



3- EL GRANO DE POLEN: MORFOLOGIA, ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD

3. EL GRANO DE POLEN: MORFOLOGÍA, ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD.

Introducción

La reproducción de las plantas fanerógamas requiere del desarrollo coordinado en las flores de los sacos polínicos y/o las anteras (órganos masculinos) y los primordios seminales y/o los pistilos (órganos femeninos), así como de las sucesivas interacciones que se producen entre ellos. El grano de polen contiene los gametos masculinos o sus células progenitoras y básicamente está formado por una célula vegetativa cuyo citoplasma engloba a las células espermáticas (o a su progenitora, la célula generativa), rodeada por una compleja pared externa.

Una vez que el polen ha sido liberado, los granos se pueden activar al absorber agua a través de las aperturas y/o de las perforaciones, e inmediatamente las proteínas hidrosolubles salen al exterior del mismo. Esta activación está relacionada con la reacción de reconocimiento polen-estigma, pero puede ser provocada por distintos métodos (atmósfera, mucosas, estigma de otra especie y estigma de la propia especie).

Mediante el proceso de la activación, entran en contacto los factores de reconocimiento del polen y del estigma, determinando si un grano de polen germinará o no. Aproximadamente las 2/3 partes de las familias de Angiospermas presentan fenómenos de auto-incompatibilidad. Por ejemplo, un grano de polen puede germinar, pero el crecimiento se puede detener en la superficie estigmática, o a veces, en el interior del estilo, si no se reconoce su compatibilidad. Y esto es lo que ocurre en las mucosas humanas.

La diversidad en cuanto a forma y estructura sugiere, que los diferentes tipos polínicos han surgido a partir de un extraordinario proceso de adaptación a diferentes factores que incluyen: el medio ambiente, las interacciones polen-polen y polen-estigma intra e interespecíficas y el medio de dispersión, por el viento, agua o la acción de animales.

Características del grano de polen

El polen maduro presenta una morfología bien definida que por lo general permite la identificación de la planta de la cual procede. Sus caracteres son de gran importancia en cualquiera de las aplicaciones que tiene el estudio del grano de polen, entre ellos, generalmente, se definen los siguientes: pared, aperturas, simetría y polaridad, agregados polínicos, forma y tamaño.

La pared del grano de polen

Un grano de polen está constituido por dos partes: "la célula viva" y la "esporodermis" o pared externa. La célula tiene un periodo de vida corto, y en el polen fosilizado natural o artificialmente (en el laboratorio mediante una técnica llamada acetolisis) está destruida. Por lo tanto, la función primaria de la pared del polen es la protección del protoplasma celular, mediante la impermeabilización y la resistencia a la degradación físico-química y biológica. La naturaleza de la misma proporciona multitud de caracteres importantes en filogenia y para su estudio hay que tener en cuenta su "estratificación" y su "ornamentación".

Estratificación

La esporodermis está formada por varios estratos que difieren por sus caracteres químicos, morfológicos y ontogénicos. Consta fundamentalmente de dos capas muy diferenciadas, una interna que está en contacto con el protoplasma celular denominada "*intina*", y otra externa rodeando a todo el conjunto, llamada "*exina*".

Exina

La exina es la capa más externa y más resistente de la pared del grano de polen. Su resistencia a la destrucción es una de las mayores del reino vegetal, ya que soporta la acción de los ácidos y bases concentradas, así como el calentamiento hasta 300 °C, siendo únicamente alterada por algunos oxidantes y por ciertos microorganismos. Debido a ello, se han encontrado exinas prácticamente intactas en predecesores de los granos de polen actuales, como esporas de helechos y prepólenes, procedentes de depósitos del Paleozoico.

Su componente químico fundamental es la esporopolenina, que se forma por la polimerización de carotenos y ésteres de carotenos oxidados en proporciones variables. Sin embargo, la exina es una capa que presenta una cierta elasticidad y plasticidad, permitiendo al grano de polen adaptarse a las condiciones ambientales. En la exina hay también un componente polisacárido y otro lipídico, así como proteínas, fundamentalmente glucoproteínas.

La exina consta a su vez de dos capas: ectexina (externa) y endexina (interna). Ambas, se diferencian por su morfología, por su desarrollo y por su composición química. Esta diferencia se puede observar a microscopio óptico utilizando tinciones diferenciales y a microscopio electrónico de transmisión, ya que ambas capas dan distinto contraste.

Ectexina

La ectexina, por lo general presenta una disposición radial de sus elementos. En los casos más simples consta de dos estratos: tectum e infratéctum. El infratéctum puede estar o no, apoyado sobre la denominada capa basal o *foot layer*. Sobre el tectum pueden existir una serie de elementos esculturales o relieve, que constituyen la ornamentación del polen.

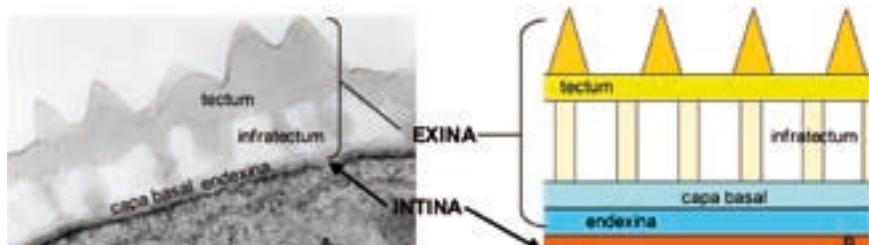
Endexina

La endexina es la capa más interna de la exina, suele ser más o menos lisa u homogénea, engrosándose alrededor de las aperturas. En el proceso de formación de la exina, la endexina se desarrolla después de la ectexina. Puede estar atravesada por poros o canales; tener una estructura lamelar y variar de morfología cerca de las aperturas. Su papel es muy importante en la flexibilidad del grano de polen y para facilitar la salida del tubo polínico en el momento de la fecundación.

Entre las capas de ectexina y endexina, existen una serie de microtúbulos o canalículos que las atraviesan, a través de las cuales se produce el intercambio de sustancias, es decir, hay cierta permeabilidad con la célula polínica.

Intina

La intina es la capa más interna de la pared del grano de polen. Sus componentes principales son celulosa, pectinas y glucoproteínas. No es resistente a los ácidos y se destruye fácilmente con la acetolisis. Puede considerarse equivalente a la pared de celulosa típica del resto de células vegetales. Forma una capa continua, no interrumpida alrededor de todo el grano de polen. Generalmente la exina está ausente en las aperturas germinativas más complejas, pero la intina es la capa que las recubre exteriormente.



Estratificación de la esporodermis del grano de polen. A) Fotografía de la pared del grano de polen de *Parietaria judaica* a microscopía electrónica de transmisión. B) Esquema.

Pollenkitt

La mayor parte de los granos de polen, en el momento de la dehiscencia de la antera, están recubiertos por una sustancia más o menos pegajosa llamada "pollenkitt" o manto polínico, que es secretada por las células del tapete. Está compuesto fundamentalmente por lípidos, carotenos, polisacáridos y glucoproteínas en proporciones variables.

El significado biológico del pollenkitt está poco claro, pero en principio parece que actúa dando a los granos de polen una mayor protección frente a los factores medioambientales, previniendo la desecación o ante el ataque de hongos u otros parásitos. Sin embargo, también se piensa que tiene un papel importante en el reconocimiento polen-estigma.

La consistencia y la cantidad de lípidos del pollenkitt presente en los granos de polen de plantas de polinización entomófila y anemófila, es bastante diferente. En los granos de polen anemófilos, la presencia de proteínas en el pollenkitt, hace suponer que esta sustancia tenga poder alergénico, o bien que actúe de forma mecánica facilitando la salida de proteínas alergénicas difusibles, desde el interior del grano de polen.

Ornamentación

La ornamentación o relieve de los granos de polen, suele estar formada por los elementos esculturales que se disponen sobre la superficie del mismo. En general, son una respuesta adaptativa a los procesos de dispersión y polinización, adoptan diversas formas, y no suelen sobrepasar los 5 μm de altura.

Psilada: Superficie prácticamente lisa.



Fosulada: Superficie lisa con hendiduras diminutas.



Foveolada: Superficie lisa con lagunas diminutas, redondeadas, diámetro aproximadamente de 1 μm y dispuestas irregularmente.

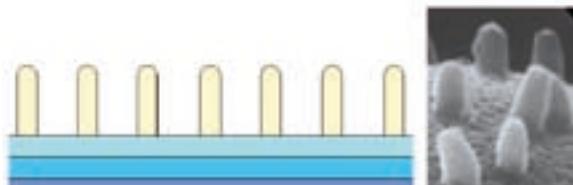


Escábrida: Superficie con elementos esculturales que no sobrepasan 1 μm de longitud.

Equinada: Superficie con espinas o agujones, mayores de 3 μm . Si son inferiores a 3 μm se denomina equinulada.



Baculada: Superficie con elementos esculturales en forma de bastón.



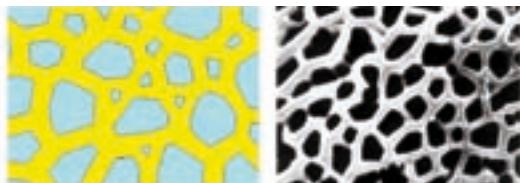
Verrugosa: Superficie con elementos esculturales no puntiagudos, de altura mayor a 1 μm .



Gemada: Superficie con elementos esculturales de anchura igual o mayor que la altura y con la parte basal constreñida.



Reticulada: Superficie semitextada con muros y lúmenes ordenados conforme a las mallas de una red.



Pilada: Superficie con elementos esculturales constituidos por una cabeza más o menos gruesa y un cuello que la sostiene.

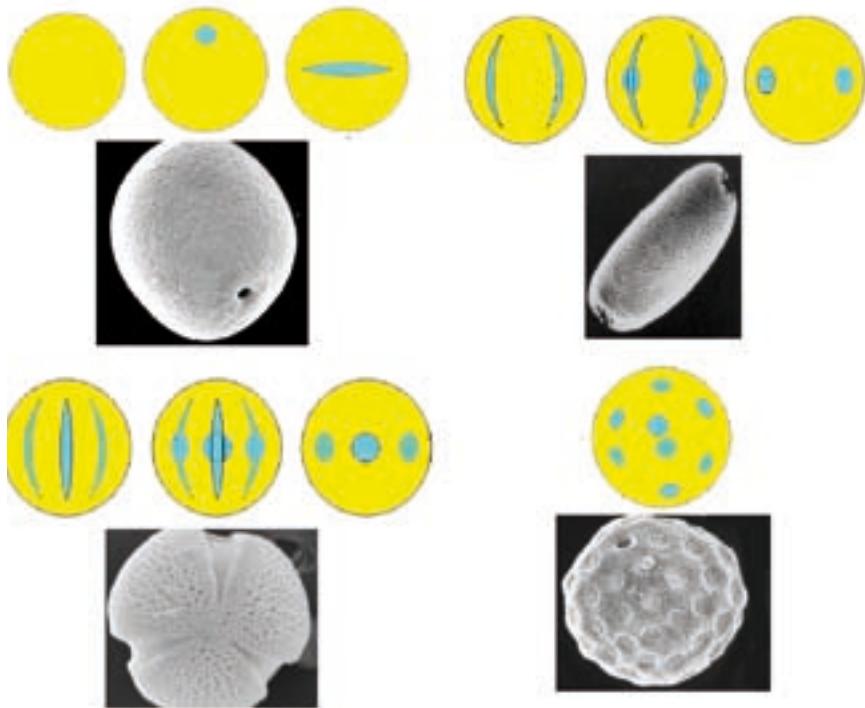


Aperturas

Morfológicamente, las aperturas del polen son áreas especialmente definidas o adelgazamientos de la exina, en los cuales la intina puede ser más gruesa. Además de facilitar el intercambio iónico del interior del grano con el exterior, a través de ellas normalmente, emerge el tubo polínico en el momento de la fecundación. Sin embargo, el éxito y velocidad de la salida del tubo polínico parece estar más relacionado con una modificación (engrosamiento o adelgazamiento) en la pared del grano de polen, que con la especificidad de un área determinada. Otra función importantísima de las aperturas, es la de facilitar la acomodación del volumen de los granos a los cambios de humedad, es lo que se denomina "harmomegatia". Algunas aperturas realizan ambas funciones, pero en algunos granos de polen que poseen "pseudoaperturas", la única función de dichas áreas es la harmomegatia

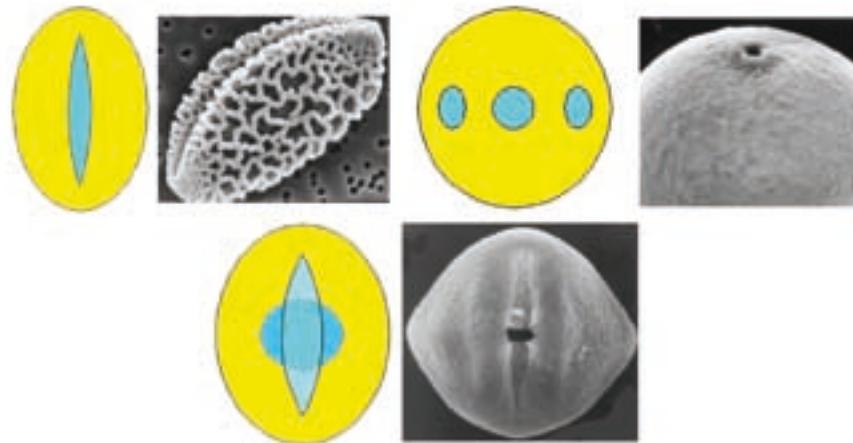
La descripción de las aperturas del polen se basa principalmente en los siguientes aspectos: número, forma, posición y estructura.

Número de aperturas. Es muy variable y puede haber polenes inaperturados, mono-, di-, tri- o poli-, cuando pasan de cuatro aperturas.



Forma de las aperturas. Los granos de polen poseen básicamente tres tipos diferentes de aperturas simples: 1) alargadas (forma de surco) dan origen a un polen "colgado"; 2) redondas (forma de poro) dan origen a un polen "porado"; 3) en bandas o anillos completos circundando a uno de los polos del grano (sulcos), dan origen a un polen "sulcado".

Son también muy frecuentes las aperturas compuestas, generalmente constituidas por colpos, como ectoaperturas y poros, como endoaperturas.



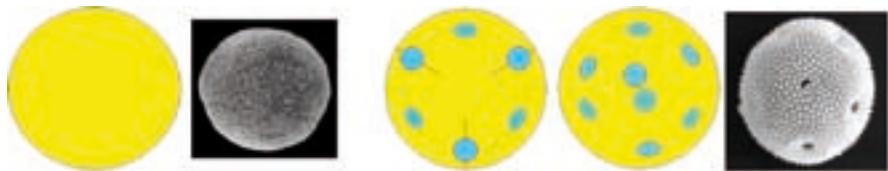
Posición de las aperturas. Para determinar este carácter, hay que tener en cuenta la tétrada meiótica en las cuales existen dos partes opuestas o polos; el polo proximal, situado en la parte interna de la tétrada y el polo distal, orientado hacia el exterior. En base a esto, la línea imaginaria que une ambos polos constituye el eje de simetría polar (P). En el plano perpendicular a este eje y equidistante de los polos se traza el diámetro ecuatorial (E). Por lo tanto, en una descripción polínica, se debe decir si las aperturas están en el polo proximal o distal, y si son paralelas o perpendiculares al ecuador. En todo caso, conocer la posición absoluta de las aperturas, resulta difícil tanto en tétradas como en granos solitarios.

Estructura. Como hemos mencionado anteriormente, las aperturas son modificaciones de la exina, que conllevan cambios en las diferentes capas de ésta. En general en las aperturas simples, existe una modificación de la endexina y la intina en la región apertural con desaparición total o parcial de la ectexina. En las aperturas compuestas, desaparece también la endexina.

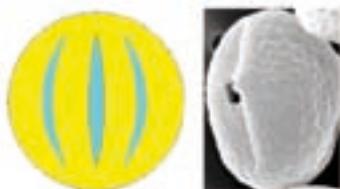
Polaridad y simetría

La polaridad del grano de polen se explica por la orientación de las microsporas en la tétrada meiótica, en las cuales, como hemos comentado anteriormente, existen dos partes opuestas o polos, y a partir de ellos se pueden trazar los ejes polares y ecuatoriales. En los granos de polen sólo existe un eje polar, o eje vertical de simetría, mientras que siempre existen al menos dos ejes ecuatoriales o ejes horizontales de simetría. Por lo tanto los granos de polen pueden ser:

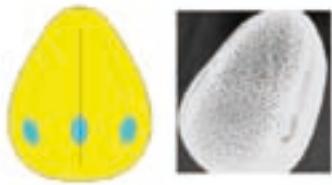
Apolares, no son discernibles los polos en los granos separados de la tétrada meiótica.



Polares: - "isopolares", el plano divide al grano en dos mitades similares.



- "heteropolares", ambas partes son desiguales.



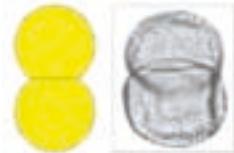
La simetría del grano de polen, bilateral o radial, es la correspondencia en las caras opuestas de un plano medio, tanto en el tamaño como en la forma de las mitades resultantes, y cuando además hay similitud en el número, posición relativa y tipo de aperturas presentes en el polen. Por lo tanto la simetría del grano se basa en:

1. El número de planos verticales de simetría que existen en un grano particular.
2. Si los ejes ecuatoriales del grano son todos de igual longitud o no.
3. La presencia o ausencia de aperturas, y su naturaleza.

Unidades del polen

Las unidades del polen son las agrupaciones, que se producen en muchos granos de polen durante la madurez de los mismos, en el interior de los sacos polínicos. La mayor parte de ellos, en su madurez, forman granos solitarios o "mónadas", pero en muchos casos los granos de polen maduros permanecen unidos en: diádas, tétradas, pseudomónadas o criptotétradas, poliadas, masulas y polinias.

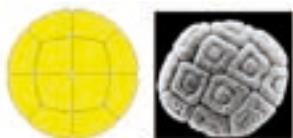
Díadas: La producción de diádas es bastante infrecuente.



Tétradas: Es el tipo más común de agregados polínicos, después de las móndadas, y representan la retención de los cuatro productos resultantes de la meiosis de la célula madre del grano de polen.



Poliadas: Las unidades de polen se presentan en un número mayor de cuatro, normalmente 8 ó 16. Consisten en la unión visible o no de tétradas.



Masulas: Las unidades de polen son numerosas y normalmente no se pueden contar.



Polinias: Consisten en la fusión completa en una unidad de uno o más lóculos de la antera.



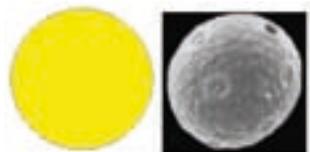
Forma del grano de polen

En los granos de polen la forma está directamente relacionada con el tipo de apertura, la polaridad y la simetría. El método de preparación de los mismos, también puede modificar su forma.

En Angiospermas el polen puede tener una forma fija o no fija. La forma no fija es poco frecuente y solamente se ha observado en Angiospermas marinas como: *Zostera* y *Posidonia*. La forma fija se puede dividir en dos tipos básicos: navicular y globosa. En el primer caso el eje polar es muy corto y el ecuatorial mucho más largo.



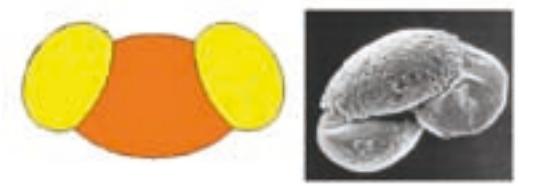
El polen globoso presenta ambos ejes, polar y ecuatorial, aproximadamente de la misma longitud.



Si el eje polar es más corto que el ecuatorial, el polen es "oblado" (A); si el eje polar es más largo que el ecuatorial, el polen es "prolado" (B). La localización de las aperturas con respecto al contorno, suele ser un carácter filogenético importante.



En las Gimnospermas los granos de polen presentan también formas variadas aunque en mucha menor proporción que en el otro grupo. Predominan los granos "sacados" (con vesículas aéreas que facilitan su dispersión) (Pinaceae), circulares (*Gnetum*, *Cupressaceae*) o naviculares (*Ephedra*, *Welwitschia*).



Tamaño del grano de polen

El tamaño del grano de polen, es considerado un carácter con valor taxonómico, ya que en general, asumiendo las variaciones estadísticas, permanece constante dentro de una misma especie. Por otra parte, su heterogeneidad en un taxon concreto puede ser indicativo de un origen híbrido o de diferentes estados de madurez. Los granos de polen más pequeños oscilan desde los 5 μm a los 8 μm (*Myosotis*) y los más grandes pueden superar los 300 μm como ocurre en algunas Annonaceae o Pinaceae.

El tamaño del polen es indiscutiblemente un carácter reversible y para su análisis, se deben determinar los tamaños primitivos del polen de táxones concretos (órdenes, familia, etc.) y debe ser utilizado en correlación con otros caracteres del taxon.