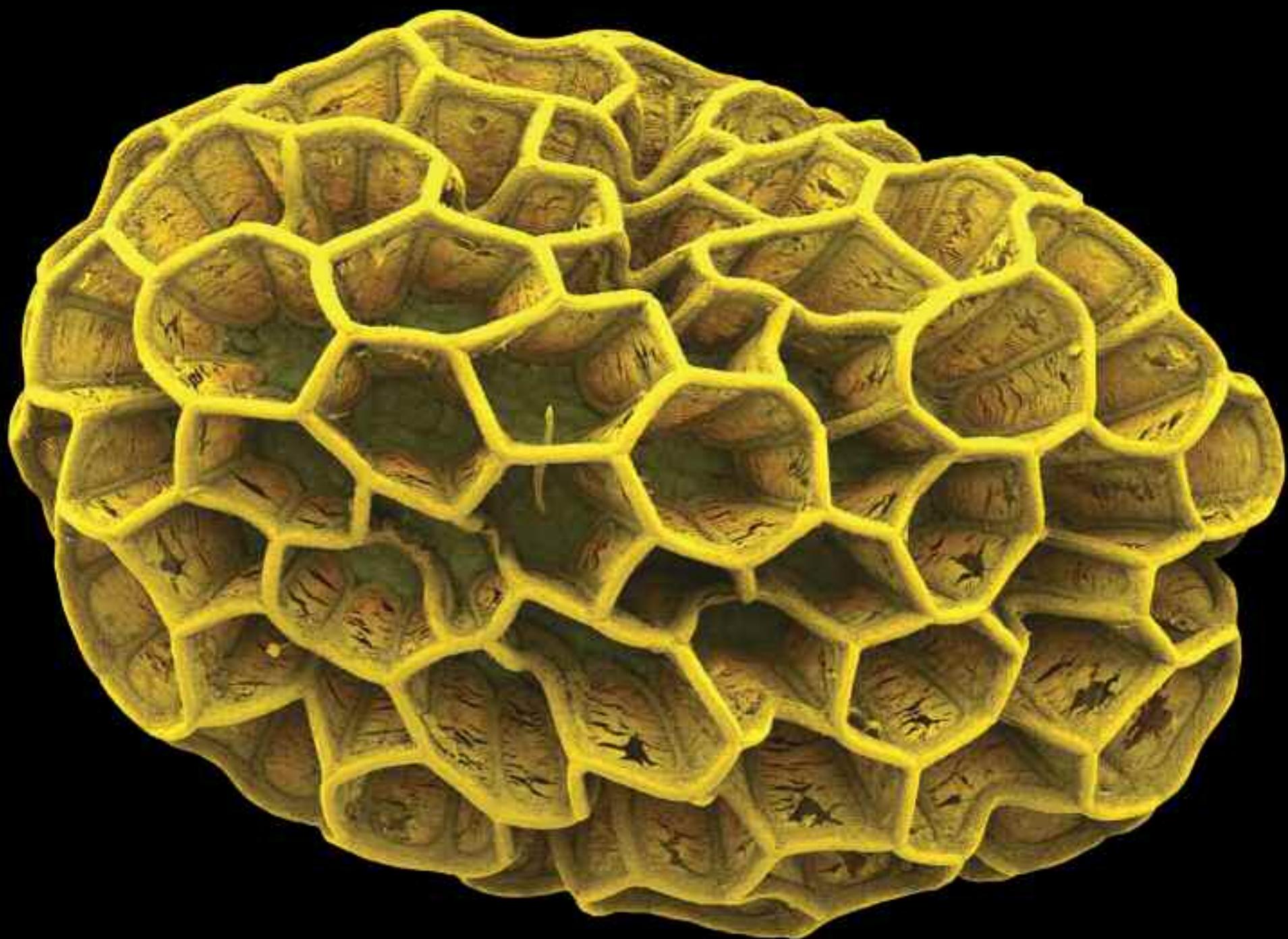
Hymenodictyon floribundum (Rubiaceae) – nativa de África; semillas muy finas dispersadas por el viento con un ala periférica solo interrumpida por el hilo. La parte que lleva el embrión de la semilla está marcada por una línea elíptica que se origina y termina en el hilo; 8,2 mm de largo



Lachenalia lutea (Hyacinthaceae) – recolectada en Sudáfrica – semilla; una forma inusual creada por la extensión tubular hueca (bajo el microscópio óptico) y semitransparente de la derecha, cuya función es incierta; puede ayudar a la dispersión por el viento o servir como un dispositivo de flotación durante fuertes lluvias, o actuar como un eleosoma para atraer hormigas para su dispersión; semilla 1,1 mm de largo

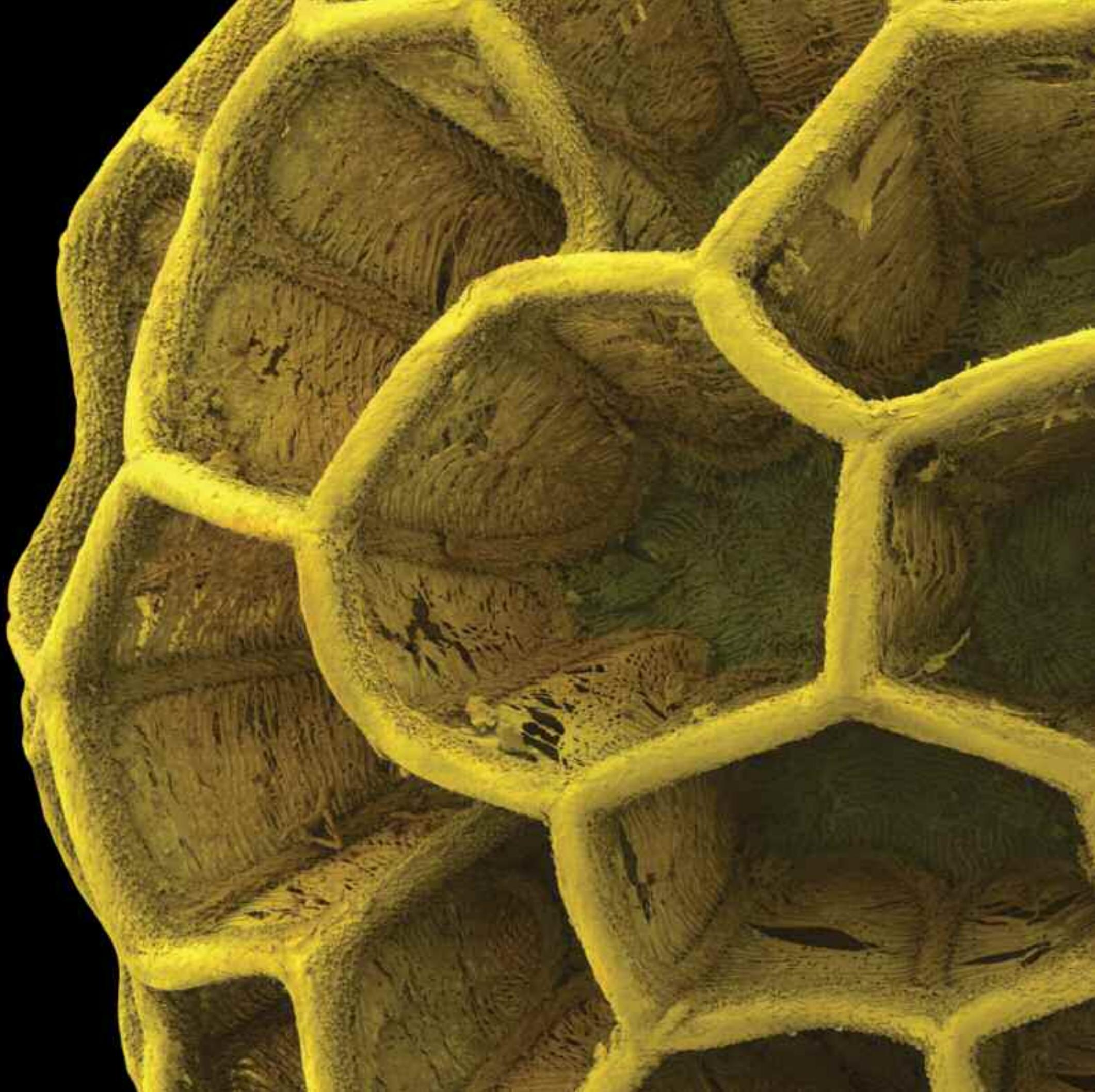
página siguiente: *Lachenalia peersii* (Hyacinthaceae) – bekkies (en afrikaans); nativa de Cape Province, Sudáfrica – detalle de las flores fotografiadas en la reserva natural Fernkloof, Hermanus





Loasa chilensis (Loasaceae) – recolectada en Chile – semilla; semilla inflada con un patrón extremo de panal que está presente en muchas semillas dispersadas por el viento. Solo las esquinas entre las células y el borde externo de las paredes radiales están engrosados; del resto las paredes radiales son extremadamente finas y la pared tangencial externa ha desaparecido por completo; longitud de la semilla: 1,9 mm

página siguiente: detalle de la cubierta seminal (150x)







Allium ampeloprasum (Alliaceae) – puerro silvestre; nativo de Eurasia
y del norte de África – grupo de cápsulas maduras

página anterior: detalle de la cubierta seminal





APÉNDICES

Floscopia glomerata (Commelinaceae) – recolectada en Mali – semilla;
las semillas de esta hierba acuática de África no muestran adaptaciones
obvias para la dispersión; 1,5 mm de ancho

GLOSARIO

NOTAS EXPLICATIVAS

La explicación de los fundamentos científicos de las semillas requiere un cierto número de términos técnicos. Para evitar perturbar el flujo del texto se ha incluido un glosario para los lectores aún no familiarizados con estos términos. Los nombres comunes de plantas son usados cuando es posible, pero sus nombres latinos son indispensables porque son únicos y reconocidos por naturalistas en todo el mundo, cualquiera que sea su lengua nativa. Los nombres comunes son diferentes en cada lengua y algunas especies pueden tener varios nombres comunes, y un mismo nombre común puede ser usado para varias especies diferentes. Los nombres latinos consisten generalmente de dos partes, el nombre del género y el nombre de la especie (e.g. *Liriodendron tulipifera*). Un nombre latino completo incluye además su(s) descriptor(es) formal(es) al final, como en el índice de plantas ilustradas incluido al finalizar el libro. Un grupo de especies muy relacionado forman un género y un grupo de géneros muy relacionados forman una familia (e.g. Magnoliaceae). Con la utilización de las técnicas moleculares para elucidar las relaciones naturales de las plantas, su clasificación –especialmente en el caso de las plantas con flores– ha sufrido cambios profundos. Las delimitaciones de muchas familias establecidas desde hace mucho tiempo han cambiado y algunas han sido divididas (por ejemplo, las Scrophulariaceae). Para la clasificación de las familias hemos adoptado el sistema de Peter Stevens (Stevens, P. F., 2001 y subsiguientes). *Angiosperm Phylogeny Website*, Version 6, May 2005), el cual sigue en gran parte la última clasificación del Angiosperm Phylogeny Group, un equipo internacional de científicos que investiga las relaciones naturales de las angiospermas. El sitio web de IPNI (International Plant Names Index; www.ipni.org) y el sitio web de TROPICOS del Jardín Botánico de Missouri (www.tropicos.org) han sido muy útiles para la verificación de los nombres latinos. Con la excepción de unas pocas imágenes seleccionadas y los diagramas hechos por Elly Vaes, la mayoría de las fotografías incluidas aquí son el trabajo original de los autores. Las fotografías fueron tomadas con cámaras digitales Nikon (modelo D100 y D70) usando objetivos nikkor micro 60 mm y nikkor macro 35-105. Las micrografías electrónicas de barrido digitales fueron producidas con un microscopio electrónico de barrido (SEM) Hitachi S-4700. Rob Kesseler subsecuentemente coloreó las imágenes de SEM en blanco y negro originales, pero por lo demás las dejó inalteradas. La selección de colores fue inspirada en los colores naturales de las plantas o sus flores, la estructura y la función de la cubierta seminal o simplemente por la intuición del artista. Las imágenes de semillas fueron seleccionadas principalmente por sus cualidades estéticas. La más amplia variedad posible de semillas fue escogida para mostrar la magnífica diversidad de adaptaciones estructurales y funcionales.

Las semillas ilustradas en este libro han sido obtenidas en su mayoría de las colecciones del Millennium Seeds Bank, pero también de la colección de semillas del Herbario de Kew (ahora conservada en el Millennium Seed Bank), la colección de semillas a la deriva (habas de mar) del Centro de Botánica Económica de Kew y la colección carpológica del Herbario de Kew.

Abreviaturas usadas frecuentemente: sp. = especie (singular); spp. = especies (plural)

anatropía (griego: ana- = hacia arriba + tropos = dirección, giro): condición en la cual un óvulo con un eje longitudinal recto está invertido 180° de tal manera que el cuerpo del óvulo queda paralelo al funículo. Como resultado de esta inversión, el punto donde el funículo está adherido (hilo) se desplaza para quedar próximo al ápice morfológico (micrópilo). El óvulo anátrópico es el tipo más común de óvulo en angiospermas y más del 80% de las familias son exclusivamente anátrópicas.

anátrópico: ver anatropía.

anemobalista: una planta que dispersa sus diásporas por anemobalística. Ver también anemobalística.

anemobalística (griego: anemos = viento + ballistes, de ballein = lanzar): forma de dispersión en la cual las diásporas están sujetas a los efectos indirectos del viento, e.g. el viento no transporta las diásporas directamente sino que ejerce su influencia en el fruto. El fruto (generalmente una cápsula) está normalmente expuesto al final de un tallo largo y flexible que lanza las diásporas a medida que es balanceado por el viento, e.g. el loto sagrado (*Nelumbo nucifera*, Nelumbonaceae), amapola (*Papaver rhoeas*, Papaveraceae).

anemocoria (griego: anemos = viento + chorein = dispersar, deambular): dispersión de frutos y semillas por el viento.

angiospermas (griego: angeion = vaso, envase pequeño + sperma = semilla): división de las plantas con semillas (espermatofitos) que llevan sus óvulos y semillas encerrados en megasporofilos (carpelos); en contraste con las gimnospermas que tienen sus óvulos y semillas expuestos, llevándolas “desnudas” en los megasporofilos. Las angiospermas pueden distinguirse por un proceso de reproducción sexual único llamado “doble fertilización”. De acuerdo con el número de hojas (cotiledones) presentes en el

embrión pueden separarse dos grandes grupos, las monocotiledóneas y las dicotiledóneas. Las angiospermas son llamadas comúnmente “plantas con flores”, aunque los órganos reproductivos de algunas gimnospermas están también dispuestos en estructuras que cumplen con la definición de flor.

anisocotilia (griego: anisos = desigual + coyledon = hoja de la semilla): término que se refiere a la diferencia de tamaño entre los cotiledones (hojas de la semilla) del embrión de una dicotiledónea.

antera (latín medieval: anthera = polen, derivado del griego: antheros = floral, de anthos = flor): la parte que lleva el polen de un microsporofilo (estambre) de la angiosperma. Una antera consiste en dos valvas fértiles llamadas tecas, cada una llevando dos sacos de polen (= microsporangios), los cuales habitualmente se abren por dos ranuras longitudinales o poros (e.g. Ericaceae) o por valvas (e.g. Lauraceae). Las dos tecas están conectadas por una parte estéril llamada conectivo, la cual es también el punto donde la antera está adherida al filamento.

anteridio (latín: antera pequeña; antera se refiere a la planta que lleva el polen de las angiospermas): órgano sexual de un gametofito masculino o bisexual produciendo o contenido los gametos masculinos. Los anteridios están completamente desarrollados en musgos, helechos y plantas relacionadas con los helechos en sentido amplio, pero están ausentes en las gimnospermas y angiospermas.

antocarpo (griego: anthos = flor + karpos = fruto): un fruto en el cual no solo el gineceo sino también otras partes florales han sufrido un desarrollo marcado durante la posfertilización para ayudar a la disseminación de la semilla.

antofitos (griego: anthos = flor + phytion = planta): literalmente plantas con flores, un término usado con frecuencia como sinónimo de angiospermas. Sin embargo, los antofitos también incluyen a las gimnospermas, las extintas Bennettitales, el parente cercano *Pentoxylon* y el actual orden Gnetales (comprendiendo los tres géneros *Ephedra*, *Gnetum* y *Welwitschia*).

antropocoria (griego: anthropos = ser humano + chorein = dispersar, deambular): dispersión de frutos y semillas por parte del hombre.

aparato embrionario: en las angiospermas, la ovocélula más las dos sinérgidas en el extremo micropolar del saco embrionario (megagametofito).

apomixis (griego: apo = lejos de, sin + mixis = coito, mezcla): una forma de reproducción asexual en donde el óvulo se desarrolla como semilla sin necesidad de meiosis o fertilización. En un sentido más amplio, el término apomixis es también considerado algunas veces para designar cualquier tipo de reproducción asexual incluyendo la propagación vegetativa por retoños, etc.

aquenio (griego: a + khainein = que no se abre): un fruto pequeño indehiscente, normalmente de una sola semilla, con un pericarpio contiguo a la semilla pero distingible de la cubierta seminal, e.g. girasol (*Helianthus annuus*, Asteraceae).

ariolo (latín: arillus = semilla de uva): apéndice comestible de la semilla que tiene varios orígenes en gimnospermas y angiospermas. Los ariolos se desarrollan, generalmente, como una recompensa para animales dispersores.

arquegonio (latín moderno, del griego: arkhegones = descendencia; de arkhein = comenzar + gonos = semilla, procreación): órgano sexual multicelular, a menudo en forma de frasco, de un gametofito femenino o bisexual que produce y contiene las ovocélulas femeninas. Los arquegonios están completamente desarrollados en musgos, helechos y los aliados de los helechos en sentido amplio, pero son solo rudimentarios en las gimnospermas. Las angiospermas carecen de arquegonios verdaderos (con el aparato embrionario de tres células como homólogo).

arquesporio (griego: arkhein = comenzar + sporos = germen, espora): en los musgos, helechos y sus aliados, gimnospermas y angiospermas, la célula esporogena o tejido dentro de un esporangio que se divide mitóticamente para producir las células madre de la espora. En las angiospermas, por ejemplo, el arquesporio del saco polínico da lugar a las células madre del polen que tras la meiosis producen cada una cuatro granos de polen.

atropía (griego: a- = prefijo negativo + tropos = dirección, giro): condición de un óvulo en la cual funículo, chalaza y micrópilo están situados en una línea recta que sigue el eje longitudinal del óvulo. Como resultado, los óvulos atropos carecen de rafe y el hilo se sitúa adyacente a la calaza. Los óvulos atropos son típicos de las gimnospermas, razón por la cual se piensa que es una condición primitiva en las angiospermas. Sin embargo, los óvulos atropos de las angiospermas parecen haber derivado de óvulos anátrópicos y están presentes en cerca de veinte familias de angiospermas, e.g. Araceae, Commelinaceae, Haemodoraceae, Juglandaceae, Piperaceae, Polygonaceae, Proteaceae, Urticaceae. Otro término usado a menudo en lugar de atropía es ortotropía, pero este término significa un giro recto, lo cual es una contradicción.

átropo: ver atropía.

autocoria (griego: autos = auto + chorein = dispersar, deambular): auto dispersión.

banco de semillas aéreo: ver serótino.

banco de semillas: la totalidad de las semillas viables presentes sobre y en el suelo de un área determinada.

bráctea: una hoja reducida o rudimentaria en la región de la flor o inflorescencia. Las brácteas pueden ser pequeñas, verdes e inconspicuas o más bien grandes y conspicuamente coloreadas.

calaza (griego: khalaza = bulbo duro, grano): un término topográfico que describe la región en la base del óvulo donde los integumentos y la nuclea están unidos. El funículo, la chalaza y el rafe forman un tejido continuo sin ninguna delimitación nítida.

cáliz (griego: kalyx = copa): todos los sépalos de una flor, e.g. el verticilo de hojas florales externo.

cámara polínica: cámara en el ápice de la nuclea de los óvulos de muchas gimnospermas donde terminan germinar los granos de polen.

campilotropía (griego: kampylos = curvo + tropos = dirección, giro): condición en la cual los óvulos y semillas tienen un eje longitudinal curvo, resultando en un embrión curvo. Los embriones de semillas campilotrópicas puede ser dos veces tan largos como la semilla, resultando en una plántula más grande.

campilótropo: ver campilotropía.

cápsula: un fruto dehiscente desarrollado de un gineceo sincárpico (e.g. compuesto por más de un carpelo) donde las semillas se dispersan mediante la apertura del pericarpio.

carbonífero: periodo de tiempo geológico comprendido entre 354-290 millones antes del presente.

cariopsis (griego: karyon = nuez, corazón de la semilla + -opsis = semejanza): nombre tradicional del fruto de los miembros de la familia de las gramíneas (Poaceae). La cariopsis es muy similar al aquenio. La única diferencia es que en una cariopsis el pericarpio no se distingue de la cubierta seminal, excepto a muy alta magnificación.

carpelo (latín moderno: carpellum = fruto pequeño; originalmente del griego: karpos = fruto): en las angiospermas, una hoja fértil (megasporofilo) que encierra uno o más óvulos. Los carpelos están usualmente diferenciados en la parte que lleva el óvulo (ovario), un estilo y un estigma. Los carpelos de una flor pueden estar separados unos de otros para formar un gineceo apocárpico o unidos para formar un gineceo sincárpico.

célula central: la célula binucleada de gran tamaño en el centro del saco embrionario maduro (megagametofito).

célula madre de la megáspora: una célula que da lugar a cuatro esporas femeninas haploides durante la meiosis.

célula madre de la micróspora: una célula que da lugar a cuatro esporas masculinas haploides (llamadas polen en las plantas con semillas) durante la meiosis.

célula madre del polen: la célula madre de la micróspora de las plantas con semillas, que da lugar a cuatro granos de polen durante la meiosis.

células antípodas (griego: anti = anti- + podos = pie): las tres células en el saco embrionario (megagametofito) de las angiospermas. El significado griego “con los pies opuestos” se refiere a la posición de las células antípodas diamétricamente opuestas al aparato embrionario (= ovocélula más dos sinérgidas).

cícadas (griego: kykas = palma, aludiendo a su parecido con las palmas): antiguas gimnospermas superficialmente semejantes a las palmas. Las cícadas son plantas leñosas que se distinguen por sus troncos gruesos y no ramificados, grandes hojas pinnadas, similares a las de las palmas, y grandes conos. Estos fósiles vivientes fueron una fuente importante de alimento para los dinosaurios.

cigoto (griego: zygotos = unidos): ovocélula fertilizada (diploide).

cipsela (griego: kypselé = caja, vaso hueco): un fruto de una sola semilla con aristas, cerdas, plumas o estructuras similares, orientadas longitudinalmente derivadas de partes accesorias de la flor o la inflorescencia. Las cipselas son típicas de las Asteraceae y Dipsacaceae pero también en algunas Proteaceae y otras familias.

cola de caballo: nombre común de un miembro de *Sphenophyta*, un grupo de plantas vasculares sin semillas, productoras de esporas. Hace trescientos millones de años en el período del Carbonífero, los bosques de tierras bajas y los pantanos estaban constituidos por una gran variedad de árboles productores de esporas, los más prominentes entre ellos eran parentes de los licopodiales y las colas de caballo. Los miembros de las *Sphenophyta* se diferencian por sus tallos rectos con ramas u hojas arregladas en verticilos regulares. Hoy día, *Sphenophyta* está formado por solo un género que sobre vive, *Equisetum*, con alrededor de quince especies en todo el mundo.

coma (latín = pelo, del griego: come = pelo): mechón de pelos de las semillas plumosas que facilita la dispersión por el viento.

coníferas (latín: conus = cono + ferre = llevar, soportar): grupo de las gimnospermas generalmente caracterizado por hojas aciculares o escuamiformes y flores unisexuales dispuestas en conos. Ejemplos de coníferas muy conocidas son los pinos, piceas y abetos.

corola (latín corolla = guirnalda o corona pequeña): todos los pétalos de una flor, e.g. el verticilo interno de hojas florales de un perianto.

cotiledón (griego: kotyle = objeto hueco; aludiendo a la forma de cuchara o cuenco de las hojas de la semilla): la primera hoja (en las monocotiledóneas) o primer par de hojas (en las dicotiledóneas) del embrión.

cretárico o cretáceo: periodo de tiempo geológico comprendido entre 65-142 millones de años antes del presente.

criptógamas (griego: kryptos = escondido + gamein = casarse, copular): antiguo término colectivo que se refería a todas las plantas sin flores reconocibles. Las criptógamas incluyen a las algas, hongos (aunque estos no son realmente plantas), musgos, helechos y sus aliados. El significado griego “aquejlos que copulan en secreto” se refiere a la ausencia de flores como indicadores obvios de la propagación sexual.

cúpula (latín: cupula = cuba pequeña): estructura suelta en forma de copa que rodea los óvulos de las primeras plantas con semillas (pteridospermas).

datación por radiocarbono: método para establecer la edad de los materiales orgánicos usando su concentración del isótopo de carbono radiactivo ^{14}C . Se cree que la datación por radiocarbono, también llamada datación ^{14}C , produce resultados fiables hasta unos 50-60.000 años.

Devónico: periodo de tiempo geológico comprendido entre 417-354 millones de años antes del presente.

diáspora (griego: diaspora = dispersión, disseminación): la unidad más pequeña de dispersión de la semilla en plantas. Las diásporas pueden ser semillas, frutículos o frutos compuestos o esquizocarpitos, frutos enteros o plántulas (e.g. en manglares).

Dicotiledóneas (griego: di = dos + cotyledon): uno de los dos grandes grupos de angiospermas que se distingue por la presencia de dos hojas (cotiledones) en el embrión. Otros caracteres típicos de las dicotiledóneas son la venación reticulada, los órganos florales normalmente en grupos de cuatro o cinco, haces vasculares distribuidos en un círculo, un sistema radical primario persistente que se desarrolla a partir de la radícula y engrosamiento secundario (presente en árboles y arbustos, normalmente ausente en plantas herbáceas). Las dicotiledóneas fueron consideradas durante mucho tiempo una entidad homogénea. Recientemente han sido divididas en dos grupos (magnolioides) y Rosidae (eudictios).

dioecia (griego: di = doble + oikos = casa): (1) la formación de los órganos sexuales masculino y femenino en gametofitos separados (e.g. en algunos musgos y helechos), (2) en plantas con semillas, la formación de las flores masculinas y femeninas en individuos separados.

dioico: ver dioecia.

dispersión balística: modo de dispersión por el cual las diásporas son catapultadas activa o pasivamente lejos de la planta. Esto puede pasar arbitrariamente o ser iniciado por un detonante externo.

dormancia (latín: dormire = dormir): generalmente se refiere a un período inactivo en la vida de una planta. Cuando nos referimos a las semillas, la dormancia resume los diversos mecanismos con los cuales se asegura que las semillas no germinarán inmediatamente, aún bajo las condiciones más favorables.

eleosoma (griego: elaiion = aceite + soma = cuerpo): literalmente significa cuerpo graso; un término ecológico general referido a los apéndices carnosos y comestibles de las diásporas, normalmente en dispersión por hormigas.

embrión (latín: embryo = feto no nacido, germen, originalmente del griego: embryon: en- = in + bryein = estar lleno a reventar): en las plantas, el esporofito que se desarrolla a partir de la ovocélula tras la fertilización.

encocarpio (griego: endon = dentro + karplos = fruto): la capa más interior de la pared del fruto (pericarpio) que constituye los duros huesos de las drupas.

endosperma (griego: endon = adentro + sperma = semilla): tejido nutritivo de las semillas. Generalmente, el término endosperma se refiere solo al tejido nutritivo de las semillas de las angiospermas donde forma (habitualmente) un tejido triploide como resultado de la doble fertilización. El almacenamiento de nutrientes de las semillas de las gimnospermas consiste en el tejido haploide del megagametofito.

Para distinguir los dos tipos, los tejidos nutricios de las gimnospermas y angiospermas son llamados “endosperma primario” y “endosperma secundario”.

endostoma (griego: endon = adentro + stoma = boca, la “boca interior”): en un óvulo de angiosperma bitégminico, la apertura micropilar del integumento interior.

endozooocoria (griego: endon = adentro + zoon = animal + chorein = dispersar, deambular): dispersión de las diásporas de una planta al ser comidas y transportadas dentro del tracto digestivo de animales (y humanos); las semillas o endocarpios, usualmente duros, pasan a través de los intestinos quedando intactas para ser luego depositadas con las heces.

epicarpio (griego: epi = en, sobre + karplos = fruto): la capa más exterior de la pared del fruto (pericarpio), generalmente una piel blanda o una cáscara coriácea.

epizooocoria (griego: epi = en, sobre + zoon = animal + chorein = dispersar, deambular): dispersión de las diásporas en la superficie del cuerpo de un animal.

Las diásporas epizooocoras se adhieren a la lana, al pelaje o a las plumas de animales o aves o las ropas de los humanos por medio de ganchos o sustancias pegajosas.

esclerotesta (griego: scleros = duro + latín: testa = cáscara): la capa interior dura de una semilla sarcótestal. El término esclerotesta es empleado más a menudo para la capa dura de la cubierta seminal de las gimnospermas que para estructuras comparables en las angiospermas.

espermatófito (griego: spermatos = semilla + phyton = plant): plantas productoras de semillas. Grupo de plantas caracterizado por desarrollar y retener el gametofito femenino dentro de un megasporangio integumentado (óvulo) el que tras la fertilización de la ovocélula se desarrolla para formar una semilla. Los

espermatófitos comprenden dos grandes grupos, las gimnospermas y las angiospermas.

espermatozoide (griego: sperma = semilla + zoon = animal): un gameto masculino móvil.

espora: célula que sirve para la reproducción asexual.

esporangio (griego: sporos = germen + angeion = envase): contenedor con una pared celular externa y un corazón de células que dan lugar a esporas.

esporofilo (griego: sporos = germen, espeora + phyllon = hoja): hoja fértil que lleva uno o más esporangios. Las plantas heterospóricas habitualmente tienen microsporofilos especializados que producen (micro-)esporas masculinas y megasporofilos productores de (mega-)esporas femeninas.

esporofito (sporos = germen, espora + phyton = planta): literalmente “la planta que produce esporas”; la generación diploide del ciclo de vida de las plantas que produce esporas asexuales diploides que dan lugar a gametofitos haploides.

estambre (latín: stamen = hilo): el microsporofilo de las angiospermas que consiste en un filamento estéril que sostiene en su ápice la antera fértil; cada antera consiste de cuatro sacos polínicos (microsporangios) conteniendo los granos de polen (micrósporas).

estigma (griego: mancha, cicatriz): el extremo superior de un carpelo capacitado para recibir los granos de polen; el estigma está normalmente elevado por encima del ovario por un estilo.

estilo (griego: stylos = columna, pilar): en las angiospermas, la porción elongada de un carpelo o pistilo que conecta el estigma y el ovario. A través del estilo los tubos polínicos crecen hacia abajo en busca del ovario.

exostoma (griego: exo = afuera + stoma = boca, la “boca exterior”): en un óvulo de angiosperma bitégminico, la apertura micropilar del integumento exterior.

familia: uno de las unidades principales en el sistema jerárquico de la clasificación taxonómica de los organismos vivos. Las unidades de clasificación más importantes son (en orden descendente) clase, orden, familia, género y especie.

filamento (latín: filum = hilo, cuerda): el tallo o filamento de un estambre.

flagelo (latín: flagellum = látilo pequeño): cada una de las proyecciones en forma de hilo que capacitan a las células para moverse.

flor: un eje reproductivo corto con crecimiento determinado que presenta al menos uno de los órganos sexuales reproductivos (masculino o femenino). Esta definición de flor se aplica a las estructuras reproductivas tanto de angiospermas (plantas con flores) como de gimnospermas.

flósculo (latín: diminutivo de flor): parte de la inflorescencia de las gramíneas (espiguilla) formada por la bráctea inferior y superior (lema y pálea) típicamente encerrando una sola flor. El término flósculo es también aplicado algunas veces a las flores de las Cyperaceae y Asteraceae.

folículo (latín: folliculus = bolsa pequeña, diminutivo de follis = fuego): un fruto o frutículo derivado de un solo carpelo dehiscente a lo largo de una sutura (usualmente ventral), e.g. los frutículos de la calta (*Caltha palustris*, Ranunculaceae).

frugívoro (latín: frug- = fruto + vorare = tragar): animales que comen frutos.

frutícola: una unidad separada de dispersión de un fruto que puede ser (1) un carpelo o mitad de un carpelo de un fruto esquizocárpico maduro, (2) un solo carpelo de un fruto múltiple maduro, o (3) un ovario multicarpelar maduro de un fruto compuesto.

fruto antocárpico: ver antocarpo.

fruto compuesto: un fruto derivado de más de una flor. La mayoría de los libros de texto modernos le atribuyen el significado de fruto múltiple, un término que debería, sin embargo, ser usado para los frutos que se desarrollan de flores con gineceo apocárpico; ver también la explicación bajo fruto múltiple.

fruto esquizocárpico (latín moderno, del griego: skhizo-, de skhizein = dividir + karpos = fruto): fruto en que los carpelos están parcial o completamente unidos al momento de la polinización pero se separan en la madurez en sus constituyentes carpelares, algunas veces se dividen en mericarpios, cada uno funcionando como una unidad de dispersión de una semilla.

fruto múltiple: un fruto que se desarrolla de un gineceo apocárpico. La mayoría de los autores modernos aplican este término al fruto derivado de más de una flor (fruto compuesto) y llaman a los frutos desarrollados de un gineceo apocárpico “frutos agregados”. Sin embargo, “fruto agregado” es históricamente sinónimo de “fruto compuesto”, ambos definidos como frutos formados por más de una flor (Spjut and Thieret 1989). Spjut y Thieret rastrearon la confusión hasta Lindley (1832) quien revirtió los significados de agregado y múltiple tal como fueron definidos por De Candolle (1813). Generalmente, los libros de texto ingleses han adoptado los errores de Lindley, mientras los libros de texto no ingleses han seguido las definiciones de De Candolle, o han empleado otros términos relacionados. Para evitar más confusión entre agregado y múltiple, Spjut y Thieret recomendaron que el término “fruto compuesto” sea adoptado en vez del término “fruto agregado” para designar los frutos compuestos de más de una flor, y que el significado original y correcto de fruto múltiple sea mantenido. La distinción entre frutos múltiples y frutos compuestos fue primero establecida por Gartner (1788), pero fue planteada más claramente por Link (1798).

fruto simple: fruto que se desarrolla a partir de una flor con un solo pistilo; un pistilo puede tener un solo carpelo o varios carpelos unidos.

funículo (latín: funiculus = cuerda delgada): el tallo por el cual un óvulo o semilla está conectado a la placenta en el ovario. Los funículos actúan como un cordón umbilical, suministrando al óvulo y a la semilla en desarrollo, el agua y los nutrientes de la planta madre.

gameto (griego: gametes = cónyuge): células germinales masculinas o femeninas haploides. Los gametos masculinos y femeninos se fusionan en la copulación. En contraste con las esporas, los gametos pueden dar lugar a un nuevo individuo o generación después de fusionarse con un gameto del sexo opuesto.

gametofito (griego: gametes = cónyuge + phyton = planta): la generación, generalmente haploide, del ciclo de vida de una planta que produce gametos. Son ejemplos el prótalo de los helechos o el megaprotalo (= gametofito femenino) y el grano de polen germinado (=microprotalo = gametofito masculino) de las plantas con semillas.

geocarpiá (griego: geo = tierra + karpos = fruto): una condición en las plantas cuyos frutos se maduran bajo tierra, e.g. el cacahuate (*Arachis hypogaea*, Fabaceae).

germoplasma: término general referido a las células o a las estructuras reproductivas sexuales y asexuales (e.g. semillas) de las cuales pueden regenerarse nuevas plantas.

gimnospermas (griego: gymnos = desnudo + sperma = semilla): grupo heterogéneo de plantas con semillas que presentan sus óvulos en megasporofilos abiertos (o en escamas seminíferas en las coníferas) y no en megasporofilos cerrados (= carpelos) como en el caso de las angiospermas. Las gimnospermas comprenden tres grupos lejanamente emparentados: coníferas (8 familias, 69 géneros, 630 especies), cícadas (3 familias, 11 géneros, 292 especies) y Gnetales (3 familias, 3 géneros, 95 especies).

gineceo (griego: gyne = mujer + oikos = casa): todos los carpelos de una flor, independientemente de si están unidos o separados.

gineceo apocárpico (griego: apo = separado de + karpos = fruto): gineceo (las partes femeninas de una flor) que consiste de dos o más carpelos separados, cada carpelo formando un pistilo individual.

gineceo sincárpico (griego: syn = junto + karpos = fruto y gyne = mujer + oikos = casa): literalmente “una casa de mujeres conjunta”, gineceo formado de dos o más carpelos unidos.

ginoforo (griego: gyne = femenino, mujer + phorein = llevar): alargamiento del eje floral en forma de tallito que eleva el gineceo por encima del punto de inserción de los sépalos, pétalos y anteras.

gnetales: grupo heterogéneo de gimnospermas que comprende solo tres familias con tres géneros (*Gnetum*, *Ephedra*, *Welwitschia*) y un total de 95 especies.

gota de polinización: gota de líquido secretada por el micrópilo de muchas gimnospermas como un medio para colectar polen. La gota de polinización es finalmente reabsorbida y el polen capturado es succionado a la cámara de polen.

haustorio (latín moderno, del latín clásico: haustus = absorción): término general para referirse a los órganos absorbentes que funcionan como succionadores para proveer a la planta u hongo o a un órgano específico de agua y/o nutrientes (e.g. un retiro de un tallo, raíz, hifa, etc.), principalmente aplicado a la estructura especializada con la cual las parásitas absorben agua y nutrientes de sus plantas hospederas. Los haustorios pueden también ser formados por el suspensor, las sinérgidas, las células antípodas o el endosperma en las semillas en desarrollo para facilitar la absorción de nutrientes de los tejidos adyacentes.

hermafrodita: un individuo o estructura que presenta ambos órganos reproductivos, masculino y femenino, e.g. una flor bisexual tiene tanto estambres fértiles como carpelos. En la mitología griega Hermafrodito era el nombre del apuesto hijo de Hermes y Afrodita, quien se unió a la ninfa Salmacis formando un solo cuerpo – mitad hombre, mitad mujer.

heterosporia (griego: heteros = diferente, de otro tipo + sporus = germen, espora): producción de dos tipos de esporas que difieren con respecto a su tamaño y diferenciación sexual. Las esporas femeninas, más grandes, son llamadas megásporas y las masculinas, más pequeñas, son llamadas micrósporas.

higrocasia (griego: hygros = mojado, húmedo + chasis = grieta, garganta): producción de cápsulas higroscópicamente dehiscentes que se abren solo cuando están humedecidas (y a menudo cierran de nuevo cuando se secan), e.g. las cápsulas de muchas Aizoaceae suculentas.

higrocástico: ver higrocasia.

hilo (latín: hilum = cosa pequeña, minucia): en una semilla, el punto de fijación del funículo o (si el funículo está ausente) de la placenta. El significado actual se origina de la creencia de que la palabra en latín originalmente significaba “algo que se adhiere a una alubia”.

hipocotilo (griego: hypo = debajo + cotyledon): el eje del embrión delimitado por la radícula en un extremo y por el punto de inserción de los cotiledones en el otro. El nombre alude a la posición del corto tallo debajo de los cotiledones.

indusio (griego: endusis = vestido): en los helechos, una excrescencia membranosa de la epidermis de la hoja que cubre los soros (racimos de esporangios).

inflorescencia: parte de una planta que lleva un grupo de flores (como en los lirios) o estructuras altamente condensadas y diferenciadas parecidas a una flor individual como en la familia del girasol (Asteraceae).

integumento (latín: integumentum = cubierta, cobija): capa que envuelve el

megasporangio (nucela) de las plantas con semillas. En las gimnospermas la nucela está cubierta por uno (cícadas, coníferas), dos (*Epheda, Welwitschia*) o tres (*Gnetum*) integumentos; las angiospermas tienen uno o dos integumentos.

Jurásico: periodo de tiempo geológico comprendido entre 142 y 206 millones de años antes del presente.

lagenostoma (griego: lagenos = frasco, botella + stoma = boca): las estructuras colectoras de polen en forma de embudo en el ápice de los óvulos de las plantas con semillas primigenias (pteridospermas).

Lepidodendron (griego: lepis = escama + dendron = árbol): árbol gigante relacionado con las licopodiales del periodo del Carbonífero.

licopodiales: término común que agrupa los miembros de Lycophyta, un grupo de plantas vasculares sin semillas productoras de esporas. En el Carbonífero (hace 354-290 millones de años) plantas árborescentes de este grupo, como *Lepidodendron* y *Sigillaria*, junto con parentes de *Equisetum* (cola de caballo), eran los principales componentes de los bosques gigantes que prosperaron en los extensos pantanos que ocupaban grandes áreas del planeta. Hoy los licopodiales están representados por alrededor de 1.280 especies de plantas herbáceas tales como licopodios (*Lycopodium* spp.), selaginelas (*Selaginella* spp.) y los isoetes acuáticos (*Isoetes* spp.).

lóculo (latín: loculus = lugar pequeño, diminutivo de locus = lugar): la cavidad de un carpelo que contiene la semilla.

megagametofito (griego: megas = grande + gametes = cónyuge + phytion = planta): prótalo femenino desarrollado a partir de la megáspora y productor los gametos femeninos (ovocélulas). El megagametofito de las gimnospermas da lugar a los arquegonios y proporciona el tejido nutricio de la semilla, en las angiospermas el homólogo del megagametofito es el saco embrionario.

megáspora (griego: megas = grande + espota = germen): la spora más grande producida por plantas heterospóricas la cual da lugar a un gametofito femenino.

megáspora funcional: de las cuatro megásporas resultantes de la meiosis de la célula madre de la megáspora solo una, la megáspora funcional, sobrevive para dar lugar al saco embrionario; las tres megásporas restantes son abortadas.

megasporangio (griego: megas = grande + sporos = germen, espota + angeion = vaso, envase pequeño): el órgano de un esporofito que produce las megásporas femeninas. El término se aplica normalmente a las criptógamas, mientras la estructura homóloga en las plantas con semillas es llamada nucela.

megasporocito (griego: megas = grande + sporos = germen, espota + kytos = vaso): célula madre de la megáspora.

megasporofilo (griego: megas = grande + espota = germen, espota + phyllon = hoja): hoja fértil especializada productora de megasporangios con esporas femeninas, e.g. los carpelos que contienen los óvulos de las angiospermas.

meiosis (griego: meiosis = disminución, reducción, de meiou = disminuir, reducir): un tipo de división nuclear que resulta en núcleos hermanos, cada uno conteniendo la mitad del número de cromosomas del padre, e.g. el número de cromosomas es reducido de diploide a haploide. La meiosis se completa tras dos divisiones celulares consecutivas, de tal manera que una célula diploide da lugar a cuatro células haploides.

mesocarpio (griego: mesos = medio + karpos = fruto): la capa carnosa intermedia de la pared del fruto (pericarpio).

micotrófico (griego: mycos = hongo + trophos = alimentador): referido a las plantas que viven en simbiosis con hongos.

microgametofito (griego: megas = grande + gametes = cónyuges + phytion = planta): prótalo masculino desarrollado a partir de una micróspora y que producirá los gametos masculinos (esperma). El microgametofito de las criptógamas da lugar a unos órganos especiales (anterídios) que producen gametos masculinos. En las plantas con semillas los microgametofitos están fuertemente reducidos (representados por los granos de polen germinados) y no producen anterídios, sino núcleos espermáticos.

micrómetro (griego: mikros): una millonésima de un metro (una milésima de un milímetro), abreviado μm .

micrópilo (griego: mikros = pequeño + pyle = puerta): la abertura del (de los) integumento(s) en el ápice del óvulo o semilla, normalmente actúa como un pasaje para el tubo polínico en su camino al saco embrionario. El micrópilo está formado por uno o ambos integumentos, el exterior produce el exostoma y el interior el endostoma.

microscopio electrónico de barrido: instrumento científico que produce imágenes de objetos muy pequeños a una resolución extremadamente alta por medio del uso de electrones que son reflejados de la superficie del espécimen.

micróspora (griego: mikros = pequeño + sporos = germen, espota): la spora más pequeña formada por una planta heterospórica que da lugar a un gametofito masculino.

microsporangio (griego: mikros = pequeño + sporos = germen + angeion = vaso): el órgano de un esporofito que produce las micrósporas masculinas. El término es normalmente aplicado a criptógamas, mientras la estructura homóloga en las plantas con semillas es llamado saco polínico.

microsporocito: célula madre de la micróspora.

mirmechoria (griego: myrmex = hormiga + chorein = deambular, dispersar): dispersión de frutos y semillas por hormigas.

microsporofilo (griego: mikros = pequeño + sporos = germen, espota + phyllon = hoja): hoja fértil especializada productora de microsporangios con esporas masculinas, e.g. los estambres que producen el polen en las angiospermas.

mitosis (griego: mitos = hilo de la urdimbre + sufijo latino: -osis): el típico proceso de división celular durante el cual una célula se divide en dos células hijas genéticamente idénticas (contrario a la meiosis durante la cual el número de cromosomas en cada célula hija se reduce a la mitad).

monocotiledóneas: griego: monos = uno + cotyledon): uno de los dos grandes grupos de angiospermas diferenciado por la presencia de una sola hoja (cotiledón) en el embrión. Otras características típicas de las monocotiledóneas son la venación paralela, los órganos florales en grupos de tres, haces vasculares dispersos, una raíz primaria rudimentaria que es remplazada tempranamente por raíces laterales adventicias (e.g. raíces formadas por el tallo), y la carencia de engrosamiento secundario, y es la razón de que la mayoría de las monocotiledóneas sean plantas herbáceas.

monoecia (griego: monos = uno + oikos = casa): (1) la formación de los órganos sexuales masculinos y femeninos en el mismo gametofito (e.g. en muchos musgos y helechos), (2) en plantas con semillas, la formación de las flores masculinas y femeninas en el mismo individuo.

monóico: ver monoecia.

morfolología (griego: morphe = forma, logos = palabra, discurso): el estudio de la forma en el sentido más amplio pero principalmente restringido a la estructura externa de un organismo, en contraste con la anatomía que se refiere a la estructura interna de un organismo.

nucela (latín: nucellus = nuez pequeña): el megasporangio de las plantas con semillas.

núcleo (latín: nucleus or nucleus = corazón, núcleo, de nucula = nuez pequeña): compartimiento de una célula en el cual está localizada su información genética.

núcleo espermático: el gameto masculino, extremadamente reducido e inmóvil, de las coníferas y angiospermas.

núcleos polares: los dos núcleos en la célula central del saco embrionario de las angiospermas.

nuez: fruto seco, indehiscente y normalmente de una sola semilla.

ornitocoria (griego: ornis = ave + chorein = dispersar, deambular): dispersión de frutos y semillas por aves.

ovario (latín moderno: ovarium = un lugar o dispositivo que contiene huevos): la parte agrandada, normalmente inferior, del pistilo que contiene los óvulos.

óvulo (latín moderno: ovulum = huevo pequeño): el integumento del megasporangio de las plantas con semillas.

óvulo bitégmico: óvulo cubierto por dos envolturas (integumentos) separadas.

óvulos unitégmáticos: óvulos en los cuales la nucela está cubierta por un solo integumento.

Pangea: el antiguo supercontinente en el cual todos los continentes de la tierra estuvieron una vez unidos antes de ser separados por la deriva continental.

papus (latín: pappus = hombre viejo, del griego: pappos = abuelo, viejo, barba de hombre viejo): cerdas, aristas, pelos o escamas que se desarrollan en el margen superior del fruto de las Asteraceae, posiblemente representando un cáliz reducido. Un papus es a menudo una adaptación para la dispersión del fruto (cipsela) por el viento, e.g. diente de león (*Taraxacum officinale*), salsifis de los prados (*Tragopogon pratensis*).

partenogénesis (griego: parthenos = virgen + griego: genesis = nacimiento, comienzo): forma de reproducción sexual donde una ovocélula se convierte en un embrión sin ser fertilizada previamente por un gameto masculino. La partenogénesis es normalmente el resultado de una meiosis anormal que da lugar a un núcleo hueco sin reducción del número de cromosomas (e.g. en el diente de león, *Taraxacum officinale*, Asteraceae).

perianto (griego: peri = alrededor; anthos = flor): la envoltura floral que está claramente diferenciada en cáliz (vertículo externo del perianto) y corola (vertículo interno del perianto).

pericarpio (latín moderno: pericarpum, del griego: peri = alrededor + karpos = fruto): la pared del ovario en su estado de fruto. El pericarpio puede ser homogéneo (como en las bayas) o diferenciado en tres capas (como en las drupas) llamadas epicarpio, mesocarpio y endocarpio.

perisperma (griego: peri = alrededor + spermatos = semilla): el tejido de almacenamiento diploide de las semillas de las angiospermas, derivado de la nucela. El nombre griego alude al embrión que se dobla alrededor del centro de almacenamiento de la nucela como en las semillas de la familia del amaranto (Amaranthaceae) y la familia del clavel (Caryophyllaceae).

Pérímico: periodo de tiempo geológico que data de 248-290 millones de años antes del presente.

pétalo (latín moderno: petalum, del griego petalon = hoja): en las flores donde el vertículo externo del perianto es diferente del interno, los elementos del vertículo interno de la envoltura floral son llamados pétalos. Todos los pétalos juntos forman la llamarilla y brillantemente coloreada corola de la flor.

pistilo (latín: pistillum = peste; aludiendo a la forma): un ovario individual con uno o más estilos y estigmas, compuesto de uno o más carpelos; introducido en 1700 por Tournefort, ahora reemplazado en gran medida por el término gineceo.

placenta (latín moderno: placenta = tarta plana, originalmente del griego plakoenta, acusativo de plakoeis = plano, relacionado a plax = cualquier cosa plana): región dentro del ovario donde se forman los óvulos y donde permanecen adheridos (usualmente por el funículo) a la planta madre hasta que las semillas maduran. El término fue adoptado para botánica de una estructura similar presente en los embriones de animales y humanos.

planta con flores: el significado difiere regionalmente dependiendo de la definición local de flor. En Europa continental comprende gimnospermas y angiospermas, en la América anglosajona y el Reino Unido se usa solo para las angiospermas. En un sentido científico estricto, "plantas con flores" está circunscripto por lo que se define como "antófito".

plantas con semillas: plantas que producen semillas; ver espermatófitos.

polen (latín para harina fina): las micrósporas de las plantas con semillas, capaces de germinar en o cerca del megasporangio para producir un microgametofito muy pequeño y fuertemente simplificado.

poliembrionía (griego: poly-, de polys = muchos + latín: embryo): la formación de múltiples embriones dentro de un óvulo. La poliembrionía puede alcanzarse a través de la formación de cigotos múltiples (en gimnospermas a través de la fertilización de varios aequagónios y un óvulo, e.g. Pinaceae), por medio de un cigoto se da lugar a más de un embrión (e.g. a través de la división longitudinal del proembrión en cuatro partes iguales en *Pinus* spp., Pinaceae), o por medio de la formación de embriones adventicios de células de la nucela (e.g. en *Citrus* spp., Rutaceae).

préóvulo: el óvulo de las primeras plantas con semillas (pteridospermas). En los préóculos el integumento todavía no forma una envoltura completa alrededor de la nucela. En su lugar eso consiste en varios lóbulos separados y espaciados que rodean la nucela como un cáliz, dejando el ápice de la misma visible. En su ápice expuesto la nucela de los préóculos poseía una abertura en forma de embudo en la punta, el lagenostoma. La función del lagenostoma era colectar granos de polen del aire y pasarlo a la cámara polínica inmediatamente debajo. Esta cámara polínica estaba situada exactamente arriba del área donde el megagametofito producía sus arquegonios. En su centro y al fondo estaba la columna central, una protrusión formada por tejido nucelar.

prepolen: polen fósil de gimnospermas que se supone producía espermatoides móviles, en lugar de efectuar la fertilización a través del tubo polínico. presión de turgencia (latín: turgere = inflar): la presión hidrostática dentro de la célula de una planta. La presión de turgencia proporciona el soporte mecánico para mantener las células de las plantas turgentes. Cuando la presión de turgencia cae, la planta empieza a marchitarse.

progénesis (latín: pro-: por [en el sentido de soporte] + griego: genesis = nacimiento, inicio): condición en la cual un organismo alcanza su madurez sexual cuando aún está en su estado juvenil (e.g. ciertos anfibios e insectos).

próstalo (griego: pro = antes, en frente + thallos = tallo): un gametofito pequeño haploide (masculino, femenino o hermafrodita). Los próstalos están bien desarrollados en algas, musgos, helechos y sus relacionados, y en algunas angiospermas. Un próstalo se desarrolla de una espora haploide y produce anterídios o arquegonios, o ambos. En las angiospermas los gametofitos femeninos y masculinos están muy reducidos (no tienen más la función de anterídios o arquegonios) con el tubo polínico y el saco embrionario actuando como homólogos del microgametofito y megagametofito, respectivamente.

pseudocarpo (griego: pseudos = falso, mentira; de pseudein = mentir + karpos = fruto): significa "fruto falso"; un término usado en los libros de texto modernos para denotar un fruto en el cual no solo participa el gineceo sino también otras partes florales. El término correcto para estos frutos es antocarpo.

pteridospermas (griego: pteris = helecho + spermato = semilla): grupo fósil de gimnospermas que se parece superficialmente a los helechos, por lo que son también llamados "helechos con semilla".

radícula (latín: radicula = pequeña raíz): en un embrión, la parte basal del eje de la raíz del hipocótilo que produce el primer sistema radical de las plántulas jóvenes, a menudo también llamado "raíz embrionaria".

rafe (griego: rafe = costura, sutura, de rhaptein = coser): área de la cubierta de la semilla en la que la continuación del haz vascular funicular se extiende desde el hilo hasta la chalaza. El rafe es más largo en las semillas anátridas, más corto en las moderadamente campilotropas y está totalmente ausente en las semillas fuertemente campilotropas y en las átridas.

saco embrionario: el gametofito femenino (megagametofito) de las angiospermas. El saco embrionario se desarrolla de la megáspora funcional normalmente a través de tres divisiones mitóticas, produciendo un total de ocho núcleos distribuidos sobre siete células: un aparato embrionario compuesto de la ovocélula y dos sinérgidas, tres células antipodas y una célula central binucleada.

saco polínico: el microsporangio de las angiospermas. Una antera típica lleva cuatro sacos polínicos.

sámara (nombre latino para el fruto del olmo): nuez alada.

sarcotesta (griego: sarko = carne + latín: testa = cáscara): cubierta seminal carnosa.

semilla: el órgano de las plantas con semillas (espermatofitos) que encierran el embrión junto con el tejido nutricio dentro de una cubierta seminal protectora. Las semillas se desarrollan de los megasporangios integumentados (óvulos), los órganos que definen a las plantas con semillas.

sépalo (latín moderno: sepalum, una palabra inventada, tal vez una mezcla de latín: petalum y griego: skepe = cubierta, cobija): en flores donde el verticilo exterior del perianto es diferente del verticilo interior, los elementos del verticilo exterior son denominados sépalos. Todos los sépalos juntos forman el cáliz, generalmente verde e inconspícuo, de una flor.

septo (latín: dissepimentum = pared, división): partición dentro de un ovario.

serotina (latín: serotinus = llegando tarde, de sero = a una hora tardía, de serus = tarde): tarde en el desarrollo o floración; en el contexto de las semillas serótinas se refiere a la condición en plantas que mantienen un "banco de semillas aéreo" al retener sus frutos y semillas largo tiempo después de que han madurado. Es una adaptación a hábitats propensos al fuego: los frutos de plantas serótinas liberan sus semillas tras una exposición al calor.

sigillaria (latín: sigillum = sello): grupo de plantas arborescentes gigantes relacionadas con las licopodiales del periodo Carbonífero. Ver también licopodiales.

sinérgidas (griego: synergos = trabajando juntos): las dos células flanqueando la ovocélula en el saco embrionario de las angiospermas; las sinérgidas fueron concebidas como dos células que trabajan juntas para dar soporte a la ovocélula.

soro (latín moderno: sorus, del griego soros = montón): un grupo o racimo de esporangios en la parte inferior de los frondes de los helechos.

suspensor (latín: suspender = suspender; de sub- = bajo, de abajo + pendere = colgar): en las plantas con semillas, el órgano que se desarrolla del cigoto principalmente por división celular transversal para formar un órgano como un tallo, el cual sostiene al embrión en su punta.

sutura (latín: sutura): línea que marca la unión o fusión de órganos, algunas veces representando líneas preformadas de dehisencia a lo largo de las cuales, por ejemplo, un carpelo de un fruto dehiscente se abre; la sutura dorsal de un carpelo usualmente coincide con el haz vascular central del carpelo, la sutura ventral normalmente coincide con la línea de fusión de los márgenes de los carpelos.

triásico: periodo de tiempo geológico comprendido entre 206-248 millones de años antes del presente

tubo polínico: estructura tubular formada por la germinación del grano de polen. En las cíadas y el *Ginkgo* el tubo polínico libera los espermatozooides móviles directamente en la cámara de polen donde estos nadan para alcanzar los arqueogonios. En las coníferas y angiospermas, el tubo polínico transporta los núcleos espermáticos directo a las ovocélulas.

zocoaria (griego: zoom = animal + chorein = dispersar, deambular): dispersión de frutos y semillas por animales.

Bresinsky, A., *Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten*, Bibliotheca Botanica, 126, 1-54, 1963.

Brouwer, W. y Stählin, S.A., *Handbuch der Samenkunde*, nº 2. Auflage. DLG Verlag, Frankfurt, 1975.

Burgt, X. M. van der, "Explosive seed dispersal of the rainforest tree *Tetraberlinia moreliana* (Leguminosae – Caesalpiniodeae)" en *Gabon. Journal of Ecology*, nº 13, 145-151, 1997.

Burrows, E. (1975) "Wind-borne seed and fruit movement". *New Phytologist* 75: 405-418.

Camus, J. M., Jermy, A. C. y Thomas, B. A., *A World of Ferns. Natural History*, Museum Publications, Londres, 1991.

Candolle, A. P., *Théorie élémentaire de la botanique*, Déterville, París, 1813.

Cook, C. D. K., "Seed-dispersal of *Nymphaeoides peltata* (S.G. Gmelin) O. Kuntze (Menyanthaceae)", *Aquatic Botany*, nº 37, 325-340, 1990.

Corner, E. J. H., *The seeds of Dicotyledons*, Cambridge University Press, Cambridge, 1976.

Fenner, M. y Thompson, K., *The ecology of seeds*, Cambridge University Press, Cambridge, 2005.

Gaertner, J., *De fructibus et seminibus plantarum*, 4 vols, Academiae Carolinae, Stuttgart, 1788, 1790-1792.

Govaerts, R., *How many species of seed plants are there?*, Taxon 50, 1.085-1.090, 2001.

Gunn, C. R. y Dennis, J.V., *World guide to tropical drift seeds and fruits*, Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 1999.

Harper, J. L., Lovell, P. H. y Moore, K. G., "The shapes and sizes of seeds", *Annual Review of Ecology and Systematics*, nº 1, 237-356, 1970.

Harrington, J. F., "Seed storage and longevity", *Seed Biology*, nº 3, 145-245, 1972.

Heywood, V. H. (ed.), *Flowering Plants of the World*, Oxford University Press, Oxford, Londres, Melbourne, 1978.

Howe, H. F. y Smallwood, J., "Ecology of seed dispersal", *Annual Review of Ecology and Systematics*, nº 13, 201-228, 1982.

Jeffrey, C., *Biological Nomenclature*, tercera ed., Systematics Association, Edward Arnold, Londres, 1989.

Jones, D. L., *Cycads of the world*, segunda ed., Reed New Holland Publishers, Sidney, Auckland, Londres, Ciudad del Cabo, 2002.

Kenrick, P. y Davis, P., *Fossil plants*, Natural History Museum, Londres, Reino Unido, 2004.

Kerner von Marilaun, A. y Oliver, F.W., *The Natural History of Plants*, vols. II, The Gresham Publishing Company, Londres, 1903.

Kuijt, J., *The biology of parasitic flowering plants*, University of California Press, Berkeley, 1969.

Leins, P., *Blüte und Frucht*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Berlin, 2000.

Lindley, J., *An introduction to botany*, Longman, Rees, Orme, Brown, Green and Longmans, Londres, 1832.

Link, H. F., *Philosophiae botanicae novae*, C. Dieterich, Göttingen, 1798.

Loewer, P., *Seeds – the definitive guide to growing, history and lore*, Timber Press, Portland, Cambridge, 2005.

Mabberley, D.J., *The plant-book*, Cambridge University Press, Cambridge, 1987.

Martin, A. C., *The comparative internal morphology of seeds*, American Midland Naturalist, 36, 513-660, 1997.

Matlack, G. R., *Diaspora size, shape, and fall behaviour in wind-dispersed plant species*, *American Journal of Botany*, nº 74, 1150-1160, 1946.

Netolitzky, F., *Anatomie der Angiospermen-Samen*, Berlin, Gebrüder Borntraeger (en, Linsbauer, K. (ed.), *Handbuch der Pflanzenanatomie*, II, Abt., 2. Teil, Band 10), 1926.

Perry, E. L. y Dennis, J.V., *Sea-beans from the tropics – a collector's guide to sea-beans and other tropical drift on Atlantic shores*, Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 2003.

Pijl, L. van der, *Principles of dispersal in higher plants*, tercera ed., Springer, Berlin, Heidelberg, Nueva York, 1982.

Priestley, D. A., *Seed aging*, Cornell University, Ithaca, 1986.

Rauh, W., Barthlott, W. y Ehler, N., *Morphologie und Funktion der Testa staubförmiger Flugsamen*. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, nº 96, 353-374, 1975.

Raven, P. H., Evert, R. F. y Eichhorn, S. E., *Biology of plants*, W. H. Freeman, Nueva York, 1999.

Rheeede van Oudtshoorn, K. van y Rooyen, M. W. van, *Dispersal biology of desert plants. Adaptations of Desert Organisms*, Springer-Verlag, Berlin, 1999.

Roth, I., *Fruits of angiosperms*, Gebrüder Borntraeger, Berlín y Stuttgart, 1977.

Sernander, R., *Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren*. Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar 41, 1-410, 1906.

Shen-Miller, J., Mudgett, M. B., Schopf, J. W., Clarke, S. y Berger R., "Exceptional seed longevity and robust growth: ancient Sacred Lotus from China", *American Journal of Botany*, nº 82: 1367-1380, 1995.

Sorensen, A. E., "Seed dispersal by adhesion", *Annual Review of Ecology and*

Systematics, nº 17, 443-463, 1986.

Spjut, R. W., "A systematic treatment of fruit types", *Memoirs of the New York Botanic Garden*, nº 70, 1-182, 1994.

Spjut, R. W. y Thieret, J. W., "Confusion between multiple and aggregate fruits", *Botanical Reviews*, nº 55, 53-72, 1989.

Stearn, W.T., *Botanical Latin*, David & Charles, Devon, 1992.

Stuppy, W. y Kesseler, R., *Fruit – Edible, Inedible, Incredible*, Papadakis Publisher, Londres, 2008.

Stützel, T. y Röwekamp, I., "Bestäubungsbiologie bei Nacktsamern (Gymnospermen)" en, Zizka, G. y Schneckenburger, S. (eds.) *Blütenökologie – faszinierendes Miteinander von Pflanzen und Tieren. Kleine Senckenberg-Reihe*, nº 33 – *Palmengarten Sonderheft*, nº 31, 1999.

Takhtajan (Takhtadzhyan), A. (ed.), *Anatomia Seminum Comparativa*. vol. 1-6, Nauka, Leningrad, 1985, 1988, 1991, 1992, 1996, 2000.

Ulbrich, E., *Deutsche Myrmekochoren; Beobachtungen über die Verbreitung heimischer Pflanzen durch Ameisen*, Fischer, Leipzig y Berlín, 1919.

Ulbrich, E., *Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie)*, Springer, Berlin, Heidelberg, Nueva York, 1928.

Wasserthal, L. T., "The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of the extremely long spurs by pollinator shift", *Botanica Acta* 110, 1-17, 1997.

Werker, E., "Seed anatomy", *Encyclopedia of plant anatomy*, vol. 10, part 3, Spezieller Teil), Gebrüder Borntraeger, Berlín, Stuttgart, 1997.

ARQUITECTURA

Adam, H. C., *Karl Blossfeldt*, Prestel, Múnich, 1999.

Aldersly-Williams, H., *Zoomorphic – New Animal Architecture*, Laurence King, Londres, 2003.

Diffey, T. J., "Natural Beauty without metaphysics", *Landscape, natural beauty and the arts*, Cambridge University Press, Cambridge, 1993.

Ede, S., *Strange and Charmed. Calouste Gulbenkian Foundation*, Londres, 2000.

Fairington, M., *Dead or Alive, Natural History Painting*, Black Dog Publishing, Londres, 2002.

Frankel, F., *Envisioning Science, The Design and Craft of the Science Image*, MIT Press, Cambridge MA, 2002.

Gamwell, L., *Exploring the Invisible, Art Science and the Spiritual*, Princeton University Press, Princeton NJ, 2002.

Haeckel, E., *Art Forms in Nature*, Prestel, Múnich, 1904.

Kemp, M., *Visualizations, the Nature Book of Art and Science*, Oxford University Press, Oxford, 2000.

Kesseler, R., *Pollinate*, Grizedale Arts and The Wordsworth Trust, Cumbria, 2001.

Lethaby, W. R., *Form in Civilization, Collected essays on Art & Labour*, Oxford University Press, Londres, 1922.

Martin, G. y Laoc, R., *Macrophotography, learning from a master*, Abrams, New York, 2002.

Portoghesi, P., *Nature and Architecture*, Skira Editore, Milán, 2000.

Stafford, B. M., *Artful Science, Enlightenment, Entertainment and the Eclipse of the Visual Image*, MIT Press, Cambridge MA, 1994.

Stafford, B. M., *Good Looking, Essays on the Virtue of Images*, MIT Press, Cambridge MA, 1996.

Thomas, A., *The Beauty of Another Order, Photography in Science*, Yale University Press, New Haven, 1997.

Thompson, D'Arcy, *On Growth and Form*, 1917, repr., Cambridge University Press

Walter Lack, H., 2001, *Garden Eden*, Taschen, Colonia.

BIBLIOGRAFÍA

SEMITAS Y BOTÁNICA

- Arditti, J. y Abdul Karim Abdul Ghani, "Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications", *Tansley Review*, nº 110, *New Phytologist*, nº 145, 367-421, 2000.
- Armstrong, W. P., "A nonprofit natural history textbook dedicated to little-known facts and trivia about natural history subjects", www.waynes-word.com.
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M., *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, Academic Press, San Diego, 1998.
- Bailey, J. (ed.), *The Penguin Dictionary of Plant Sciences*, segunda ed., Penguin Books, Londres, 1999.
- Barthlott, W. y Ziegler, B., *Mikromorphologie der Samenschalen als systematisches Merkmal bei Orchideen*. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 94, 267-27, 1981.
- Bateman, R. M. y DiMichele, W., "Heterospory: the most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom", *Botanical Review*, nº 69, 345-417, 1994.
- Beattie, A. J., *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985.
- Beck, C. B. (ed.), *Origin and early evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, Nueva York, 1988.
- Beer, J. G., *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen*, Viena, 1863.
- Boesewinkel, F. D. y Bouman, F., "The seed: structure", en Johri, B. M. (ed.), *Embryology of angiosperms*, Springer Verlag, Heidelberg, 1984.
- Bond, W. y Sillingsby, P., "Collapse of an ant-plant mutualism: the argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae", *Ecology*, nº 65, 1.031-1.037, 1984.
- Bouman, F., "The ovule" en Johri, J. B. (ed.), *Embryology of the angiosperms*, Springer Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, Tokio, 1984.
- Bouman, F., Boesewinkel, D., Bregman, R., Devente, N. y Oostermeijer, G., *Verspreiding van zaden*, KNNV Uitgeverij, Utrecht, 2000.

ÍNDICE DE PLANTAS ILUSTRADAS

Familia	Nombre latino y autor	Nombre común	País
Fabaceae	<i>Abrus precatorius</i> L.	regaliz americano, 174	nativa de los trópicos del mundo
Malvaceae	<i>Abutilon angulatum</i> (Guill. y Perr.) Mast.	sin nombre común, 205	recolectada en Botswana
Malvaceae	<i>Abutilon pictum</i> cv.	abutilón, 204	cultivar
Fabaceae	<i>Acacia cyclops</i> A. Cunn. y G. Don	zarzo costero, 174	recolectada en el sudeste de Australia
Sapindaceae	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	acer blanco, 95	nativa de Europa y el oeste de Asia
Fabaceae	<i>Afzelia africana</i> Sm.	caobo africano, 150, 151	recolectada en Burkina Faso; nativa de África tropical
Caryophyllaceae	<i>Agrostemma githago</i> L.	neguilla, 230, 231	cult. Wakehurst Place; nativa del Mediterráneo
Malvaceae	<i>Alcea pallida</i> (Waldst. y Kit. ex Willd.) Waldst. y Kit.	malva pálida, 208, 209	nativa del centro y sudeste de Europa
Alliaceae	<i>Allium ampeloprasum</i> L.	puerro silvestre, 254, 255	nativa de Eurasia y norte de África
Asphodelaceae	<i>Aloe trachyticola</i> (H. Perrier) Reynolds	sin nombre común, 67	recolectada en Madagascar; nativa de Madagascar
Thelypteridaceae	<i>Amelanchier prolifera</i> (Retz.) Copel.	sin nombre común, 27	cult. Kew; nativa de los trópicos del Viejo Mundo
Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i> L.	muraje, 162	cult. Wakehurst Place; nativa de Europa pero ampliamente naturalizada
Fabaceae	<i>Anagallis foetida</i> L.	trébol hediondo, 68	recolectada en Arabia Saudita; nativa del Mediterráneo
Plantaginaceae	<i>Anarrhinum orientale</i> Benth.	sin nombre común, 124, 125	cult. Kew; nativa del Mediterráneo
Apiaceae	<i>Anethum graveolens</i> L.	eneldo, 83	nativa de Asia central
Orchidaceae	<i>Angraecum sesquipedale</i> Thouars	orquídea estrella de Madagascar, 52, 53	nativa de Madagascar
Plantaginaceae	<i>Antirrhinum coulterianum</i> Benth.	boca de dragón, 10	recolectada en California; nativa de California y México (Baja California)
Caryophyllaceae	<i>Arenaria franklinii</i> Douglas ex Hook.	arenaria de Franklin, 112, 113	recolectada en Idaho, EE UU; nativa de Norteamérica
Cactaceae	<i>Ariocarpus retusus</i> Scheidw.	chaute, 2, 3, 220, 221	nativa de México
Bignoniacae	<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill.	palo de agua, 96	recolectada en México; nativa de México y Nicaragua
Arecaceae	<i>Astrocarpum murumuru</i> Mart.	palmera muru-muru, 71	nativa de la Amazonía
Azollaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	helecho mosquito, 28	cult. Kew; nativa de todos los trópicos y regiones cálidas, naturalizada en Europa
Cactaceae	<i>Aztekium ritteri</i> Boed.	cacto azteca, 76	nativa de México
Lecythidaceae	<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.	nuez de Brasil, 89	nativa de Brasil
Acanthaceae	<i>Blepharis mitrata</i> C. B. Clarke	klapperbossie (afrikaans), 110, 111	recolectada en Sudáfrica; nativa del sur de África
Cactaceae	<i>Blossfeldia liliputiana</i> Werdern.	sin nombre común, 77	recolectada en Bolivia; nativa de Argentina y Bolivia
Fabaceae	<i>Brachystegia utilis</i> Hutch. y Burtt Davy	sin nombre común, 68	recolectada en Malawi; nativa de tropical África
Fabaceae	<i>Caesalpinia major</i> (Medik.) Dandy y Exell	perla de mar amarilla, 136	recolectada en Jamaica; nativa de los trópicos
Portulacaceae	<i>Calandrinia eremaea</i> Evar	verdolaga voluble, 200, 201	recolectada en el sur de Australia; nativa de Australia
Asteraceae	<i>Calendula officinalis</i> L.	caléndula, 210, 211	cult. Kew; origen sin nombre común
Raunculaceae	<i>Caltha palustris</i> L.	calta, 132	nativa de las regiones templadas del norte
Apiceae	<i>Carum carvi</i> L.	alcaravea, 82	nativa del Mediterráneo
Orobanchaceae	<i>Castilleja exserta</i> (A. Heller) T. I. Chuang y Heckard ssp. <i>latifolia</i> (S. Watson) T. I. Chuang y Heckard	sin nombre común, 1	recolectada en California, EE UU; nativa de Norteamérica
Orobanchaceae	<i>Castilleja flava</i> S. Watson		
Pinaceae	<i>Cedrus atlantica</i> (Endl.) Manetti ex Carrière	cedro del Atlas, 46	recolectada en Idaho, EE UU; nativa de Norteamérica
Asteraceae	<i>Centaurea cyanus</i> L.	aciano, 47, 144, 145	cult. Kew; nativa del norte de África
Fabaceae	<i>Centrolobium microchaete</i> (Mart. ex Benth.) Lima ex G. P. Lewis	tarara amarilla, 94	recolectada en el Reino Unido; nativa de Eurasia
Aizooeae	<i>Cephalophyllum loreum</i> (L.) Schwant.	sin nombre común, 133	nativa de Sudamérica
Apocynaceae	<i>Cerbera manghas</i> L.	cerbera de ojo rosado, 134	nativa de la Provincia del Cabo, Sudáfrica
Asteraceae	<i>Cichorium intybus</i> L.	achicoria común, 212, 213	nativa de las Seychelles en el Pacífico
Orobanchaceae	<i>Cistanche tubulosa</i> (Schenk) Hook. f.	jacinto del desierto, 120	recolectada en el Reino Unido; nativa de Eurasia
Ranunculaceae	<i>Clematis tangutica</i> (Maxim.) Korsh.	clemátide, 106	recolectada en Arabia Saudita, de donde es nativa
Capparaceae	<i>Cleome gynandra</i> L.	flor araña africana, 20	nativa de Norteamérica y Asia (China, India, Mongolia)
Capparaceae	<i>Cleome</i> L. sp.	flor araña, 178	recolectada en Burkina Faso; nativa de los trópicos del Viejo Mundo
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus Pohl</i> sp.	sin nombre común, 155	recolectada en Madagascar
Gyrostemonaceae	<i>Codonocarpus cotinifolius</i> (Desf.) F. Muell.	sin nombre común, 208, 209	fotografiada en el norte de México
Combretaceae	<i>Combretum zeyheri</i> Sond.	sin nombre común, 78	recolectada en Australia occidental; nativa de Australia
Ranunculaceae	<i>Consolida orientalis</i> (M. Gay ex Des Moul.) Schrödinger (syn. <i>Delphinium orientale</i> M. Gay ex Des Moul.)	consuelda, 99	nativa del sur de África
Crassulaceae	<i>Crassula pellucida</i> L.	sin nombre común, 196	cult. Kew; nativa del sur de Europa
Crassulaceae	<i>Crassula pellucida</i> ssp. <i>marginalis</i> Toelken	sin nombre común, 197	recolectada en Sudáfrica
Apiaceae	<i>Cuminum cyminum</i> L.	comino, 83	nativa de Sudáfrica (provincia oriental del Cabo)
Cycadaceae	<i>Cycas megacarpa</i> K. D. Hill	sin nombre común, 36	nativa del Mediterráneo
Cycadaceae	<i>Cycas revoluta</i> Thunb.	palma de sagú, 37	nativa de Queensland
Primulaceae	<i>Cyclamen gracuum</i> Link	pamporcino, 85	nativa de Japón
Plantaginaceae	<i>Cymbalaria muralis</i> P. Gaertn., B. Mey. y Scherb.	herba de campanario, 143, 144	cult. Kew, nativa de Grecia, Chipre y Turquía
Orchidaceae	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó	flor de cuco, 128, 129	recolectada en el Reino Unido; nativa de Europa y Norteamérica
Alismataceae	<i>Damasonium alisma</i> Mill.	fruto estrella, 162	recolectada en el Reino Unido; nativa de Europa
Sarcoceniacae	<i>Darlingtonia californica</i> Torr.	planta de jarra californiana, 102, 103	recolectada en el Reino Unido; nativa de Europa
Ranunculaceae	<i>Delphinium peregrinum</i> L.	espuela de caballero, 98, 182	nativa del oeste de EE UU
Ranunculaceae	<i>Delphinium requienii</i> DC.	espuela de caballero, 99	cult. Kew; nativa del Mediterráneo central y oriental
Plantaginaceae	<i>Digitalis purpurea</i> L.	dedalera, 12, 13	nativa del sur del Reino Unido, Córcega y Cerdeña
Dipterocarpaceae	<i>Dipterocarpus cornutus</i> Dyer	keruing gombang (Malayo), 91	recolectada en el Reino Unido; nativa del sudeste y centro-oeste de Europa
Dipterocarpaceae	<i>Dipterocarpus costulatus</i> Slooten	keruing bajan (Malayo), 90	nativa del sudeste Asiático
Winteraceae	<i>Dipterocarpus grandiflorus</i> (Blanco) Blanco	keruing belimbing (Malayo), 91	nativa del sudeste Asiático
Drosaceae	<i>Drimys winteri</i> J. R. Forst. y G. Forst.	canelo, 44, 45	cult. Wakehurst Place; nativa de México a Tierra del Fuego
Droseraceae	<i>Drosera capensis</i> L.	drosera del cabo, 117	nativa de Sudáfrica
Droseraceae	<i>Drosera capillaris</i> Poir.	sin nombre común, 238, 239	nativa del este de EE UU
Droseraceae	<i>Drosera cistiflora</i> L.	sin nombre común, 116	nativa de Sudáfrica, provincia occidental del Cabo
Droseraceae	<i>Drosera intermedia</i>	sin nombre común, 240, 241	recolectada en Bélgica
Dipterocarpaceae	<i>Drosera natalensis</i> Diels	drosera de Natal, 239	nativa de Sudáfrica, Mozambique y Madagascar
Dipterocarpaceae	<i>Dryobalanops aromatica</i> Gaertn.	kapur (Malayo), 90	nativa del sudeste Asiático
Dipterocarpaceae	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	helecho macho, 24, 25	recolectada en el Reino Unido; nativa de las regiones templadas del norte
Malvaceae	<i>Durio zibethinus</i> Murray	durio, durian, 154	Sudeste Asiático
Arecaceae	<i>Dypsis scottiana</i> (Becc.) Beentje y J. Dransf.	sin nombre común, 68	recolectada en Madagascar de donde es nativa
Zamiaceae	<i>Encephalartos inopinus</i> R. A. Dyer	sin nombre común, 180	nativa de Sudáfrica
Zamiaceae	<i>Encephalartos laevifolius</i> Stapf y Burtt Davy	sin nombre común, 35	nativa de Sudáfrica y Swaziland
Fabaceae	<i>Entada gigas</i> (L.) Fawc. y Rendle	corazón de mar, 136	nativa de América tropical y África
Ephedraceae	<i>Ephedra equisetina</i> Bunge	sin nombre común, 38	cult. Kew; nativa de China y Japón
Onagraceae	<i>Epilobium angustifolium</i> L.	adelilla, 108, 109	recolectada en el Reino Unido; nativa de las regiones templadas del norte
Ericaceae	<i>Erica cinerea</i> L.	brezo, 4	recolectada en el Reino Unido; nativa de Europa
Orchidaceae	<i>Eulophia alta</i> (L.) Fawc. y Rendle	sin nombre común, 22	nativa del sur de EE UU (Florida, Georgia), México; Centroamérica y Sudamérica; Antillas y África tropical
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia epithymoides</i> L.	sin nombre común, 139	popular planta de jardín; nativa del centro y este de Europa
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	lechetreza de girasol, 138	recolectada en el Reino Unido; nativa de Eurasia y del norte de África
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> L. sp.	lechetreza, 202	recolectada en el Libano
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia peplus</i> L.	lechetreznilla, 203	recolectada en el Reino Unido; nativa de Europa
Cupressaceae	<i>Fitzroya cupressoides</i> (Molina) I. M. Johnston	ciprés patagónico, 30	género monotípico del sur de Chile y Argentina
Commelinaceae	<i>Floscopa glomerata</i> (Willd. ex Schult. y Schult. f.) Hassk.	sin nombre común, 256	recolectada en Mali
Rubiaceae	<i>Gardenia thunbergia</i> Hiern	gardenia silvestre, 147	nativa de Sudáfrica

Ginkgoaceae	<i>Ginkgo biloba</i> L.	ginkgo, 38	nativa del este de China
Molluginaceae	<i>Glinus lotoides</i> L.	sin nombre común, 62	recolecida en Burkina Faso; ampliamente distribuida en regiones tropicales y cálidas
Aizoaceae	<i>Glottiphyllum oligocarpum</i> L. Bolus	sin nombre común, 189	nativa de la provincia occidental del Cabo, Sudáfrica
Boraginaceae	<i>Hackelia deflexa</i> var. <i>americana</i> (A. Gray) Fernald y I. M. Johnston	sin nombre común, 157	recolecida en Canadá
Boraginaceae	<i>Hackelia</i> sp.	sin nombre común, 156	fotografiada en las Montañas Davis, Texas, EE UU
Pedaliaceae	<i>Harpagophytum procumbens</i> D. C. ex Meisn.	garra del diablo, 159	nativa del sur de África y Madagascar
Malvaceae	<i>Hermannia</i> L. sp.	sin nombre común, 176	recolecida en la provincia de Limpopo, Sudáfrica
Malvaceae	<i>Hermannia muricata</i> Eckl. y Zeyh.	sin nombre común, 163	recolecida en Utah/Wyoming, EE UU; nativa de Norteamérica
Saxifragaceae	<i>Heuchera rubescens</i> Törn.	sin nombre común, 163	recolecida en el Reino Unido; nativa de Eurasia y norte de África
Asteraceae	<i>Hieracium pilosella</i> L.	vellosilla, 72, 73	nativa de Sudamérica y el Caribe
Euphorbiaceae	<i>Hura crepitans</i> L.	jabillo, 140, 175	nativa de África
Rubiaceae	<i>Hymenodictyon floribundum</i> (Hochst. y Steud.) B. L. Rob.	sin nombre común, 248, 249	recolecida en Sudáfrica
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis iridifolia</i> Baker	sin nombre común, 246, 247	origen: sur de China y Vietnam (solo conocida de cultivo)
Schisandraceae	<i>Illicium verum</i> Hook. F.	anís estrellado, 88	recolecida en el Reino Unido; nativa del Himalaya
Balsaminaceae	<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	bálsamo del Himalaya, 141	recolecida en México, de donde es nativa
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens y Galeotti	sin nombre común, 69	recolecida en Sudáfrica, de donde es nativa
Hyacinthaceae	<i>Lachenalia lutea</i> Sims	sin nombre común, 250	nativa de la provincia del Cabo, Sudáfrica
Hyacinthaceae	<i>Lachenalia peersii</i> Marloth ex W. F. Barker	bekkies (Afrikaans), 251	recolecida en México, de donde es nativa
Orobanchaceae	<i>Lamourouxia viscosa</i> Kunth	sin nombre común, 18	nativa del Meditarráneo
Fabaceae	<i>Lathyrus clymenum</i> L. (syn. <i>L. articulatus</i> L.)	arvejilla o chícharo morado, 140	recolecida en Australia de donde es nativa
Asteraceae	<i>Leucochrysum molle</i> (DC.) Paul G. Wilson	sin nombre común, 104, 105	nativa del Pacífico (Isla Salomón, Vanuatu)
Arecaceae	<i>Licuala grandis</i> H. Wendl.	palma abanico, 179	cult. Kew; nativa del este de Norteamérica
Magnoliaceae	<i>Liriiodendron tulipifera</i> L.	árbol de las tulipas, 42, 43	recolecida en Chile
Loasaceae	<i>Loasa chilensis</i> (Gay) Urb. y Gilg	sin nombre común, 252, 253	nativa de las Seychelles
Arecaceae	<i>Lodoicea maldivica</i> Pers.	palmera de Seychelles, coco de mar, 23, 137	cult. Kew; nativa del desierto de Chihuahua, Texas y Norte de México
Cactaceae	<i>Lophophora williamsii</i> (Lem. ex Salm-Dyck) J. M. Coulter.	peyote, 218, 219	recolecida en el Reino Unido; nativa de Eurasia
Caryophyllaceae	<i>Lycchnis flos-cuculi</i> L.	flor de cuclillo, 222, 223	nativa de Queensland, Australia
Proteaceae	<i>Macadamia integrifolia</i> Maiden y Betche	nuez de macadamia, 79	nativa de Nueva Gales del Sur, Australia
Zamiaceae	<i>Macrozamia communis</i> L. A. S. Johnson	burrawang, 148, 149	nativa de México
Cactaceae	<i>Mammillaria threesae</i> Cutak	sin nombre común, 216, 217	cult. Kew; nativa de Europa
Marsileaceae	<i>Marsilea quadrifolia</i> L.	trébol de agua, 28	cult. Kew; nativa de Sudamérica
Cactaceae	<i>Melocactus nervii</i> K. Schum.	milocacto, 214, 215	cult. Kew; nativa del noreste de Brasil
Convolvulaceae	<i>Melocactus zehntneri</i> (Britton y Rose) Luetzelb.	haba de María, 136	recolecida en New Hebrides, Escocia; nativa de Centroamérica
Fabaceae	<i>Merremia discoidesperma</i> (Donn. Sm.) O'Donell	mangle nato, 70	nativa de América tropical
Melanthiaceae	<i>Mora megistosperma</i> (Pittieri) Britton y Rose		
Nelumbonaceae	(syn. <i>Mora oleifera</i> (Trian. ex Hemsl.) Ducke)		
Plantaginaceae	<i>Mucuna urens</i> (L.) Medik.		
Ranunculaceae	<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Huds.		
Menyanthiaceae	<i>Nelumbo nucifera</i> Gaertn.		
Ochnaceae	<i>Nemesia versicolor</i> E. Mey. ex Benth.		
Orchidaceae	<i>Nigella damascena</i> L.		
Orchidaceae	<i>Nymphoides peltata</i> (S.G. Gmel.) Kunze		
Orchidaceae	<i>Ochna natalitia</i> (Meisn.) Walp.		
Orchidaceae	<i>Ophrys apifera</i> Huds.		
Apocynaceae	<i>Ophrys sphegodes</i> Mill.		
Hyacinthaceae	<i>Orbea semota</i> (N.E. Brown) L. C. Leach		
Orobanchaceae	<i>Ornithogalum dubium</i> Houtt.		
Orobanchaceae	<i>Orobanche</i> L. sp.		
Aizoaceae	<i>Orthocarpus luteus</i> Nutt.		
Paeoniaceae	<i>Orthopterum coegana</i> L. Bolus		
Parnassiaceae	<i>Paeonia cambrica</i> Willk.		
Passifloraceae	<i>Parnassia fimbriata</i> K. D. Koenig		
Passifloraceae	<i>Passiflora caerulea</i> L.		
Paulowniaceae	<i>Passiflora</i> cv. 'Lady Margaret'		
Caryophyllaceae	<i>Pawlownia tomentosa</i> (Thunb.) Steud		
Boraginaceae	<i>Petrohragia nanteuilii</i> (Burnat) P.W. Ball y Heyw.		
Apiaceae	<i>Pholistoma auritum</i> (Lindl.) Lilja ex Lindbl. var. <i>auritum</i>		
Pinaceae	<i>Pimpinella anisum</i> L.		
Pinaceae	<i>Pinus cembroides</i> Zucc.		
Pinaceae	<i>Pinus lambertiana</i> Douglas		
Bignoniaceae	<i>Pinus tecunumanii</i> Eguiuz y J. P. Perry		
Plantaginaceae	<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. H. Gentry		
Podocarpaceae	<i>Plantago media</i> L.		
Podocarpaceae	<i>Podocarpus laurentii</i> Hook. F.		
Palmae	<i>Polygala arenaria</i> Oliv.		
Zygophyllaceae	<i>Porlieria chilensis</i> I. M. Johnston		
Aizoaceae	<i>Prenia tetragona</i> (Thunb.) Gerbaulet		
Martyniaceae	<i>Proboscidea louisianica</i> (Mill.) Thell.		
Lythraceae	<i>Punica granatum</i> L.		
Ericaceae	<i>Pyrrola secunda</i> L.		
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i> L.		
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i> L.		
Salviniaceae	<i>Salvinia</i> Ség. sp.		
Lamiaceae	<i>Scutellaria galericulata</i> L.		
Lamiaceae	<i>Scutellaria orientalis</i> L.		
Poaceae	<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauvois		
Dipterocarpaceae	<i>Shorea macrophylla</i> (De Vr.) Ashton		
Caryophyllaceae	<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.		
Caryophyllaceae	<i>Silene gallica</i> L.		
Caryophyllaceae	<i>Silene maritima</i> With.		
Caryophyllaceae	<i>Spergularia media</i> (L.) C. Presl		
Caryophyllaceae	<i>Spergularia rupicola</i> Lebel ex Le Jolis		
Rubiaceae	<i>Spermacoce senensis</i> (Klotzsch) Hiern		
Orchidaceae	<i>Stanhopea Assidensis</i> [S. tigrina x S. wardii]		
Orchidaceae	<i>Stanhopea tigrina</i> Bateman ex Lindl.		
Caryophyllaceae	<i>Stellaria holostea</i> L.		
Caryophyllaceae	<i>Stellaria pubescens</i> Brogn.		
Strelitziaceae	<i>Strelitzia reginae</i> Aiton		
Boraginaceae	<i>Sympodium officinale</i> L.		
Taxaceae	<i>Taxus baccata</i> L. 'Fructo luteo'		
Gyrostemonaceae	<i>Tersonia cyathiflora</i> (Fenzl) A. S. George ex J. W. Green		
Rutaceae	<i>Thamnosma africanum</i> Engl.		
Malvaceae	<i>Tilia cordata</i> Mill.		
Saxifragaceae	<i>Tolmiea menziesii</i> (Hook.) Torr. y A. Gray		
Boraginaceae	<i>Trichodesma africanum</i> (L.) Lehmann		
Apocynaceae	<i>Tweedia caerulea</i> D. Don		
Pedaliaceae	<i>Uncarina</i> (Baill.) Stapf sp.		
Asteraceae	<i>Urospermum picroides</i> (L.) F. W. Schmidt		
Schrophulariaceae	<i>Verbascum dumulosum</i> P. H. Davis		
Welwitschiaceae	<i>Welwitschia mirabilis</i> Hook. F.		

NOTAS DE PIE DE PÁGINA

¹ De ahí su nombre científico, derivado del griego: *kryptos* = escondido + *gamein* = casarse, copular; refiriéndose a “aquellos que copulan en secreto”.

² La expresión “alternancia de generaciones” se refiere a la alternancia regular entre una generación productora de esporas, llamada esporofito, y una generación productora de gametos (e.g. ovocélulas y células espermáticas), llamada gametofito.

³ Con toda justicia, es necesario decir que un esporofito de un musgo simplemente no puede crecer mucho más. La razón de esto yace en sus sistema vascular primitivo. Los musgos no poseen todavía raíces verdaderas ni una red de vasos para transportar agua eficientemente desde el suelo hasta el cuerpo de la planta. Si crecieran más, su sistema de suministro de agua simplemente no sería capaz de reemplazar toda el agua que se evapora de sus hojas.

⁴ La razón por la cual tantas gimnospermas producen muchos más arqueonios de los que necesitan para obtener un embrión es desconocida. Lo más probable es que este despilfarro aparente de material y energía sea una característica primitiva heredada de sus ancestros sin semillas.

⁵ Para ser justos hay que decir que los antófitos también incluyen algunas gimnospermas, las extintas Bennettitales parecidas a las cícadas, el pariente cercano *Pentoxylon* y el actual orden Gnetales (que comprende los tres géneros *Ephedra*, *Gnetum* y *Welwitschia*).

⁶ Humphrey Bogart (Rick) a Claude Rains (Louis) al final del filme *Casablanca* (1942).

⁷ Llamado así por sus hojas ligeramente vellosas.

⁸ En la mitología griega, hermafrodito era el nombre del apuesto hijo de Hermes y Afrodita, que se unió a la ninfa Salmacis en un solo cuerpo – mitad hombre, mitad mujer.

⁹ Del griego: *syn* = junto + *karplos* = fruto y *gyne* = mujer + *oikos* = casa; literalmente “una unión de casas de mujeres”. La contraparte de un gineceo sincárpico con carpelos unidos es el gineceo apocárpico, previamente descrito, con carpelos separados [griego: *apo* = estar separado de + *karplos* = fruto]. El término gineceo en sí mismo se refiere al conjunto de todos los carpelos de una flor, independientemente de si estos estén unidos o separados.

¹⁰ En las angiospermas más primitivas tales como la familia del anís estrellado (Illiaceae), cada óvulo puede iniciar más de una célula madre de la megáspora (e.g. 3-8 en *Illicium mexicanum*), aunque al final normalmente solo una megáspora funcional sobrevive.

¹¹ Investigaciones recientes han demostrado que el típico saco embrionario de siete-células/ocho-núcleos, presente en el 99% de todas las angiospermas, podría haberse originado por una duplicación de un saco embrionario aún más simple de cuatro-núcleos/cuatro-células, el cual se encuentra en algunos de los miembros más primitivos del grupo, por ejemplo los nenúfares (Nymphaeaceae) o la familia del anís estrellado (Illiaceae).

¹² Las pocas angiospermas primitivas existentes en la actualidad con un saco embrionario de cuatro células tienen un solo núcleo en la célula central y además producen un endosperma diploide en vez de triploide.

¹³ Sebastian Smee, revisión de la exposición del trabajo del fotógrafo Giles Revell y el pintor Mark Fairnington en el Museo de Historia Natural, Londres. *Daily Telegraph*, 1 mayo 2004.

¹⁴ Dr. H. Walter Lack, escrito en la introducción al *Garden Eden, Masterpieces of Botanical Illustration*. Colonia, Taschen, 2001.

¹⁵ M. Gisborn, en “Excursions into (Post-)Humanist Painting”, *Dead and Alive, Natural History Painting of Mark Fairnington*, Londres, Black Dog Publishing, 2002.

¹⁶ Dr. T. Difey, “Natural beauty without metaphysics”, publicado en *Landscape, natural beauty and the arts*, Cambridge University Press, 1993.

¹⁷ De acuerdo con Corner (1976), la capa carnosa que cubre la semilla del mangostán no representa un arilo funicular, sino que son las capas internas del pericarpo modificadas que se adhieren a la cubierta seminal.

CRÉDITOS DE FOTOGRAFÍAS

Todas las ilustraciones a color son de Elly Vaes. Páginas 23 y 38, Andrew McRobb, Real Jardín Botánico de Kew; página 30, prof. dr. Thomas Stützel, Jardín Botánico, Ruhr-Universität Bochum, Alemania; página 53, prof. dr. Lutz Thilo Wasserthal, Instituto de Zoología, Friedrich-Alexander-Universität, Erlangen, Alemania, publicadas primero en *Botanica Acta* (Wasserthal 1997); página 103, Farrukh Younus, <http://www.flickr.com/swamibu>; página 135, Elly Vaes, Real Jardín Botánico de Kew; página 183, Weald and Downland Museum, Sussex; página 187, foto Marc Hill, Apex News & Pictures, www.apexnewspix.com; página 197, Manuel M. Ramos. Queremos agradecerles por permitirnos usar estas imágenes. Se ha hecho todo lo razonablemente posible para identificar y contactar a sus autores y propietarios del derecho de autor. Cualquiera de los errores u omisiones presentes en esta obra han sido inadvertidos y serán corregidos en ediciones subsiguientes.

AGRADECIMIENTOS

Estamos especialmente agradecidos a los directores (anterior y actual) de SCD, Roger Smith y Paul Smith, y al gerente de línea John Dickie del Millennium Seeds Bank, por permitir a WS participar en este proyecto tan emocionante. Su apoyo y estímulo han sido invaluables. En el laboratorio Jodrell agradecemos a la Sección de Micromorfología, especialmente a Paula Rudall y Chrissie Prychid, por ayudarnos a usar el Microscopio Electrónico de Barrido. En el SCD, la amabilidad y el apoyo de los miembros de la Sección de Curatorial fue fundamental para proveer la mayoría del material que necesitábamos para nuestro trabajo, especialmente Janet Terry y James Wood (ahora en el Real Jardín Botánico de Tasmania); alguno de los espécímenes más interesantes fueron recomendaciones de James. Debemos una gratitud especial a Elly Vaes, la talentosa asistente de WS, por encontrar muchas de las muestras de semillas más interesantes en la vasta colección del Banco de Semillas Millenium, por ofrecernos algunas de sus imágenes digitales y por preparar los excelentes diagramas. También recordamos con cariño a Consuelo “Chelo” Belda Revert, una estudiante de España (auspiciada por el Programa Leonardo da Vinci) a quien agradecemos su ayuda en la cacería de lo excepcional. Estamos muy en deuda con Sir Peter Crane, Richard Bateman y Paula Rudall por su meticulosa revisión del manuscrito. También estamos agradecidos a todos nuestros amigos y colegas que amablemente leyeron algunos o todos los textos y nos dieron sus opiniones: Steve Alton (quien también nos proporcionó semillas de *Drosera cistiflora*, *D. capillaris* y *Darlingtonia californica*), Erica Bower, Matthew Daws, John Dickie, Madeline Harley, Petra Hoffmann, Ilse Kranner, Hugh Pritchard, Tom Robinson, Richard Spjut, Elly Vaes y James Wood. Además, ambos queremos agradecer a muchos colegas en Kew que gentilmente ofrecieron su pericia y tiempo para ayudarnos a responder preguntas difíciles y proporcionarnos material importante, en particular Aljos Farjon (Herbario), Lucy Blythe (Fundación y Amigos), Martin Cheek (Herbario), David Cooke (HPE), Phil Cribb (Herbario), Gina Fullerlove (Publicaciones), Anne Griffin (Biblioteca), Phil Griffiths (Horticultura y Educación), Tony Hall (retirado, ahora investigador asociado de Kew), Chris Haysom, Petra Hoffmann (Herbario), Kathy King (HPE), Gwilym Lewis, (Herbario), Rikka Lundahl (Dirección), Andy McRobb (Recursos Media), Mark Nesbitt (Centro de Botánica Económica), Grace Prendergast (Micropropagación, que también nos ofreció gentilmente semillas de orquídeas), Chrissie Prychid (Laboratorio Jodrell), Dave Roberts (Herbario), Susan Runyard (Relaciones Públicas), Ruth Ryder (Laboratorio Jodrell), Brian Schrire (Herbario), Julia Steele (Centro de Botánica Económica), Nigel Taylor (Curador) y Daniela Zappi (Herbario). En el Central Saint Martins College of Art y Design, agradecemos a Kathryn Hearn (Directora del Curso de Diseño de Cerámica), Sylvia Backemeyer (Curador, Museum & Contemporary Collection), Paul Holt (Samphire Hoe), Alex Barclay (NESTA). Agradecemos a Simon Andrew Irvin (Nueva Zelanda) por prestarnos el fruto de *Uncaria*. Fuera del Reino Unido agradecemos a Wilhelm Barthlott (Universidad de Bonn, Alemania) sus consejos técnicos, a Ernst van Jaarsveld y Anthony Hitchcock (Jardín Botánico de Kirstenbosch, Ciudad del Cabo, Sudáfrica), y Johan Hurter (Jardín Botánico Nacional de Lowveld, Nelspruit, Sudáfrica), su tiempo, hospitalidad y permiso para fotografiar plantas en su increíble colección y, en Grecia, Vassili y Jo Mouha. Finalmente, estamos muy agradecidos a nuestros amigos cercanos y familiares por su paciente apoyo; Emma Lochner-Stuppy por ser voluntaria para ser la primera lectora del manuscrito –su infinita paciencia y amor fue más preciosa durante los siete meses de este proyecto– y a su madre Ronelle Lochner, quien tan pacientemente soportó la cacería de fotografías durante el viaje a Sudáfrica. Gracias a John y Sandy Chubb, Agalis Manessi y Marco Kesseler por estar siempre allí.

Rob Kesseler y Wolfgang Stuppy

SEEDS – TIME CAPSULES OF LIFE

ROB KESSELER & MADELINE HARLEY

TIME CAPSULES OF LIFE

ROB KESSELER & MADELINE HARLEY

There is a magical appeal, rooted in childhood, in watching seeds develop: the acorn in its neatly fitting cup or the polished, rich brown surface of the horse chestnut as it emerges from its spiny shell. These sensuous forms draw us closer to nature: temporal touchstones rolled between fingers, stuffed into pockets or left to slowly shrivel on windowsills. Then there is the poppy, with its flame red petals that quickly fall as the fruit ripens into its familiar capsule, the crop of seeds trapped inside, rattling like miniature maracas until the cap lifts and they are eventually dispersed.

Holding a small seed in one's hand it is sometimes difficult to comprehend that given the right conditions a complex and beautiful plant will emerge from it. Seeds are the beginning and end of the life cycle of plants, carriers of the genetic codes that will ensure successful propagation and continuation of the species. Their resilience is renowned: seeds taken from dried herbarium samples have been successfully germinated over two hundred years after they were collected. Their diversity of form and scale is as extensive as the plants from which they derive, from the giant *coco de mer* weighing up to twenty kilos to the almost dust-like seeds of the orchid family where one gram can contain more than 2 million seeds.

Until the seventeenth century the study of plants had largely been for medicinal or horticultural purposes, but taking advantage of the new compound microscope developed by chemist and physicist Robert Hooke, pioneering botanists such as Nehemiah Grew and John Ray were among the first to describe the structure and reproductive mechanisms of seeds. Fuelled with this new knowledge, a new breed of explorers and plant hunters were bringing back to Europe exotic flowers and plants to be cultivated by a growing number of botanists and plantsmen. This fuelled a competitive passion for growing flowering plants and subsequently for the gardens in which to display them, leading to a demand for ever more exotic varieties to fill the burgeoning hothouses and gardens of the nobility.

This growing passion laid the foundation for a more systematic approach to the collection and scientific study of plants with the creation of Botanic Gardens. In addition to living plants that miraculously survived the trials of being transported thousands of miles across land and sea, increasingly the collecting and trading of seeds became more commonplace. Today this has evolved into a multimillion pound industry to satisfy the demands of a highly educated population of garden enthusiasts. But more importantly, as environmental concerns have grown and the importance of the preservation of plant habitats for bio-diversity has been recognised, a network of highly trained seed collectors with local knowledge of endangered species has emerged. Their precious harvest is distributed among the many centres for botanical research around the world. In recognition of the urgent need for a concerted approach, the Royal Botanic Gardens, Kew, created the Millennium Seed Bank at Wakehurst Place in Sussex in 2000. The Millennium Seed Bank Project has set itself the daunting but vital task of collecting and conserving by 2010 over 24,000 species – of the world's seed-bearing flora.

In the eighteenth century, artists and scientists worked closely together to examine and portray the many complexities of life. In a revival of this collaborative spirit this book reunites the worlds of botanical science and art to reveal and celebrate the astounding diversity and complexity of seeds. As we worked together we marvelled over the specimens in front of us and through our collaboration we hope to show you things you may have seen but never had the opportunity to examine in minute detail. In the natural world seeds are dispersed on the wind, carried on the backs of animals or eaten by birds and other animals to be deposited far from the original plant. They are dispersed by humans too – as food transported across vast distances, as decorative items of jewellery, or accidentally when stuck to clothing. Through this book we hope to extend the strategy of dispersal to a new audiences.

WHAT IS A SEED?

WOLFGANG STUPPY

Seeds are time capsules, vessels travelling through time and space. In the right place at the right time each seed gives rise to a new plant. They are the most sophisticated means of propagation created by the evolution of plants on our planet and the most complex structure a plant produces in its life. Seeds have two principal functions: reproduction and dispersal. For most plants, the seed is the only phase in its life when it can travel. Each individual seed carries the potential of the whole plant and even of the species. Tiny herbs and giant trees both grow from seed. To maximise their success and to fill every available niche, plants have developed an incredible range of seed sizes, shapes and colours. For example, the largest seed in the world (in fact a single-seeded fruit), the Seychelles nut, *coco de mer* or double coconut, can be 50cm in length, nearly a metre in circumference and weighs up to twenty kilos. The smallest seeds are found in orchids. They can be as small as 0.11mm long and weigh less than 0.5µg (= 0.0000005g), which means that one gram may contain more than two million seeds.

This amazing diversity, of which the tiniest examples are often of breathtaking beauty and exquisite sophistication, is largely the result of the pursuit of different strategies of dispersal. For a plant it is very important to find a way to disperse its seeds. This task can be accomplished either by the plant itself through exploding fruits that eject the seeds (the fruits of some legumes catapult their seeds as far as 60m) or by developing a range of astonishing adaptations that allow the seed to use wind, water or animals as transport vehicles. By enabling its offspring to travel away from the mother plant, even if for a short distance only, a species can conquer new territories, increase its numbers and alleviate competition between siblings and parents.

Imagine that children are being sent away to start a new life somewhere else, perhaps far away. What would they be given to make sure they stand a good chance of survival? They would certainly need something to eat, a packed lunch perhaps. They would probably also be given some kind of protection against the elements and, of course, against predators in search of the tasty morsel they are carrying. This is precisely the strategy of plants. A seed consists of three basic components: the offspring in the form of a small plant called the *embryo*; the energy-rich, nutritive tissue surrounding it, called the *endosperm*; and a protective layer around the outside, usually the seed coat.

It is this nutritive tissue, the food reserve of seeds, which makes them so precious, so indispensable for most human societies. It is no exaggeration that our entire civilisation is built on seeds. Think of cereals such as rice, wheat, maize, barley, rye, oat and millet; and pulses such as beans, peas and lentils. They are the main source of nourishment for billions of people worldwide and they are all seeds. Rice alone is the staple of half the people on Earth. Then there are the pleasures in life to which seeds contribute like the nuts we nibble, the beer we drink, or the coffee we crave in the mornings. Seeds provide many of the spices used in cooking: pepper, nutmeg, cumin, caraway, fennel and mustard, to name but a few. Seeds also yield precious raw materials: they provide valuable oils, like the linseed oil used in varnishes and paints; the rapeseed oil that serves as fuel; and castor oil, an excellent lubricant for jet engines and heavy machinery. Another raw material of great economic importance is cotton, which consists of the hairs shaved off the seeds of the cotton plant.

In addition to their immense usefulness, seeds can be extraordinarily beautiful. This book will change forever the perceptions of those who have never appreciated their beauty.

Seed evolution

It is easy to comprehend the basic structure of seeds but few are aware of their underlying complexity. Plants needed many millions of years to develop this most sophisticated means of sexual reproduction but it became a huge success. In fact, the evolution of seed plants from their primitive fern-like ancestors is a key chapter in the history of life on Earth. Understanding how and why seeds evolved, and how they have changed the face of our planet, makes the journey into the microscopic world of seeds both illuminating and exciting.

Where do seeds come from, why do they exist, and what makes them one of the greatest achievements of plant evolution? In order to answer these questions we have to take a brief look at the evolution of the life cycles of plants, and, most importantly, their methods of sexual reproduction. Primitive land plants such as mosses (including liverworts and hornworts), clubmosses, horsetails and ferns, the so-called *cryptogams*, neither have flowers¹ nor do they have the ability to produce seeds. They reproduce through spores.

Seeds and spores could hardly appear more different; for a long time it was believed that they have nothing in common. But in 1851, the self-taught German botanist Wilhelm Hofmeister (1822–77) made a famous

discovery: he demonstrated that the *alternation of generations* in seed plants follows the same principle as in mosses and ferns and thus proved their evolutionary link. To grasp the significance of Hofmeister's ingenious discovery and to understand how seeds evolved, it is necessary to take a closer look at the private life of seed plants.

It's all about sex

Just as human life starts with the union of a sperm from the father and an egg cell from the mother, with each parent contributing one set of chromosomes, a new plant is created when a male sperm and a female egg cell meet. In all living beings, the chromosomes contain the genes that determine all the characteristics of the organism. By mixing the chromosomes – and thus the genetic traits – of two different individuals, a new organism with a different and perhaps better combination of characteristics is created. It is sex that provides the "raw material" for evolution.

Meiosis and the legend of the rice grain on the King's chessboard

The key to sexual reproduction is a sophisticated way of cell division called *reduction division* or *meiosis*. Meiosis is a universal process in all sexually reproducing organisms, both plants and animals. It reduces the number of chromosomes in the *gametes* (sperm and egg cells) to half, either directly (in animals) or indirectly (in plants via the gametophytes). Without it, the number of chromosomes would double in each new generation, like the rice grain in the famous mathematical folktale from India: a long time ago, a wise man performed a service for the King of Deccan. The King insisted on rewarding him and, after some hesitation, the humble man asked for a single grain of rice for the first square on the King's chessboard, two for the second square on the second day, four for the third square on the third day, and so on. The number of rice grains would be doubled every day until every square of the chessboard was filled. The king, who had never heard of exponential growth, agreed, foolishly as he would soon discover. He owed the man 18 million billion rice grains, or, more precisely, 18 446 744 073 709 551 616 (2 to the 64th power) – more rice than could be grown on the entire surface of the Earth including the seven seas.

The same would happen to the number of chromosomes in subsequent generations if meiosis did not precede each act of sexual reproduction: for sexual reproduction to function, gametes (egg cells and sperm cells) must be *haploid* (contain only one set of parental chromosomes) so that they produce a new *diploid* organism, which contains no more than two sets of chromosomes.

Alternating generations

Some plants are capable of vegetative propagation (by producing suckers, like strawberries, for example), which does not create a new kind of individual but simply clones of the mother plant, but most plants reproduce sexually. Just like in humans and most animals, a sperm has to fertilise an egg cell to produce the next generation. For green algae – one group of which was the ancestor of our land plants – fertilization was never a great problem. Their aquatic lifestyle allowed them to release their sperm cells into the water, where they could swim freely to find an egg cell; a simple and effective, albeit hugely wasteful method of fertilization.

When plants left the water and began to conquer the land, most probably at the end of the Ordovician or at the beginning of the Silurian (about 445 million years ago), they had to adapt to the drier conditions of life in the open air. Having mobile sperm that require water to swim across to an egg cell to be fertilized was a real disadvantage when living on land. Today's spore-producing land plants, such as mosses, clubmosses, horsetails and ferns, have yet to solve this problem. Their distribution is limited by the requirements of the egg- and sperm-producing phase of their life cycle. This is why they are usually found growing in humid environments or in areas where wet periods are common in otherwise dry conditions (e.g. xeric ferns like *Cheilanthes*).

Despite this handicap, these spore-producing plants possess an effective method of sexual reproduction involving a cycle called *alternation of generations*,² something not found in animals. Alternation of generations means that their life cycle involves two generations, a diploid generation (with two sets of chromosomes, one set from each parent) and a haploid generation (with only half the number of chromosomes), each of which can only give rise to the other. And this is where the difference between seeds and spores becomes obvious. Seeds germinate to produce a new diploid generation, whereas spores produce a haploid generation. This may sound complicated but a comparison of the life cycles of the different types of land plants will clarify this fundamental difference between seeds and spores starting with the most primitive land plants, which are mosses.

The life cycle of mosses

Moss spores give rise to the haploid generation, the small familiar moss plants. When they reach maturity, they produce both male organs (*antheridia*) that release mobile sperm, and female organs (*archegonia*) containing egg cells. Sperm and egg cells are generally called *gametes*, which is why the small moss plant that produces them is also referred to as the *gametophytic generation* or *gametophyte* (literally *gamete plant*).

A romantic swim

In the presence of water (rain, dew, spray from a river or waterfall), the sperm cells are released from the antheridia and swim across to the egg cells waiting for them in the archegonia of either the same or a neighbouring plant. Like the gametophytes which produced them, the sperm and the egg cell are both haploid and contain only one set of chromosomes. After fertilization the egg cell contains two sets of chromosomes (i.e., it becomes diploid) and is called a *zygote*. The zygote stays on the mother plant, which provides it with water and nutrients, and as it develops it will produce a tiny moss embryo. This embryo grows into the familiar moss capsule that represents the diploid generation of the moss life cycle. Since new haploid spores are produced inside the moss capsule, it is also called the *sporophytic generation* or simply *sporophyte* (literally *spore plant*). When the capsule is ripe, it opens at the top and releases the spores to be blown away by the wind or washed away by water. In a suitable location, the spores grow into a new moss plant (gametophyte) and the reproductive cycle starts anew.

The life cycle of ferns

In principle at least, ferns have the same sex life as mosses. In the right place and with enough moisture, a fern spore will produce the gametophytic generation. However, the gametophyte of a fern does not look like a fern at all. It is a small, green, flat lobe very similar to the gametophyte of some liverwort. This haploid plantlet, also called a *prothallus* or *prothallium* (literally *pre-shoot*), usually produces its sex organs (antheridia and archegonia) on its underside to prevent them from drying out. Although fertilization in ferns follows the same pattern as in mosses, what happens afterwards puts every moss to shame: the zygote of a fern does not just produce a simple small capsule on a stalk that needs the support of the mother plant. Instead, it develops into a totally independent, impressive and often very beautiful plant that can grow for many years, sometimes becoming the size of a tree. This means that in the life cycle of ferns, the gametophytic generation remains relatively poorly developed whereas the sporophytic generation is strongly enhanced.³ Hence, every fern plant we see is a sporophyte. There are often regular rows of small, slightly raised, brown spots on the underside of fern fronds. These brown spots, called *sori* (singular *sorus*), are groups of spore containers (*sporangia*; singular *sporangium*) covered by a protective umbrella, the *indusium*. Like moss spores, fern spores are minute and float easily in the air, sometimes travelling for miles on a light breeze.

What does the sporophyte have that the gametophyte does not?

A life cycle favouring the sporophyte has a clear evolutionary advantage that lies in the genetics of the plant: the sporophyte is diploid and thus has two copies of each gene. This means that if one gene malfunctions owing to a mutation, the plant has a second copy of the same gene, which acts as a back-up and compensates for the damage. Genetic mutations are therefore less likely to have a negative impact on the vitality of a sporophyte than on the vitality of a gametophyte. Moreover, two slightly different copies of the same gene allow the sporophyte to respond more flexibly to changes in the environment resulting in better fitness than in the gametophyte.

When males are micro and females are mega

While most mosses are *monoecious*, meaning they bear antheridia and archegonia on the same gametophyte, some are *dioecious*, meaning they produce sperm and egg cells on different individuals. Most ferns prefer the former. Only a very small group of ferns, the *water-ferns* to which the water clover (*Marsilea*, *Regnellidium*), the pillwort (*Pilularia*), the duckweed fern (*Azolla*) and the floating fern (*Salvinia*) belong, produce separate male and female gametophytes. The sporophyte of these ferns must therefore produce two kinds of spores: male and female. Apart from their gender, male and female spores also differ in size, a condition called *heterospory*. Because of this difference in size, the male spores are called *microspores* and the female spores *megasporangia*. Microspores give rise to male *microgametophytes* and megasporangia to female *megagametophytes*. The containers in which these two types of spore are produced on the sporophyte are *microsporangia* and *megasporangia*. The leaves of the sporophyte which bear these micro- and megasporangia are called *micro-* and *mega-sporophylls*, respectively. This avalanche of technical terms may be daunting but it makes comparisons of the different life cycles of plants much easier. For now, it is enough to remember that *micro* means *male* and *mega* means *female*.

In present-day water-ferns, heterospory almost certainly represents an adaptation to the aquatic lifestyle to which they reverted. Nevertheless, it was the preferred condition among the ancestors of our seed plants. In fact, as will soon become clear, heterospory played an important role in the evolution of seeds.

How seeds evolved

The first seed plants or *spermatophytes* appeared some 360 million years ago, towards the end of the Devonian. These early seed plants combined seeds with fern-like foliage and were thought to be intermediate between ferns and modern seed plants, hence the name *seed ferns* or *pteridosperms*. However, it is now known that ferns themselves were not the direct ancestors of seed plants. This role falls to an extinct, rather obscure side branch of heterosporous fern-like plants. The exact events and transitional stages that led from heterosporous fern-like

ancestors to the earliest seed plants are uncertain. What is certain is that the two crucial steps towards the seed habit were the evolution of the *ovule* and the *pollen grain*.

From megasporangia to ovules

The transition from spore-bearing fern-like plants to seed-bearing plants was marked by significant changes in the megasporangium and the megagametophyte. Unlike their heterosporous fern-like ancestors, which dispersed their spores freely on wind and water, seed plants retained their megaspores within the megasporangia. The megasporangia themselves remained attached to the sporophyte and each produced only a single viable haploid megaspore. From this single megaspore, the female gametophyte developed within the confines of the megasporangium. Another very important evolutionary change was that the sporophyte of seed plants covered its megasporangia with a protective layer, called the *integument*. The integument may have evolved from the fused primeval branches (the *telomes*) that surrounded the megasporangium and provided the coat of the mature seed. Through the retention and nurture of the megagametophyte on the mother plant and the addition of a protective integument, the megasporangium had evolved into a new improved organ, the *ovule*. Although very small and remaining within the megasporangium (now called the *nucellus*), the megagametophyte continued to produce archegonia-bearing egg cells, which needed to be fertilised. But with the megagametophyte developing on the sporophyte inside the nucellus rather than freely on the ground, the transfer of sperm became more difficult. This problem was solved by the evolution of *pollen* (Latin for *fine flour*).

From microspores to pollen grains

Since the megasporangium remained attached to the sporophyte and the megagametophyte developed inside the ovule, fertilization in seed plants had to take place directly on the sporophyte and the microspores of the early seed plants had to adapt to new conditions. As the megagametophytes were now up in the air and still attached to the sporophyte, the absence of water was more likely to be a limiting factor for fertilization. A new method of transfer, independent of water, was needed to allow the sperm to reach the egg cell.

The solution came with the evolution of pollen. Pollen grains are simply tiny (micro-) spores that are able to germinate on or near the megasporangium to produce a very small and greatly simplified micrometophyte. The pollen-producing microsporangia of seed plants are called *pollen sacs*. The pollen grains originate from fertile diploid tissue inside the pollen sac, the *archesporium*. At an early stage in the development of the pollen sac, the diploid cells of the archesporium turn into *microspore mother cells* (or *pollen mother cells*). Each of these pollen mother cells undergoes a reduction division (meiosis) and produces four haploid microspores, the pollen grains. At the time of pollination, the pollen sacs open and release the pollen grains into the environment.

Primeval pollination

The earliest known seed plants – such as *Moresnetia zalesskyi* (named after the town of Moresnet in Belgium) and *Elkinsia polymorpha* (named after Elkins, a small town in West Virginia, USA), which date from the Devonian (417–354 million years ago), had a peculiar method of pollination and rather strange looking ovules.

Their primitive *pre-pollen* consisted of slightly more advanced wind-dispersed micro-spores, destined to land and germinate on the ovules where they almost certainly released motile sperm. The ovules of these early seed plants were also very primitive. In these *pre-ovules*, which measured about 1–2mm in diameter and 3–7mm in length, the integument did not yet form a complete envelope around the megasporangium (=nucellus) but consisted of several separate spreading lobes that surrounded the nucellus like a cup, leaving its top visible. At its exposed apex the nucellus of pre-ovules had a funnel-shaped opening, the *lagenostome*. The function of the lagenostome was to collect pollen from the air. Some believe that pollen grains landed in the funnel from where they were passed directly into a pollen chamber below. But it is more probable that both the pollen chamber and the lagenostome were filled with liquid and the pollen was captured via a pollination drop with a meniscus that arched over the opening of the lagenostome. The pollination drop was reabsorbed and the captured pollen sucked into the pollen chamber above the area where the megagametophyte produced its archegonia. At the bottom was the *central column*, a protrusion formed by nucellar tissue. Once sufficient pollen had dropped through the lagenostome or the pollination drop had been reabsorbed, the pollen chamber was sealed off against the outside in a most remarkable way. The megagametophyte grew a “tent-pole” that ruptured the megasporangium wall covering the floor of the pollen chamber, and pushed the central column upwards to plug the opening of the lagenostome. Now in contact with the megagametophyte and its archegonia, the pre-pollen grains germinated, presumably to release motile male gametes very similar to the ones produced by their fern-like ancestors. The watery liquid in which they swam in the pollen chamber (probably the remains of the pollination drop or some kind of similar secretion) was produced by the ovule.

Sperm travelling by tube

It is not clear what the micrometophytes of the earliest seed plants looked like. At the very latest in the Upper Carboniferous (about 300 million years ago), the pollen grains of seed plants are known to have germinated with

cylindrical outgrowths, the *pollen tubes*. Pollen tubes were initially formed as *haustoria* that grew into the tissue of the nucellus to absorb nutrients with which to support the growth of the micrometophyte. This is still the prevailing condition in today's cycads (a group of ancient seed plants superficially resembling palms) and *Ginkgo*. Their male gametophytes develop into haustorial pollen tubes, which grow over a period of several months and penetrate the nucellus. In cycads and *Ginkgo* the male gametes are still motile and two large swimming sperm are released into the pollen chamber from where they make their own way to the archegonia with the egg cells. The micrometophytes of conifers and other seed plants use the energy stored in the pollen grain to grow. Their male gametes lack flagellae and are unable to move, so they are transported down the pollen tube straight to the egg cell, independently of water.

The micropyle – gateway to the egg

During their evolution, the ovules of seed plants also experienced significant changes. Between the late Devonian and early Carboniferous, the integument of some spermato-phytes (seed plants) began to form a single cohesive layer enclosing the entire nucellus. In order to allow pollen continued access to the lagenostome, the integument had an opening at the apex, the *micropyle*. Although today's seed plants have long lost the lagenostome, the micropyle is still a distinct feature of their ovules and remains the gateway to the egg cells. A pollen chamber can still be found underneath the micropyle of present-day cycads, *Ginkgo*, *Ephedra* and many conifers, where it exudes a sticky fluid, the *pollination drop*. This pollination drop captures pollen from the surrounding air. As the pollination drop is reabsorbed, it sucks the collected pollen grains through the micropyle into the pollen chamber where they germinate and finally release the male gametes from their pollen tubes.

To boldly go where no plant has gone before

The evolution of the pollen and the ovule were the most fundamental steps forward in the evolution of land plants. It won them independence from water for their sexual reproduction, giving them an enormous advantage over all other plants that had hitherto existed. In seed plants, the fertilised egg cell develops into a new sporophyte within the safety of the ovule. Unlike ferns, where the zygote has to grow into a new sporophyte immediately, once the embryo of seed plants has reached a certain size it often rests for a while inside the ovule until conditions for germination improve. This temporarily inactive embryo is equipped with a food reserve by the mother plant and protected by the integument (better known as the *seed coat*) against desiccation and physical damage. The seed had arrived and land plants were ready to boldly go where no plant had gone before, expanding into almost every corner of the planet, from the poles to the equator, wherever plant-life was possible.

Climate change, safer sex and the rise of seed plants

The significance of the evolution of the seed among plants can be compared to that of the shelled egg in reptiles. In the same way as the seed gave plants freedom from their dependency on moist habitats, the egg enabled reptiles to become the first fully terrestrial vertebrates. In that sense, mosses and ferns are more like amphibians, relying on water for fertilization despite their terrestrial existence. Like all radically new innovations, it took some time for seed plants to dominate the flora of our planet. The first were humble creatures, small trees at best, which produced seeds at the tips of branches not in specialised structures such as the cones of the more advanced conifers and cycads. In the time period after the Devonian (417–354 million years ago) and the Carboniferous (354–290 million years ago), seed plants were still overshadowed by their giant spore-bearing contemporaries.

In the Palaeozoic era, in the geological time periods of the Devonian and Carboniferous, the Earth's climate was generally warmer and more humid than today making it ideal for spore-producing plants dependent on water for their sexual reproduction, and allowing them to grow to a gigantic size. During the Carboniferous, the Earth was covered by giant forests that thrived in the extensive swamps occupying large parts of our planet. These swamp forests consisted of tree-like heterosporous clubmosses and horsetails, tree-ferns and other plants extinct today. The most outstanding members of this long-lost flora were the tall scale-trees (up to 35m), such as *Lepidodendron* (Greek *lepis* = scale + *dendron* = tree) and seal-trees, such as *Sigillaria* (Latin: *sigillum* = seal), giant relatives of today's clubmosses and quillworts which dominated the prehistoric swamplands. It was mainly these heterosporous fern-like trees that provided the organic matter later converted into coal.

In the Permian (248–290 million years ago), most continents came together in a super-continent known as *Pangaea*. The formation of this enormous land mass triggered global cooling, creating a more extreme, arid environment, especially in the interior of Pangaea. Ecosystems were dramatically changed. Coal swamps mostly disappeared, as did 70% of land vertebrates and 85% of ocean species, in the most catastrophic mass-extinction in the Earth's history. This was the hour of the seed plants. The new climate conditions were far from ideal for spore-producing plants. Seeds afforded a much safer way of sexual reproduction, independent of water – an enormous advantage in the drier environment of the Permian.

During the late Carboniferous and following Permian, seed plants became large trees and soon displaced their cryptogamic contemporaries from nearly all habitats. Today, 97 per cent of all land plants belong to the

spermatophytes (seed plants). Seeds were simply too good an invention: obsolescent models such as scale-trees and seal-trees could not compete.

The competition never stops

In principle, evolution follows the rules of business: success can be maintained only by constant innovation that creates better products more efficiently. In the course of evolution the advent of pollen and seeds triggered further adaptations towards ever more economic ways of sexual reproduction among the spermatophytes. Whilst the spores of the ancestors of seed plants – and those of mosses, horsetails, clubmosses and ferns – are able to find a suitable place for germination anywhere where there is sufficient moisture, seed plants require a much more precise deposition of their pollen. Many changes in the architecture of the reproductive organs of seed plants can be understood only as adaptations to improve the release, transfer and reception of pollen.

Naked seeds

The ovules of the early seed plants were borne “naked” on branches or along the margins of leaves (*sporophylls*), which is why they were given the name *gymnosperms* (literally “the ones with naked seeds”). This primitive arrangement of ovules can be observed today in the sago palm, a tree belonging to the most primitive extant genus of cycads known as *Cycas*. In female specimens, circles or clusters of ovule-bearing sporophylls alternate with normal leaves at the apex of the plant, astonishingly old-fashioned reproductive behaviour.

The seed-bearing organs of the gymnosperms

Already some of the earliest pteridosperms (including *Elkinsia* and *Moresnetia*) protected their ovules by partially surrounding them with loose cup-like structures, called *cupules*. These cupules were about 10mm long and 7–10mm wide, deeply lobed and contained between one and four ovules. Apart from their protective function, their extended lobes probably also assisted in the capture of pollen by causing eddies in the moving air.

Another method of protecting both ovules and pollen was to arrange the sporophylls in *cones*. Apart from members of the genus *Cycas*, all other cycads (and, strangely, all male *Cycas* plants), as well as conifers, crowd their pollen-producing leaves (*microsporophylls*) and ovule-bearing leaves (*megasporophylls*) together, but separated by gender, in male pollen cones and female seed cones. This tight arrangement of hardened sporophylls on specialised side shoots offers better protection of their precious pollen and ovules against animal predators like beetles. But when the time for pollination arrives, their ovules still have to be exposed to the environment in order to capture the pollen necessary for fertilization. Conifers and cycads are therefore still deemed to be naked-seeded gymnosperms. The ancient appearance of cycads is fascinating but not surprising considering the evolutionary age of the group. Fossils of cycads, including members of the most ancient-looking genus *Cycas*, can be found in sediments dating back to the earliest Permian (248–290 million years ago). During much of the following Mesozoic era (spanning the Triassic, Jurassic and Cretaceous), cycads were so abundant and diverse that this period is often referred to as the “age of cycads and dinosaurs”. Since then cycads have declined and what is left today is a mere fraction of their Mesozoic diversity. They survive as living fossils, almost unchanged for more than 200 million years, with only some 290 species. Conifers appeared a few million years earlier than the cycads, probably in the late Carboniferous. During the Permian and Mesozoic they dominated many forest ecosystems from tropical to boreal climates. For reasons that will be revealed later, conifers suffered a similar decline to the cycads and survive with only 630 extant species.

The biggest cones in the world

In extant cycads, each female sporophyll bears two ovules near its base. The only exception is *Cyax*, whose primitive leaf-like megasporophylls carry between four and ten ovules, depending on the species. Cycad cones, especially the female ones, can be very large and heavy, as the two members of the genus *Lepidozamia* (Zamiaceae) from eastern Australia impressively demonstrate. *L. hopei* (Hope's cycad) can grow to 29m and is the tallest living cycad. Like all other cycads, it is *dioecious*, which means that it produces pollen cones and seed cones on separate plants. Its pollen cones can be up to 70cm long and the seed cones as long as 80cm, with a weight of up to 45kg. Probably the largest (up to 90cm long) and heaviest (more than 45kg) seed cones of all the cycads are produced by its close relative *L. peroffskyana*, also evocatively known as the pineapple zami. Compared with the cycads, the longest conifer seed cone is rather small at 25 to 50cm; it belongs to the North American sugar pine (*Pinus lambertiana*, Pinaceae). Shorter in length, but much more massive are the seed cones of the Coulter pine (*P. coulteri*) from California. They can be up to 35cm long and weigh more than 4kg – rather dangerous when they drop off the tree.

The enigma of the female conifer cone

The pollen cones of conifers are usually relatively puny, rather soft and short lived. Their female counterparts are much larger and harder because of their woody scales, and can stay on the tree for several years after fertilization.

Female conifer cones are – as one would expect – a little more complicated than the male cones. Like the male cycad cone, the male conifer cone is simply a short branch bearing microsporophylls with many (in cycads) or just two (in conifers) pollen sacs on the underside. A single individual scale of a female conifer cone is deemed to be a greatly reduced lateral branch. This sounds rather complicated and in fact the interpretation of the female cone of conifers has been (and for some still is) the subject of many arguments among botanists. After all, each scale of a conifer seed cone bears two ovules, just like the scale of a female cycad cone, so why are they not the same? A comparison of modern conifers with fossils of their extinct ancestors demonstrated the complex nature of the seed cone and allayed the concerns of most botanists.

Weird and wonderful gymnosperms

Apart from the familiar cycads and conifers, there are other rather special gymnosperms. One of them is the unique ginkgo from China, also called the maidenhair tree because its fan-shaped leaves vaguely resemble the leaflets of a frond of the maidenhair fern (*Adiantum*). The ginkgo is a unique species with no living relatives and therefore classified in its own genus (*Ginkgo*), own family (Ginkgoaceae), own order (Ginkgoales), own class (Ginkgo-opsida), and own division (Ginkgophyta). Petrified leaves of ancestral species have been found in sediments dating back 270 million years, to the Permian, which makes the ginkgo another example of a living gymnosperm fossil. During the middle Jurassic and Cretaceous period, about 175–65 million years ago, ginkgos were widespread and several species occurred throughout the ancient continent of Laurasia (today's North America and Eurasia). Relatively recently (in geological terms), by the end of the Pliocene (5.3–1.8 million years ago), ginkgos disappeared from the fossil record everywhere. Only the modern species, *Ginkgo biloba*, survived in a small area in south-east China, where it has long been revered as a sacred tree by Buddhists and planted in temple gardens. Because of their resilience in the face of pollution, ginkgos are popular trees all over the world. Like cycads, they are dioecious and the male plants at least arrange their microsporangia in small cones. Female individuals carry their ovules in pairs at the tips of short stalks.

Other unusual, and mostly unnoticed gymnosperms are members of the *Gnetales*, which include only three living genera, which do not resemble each other and each is placed in its own family: *Gnetum* (tropical broad-leaved vines or trees, deceptively looking like an angiosperm), *Ephedra* (green-twiggled shrubs of the Western Hemisphere and Eurasian semi-deserts, best known as the source of ephedrine, a medicine for colds), and the weird and wonderful *Welwitschia mirabilis* from the deserts of south-west Africa, one of the most bizarre plants on our planet. *Welwitschia* was named after the Austrian botanist Friedrich Welwitsch (1806–1872), who found the first plants in 1860 in the Namib Desert in southern Angola. Its Latin species name *mirabilis* means wondrous; this needs no further explanation once one has seen the plant. Like cycads and conifers, *Welwitschia mirabilis* bears its seeds in conspicuous cones. The plant itself consists of a huge underground taproot reaching deep down to the water table. All that is visible above ground is a stout, cup-shaped stem with two strap-shaped leaves. Constantly growing at the base while dying back from the tips, these are the only leaves the plant produces in its life, which can last for 1,500 years.

The sex life of gymnosperms

Despite great innovations such as pollen and the ovule, the sex life of gymnosperms still shows remarkable similarities with that of their spore-bearing ancestors, especially in the behaviour of the female gametophyte, which in the gymnosperms is a substantial structure that consists of thousands of cells. It develops from the haploid megasporangium, which originates from the meiotic division of the megasporangium mother cell.

The mother of a spore

During meiosis, one cell of the tissue inside the megasporangium, the diploid *megasporangium mother cell* or *megasporocyte*, forms a linear tetrad (row of four) of haploid megasporangia. Only one of the megasporangia survives to divide many times, producing a large fleshy female gametophyte. This megagametophyte grows at the expense of the tissue of the megasporangium but remains enclosed within its remains. In the same way that the nucellus produces a haploid egg cell, the pollen sacs (microsporangia) produce haploid pollen grains through meiotic division of the pollen mother cells in the archesporangium. The only difference is that all four microspores arising from one pollen mother cell survive to form pollen grains. The germinated pollen grain then represents the reduced microgametophyte. As a result of its miniaturisation, the male gametophyte of the seed plants has long since ceased to produce its sperm in special antheridia but some eerie reminders of the past remain.

The biggest sperm in the world

Although seed plants have largely solved the sperm's transport problem, the most primitive spermatophytes living today (ginkgos and cycads) still produce mobile sperm cells that swim the last few millimetres through a watery liquid produced by the female ovule. They propel themselves forward with small tails, called *flagellae*, just like the sperm cells of their distant fern relatives. These “swarm spores” move and in fact look like small, unicellular animals and are therefore also referred to as *spermatozoids*. They are, in fact, rather like human sperm, but bigger and with

many more tails. In *Zamia roezlii*, an interesting cycad from the coastal Choco region in Colombia, a single sperm cell is almost half a millimetre (0.4mm) in diameter (visible to the naked eye) and has 20,000 to 40,000 flagellae at the back. The synchronous pulsating beat of these flagellae propels the spermatozoids forward on their way towards the egg cell. With such gigantic spermatozoids the cycads hold the world record among living organisms.

In all seed plants, the male gametophyte produces just two male gametes (spermatozoids or sperm nuclei). Only the enigmatic Cuban cycad *Microcycas calocoma* releases some 12 to 16 spermatozoids from each pollen tube. In more advanced seed plants, such as our conifers, the Gnetales and flowering plants, the two male gametes are reduced to simple cell nuclei, known as *sperm nuclei* or just *sperm*. These sperm can no longer move by themselves, nor do they need to as they are conveniently delivered straight to the egg cell by the pollen tube.

When *mega* really does mean *mega*

Whilst the reduced microgametophytes of the gymnosperms no longer produce the male gametes in specialised containers (antheridia), their female counterparts are true to their name. Not only do the megagametophytes become much bigger, they still go through the troublesome process of forming proper archegonia in which to house their egg cells (except *Gnetum* and *Welwitschia*). Archegonia are always formed beneath the opening of the integument, at the micropylar end of the ovule. How many of them a megagametophyte produces varies greatly within the gymnosperms: the Florida torreya (*Torreya taxifolia*) almost invariably has only one, ginkgos always two, pines usually form two or three, the dawn redwood (*Metasequoia glyptostroboides*) has between eight and eleven, and the Californian redwood (*Sequoia sempervirens*) can bear as many as sixty.

Most cycads produce one to six archegonia per megagametophyte, with one remarkable exception: in the almost extinct *Microcycas calocoma*, called *palma de corcho* (cork palm) in its native Cuba, the female gametophyte produces more than a hundred archegonia.⁴ Only five or six of them are actually functional, but they produce the largest known egg cells in the plant kingdom (3mm in length).

Two trees from a single seed?

In the presence of several archegonia, all egg cells are usually fertilised and begin to develop into embryos. In the end, only one embryo survives while the others are aborted. Sometimes, though, more than one embryo matures. Three to four per cent of pine seeds, for example, contain two or even three embryos and when raising pine trees from seed it is possible, in theory, to fine oneself more seedlings than seeds.

The embryo of the gymnosperms

The embryos of the gymnosperms develop in strange ways. The best known example is the pine. In pines (*Pinus* spp., Pinaceae), the fertilised egg cell initially produces sixteen cells near the bottom end of the archegonium. These sixteen cells are arranged in four tiers of four cells each. What happens next is rather bizarre. Each cell on the top layer facing into the megagametophyte gives rise to an embryo, whilst at the same time the four corresponding cells in the second tier underneath produce a stalk-like *embryo carrier* or *suspensor*. The suspensors grow much longer to push the four developing embryos through the wall of the archegonium and into the nutritive tissue of the megagametophyte. Eventually, only the strongest embryo that has been pushed farthest into the megagametophyte survives. The remains of the suspensor can be seen as a thin white thread attached to the root tip of the embryo in a carefully sectioned pine kernel.

Although three of the four embryos produced by one zygote usually die, in rare cases more than one embryo survives. The pine life cycle therefore offers two possibilities for the formation of multiple embryos, a phenomenon called *polyembryony*. If a pine seed gives birth to two seedlings, it is not possible to know whether the twins are genetically identical.

If conifers are strange, Gnetales are mad

If conifers seem strange, Gnetales are even more mysterious. Their inner integument forms a long, beak-like, tubular micropyle that sticks out beyond the bracts surrounding the ovule. Unusual as their micropyle may be, pollen is captured in a pollination drop at its tip, just as in other gymnosperms. The real differences that make the Gnetales unique are the very private affairs taking place in the ovule. In the case of the comparatively simple *Ephedra*, as in conifers, the megagametophyte develops from the single surviving megaspore and produces two to three archegonia at the base of a deep pollen chamber. Although all the egg cells may be fertilised, only one develops further. The surviving zygote divides three times mitotically into eight daughter-zygotes, of which all (but usually only three to five) can become embryos. In the related *Gnetum*, things are totally different. To begin with, not only one but all four megasporangia originating from the meiotic division of the megaspore mother cell survive and participate in the formation of the megagametophyte. There are no archegonia housing the egg cells. In fact, at the time of fertilization, the female gametophyte consists of just one large cell with numerous free nuclei. Each of these free nuclei can act as an egg cell and, since several pollen tubes can reach the megagametophyte, result in numerous zygotes. These zygotes have stalks (suspensors) that may divide and, once more, produce multiple embryos. As usual, only one embryo per seed reaches maturity.

The love tubes of *Welwitschia*

Gymnospermous sex practices become even weirder with *Welwitschia*, the third and most bizarre of the Gnetales. As in *Gnetum*, the female gametophyte develops from all four megasporangia and lacks archegonia. At pollination, it consists of several multi-nucleate cells forming a kind of embryonal mass. Some of the cells of this embryonal mass grow tubes up into the surrounding tissue of the megasporangium where they meet the incoming pollen tubes. The fusion of the sperm with the egg cell nucleus allegedly takes place in these “love tubes” but the developing embryo is pushed back down the tube by its elongating suspensor.

Simple cycads

After so many bizarre ways of forming embryos, the case of the cycads is relatively simple. The zygote produces a single embryo, which is equipped with a long, non-dividing suspensor. In the mature seed, the remains of the suspensor are still attached to the tip of the radicle and appear as a coiled white thread when the germinating embryo exits the seed.

How many leaves on a gymnosperm embryo?

The mature embryo of the gymnosperms typically consists of one or more embryonic leaves (*cotyledons*) attached to the tip of a short straight stem (*hypocotyl*), which has a tiny root (*radicle*) at the bottom. There may be just one cotyledon (in *Ceratozamia*, a cycad), two (most cycads, cypresses, monkey puzzles, yew, *Ginkgo*, *Ephedra*, *Welwitschia* and *Gnetum*), three (*Encephalartos*, another cycad, and occasionally *Ginkgo*, yew and *Gnetum*), four (*Sequoia*), or many as in the pine family Pinaceae (for example, about twelve cotyledons in *Pinus pinea*).

In the two weirdest gymnosperms – *Welwitschia* and *Gnetum* – the embryo develops a unique, unparalleled organ – the *feeder* – a lateral outgrowth of the hypocotyl, larger than the embryo itself.

The haploid lunch pack of the gymnosperms

During the development of the gymnosperm seed, the tissue of the female gametophyte nourishes the growing embryo, stocking large amounts of energy-rich fat and protein until it becomes the young sporophyte’s lunch pack. If a pine kernel, for example is cut crosswise in half (the hard seed coat has been removed from commercially available pine kernels) in the round pine embryo is in the centre, surrounded by its caring megagametophyte.

The downfall

Gymnosperms and ferns dominated the forests and swamps throughout much of the Mesozoic (including the Triassic, Jurassic and Cretaceous) until about 100 million years ago. Cycads, ginkgos, conifers, and many long lost species were the food plants of dinosaurs. Most are now extinct with little more than a thousand species alive today, a shadow of their original diversity. Why? Because of yet another revolution, the advent of “flower power”.

The Flower Power Revolution

About 140 million years ago, during the late Jurassic (206–142 million years ago) or early Cretaceous (142–65 million years ago) when dinosaurs were in their heyday, a new group of plants appeared that would soon change the face of the Earth: the *anthophytes*. The name may be unfamiliar but anyone who has stopped to admire and smell a beautiful flower knows them. Nearly all plants – grasses, wildflowers, shrubs and trees (except conifers), vegetables, cacti, palms, orchids – belong to them. *Anthophytes* is the Greek for *flowering plants*.

Although named “flowering plants” they were not the first plants to produce flowers. Scientifically, a flower is defined as a specialised short shoot, the growth of which terminates with the production of one or more sporophylls (leaves bearing male micro- or female megasporangia). In terms of growth, a flower is therefore a final act. This is why no shoot ever emerges from the centre of a flower. Strictly speaking, the male and female cones of cycads are male and female flowers. In an attempt to restrict the term *flower* to the structures found in angiosperms, the preferred definition requires the presence of additional sterile (non spore-producing) floral leaves surrounding the sporophylls, for example, the petals of a rose. However, even this does not secure the angiosperms the exclusive right to the use of the word *flower*. Small, not very showy flowers with peripheral leaves around the sporophylls exist in the gymnospermous Gnetales (*Ephedra*, *Gnetum* and *Welwitschia*). The name *anthophytes* – or *flowering plants* – is therefore not the most appropriate for this group of plants. To reflect their revolutionary innovation and to exclude flower-bearing gymnosperms, they are better addressed as *angiosperms*.⁵ *Angiosperm* is the counterpart to the term *gymnosperm* (*naked seed*) and means *covered* or *enclosed seed*. But how and why did the angiosperms cover their seeds?

The evolution of the carpel

Take a sporophyll of the primitive gymnospermous sago palm (*Cycas revoluta*, Cycadaceae). It is simply a leaf with ovules lined up along its periphery. Now imagine that this sporophyll folds up along the midrib and its opposite

margins fuse to form a bag with the ovules inside. The result is what botanists call a *carpel*. However, the ovules locked away inside the carpel face a small hurdle. How will the pollen, or at least the male sperm, reach them? This problem was solved by the creation of a pollen-capturing zone, the *stigma* (Greek for *spot* or *scar*). The stigma is a wet, receptive tissue on the surface of the carpel, initially along the line where the margins of the sporophyll fused but later reduced to a small platform at the tip of the carpel. It provides pollen grains with ideal conditions for germination. Pushing their way into the stigma, the pollen tubes soon reach a special canal or transmitting tissue that supports their growth and guides them to the ovules down inside the carpel, the womb of the flower. With the development of the stigma, the initial handicap created by the closed carpel has – quite elegantly – been turned into yet another advantage: whilst the naked ovules of the wind-pollinated gymnosperms have to be pollinated individually, the stigma of the angiosperms has created a single entry point for all incoming pollen. A sole pollination event delivers enough pollen for the fertilization of all the ovules in the carpel. Furthermore, the germination of the “wrong” pollen can easily be inhibited or even prevented by chemical signals produced by the stigma surface.

The carpel was without doubt the revolutionary innovation of the angiosperms and would pave the way for their almost total domination of the plant world. But why is it *such* a great advantage for ovules to be enclosed within carpels rather than “naked” along the leaf margin or on the surface of the cone scales? It is true that they are better protected from predators, but a cone can do more or less the same job and it is much easier for the pollen to get to the ovules if they are not locked away. In order to fully comprehend the significance of the evolution of the carpel, it is necessary to look at the bigger picture.

Gone with the wind

Early seed plants relied on the wind to transport and disperse their pollen in the same way that mosses and ferns entrusted their spores to passing air currents. Wind pollination is still the preferred method among gymnosperms but it is quite an expensive way of getting the pollen to the ovules. There is only a minute chance that the wind will carry a pollen grain straight to an ovule of the same species. Hence, the wind is not a particularly reliable courier. Cycads and conifers make up for this by producing huge amounts of pollen: clouds of yellow pollen can be seen coming from the small male cones of a pine tree in spring when the wind blows. Despite the strategic placement of the larger female cones at the tips of the branches, it takes an enormous number of pollen grains to ensure their successful pollination. When it comes to pollinating flowers, insects are much more reliable and targeted than the wind. Insect pollinators such as bees move from flower to flower seeking rewards, typically in the form of pollen or nectar, and thereby ensure the relatively precise movement of pollen. Insect-pollinated flowers therefore need to produce fewer pollen grains to ensure pollination, a clear reproductive benefit over wind-pollinated flowers. This rather intimate relationship between seed plants and animals took some time to become established.

“Louis, I think this is the beginning of a beautiful friendship”⁶

Animals, birds and insects occasionally visited the flowers of wind-pollinated early gymnosperms. Among these early visitors were insects with strong mandibles (mainly beetles), which were able to chew through the tough sporopollenin wall to gorge on the nutritious contents of the pollen. Thirsty after their meal, they sometimes also visited the female flowers to take a sip from the sugary pollination drop at the tip of the ovule and thus, unintentionally, deposited some pollen. This rather casual relationship gradually developed into something more serious.

Modern-day cycads, for example, are dioecious, which means that they bear their male and female cones (flowers) on separate individuals. When the time for pollination arrives, both male and female cones emit heat and a strong odour that attracts insects (e.g. weevils), as their scales (sporophylls) begin to loosen and separate. This is also the strategy of the cardboard palm⁷ (*Zamia furfuracea*), a cycad of the coontie family (Zamiaceae). When mature, the male cones attract swarms of tiny weevils by offering them shelter, food (nutritious pollen) and even a breeding place; but the female cones are poisonous in order to protect the precious ovules. They would therefore have nothing to tempt potential visitors if they did not cleverly trick them by mimicking the appearance and smell of the male cones. This is already quite smart for a supposedly primitive gymnosperm, but it is the much more advanced angiosperms that have become the true masters of animal seduction. The need for less pollen to achieve successful pollination was a great advantage since it meant substantial savings in energy and materials. Moreover, with their ovules safely stowed away in carpels, sufficient safeguard against hungry animal visitors was also in place. Angiosperms therefore very quickly discovered the enormous advantages of a close friendship with insects and other animals, and since this niche was still largely unoccupied, they were able to exploit it relentlessly. How? By means of a beauty contest.

The secrets of attraction

Their newly developed friendship with animals gave rise to stiff competition between the angiosperms for the attention of potential pollinators. In order to become more attractive to catch the eye of passers-by and to make

pollination more efficient, angiosperms developed the conspicuous, often colourful structures that are thought of as “true” flowers.

One of the secrets of a proper flower is a successful advertising strategy to lure potential pollinating customers. To make their flowers more conspicuous, angiosperms added colour-ful leaves to the shoot bearing the sporophylls and often an enticing fragrance. Take the rose. The queen of flowers owes its wondrous beauty entirely to its showy petals, which consist of modified leaves around the reproductive organs in the centre of the flower. Its exquisite scent complements the positive experience, enhancing the attraction of the flower just as an enchanting perfume adds to the allure of a beautiful woman. Another major step forward in the evolution of the angiosperm flower was the combination of microsporophylls and megasporophylls in a single flower, something only very few gymnosperms (most of which are extinct today) ever managed. Such bisexual or hermaphrodite⁸ flowers avoid the duplication of effort required by separate male and female flowers, both of which would have to be equipped with attractants and rewards for pollinators. Since the microsporophylls (stamens) and megasporophylls (carpels) are in the same flower pollen can be received from visiting insects and at the same time some of the flower’s own pollen may get attached to the visitors. Bisexual flowers are simply a one-stop shop for receiving and dispatching pollen, as well as for rewarding the dispatcher with food (pollen) and drink (nectar).

Floral architecture

A typical angiosperm flower consists of four or five whorls of specialised leaves. The outer whirl is the *calyx*, a cup-shaped structure formed by three to five small green leaves, called *sepals*. Within the calyx is the large, often brightly coloured *corolla*, usually made up of three to five *petals*. Sepals and petals together form the *perianth* of a flower. Between or opposite the petals, one or two whorls of microsporophylls or *stamens* are inserted. A stamen consists of a slender stalk, the *filament*, carrying the *anther* at the top. The anther is the fertile part of the stamen and bears four microsporangia, the pollen sacs. The stamens themselves encircle the central whorl, the female part of the flower, the carpels. The number of carpels in each flower depends on the species. They can be numerous, as in buttercups (*Ranunculus* spp., Ranunculaceae), the marsh marigold (*Caltha palustris*, Ranunculaceae) and more exotic examples, such as the Winter’s bark tree (*Drimys winteri*, Winteraceae) and its relatives, the magnolias (*Magnolia* spp., Magnoliaceae). Other species, such as members of the legume family (Fabaceae), which includes beans and peas, have only one carpel per flower.

Why everything has two names

Scientists have given the sexual organs of seed plants different names although their direct equivalents were already present and properly named in the life cycles of mosses and ferns. In seed plants, microsporophylls and megasporophylls are called stamens and carpels, the microsporangium and megasporangium are the pollen sac and nucellus, and the microspores are pollen grains. It may be true that some scientists love to create new terms from the vocabulary of our Greek and Latin ancestors, but in the case of seed plants at least, it is for strictly historic reasons.

Before Hofmeister’s revolutionary discovery in 1851, scientists had already created a whole set of different technical terms for the reproductive organs of seed plants. It was the English naturalist and physician Nehemiah Grew (1641–1712) who invented much of the terminology used today for the different parts of a flower. Grew began his observations on the anatomy of plants in 1664 and in 1672 he published his first important essay *Anatomy of Vegetables begun*, which was followed in 1673 by *Idea of a Phytological History*. His most important publication on the *Anatomy of Plants* appeared in 1682. It included a chapter on the “Anatomy of Leaves, Flowers, Fruits and Seeds” in which he analysed the function of flowers and for the first time identified stamens and carpels as male and female sex organs. By the time Hofmeister was able to prove that the sex organs of cryptogams (mosses, ferns, etc.) and seed plants have a fundamental evolutionary similarity, Grew’s terminology had long been established. Both sets of terms have been retained and are used in parallel.

Fusion technology

During the course of evolution, angiosperms developed a tendency towards fusing parts of their flowers, especially the carpels. In more advanced families, the carpels are usually united to form a single *ovary* or *pistil*, for which the scientific term is a *syncarpous gynoecium*.⁹ In a syncarpous gynoecium the carpels share a single stigma, which can be raised above the swollen ovule-bearing part by a slender extension of the carpels, the *style*. The shared stigma helped further rationalise pollination since a single pollination event could now achieve the fertilization of all ovules of not only one but several carpels. This fusion of carpels is easily visible when the ovary of a tulip, for example, is cut in two. Even though they are fused together, the three carpels of a tulip flower retain their walls and divide the ovary into three clearly discernible chambers with ovules inside.

Other parts of the angiosperm flower with a strong evolutionary tendency to amalgamate are the petals. Good examples of this phenomenon are the bellflowers (campanulas) where the five petals form the single, bell-shaped corolla that gave the plants their name. Many evolutionarily advanced families such as the figwort family

(Scrophulariaceae) and mint family (Lamiaceae) have flowers with fused petals and mould their corollas into a shape that suits their preferred pollinators, bringing us back to the intimate relationship of angiosperms with animals.

Beauty lies in the eye of the beholder

It was their relationship with animals – especially insects – that permitted the incredible diversity of angiosperms that we marvel at today. The variation of the different flower parts in number, size, shape, symmetry and colour enabled them to develop an almost infinite diversity of flower types. By specialising and tuning their flowers to match the preferences (in colour and smell) and physical needs and skills (body size, length of mouth parts) of only a certain group of insects or sometimes a single species of bee, butterfly, moth or beetle, angiosperms found a very efficient way to avoid unwanted pollen being deposited on their stigmas. This is why some flowers are brightly coloured and emit a pleasant smell (the rose, for example), whereas others are less pleasing to our senses, especially those that are trying to attract carrion flies by looking and smelling like a dead animal (e.g. the smooth carrion flower (*Smilax herbacea*, Smilacaceae) from North America, and African stapelias). Some orchids go as far as interfering with the sex life of their pollinators and mimic a potential mating partner (e.g. the bee orchids of the genus *Ophrys*), or – possibly even more upsetting for the animal – a male rival that must be attacked (e.g. *Oncidium planilabre*).

Quid pro quo or the miracle of co-evolution

During the course of evolution, the relationship between plants and insects developed into a very close partnership. In fact, their alliance has become so important for both of them that not only did the plants adapt to the needs of the insect, but the insects also adapted to their flowers. This so-called *co-evolution* between insects and plants was probably the most influential factor in the origin and diversification of the angiosperms.

This mutual adaptation of flowers and insects can be so obvious that Charles Darwin was able to predict the pollinator of the Malagasy comet orchid, *Angraecum sesquipedale*, without having seen it. When he observed the huge 30–35cm long hollow spur inserted in the back of the flower, he postulated that there must be an insect with a tongue long enough to reach the nectar at the end of the spur, most probably a moth. It was only several decades after his death that he was proved right: a giant hawkmoth with a tongue more than 22cm long was captured in Madagascar in the early twentieth century. This long-elusive animal was given the Latin name *Xanthopan morgani praedicta* (*praedicta* meaning predicted). Although this hawkmoth had been named and described in 1903, the final proof that it is the pollinator of the comet orchid was not provided until 130 years after Charles Darwin's insightful prediction. In 1992, the German zoologist Lutz Wasserthal went on an expedition to Madagascar to track down the elusive hawkmoth in its natural habitat. The trip was successful: he returned with sensational photographs furnishing irrefutable evidence that *Xanthopan morgani praedicta* is indeed the pollinator of *Angraecum sesquipedale*. This leaves the question of why this hawkmoth developed such preposterously long mouth parts. The answer lies in its feeding strategy. Most hawkmoths feed while hovering in front of flowers. Wasserthal believes that the extreme elongation of the insect's proboscis and the hovering flight are adaptations to protect them from being ambushed by predators such as hunting spiders hiding in or behind flowers. Only hawkmoths with extremely long proboscises can stay out of range of hunting spiders. The probable evolutionary scenario is that hawkmoths developed their elongated mouth parts as a defence mechanism. Subsequently, flowers adapted their shape to recruit the suitably pre-adapted hawkmoth as their pollinator.

With its own private courier service in place, a plant species can prevent unwanted hybridization with close relatives. This rather efficient genetic isolation mechanism made it possible for many new species to evolve within a relatively short time, even if they were growing next to their first and second cousins. In addition, a pollinator entrained on a particular flower travels long distances between two flowers of the same species. This allows angiosperm plant communities to be more diverse, which means that they have a higher number of species but a lower number of individuals of each species in a certain space. The best proof that this strategy works is once more provided by orchids. They are the most sophisticated flowers of all angiosperms, and with more than 18,500 species they are the largest and most successful group of flowering plants on our planet. It is their extremely selective pollination mechanism that makes it possible for more than 750 different species of orchids to grow on a single mountain such as Mount Kinabalu in Borneo.

There are always some luddites

As in every society, there are retros among the angiosperms, which never joined the floral beauty contest or dropped out and shifted back to wind pollination. This reluctance or reversal did not occur because the plants found the competition for public attention too stressful. It happened, as so often in evolution, for economic reasons. Wind-pollinated angiosperms are mostly found in places where there are not many pollinating animals but which are windy. In fact, despite the high investment in producing a huge amount of pollen, wind pollination is quite cost-efficient in communities where wind-pollinated plants are common and grow closely together. Good examples are the coniferous forests in the Arctic, the grasslands in Africa but also some angiospermous

broadleaf forests in the temperate regions. Deciduous trees like alder, birch, beech, oak, chestnut, hazelnut, and all the grasses are good examples of angiosperms that reverted to wind pollination. Their flowers are small, rather unspectacular (large petals would be an obstacle) and shed huge amounts of pollen into the air in spring – as any hay fever sufferer can testify.

Things can only get better

So far, the angiosperms' most prominent progressive characters (carpels with stigma, bisexual flowers) all revolve around the ovules and seeds. With so many major innovations and a strong tendency towards improving their reproductive organs, it is hard to believe that angiosperms have maintained the same sexual practices as the gymnosperms. But how could they make such an amazingly sophisticated organ as the seed even better? A closer look at the sex life of angiosperms will provide the answer.

The amazing sex life of the angiosperms

If a Kama Sutra had been written for plants, angiosperms would provide the most exquisite example of "vegetable love-making". Their method of sexual reproduction is so sophisticated that, even today, scientists do not fully understand why they do it in the way they do.

Double-wrap protection

Although scientists are not quite sure when, how and why it happened, angiosperms covered their nucellus with a second integument. Such *bitegmic* ovules with an inner and an outer integument are also found among gymnosperms, which are usually *unitegmic* (with only one integument). *Ephedra* and *Welwitschia* are the two gymnosperms with bitegmic ovules; the third member of the Gnetales, *Gnetum* itself, has ovules consisting of a mega-sporangium surrounded by what some interpret as three integuments. To make matters even more complicated, many angiosperms, especially the most advanced ones, have ovules with only a single integument. However, their unitegmic ovules are derived from bitegmic ones, either by suppressing one integument or by amalgamating the two.

However many integuments an ovule has, there has to be access to the egg cell. In bitegmic ovules, each integument has its own micropylar opening. The one in the outer integument is called the *exostome*; the one in the inner integument the *endostome*. Exostome and endostome together form the micropyle in bitegmic ovules. The area of the ovule oppo-site the micropyle is the *chalaza*, a topographical term rather than one addressing a specific organ; it refers to the area at the base of the ovule where the integuments join the nucellus.

Umbilical cord and navel

The chalaza is also the place where the vascular supply of the ovule usually terminates. Like a foetus in the uterus, seeds are attached to a *placenta* in the ovary by an umbilical cord. When the seed leaves the fruit, the umbilical cord, called a *funiculus* or *funicle* in plants, detaches from the seed and leaves a scar. This scar, basically the equivalent of the human navel, is present in all seeds, and is called the *hilum*. The hilum is usually small and sometimes almost invisible. In many seeds, however, the hilum is large and constitutes a prominent, characteristic feature of the seed (for example in cacti, horse-chestnuts, certain legumes).

Upside down

Compared with angiosperms, the ovules of gymnosperms are relatively simple. They have a straight longitudinal axis and the point where they are attached to the mother plant co-incides with their chalaza. Enclosed within carpels, the micropyle of such ovules points away from the carpel margin, which is the area from where the pollen tube enters the ovular chamber. In angiosperms, the pollen tube therefore had to grow a certain distance outside the transmitting tissue of the carpel before reaching the micropyle. To solve this problem, angiosperms have turned their ovules upside down so that the micropyle lies closer to the carpel margin. Such "turned" *anatropous* ovules distinguish the angiosperms from the gymnosperms, which have only "unturned" *atropous* ovules.

Whilst hilum and micropyle are located at opposite ends in atropous seeds, they are in close proximity to each other in anatropous seeds. Another indicator of anatropy is the presence of a seam-like structure called the *raphe*. In the mature seed coat, the raphe often appears as a darker or brighter longitudinal ridge or groove extending between opposite ends of the seed. Originally, the raphe was thought to be the portion of the funicle that fused with the integument after its inversion. Although it is true that the raphe is formed by the funicle, it is not really the result of a fusion of tissues: rather it develops from an elongation of the funicle at the point where it is attached to the chalaza of the young ovule. Through this intercalary growth of the funicle the nucellus turns by 180 degrees and the micropyle ends up close to the future hilum.

The anatropous ovule is present in 80 per cent of all families, making it the most common type of ovule in the angiosperms. Only a few exceptions from about twenty families are known to have reverted to atropous

ovules. This is mainly the case where the ovary contains only a single erect ovule whose micropyle faces or even touches the trans-mitting tissue (e.g. in Juglandaceae, Piperaceae, Polygonaceae, Myricaceae, Urticaceae), making it unnecessary to turn the ovule round.

Precocious puberty

Events inside the nucellus of the angiosperms are initially the same as those in the gymnosperms. Within the tissue of the nucellus, one cell, the megasporangium, undergoes meiosis to produce four haploid megasporangia of which three (those closest to the micropyle) usually die.¹⁰ The survivor is called the *functional megasporangium*.

From this point on, however, everything is different in angiosperms and – most importantly – much faster. Instead of producing a female gametophyte that consists of thousands of cells and one or more archegonia, the megagametophyte of the angiosperms is simplified. After only three mitotic (normal) divisions of its nucleus, the functional megasporangium gives rise to eight free haploid nuclei, which are arranged in two groups of four at either pole of the megasporangium. In the next stage, one nucleus from each group migrates to the centre. As they come from opposite poles, they are appropriately called *polar nuclei*. After the formation of cell walls, the mature gametophyte typically consists of eight nuclei distributed over just seven cells, one of which functions as an egg cell.¹¹ These seven cells of the megagametophyte, in angiosperms also called the *embryo sac*, are arranged in a particular pattern: there are three small cells at the micropylar end forming the *egg apparatus*, which consists of the egg cell and two accompanying *synergids*. The three cells of the egg apparatus face another set of three *antipodal cells* at the opposite end of the embryo sac. Finally, in between the egg apparatus and the antipodal cells is a large *central cell* containing the two polar nuclei. Once the female gametophyte has reached this stage, it is ready for fertilization.

The progressive reduction of the female (and male) gametophytes observed in seed plants is an impressive example of a recurring phenomenon in the evolution of both plants and animals. It is called *progenesis*. Progenesis is the politically correct term for something very similar to “precocious puberty” and refers to an organism that reaches sexual maturity while still in its juvenile stage. Certain amphibians and insects are good examples.

When it comes to sex, angiosperms want it all

The evolution of the seven-celled/eight-nucleate megagametophyte is new and radical, but it is only the foreplay to a most sophisticated act of sexual reproduction. To begin with, gymnosperms have nothing that would compare to the antipodal cells and the polar nuclei of the angiosperms. The antipodal cells usually have no particular function and soon degenerate but the polar nuclei assume a unique role: they join the unification of male and female. But in what way and why are they allowed to join in this most private affair?

On the male side, the microspore starts off as a single cell. Soon, the young microspore undergoes a mitotic division inside the pollen grain, resulting in a vegetative cell and a generative cell. Even before the pollen grains are released from the pollen sacs, the generative cell often divides mitotically to produce the two sperm nuclei. The sperm nuclei are gametes with only a small volume of cytoplasm around the nucleus and no flagella. When a pollen grain reaches the stigma of a flower, it germinates with a pollen tube. Its growth directed by the nucleus of the vegetative cell, the pollen tube penetrates the stigma and traverses the style, finally entering the cavity of the ovary and eventually the micropyle of the ovule.

Upon entering the micropyle, the pollen tube releases the two sperm nuclei into one of the synergids next to the egg cell. Shortly before this, the two haploid polar nuclei in the central cell have fused into one diploid nucleus and migrated to a position close to the egg apparatus. What happens next is unique in the plant kingdom.

Once pollinated, twice fertilised

Whilst their old-fashioned gymnosperm brethren use only one of the two sperm nuclei to fertilise an egg cell and allow the other one to either go to waste or fertilise a neighbouring archegonium, angiosperms want both – to achieve an extraordinary double fertilisation: one of the sperm nuclei enters the egg cell as usual, while the other one moves down into the central cell where it meets the diploid nucleus (formed by the two polar nuclei) already waiting close by. Then, in the same way as the first haploid sperm nucleus fuses with the haploid nucleus of the egg cell to form the diploid nucleus of the zygote, the second haploid sperm nucleus fuses with the diploid nucleus of the central cell to form a triploid nucleus. Only when this double fertilisation has been successful, will the zygote give rise to the embryo and the ovule start developing into the seed. Before taking a closer look at the development of the embryo, the fate of the enigmatic triploid central cell should be explored.

The triploid lunch pack of the angiosperms

Even before the zygote produces a recognizable embryo, the triploid central cell grows into a tissue which constitutes the defining component of the angiosperm seed, the *endosperm*.¹² The endosperm surrounds the growing embryo and nourishes it during its development. As the seed matures, the embryo grows deeper into the endosperm. What the embryo has not consumed by the time the seed is mature persists in the seed and serves as the young sporophyte's food reserve during germination. Since it forms the main constituent of cereal grains,

endosperm is the reason that rice, wheat, maize, oat and millet provide the staple food for billions of people worldwide. It is this unique and unparalleled triploid seed storage tissue that more than anything else characterises the angiosperms. But why does it emerge from a second fertilization when it does not produce an embryo?

Is the endosperm a sacrificial twin?

In 1898–99 the Russian biologist Sergei Gavrilovich Navashin (1857–1930) and the French botanist Jean-Louis Léon Guignard (1852–1928) discovered – independently – the developmental origin of endosperm from double fertilization. But since then, the evolution of the specific events that led to the formation of a triploid endosperm has remained a mystery.

Recent research has shown that members of the gymnospermous Gnetales – believed by some to be the closest living relatives of the angiosperms – also undergo a process of double fertilization. In Gnetales, however, double fertilization does not lead to the formation of a zygote and an endosperm but – as would be expected – to two diploid zygotes. One theory is that in the long extinct ancestors of the angiosperms, the second fertilization event yielded a genetically identical twin embryo but once the angiosperm stem lineage branched off, this twin embryo evolved into an embryo-nourishing structure, the endosperm.

However, it is still not proven that the Gnetales are the closest living relatives of the angiosperms. Recent evidence suggests that they may be more closely related to pines. Their method of sexual reproduction may not, therefore, be of immediate relevance to understanding how double fertilization evolved in angiosperms. Whether scientists will ever be able to solve this riddle is uncertain. Because of incomplete fossil records, angiosperms seem to have appeared suddenly and with considerable diversity in the Earth's history but without obvious antecedents. The evolutionary origin of the angiosperms – the most prominent unresolved issue in plant evolutionary biology – therefore remains Darwin's “abominable mystery” of more than a century ago.

The advantages of double fertilization

Just as the evolutionary origin of the endosperm remains a mystery, the advantages of double fertilization are not completely clear. By incorporating both maternal and paternal genes, the endosperm tissue becomes genetically identical to the embryo. This could enhance the development of the embryo by reducing the risk of genetic incompatibilities between mother and offspring. This is also a possibility in gymnosperms, where the tissue surrounding the embryo (the haploid megagametophyte) is entirely maternal.

From an economic point of view also, the evolution of endosperm seems to be an improvement. Although gymnosperms such as ginkgos, cycads and conifers can be proud of their seeds, the way they “make” them is not particularly efficient. Their primeval sex life forces them to produce their storage tissue (the massive megagametophyte) in advance, before the egg cell is fertilised. Angiosperms put their energy into the formation of the expensive, energy-rich endosperm only after successful fertilization of the ovule. If the pollination of a flower fails, angiosperms have not wasted too much precious energy and materials. Conservation is always a great advantage in the evolutionary race.

The embryo of the angiosperms

After fertilization, or sometimes even before, the synergids and antipodal cells degenerate while the zygote starts to divide mitotically. In all angiosperms, the very first division of the zygote is asymmetrical. It divides the zygote transversely into a large basal cell facing the micropyle, and a small apical cell facing in the opposite direction. This first division determines the polarity of the embryo. The apical cell grows into the embryo proper whereas the larger basal cell produces a stalk-like suspensor, similar to the one already encountered in gymnosperms. Originally, the suspensor was merely conceived as a means to anchor the embryo at the micropyle while it pushed the embryo deeper into the endosperm. Today, we know that its function is much more complex. The suspensor not only nourishes the young sporophyte with nutrients transferred from the mother plant but also controls the early stages of development of the embryo by supplying it with hormones. Unlike the embryo, the suspensor is short lived. In the mature seed it has long since disappeared, often without trace.

Monocots and Dicots

Initially the embryo proper is just a globular lump of cells but it soon starts to differentiate into the embryonic axis (hypocotyl), with the root (radicle) at one end and the first leaves of the young sporophyte, the *seed leaves* or *cotyledons*, at the other. Since the development of the embryo starts right underneath the micropyle, the tip of the radicle always marks the spot.

The embryo of gymnosperms can have any number between one and more than ten cotyledons, but the embryo of angiosperms has either two or just one. Botanists have long used this very convenient, clear-cut distinction to separate the angiosperms into two groups, the Dicotyledons with two seed leaves and the Monocotyledons with only one seed leaf. There are very few exceptions to this rule where the number of cotyledons exceeds two. Some individuals of *Magnolia grandiflora* (Magnoliaceae), for example, may occasionally

develop three or more cotyledons, while other species regularly produce three (e.g. *Degeneria vitiensis*, Degeneriaceae) or up to eight cotyledons (*Persoonia* spp., Proteaceae). There are also some Dicotyledons in which the two cotyledons are unequal in size (*anisocotyl*). In extreme cases, such as sowbread (*Cyclamen europaeum*, Primulaceae) and larkspur (*Corydalis* spp., Ranunculaceae), the embryo develops only one cotyledon, while the second one is suppressed. In *Streptocarpus wendlandii* (Gesneriaceae) anisocotyl is not expressed until after germination. In the seed the cotyledons are morphologically identical, but soon after germination one cotyledon dies while the other remains the only leaf the plant will ever develop, eventually becoming as long as 70cm or more. In other Dicots the two cotyledons are fused into one in the mature embryo. Such “pseudomonocotyledonous” Dicotyledons are found in the carrot family (Apiaceae) and the buttercup family (Ranunculaceae). To complete the selection of exceptions, members of the mono-cotyledonous yam family (Dioscoreaceae) sometimes have two (unequal) cotyledons. The Dicotyledons are the larger group. It is estimated that they comprise some 261,000 species distributed over more than 443 families, compared with 53,000 species in 91 families for Monocotyledons. However, in view of the latest estimate of a total of 422,000 species of angiosperms worldwide these figures are likely to be a gross understatement.

Monocots and Dicots, as botanists abbreviate them affectionately, are generally easy to distinguish, even without counting the leaves of their embryos. Monocots are mostly herbaceous plants with simple leaves that lack a division into a stalk and blade and show parallel venation. All the grasses, bananas, bamboos, lilies, orchids and palms, for example, are Monocots. Recent research has shown that during the evolution of the angiosperms, Monocots branched off as a lineage from within the primitive Dicots. Somewhere on the way they must have lost one of their cotyledons.

Embryo diversity

In many primitive angiosperms, the embryo is very small in relation to the amount of endosperm at the time the seed is released from the mother plant. This is true of members of the annona family (Annonaceae), holly family (Aequifoliaceae), barberry family (Berberidaceae), magnolia family (Magnoliaceae), poppy family (Papaveraceae), buttercup family (Ranunculaceae), and Winter's bark family (Winteraceae). Trying to find the embryo in a seed of a magnolia, custard apple (*Annona cherimola*), poppy, buttercup, Winter's bark tree (*Drimys winteri*), or the twinleaf (*Jeffersonia diphylla*) can be very difficult and seem more like occupational therapy. The embryos in these seeds are microscopically small with hardly discernible cotyledons and the amount of endosperm is huge in relation to the embryo.

A whole range of embryos of different shapes and sizes can be found in seed plants from microscopically small ones to those filling the entire seed. In 1946, Alexander C. Martin published a paper entitled “The comparative internal morphology of seeds” based on an investigation of the seeds of 1,287 plant genera, including both gymnosperms and angiosperms. What Martin found was that the internal structure of seeds varies tremendously with respect to the relative size, shape and position of the embryo. His classification system, which is still widely used today, distinguishes ten different embryo types and two types of extremely small seeds. These twelve types are divided into two divisions. Embryos of the peripheral division are restricted to the lower half of the seed or extend along its periphery. They predominantly belong to the Monocots. Because of the loss of one cotyledon, their asymmetrical embryos can have the most unusual shapes such as flat discs (“broad type”) or head-like structures (“capitate type”). Tiny, largely undifferentiated disc-shaped embryos are found in relatives of the grass family (Poaceae) such as the pipewort family (Eriocaulaceae), the rush family (Juncaceae), the restio family (Restionaceae) and the yellow-eyed grass family (Xyridaceae). The rarer capitate embryos are found only in a few families, such as the sedge family (Cyperaceae), the yam family (Dioscoreaceae) and the spiderwort family (Commelinaceae). “Lateral type” embryos, which are in the shape of a wedge tightly pressed against the side of the endosperm, are unique to the grass family. The fourth and last embryo type of the “peripheral division” is (somewhat redundantly) called “peripheral type”. It is found in only one order (a taxonomic rank above the family level) of the Dicotyledons, the Caryophyllales, which include the cactus family (Cactaceae), pink family (Caryophyllaceae), pokeweed family (Phytolaccaceae), four o'clock family (Nyctaginaceae), stone plant family (Aizoaceae), purslane family (Portulacaceae), amaranth family (Amaranthaceae), and knotweed family (Polygonaceae). Here, the embryo occupies a unique position in that it extends along the periphery of the seed rather than following its longitudinal axis through the centre. The reason for the marginal position of the embryo lies in the peculiar nature of the seed storage tissue of the Caryophyllales. Rather than representing triploid endosperm, the central starch-laden tissue around which the embryo curves, originates from the diploid nucellus. Although rare, such a storage nucellus or *perisperm* is found elsewhere in the angiosperms. Most of what is inside an ordinary peppercorn (*Piper nigrum*, Piperaceae) or the seed of a waterlily (*Nymphaea* spp., Nymphaeaceae) consists of perisperm. In the complicated seeds of the ginger family (Zingiberaceae), the storage tissue consists of a significant amount of both endosperm and perisperm.

In seeds belonging to Martin's “axial division” (originally called “axile” by Martin), the embryo follows the longitudinal axis of the seed through its centre. “Linear type” embryos are cylindrical with the cotyledon(s) not

significantly wider than the embryo axis. This rather unspecific embryo shape is found in both gymnosperms (conifers, cycads, *Ginkgo*) and angiosperms (both Mono- and Dicots). Restricted to dicotyledonous angiosperms are embryos with broad and flat (“spatulate type”) or folded (“folded type”) cotyledons. The seeds of the castor oil plant (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae) are a good example of the former, and the seeds of cotton (*Gossypium herbaceum*, Malvaceae) of the latter type. Two other types are limited to Dicots: spatulate embryos bent like a jack-knife (“bent type”), and straight spatulate embryos in which the thick cotyledons overlap and encase the short embryo axis (“investing type”). Examples of both types can be found in the legume family (Fabaceae), where the papilionoid subfamily (Papilionoideae) is characterised by the “bent type” and the mimosoid and caesalpinioid subfamilies (Mimosoideae and Caesalpinoideae) typically have “investing type” embryos.

Peripheral, bent and sometimes folded embryos are the result of a curvature of the longi-tudinal axis of the seed. Seeds with a curved longitudinal axis, where micropyle and chalaza are not opposite each other, are called *campylotropous*. The advantage of campylotropous seeds is that they allow the embryo to become much longer than the actual seed and thus give rise to a taller seedling with improved chances when competing with other seedlings for light.

For very small seeds Martin created two categories based solely on size: seeds that are 0.3 to 2mm long belong to the “dwarf type”; seeds less than 0.2mm long are the “micro type”. Martin's measurements exclude the seed coat. Such minute seeds contain tiny, underdeveloped embryos with either poorly developed cotyledons or no cotyledons at all. They are usually wind-dispersed and found in a variety of angiosperm families, most famously in orchids (Orchidaceae) but also in the broomrape family (Orobanchaceae), sundew family (Droseraceae), bellflower family (Campanulaceae) and gentian family (Gentianaceae). Medium or larger seeds with tiny embryos, such as those of the annona family (Annonaceae), magnolia family (Magnoliaceae), buttercup family (Ranunculaceae) and Winter's bark family (Winteraceae), represent Martin's “rudimentary type”.

Size does matter

The size of the embryo in the seed is an important factor in the life of a plant. Seeds with very small embryos often need some lead time before they can germinate. During this lead time, which can last for months, the nutrients stored in the endosperm are first mobilised, then absorbed by the embryo. Once the seeds of the ash (*Fraxinus excelsior*, Oleaceae) or those of magnolias have been dispersed, the embryo has to mature and grow larger before it is strong enough to leave the shelter of the seed coat. If seeds with small embryos germinate faster, like those of some palms such as the Mexican fan palm (*Washingtonia robusta*) or the Brazilian needle-palm (*Trithrinax brasiliensis*), the seed remains attached to the seedling until all the endosperm has been resorbed, which takes a long time. The handicap of seeds that are not capable of germinating quickly is that they are unable to react rapidly to small windows of opportunity, such as a sudden downpour in an area of low rainfall (for example, deserts and semi-deserts). The compelling advantages of fast-germinating seeds were therefore a driving force towards the evolution of seeds with larger and more developed embryos. In the most extreme case, the embryo uses up all available endosperm before the seed is mature. The nutrients provided by the mother plant are then stored directly in the embryo's own tissue, usually its leaves. Such storage embryos develop thick and fleshy or thin and folded cotyledons, filling the entire cavity of the seed. With all the nutrients of the endosperm already absorbed before germination, storage embryos are “ready to go” and thus able to take immediate advantage of favourable changes in their environment.

A member of the legume family holds the world record among storage embryos. The endospermless seeds of *Mora megistosperma* (syn. *Mora oleifera*), a large tree from tropical America, can be up to 18cm long and 8cm wide and weigh up to a kilogram, which makes them the largest dicot seeds on earth. The bulk of the seed consists of the two thickened cotyledons as do the seeds of more familiar legumes such as beans, peas and lentils. The only difference is that the seeds of *Mora megistosperma* have an air-filled cavity between the cotyledons, which affords the seeds buoyancy in seawater, an adaptation to their tidal marshland habitat. Other palatable storage embryos with large cotyledons include sunflower kernels, cashew nuts, peanuts and walnuts. That these popular “nuts” are storage embryos explains why they split so easily into two halves, the cotyledons.

The opposite extreme are the dust-like “micro type” seeds of orchids. All they contain inside the wafer-thin loose seed coat is a spherical, underdeveloped embryo without any endosperm. With no significant food reserve for the embryo, orchids have to enter into a symbiotic relationship with compatible mycorrhizal fungi as soon as they germinate. The fungus provides the germinating embryo with precious carbohydrates and minerals. For a few, especially the terrestrial orchids of the temperate zone, the relationship with their specific fungus remains vital for the rest of their lives. Little is known about how specific orchids are in choosing their fungal partners. Some orchids at least are known to be able to establish a mycorrhizal relationship with several different species of fungi.

It takes three generations to create one seed

Seeds are composed of the tissues of three different generations; this is true of both gymno-sperms and angiosperms. Generation one is the tough protective seed coat. It develops from the integument, which itself is

formed by the diploid cells of the parent sporophyte. Generation two is the nutritive tissue, which is provided either by the haploid body cells of the female gametophyte (in gymnosperms) or by the triploid endosperm (in angiosperms). The third generation is the diploid embryo, which combines the genetic material of two different individuals, the mother sporophyte (providing the egg cells) and father sporophyte (providing the pollen). This sophisticated combination of three genetically different generations of tissue in a single organ renders the seed the most complex structure produced by a seed plant.

... or sometimes just one

Although it is true that the vast majority of angiosperms produce their seeds sexually, there are a few notable exceptions. Some plants stopped exploiting the advantages of double fertilization and abstained – either partially or totally – from sexual reproduction. There are more than 400 species in over forty angiosperm families which are able to produce seeds asexually, by a process called *apomixis*. Curiously, although well represented among Monocots and Dicots, apomixis appears to be entirely absent among the gymnosperms.

Apomictic species are thought to have evolved independently from sexually reproducing ancestors multiple times. Some of them are only facultative apomicts and can still reproduce sexually, while others are obligate apomicts whose only way of reproduction is apomixis. Although the mechanisms leading to apomictic reproduction are diverse, the underlying principle is that meiotic division is bypassed, so that a diploid egg cell is produced and develops into an embryo without prior fertilization (*parthenogenesis*). For the development of the endosperm most apomicts still require fertilization of the central cell with its two polar nuclei. But some apomictic species have abandoned the fertilization of the central cell, which then initiates the development of the endosperm on its own.

Seventy-five per cent of all known apomicts occur in just three families: the grasses (Poaceae), the rose family (Rosaceae) and the sunflower family (Asteraceae), which include such familiar examples as dandelion (*Taraxacum officinale*), mouse-ear hawkweed (*Hieracium pilosella*) and cinquefoil (*Potentilla* spp.). As a result of the various apomictic mechanisms the seeds contain embryos that are genetically identical to the mother plant. Such clonal embryos are useful in the propagation of apomictic crops such as *Citrus* species (Rutaceae), mangosteen (*Garcinia mangostana*, Clusiaceae) and blackberries (*Rubus fruticosus*, Rosaceae). Their apomictically produced seeds yield an exact copy of the mother plant, thus perpetuating the valuable traits of a particular race or hybrid through successive seed generations.

Homage to the gymnosperms – at least they look good on paper

Beautiful flowers, clever pollination strategies, double fertilization, and more efficient seed production – the angiosperm way of life was, and still is, a great success story. The fossil record shows that angiosperms appeared quickly and suddenly between the end of the Jurassic and the beginning of the Cretaceous (c.140 million years ago). By the end of the Cretaceous (c. 65 million years ago), they had literally exploded into a huge diversity of species, taking over most terrestrial plant communities. Soon, they had largely displaced ferns and gymnosperms, the dominant vegetation during the Permian, Triassic and Jurassic.

Nevertheless, ferns and gymnosperms still grow on Earth today. In fact, recent research suggests that the majority of living fern species (80 per cent) diversified only in the Cretaceous, after the angiosperms appeared, which is much later than one would expect of such a supposedly ancient group. The new and more complex habitats created by the angiosperms, especially the forests they formed, offered new niches for other organisms. Ferns were probably among the opportunists taking advantage of this, which would explain their Cretaceous comeback. With more than 10,000 extant species they outnumber the gymnosperms ten times. Despite their diminished diversity, gymnosperms still play a significant role today. Conifers in particular put up some serious competition for angiosperms. Although angiosperms mature more quickly than gymnosperms and generally produce more seeds in the same time, conifers, at least, are better adapted to dry, cool habitats. This is why they dominate forests in northern latitudes, at high elevations and on sandy soils. In fact, coniferous forests cover about 25 per cent of the land surface and provide most of the cellulose used in papermaking.

However, with an estimated 422,000 species, it is true that angiosperms vastly outnumber the thousand species of gymnosperms that still exist today. Their incredible versatility and ability to adapt to almost all climates and situations is unrivalled in the plant kingdom and has allowed them to become the unchallenged rulers of the Earth's flora. The fantastic diversity of the angiosperms is displayed in nearly every aspect of their appearance but nowhere more than in their reproductive organs, flowers, seeds and, of course, the containers in which they produce their seeds.

The seed-bearing organs of the angiosperms

The evolution of animal-pollinated flowers with carpels and more efficient seeds is only the first part of the angiosperm success story. The second part covers the magnificent spectrum of strategies and adaptations developed by angiosperms to disperse their seeds in order to ensure the survival of their species and to expand

into new territories. Enclosing the ovules within carpels has many advantages. As the seeds ripen they eventually have to leave the mother plant, and for early angiosperms confinement in the carpel could have been a significant obstacle. Soon though, the initial difficulty of liberating the seeds from the carpels was overcome. One way to solve the problem of angiospermy was to develop one-seededness so that the carpel was incorporated into the seed and both were dispersed together. This condition is still found in most indehiscent fruits such as nuts and drupes. However, during the course of evolution angiosperms have perfected their seed-bearing organs, better known as "fruits", and so turned this initial obstacle into another advantage. They developed a wide range of specific adaptations, which enabled them to exploit every possible means of transport for their seeds and fruits, including wind, water and, most importantly, animals. Once more, the astonishing ability of the angiosperms to diversify and adapt to every available niche contributed towards their evolutionary success. Each dispersal strategy is reflected in a complex syndrome of adaptations that appear after the ovules have been successfully fertilised. It all starts with the wilting of a pollinated flower.

Metamorphosis

As soon as a flower has been pollinated and its ovules fertilised there is no need to attract further pollinators. The showy petals and the stamens usually wilt and wither away, while the ovary starts to swell and turn into a fruit. Inside the ovary, the ovules grow, the endosperm forms, and the embryo develops, while the soft integuments turn into the hard seed coat.

Whereas gymnosperm seeds take at least twelve to twenty-four months to ripen, most angiosperms produce their seeds much faster, usually within a few weeks or months. Bananas, for example, take only two to three months, cherries are edible after three to four months, and mangos can be harvested four to five months (100–130 days) after flowering. Coconuts take a whole year after pollination to mature and Brazil nuts need even longer (fifteen months). With seven to ten years from flower to fruit, the Seychelles nut palm (*Lodoicea maldivica*, Arecaceae) – in many ways an angiosperm extremist – is the slowest fruiter of all. In comparison, the fastest reproducing weeds such as thale cress (*Arabidopsis thaliana*, Brassicaceae) cycle from seed to seed in less than six weeks.

Going to extremes – fruits smaller than a sperm, heavier than a millstone

Although we are sometimes unaware of it, every angiosperm produces some kind of fruit: herb, shrub and tree all produce their own characteristic fruits, and the variety is endless. The spectrum of sizes alone ranges from the almost microscopic fruits of the smallest angiosperm, the aquatic watermeal (members of the genus *Wolffia*), to the enormous fruits of *Cucurbita maxima*, better known as giant pumpkins. To put this into perspective: a full-grown *Wolffia* fruit is just 0.3mm long and smaller than a sperm of the cycad *Zamia roezlii*, whereas the world's largest pumpkins can weigh an incredible 600kg. The angiosperms developed a tremendous diversity of shapes and models, from juicy berries and drupes, hard nuts, winged gliders and helicopters, to exploding capsules and ferociously spiny pods. There are so many different types that botanists over the past two centuries, in a desperate attempt to classify them, generated more than 150 technical fruit names. Explaining the tantalising intricacies of fruit classification is beyond the scope of this book. However, to give an impression of the agony botanists still face, the main criteria that are used to bring some degree of order into the overwhelming diversity of fruit types will be discussed briefly.

A brief introduction to the classification of fruits

Despite the difficulties botanists experience with increasing attention to structural details, the three basic principles of fruit classification are relatively simple: (1) the underlying ovary type (apocarpous or syncarpous); (2) the consistency of the fruit wall (soft or hard); and (3) whether or not a fruit opens up at maturity to release its seeds. Since every combination of characters is possible in angiosperms, all three criteria are applied independently.

The three basic types of fruits

The most important criterion of fruit classification is the structure of the ovary from which a fruit develops. *Simple fruits* like cherries, tomatoes, oranges and cucumbers develop from one flower with only one pistil, which can be either a single carpel or several united carpels. *Multiple fruits* develop from flowers with several separate pistils. Such flowers are typically found in primitive angiosperm families such as the Annonaceae, Magnoliaceae, and Winteraceae. The fruit of the tulip tree (*Liriodendron tulipifera*), a member of the Magnoliaceae family, forms a cone-like structure in which each of the numerous carpels develops into a flat, narrow-winged *fruitlet*. In the Winter's bark tree, *Drimys winteri* (Winteraceae), the apocarpous gynoecium of each flower produces not just one but a whole cluster of bean-shaped berries. A delicious exotic relative of the Winter's bark tree is the custard apple (*Annona cherimola*, Annonaceae). In this case the carpels fuse together as they develop into what appears to be a simple fruit. The only giveaway of the originally apocarpous gynoecium is the distinct hexagonal pattern on the skin of the fruit, marking the boundaries between the individual carpels. More familiar examples of

multiple fruits are blackberries (*Rubus fruticosus*) and raspberries (*Rubus idaeus*), both members of the rose family (Rosaceae). Their descent from flowers with apocarpous ovaries explains why they resemble a dense cluster of tiny grapes, each small globule representing a carpel.

The similar-looking mulberries (*Morus nigra*, Moraceae) belong to yet another major category of fruit. The mulberry does not develop from a single flower with several separate pistils but is the joint product of an entire inflorescence (a group of individual flowers). Hence, each bead or *fruitlet* of a mulberry was once a tiny flower. Other culinary examples of compound fruits are pineapples (*Ananas comosus*, Bromeliaceae) and the fruits of members of the Moraceae family, such as figs (*Ficus carica*), breadfruits (*Artocarpus altilis*) and jackfruits (*Artocarpus heterophyllus*). Incidentally, a good-size jackfruit can be up to 90cm long and weigh 50kg, which makes it the largest tree-borne fruit in the world.

Drupes and Berries

The two remaining classification criteria separate fruits into fleshy and dry ones, and into those that remain closed (*indehiscent* fruits) or open to release their seeds (*dehiscent* fruits). Although the two criteria are applied independently, soft and fleshy fruits are usually indehiscent and eaten by frugivores, which disperse the seeds in their faeces. The two principal types of fleshy indehiscent fruits are *drupes* and *berries*.

In drupes like cherries, plums, peaches and mangoes, the *pericarp* (the ovary wall in a ripe fruit) is differentiated into three layers: the thin outer *epicarp* (the skin of the fruit); the fleshy *mesocarp* (the actual pulp of the fruit); and a hard inner layer called *endocarp*. Epi- and mesocarp are the edible parts, whereas the endocarp forms the usually single-seeded stone. In berries the pericarp is entirely soft and juicy and remains by definition indehiscent. In contrast with drupes, berries mostly contain several or many seeds. Typical multi-seeded berries are tomatoes, cucumbers, grapes and blueberries. The avocado is an example of a single-seeded berry. As blackberries, raspberries and mulberries have already proven, many fruits we call berries are botanically speaking not berries at all. Juniper berries are the most deceptive example. Famous for giving Dutch genever and gin their characteristic flavour, juniper berries are not berries but the cones of a gymnosperm called *Juniperus communis* (Cupressaceae). In the two to three years during which the female cones of this dioecious conifer ripen, their three uppermost scales develop into a blue, fleshy layer that encloses the seeds almost like the pericarp of a true berry.

True nuts

Indehiscent fruits with an entirely hard, dry pericarp are called *nuts*. The fruit wall of a nut remains closed, making the independent distribution of several seeds impossible. For the same reason as drupes, nuts are therefore mostly single-seeded. As the above definition indicates, scientists use the term *nut* in a much more precise and slightly different way from everyday language. Botanically, nuts do not include only familiar nuts such as hazelnuts, peanuts and cashew nuts but also "winged nuts" (*samaras*), like those of elms (*Ulmus spp.*) and ash (*Fraxinus spp.*), and much smaller fruits which most people wrongly think of as seeds.

Nuts that are seeds and seeds that are nuts

According to the botanical definition of a nut, the small grains of the grass family (which includes all our cereals) and the "seeds" of the sunflower are, in fact, miniature nuts. Every grain of rice, wheat or oat – small though it may be – is a fruit. Likewise, every sunflower "seed" is a small nut that develops from one of the hundreds of tiny flowers arranged spirally across the disc of the inflorescence. Note that, as is typical for a member of the sunflower family, a sunflower blossom is not a single flower but an entire inflorescence mimicking the looks of an individual flower. Some relatives of the sunflower, like dandelion (*Taraxacum officinale*), meadow salsify (*Tragopogon pratensis*) and mouse-ear hawkweed (*Hieracium pilosella*) attach a kind of parachute (a *pappus*) to their tiny nuts, which allows them to catch a ride on the wind. With all these differences between the various kinds of nuts scientists began to create names for each type. Besides calling winged nuts *samaras*, botanists gave the by now traditional term *caryopsis* to the fruit of grasses, mainly because their thin pericarp is tightly attached to the seed coat. Small nuts with a rather soft pericarp that is separate from the seed coat, such as those of the sunflower, were named *achenes*, or *cypselas* if, like the dandelion, they have a parachute attached.

All types of nuts or nutlets have one feature in common: functionally they act in the same way as seeds. The protective role of the seed coat has been taken over by the hardened fruit wall (pericarp). This explains why, in common parlance, we refer to nuts as seeds and to seeds as nuts. Examples of the latter are treats like (unshelled) pine nuts (*Pinus pinea*, Pinaceae), Brazil nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) and macadamia nuts (*Macadamia integrifolia* and *M. tetraphylla*, Proteaceae). While still on the tree, each macadamia seed is wrapped individually in a leathery green husk (the pericarp), which later splits along one side; but the split is much too narrow to allow the seed to escape. Unshelled almonds (*Prunus dulcis*, Rosaceae) and pistachios (*Pistacia vera*, Anacardiaceae) are, in fact, the stones of drupaceous fruits.

Nutlets

An interesting variation on the simple fruit theme is fruits, which – despite developing from a syncarpous ovary – disintegrate into their carpillary constituents when they are ripe. Such *schizocarpic* fruits break up into two or more *fruitlets*, each fruitlet consisting of either a whole or half carpel. The fruitlets themselves are usually dry, remain closed, and contain only a single seed, which makes them almost real nuts. As they are *fruitlets* rather than *fruits*, they are called *nutlets* instead of *nuts*. Schizocarpic fruits are typical of the carrot family (Apiaceae). Examples of this fruit type can be found on any spice shelf – caraway, cumin, coriander, aniseed and fennel. The winged fruitlets of maple (*Acer spp.*, Sapindaceae), which form a pair in the intact fruit, are another familiar example of schizocarpic fruits.

The fruitlets of both the Apiaceae and *Acer* represent a single entire carpel. In other families the division of the fruit goes one step further. The ovary of the mint family (Lamiaceae) and the borage family (Boraginaceae) generally consists of two fused carpels, which are deeply lobed to form twice as many compartments. At maturity, the four compartments separate into single-seeded nutlets, each consisting of half a carpel. Even to the experienced eye, the seed-bearing half-carpels of *Salvia* (sage), *Origanum* (oregano), *Thymus* (thyme) and other Lamiaceae look deceptively like true seeds, which is what most people consider them to be. A bizarre example of a schizocarpic fruit is that of *Ochna natalitia* (Ochnaceae). In the flowers of the genus *Ochna*, the carpels are joined only at the base and share a common style. Once pollinated and fertilised, the carpels develop into separate drupelets that sit, like eggs around the edge of a plate, on an enlarged, fleshy red flower axis.

Capsules

Fruits in which the pericarp opens (dehisces) to expose or release the seeds are called *capsules*. There are several ways in which the pericarp can open: through pores, by a circular split defining a lid, or by regular longitudinal slits.

Poppy capsules, for example, dehisce via a ring of pores around the top. The seeds are ejected through these pores like salt from a saltshaker as the fruits sway in the wind on their long, slender stalks. Examples of capsules that open with a lid are those of the scarlet pimpernel (*Anagallis arvensis*, Primulaceae), the twinleaf (*Jeffersonia diphylla*, Berberidaceae), the squirting cucumber (*Eballium elaterium*, Cucurbitaceae) and the monkey pot (*Lecythis pisonis*, Lecythidaceae) from tropical South America. However, most capsules split open along regular lines, which either follow the *septae* (the walls between the individual carpels of a syncarpous gynoecium) or run down the middle of each *locule* (the seed-bearing cavity of a carpel). Capsules of the first type are called *septicidal* capsules, those of the second type *loculicidal* capsules. Septicidal capsules are less common than loculicidal capsules; the foxglove (*Digitalis spp.*, Plantaginaceae) and tillandsias (*Tillandsia spp.*, Bromeliaceae) are two examples with septicidal capsules. The more common loculicidal capsules are found in many Dicots such as the horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*, Sapindaceae), the Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*, Balsaminaceae), and in many Monocots such as irises (*Iris spp.*, Iridaceae), alliums (*Allium spp.*, Alliaceae) and fritillaries (*Fritillaria spp.*, Liliaceae).

Capsules are mostly described as dry fruits but notable exceptions include the fleshy capsules of the Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*, Balsaminaceae), the squirting cucumber (*Eballium elaterium*, Cucurbitaceae) and tropical hedychiums (*Hedychium spp.*, Zingiberaceae). To fully conform to the strict botanical definition of a capsule, a fruit not only has to be dehiscent but must also develop from a syncarpous ovary composed of two or more united carpels. Thus, the fruit of the twinleaf, which as a member of the barberry family (Berberidaceae) has only one carpel per flower, is strictly a *capsular fruit* and not a true capsule. The same applies to the entire legume family (Fabaceae) in which the typical fruit is a single carpel that opens along the dorsal and ventral suture, splitting the fruit in half. Their capsular fruit, familiar from many ornamental (e.g. lupins, sweet peas) and edible plants (e.g. beans, peas, lentils) is traditionally called a *legume*. If a single carpel opens only along one line (usually along the ventral side), as in the multiple fruits of the buttercup family (Ranunculaceae) and star anise (*Illicium verum*, Schisandraceae) or in the cone-like compound fruits of banksias (*Banksia spp.*, Proteaceae), it is termed a *follicle*.

Indehiscent capsules

Legumes and follicles earned their own names by not conforming to the definition of a true capsule; they failed on one criterion, the syncarpous ovary. In other cases, many botanists seem willing to turn a blind eye: for example, they refer to the "fruit" of the baobab (*Adansonia digitata*, Malvaceae) as an indehiscent capsule. The large fruit of the baobab tree does give the overall impression of a capsule but it does not open, hence the paradoxical name *indehiscent* (non-opening) capsule. The dry, hard shell of the baobab fruit loosely encloses thirty seeds, which has led to the name "Judas fruit". The seeds themselves are embedded in a white mealy pulp, called "cream of tartar". This pulp is high in vitamin C and used to prepare porridge for newborn babies if the mother has insufficient milk, or it is made into a refreshing drink to treat fever and diarrhoea; it can also serve as a cholesterol-free Parmesan substitute. Another "square peg" in the "round hole" definition of a capsule is the famous Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*). Its large woody fruits take fourteen months to mature and their pericarp is so hard

that it can only be split with an axe. In its natural habitat, the Brazilian rainforest, the only animals able to gnaw their way into the seeds are scatter-hoarding agoutis. When, after much hard work with its sharp, chisel-like front teeth the agouti has managed to gnaw a hole into the hard pericarp of the Brazil nut fruit, it is presented with more seeds than it can eat at one sitting. Some of the seeds are therefore hidden and buried underground. It is only from seeds forgotten or left behind by the agoutis that new Brazil nut trees can grow in the wild. Without the help of these animals the seeds of the Brazil nut tree (the familiar Brazil “nuts”) would never escape from their fruit.

Fruits in the bed of Procrustes

There are many more capsule-like fruits that simply do not open and so refuse to fit into the botanical definition of a capsule. Bell pepper (*Capicum annuum*, Solanaceae), cocoa pods (*Theobroma cacao*, Malvaceae) and the ferocious devil's claw (*Harpagophytum procumbens*, Pedaliaceae) are examples of indehiscent capsules. Mankind has long known the nature of this so very human conceptual dilemma. A Greek myth tells the story of a legendary villainous innkeeper called Procrustes who considered his bed the ultimate standard in the world. More unsettling than his narrow mental attitude, however, was a rather gruesome habit he cultivated. He would invite innocent travellers to rest at his house in Eleusis and, once they lay down, tied them to his bed. If his unfortunate guests failed to fit perfectly into the bed, he would stretch or amputate their limbs until they did. It must have come as a great relief to ancient travellers when Theseus forced Procrustes to lie on his own bed and made him fit by cutting off his head and feet, thus defeating him by his own methods.

It would hardly be worth telling the story of Procrustes if the creation of the paradoxical expression “indehiscent capsule” was the only example of its kind. Other oxymoronic terms given to fruits in a Procrustean attempt to provide conformity by violent means are “dry drupe” (for the coconut), “dehiscent drupe” (for the almond) or “dehiscent berry” (for the nutmeg). To accommodate these and many other – especially tropical – types of fruits in a more logical and scientific classification, botanists created a plethora of technical terms and definitions to accompany them, resulting in more than 150 scientific terms for fruits.

False fruits

Just as it is not a simple task to classify fruit morphologically, it is difficult to define scientifically what a fruit is in the first place. In the seventeenth and eighteenth centuries, an era long before the detailed structure of the gynoecium was taken into account, defining a fruit appeared to be a simple task. In 1694 Joseph Pitton de Tournefort (1656–1708) defined a fruit simply as the product of a flower. Less than a century later, Carl von Linné (1707–1778) in his *Species Plantarum* (1754) and Joseph Gärtner (1732–1791) in his famous book *De fructibus et seminibus plantarum* (“On the fruits and seeds of plants”, published 1788–1792) concluded that a fruit is a mature ovary.

Although the simplicity of these definitions may seem both plausible and appealing, they come with a set of rather implausible consequences. For example, compound fruits that develop from more than one flower do not qualify as fruits according to these definitions, and nor do the seed-bearing organs of the gymnosperms since they lack the carpels that constitute an ovary. It is therefore surprising that many botanists still follow the traditional (out-of-date) seventeenth and eighteenth century concepts. They believe that true fruits must be derived from either a single flower or, worse, solely from the gynoecium of a single flower. If any parts of the flower other than the carpels are involved in the formation of the fruit, many textbooks claim – in good Procrustean tradition – that it is a *false fruit* or *pseudocarp*. Being Procrustean, the term *pseudocarp* is, of course, contradictory, in that it refers to a fruit type that is not supposed to be a fruit. In a rather heroic attempt to bring order into the chaos of fruit classification, Richard Spjut (1994) suggested the more appropriate term *anthocarp* for fruits in which attached floral parts persist and develop to form an integral part of the mature fruit (Greek: *anthos* = flower + *karpos* = fruit). Spjut also deserves credit for providing a precise scientific definition of the term “fruit” that for the first time allows botanists to address the seed-bearing organs of the gymnosperms as “proper fruits”.

The strawberry effect

Strawberries are the favourite textbook example of a *false fruit* (or *anthocarp*) because most of the edible part is produced by the axis of the flower into which the numerous separate carpels (multiple fruits) are inserted. The individual carpels of a ripe strawberry form single-seeded nutlets, visible as tiny brown granules embedded on the surface of the fruit. What are perceived as hairs or bristles are the remains of the styles, one attached to each nutlet.

Other anthocarps include apples, rose hips and pomegranates (all three with fleshy floral tubes), the pineapple (fleshy inflorescence) and everything that qualifies as a cypsela. Some magnificent examples of anthocarps are produced by the members of the meranti family (Dipterocarpaceae), giant trees that form the dominant component of lowland rainforests in South-East Asia. The five persistent sepals of the flower surround their often large, single-seeded nuts. Depending on the genus, two (*Dipterocarpus*, *Hopea*, *Vatica*), three (*Shorea*) or

all five (*Dryobalanops*) sepals greatly enlarge during fruit maturation, allowing the wind-dispersed fruits a helicopter-like flight on their protracted journeys to the ground. Since their wings are not formed by the ovary, as in true samaras, they are called *pseudosamaras*.

Much of the morphology of a fruit is determined by the inherited structure of the flower, especially the gynoecium. Nevertheless, there are many more kinds of fruits than there are gynoecia. The sheer diversity of fruit types is proof of the enormous flexibility with which angiosperms evolved and diversified. Among all fruits, anthocarps demonstrate best how they developed almost every conceivable modification and combination of organs to achieve their goal: the successful dispersal of their seeds.

The dispersal of fruits and seeds

Unlike animals, plants are rooted in the ground and tied to one place. For most plants, therefore, the seed is the only phase in their life when they are mobile. Travelling as a seed gives a plant the unique chance to escape unwanted competition and other unfavourable conditions and hazards such as predators attracted by the parent plants. In most cases it is not advantageous for a seed to germinate in its place of origin. The young seedling would have to compete for light, water and nutrients, not only with its siblings but also with the mother plant. For this reason, fruits and seeds have often developed special adaptations that allow them to travel. These functional adaptations can be obvious and aesthetic, creating structures that resemble sophisticated pieces of engineering. It is therefore not surprising that the dispersal of fruits and seeds has long fascinated both biologists and the general public.

Depending on the type of fruit, the nature of the dispersal unit (the *diaspore*), varies. In dehiscent (capsular) fruits, which open to release their seeds, it is the seed itself that functions as the diaspore. Fruits or fruitlets that remain closed (berries, drupes, nuts and nutlets) are dispersed with the seed. In tumbleweeds like the Russian thistle (*Salsola kali*, Amaranthaceae) and the tumble pigweed (*Amaranthus caudatus*, Amaranthaceae), the entire plant functions as a diaspore. Irrespective of the nature of their diaspores, plants pursue four principal strategies of dispersal: they can rely on natural processes (wind or water dispersal); have fruits that actively disperse their seeds themselves (self-dispersal); or entice and sometimes also enslave animal couriers into their service (animal dispersal). The enormous diversity of diaspores found among seed plants is predominantly the result of adaptations to these four dispersal mechanisms. Which strategy a diaspore uses, is usually reflected in its “Gestalt” and displayed by a specific syndrome of characters involving colour, texture and size.

Wind-dispersal

In all climates, many plants entrust their diaspores to the wind. Since wind dispersal is such a common practice, the diversity of wind-dispersed diaspores is enormous and an entire volume could easily be devoted to them. Structurally, it is mostly the seeds themselves that represent the air-borne dispersal units, less often indehiscent (and then usually single-seeded) fruits. Wind dispersal or *anemochory* has several advantages. Strong air currents or a storm can carry a fruit or seed far away, sometimes many kilometres. Travelling on the wind is also cheap since the energy-rich rewards needed to attract animal dispersers are unnecessary. However, a significant disadvantage of wind dispersal is that the distribution of the diaspores depends on the direction and strength of the wind. Wind dispersal is therefore haphazard and hence wasteful. Most wind-dispersed seeds are doomed because they fail to reach a suitable place where they can grow into a new plant. And so part of the energy that is saved on rewards for more reliable animal dispersers has to be invested in the production of a larger number of seeds. A single capsule of an orchid, for example, can contain up to four million dust-like seeds.

Wind-dispersed diaspores display some distinct functional adaptations. Their structure and shape are adapted to catch as much wind as possible and to increase their buoyancy in the air. This can be achieved through appendages like wings and hairs, by an ultra-light seed coat or pericarp, by the inclusion of air chambers, or by a combination of these adaptations. Whichever organs are involved, the tissues from which these structures are formed usually consist of dead, air-filled cells with thin walls in order to reduce weight and achieve minimum overall density of the diaspore.

Winged diaspores

Wind-dispersed fruits and seeds with wings are common among the gymnosperms and angiosperms. Depending on whether the diaspore is a seed or a fruit, the wing can be formed by the seed coat, the ovary wall, by the enlarged sepals of the flower or subtending leaves (bracts). Wings can be expressed as a single unilateral structure, a pair of opposite blades, a continuous ring surrounding the circumference of the diaspore, or multiple wings. The shape and arrangement of the wings determines the flight characteristics of a diaspore.

Diaspores with a single lateral wing

In maple “seeds” (which are in reality fruitlets of a schizocarpic fruit) and the samaras shed by ash trees the single, one-sided wing permits a helicopter-like flight. During the flight, the diaspore rotates around its centre of gravity,

which is located in the thickened seed-bearing end of the fruit. Very similar fruits are found in the legume family (for example, *Tipuana tipu*, *Luetzelburgia auriculata*), the largest of which belong to the Brazilian zebra wood tree (*Centrolobium robustum*). The gigantic wing of this samara – up to 30cm long – is attached to the large spine-covered seed-bearing part. She-oaks, members of the genus *Casuarina* in the enigmatic she-oak family (Casuarinaceae), also shed their seeds enclosed in samaras with a single wing. Their rather small samaras generally measure less than one centimetre in length and are released from complicated cone-like catkins. These catkins represent compound fruits in which each samara is tightly enclosed by two small leaves (bracteoles), which open only when the fruits are ripe. The lime tree (*Tilia cordata*, Malvaceae) provides a more familiar example of a winged compound fruit. Here the stalk of the inflorescence is partly adjoined to a large bract. Later, the bract acts as a wing to helicopter a small bunch of nuts gently to the ground.

Diaspores of similar shape but representing unilaterally winged seeds rather than fruits are found in both gymnosperms and angiosperms. Among the gymnosperms such seeds are produced by the monkey puzzles (*Araucaria* spp., Araucariaceae) and many members of the pine family (Pinaceae), for example, pines (*Pinus* spp.), spruces (*Picea* spp.), firs (*Abies* spp.), larches (*Larix* spp.) and hemlocks (*Tsuga* spp.). The wing of these seeds is not produced by the seed coat, as with angiosperms, but by a section of the surface of the scale that detaches along with the seed. In many pine species (for example, jack pine, *Pinus banksiana*) the cones are retained on the tree for several years and open to release their winged seeds only after they have been burnt by fire. Such late-opening cones are called *serotinous*.

Within the angiosperms, unilaterally winged seeds have evolved independently in a wide range of families, for example, the bittersweet family (Celastraceae; e.g. *Hippocratea parvifolia*), mahogany family (Meliaceae, e.g. the Cuba mahogany, *Swietenia mahagoni*), mallow family (Malvaceae, e.g. *Pterospermum acerifolium*), Altingiaceae family (e.g. the gum tree, *Liquidambar styraciflua*), and protea family (Proteaceae, e.g. *Banksia*, *Hakea*). Some have rather interesting fruits. The small winged seeds of the gum tree are released from a spherical cluster of small capsules (a compound fruit) curiously resembling a morning star. Members of the Australian genus *Banksia* also release their winged seeds from woody compound fruits but their cones resemble those of gymnosperms and, like the cones of the jack pine, *Banksia* fruits are often serotinous. Well armoured against predators and fire, the tightly closed fruits can remain attached to the plant for years and open only after the parent plants have been destroyed by a field fire. Once they have been exposed to fierce heat the individual fruitlets (follicles) of the *Banksia* “cones” quickly open to release a pair of winged seeds each.

Diaspores with two wings

Diaspores with two opposite horizontal wings either rotate on their longitudinal axis or gently glide through the air on rising thermal currents. The trumpet creeper family (Bignoniaceae) is characterised by wafer-thin, winged seeds. Many have two opposite wings, such as those of the African flame tree (*Spathodea campanulata*), the wonga-wonga vine (*Pandorea pandorana*), the monkey pod (*Pithecellobium crucigerum*) and the yellow trumpet bush (*Tecoma stans*).

As there is considerably less wind in tropical rainforests than in our temperate climates, it is not surprising that the largest wingspan of any gliding seed is found in the jungles of Indonesia. The seeds of the liana *Alsomitra macrocarpa*, a member of the gourd family (Cucurbitaceae), can be 12cm across. They are released from large, pot-like fruits high up in the canopy and in favourable conditions travel for hundreds of metres. Their aerodynamic shape reportedly served early aircraft engineers as a model for wing designs.

Diaspores with more than two wings

Diaspores with multiple apical wings, such as the pseudosamaras of the Dipterocarpaceae family describe a spinning motion similar to diaspores with a single wing. Depending on the force of the wind, fruits with multiple lateral wings follow a more irregular flight path, fluttering or spinning their way to the ground. Some impressive examples of such fruits are found in members of the combretum family (Combretaceae) and mallow family (Malvaceae). The four-winged fruits of *Combretum zeyheri* (Combretaceae), a southern African tree, can reach 8cm in diameter. Similar looking but much larger in size and bearing more wings are the fruits of the malvaceous cuipo tree (*Cavanillesia platanifolia*), a 40m giant from the Central American rainforest.

On a much smaller scale are the tiny winged seeds of certain larkspurs (*Consolida* spp., *Delphinium* spp., Ranunculaceae). A dress of papery lamellae arranged in a spiral around the longitudinal axis of the seeds of *Delphinium peregrinum*, *D. requienii* and *Consolida orientalis* serves as a device to catch the wind, which lifts them out of their fruits and blows them across the ground beyond the shadow of the mother plant.

Disc-shaped diaspores

The fourth possibility comprises diaspores equipped with a continuous ring-like wing surrounding the central, embryo-bearing part. With the centre of gravity in the middle, such diaspores glide slowly to the ground describing large loops in calm air, but spin or flutter in the wind. Among those producing single-seeded samaras

are our familiar elms (*Ulmus*, Ulmaceae), the hop tree (*Ptelea trifoliata*, Rutaceae), which has beautifully patterned samaras, Christ's thorn (*Paliurus spina-christi*, Rhamnaceae), and the wild teak (*Pterocarpus angolensis*), an African tree of the legume family (Fabaceae) with fruits that are not only impressive for their size but also for the long bristles covering the seed-bearing part.

Peripheral wings are also found in wind-dispersed seeds, most notably in some members of the Bignoniaceae family. The magnificent jacaranda tree (*Jacaranda mimosifolia*) and the popular ornamental Indian bean tree (*Catalpa bignonioides*) have flat, wafer-thin seeds with a broad wing encircling the embryo-bearing part. Another frequently cultivated tree – similar in aspect to *Catalpa* and also bearing winged seeds that look like those of the Bignoniaceae – is the princess tree (*Paulownia tomentosa*). However, despite the close superficial resemblance to *Catalpa*, anatomical characters place it in its own family (Paulowniaceae) where it is the only tree-like representative among otherwise herbaceous plants. Almost perfectly circular in outline and exhibiting an intricately ornate centre are the paper-thin seeds of the pink velleia (*Velleia rosea*) in the Goodenia family (Goodeniaceae). Miniature examples of similar disc-shaped seeds are provided by the common toadflax (*Linaria vulgaris*, Plantaginaceae) and the greater sea-spurrey (*Spergularia media*, Caryophyllaceae). With a diameter between 1.5mm and 2mm the seeds of the common toadflax are on average slightly larger than those of the greater sea-spurrey, which rarely exceed 1.5mm. Similar in shape and size, but boasting an elaborate surface sculpturing resembling a masterpiece of ultra-light construction are the seeds of the South African *Nemesia versicolor* (Plantaginaceae), a relative of the toadflax.

Hairs, feathers and parachutes

Whereas heavier wind-dispersed fruits are equipped with aerodynamic wings, small diaspores can get by with just a plume of hairs, which affords them sufficient air resistance to float for miles on a slight breeze. There are various possibilities for the arrangement of the hairs (long, air-filled cells) on the diaspore. In the simplest case, the hairs cover the entire diaspore. In some species of morning glory (e.g. *Ipomoea carnea*, Convolvulaceae) the seed coat produces long dense hairs. Similar seeds are found in some members of the mallow family (Malvaceae), the most famous being cotton (*Gossypium herbaceum*): the labels on our clothes are proof of the great usefulness of its very long seed hairs. The tiny seeds of poplar (*Populus*) and willow (*Salix*), both in the willow family (Salicaceae), are wrapped in a cloud of hairs produced by the funiculus. These hairs keep the seeds afloat not only in the air but also on water, a double strategy that accords perfectly with their preference for flood plains and other wet habitats. A similar dispersal principle is found in the South American kapok tree (*Ceiba pentandra*, Malvaceae). Inside the large capsules, the smooth, globular seeds are embedded in a mass of white silky hair produced by the carpel walls. These hairs have some valuable properties: their wide air-filled lumina are extremely light and provide good insulation material and stuffing for mattresses. In addition, their outer layer (cuticle) is waterproof so they never get wet. Kapok can support thirty times its own weight in water, and it is therefore also used to stuff life jackets.

If the hairs are arranged in a more localised manner on the seed, they can appear as one- or two-sided tufts (*comas*) or crowns of hairs. In willowherbs (*Epilobium* spp., Onagraceae) a rather untidy tuft of long hairs adorns the chalazal end of the seeds. The hairs of the seeds in the dogbane family (Apocynaceae) are much more accurately arranged: they form perfectly symmetrical parachutes, either at the micropylar end (*Nerium oleander*, *Tweedia caerulea*) or at both the micropylar and chalazal ends (as in the desert rose, *Adenium obesum*). When inside the fruit, the stiff hairs of the comas are folded tightly together but as soon as the fruit (a follicle) opens, the parachute unfolds and forces out the seeds in a silky cloud.

Classic examples of parachuted fruits (cypselas) are found in the sunflower family (Asteraceae). Everyone has picked one of the delicate globose “seed heads” of dandelion (*Taraxacum officinale*) or meadow salsify (*Tragopogon pratensis*) and watched the small umbrella-like fruits float on the wind. In the cypselas of the sunflower family the parachute is formed by the modified feathery calyx of the flower and called a *pappus*. The pappus sits at the end of a long, slender stalk, which carries the seed-bearing part of the fruit at the bottom. The slightest gust of wind detaches the fruit from its mother plant and thermals carry it high into the atmosphere where air currents can transport it for many kilometres. Even more elaborate than the delicate cypselas of the Asteraceae are those of the distantly related teasel family (Dipsacaceae). The plumose pappus is replaced by a set of stiff awns. The actual parachute of the fruit is not produced by the flower itself but by the collar of an air bag formed by an outer calyx of four laterally fused bracts surrounding the gynoecium. Overall, the cypselas of the teasel family are heavier and much plumper than their delicate counterparts in the sunflower family. Perhaps that is why they pursue a double strategy: their stiff calyx awns can also easily hook the fruit to the fur of a passing animal.

In the multiple fruits of the buttercup family (Ranunculaceae) the persistent styles of the individual fruitlets sometimes assist wind dispersal if they develop into long, feather-like structures. In traveller's joy (*Clematis vitalba*) the long, hairy styles are responsible for the shaggy appearance of the fruit, which led to the name “old man's beard”. The same type of fruit is found in the related pasque flower (*Pulsatilla vulgaris*). Hairs of a special kind and purpose cover the seeds of the eyelash plant, *Blepharis ciliaris* (Acanthaceae). At home in the Mediterranean region, *Blepharis ciliaris* shows some remarkable adaptations to the dry conditions of its habitat. Although the

plants die in the dry season, they continue to hold onto their seeds until the next rain arrives. Once the dead remains of *Blepharis ciliaris* are drenched by heavy rainfall, a hygroscopic mechanism triggers the plant not only to expose its fruits but also to catapult the seeds several metres away. The seeds are covered with tightly adpressed thick, white hairs, which are transformed as soon as they come into contact with water. Within seconds they become erect and slimy, gluing the seeds to the ground before the wind can blow them away. The size and orientation of the hairs ensure that the root pole of the embryo is positioned as close as possible to the soil surface. The embryo makes the most of the temporarily wet and favourable conditions in the otherwise dry climate of the Mediterranean, swiftly splits the thin seed coat with its cotyledons, and thrusts its root down into the soil within six hours. The same behaviour can be observed in other species of *Blepharis*, such as the klapperbossie (*Blepharis mitrata*) from South Africa.

Anemoballists

A form of indirect wind dispersal is found in plants with dehiscent fruits. The capsules of *anemoballists* are arranged on long, flexible stalks that sway back and forth in the wind. To release their seeds they open small valves (pinks and campions such as *Petrorhagia nanteuilii* and *Silene dioica*) or pores (poppies, bellflowers) in various numbers and arrangements. The swaying of the fruit stalk, which can also be triggered by passing animals and humans, catapults the seeds out of the fruit. To further support their anemochorous qualities, the seeds of the chidling pink and carnations (*Petrorhagia nanteuilii*, *Dianthus* spp., Caryophyllaceae) are flattened and slightly concave-convex.

The sacred lotus (*Nelumbo nucifera*, Nelumbonaceae) is an anemoballist of a special kind. With its waterlily-like flowers and aquatic lifestyle this plant has long been considered a close relative of the waterlilies (Nymphaeaceae) but recent research has shown (most surprisingly) that its closest relatives are plane trees (Platanaceae) and members of the Proteaceae family. *Nelumbo* is special for many reasons, including its unique fruit. The centre of the large, waterlily-like flower is occupied by the enlarged floral axis with the shape and appearance of a showerhead. Sunken into this structure are the individual carpels (apocarpous gynoecium), each of which develops into a single-seeded nutlet. The nutlets remain embedded in their compartments in the floral axis until they are ripe, at which point the compartments open wide enough for them to pass through. When the long fruit stalks are shaken by the wind, the nutlets are flung out and thrown into the water where they immediately sink to the bottom. If the stalk of the fruit breaks off, the nutlets may be dispersed over a longer distance. The “shower head” is wider at the top than the bottom and so lands face down on the water. Its spongy air-filled tissue ensures that the fruit floats on the surface, releasing some of the fruitlets instantly, and others later as the remaining air escapes from the chambers.

Most anemoballists have more or less spherical seeds without special adaptations, although they do not necessarily lack conspicuous surface sculpturing. Some of the most spectacular surface patterns are found in members of the pink family (Caryophyllaceae), many of which are anemoballists. The cells of their seed coats are interlocked like the pieces of a jigsaw puzzle as shown by the intricate patterns created by their undulating radial walls. Moreover, each testa cell has a convex outer wall. This is often just a smooth bulge (e.g. *Arenaria franklinii*, *Dianthus* spp., *Petrorhagia nanteuilii*, *Silene maritima*) but in many species the testa cells form short papillae (*Agrostemma githago*, *Silene dioica*, *S. vulgaris*) or finger-like projections (e.g. *Stellaria holostea*) that give the seeds a spiny appearance. Interestingly, the ragged robin (*Lychnis flos-a-culti*) has spiny and smooth seeds side by side in the same fruit.

Balloon fruits

An alternative to the attachment of aerodynamic wings is to increase the surface of the diaspore and at the same time reduce its specific weight. This can be achieved through an abundance of hairs, as in cotton seeds, or the inclusion of large air spaces. In fruits, various organs can form such air chambers. A common solution is an inflated ovary creating a bladder or balloon-like fruit with a very thin, often transparent wall. Fruits of this type occur in some well-known ornamental plants such as the lesser honeyflower (*Melianthus minor*, Melianthaceae), the bladder senna (*Colutea arborescens*, Fabaceae), the balloon pea (*Sutherlandia frutescens*, Fabaceae), the goldenrain tree (*Koelreuteria paniculata*, Sapindaceae), and American bladdernut (*Staphylea trifolia*, Staphyleaceae). The principle of including air spaces to achieve lightweight structures with large surfaces has also been adopted by seeds, as will be discussed in the next paragraph.

Dust and balloon seeds

The most effective strategy for ensuring long-distance dispersal by the wind is the production of a large number of extremely small, lightweight seeds. To give some idea of the dimensions involved, a single capsule of the tropical American orchid *Cycnoches chlorochilon* produces almost four million seeds, and one gram of the smallest wind-dispersed orchid seeds (e.g. *Calanthe vestita*) contains more than two million of them. These “dust seeds”, hardly larger than the ovules from which they developed, achieve weight reduction at the expense of endosperm

and embryo. On dispersal, the amount of endosperm – if present at all – is often negligible and the tiny embryo is merely a globular lump of 8–150 undifferentiated cells. It has been reported that the embryo of the yellow bird’s-nest (*Monotropa hypopitys*, Ericaceae) consists of three cells surrounded by nine endosperm cells.

The large surface/volume ratio of such “dust seeds” significantly reduces their sink velocity in the air: a small orchid seed sinks at about 4 cm per second, which is slow compared to the samara of an elm, which falls at a speed of 67 cm per second. Air buoyancy is further increased by a syndrome of obvious adaptations such as air pockets, which may consist of large, empty cells, intercellular spaces, or a space between the seed coat and the embryo-bearing centre of the seed. Seeds equipped with such air spaces are commonly called “balloon seeds”. The difference between dust seeds without air pockets and balloon seeds is merely adaptational and both models can be found within the same family (e.g. Droseraceae). Typical dust seeds without air chambers are those of the broomrapes (*Orobanche* spp., Orobanchaceae), begonias (*Begonia* spp., Begoniaceae) and many members of the Ericaceae family (e.g. *Erica* spp., *Rhododendron* spp.). Similar seeds are found in certain species of sundew (e.g. *Drosera cistiflora*, *D. uniflora*, *D. intermedia*, Droseraceae), in butterworts (*Pinguicula* spp., Lentibulariaceae), some members of the gentian family (e.g. *Blackstonia perfoliata*, Gentianaceae), bellflower family (*Wahlenbergia hederacea*, Campanulaceae) and saxifrage family (e.g. *Heuchera* spp., *Saxifraga* spp.), and Podostemaceae (*Weddellina squamulosa*). Balloon seeds are most famously found in orchids but also in the following families: Droseraceae, including a number of sundew species (e.g. *Drosera anglica*, *D. natalensis*, *D. rotundifolia*); Parnassiaceae such as the fringed grass of Parnassus (*Parnassia fimbriata*); Gentianaceae such as marsh gentian (*Gentiana pneumonanthe*) and one-flowered fringed gentian (*Gentianopsis simplex*); Ericaceae such as one-sided pyrola (*Pyrola secunda*); foxgloves (*Digitalis* spp., Plantaginaceae), and many Orobanchaceae such as Indian paintbrushes (*Castilleja* spp.), looseworts (*Pedicularis* spp.), owl’s clovers (*Orthocarpus* spp.), and members of the genera *Lamourouxia* and *Cistanche*.

To further increase the surface-volume ratio, many balloon seeds adopt a narrow tube- or spindle-shape by extending the seed coat at opposite ends, i.e., at the micropylar and chalazal pole. This strategy is taken to the extreme in the long, almost thread-like seeds of the bog asphodel (*Narthecium ossifragum*, Melanthiaceae, which has seeds up to 8 mm long), the genus *Pitcairnia* (Bromeliaceae, seeds up to 18 mm long) and certain tropical orchids (*Acanthephippium papuanum*, *Sobralia macrantha*). Remarkable exceptions among the almost uniformly spindle-shaped seeds of the orchid family are found in *Cyrtosia*, *Eulophia* and *Stanhopea*: all three possess flattened, wing-like seeds. Completely unexciting in com-parison are the seeds of the economically important orchid, the vanilla vine (*Vanilla planifolia*). Rather than relying on the wind for their dispersal, vanilla pods are eaten by bats and the seeds germinate after passing through their gut. This explains the absence of the balloon seed syndrome in vanilla seeds, whose smooth black discs are responsible for the tiny dark spots in vanilla ice-cream.

The honeycomb principle

Although largely unrelated, families with the dust and balloon seed syndromes display a striking convergence. In many if not most, the single-layered seed coat has a distinct honeycomb pattern with either isodiametric or elongated facets. The honeycomb pattern ensures maximum stability for the structure with minimum thickness and thus minimum weight for its load-carrying parts. This is a universal principle and honeycomb patterns can be observed in both the inanimate and animate world. They appear in the arrangement of carbon atoms in graphite; bees use them to construct their storage containers for honey; they are reflected in the surface structure of certain pollen grains; and in modern engineering honeycomb cores confer high stability on sandwich structures (for example, doors, lightweight components for aeroplanes). In the case of dust and balloon seeds, the honeycomb pattern is produced by the dead, air-filled cells of their single-layered seed coat. Their radial walls are slightly thickened whereas the outer tangential walls remain thin, and collapse as the cells dry out. This not only reveals the internal honeycomb pattern of the seed coat but also increases the surface area of the seed. In most balloon seeds, the outer and inner tangential walls remain intact. However, there are some interesting variations. In seeds of the foxglove (*Digitalis* spp.) and the related genus *Anarrhinum* (both members of the plantain family, Plantaginaceae), the outer tangential wall has totally disappeared at maturity, exposing the radial walls forming the honeycomb pattern. The loss of the outer wall helps reduce the weight of the seed and by exposing the network of radial walls further enlarges its surface area. The strategy of saving material and weight is even expressed in the astonishingly regular microstructure of the radial walls: vertical series of unenforced circular or oblong areas create a grid-like relief which – in engineering terms – is again merely a variation of the material-efficient honeycomb principle. In some members of the broomrape family (Orobanchaceae) like the bird’s beak (*Cordylanthus* spp.) and some species of owl’s clover (e.g. *Orthocarpus luteus*), the outer tangential wall of the seed coat also disappears. What becomes visible underneath is the complicated reticulate pattern of the inner tangential wall, which seems to add to the stability of the seed coat. The third and most impressive variation of the honeycomb-patterned seed coat is also found in the broomrape family (e.g. *Castilleja*, *Cistanche* spp., some *Orthocarpus* spp.). Here both the outer and inner tangential walls dissolve to leave just the loose, voluminous honeycomb cage produced by the thickened radial walls. A possible explanation as to why these seeds totally expose their reticulate cell wall system in this way is provided by an interesting observation about some owl’s

clovers (*Orthocarpus* spp.). Owl's clovers are root parasites, especially on members of the sunflower family (Asteraceae). Within the genus *Orthocarpus*, three seed-coat types are found but only one displays the extreme honeycomb cage pattern. It has been reported that seeds of the latter type tend to become caught in the pappus bristles of the fruit (cypsela) of their host plant, the smooth catsear (*Hypochaeris glabra*, Asteraceae), which often occurs together with *Orthocarpus*. This astonishing joint dispersal (by the wind) of parasite and host ensures that the owl's clover germinates close to its future host plant.

A remarkable convergence

The long list of examples where dust and balloon seeds can be found shows that they occur in a wide variety of largely unrelated families across the angiosperms. That their similarities are due to evolutionary convergence rather than the result of a shared ancestry is proven by the fact that the same shapes and patterns occur in distantly related groups. The seeds of some *Pinguicula* species (Lentibulariaceae), for example, are very similar to those of some *Drosera* species in the unrelated sundew family (Droseraceae). An even more astonishing example is *Pyrola secunda* in the heather family (Ericaceae), which has seeds that are indistinguishable in appearance from those of some orchids.

When comparing the lifestyles of plants with dust or balloon seeds, it is striking that most of them belong to families that have to solve some kind of nutritional problem. These are either epiphytes, insectivores and other bog plants, partial or complete parasites, or chlorophyll-less mycotrophic plants. Epiphytes live on branches high up in the canopy where little water and few nutrients are available (e.g. epiphytic orchids). Plants living in acidic and nutrient-poor soils such as bogs face the same problem (e.g. Parnassiaceae). Some bog plants have become insectivores to top up their nitrogen from animal proteins (e.g. Droseraceae, Lentibulariaceae). One of the most bizarre and interesting groups of angio-sperms are chlorophyll-less mycotrophic plants. They rely entirely on fungi for their nutrition and so have little, if any, chlorophyll to allow them to assimilate their own sugars. Among them are members of the Ericaceae, like the yellow bird's-nest (*Monotropa hypopitys*), wintergreens (*Chimaphila* spp., *Pyrola* spp.) and Indian pipe (*Monotropa uniflora*), the enigmatic Burmanniaceae family, and some orchids such as the bird's-nest orchid (*Neottia nidus-avis*) and the coral-root orchid (*Corallorrhiza trifida*). Partial or hemi-parasites such as the Orobanchaceae (e.g. *Castilleja*, *Cordylanthus*, *Lamourouxia*, *Orthocarpus*, *Pedicularis*) are root parasites. Although they are green and therefore able to photosynthesize, a substantial portion of their carbohydrates are derived from the host plant through its roots. Some hemiparasites can live on their own but perform better if they find a convenient host.

Why all these different nutritional specialists are connected by the dust and balloon seed syndrome is unclear. Mycotrophic plants and root parasites face the challenge that their seeds have to meet at least one suitable host (fungus or plant) in order to germinate successfully. The same applies to most orchids, which are unable to germinate without engaging in a mycorrhizal relationship with their specific fungi. The strategy behind the dust and balloon seed syndrome is therefore not primarily long-distance dispersal. It merely ensures a certain statistical probability that at least some of the many seeds shed will end up in a location that fulfils their extremely specific germination requirements. Long-distance dispersal means that the same amount of seed is distributed over a larger area, which could actually lower the odds of encountering a compatible host in a suitable location. The fact that many of the species involved are endemics with very limited distribution supports this theory. This does not mean, however, that dust and balloon seeds are unable to travel long distances. Orchids, for example, manage to reach isolated islands far from the mainland. As famously documented, they were among the first pioneers to resettle on the islets of Krakatoa after the catastrophic volcanic eruption of 27 August 1883.

The clear link between the structure and function of the dust and balloon seed syndrome has already been pointed out. Apart from achieving a high surface to weight ratio, dust and balloon seeds have other interesting physical properties. Firstly, their surface is almost unwettable. This is due both to the chemistry of the seed coat and its reticulate pattern. Many dust and balloon seeds can drift on the water surface without ever getting wet. When they reach a solid substrate, rain washes them into the finest cracks in the bark of trees or in the ground. At this point, their rough surface sculpture helps anchor them onto the substrate. Soluble humic substances present on bark or in the soil then cause changes in the seed coat, rendering it wettable so that it soaks up the water needed for germination.

Water dispersal

The possibility that water assists in the dispersal of fruits and seeds has already been mentioned in passing. Wind-dispersed diaspores such as plumed fruits and seeds (e.g. of willows and poplars), balloon fruits (e.g. of hornbeams) and balloon seeds can often be transported by water also, even if this happens accidentally. Winged diaspores, if small enough, can also stay afloat thanks to the surface tension of the water; the tiny winged seeds of *Spergularia media*, for example, are able to float for many days. The dispersal of primarily wind-dispersed diaspores by water is hardly surprising since the physical strategy behind their adaptations, a low surface/volume ratio, not only affords them floatability in air but often (automatically) in water also. The diaspores of some specialists, particularly aquatic plants, marsh and bog plants and others living in close proximity to water, do, however, possess obvious, specific

adaptations to water dispersal. The most important quality of water-dispersed diaspores remains their floatability, which is often enhanced by the addition of water-repellent tissues, especially on the outside. Recognisable buoyancy devices in the form of air spaces and waterproof corky tissues are common. The seeds of the giant waterlily (*Victoria amazonica*) and other Nymphaeaceae (e.g. *Nymphaea alba*) are surrounded by a silvery-translucent airbag of funicular origin; its soft, short-lived tissue keeps the seeds afloat for just a few days. Cork tissues consist of dead, air-filled cells whose walls are impregnated with suberin, the chemical substance that gives cork its waterproof qualities. A massive corky mesocarp with large intercellular air-spaces affords the fruits of *Cerbera manghas* (Apocynaceae) excellent, long-lasting buoyancy. At home in the mangrove swamps along the edge of the Indian Ocean and western Pacific, this tree owes its wide distribution to the seaworthiness of its fruits.

The hooks or spines often present on water-dispersed diaspores help them to anchor on a suitable substrate and cling to the fur or feathers of animals or birds. The seeds of the aquatic yellow floatingheart (*Nymphoides peltata*, Menyanthaceae) combine several of these adaptations. Once the fleshy parts of the fruit have rotted away or been eaten by snails, they open at the base to release the seeds directly into the water. Their flat, discoid shape, the fringe of stiff hairs around the periphery and their water-repellent surface allow them to use the surface tension of water to avoid sinking. Although heavier than water, the seeds can float for two months if not disturbed. Their bristly hairs enable them to form little chains or rafts on the surface of the water, or to hitch a ride on a water bird. Probably the most ferocious hooks of any water-dispersed diaspore adorn the fruits of the water chestnuts (*Trapa* spp., Lythraceae). Their two or four sharp, curved spines not only cling to large birds and other animals or anchor the fruits to the ground, but can also cause humans painful injuries when stepped on. Inside each water chestnut is a single large starchy seed, which is edible. One species, *Trapa natans* (water caltrop, horn nut), has been cultivated in China for more than three thousand years but the crunchy water chestnuts commonly used in Chinese cooking are the fleshy corms (not seeds) of the totally unrelated spike rush (*Eleocharis dulcis*, Cyperaceae).

The diaspores of other aquatic plants (e.g. hornwort, *Ceratophyllum* and water-starwort, *Callitricha*), especially those growing in deeper water, often lack buoyancy aids. Their seeds need to germinate on the submerged ground of their flooded habitat and often sink instantly but currents may drive them some distance over the ground. Another possibility is that the dispersal phase of non-floatable diaspores is delayed until after germination. Seeds of the purple loosestrife (*Lythrum salicaria*, Lythraceae) and the flowering rush (*Butomus umbellatus*, Butomaceae) germinate where they sink but their seedlings then rise to the surface, to be dispersed by currents or the wind.

Dispersal by rain

Water in the form of rain offers other interesting dispersal opportunities. Rare specialists, such as the members of the stone plant family (Aizoaceae), rely on raindrops to flush their seeds out of their capsules. Although the seeds are not adapted to float, they are small enough to be splashed out. Most Aizoaceae, such as living stones (*Lithops* spp.) and their relatives, live in the dry regions of southern Africa where water is not always available. Whereas most capsular fruits open as they dry out, the opening mechanism of the capsules of the Aizoaceae is triggered only when the fruits get wet. In addition, the *hygrochastic* movement of the capsules' valves is reversible, in other words they can open and close repeatedly. This ensures that their seeds are dispersed only when the water necessary for germination is freely available. A more common sight in temperate latitudes are the fruits of the marsh marigold (*Caltha palustris*). A member of the buttercup family (Ranunculaceae), it has multiple fruits consisting of 9–12 individual fruitlets (follicles). When these follicles open along their upper side to present their seeds, they form a bowl ready to catch any falling drops of rain or dew. When the drops hit the follicles, the seeds are splashed out. Since the marsh marigold usually grows in shallow water at the edges of ponds or streams, the seeds are bound to land in water, where they float. The air-filled tissue at their chalazal end enables them to stay afloat for up to four weeks.

In a similar way to anemoneballists, rain-ballists have developed elastic structures to catapult their diaspores away from the plant. The kinetic energy needed to accelerate their diaspores is absorbed from falling rain drops via a springboard mechanism. In members of the mint family (Lamiaceae) such as the skullcap (*Scutellaria galericulata*) and selfheal (*Prunella vulgaris*), the springboard is formed by the calyx of the flower. Rain drops hitting the flexible spoon-shaped upper lip of the calyx bend the flexible stalk of the flower, which rebounds to eject the nutlets. Some genera of the mustard family (Brassicaceae) with flattened fruits such as the field pennycress (*Thlaspi arvensis*) have a different strategy. When their fruits are hit by a drop of water the elastic stalk bends down and bounces back, flinging out the two papery sides of the fruit with the seeds inside. A strong wind can achieve the same result.

Mangroves

Mangroves are tropical and subtropical trees and shrubs most commonly found in the tidal zones of the oceans. The name refers to a life form rather than a group of related plants. Worldwide, more than fifty species in sixteen different families are deemed to be mangroves. Having adapted to conditions that exclude most other plants, they

grow in muddy swamplands regularly inundated by the tides. Apart from their characteristic stilt roots, the most significant morphological adaptation to their extreme habitat is their method of reproduction. Rather than shedding ordinary seeds, most of which would be washed away by the tides and lost, mangroves are viviparous. Vivipary (live birth) in animals means that the embryo grows inside the mother (as in most mammals) not inside an egg (as in most reptiles and birds). Viviparous plants such as mangroves produce seeds that germinate while still attached to the parent plant. Once the zygote has been fertilised the embryo simply continues to grow. By extending its hypocotyl, it soon penetrates the thin seed coat and breaks through the wall of the berry. A fully-grown embryo of the most common red mangrove (*Rhizophora mangle*, Rhizophoraceae) may be 25cm long. Eventually, the club-shaped “seedling” drops off and either plants itself immediately in the mud underneath or floats in the sea until the next tide sets it down elsewhere. The advantages of vivipary in the mangroves’ habitat are clear: by supporting their embryos until they have grown into sizeable, well-differentiated plantlets, mangroves give their offspring a head start. Ready to go, and equipped with some reserves, mangrove seedlings root very quickly once they touch ground.

Ocean travellers

The seeds and fruits of many plants growing on or in the vicinity of coastlines eventually end up in the sea, where they are carried away by ocean currents. Fruits and seeds may be shed directly on the beach or drop into tidal pools and swamps from where the tide collects them. Those originating further inland reach the sea via streams and rivers, in many cases accidentally. However, a number of plants, especially in the tropics, possess diaspores specifically adapted to travel in sea water for months or even years; one example, the fruit of the mangrove tree *Cerbera manghas*, has already been mentioned. Once such seaworthy diaspores reach the main ocean surface currents, their journey can take them thousands of kilometres away from their place of origin. Charles Darwin was enthralled by the idea that seeds from tropical countries could travel to Europe. Some people collect exotic drift seeds and fruits, popularly known as “sea beans”, as a hobby.

Fascinating though it may be, drifting with ocean currents is – like wind dispersal – a very haphazard and wasteful strategy. Many drift fruits and seeds lose their buoyancy and are likely to end up on the bottom of the ocean or somewhere with unsuitable living conditions. For example, tropical fruits and seeds from South America and the Caribbean are regularly carried by the Gulf Stream to the rather inhospitable beaches of northern Europe. The most frequent arrivals from the New World are members of the legume family (Fabaceae), which is probably why people call them “sea beans”. These seeds must have appeared strange to people throughout history, especially in the Middle Ages. It is not surprising that so many stories, legends and superstitious beliefs are woven around them. Christopher Columbus’s voyage of discovery was allegedly inspired by the exotic sea-heart (*Entada gigas*) and the people of Porto Santo in the Azores still call the seed *fava de Colom* (Columbus’s bean). Today, collectors and creators of botanical jewellery value them for their beautiful shapes and colours. Apart from the sea-heart, the most famous sea beans are the true sea bean (*Mucuna sloanei* and *M. urens*), the sea purse (*Dioeclea reflexa*), grey and yellow nickernuts (*Caesalpinia bonduc*, *C. major*), and Mary’s bean (*Merremia discoidesperma*). Most are legumes, although Mary’s bean belongs to the morning glory family (Convolvulaceae).

Entada gigas grows as an enormous liana in the tropical forests of Central and South America and Africa. Its seeds are one of the most commonly found drift diaspores on European beaches. With a diameter of up to 5cm, the heart-shaped brown seeds are themselves large but are also borne in the largest of all legume pods, up to 1.80m long. Sea-hearts and the large seeds of the related *Entada phaseoloides* from Africa and Australia were commonly carved into snuff boxes and lockets in Norway and other parts of Europe. In England, the seeds were used as teething rings and good luck charms to protect children at sea. Grey nickernuts were worn as amulets by the people of the Hebrides to ward off the Evil Eye. The seeds were said to turn black when the wearer was in danger. The most intriguing sea bean has to be the Mary’s bean. Produced by a woody vine that grows in the forests of southern Mexico and Central America, the black or brown, globose to oblong seeds are 20–30mm in diameter and 15–20mm thick. Their hallmark is a cross formed by two grooves, hence their name “crucifixion bean” or “Mary’s bean”. To religious people this seed had a symbolic meaning. Having survived the ocean, it was believed to give protection to anyone who owned it. In the Hebrides, for example, a woman in labour holding a Mary’s bean was assured of an easy delivery. The seeds were handed down as precious talismans from mother to daughter for generations.

Apart from its resilience to sea water, the most important pre-requisite of a diaspore to successfully travel the oceans is buoyancy. Most tropical diaspores do not float either in fresh or sea water. It is estimated that less than one percent of tropical seed plants produce fruits or seeds that drift in seawater for at least a month. Those specifically adapted to water dispersal possess various buoyancy devices. Seeds increase their specific gravity by not filling the entire cavity of the thick, woody seed coat (e.g. kemiri nut, *Aleurites moluccana*, Euphorbiaceae), by leaving an air-filled gap between their two cotyledons (e.g. *Entada* spp., *Mucuna* spp., *Merremia* spp., *Mora megistosperma*), or by producing lightweight cotyledonary tissue (e.g. legumes like *Dioeclea* spp.). Seaworthy fruits may or may not combine these characteristics with air cavities in their pericarp, or a fibrous or corky coat. With

just the latter, box fruits (*Barringtonia asiatica*, Lecythidaceae), common flotsam on the beaches of French Polynesia, remain buoyant for at least two years.

The coconut (*Cocos nucifera*, Arecaceae) combines a fibrous, spongy fruit coat with an air bubble in the endosperm cavity. The seed inside is protected by a thick, hard endocarp, making the fruit of the coconut a dry drupe rather than a nut. Although no one would call it a sea bean, the coconut is the classic example of an ocean traveller. Its excellent adaptation to sea dispersal has spread coconut palms throughout the tropics. The average maximum distance that a coconut can travel while still afloat and viable is 5,000 kilometres. When it finally becomes stranded on a beach it will germinate slowly once rainfall has washed off the salt collected during its journey. Since sea-sand retains hardly any moisture, the liquid endosperm inside the coconut provides a crucial water reserve from germination until the roots of the seedling reach fresh groundwater.

The most enigmatic of drift fruits is the Seychelles nut, the fruit with the largest seed in the world. Although not closely related, the Seychelles nut is similar to a coconut, hence its alternative names *double coconut* and *coco de mer*. Unlike the coconut, the Seychelles nut is not adapted to ocean dispersal. It cannot float when fresh and does not survive prolonged contact with sea water. In the fifteenth century, long before the Seychelles were discovered in 1743, the endocarps were washed up on the beaches of the Indian Ocean. Since most of them were found on the Maldives the species was given the somewhat misleading Latin name *Lodoicea maldivica*. The true distribution of this extraordinary palm tree is limited to two islands of the Seychelles, Praslin and Curieuse. The Seychelles nut is famous not only for its size but also for the rather suggestive shape of its fruits, which gave rise to various superstitions. Malay and Chinese sailors thought that the double coconut grew on a mysterious underwater tree similar to a coconut palm. In Europe, it was thought that the highly-prized fruits had medicinal properties and that their endosperm was an antidote to poison. Just how valuable the *coco de mer* was before the discovery of the Seychelles is described by Albert Smith Bickmore in his *Travels in the East Indian Archipelago*, published in 1869: “*To early sailors in the Indian Ocean, the Seychelles nut was only known from drift seeds washed ashore throughout the region. The prince of Ceylon, who is said to have given a whole vessel laden with spice for a single specimen of the double coconut, could have satisfied his heart’s fullest desire if he had only known it was not rare on the Seychelles, north of Mauritius.*”

Self-dispersal

Rather than entrusting their seeds to wind, water or animals, some plants have developed mechanisms that enable them to disperse their seeds themselves, at least for a short distance. Self-dispersal or *autochory* is either by actively catapulting the seeds away (*ballistic dispersal*) or by burying the fruits in the ground (*geocarp*).

Ballistic dispersal

Mechanisms used by plants to expel their seeds from their fruits can be caused either by passive (hygroscopic) movements of dead tissues or by active movements that are due to high pressure in living cells.

Passive explosives

Dry, dehiscent fruits such as capsules and follicles open gradually along pre-formed lines as the pericarp dries out. The shrinking of its tissues eventually causes the fruit wall to rupture. This is usually a slow, gradual process but in some fruits the pericarp is specifically adapted to build up a high degree of tension, which is eventually released by a sudden explosion that expels the seeds. The underlying principle of this mechanism is based on the different orientation of elongated cells in neighbouring layers, which often consist of crossed, thick-walled fibres. As the cells dry out, they contract parallel to their longitudinal axis, causing the neighbouring layers to pull in different directions. The tension is finally released in an explosive torsion movement of the separating fruit fragments, which usually correspond to whole or half carpels. In some legumes it is the two halves of the single carpel which separate along their dorsal and ventral sides. By twisting in opposite directions at lightning speed, the carpel-halves fling out the seeds with great force. Common broom (*Cytisus scoparius*), gorse (*Ulex europaeus*), sweet peas (*Lathyrus odoratus*) and lupins (*Lupinus* spp.) are familiar examples displaying this behaviour. Usually the seeds are dispersed over a short distance. In gorse, they remain within the radius of the mother plant with only about 2 per cent travelling 2–2.5m. As is often the case, the distances are more impressive in the tropics. The fruit of *Tetraberlinia morelina*, an African legume tree at home in the rainforests of west Gabon and southwest Cameroon, aided by its great height, shoots its seeds up to 60m from the mother plant. This is the longest ballistic dispersal distance ever recorded.

A plant family in which the typical fruit is an explosively dehiscent capsule is the Euphorbiaceae. In temperate herbaceous members such as the petty spurge (*Euphorbia peplus*), sun spurge (*Euphorbia helioscopia*), dog’s mercury (*Mercurialis perennis*) and annual mercury (*Mercurialis annua*) the fruit is composed of three carpels. When it explodes, the fruit disintegrates into six half-carpels, which churn out three seeds. The most remarkable example in this family is native to the tropics of the New World. Not only has the gynoecium of the sandbox tree (*Hura crepitans*) from South America and the Caribbean many more (5–20) carpels than is usual in spurges. The ribbed fruit the size of a mandarin erupts much more violently, with the sound of a loud gunshot (Latin *crepare* = to burst).

The force of the blast catapults the flat discoid seeds, of which there are as many as there are carpels, as far as 14m. The name sandbox tree dates back to the time before the invention of blotting paper and fountain pens, when the fruits served as containers for the sand used to blot the ink that ran profusely from goose quills.

Active explosives

Fleshy dehiscent fruits are able to build up sufficient pressure to explode by means of tissues of thin-walled cells, which increase their internal cell pressure (called *turgor*) by taking up additional water. As the tissues swell, at some point the pressure against neighbouring inelastic layers is so high that the slightest movement of the fruit sets off the explosion that expels the seeds. A passing animal can trigger the mechanism and although the seeds of such fruits are generally smooth and non-sticky, they may become entangled in its fur and be carried some distance. Classic examples of actively exploding fruits are the touch-me-not (*Impatiens* spp.) in the balsam family (Balsaminaceae), and the squirting cucumber (*Ecballium elaterium*) in the gourd family (Cucurbitaceae).

Anyone who has played with the fruits of the touch-me-not, gently squeezing them between two fingers, knows that its name is appropriate. Its pendulous fruits are composed of five carpels, with pre-formed dehiscence lines between them. Pressure builds up in the outer layers of the pericarp and when it is strong enough to separate the carpels, the slightest movement causes the fruits to explode. The outside of the pericarp expands more than the inside causing the fruit valves to curve inwards in a lightning-fast movement that hurls the seeds up to 5m away. The trigger for the explosion can be a passing animal, raindrops or water dripping off a tree, the wind, or even seeds launched from a neighbouring fruit. As the fruits of the Mediterranean squirting cucumber ripen, the inner tissue layers build up turgor pressure against the thick, rather inelastic outer skin. The pre-determined breaking line at the base of the stalk points up in the air as the fruit turns almost 180° against the pedicel. Eventually, the slightest movement causes the stalk to pop out like a cork, leaving a hole through which both watery juice and seeds squirt out. The pressure inside the fruit is so high that the seeds can travel more than 10m.

The true record breakers are dwarf mistletoes, which apply more or less the same principle as the squirting cucumber. Predominantly native to North America, they are parasites on pine trees and belong to the genus *Aceuthobium* in the Christmas mistletoe family (Viscaceae; recently united with the sandalwood family, Santalaceae). Whereas other mistletoes rely upon birds for the dispersal of their seeds, dwarf mistletoes (with the exception of *Aceuthobium verticilliflorum*) have evolved explosively dehiscent fruits. Just as in the squirting cucumber, the pedicel bends downwards as the fruit matures and a dehiscence line forms around its point of attachment. Once the fruit has reached maturity, the slightest touch dislodges it from the pedicel. The pressure that builds up inside the dark green, single-seeded berry is so high that it fires the tiny sticky seed through the hole in the rubbery fruit wall over a distance of up to 16m at the remarkable speed of 2m per second (97km per hour). A single ponderosa pine infected with *Aceuthobium campylopodum* may be bombarded by more than two million seeds, which overwinter on the surface where they land and germinate the following spring. If a seed is lucky enough to land on a compatible host tree, its embryo grows, supported by the photosynthetic endosperm tissue, and enters the host's bark. *Aceuthobium* species can live inside their host for months or even years before producing a plant.

Whether the seeds are catapulted from passively or actively exploding fruits, they are dispersed over no more than a few metres. The advantage of ballistic dispersal is that it is cheap, requiring no animal reward and usually very little in terms of specialised structures. The preferred strategy of annual plants is to disperse their seeds in a way that allows them to maintain and expand an existing population in the same place rather than colonising new territories. For perennial plants the most important factor is that the seeds should avoid competition with the parent plant. However, the ejection of the seeds from their fruits is often only the first phase of their dispersal history. Many seeds, such as the squirting cucumber, pansies, spurgeons and gorse, have an energy-rich, oily appendage, which functions as an edible bait that lures ants into carrying them away from the parent plant. Apart from such appendages, ballistically dispersed seeds are usually small, smooth and more or less spherical, ensuring low air resistance.

Geocarpy – or how do peanuts end up underground?

This is a legitimate question if one has never seen a peanut plant (*Arachis hypogaea*, Fabaceae). After all, peanuts are fruits and fruits develop from flowers, and flowers need to be pollinated, which mostly happens in the air. So how can a fruit end up underground? The answer is that the plant itself buries them. After pollination and fertilization, the ovary is pushed down into the ground, hence the name *geocarpy* for this type of self-dispersal. The single carpel of the peanut flower sits at the end of a specialised stalk-like organ called the *gynophore*. As soon as the ovules are fertilised, the gynophore bends down and elongates until it has pushed the young, pointed ovary underground. Once the ovary has reached its subterranean destination, it swells to produce peanuts. Other legumes that bury their fruits in the same way are the Bambara groundnut from West Africa (*Vigna subterranea*) and *Astragalus hypogaeus* from west Siberia.

Geocarpy is mostly found in annual plants living in dry, hot climates such as deserts, grasslands and savannah habitats. Here, burying the fruits is not only a safeguard against grazing animals, it primarily ensures that the next generation is kept in a suitable location in an inhospitable environment.

One rare temperate example of a plant that buries its fruits is the ivy-leaved toadflax (*Cymbalaria muralis*, Plantaginaceae), a common wild flower on walls and rocks in Britain, Europe and North America. When in bloom, the flowers face the sun. As soon as they have been pollinated, their pedicels turn away from the sunlight and seek out shade by growing longer and searching the substrate for suitably dark cracks and crannies in which to deposit their fruit. When ripe, the capsules open to release a number of small, irregularly ornamented seeds. Careful planting by the mother plant and the rugged surface of the fruits prevent them from rolling out of their protected environment.

Self-burying drills

Some diaspores bury themselves after dispersal. Apart from keeping them hidden from animal predators, this self-burial is regarded as an adaptation to dry soils as it allows the diaspore to reach the more humid layers just under the soil surface. The rotating movement of their hygroscopic appendages, which twist and untwist with changes in humidity, allows the diaspore to drill itself into the ground. This behaviour is most famously found in species of stork's bills, e.g. red-stem stork's bill (*Erodium cicutarium*), and musky stork's bill (*E. moschatum*). Their diaspores consist of fragments (fruitlets) of a schizocarpic fruit with a long beak. Once the fruit has come apart, each single-seeded fruitlet retains a share of the beak, which serves as a hygroscopically moving awn. The same mechanism is found in a number of species of the very distantly related grass family (Poaceae). The florets of wild oat (*Avena fatua*), wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) and the needle-and-thread grass (*Stipa comata*) are equipped with an awn, the basal portion of which twists and untwists with changes in moisture levels. The drilling florets of the Australian corkscrew spear-grass (*Stipa setacea*) are so sharp that they are able to penetrate the wool and skin of sheep. Once embedded in the flesh of the animal, the curved hairs on the surface of the florets make them almost impossible to dislodge. The muscle movements of the tortured animals drag the fruits deeper and deeper into their body. Florets of *Stipa setacea* have allegedly been found in the heart muscle of dead sheep.

Creeps and jerks

Hygroscopically moving appendages enable other diaspores to creep along the ground for short distances. Such creeping diaspores are found in some grasses, and in the sunflower family (Asteraceae) and teasel family (Dipsacaceae). Their fruits have a hygroscopically moving pappus (modified calyx). For example, the fruits (cypselas) of the cornflower (*Centaurea cyanus*, Asteraceae) are crowned by a tuft of short, stiff, scale-like pappus segments, which are too small to play any role in wind dispersal. Their function is rather different: with changing humidity the pappus scales repeatedly move in and out, thus pushing the fruits a few centimetres over the ground. The very short, forward-pointing teeth along their margins prevent movement in the opposite direction. The distances they creep are short but at least they move away from the parent plant; wind and rainwater may carry them further. A more targeted additional strategy has given them an edible swelling at the base to specifically attract ants, a mode of dispersal that will be discussed in detail.

Specialised awns enable the fruits of certain grasses (e.g. *Arrhenatherum elatius*, *Avena sterilis*) to jerk and jump for short distances. The distal part of their long-kneed awns is straight whereas the lower part is helically twisted and extremely hygroscopic. With changing humidity the basal part winds or unwinds, turning the straight distal part of the awn. Since each fruit has two awns, which turn in opposite directions, their distal parts eventually meet and become entangled. The tension that builds up between them is released when the pressure is strong enough to push the distal parts past each other. Within a split second, the jerky movement of the awns catapults the diaspore into the air.

Dispersal by animals

Animal movements are less haphazard than wind and water making animals much more reliable as dispersal agents. A plant that manages to develop a relationship with animals needs fewer seeds to guarantee the survival of the species. The evolution of animal-dispersed diaspores clearly has many advantages and so it is not surprising that some fifty per cent of gymnosperms (*Ephedra*, *Gnetum*, *Ginkgo*, a few conifers and all cycads) use animals to assist in the dispersal of their seeds. Once again it was the angiosperms that perfected the shift from abiotic to biotic dispersal agents by evolving a fascinating spectrum of strategies enabling them to travel either on or inside animals. These close, sometimes highly specialised relationships between angiosperms and animal dispersers provide another key to the understanding of the evolutionary success of this group.

The evidence of such strategies in plants lies in every sweet, juicy fruit we enjoy. The sweet pulp of the fruit is a bait to lure potential dispersers into swallowing the seeds and dispersing them in their faeces. If they are fortunate, the seeds will land in a suitable place to grow well away from the shadow of the mother plant. This form of dispersal is called *endozoochory*, "dispersal inside an animal". Endozoochory is a frequently encountered phenomenon in many families with fleshy fruits, e.g. Ericaceae, Rosaceae, Solanaceae. Endozoochorously dispersed seeds do not present any conspicuous adaptations to facilitate their dispersal. They are usually smooth, globose to ovoid, and either covered in a hard endocarp (if borne in drupes) or with a hard seed coat (if borne

in berries) to withstand gastric juices and intestinal enzymes. Many seeds from fleshy fruits germinate better after passing through the gut of an animal.

Among vertebrates, the most important dispersers are birds and mammals, especially in temperate climates. In the tropics, where dispersal is accomplished mostly by vertebrates, fish and reptiles also act as dispersers. Vertebrate-dispersed diaspores offer a reward in the form of a nutritious pulp rich in sugars, protein or fat, but only when the seeds are mature. Ripening fruits are inconspicuous in colour, rather hard, and have no smell; at best they are sour, at worst poisonous, and always unpalatable. As soon as the seeds are ripe, the fruit sends out signals of the promise of a safe, nutritious reward. The nature of the signals depends on the kind of animal that is to be attracted. Birds have excellent colour vision but only a poorly developed sense of smell. Diaspores adapted to bird-dispersal (*ornithochory*) are therefore odourless but may change colour from green to something more conspicuous such as red, which is the colour that birds distinguish best against a green background; but purple, black and sometimes blue or combinations of these (especially red and black) are also found. For mammals, a slightly different strategy promises greater success. Mammals rely much more on their keen sense of smell and many are nocturnal. Mammal-dispersed fruits are therefore often (but not always) dull in colour (brown or green) and exude a strong aromatic scent when ripe. Apples, pears, medlars, quinces, rosehips, citrus fruits, mangoes, papayas, passionfruits, melons, bananas, pineapples, jackfruits, breadfruits and figs all target mammals such as rodents, bats, bears, apes, monkeys and even elephants as dispersers of their seeds. Sometimes the plants rely entirely on animals. The fruits of *Gardenia thunbergia* (Rubiaceae) from eastern South Africa, which are greyish-green, hard and inconspicuous, can remain on the shrub for several years if they are not eaten by antelopes (or used as tool handles by indigenous people).

Compared with birds, mammals play a minor role as seed dispersers in the temperate climate of Europe where berry-eating animals include not only plant-eaters such as deer and wild boars but also some carnivores such as foxes, martens and badgers. In the tropics mammal-dispersed fruits are much more common. Apes, monkeys, and particularly fruit bats are among their primary dispersers. Nevertheless, the most important endozoochorous dispersers of all are birds. This may be due in part to the large number of bird species. They are also popular dispersers because they do not chew their food, which means that they do not destroy the seeds as they devour the fruit. Ornithochorous fruits are generally not very large and contain either one large stone or seed that is not swallowed by the bird (e.g. cherries) or many small seeds, which are ingested with the fruit pulp (e.g. currants). In a temperate climate, bird-dispersed fruits mature in the autumn, when birds need to stock up on their energy reserves before the long migration south.

Seeds seeking attention

Although animal-dispersed diaspores are usually soft fruits, such as berries and drupes offering nutritious fruit pulp, in some plants the reward is the seed itself. The edible part can be either a fleshy seed coat, called a *sarcotesta*, or a special appendage, called an *aril*.

Fleshy seed coats

When the seed coat provides the reward, only the outer parts become fleshy and produce a conspicuously coloured sarcotesta; the inner layers usually form a hard protective shell, called a *sclerotesta*. Sarcotestal seeds were already present among the gymnosperms, most notably in *Gnetum* and the archaic *Ginkgo* and cycads. The presence of sarcotestal seeds in these living fossils suggests that offering an edible seed coat to attract animal dispersers is an ancient strategy that probably led seed plants to their long, successful interaction with animals as distributors of their diaspores.

With their thick, orange-yellow sarcotesta *Ginkgo* seeds resemble a yellowish berry or drupe. Despite its rather appetizing appearance, the fleshy part of the ripe seed contains butyric acid and exudes the infamously foul smell of rancid butter as it rots after the seeds have dropped. It is not known which animal was to be enticed by this smell. Since ginkgos appeared long before mammals their most likely natural dispersers were probably dinosaurs. Their bad smell makes female *Ginkgo* trees unwelcome in ornamental planting. Nevertheless, in Asia the (cleaned) seeds, called ginkgo nuts, are considered a delicacy. Their edible part, the massive megagametophyte tissue inside the sclerotesta, is eaten boiled or roasted in China, Japan and Korea; it is also used in traditional Chinese herbal medicine to treat lung problems, and in the West to improve the memory. Cycads reveal their large, often brightly coloured seeds as the megasporophylls separate and the cones disintegrate at maturity. The sarcotesta is mostly red, purple or scarlet (e.g. *Encephalartos longifolius*, *Lepidozamia hopei*, *Macrozamia fraseri*, *Stangeria eriopus*) but can be orange (e.g. *Encephalartos laevifolius*, *Zamia furfuracea*), brown (e.g. *Encephalartos dyerianus*), yellow (e.g. *Cycas macropoda*) or white (*Ceratozamia* spp., *Dioon* spp.). In many species of *Encephalartos* the mature female cones are themselves highly coloured (e.g. *E. ferox* with reddish cones), undoubtedly an adaptation to attract potential animal dispersers. The fleshy sarcotesta of cycad seeds (and sometimes the whole seed) provides food for a wide variety of animals such as birds (e.g. parrots, cockatoos, hornbills, emus, cassowaries), rodents (e.g. rats, mice, squirrels), small marsupials (e.g. possums, kangaroos, wallabies), fruit bats, and some larger mammals (e.g. bears, peccaries, baboons, monkeys).

The sarcotestal seeds of angiosperms are primarily bird-dispersed. As the green follicles of the multiple fruits of magnolias open, each releases one or two bright red seeds which are suspended from their follicles on thin silky threads and dangle in the slightest breeze to attract birds. The origin of these silky threads is most unusual: as the seed drops out of its follicle the helical wall-thickenings present in the vascular elements of the funiculus unroll and abseil the seed. Similar fruits and seeds are found in peonies (*Paeonia* spp., *Paeoniaceae*). In *Paeonia cambessedesii*, the individual follicles of the multiple fruits open when ripe to display numerous pea-size seeds with a shiny black sarcotesta. To enhance both the optical contrast and the edible reward for the birds, smaller sterile seeds, which are fleshy and bright red in colour, are interspersed between the fertile black seeds. A popular fruit whose pulp consists of the fleshy outer cell layer of the seed coat is the pomegranate (*Punica granatum*, *Lythraceae*). Originally native to an area from Iran to the Himalayas, the pomegranate has long been cultivated and naturalized in the Mediterranean region for its fruits, especially in the Middle East. The seeds can be eaten straight from the fruit or used to prepare a juice or syrup (grenadine). The Tree of Knowledge in the Garden of Eden was probably a pomegranate. Nowhere is it stated that it was an apple.

Edible seed appendages

Seeds also use edible appendages (*arils*) to attract birds and other animals. Among the gymnosperms, arillate seeds are found only in certain conifers, which bear their seeds in single-seeded, berry- or drupe-like structures. Best known among these are the members of the yew family (*Taxaceae*) and yellowwood family (*Podocarpaceae*) in which the mature seeds are either subtended by a bright red fleshy aril or partly or entirely covered by it. The common name "yew berry" refers to the fleshy red cup surrounding the seed of the English yew (*Taxus baccata*); the sweet-tasting aril is the only part of the plant that is not poisonous. The fruits of *Ephedra* in the Gnetales are superficially similar but their fleshy outer part is formed by two pairs of bracts (modified leaves).

An infinitely larger variety of seed appendages is found in the angiosperms. Their arils evolved convergently and are of a totally different origin from those of the conifers. Arillate seeds in the angiosperms are adapted to attract both vertebrate and invertebrate animals. They are common in the legumes (*Fabaceae*) where they are formed by a swelling of the funiculus at the hilum of the seed. The large black seeds of the African mahogany (*Afzelia africana*), for example, have a highly nutritious aril at the hilar end, its bright orange-red colour proving a showy attraction. After nibbling off the aril, birds discard the large seeds. Because of their attractive appearance, the seeds are thought of as lucky charms and used in botanical jewellery. An interesting variation of a funicular aril is found in some *Acacia* species. The black seeds of *Acacia cyclops* from Western Australia are surrounded along the periphery by a vastly elongated funiculus, which turns into a bright orange-red fleshy aril when the seeds are ripe. Six times richer in fat than those of other acacias, the arils of *Acacia cyclops* are an important energy source for birds. In South Africa, where the species has become an invasive weed, the nutritious funicles are also eaten by rats and baboons. A native species of South Africa with rather spectacular arillate seeds is the bird-of-paradise flower (*Strelitzia reginae*, *Strelitziaceae*). As is typical of many Monocots, its three-carpellate gynoecium develops into a loculicidal capsule, which opens with three valves. Lined up in two rows along each valve are the pea-size black seeds, which attract the attention of birds by means of an appendage that looks like a shaggy bright orange wig with thick oily hairs that originate partly from the funiculus and partly from the outer integument around the micropyle. It is very difficult to find an open fruit with seeds still inside – proof of the great success of this strategy.

Some of our most cherished tropical and subtropical fruits are so delicious because their juicy seed appendages are designed to attract mammals rather than birds. Many originate in South-East Asia, such as the lychee (*Litchi chinensis*) and the longan (*Dimocarpus longan*), both members of the soapberry family (*Sapindaceae*). Their sweet flesh consists of funicular tissue wrapped round a single large shiny brown seed. The ovary wall contributes only the thin leathery outer skin. Sometimes called *Queen of Fruits* or *Food of the Gods*, the fruit of *Garcinia mangostana* (*Clusiaceae*) is better known as mangosteen. The indehiscent berry-like fruits are the size of a mandarin or small orange. Hidden inside the thick, dark purple, leathery and unpalatable rind sit 5–10 flat seeds wrapped in a thick juicy, snow-white to pinkish funicular aril.¹⁷ The flesh of the aril has a delicious smell and an exquisite taste – described variously as a blend of pineapple and peaches or reminiscent of strawberries mixed with oranges. Unfortunately, the fruits last only a couple of days and are best enjoyed straight from the tree. Those imported by supermarkets overseas have to be harvested in an unripe state to the detriment of their taste. Some dexterity is required to get through the thick leathery rind of the mangosteen and other mammal-dispersed fruits such as oranges and bananas to access the delicious contents. Best equipped for this are monkeys, who are also the natural dispersers of the mangosteen in its native South-East Asia. The seeds are rarely swallowed but rather discarded once the fleshy aril has been nibbled off.

If the mangosteen is the *Queen of Fruits*, the durian (*Durio zibethinus*, *Malvaceae*) has to be the *King of Fruits*, at least for the people of South-East Asia. One durian can weigh almost three kilograms and be as large as a football. Ferociously spiny on the outside, the greenish capsule bears a number of seeds wrapped in a large, delicious funicular aril. When the fruits are ripe, the hard tissue of the yellowish aril becomes a custard-like cream

the consistency and flavour of which have been described as a tantalising mix of nuts, spices, bananas, vanilla and onions. After his first visit to Borneo, the nineteenth-century naturalist Alfred Russell Wallace wrote: “*Its consistence and flavour are indescribable. A rich butter-like custard highly flavoured with almonds gives the best general idea of it, but intermingled with it come wafts of flavour that call to mind cream-cheese, onion sauce, brown sherry, and other incongruities.*” Among the natural dispersers of the durian are orang utans, Asian rhinos, tapirs, bears and elephants. What attracts these animals is not the dull colour of the fruit but its pervasive smell. The durian is the most pungent fruit in the world and smells of a devious blend of faeces and rotten garlic. Most people in South-East Asia delight in the taste of the creamy arils but Westerners are usually put off by the stench. The strategy of large arils is to attract vertebrate dispersers but there is an entire microcosm of small seeds and other diaspores that bear fatty nodules designed to recruit much smaller couriers – ants.

Dispersal by ants

In 1906 the Swiss biologist Rutger Sernander first pointed out that the seeds of many plant species are specially adapted to dispersal by ants and called this strategy *myrmecochory*. Myrmecochorous seeds are small and light enough for ants to carry them back to their nests. As a reward for their efforts, they receive food in the form of an appendage that is rich in fatty oil and contains sugars, proteins, and vitamins (the *elaiosome*). The ants use these highly nutritious nodules, called elaiosomes mostly to feed their own brood. They keep the seeds in the nest until the nutritive tissue has been consumed and then usually either abandon the still viable seeds inside the nest or discard them outside on the rich soil of the colony’s waste pile. Much of this seed-carrying behaviour is stereotypical and is induced by the presence in the elaiosome of ricinolic acid, the same unsaturated fatty acid that is found in the secretions of ant larvae.

Morphologically, elaiosomes can be of various origins. Often they are seed appendages (arils) derived from different parts of the seed or funiculus. The elaiosomes of the seeds of gorse (*Ulex europaea*, Fabaceae), some cacti (e.g. *Aztekium*, *Blossfeldia*, *Strombocactus*) and many Caryophyllaceae (e.g. *Moehringia trinervia*) are swellings of the funiculus at the hilum. The seeds of *Glinus lotoides* (Molluginaceae) have a strange funicular aril consisting of two lateral lobes with a tail-like extension in between. In the seeds of many members of the spurge family (*Euphorbia* spp., *Mercurialis* spp., *Ricinus communis*; Euphorbiaceae) and milkweeds (e.g. *Polygala* spp., Polygalaceae) the elaiosomes are formed by an outgrowth of the outer integument around the micropyle (*exostome* arils). The fatty appendages of the seeds of the greater celandine (*Chelidonium majus*, Papaveraceae) are produced by a swelling of the raphe; and in pansies both the raphe and the exostome participate in the creation of the elaiosome. In other cases, elaiosomes are produced by the fruit wall, as in the cypselas of some Asteraceae (e.g. *Centaurea cyanus*) or the nutlets of some Lamiaceae (e.g. *Lamium maculatum*) and Boraginaceae (e.g. *Borago officinalis*, *Pulmonaria officinalis*, *Symphytum officinale*). These are just a few examples of some of the ways in which elaiosomes are formed in ant-dispersed diaspores.

Myrmecochory is found in over eighty plant families. It plays a major role in temperate deciduous forests in Europe and North America and especially in the dry shrublands of Australia and South Africa. Australian heathlands are home to more than 1,500 ant-dispersed plant species. The average dispersal distance of myrmecochorous seeds is very short – between one and two metres from the parent plant, although it can be 70m in extreme cases. The benefits of this animal-plant relationship are mutual: the ant is given a nutritious, reliable source of food while the plant’s seeds are carried far enough to reduce competition between seedlings and parent. By burying the seeds a short distance below the soil surface, the ants hide them from predators such as rodents, and also prevent them from being destroyed by fire. The latter may explain the importance of ants as dispersal agents in the dry habitats of Australia and Africa that are regularly swept by seasonal field fires.

Ant dispersal seems to be obligatory for some plants whereas in many others it acts as a supplementary distribution mechanism following ballistic dispersal. The former applies to cyclamen. Once the flowers have been pollinated, the stalks bend down and curl up in a tight spring pulling the developing seed capsule to the ground. Strategically placed at ground level, the ripe capsules open with five to seven valves presenting their sticky seeds, ready to be collected by ants attracted by their sugary outer layer. Often myrmecochory is combined with autochory (self-dispersal). The capsules of the greater celandine (*Chelidonium majus*, Papaveraceae) open with two pores at the base through which the elaiosome-bearing seeds drop to the ground to be collected by ants. In many other species, myrmecochory is combined with explosively dehiscent fruits as is the case in many legumes (e.g. gorse, *Ulex europaea*), pansies (*Viola* spp.), spurges (*Euphorbia* spp.), and mercuries (*Mercurialis* spp.). How reliant certain myrmecochorous plants become on their specific ant dispersers is revealed by an example from the Cape in South Africa. Many plants of the Cape fynbos vegetation have myrmecochorous diaspores. Two decades ago, the dominant native ants in the Cape region were displaced by the invasive Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. Unlike the larger native ants, the much smaller Argentine ants move the diaspores only for very short distances and do not store them underground in their nests. Consequently, the diaspores (achenes) of the Proteaceae, *Mimetes cucullatus* are left exposed and eaten by predators. The result is that the seedlings are reduced in number and grow ever closer to the parent plant. In the long term this invasion may lead to the extinction of many members of the

spectacular Cape flora. Recent research reveals that this is not a unique scenario: small invasive ants such as the Argentine ants and fire ants are moving into ecosystems throughout the world – for example in the United States and Australia – where they are displacing the traditional local ant partners of many native plants.

Dispersal by scatter-hoarders

A similar strategy to ant dispersal but one that requires no obvious adaptation of the diaspores is to rely on the bad memory or premature death of scatter-hoarding predators. Rodents and certain birds store seeds as food for the winter. Some seeds have to be sacrificed to provide a meal for the animal, but squirrels, for example, never find all the seeds they have buried, thus leaving a good number to germinate. This strategy has proved so successful for certain plants that their fruits have been adapted to suit a single scatter-hoarding animal. The reliance of the Brazil nut tree on agoutis has already been described. A European example is the similarly exclusive relationship between the gymnospermous arolla pine (*Pinus cembra*, Pinaceae) and the appropriately named nutcracker bird, which plays a vital role in the life cycle of the arolla pine at high altitudes in the central Alps. With its very strong, specialised beak the nutcracker is almost alone in being able to dig the seeds out of the tough cones and crack their hard shells. It collects them avidly for the winter, storing up to sixty in its crop at any one time. Once it has a good harvest, it regurgitates the seeds and hides them underground, far from the original tree. The nutcracker has a phenomenal memory and will find its buried seeds even when they are covered by a metre of snow but at least a few of the 100,000 seeds it collects in a good year will escape its scrutiny and give rise to new trees.

Sticky hitchhikers

Rather than offering expensive rewards or sacrificing part of their seeds to bribe animals to disperse their fruits and seeds, many plants prefer hitchhiking as a cost effective alternative means of travel. They have developed spines, hooks or sticky substances, which they use to attach themselves to the skin, feathers, fur or legs of unsuspecting mammals and birds. Since the diaspores ride on the outside of the animal, this dispersal mode is called *epizoochory*. A great advantage of epizoochory is that the dispersal distance is not limited by factors such as gut retention times, as in endozoochory. Eventually, most adhesive diaspores fall off by themselves or are removed by the animals to which they are attached. Some lucky passengers remain undetected or settle in a spot where they cannot be groomed away and stay for a long time with the animal, sometimes until it dies. Epizoochorous diaspores therefore stand a good chance of being dispersed over greater distances than most diaspores relying on other modes of dispersal.

Seeds that use a mucilaginous coat to stick to a passing animal are rare. The few examples include linseed (*Linum usitatissimum*, Linaceae), plantains (*Plantago* spp., Plantaginaceae), members of the mustard family (Brassicaceae, e.g. *Lepidium* spp.), and parasitic mistletoes. The most common and very effective adaptation of epizoochorous dispersal is to cover the surface of the diaspore with barbed spines or hooks. After a walk through the woods we have all experienced the tenacity of burrs. Among the stickiest examples in temperate climates are the fruits and even the entire capitulae (seed heads) of members of the sunflower family (Asteraceae), the most famous being beggar’s ticks (*Bidens pilosa*), the burdock (*Arctium lappa*) and the cocklebur (*Xanthium strumarium*). Other common burrs are the fruitlets of the schizocarpic fruits of goosegrass (also called sticky-willy; *Galium aparine*, Rubiaceae), houndstongue (*Cynoglossum officinale*, Boraginaceae) and American stickseed (*Hackelia deflexa* var. *americana*, Boraginaceae).

The first to grasp the remarkable mechanism of these sticky diaspores was the Swiss electrical engineer George de Mestral, an amateur mountaineer and naturalist. One day in 1948 after a walk in the Jura mountains he took a close look at the burrs sticking to his hunting trousers and his dog’s fur. He found that the adhesive principle was based on small hooks that clung to the tiny loops of thread in the fabric of his trousers. Inspired by nature’s hook and loop principle, the engineer invented a new fastener. Despite public resistance and ridicule, de Mestral continued to perfect his design for a new fastener and finally, in 1955, patented Velcro® (based on the French *velour* = velvet and *crochet* = hook) and started his own company. When he sold Velcro Industries it was producing fifty-five million metres a year of the famous hook-and-loop fastener.

The hook-and-loop principle of burdocks, cockleburs and houndstongues is gentle in comparison with the ruthless epizoochorous diaspores from the dry tropical and subtropical semi-deserts, savannahs and grasslands of America, Africa and Madagascar. Adapted to stick to the feet rather than to the fur of grazing animals, these tough indehiscent or lately dehiscent fruits have sharply pointed spines, claws or horns. In the New World the most notorious of these fruits are the so-called devil’s claws. The North American devil’s claws belong to species of the genus *Proboscidea* (esp. *Proboscidea louisianica*) and their smaller relative *Martynia annua*, both members of the unicorn family (Martyniaceae). In South America it is their carnivorous relatives of the genus *Ibicella* that produce similar devil’s claws, or unicorn fruits as they are sometimes called (e.g. *Ibicella lutea*). All have harmless-looking green fruits which reveal their true nature only after their fleshy outer part has withered away. As the exposed endocarps dry out, their elongated beak splits down the middle to produce a pair of sharply pointed, curved spurs transforming the diaspore into a vicious contraption, poised to cling to the hoof and bore into the skin.

The Old World members of the sesame family (Pedaliaceae) reveal their close relationship with the Martyniaceae by sharing the same ruthless means of dispersal and producing even nastier traps. As the author can testify from his own experience, the fruits of the Malagasy genus *Uncarina* are undoubtedly the most tenacious fruits of all epizoochoric diaspores. With their radiating spines crowned by a pair of sharply pointed, curved hooks, they rip into skin with ease and are impossible to remove from clothes without secateurs. The most infamous member of the sesame family is *Harpagophytum procumbens*, aptly called grappling hook, grapple plant, or, like its New World relatives, devil's claw. Used as a mouse trap in Madagascar, its preposterously vicious, woody pods can inflict terrible wounds on animals with cleft hoofs or relatively soft soles. Other members of the Pedaliaceae produce slightly more merciful but nonetheless pain-inflicting instruments of torture: the two sharp vertical spines on the upper side of the very hard, disc-shaped fruits of the African devil's thorn (*Dicerocaryum eriocarpum*) are thrust deep into the flesh of anyone who has the misfortune to tread on them.

Dispersal through human influences

Any kind of human-mediated dispersal is called *anthropochory*. This includes the seed-gathering activities of indigenous people following traditional lifestyles, as well as modern agricultural activities. Plants have always been moved from country to country and utilised away from their place of origin. Nowadays, farm animals are also moved over large distances and it has been calculated that a single flock of sheep can disperse eight million seeds over hundreds of kilometres. Humans also act as dispersers when they spit out a cherry stone, throw an apple core out of the car window or remove sticky hitchhikers from their clothes after a country ramble. Long-distance dispersal is provided by our enthusiasm for holidays in exotic places. Backpackers may travel the world wearing the same muddy hiking boots, unknowingly carrying a cornucopia of small seeds and other diaspores across biogeographical boundaries. A species suddenly taken to a new environment usually fails to survive but occasionally thrives and, in extreme cases, becomes invasive. In New Zealand, aliens such as gorse (*Ulex europeus*, Fabaceae), blackberry (*Rubus fruticosus*, Rosaceae) from Europe and kahili ginger (*Hedychium gardnerianum*, Zingiberaceae) from South Africa take over natural habitats. In Britain, the number of aggressive weeds introduced as ornamental garden plants is increasing; they include giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*, Apiaceae) and Japanese knotweed (*Fallopia japonica*, Polygonaceae).

The impact of the accidental or intentional introduction of alien species into natural habitats should not be underestimated. Over a few hundred years, invasive species (both animals and plants) introduced by humans have become a major cause of extinction of native species in countries all over the world. The aesthetic qualities of the landscape may also be impaired by the newcomers.

Diaspores with no obvious adaptations for dispersal

Many small seeds shed from capsular fruits do not display any obvious adaptations to a particular mode of dispersal. Dust and balloon seeds typically weigh less than 0.005mg but small granular seeds under 0.05mg are also easily dispersed by the wind, even with no special adaptations (e.g. *Calluna vulgaris*, *Erica* spp., *Meconopsis cambrica*, *Papaver* spp.). Whether or not they are light enough to be carried by the wind, small granular seeds and other diaspores (e.g. the nutlets of the Lamiaceae) may be dispersed further after their liberation from the fruit by haphazard or accidental events. Rainwater can wash them away and they may even end up in a stream, where they float before being deposited on the bank or on a flood plain. Accidental endozoochoric dispersal is also a possible option. Many small, unspecialised diaspores are unintentionally ingested by grazing animals and pass through their gut largely unharmed, especially if they are rounded and compact. Mixed with mud, small diaspores can also stick to the feet, fur or feathers of animals who may carry them for a considerable distance. Surprisingly, many small seeds display conspicuous surface patterns which apparently have no significance for their dispersal. The magnificently ornate seeds of the Caryophyllaceae have already been mentioned. Similar seeds with intricate surface patterns are found in the related stone plant family (Aizoaceae), purslane family (Portulacaceae) and cactus family (Cactaceae) but also in other only distantly related families. For example, the surface pattern of the spiny seeds of the monocotyledonous yellow star-of-Bethlehem (*Ornithogalum dubium*, Hyacinthaceae) is remarkably similar to the typical pattern of the dicotyledonous Caryophyllaceae (seed coat cells with undulating radial walls and finger-like projections).

Reticulate surface patterns similar to those found in dust and balloon seeds are also very common in larger seeds not dispersed by the wind, of a variety of unrelated families, e.g. *Ornithogalum nutans* (Hyacinthaceae), yellow-wort (*Blackstonia perfoliata*, Gentianaceae), common centaury (*Centaurium erythraea*, Gentianaceae), St. Helena boxwood (*Mellissia begonifolia*, Solanaceae), *Pholistoma auritum* (Boraginaceae) and *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae).

It is hard to believe that seeds would develop such elaborate surface structures if they did not provide an evolutionary advantage. Possible adaptational explanations may be found in the development of a seed or in details of its dispersal and germination ecology. Seemingly functionless structural peculiarities may be rudiments of long obsolete adaptations, their origins lost in the unknown evolutionary history of the plant. Nature does

not always reveal all her secrets. Sometimes it may be sufficient that a character has no disadvantage for it to evolve and prevail.

Travellers in time and space

Seeds do not only travel in space but also in time. Their journey begins when they are shed by the parent plant. Whether they are taken far away from their place of origin by wind, water or animals or stay more or less in the same location, eventually all seeds touch ground at their ultimate destination. In the constantly warm, humid conditions of the tropical rainforests many seeds germinate immediately, otherwise they will dry out and die. Such desiccation-intolerant or *recalcitrant* seeds maintain a high water content and never slow their metabolic activity. Even if stored in moist conditions, recalcitrant seeds quickly lose their viability, a critical issue in trade and conservation. Around fifty per cent of tropical trees have desiccation-intolerant seeds, including crops such as durian (*Durio zibethinus*, Malvaceae), jackfruit (*Artocarpus heterophyllus*, Moraceae), rubber (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae) and cocoa (*Theobroma cacao*, Malvaceae). But plants with recalcitrant seeds are not restricted to the tropics. Many temperate broadleaved trees also have large recalcitrant seeds. Examples include oaks (*Quercus* spp., Fagaceae), sweet chestnut (*Castanea sativa*, Fagaceae) and horse chestnut (*Aesculus* spp., Sapindaceae). However, more than ninety per cent of all plants in temperate and dry climates have desiccation tolerant or *orthodox* seeds. In fact, losing water is a routine part of their maturation process. As their water content decreases they become tolerant to desiccation and low temperatures. Desiccation tolerance is advantageous in seasonal and arid environments where orthodox seeds can rest in a dry, inactive state until the conditions for germination are favourable – the following spring perhaps, or the next rainy season. The quiescent embryo can sometimes wait for the auspicious moment for decades or even centuries within the safety of the seed coat or hardened fruit wall.

Older than Methusaleh

Legends, tales and rigorous scientific observation tell of seeds germinating after hundreds of years in a dry or frozen state arousing great public excitement and curiosity. Unfortunately, most of these claims arise in the imagination of the optimistic discoverer rather than accurate datings. In the nineteenth and early twentieth century it was reported that grains of wheat and barley found in three to six thousand year old Egyptian graves had germinated. Many respectable scientists, especially in the first half of the nineteenth century, supported the idea that such ancient seeds might still be viable. At that time the public was obsessed with ancient Egypt and fascinated by the idea that *mummy seeds* from the tombs of kings would spring to life after thousands of years. There is no scientific proof that these ancient cereal grains retained their viability but the tale of the *mummy seeds* is deeply entrenched in popular thinking. Modern research indicates that, under the conditions in which they were found, none of the species involved has seeds that could survive longer than a few decades. A much more credible discovery was made in a tomb in Santa Rosa de Tastil in Argentina. A viable seed of Indian shot (*Canna indica*, Cannaceae) was found enclosed in a shell of the Argentine walnut (*Juglans australis*, Juglandaceae) that was part of a rattle necklace. Radiocarbon-dating of surrounding charcoal remains and the nutshell in which the Canna seed must have been inserted while still soft puts the age of the necklace at about six hundred years.

The most extraordinary claim for a time-travelling diaspore was made in 1967 for seeds of the arctic lupin (*Lupinus arcticus*, Fabaceae) discovered by a mining operative three to six metres below ground in the frozen silt of Miller Creek in the Canadian Yukon Territory. They were thought to be about ten thousand years old, their longevity explained by their hard seed coat and the fact that they were deeply buried in permafrost. Unfortunately, their age was inferred from highly circumstantial evidence: they were found in an ancient rodent burrow associated with the skull of a collared lemming and the dating was suggested solely by analogy with similar rodent remains in Central Alaska. In the absence of any direct dating of the seeds by precise radiocarbon techniques the claim for the arctic lupin is open to considerable doubt and unlikely to be accepted by scientists.

The oldest living seed whose exact age could be established belongs to the sacred lotus (*Nelumbo nucifera*, Nelumbonaceae). The sacred lotus has deep religious significance for Hindus and Buddhists and is known to have been cultivated in China for more than 3,000 years. It has long been claimed that its seeds – botanically nutlets of a multiple fruit with a very hard air- and water-impervious pericarp – can live for centuries. Scientific proof of their fabled longevity was provided in 1995 by Jane Shen-Miller who was able to germinate lotus seeds recovered from a dry lake bed in the former Manchuria (now north-eastern China). Modern accelerator mass spectroscopy techniques allowed precise radiocarbon-dating of a minute piece of the nutlets' thick, hard pericarp without killing the seeds. Using this method, it was proven that the oldest germinating seed was 1,288 (± 250) years.

Most recently, Israeli researchers have put forward a claim which, if proven, would put *Nelumbo nucifera* into second place among the longest living seeds. On June 12, 2005 the news about the germination of a 2,000 year-old seed of the date palm (*Phoenix dactylifera*, Palmae) hit the headlines of the *New York Times* and other newspapers. The seed belongs to a lot found in the 1970s during an archaeological excavation at Masada, the mountain fortress built by King Herod and famously occupied in 73AD by 960 Jewish rebels, who eventually committed mass suicide rather than surrender to the Romans. According to a radiocarbon dating carried out in Switzerland with a tiny

piece of the germinated seed, its origin dates back 1,990 (\pm 50) years, that is to some time between 35BC and 65AD, just before the famous siege. The Israeli researchers have high hopes for this precious seedling, which they named *Methuselah* after the biblical figure who supposedly lived for 969 years. The native date palms of Judea were destroyed long ago; those grown there today originated in Iraq. The original Judean date was highly prized in antiquity for its medicinal and aphrodisiac qualities. However, date palms are dioecious and if *Methusaleh* lives to adulthood, it will be about thirty years before it flowers and reveals its gender. Whether or not *Methusaleh* turns out to be female and produces fruits, it may still possess the precious genetic traits of the original Judean date and become a treasure chest for breeders of date palms and medical researchers.

One year's seeds, seven years' weeds

Although the seeds of only a few species can survive such biblical time spans, most orthodox seeds are able to retain their viability for several decades in soil. Germination can be delayed by the absence of sufficient humidity or it can be suppressed by low temperatures and the lack of sunlight – for example, when seeds are buried. This makes sense since a small seedling germinating a foot underground would not stand a chance of ever reaching vital sunlight. Over the years, viable seeds accumulate on and in the ground to form a *soil seed bank*. The sudden appearance of poppies on the battlefields of World War I in Flanders is a good example. The churning up of the soil by the impact of shells and the digging of trenches and graves is believed to have brought to the surface the seeds of poppies long buried in the former wheatfields. It is not only the lack of water and sunlight that can delay germination for an infinite period of time. Many plants developed specific mechanisms which ensure that their seeds do not germinate immediately, even under the most favourable conditions. Seeds displaying this behaviour are called *dormant* and the various mechanisms which keep them asleep are summarized under the phenomenon of *dormancy*. There are three fundamentally different types of seed dormancy – physical, morphological and physiological.

The seed may remain dormant for a very simple reason like the presence of a hard, impermeable seed coat or pericarp, which prevents water from reaching the embryo inside. The hard seeds of many legumes and the nutlets of the sacred lotus are good examples of *physically dormant* diaspores, which often possess pre-formed openings that respond to high temperatures, large fluctuations in diurnal temperatures, or fire. Physically dormant seeds do not rely on accidental damage but on their highly specialised signal-detecting system to determine when to come to life. Other seeds fail to germinate immediately because their embryos are immature at the time of dispersal and the embryo has to undergo further growth and differentiation, for example those of many Ranunculaceae (e.g. *Anemone*, *Ranunculus*) and *Ginkgo biloba*. Although generally referred to as *morphologically dormant*, because of their high water content and metabolic activity (the growing embryo) it is debatable whether these seeds should be regarded as truly dormant. As any gardener can testify, the most complicated reason for delayed germination is physiological dormancy. With no visible indicators and a multitude of different causes, physiologically dormant seeds germinate only when certain chemical changes have occurred in them. Environmental triggers for the changes can be low or high temperatures, smoke or fire. To complicate matters further, different types of dormancy can be combined in the same seed, either morphological and physiological dormancy, or, rarely, physical and physiological dormancy. The most important difference is that physiological dormancy is reversible whereas physical and morphological dormancy are not. The advantage of physiological dormancy is its flexibility. Some arable weeds go through an annual dormancy cycle enabling them to germinate only at a certain time of year.

The displacement of seeds underground and dormancy add to the creation of a persistent soil seed bank. The presence of many annual weeds in soil seed banks and differences in the depth of dormancy between seeds of the same fruit explain the popular saying “one year's seeds, seven years' weeds”. If weeds are left to disperse their seeds for just one season, their offspring will haunt the careless gardener for many years to come. Of course, dormant seeds did not evolve to escape the watchful eye of the proud gardener. The real strategy behind dormancy is to achieve timely dispersal. For a species to survive, it is absolutely essential that at least some of its seeds germinate in the right place at the right time. Dormancy is a mechanism that supports this goal in several ways: it allows more time for the various dispersal agents to carry the seeds over longer distances and, most importantly, determines the best time for germination. In a temperate climate many seeds germinate in spring to make the most of the growing season and ensure that they are well established before winter. Others are programmed to germinate in autumn so that they develop a strong root system to protect them against drought in summer. In addition, the different depths of dormancy in seeds of the same plant ensure that germination is spread over time, reducing the risk of losing an entire generation through some catastrophic event such as fire, drought or frost.

Time capsules of life

The ability of orthodox seeds to survive for a long time in a dry state is their most astonishing and momentous quality. Soil seed banks and the aerial seed banks created by serotinous species like the jack pine (*Pinus banksiana*) and many South African and Australian Proteaceae provide life insurance for the species that invest in them. For

all annual herbs and many perennial plants in fire-prone habitats, their naturally created seed cache is the only way they can survive adverse environmental conditions. Natural seed banks therefore play a major role in plant succession and the evolution of plant communities.

The extraordinary survival skills of seeds also had a great influence on the evolution of our civilisation. The development of modern societies is strongly linked to advances in agriculture. Agriculture and permanent settlements became possible only when people discovered that they could collect and store seeds to cultivate their own supply of a certain crop rather than having to lead a nomadic hunter-gatherer existence. In the 1960s people began to realise that modern high-yielding crop varieties were displacing the tremendous diversity of the local crop cultivars that indigenous people all over the world had been selecting for centuries. Traditional local varieties are not only better adapted to the climatic and edaphic conditions in their place of origin, they also carry valuable genetic traits useful in the breeding of new varieties. Their small size and longevity make seeds an extremely efficient means of preserving precious botanical germplasm.

Mature orthodox seeds can be dried without damage to very low levels of moisture content (1 to 5 per cent). As their moisture content drops, they become increasingly tolerant of cold temperatures. The explanation for this phenomenon lies in the physical qualities of water. In plant cells, water can be either free (*free water*) or bound to molecules (*bound water*) such as proteins, sugars and polysaccharides. At temperatures below 0°C, free water freezes and expands while forming ice crystals. As the ice crystals grow they damage the cell organelles and perforate cell membranes and walls, literally stabbing the cells to death. Bound water, with molecules that are electromagnetically attached to other, larger molecules is unable to produce lethal ice crystals. Recalcitrant seeds are rich in free water and so cannot survive sub-zero temperatures whereas orthodox seeds, when properly dried, contain almost no free water. It was established long ago that the longevity of mature orthodox seeds in hermetic storage increases as the moisture content of embryo and endosperm drops and the ambient temperature is lowered. This predictable and quantifiable relationship between water content and storage temperature is summarized in Harrington's 1972 rule of thumb. It predicts a doubling of storage life for every one per cent reduction in moisture content (based on the fresh weight), and a doubling of storage life for every 5°C reduction in storage temperature. Although almost impossible to verify experimentally, this simple rule forms the theoretical basis of all modern seed storage. Predictions suggest that seed longevity under conventional seed bank conditions (storage in air-tight containers at around minus 20°C) varies from a few decades for the shortest-lived species to over a thousand years for the longest-lived.

The first application of dedicated storage facilities for seeds, called *seed banks*, was to preserve varieties of major crops, especially cereals. Nowadays, the continuing destruction of our environment brought about by the increasing world population has created a new challenge for seed banks: the preservation of seeds of wild species which have been driven to the brink of extinction in their natural habitats. Since 1600 there have been 654 documented extinctions of plant species but this is undoubtedly a massive underestimate of the true number. The mass extinction caused by the destruction of tropical rainforests has been likened to the fall of the dinosaurs. With vast areas of our planet still botanically unexplored, there is no way of knowing how many plant species are currently threatened with extinction. Estimates vary between 30,000 and 100,000. With so many species facing being wiped off the planet for ever, seed banks have acquired a unique role: they provide a man-made life insurance for threatened plants and transform ordinary seeds into true time capsules of life.

THE MILLENNIUM SEED BANK

NOAH'S ARK OF THE 21ST CENTURY AND BEYOND

The most ambitious banking enterprise entirely dedicated to storing the seeds of wild plant species is currently the Millennium Seed Bank Project (MSBP) managed by the Royal Botanic Gardens, Kew. An international conservation project established to mark the beginning of the new millennium, the MSBP was founded in 2000 with funding from the Millennium Commission, The Wellcome Trust, Orange plc, and other corporate and private sponsors. The Royal Botanic Gardens, Kew, have operated a seed bank for wild species since the early 1970s. At the start of the MSB Project, the existing seed bank moved into the new award-winning Wellcome Trust Millennium Building designed by Stanton Williams Architects. Located in the grounds of Wakehurst Place in Sussex, Kew's “country garden”, the Millennium Seed Bank offers a world-class facility located in an Area of Outstanding Natural Beauty. As well as providing space to store many thousands of seed samples in a large underground vault, it has advanced seed research and processing facilities, and display areas for the public.

During the first decade of the project, until 2010, the MSB Project has collected, conserved and researched 10 per cent of the world's flora – approximately 24,200 species (based on Mabberley's 1987 conservative estimate of 242,000 species of seed plants worldwide). Kew's conservationists are focussing their efforts on endangered, endemic and locally important economic species of the Earth's arid and semi-arid regions. Concentrating on

plants from areas with seasonal or erratic rainfall has clear practical benefits for seed banking. The percentage of species with orthodox seeds (which can be banked successfully) is higher in these areas than in wetter habitats such as tropical rainforests. In addition, the clear seasonality of vegetation processes in drylands permits more predictable timing of seed-collecting activities than is possible in warm and humid climates. Another advantage is that most species in drylands are herbs, shrubs or small trees with readily accessible seeds, making collection easier. More important than such practical considerations is the fact that drylands account for a third of the Earth's surface, including many of the world's poorest countries. Although they receive less public attention than tropical rainforests, drylands support one fifth of the world's human population and sustain a tremendous diversity of plant life. Drylands are among the most threatened environments on Earth with huge areas being lost every year to progressive desertification. This continuing depredation reduces the natural diversity of plants that are a source of livelihoods to many, especially in poorer regions.

The huge task of collecting the seeds of tens of thousands of species is based on extensive international collaboration and information sharing. Forty-eight partner institutions from sixteen countries are active in the Millennium Seed Bank Project; these are (in alphabetical order): Australia, Botswana, Burkina Faso, Chile, China, Jordan, Kenya, Lebanon, Madagascar, Malawi, Mali, Mexico, Namibia, South Africa, Tanzania and the USA. A substantial percentage of the seeds collected is kept in the country of origin if adequate storage facilities are available locally. Otherwise, half the collected seeds of each species are set aside and kept at the Millennium Seed Bank until respective partner countries have their own seed banks. The international collecting programme is carried out in accordance with national and international law, and is particularly cognisant of the Convention on Biological Diversity agreed at the 1992 Rio de Janeiro Earth Summit.

The actual seed banking procedure is quite straightforward. On arrival, seeds are cleaned to remove unnecessary fruit parts as well as diseased, infested and empty seeds. The next step is to dry the seeds under constant conditions (15 per cent relative humidity at 15° C) for at least four weeks in a dedicated dry room. They are then ready for storage at minus 20° C. To ensure that a collection is viable, a representative sample is tested for germinability usually using petri-dishes with water-agar. Ideally, collections should have a viability of 75 per cent to warrant minimal genetic change. During the long-term storage of the seeds, germination tests are carried out at regular ten-year intervals to monitor the quality of the collections. To help improve the conservation of seeds, especially those of difficult-to-store species, Kew's Seed Conservation Department runs an active research programme that specialises in fundamental aspects of seed storage, longevity and germination.

The UK Programme of the Millennium Seed Bank Project has already collected seeds from over 96 per cent of the UK's native higher plants. This is the first time that any country has underpinned the conservation of its flora in this way. Seed collections of wild species are held for long periods to provide "start-up" stocks that will enable future generations to adapt to change. Safe in seed banks, species relevant for human well-being are preserved even if they become extinct in the wild. More importantly, seeds will be available to help with the recovery of damaged ecosystems. Seed banks are also of value today. Perhaps reflecting the early signs of mankind's adaptation to the changes it is bringing about in ecosystems, significant use of the Millennium Seed Bank's collections is already being made. Over the past five years, nearly 3,000 collections have been made available to thirty-eight countries. Collections are distributed under terms which secure the rights of the country of origin to any ensuing benefits, and have been requested to support work in all seven areas of human sustainability: agriculture, the atmosphere (in connection with carbon dioxide levels and climate change), biodiversity, chemicals, energy, health, and water.

Seed Banks are a highly cost-effective way to preserve the genetic variation within and between individual plant species. Seeds occupy little space and require little attention for considerable periods of time. The total cost of the Millennium Seed Bank Project is £72 million, including the construction costs of the Wellcome Trust Millennium Building, which houses the Millennium Seed Bank. At first glance, this seems to be a lot of money but not if we make an effort to grasp the magnitude of the challenge humans face. We know from the fossil record that life on Earth has already experienced five big mass extinction events. After each disaster it took between four and twenty million years for global biodiversity to "bounce back" to pre-extinction levels. As a comparison, modern humans have existed for no longer than about 200,000 years. This means that for every species – plant or animal – we drive towards extinction, we would have to wait millions of years for it to be replaced by natural evolution. By that time, humans themselves would have evolved into a different species – if they had not long become extinct.

Each person's livelihood ultimately depends on healthy, functioning ecosystems, and for their existence biodiversity is key. With human-caused extinction crises set to become ever more frequent in the near future, we must act now and take precautionary measures, such as seed banking, if there is to be any chance of short-term recovery for our environment in the future. The consequences of doing nothing are simply unthinkable.

AN ARCHITECTURAL BLUEPRINT

ROB KESSELER

From buds to blobs

The relationship between the plant world and architecture is as old as the first rudimentary dwellings that humans constructed as they emerged from their caves; habitation out of vegetation. To call their structures primitive, grossly undervalues their understanding of the functional value of the material they used to create simple structures, an understanding based on observation and experimentation: the way columnar stem forms have great supporting properties or the ribbed, radiating surfaces of palm leaves make ideal roof coverings, providing shade and channelling water away from the centre. In this way the early builders emulated plant properties and characteristics in their constructions establishing a link between plants and form, creating an architectural precedent that is as relevant today as it was then.

The transition from primitive dwellings to temples of culture and commerce has seen much appropriation and many adaptations of botanical form and decoration. The Corinthian capital that preoccupied Vitruvius (c.70–25 BC) with its apparent origins in the Acanthus plant proved so popular that it has survived for over two and a half millennia. This passion for aerial inflorescence was brought to a logical conclusion on top of the pillars within Oxford University Museum, where Irish stonemasons under the tutelage of John Ruskin (1819–1900), carved directly from specimens from the University Botanic Gardens. Each capitol represented a different plant so that the architectural decoration shifted from a purely ornamental embellishment to one where the whole building could be read as a work of botanical reference.

Writing in 1922 on the relationship between science and architecture, William Lethaby, architect and first principal of the Central School of Arts & Crafts in London poignantly anticipated the dynamic changes that were to take place in architectural design during the twentieth century. Emerging from an era in which Ruskinian ideals and the naturalistic forms of the Arts and Crafts Movement had mutated into the more organically opulent Art Nouveau, the architecture of the transitional post-war era became subject to the twin influences of Constructivism and Expressionism that subsequently defined the territory for Modernism. Drawing upon the potential for constructing in new materials, reinforced concrete, steel and glass, engineers enabled architects to realise visionary forms that marked a radical shift in style, scale and theoretical understanding in the vital role architecture plays in how we live and work. Simple housing projects, new factories and exhibition pavilions all offered opportunities for architects to redefine urban topographies.

With the onset of Modernism with its reductive aesthetic and purity of function there appeared to be little room for what was seen as superfluous ornament. Ironically the infamous commentary on "ornament as crime" by the Austrian architect Adolph Loos, (1870–1933), had its roots in the honesty of labour and craftsmanship that had been so clearly espoused by William Morris (1834–96) and the Arts and Crafts Movement. This was to prove a lean time for botanical reference within architecture, but as in all things, styles change, new technologies evolve and fresh opportunities present themselves. It was through a structural experimentation using principles of geometry and mathematics that pioneered a shift away from the planar geometry of Modernism led by the visionary engineer-architect-designer, Buckminster Fuller (1895–1983). His geodesic domes and the gridshell structures of later architects like Frei Otto (1925–) echo the spirit of the age of space exploration and move architecture into a global dimension. Their forms and structures have parallels within the very building blocks of nature, questioning how we want to live in the future. Their optimistic belief in technology was rewarded as emergent computer sciences evolved to the extent where complex bio-morphic forms could be conceived and visualised, calculated and constructed. The pace of this change has been swift, as has the generation of diversity of new forms and the languages to describe them: blobitecture, biological baroque, biotechnic, technorganic, biomorphism, organicism, bio-metaphor, organicity, evolutionary algorithms, quasi genetic coding schemes.

The relationship to natural form is evolving beyond its superficial trademark of swelling asymmetric forms, beyond what the biologist D'Arcy Thompson described as "form as a diagram of forces", in his influential book *On Growth and Form* (1917). Advances in understanding within the fields of bio-mechanics and botanical sciences coupled with the rapid development of responsive materials and computer simulations enable architects to *evolve* buildings as total living entities. Like their botanical and animal counterparts buildings are becoming more responsive to climatic conditions, and as the development of self-healing properties in materials becomes a real possibility the relationship between architecture and the plant world is evolving to a position of emulation rather than imitation.

Wherever the new technologies take us, on examining these minute seed structures with their astounding diversity of form, complex articulated surfaces and tensile membranes it is a clear reminder that nature continues to provide us with inspirational examples that challenge our own creativity.

PHYTOPIA

ROB KESSELER

The urge to portray and understand the flowers and plants that surround us has a long and glorious history. They have become powerful symbols that carry many messages, markers with which we retain contact with the natural world; it is hard to imagine a part of our lives that they do not touch upon. As the systematic study of plants has evolved, so too have attitudes to picturing plants, which in their own way have propagated a complex and colourful genus of criticism, full of contradictory opinions and attitudes that reflect divergent attitudes within the respective fields of art and science:

In the art world illustration is a dirty word. It suggests slavish copying. It's seen as belonging to the world of functionality. And we all know art is at its best when it transcends functionality – when in short it is useless.¹³

Botanical illustrations have very little to do with art, but belong rather to the realm of the sciences. Aesthetic considerations are wholly inappropriate, and beauty is a pleasant but wholly irrelevant, side effect.¹⁴

Apart from doing a great disservice to the artists involved these two statements also seem to imply that the work only has validity within the immediate community for which it was created. In reality, the fabulous diversity of botanical art has been responsible for creating, inspiring and informing new audiences, reflecting the ideals and aspirations of the societies in which it was created. What these comments demonstrate is that every discipline has its taboos and agreed modes of operation beyond which consensus suggests we do not tread, even within an art world where pride is taken in subverting the rules.

The languages engendered by contemporary art and nature are complex and cyclical. However, whilst it is now recognised that our experience of nature is culturally mediated it is important not to lose sight of the object of that mediation. Discourse on the nature of nature can be erosive, like a photocopy of a photocopy ; it can degenerate to the point where the image is there but the detail has gone. The difference between seeing what you eat and eating what you see is an important distinction. The human instinct to distinguish between the edible and the poisonous, an enemy and one's prey is an instinctive evolutionary tool essential for survival. However, the current pace of life, speed of change and diversity of the objects and images that pass before our eyes has evolved into overwhelming visual miasma, requiring us to become adept at instantly identifying, assimilating and cataloguing them. Have we now become expert at recognition at the expense of a more perceptive understanding and appreciation that arises from a concentrated examination of any given subject? Has society abrogated that responsibility to 'experts' with their rational taxonomic and genetic systems of identification and classification?

Take for example a common meadow buttercup (*Ranunculus acris*), easily recognisable across a field. The expert will tell us that the family to which it belongs (Ranunculaceae) is a primitive flowering plant not easily defined in evolutionary terms, with over thirty different wild varieties in the United Kingdom, including not only buttercups but also spearwort, hellebore, water-crowfoot, pasqueflower, wood anemone, columbine and traveller's-joy. The non-specialist in contrast, whilst its descriptive name might revive childhood memories of holding a flower up under the chin to detect a fondness for butter, might nevertheless be hard pressed to say how many petals it has.

In the creation of this book many hours have been spent examining the complexities of very small seeds, highly magnified on a scanning electron microscope (SEM). With such a tool the diversity of form and structural complexity of seeds is staggering; that such detail exists on such a minute scale is difficult to comprehend and one can only marvel at the technology that makes this possible. Returning to examine the plants and flowers from which the seeds had been collected necessitates a more concentrated inspection and in so doing one is made aware of the sophistication and power of our own in-built optical technologies. The difference between looking and seeing is thrown into sharp focus.

The creation of images for this book was conceived to revive the spirit of looking. The macro photography of the original flowers brings them into hyper realistic focus to encourage the reader to look again at the familiar flower, whether a roadside weed or florist's bouquet. Under the SEM the technology works its magic but presents us with a black and white image, which is subsequently coloured. This often provokes the question, "Is this the real colour of the seed?", to which the answer is no. And so how is the colour chosen and why?

Without going too deeply into the philosophical conundrum of what is colour, it is worth remembering that when we look at a flower we do not see it in the same way as an insect. Flowers have evolved complex strategies to ensure they attract the appropriate pollinators, through smell, morphological imitation, colour coding, and patterning. Most insects have greater sensitivity to colours at the blue end of the spectrum and are able to detect ultra-violet colours, revealing patterns that direct the insect to the pollen bearing parts of the flower like an aircraft guided to a safe landing by runway lights at night.

Working together as an artist and scientist with the same shared fascination for seeds, as for the plants from which we collected them, we too employed diverse strategies to ensure that our subject attracts as many "visitors" as possible. Under normal conditions scientific research is restricted to a very focussed methodological approach, but in this case we selected our samples with the express purpose of revealing extremities of form. Since biodiversity is so vital within our ecosystems for the continued longevity of human existence we believe that it is important to celebrate this diversity. The selected specimens were composed and photographed to reveal their morphological characteristics with an intimate and awesome clarity. To these grey images colour has been added, a chromatic interference often inspired by the hues of the original flower, a subtle blending reminiscent of hand-tinted photogravures, lending the images a mysterious otherworldliness that transforms a spectator from one who just looks to one who sees and wants to know more. The colour guides the eye and moistens enquiry to stimulate what Mark Gisborn refers to as "imagination of resemblance"¹⁵ through a total fusion of contemporary scientific and artistic practice. In so doing we hope to revive the importance of collaboration between artists and botanical scientists, an importance that was succinctly highlighted by Dr. T.J.Difey in his essay, "Natural beauty without metaphysics":¹⁶

For art to continue this traditional task of making nature aesthetically accessible to a wider public, at least three things are necessary: first, nature requires mediation to an audience because that audience cannot appreciate it unaided; secondly, the art which mediates nature must not be relentlessly formal and abstract in its intentions; thirdly, nature must be available to the artist as a subject to study.

