

ALGUNAS OBSERVACIONES
SOBRE
LA HETEROSTILIA DE « OXALIS LOBATA » SIMS.¹

POR BENNO SCHNACK Y SAUL FEHLEISEN ²

INTRODUCCIÓN

La heterostilia es una adaptación de algunas plantas superiores, de la que resulta un alto grado de exogamia, ya que obliga a la inter fertilización o al menos la favorece en gran medida. El tipo más simple es la distilia o heterostilia dimórfica, presente en especies de *Primula*, que comprende dos clases de plantas: brevistilas y longistilas; en las primeras el estilo es corto y los estambres son largos, y en las últimas el estilo es largo y los estambres cortos. Entre las dos clases hay una correspondencia en las posiciones que ocupan órganos opuestos: las anteras de las plantas longistilas están ubicadas en la misma altura que el estigma de las plantas brevistilas, y viceversa. No es solamente la posición relativa de las anteras y estigmas lo que favorece la alogamia, ya que existen otras diferencias morfológicas y fisiológicas, cuya acción es muy importante. Así, en *Primula sinensis* la heterostilia comprende seis sub-caracteres (Lewis, 1949), a saber: posición de los estigmas, posición de las anteras, tamaño de las papilas estigmáticas, tamaño de los granos de polen, reacción de incompatibilidad del tubo polínico y reacción de incompatibilidad del estilo. En dicha especie, todas las diferencias en estos caracteres están condicionadas por una sola substitución génica (Mather, 1950). El

¹ Publicación n° 47 del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina (Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de la ciudad Eva Perón). Recibida para su publicación el 29 de septiembre de 1953.

² Ingenieros Agrónomos, Director y Técnico, respectivamente, del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina.

gen dominante S produce como resultado final estigmas a menor nivel, anteras a mayor nivel, papilas estigmáticas pequeñas y granos de polen grandes, y las correspondientes reacciones de incompatibilidad del tubo polínico y del estilo (plantas brevistilas); el gen receptor s produce los correspondientes caracteres opuestos (plantas longistilas). En la naturaleza las plantas brevistilas son heterocigotas (S s) produciendo dos clases de gametas (S y s); las plantas longistilas (s s) producen una sola clase de gametas (s). Además al estado natural sólo se realizan normalmente los cruzamientos « longistila × brevistila » o viceversa, lo que mantiene la proporción de la población con un 50 por ciento de cada tipo, proporción que resulta en la máxima eficiencia reproductiva. Otra clase de heterostilia dimórfica está presente en *Linum grandiflorum*, donde también hay plantas brevistilas y longistilas, y donde la única diferencia morfológica es la que corresponde a la longitud del estilo.

En cuanto a la fisiología de la incompatibilidad de las especies heterostilicas, Lewis (1944) supone que en *Primula* el mecanismo depende de reacciones independientes y altamente específicas, como las que caracterizan a moléculas de proteínas. Según el mismo autor, la fisiología de la incompatibilidad en *Linum* está basada sobre diferencias de presión osmótica en los granos de polen y en el estilo.

Otro tipo de heterostilia es la tristilia o heterostilia trimórfica, presente en *Lythrum salicaria* y en especies de *Oxalis*. En este caso hay dos ciclos de estambres y un ciclo de estilos (o un estilo, como en *Lythrum*), cuyos extremos ocupan tres posiciones distintas a lo largo del eje longitudinal de la flor. Si los estigmas están ubicados en la posición superior, la flor se llama macrostilada; si están en la posición inferior, la flor es microstilada, y si están en la posición media, entre los dos ciclos de anteras, la flor es mesostilada. Tanto aquí como en la heterostilia dimórfica, se llaman apareamientos legítimos, según los denominó Darwin (1877), a aquellos en que intervienen estigmas y anteras ubicados al mismo nivel, e ilegítimos, cuando intervienen estigmas y anteras ubicados a diferente nivel.

OBSERVACIONES EN « OXALIS LOBATA »

Oxalis lobata, especie muy difundida en nuestras praderas, a las que cubre con sus flores amarillas durante los meses de otoño, se caracteriza por presentar, como otras especies del mismo género,

heterostilia trimórfica. Dada su abundancia, esta especie nos pareció apropiada para realizar algunas observaciones sobre dicha particularidad de su biología floral. Ellas comprendieron los siguientes caracteres: tamaño del polen según la posición de las anteras, variabilidad en la fertilidad del polen, y proporción en que se presentan los tres tipos de plantas. Las observaciones fueron realizadas durante el otoño de 1952.

Tamaño del polen en relación con la posición de las anteras. Se tomó como carácter indicador del tamaño, el diámetro de los granos de polen. Como en otras especies heterostiladas, en *Oxalis lobata* hay también una correspondencia bastante estrecha entre la posición de las anteras y el tamaño de los granos de polen. El cuadro 1 indica los datos correspondientes, calculados sobre la base de la medición de 50 granos en cada posición y planta. El cuadro 2 indica los valores «Diferencia/error standard de la diferencia» correspondientes a las medias de cada una de las seis combinaciones posibles de tipo de planta y posición de las anteras. Las diferencias son altamente significativas en todos los casos en que se comparan posiciones diferentes de anteras, aumentando la significancia cuando la diferencia de posición es mayor. Las diferencias de las medias para la misma posición en los tres tipos de planta, no han sido significativas para las posiciones media e inferior. Para la posición superior la diferencia ha sido muy significativa, pero mucho menos que para todas las comparaciones de posiciones diferentes. Esta diferencia puede atribuirse a efecto del azar en una muestra de pequeño tamaño.

Fertilidad del polen. La observación del polen, montado en azul de algodón al lactofenol, permitió comprobar una gran variación individual en la fertilidad del polen de las 18 plantas estudiadas, 6 de cada tipo. Sobre 400 granos de polen de cada planta, se determinaron los siguientes porcentajes de esterilidad:

Macrostiladas	87,0	72,1	71,3	34,6	26,7	15,5
Mesostiladas	86,5	85,4	84,8	69,6	65,3	37,5
Microstiladas	82,1	66,0	52,6	49,2	39,0	27,4

Proporción en que se presentan los tres tipos de plantas. Los recuentos (así como las determinaciones anteriores) fueron realizados sobre una población de los alrededores del Instituto Fitotécnico de Santa

Catalina. Las observaciones comprendieron 12.843 plantas, en las cuales los tres tipos se encontraron repartidos de la manera siguiente:

Tipo de plantas	Número observado	Porcentaje
Macrostiladas.....	5.280	41,11
Mesostiladas.....	4.293	33,43
Microstiladas.....	3.270	25,46

En un recuento menos numeroso, realizado sobre una población de los suburbios de la ciudad Eva Perón, se registraron los datos siguientes: macrostiladas, 569 (44,04 %); mesostiladas, 462 (35,76 %); microstiladas, 261 (20,20 %).

DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

En cuanto al tamaño del polen, se ha visto que varía según la posición de la antera, y aunque existen también en algunos casos diferencias significativas entre el tamaño del polen de anteras ubicadas al mismo nivel, las diferencias son mucho mayores cuando se trata de anteras ubicadas a diferente nivel.

La esterilidad del polen varió entre los límites amplios de 15,5 y 87 %. Aunque las plantas alógamas mantienen una proporción grande de factores genéticos desfavorables, algunos de los cuales pueden causar esterilidad, la amplia variación observada podría tal vez relacionarse con la suposición de Haldane (1936), quien, refiriéndose a *Lythrum salicaria*, manifiesta que « es muy posible que las fertilidades de los tres tipos estén ajustadas de tal manera que dan igualdad aproximada en sus números, la cual es la condición que da la mayor proporción de polinizaciones legítimas. Si es así, la diferencia entre poblaciones distintas puede deberse a diferencias genéticas que hacen incompleto este ajuste ». Evidentemente, de ser válida esta explicación para *Oxalis lobata*, los recuentos realizados por nosotros nos dicen que el supuesto ajuste es muy incompleto dentro de las poblaciones estudiadas y probablemente dentro de toda la especie.

CUADRO 1

Diámetro de los granos de polen, en micrones, según clase de plantas y posición de anteras, en 9 individuos de « Oxalis lobata ». \bar{x} = Media. r = Rango

Clase	Posición de las anteras					
	Superior		Media		Inferior	
	\bar{x}	r	\bar{x}	r	\bar{x}	r
Macrostilada ...			33,81	26,22-38,64	27,52	22,08-33,12
» ..			31,79	27,60-34,5	24,98	20,70-28,98
» ..			32,29	26,22-37,26	26,08	20,70-31,74
Mesostilada ...	36,46	30,36-49,68			27,16	23,46-37,26
» ...	35,91	30,36-40,02			25,00	19,32-28,98
» ...	35,91	28,98-40,02			25,47	22,08-28,98
Microstilada ..	39,71	30,36-44,16	33,09	27,60-37,26		
» ..	38,78	30,36-46,92	33,42	27,60-35,88		
» ..	36,24	30,36-40,02	30,03	24,84-34,50		
Totales para cada posición	37,18	28,98-49,68	32,40	24,84-38,64	26,97	19,32-37,26

CUADRO 2

Valores de « Dif./E. S. dif. », correspondientes a las comparaciones de medias de cada una de las seis combinaciones posibles de tipo de planta y posición de anteras. En tres de los cuadros está indicada la probabilidad (P) de la desviación respectiva. En todos los demás casos P es menor de 0,000.000.001.

	2	3	4	5	6
1	6,17 P : 0,000000001	15,63	16,43	36,54	36,41
	2	11,19	11,88	35,35	35,24
		3	1,32 P : 0,11-0,21	22,17	22,50
			4	19,29	19,69
				5	1,18 P : 0,21-0,31

1 = posición superior microstiladas
 2 = » » mesostiladas
 3 = » media macrostiladas
 4 = » » microstiladas
 5 = » inferior macrostiladas
 6 = » » mesostiladas

Con referencia a la proporción en que aparecen los tres tipos de plantas, no conocemos otros recuentos en el género *Oxalis*, que comprendan números grandes de plantas. En *Lythrum salicaria*, Bodmer (1927) contó 6169 plantas al estado natural, hallando las proporciones siguientes para los tres tipos: macrostiladas, 36,4 %; mesostiladas, 33,0 % y microstiladas, 30,6 %. Haldane (1936), incluyendo sus propios recuentos y los de otros autores, obtuvo los datos que siguen: macrostiladas, 1364 (36,18 %); mesostiladas, 1264 (33,53 %); microstiladas, 1142 (30,29 %). Aunque individualmente son heterogéneos los datos de distintos autores citados por Haldane, su conjunto arroja proporciones para los tres tipos muy semejantes a aquéllas de Bodmer. Fisher (según Fisher y Mather, 1943) encontró los números siguientes en los recuentos hechos durante cuatro años sobre una colonia de *Lythrum salicaria* que ocupaba un lugar dado:

Año	Macro-	Meso-	Micro-	% de Meso-
1934.....	92	7	107	3,4
1935.....	74	30	92	15,0
1937.....	41	26	33	26,0
1939.....	102	76	123	25,2

Para Fisher y Mather, los datos indican que las colonias « pueden en algunos casos ser muy transitorias, y en otros pueden cambiar su composición en alto grado, con respecto a la longitud del estilo, en unos pocos años ».

Nuestro primer recuento en *Oxalis lobata* comprende datos recogidos en 14 lugares distintos, que arrojan los resultados siguientes:

Lugar	Macro-	Meso-	Micro-	% de Meso-
1.....	156	151	119	34,97
2.....	655	549	311	36,23
3.....	138	105	115	29,33
4.....	96	62	72	26,95
5.....	217	197	206	31,77
6.....	199	195	142	36,38
7.....	494	431	332	31,28
8.....	377	305	245	32,90
9.....	422	323	266	31,95
10.....	485	392	314	32,91
11.....	421	280	246	29,56
12.....	554	397	278	32,38
13.....	453	345	215	34,06
14.....	613	561	409	35,44

Hay evidentemente diferencias significativas en lo que se refiere a la proporción de mesostiladas en los distintos recuentos, pero ellas no son tan grandes como las indicadas por Fisher y Mather, para recuentos realizados sobre una colonia de *Lythrum* en distintos años.

En las plantas con heterostilia trimórfica, la máxima eficiencia reproductiva se alcanzaría cuando hubiera igualdad para los tres tipos, cada uno de los cuales debiera corresponder aproximadamente a un 33,33 % del total. Mientras que en las especies distílicas hay constituciones genéticas que mantienen fácilmente el equilibrio de las poblaciones con un 50 % de cada tipo, en las especies tristílicas es difícil, si no imposible, suponer cómo podría una determinada constitución génica llevar a un equilibrio en que los tres tipos de plantas estén en proporciones iguales. Por otra parte, ese equilibrio no ha sido observado, ya que los datos conocidos en las especies estudiadas, se apartan significativamente de la igualdad. Los recuentos que comprenden un gran número de plantas en *Lythrum salicaria*, han resultado en proporciones decrecientes desde el tipo macrostilado hasta el microstilado. Hay una concordancia muy grande entre los datos de Bodmer (36,4 %, 33,0 % y 30,6 %) y los datos reunidos de varios autores, citados por Haldane (36,18 %, 33,53 % y 30,29 %). En *Oxalis lobata* nuestros recuentos señalan el mismo orden de frecuencia para los tres tipos (41,11 %, 33,43 % y 25,46 %, en un caso, y 44,04 %, 35,76 % y 20,20 % en el otro), pero son mucho más amplias las diferencias entre las respectivas proporciones, que están así más alejadas de la igualdad.

Resumen. — En el trabajo presente se consignan y discuten los datos resultantes de observaciones realizadas en la especie tristílica *Oxalis lobata* Sims., que comprenden los siguientes caracteres: tamaño del polen según la posición de las anteras, variabilidad en la fertilidad del polen y proporción en que se presentan los tres tipos de plantas.

Abstract. — In this paper we report the results of observations made on the tristilic species *Oxalis lobata* Sims., that include the following traits: size of pollen according to anther position, variability in pollen fertility and proportion of the three types of plant.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- BODMER, H. *Beiträge zur Heterostilie Problem bei Lythrum salicaria L.* — *Flora oder Allgem. Bot. Zeitung*, 22 : 306-341. 1927. Resumen en *Biol. Abst.*, vol. 7-8, n° 15574. 1929.
- DARWIN, CH. *The different forms of flowers on plants of the same species.* Murray, London. 1877.
- FISHER, R. A. AND K. MATHER. *The inheritance of style length in Lythrum salicaria.* — *Annals of Eugenics*. 12 : 1-23. 1943.
- HALDANE, J. B. S. *Some natural populations of Lythrum salicaria.* — *J. Genet.*. 32 : 393-399. 1936.
- LEWIS, D. *Incompatibility in plants. Its genetical and physiological synthesis.* — *Nature*, 153 : 575-578. 1944.
- *Incompatibility in flowering plants.* — *Biol. Rev.*, 24 : 472-496. 1949.
- MATHER, K. *The genetical architecture of heterostily in Primula sinensis.* — *Evolution*, IV (4) : 340-352. 1950.