



Morfo-anatomía floral, esporogénesis y gametogénesis en *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae)

Floral morpho-anatomy, sporogenesis and gametogenesis in *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae)

Solís Stella M.^{1,2*} ; María S. Ferrucci²

¹ Cátedra de Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Avenida Libertad 5470, (3400) Corrientes, Argentina.

² Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET), Sargento Cabral 2131, (3400) Corrientes, Argentina.

* Autor correspondiente: <stellasolis10@gmail.com>

Resumen

Loranthaceae comprende plantas hemiparásitas, cosmopolitas. A fin de proporcionar información que contribuya a una mejor comprensión de la diversidad en la tribu Psittacantheae y sus relaciones filogenéticas, se analizó la morfo-anatomía floral, vascularización, formación del microgametofito y megagametofito en *Ligaria cuneifolia* (Ruiz & Pav.) Tiegh. (subtribu Ligariae). Presenta flores bisexuales, heteroclámideas, con perianto rojo-anaranjado, dispuestas en inflorescencias solitarias; cáliz rudimentario y corola hexámera tubulosa. El patrón de vascularización es simple, a partir de una eustela central se desprenden trazas y complejos que inervan las piezas de los diferentes verticilos. El mesófilo de las piezas del perianto muestran células con compuestos fenólicos y abundantes esclereidas. El androceo es tridinamo. La antera joven presenta pared de tipo monocotiledóneo, formada por un exotecio, endotecio con engrosamientos fibrilares, capas parietales y tapete secretor con presencia de orbículas. La microsporogénesis y la microgametogénesis son normales. La dehiscencia de las tres anteras superiores se produce antes de la antesis, mientras que el estilo sobrepasa la longitud de los estambres, lo que impide la autopollinación. El nectario de tipo estilar, es estructurado, carece de inervación y el néctar es secretado a través de nectarostomas. El gineceo presenta ovario ínfero, sincárpico y unilocular.

► Ref. bibliográfica: Solís, S. M.; Ferrucci, M. S. 2025. Morfo-anatomía floral, esporogénesis y gametogénesis en *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Lilloa* 62 (2): 883-889. doi: <https://doi.org/10.30550/j.lil.2258>

► Recibido: 6 de agosto 2025 – Aceptado: 19 de noviembre 2025 – Publicado: 3 de diciembre 2025.

► URL de la revista: <http://lilloa.lillo.org.ar>

► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.



Internamente, en posición basal, se ubica la hipóstasis que sostiene al mamelón formado por tejido amilífero y tejido esporógeno, que por sucesivas divisiones darán origen a numerosos megagametofitos tipo *Polygonum*. Los mismos, se extienden a lo largo del canal estilar acompañados por tejido nutriente, cuando la flor está en preantesis. El estilo es recto, filiforme y el estigma es papiloso. La presencia del ovario reducido a una única placa con mamelón independiente, parece asociarse a un rasgo evolutivo que no compromete la fertilidad ni la viabilidad de los sacos embrionarios. Los resultados se discuten en relación a otros antecedentes de la familia Loranthaceae.

Palabras clave: Hemiparásitas; hipóstasis; mamelón; megagametofitos; vascularización.

Abstract

Loranthaceae comprises hemiparasitic, cosmopolitan plants. To provide information that contributes to a better understanding of the diversity in the Psittacantheae tribe and its phylogenetic relationships, the floral morpho-anatomy, vascularization, and formation of the microgametophyte and megagametophyte in *Ligaria cuneifolia* (Ruiz & Pav.) Tiegh. (subtribe Ligariniae) were analyzed. It has bisexual, heteroclamydeous flowers with a red-orange perianth, arranged in solitary inflorescences; rudimentary calyx, and tubular hexamerous corolla. The vascularization pattern is simple; traces and complexes branch off from a central eustele to innervate the parts of the different floral whorls. The mesophyll of the perianth segments shows cells containing phenolic compounds and abundant sclereids. The androecium is tridynamous. The young anther has a monocotyledonous-type of antheral wall, formed by an exothecium, an endothecium with fibrillar thickenings, parietal layers, and a secretory tapetum with the presence of orbicules. Microsporogenesis and microgametogenesis are normal, pollen grains are two-celled when shed. The dehiscence of the three superior anthers occurs before anthesis, while the style exceeds the length of the stamens, preventing self-pollination. The stylar nectary is structured, lacks innervation, and the nectar is secreted through nectarostomata. The gynoecium exhibits an inferior, syncarpous, unilocular ovary. Internally, the hypostase is centrally located and supports the mamelon. This structure is constituted by amyloferous and sporogenous tissue. Successive divisions of this tissue give rise to numerous *Polygonum*-type megagametophytes. These extend along the stylar canal, accompanied by amyloferous tissue, when the flower is in pre-anthesis. The style is straight, filiform, and the stigma is papillose. The presence of an ovary reduced to a single placenta with an independent mamelon appears to be associated with an evolutionary trait that does not compromise the fertility or viability of the embryo sacs. The results are discussed in relation to what is known about the family Loranthaceae.

Keywords: Hemiparasites; hypostase; mamelon; megagametophytes; vascularization.

INTRODUCCIÓN

La familia Loranthaceae Juss. comprende 77 géneros con 950 especies tropicales y subtropicales del mundo, algunas alcanzan zonas templadas. En Argentina se encuentran cinco géneros, que se distribuyen desde el norte del país hasta la provincia de Río Negro (Vidal-Russell, 2025). Muchas de estas especies de muérdagos son claves en los ecosistemas boscosos, ya que pueden servir como indicadores de gran sensibilidad para evaluar la integridad y salud de los diferentes ambientes (Watson, 2001; Press y Phoenix, 2005; Mathiasen *et al.*, 2008). A su vez, tienen papeles ecológicos cruciales en los sistemas naturales, debido a que establecen interacciones entre plantas y animales.

En la familia, las flores exhiben gran diversidad morfológica, variando desde bisexuales a unisexuales, y con tamaños que van desde unos pocos milímetros a más de 20 cm de largo. El cáliz, verticilo protector de la flor, puede estar presente, aunque generalmente de forma rudimentaria. La corola gamopétala o dialipétala con variedad de formas, tamaños y colores. El androceo con estambres epipétalos. El gineceo presenta ovario ínfero con una estructura generalmente reducida, unilocular (Vidal-Russell, 2025). Las características del perianto han sido vinculadas a la polinización, tanto por entomofilia como por ornitofilia, para linajes divergentes tempranos como tardíos y en taxones del Viejo como del Nuevo Mundo. Kuijt (2015) considera que la extrema diversidad floral, en la familia está relacionada con los mecanismos de polinización.

A diferencia de lo que comúnmente ocurre en Angiospermas, el megagametofito, no limita su desarrollo al ovario, sino que se elonga hasta alcanzar el estílo (Cocucci y Venturelli, 1984). Asimismo, existe una controversia en la utilización de una terminología correcta para ciertas estructuras. En la familia, muchas especies muestran una proyección cónica en la base del ovario, denominada mamelón, homologable al tejido placentario (Johri *et al.*, 1957, 1992; Pandey, 1997). Cocucci (1983) no acepta la interpretación de mamelón como de origen placentario y utiliza la terminología “óvulos discretos y colectivos”. Los óvulos discretos corresponderían a los lóbulos del mamelón donde cada lóbulo con tejido esporógeno masivo origina un óvulo colectivo (Pandey, 1997). Las modificaciones del ovario, como la reducción de los óvulos son caracteres sumamente importantes para la sistemática en el orden Santalales, incluidas las transformaciones embriológicas atípicas en la mayoría de los miembros de Loranthaceae (Johri, 1963; Johri *et al.*, 1992).

A partir de estudios morfológicos, cariológicos y moleculares, se han identificado cinco tribus y once subtribus en la familia Loranthaceae (Nickerent *et al.*, 2010; Kuijt, 2015). La mayoría de los géneros pertenecen a la tribu Psittacantheae, que a su vez se subdivide en cuatro subtribus: Psittacanthinae, Ligarinae, Notantherinae (sur de Chile) y Tupeinae (Nueva Zelanda) (Lamilla *et al.*, 2020). La subtribu Ligarinae, incluye dos géneros, *Tristerix* Mart. y *Ligaria* Tiegh. (Amico *et al.*, 2007).

Ligaria cuneifolia (Ruiz & Pav.) Tiegh. conocida como “liga, muérdago”, se extiende desde Perú hasta el centro de Argentina, donde se distribuye en zonas andinas (Salta-Jujuy hasta Mendoza), central (San Luis y Córdoba) y Mesopotamia (Corrientes-Entre Ríos) (Abbiatti, 1946). Es una planta hemiparásita epífita, siendo frecuente sobre Anacardiaceae (*Schinus* sp.), Fabaceae (*Neltuma* sp., *Geoffroea* sp., *Vachellia* sp.) y Zygophyllaceae (*Larrea* sp.). Su floración máxima es en otoño (Vidal-Russell, 2025). Presenta flores actinomorfas, protándricas, polinizadas por colibríes nectarívoros (Galetto *et al.*, 1990).

Los objetivos de este trabajo fueron: 1) caracterizar la estructura floral de *L. cuneifolia*, a través del análisis de la morfología floral y vascularización; 2) analizar los procesos reproductivos, con el fin de generar nueva información que contribuya a una mejor comprensión de la diversidad en la tribu Psittacantheae y sus relaciones filogenéticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron botones florales en diferentes etapas de desarrollo y flores en antesis, los mismos se fijaron en alcohol 70°-formol-ácido acético; 90:5:5 (FAA). Los ejemplares de referencia, se encuentran depositados en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES), Argentina.

La deshidratación del material se llevó a cabo en una serie de deshidratante histológico Biopur ®, (Gonzalez y Cristóbal, 1997). La preimpregnación se realizó con alcohol butírico terciario, y la impregnación en parafina pura Paraplast (Johansen, 1940). Los botones florales en diferentes estadios, flores en preantesis y antesis fueron cortados transversal (CT) y longitudinalmente (CL), desde el pedicelo hasta el estigma con micrótomo rotativo (Microm HM 350), en espesores entre 8-12 μm . Los cortes se colorearon con safranina-astra blue (Luque *et al.*, 1996) y se montaron en bálsamo de Canadá sintético (Biopur, Buenos Aires, Argentina). Para la identificación de compuestos fenólicos (taninos), se utilizó la técnica histoquímica de cloruro férrico 10% y carbonato de sodio 2% (Zarlavsky, 2014).

Para describir la anatomía y vascularización floral se seccionó una flor en preantesis, en seis sectores: 1) *Porción pedicular*: comprende parte del pedicelo hasta la base floral. 2) *Porción inferior hipanto-ovárica*: desde la base floral hasta la porción media de la región ovárica. 3) *Porción media hipanto-ovárica*: corresponde el sector medio hasta la zona superior ovárica. 4) *Porción superior ovárica e inicio del estílo*: abarca porción superior del ovario hasta un tercio del estílo. 5) *Porción media estilar/floral*: desde la porción basal del estílo hasta comienzo de posición de las anteras inferiores. 6) *Porción apical estilar/floral*: sector de las anteras inferiores y superiores, estigma sobresaliente y finalización de la corola.

Las observaciones, interpretaciones y toma de fotografías se efectuaron con microscopio óptico binocular Leica DM LB2 y microscopio estereoscópico Leica MZ6, todos con cámara digital incluida.

Material examinado.— *Ligaria cuneifolia*: ARGENTINA. Prov. Salta, Dpto. Cachi, acceso a ciudad de Cachi, 24-VII-2009, *H. Keller et al.* 7394 (CTES); Dpto. Capital, a 3 km al S de la RN 9 y el camino a Ea. La Cruz, 18-X-1994, *O. Ahumada* 7108 (CTES, JUA); Dpto. Chicoana, Quebrada de Escoipe, 5-II-2017, *C. López* 7 (CTES); Dpto. La Poma, RN 40, El Cajón, 25-II-2009, *F. Zuloaga et al.* 11244 (CTES, SI); Dpto. Gral. San Martín, Coronel Cornejo RN 34., 21-III-2017, *C. López* 8 (CTES).

RESULTADOS

Morfología floral

Ligaria cuneifolia presenta flores epíginas, bisexuales, dispuestas en inflorescencias unifloras y solitarias en las axilas foliares (Fig. 1A). Las flores en preantesis alcanzan 4,5-5 cm largo. El pedicelo posee tres brácteas soldadas, que rodean la porción basal del tubo floral. El cáliz es rudimentario, tubular con borde truncado, rojizo (Fig. 1B). La corola, tubular y de color rojo a anaranjado, consta de seis pétalos espatulados, carnosos, con prefloración valvar, en antesis, la corola se abre a través de la porción distal de las piezas florales del verticilo. Cada pétalo posee internamente una lígula reflexa (Fig. 1C). El androceo consta de seis estambres epipétalos, tridinámicos; las anteras, de 4-5 mm largo, son conniventes, ditecas, introrsas, dorsifijas, con dehiscencia longitudinal (Fig. 1D-F). El gineceo es 6-carpelar, sincárpico, consta de un ovario ínfero con hipanto, un estilo filiforme, recto, ligeramente más largo que los estambres en antesis (Fig. 1F), generalmente persistente hasta las primeras etapas de formación del fruto y, un estigma capitado y papiloso (Fig. 1G). En la base del estilo se ubica un nectario anular de tipo estilar (Fig. 1H).

Anatomía floral

Porción Pedicelar.— A partir de un transcorreto del pedicelo, se observa, epidermis unistratada, cortex con cinco a seis estratos de células parenquimáticas isodiamétricas, y un sistema vascular desorganizado con haces colaterales. El pedicelo contiguo a la base floral muestra una eustela de la que se desprenden tres trazas que se trasladan hacia las brácteas (Fig. 2A-C).

Porción inferior hipanto-ovárica.— Las tres brácteas se encuentran fusionadas entre sí, pero comienzan a desprenderse de la base floral (hipanto), donde, aún se mantienen los haces formando la eustela central (Fig. 2D, E).

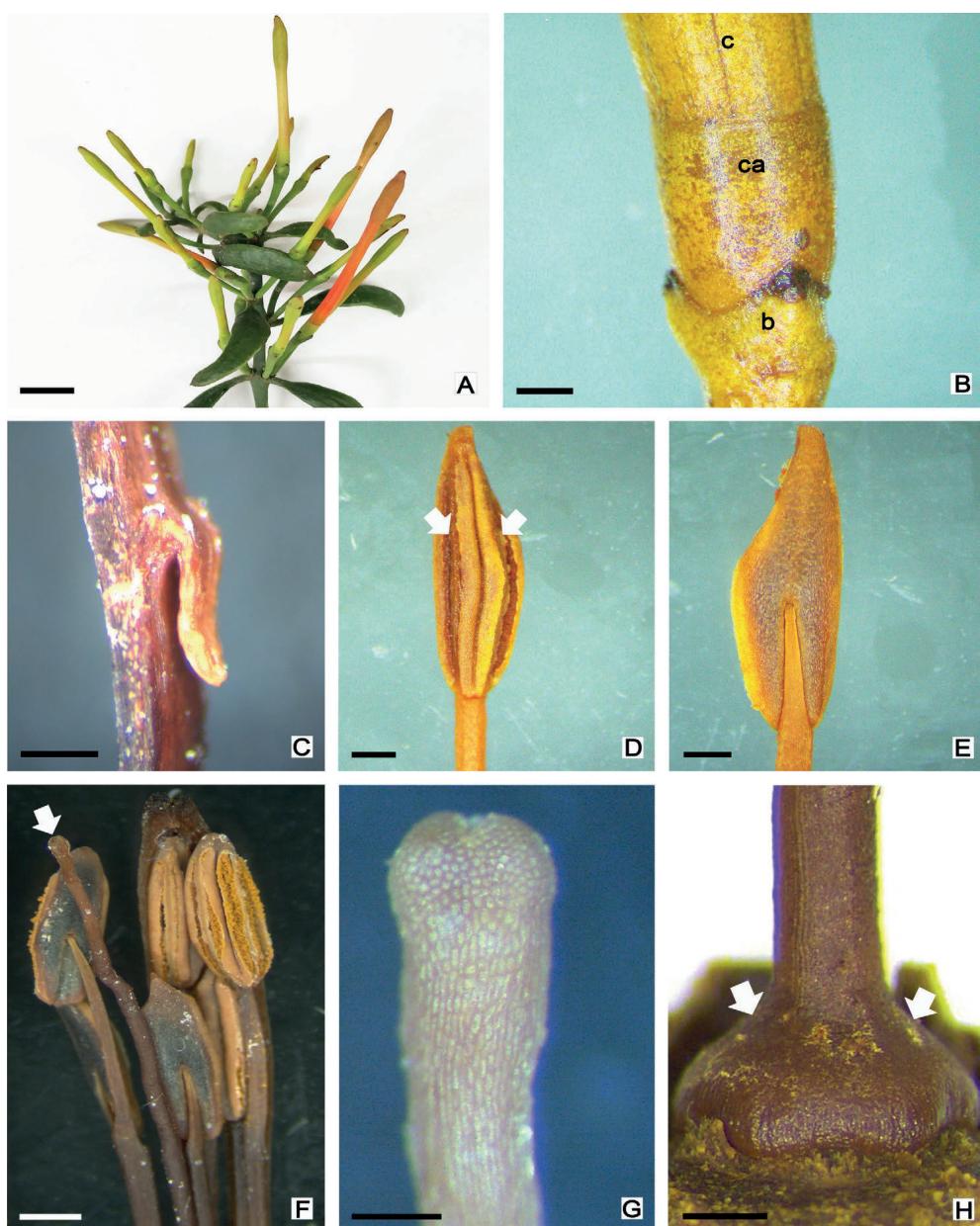


Fig. 1. Morfología floral de *Ligaria cuneifolia*. A) Inflorescencia. B) Porción basal de una flor. C) Lígula. D) Antera con dehiscencia longitudinal (flechas). E) Antera dorsifija. F) Detalle del androceo tridinamo y estílo (flecha). G) Estigma, con papilas cortas. H) Nectario estilar (flechas). Abreviaturas: b, brácteas; c, corola; ca, cáliz rudimentario. Escalas: A= 10 mm; B-G= 1mm; H= 0,5 mm. C. López 7 (CTES).

Fig. 1. Floral morphology of *Ligaria cuneifolia*. A) Inflorescence. B) Basal portion of a flower. C) Ligule. D) Anther with longitudinal dehiscence (arrows). E) Dorsifixated anther. F) Detail of the tridynamous androecium and style (arrow). G) Stigma, with short papillae. H) Stylar nectary (arrows). Abbreviations: b, bracts; c, corolla; ca, rudimentary calyx. Scales: A= 10 mm; B-G= 1 mm; H= 0,5 mm. C. López 7 (CTES).

Algo más arriba, sector donde las tres brácteas se separan, cada bráctea muestra un contorno cóncavo (adaxial)-convexo (abaxial), enangostándose hacia los márgenes foliares, donde se mantiene en contacto con la bráctea contigua. Las epidermis son unistratas, con cutícula gruesa, la abaxial presenta estomas y células poliédricas rectangulares, ocasionalmente globosas y la adaxial con células poliédricas algo redondeadas, citoplasma denso y de menores dimensiones en relación a las de la epidermis abaxial. En la región central, el mesófilo muestra tres a cuatro estratos de clorénquima, seguido de parénquima fundamental con células isodiamétricas, con aspecto laxo e internamente capas de células más compactas. Presencia de tres haces vasculares colaterales por brácteas, cavidades secretoras y esclereidas de diferentes formas y tamaño (Fig. 2F).

En la porción ovárica propiamente dicha, se diferencia el hipanto (fusión del cáliz y pared ovárica). Se encuentra tapizada por la epidermis con células poliédricas rectangulares con cutícula delgada, y parénquima fundamental compacto de células rectangulares con citoplasma denso correspondientes al cáliz rudimentario sin presencia de tejidos vasculares en el sector (Fig. 2G). Internamente, continúa la pared ovárica, donde se distinguen seis haces vasculares colaterales que corresponden a las trazas carpelares (Fig. 2H). Los mismos, se encuentran dispuestos entorno a un tejido parenquimático laxo formado por células de menores dimensiones que las observadas en la región periférica, con presencia de esclereidas aisladas. En la región central del ovario, se ubica la hipóstasis, formada por un grupo de células con paredes gruesas, poliédricas y compactas (Fig. 2H). En corte longitudinal se aprecia, por encima de la hipóstasis y manteniendo la continuidad histológica, células con contenido citoplasmático denso, amilífero, que pertenecen a la base del mamelón, asimismo rodeando la estructura se diferencian trazas carpelares que irrigan el sector (Fig. 2I).

Porción media hipanto-ovárica.— Externamente se mantienen las brácteas rodeando al hipanto. En el hipanto se identifican seis trazas correspondientes al complejo pétalo-estaminal, que se desprendieron de las trazas carpelares. Internamente, se ubican los seis carpelos fusionados (identificados por sus correspondientes seis haces vasculares). Los mismos restringen una pequeña cavidad ovárica sólida, donde, se ubica el mamelón (Fig. 2J). Esta estructura, en sección longitudinal, se presenta organizada por una gran masa de células alargadas longitudinalmente, en relación al eje del ovario (Fig. 2I, K).

Porción superior ovárica e inicio del estilo.— En transcorre se diferencian, externamente las tres brácteas, el cáliz rudimentario tubular, separado de la base petalar. En el cáliz tanto la epidermis externa (abaxial) como

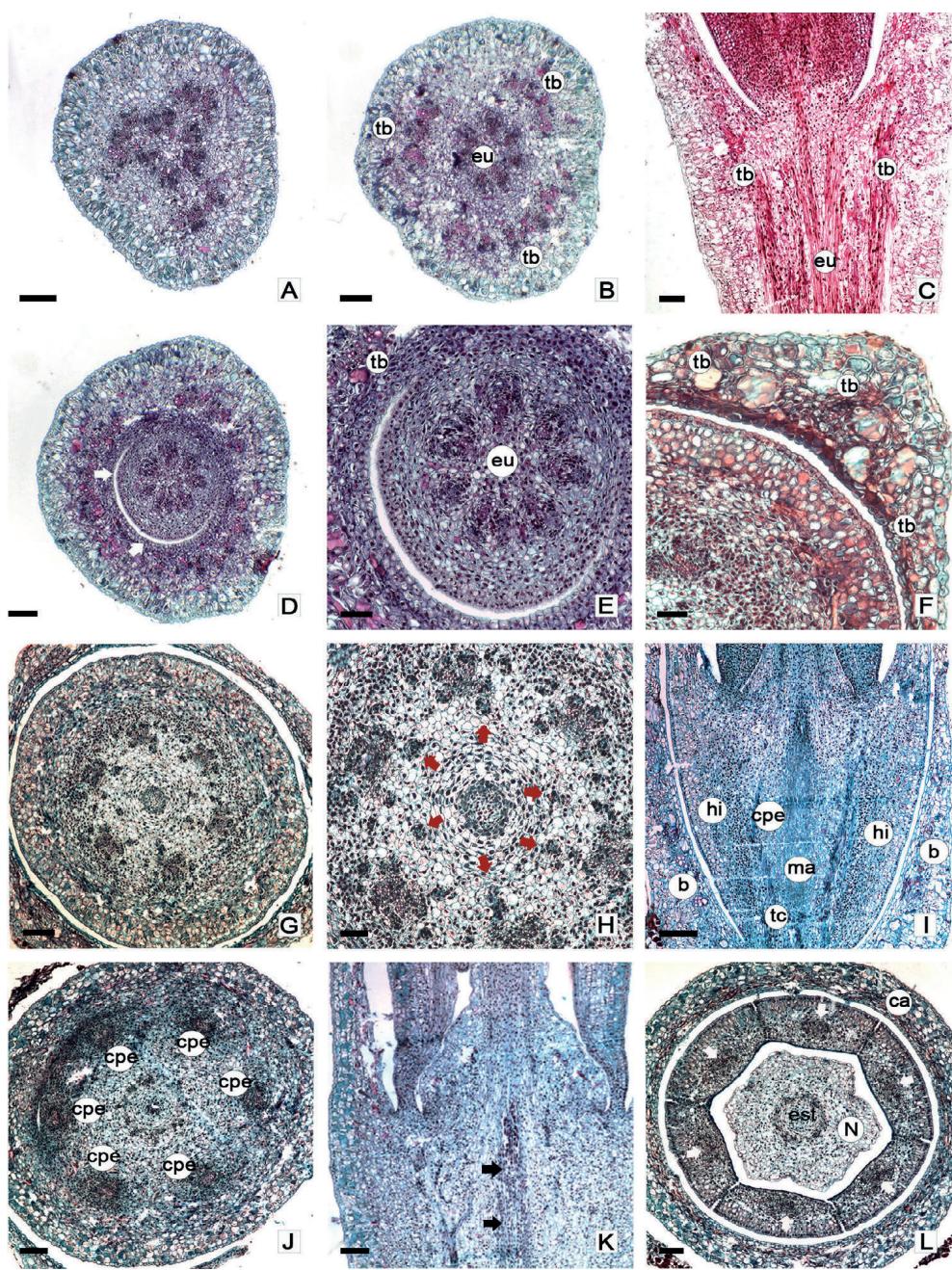


Fig. 2. Anatomía y vascularización floral en *Ligaria cuneifolia*. A) Pedicelo. B) Sector pedicelar contiguo a la base bracteal, se diferencian tres trazas bracteales y la eustela central. C) Zona pedicelobracteal vascularizada. D) Detalle del hipanto, donde se desprende de las brácteas (flechas). E) Sector basal del hipanto (fusión de cáliz y pared ovárica), con eustela diferenciada. F) Detalle de una bráctea. G) Sector del hipanto, se visualiza la hipóstasis en posición central. H) Detalle de la microfotografía G, seis trazas carpelares rodean a la hipóstasis (flechas rojas) y el inicio de la formación de seis complejos pétalo-estaminales. I) Zona receptacular vascularizada. J) Sector del hipanto, se observa desprendimiento del cáliz de la pared ovárica. K) Zona receptacular medio/superior, con mamelón en posición central (flechas). L) Porción superior ovárica e inicio del estílo, se aprecia el cáliz, seis bases pétalares inervadas por complejos pétalo-estaminales (flechas) y nectario rodeando estílo. Abreviaturas: b, bráctea; ca, cáliz; cpe, complejo pétalo-estaminal; est, estílo; eu, eustela; hi, hipanto; ma, mamelón; N, nectario; p, pétalo; tb, traza bracteal; tc, traza carpelar. A-B, D-H, J, L. Cortes transversales. C, I, K. Cortes longitudinales. Escalas: A, B, D, I, K= 200 μ m; C, E-H, J, L= 100 μ m. C. López 7 (CTES).

► **Fig. 2.** Floral anatomy and vascularization in *Ligaria cuneifolia*. A) Pedicel. B) Pedicellar sector contiguous to the bract base, showing three bract traces and the central eustele differentiating. C) Vascularized pedicel-bract sector. D) Detail where the hypanthium detaches from the bracts (arrows). E) Basal section of the hypanthium (fusion of calyx and ovary wall), with differentiated eustele. F) Detail of a bract. G) Hypanthium sector, visualizing the hypostasis in a central position. H) Detail of micrograph G, showing six carpel traces surrounding the hypostasis (red arrows) and the beginning of the formation of six petal-stamen complexes. I) Receptacular zone vascularized. J) Hypanthium sector, observing the detachment of the calyx from the ovarian wall. K) Middle/upper receptacular zone, showing the mamelon in a central position (arrows). L) Upper ovarian portion and beginning of the style, showing the calyx, six petal bases innervated by petal-stamen complexes (arrows), and the nectary surrounding the style. Abbreviations: b, bract; ca, calyx; cpe, petal-stamen complex; est, style; eu, eustele; hi, hypanthium; ma, mamelon; N, nectary; p, petal; tb, bract trace; tc, carpel trace. A-B, D-H, J, L. Transverse sections. C, I, K. Longitudinal sections. Scales: A, B, D, I, K= 200 μ m; C, E-H, J, L= 100 μ m. C. López 7 (CTES).

interna (adaxial), son unistrata con células epidérmicas cuadrangulares, el mesófilo heterogéneo, formado por tres a cuatro estratos de células de parénquima compactas y dos o tres capas de células isodiamétricas pequeñas, entre ambos estratos, se ubican esclereidas de formas variadas, algunas de las cuales conservan su núcleo, ausencia de haces vasculares. En la corola, se exhiben seis bases correspondientes a los pétalos donde se encuentran soldados los filamentos estaminales. Cada base se haya inervado por un complejo pétalo-estaminal. En posición central, se ubica el nectario rodeando la base del estílo (Fig. 2L).

El nectario de tipo estilar se encuentra tapizado por células epidérmicas con paredes tangenciales externas cubiertas con cutícula gruesa, y presencia de nectarostomas. En posición subepidérmica se dispone el parénquima nectarífero compacto, constituido por células secretoras con citoplasma denso, seguido de un reducido parénquima no secretor formado por células de disposición laxa, carece de vascularización (Fig. 3A, B). Internamente, en el sector de transición del ovario al estílo, se diferencia un canal estilar, el cual es invadido por el tejido nutricio y numerosas megasporas libres (Fig. 3A). Rodeando esta estructura se distribuyen seis haces estilares (continuación de los haces carpelares).

Porción media estilar/floral.— El cáliz rudimentario tubuloso, mantiene su estructura anatómica, separado de la corola. La corola exhibe seis pétalos pseudosoldados entre sí. Cada pétalo se encuentra fusionado al filamento estaminal (Fig. 3C). En el tubo corolino, la adnación pétalo-filamento estaminal presenta epidermis internas y externas unistratadas, y hacia los márgenes laterales, se ubican células papilosas que interdigitan con las del pétalo contiguo (Fig. 3D). El mesófilo petalar, se encuentra formado por parénquima homogéneo con abundantes idioblastos con contenido fenólico, presenta dos haces colaterales que inervan al pétalo y al filamento estaminal, los mismos provienen del complejo pétalo-estaminal (Fig. 3E).

Entre 2-3 mm por encima del nectario, internamente se ubica la lígula, estructura apendicular de naturaleza corolina que se proyecta hacia la base de la flor en el cuello del tubo corolino. La lígula presenta epidermis unistratadas y mesófilo parenquimático compacto, sin vascularización (Fig. 3F).

A continuación, por arriba de la lígula, los filamentos estaminales se separan de los pétalos. En transcorте se observa que cada filamento presenta epidermis unistratadas con células redondeado, y una hipodermis de aspecto similar, ambos estratos muestran citoplasma con compuestos fenólicos (probablemente tanino), internamente parénquima fundamental de aspecto homogéneo y un haz estaminal colateral de posición central que se desprende del complejo (Fig. 3G). La lámina petalar exhibe una epidermis (interna y externa) de células pequeñas globosas, seguida por un mesófilo formado por células parenquimáticas compactas, con idioblastos con contenidos fenólicos (Fig. 3H), y presencia de numerosas esclereidas de formas variadas (astroesclereidas, braquiesclereidas) (Fig. 3I). A continuación células parenquimáticas redondeadas, más laxas. Presencia de un haz vascular petalar, que proviene del complejo vascular. El mismo posteriormente se trifurca para inervar la totalidad de la lámina petalar. Las epidermis laterales se mantienen con células papilosas (Fig. 3J).

Hacia el centro de la flor, se localiza el estilo, protegido por una epidermis, seguido por una o dos estratos de células redondeadas con aspecto globoso, dispuestas ordenadamente, con citoplasma denso, y paredes uniformemente engrosadas, internamente células parenquimáticas de menor tamaño y seis haces estilares, que rodean a un reducido canal estilar, ubicado en posición central (Fig. 3K).

Porción apical estilar/floral.— Las características anatómicas de las piezas de la corola mantienen las descriptas para la zona media. La flor en preantesis, conserva sus pétalos pseudounidos entre sí, a través de células papilosas de los pétalos colaterales. Internamente se ubican seis estambres, tres inferiores y tres superiores, con anteras tetraesporangiadas. Cada antera con dos tecas unidas por un tejido conectivo con abundantes idioblastos con contenidos fenólicos, que rodean al haz estaminal. El estilo en posición central, rodeado por los estambres, finaliza en un estigma, con células papilosas unicelulares con citoplasma denso, cubiertas por una cutícula relativamente gruesa, irrigado por trazas estigmáticos (Fig. 3L-N).

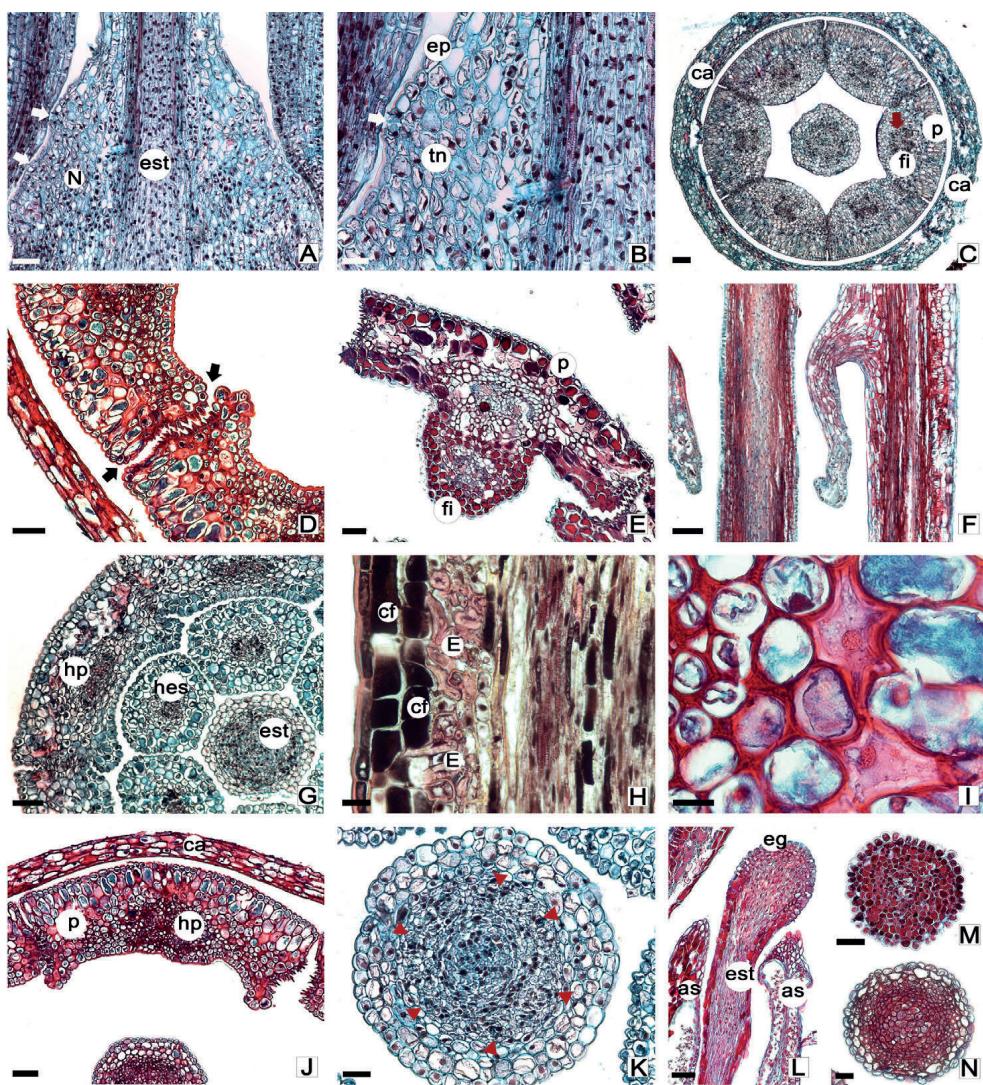


Fig. 3. Anatomía y vascularización floral en *Ligaria cuneifolia*. A) Nectario estilar. B) Detalle de epidermis con nectarostoma (flecha) y tejido nectarífero. C) Sector medio estilar/floral, se diferencian pétalos soldados a filamentos inervados por complejos péntalo-estaminales, en el centro el estilo. D) Detalle de células papilosas, que interdigititan (flechas) entre pétalos. E) Adnación pétalo-filamento estaminal. F) Morfología interna de una ligula. G) Sector medio-superior estilar/floral, se observa el pétalo separado del filamento estaminal, en posición central, el estilo. H) Células fenólicas en tejido petalar, tratadas con técnica histoquímica. I) Esclereidas. J) Lámina petalar vascularizada. K) Estilo con canal estilar central, y seis haces estilares (punta de flechas rojas). L) Ápice floral se aprecian dos anteras superiores, estilo y estigma. M) Estigma con papilas cortas. N) Zona de transición entre estilo-estigma. Abreviaturas: as, antera superior; ca, cáliz; cf, célula fenólica; E, esclereidas; eg, estigma; ep, epidermis; est, estilo; fi, filamento estaminal; hes, haz estaminal; hp, haz petalar; N, nectario; p, pétalo; tn, tejido nectarífero. C-E, G, I-K, M-N. Cortes transversales. A-B, F, H, L. Cortes longitudinales. Escalas: F= 200 μ m; A, C-E, G, J, L-N= 100 μ m; B, K= 50 μ m; H-I= 25 μ m. C. López 7 (CTES).

Fig. 3. Floral anatomy and vascularization in *Ligaria cuneifolia*. A) Stylar nectary. B) Detail of the epidermis with a nectarostoma (arrow) and nectariferous tissue. C) Middle stylar/floral sector, differentiating petals fused to filaments innervated by petal-stamen complexes, with the style in the center. D) Detail of papillose cells that interdigitate (arrows) between petals. E) Adnation of the petal and stamen filament. F) Internal morphology of a ligule. G) Middle-upper stylar/floral sector, showing the petal separated from the stamen. ▶

➤ filament, with the style in the central position. H) Phenolic cells in petal tissue, treated with a histochemical technique. I) Sclereids. J) Petal blade innervated by the petal bundle. K) Style with a central stylar canal and six stylar bundles (red arrowheads). L) Floral apex, showing two upper anthers, style, and stigma. M) Stigma with short papillae. N) Transition zone between the style and stigma. Abbreviations: as, upper anther; ca, calyx; cf, phenolic cell; E, sclereids; eg, stigma; ep, epidermis; est, style; fi, stamen filament; hes, stamen bundle; hp, petal bundle; N, nectary; p, petal; tn, nectariferous tissue. C-E, G, I-K, M-N. Transverse sections. A-B, F, H, L. Longitudinal sections. Scales: F= 200 μ m; A, C-E, G, J, L-N= 100 μ m; B, K= 50 μ m; H-I= 25 μ m. C. López 7 (CTES).

Megasporogénesis y megagametogénesis

Se detallan tres etapas en el desarrollo para la formación de los megagametofitos, se toma como referencia el tamaño del botón floral en CL.

Primera etapa (0,5-1 cm de long.).— En el interior del ovario sincárpico, formado por seis carpelos que limitan una pequeña cavidad ovárica, en posición basal se localiza la hipóstasis, un conjunto de células esclerenquimáticas. La misma no solo ocupa la base sino también rodea la porción basal del mamelón (Fig. 4A-C). El mamelón es una estructura formada por un grupo de células rectangulares, que se disponen formando hileras paralelas al eje ovárico, presentan paredes delgadas, contienen abundantes amiloplastos, y actúan como un tejido nucelar. Junto a este tejido amilífero, se ubican numerosas células con características meristemáticas, de forma alargada con extremos en bisel, pared primaria delgada y núcleo prominente, el tejido esporógeno (Fig. 4B, D).

Segunda etapa (2-3 cm de long.).— En el sector medio y apical del mamelón, cuya estructura se mantiene extendida a lo largo del ovario, las células del tejido esporógeno modifican su forma y tamaño. Se alargan y se dividen meióticamente dando lugar a diádes y tétrades de megasporas dispuestas de manera linear y compacta (Fig. 5A, B). En la zona de transición del ovario al estilo, se ubica el canal estilar que se extiende a lo largo del mismo (Fig. 4E). Las megasporas en formación ubicadas en el mamelón, irrumpen e invaden el canal junto al tejido nutricio (Figs. 4F, G; 5C), que acompañan, protegiendo y nutriendo a medida que completan su desarrollo.

Tercera etapa (4-5 cm long.).— Comienza el proceso de megagametogénesis, las megasporas se alargan desplazándose hacia la zona media del canal estilar, rodeadas por abundante tejido amilífero. El núcleo de cada megaspora sufre varias divisiones mitóticamente para originar un megagametofito. Los mismos se ubican a lo largo del estilo, son de tipo *Polygonum*. Cada saco embrionario está formado por un aparato ovular con dos sinérgidas y una ovocélula que se ubican hacia la zona media superior del estilo; la célula del medio de gran longitud determina el largo del megagametofito y tres antípodas efímeras, difícil de diferenciarlas, se disponen hacia el interior del ovario (Fig. 5D, E). Cuando los sacos embrionarios se encuentran maduros, la flor aún permanece en preantesis.

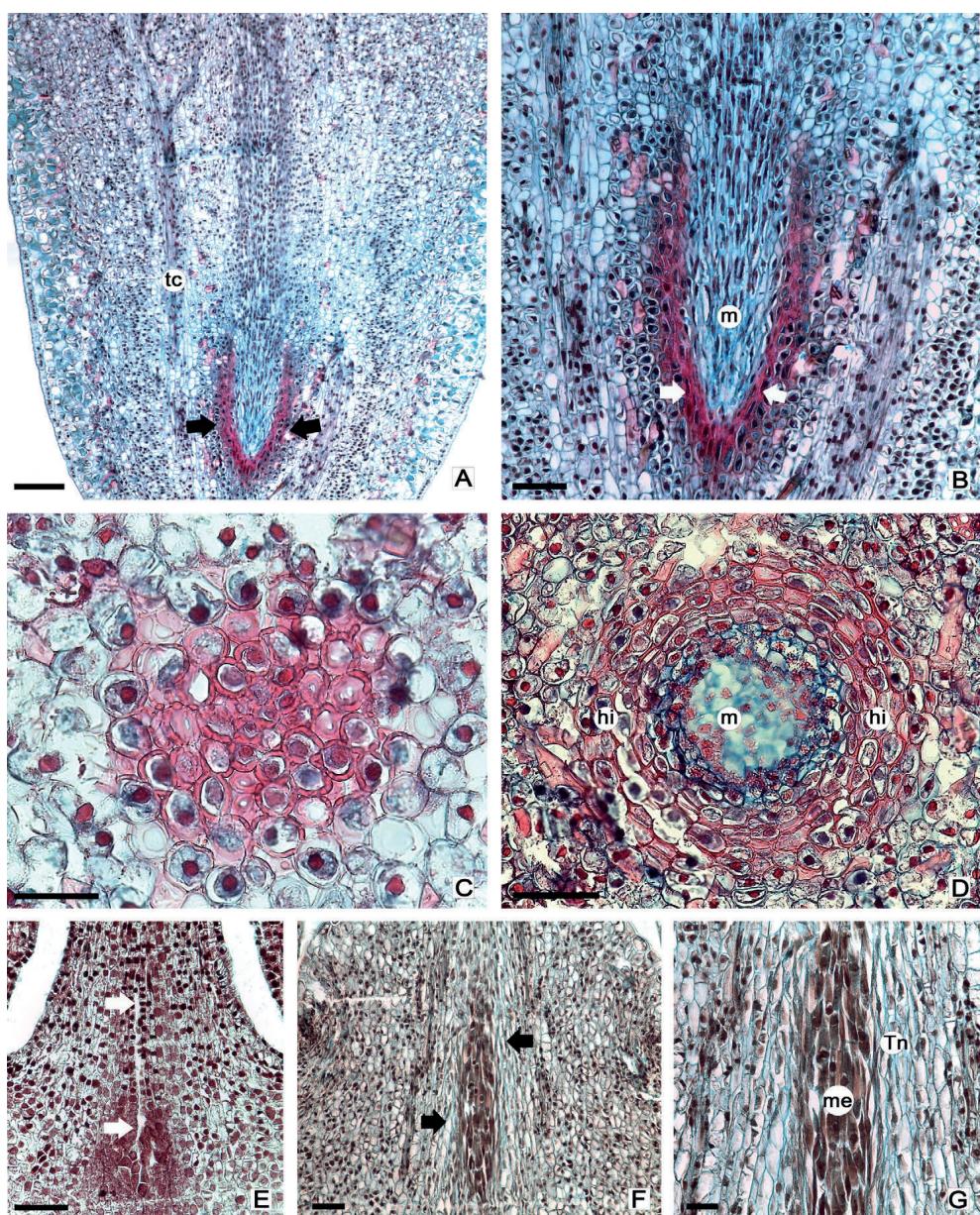


Fig. 4. Estructura ovárica de *Ligaria cuneifolia*. A) Porción basal del ovario, inervado por trazas carpelares, en el centro se ubica el mamelón y la hipóstasis (rojo). B) Hipóstasis (flechas), rodeando la base del mamelón. C) Detalle del extremo basal de la hipóstasis, se observan células con paredes gruesas. D) Mamelón rodeado de hipóstasis. E) Canal estilar (flechas), se extiende desde el extremo apical del ovario al estílo. F) Sector del ovario, se muestra invasión de los tejidos que forman el mamelón (flechas) hacia canal estilar. G) Detalle de mamelón invasor, formado por megasporocitos y tejido nutritivo. Abreviaturas: hi, hipóstasis; m, mamelón; me, megasporocito; tc, traza carpelar; Tn, tejido nutritivo. C-D. Cortes transversales. A-B, E-G. Cortes longitudinales. Escalas: A= 200 μ m; B, D-F= 100 μ m; C, G= 50 μ m. C. López 8 (CTES).

Fig. 4. Ovarian structure of *Ligaria cuneifolia*. A) Basal portion of the ovary, innervated by carpel traces, with the mamelon and hypostasis (red) located centrally. B) Hypostasis (arrows), surrounding the base of the mamelon. C) Detail of the basal tip of the hypostasis, showing thick-walled cells. D) Mamelon surrounded by hypostasis. E) Stylar canal (arrows), extending from the apical end of the ovary to the style. F) Ovarian sector, showing the invasion of the tissues forming the mamelon (arrows) toward the stylar canal. G) Detail

of the invading mamelon, formed by megasporocytes and nutritive tissue. Abbreviations: hi, hypostasis; m, mamelon; me, megasporocyte; tc, carpel trace; Tn, nutritive tissue. C-D. Transverse sections. A-B, E-G. Longitudinal sections. Scales: A= 200 μ m; B, D-F= 100 μ m; C, G= 50 μ m. C. López 8 (CTES).

No fue posible cuantificar con exactitud el número de megasporas que atraviesan el estilo para transformarse en sacos embrionarios (Fig. 5F-H). No obstante, se constató que son numerosos (+8) los megametofitos, que se desarrollan y detienen su extensión aproximadamente en la zona media del estilo.

Microesporangio, microesporogénesis y microgametogénesis

Se reconocen cinco estadios durante la formación de la pared anteral y del grano de polen. Los mismos fueron descriptos sobre la base de CT.

Estadio 1. Diferenciación del tipo de pared y célula madre de la microspora.— A partir del tejido arquesporial se diferencia en tejido parietal y tejido esporógeno primario. En la ontogenia de la pared anteral, el estrato parietal interno da origen a las capas del medio junto con el tapete, y el estrato parietal externo forma las células del endotecio, por lo que la pared anteral corresponde al tipo monocotiledóneo (Davis, 1966) (Fig. 6A). La antera joven es tetraesporangiada, diteca, el tejido conectivo presenta células de paredes gruesas con notables puntuaciones simples y con citoplasma denso con compuestos tánicos. En la pared en estado joven, se diferencia de afuera hacia adentro: el exotecio, capa de células rectangulares algo aplanadas cubiertas de cutícula; el endotecio con células cuadrangulares, compactas, núcleo prominente; dos capas parietales con células angostas algo rectangulares, alargadas tangencialmente y el tapete de tipo secretor, formado por uno u dos estratos de células con paredes delgadas, citoplasma con pequeñas vacuolas, y presencia de uno o dos núcleos prominentes (Fig. 6B). El tejido esporógeno primario, ubicado en cada saco polínico, está constituido por una gran masa de células indiferenciadas con paredes delgadas y citoplasma denso. Se dividen para originar los microsporocitos (célula madre de la microspora), de forma redondeada, con núcleo prominente central, citoplasma parietal y pared celular cubierta con calosa distribuida de manera desigual, que las mantienen adheridas entre sí (Fig. 6C, D).

Estadio 2. Cambios en el tapete y formación de tétrades.— La pared anteral conserva la estructura celular, a excepción del tapete, cuyas células son las primeras en aumentar de tamaño; se visualizan dos capas de células tapetales con presencia de grandes vacuolas que desplazan al núcleo a la periferia. Cada microsporocito por división mitótica simultánea origina una tétrade tetraédrica rodeada de abundante calosa (Fig. 6E).

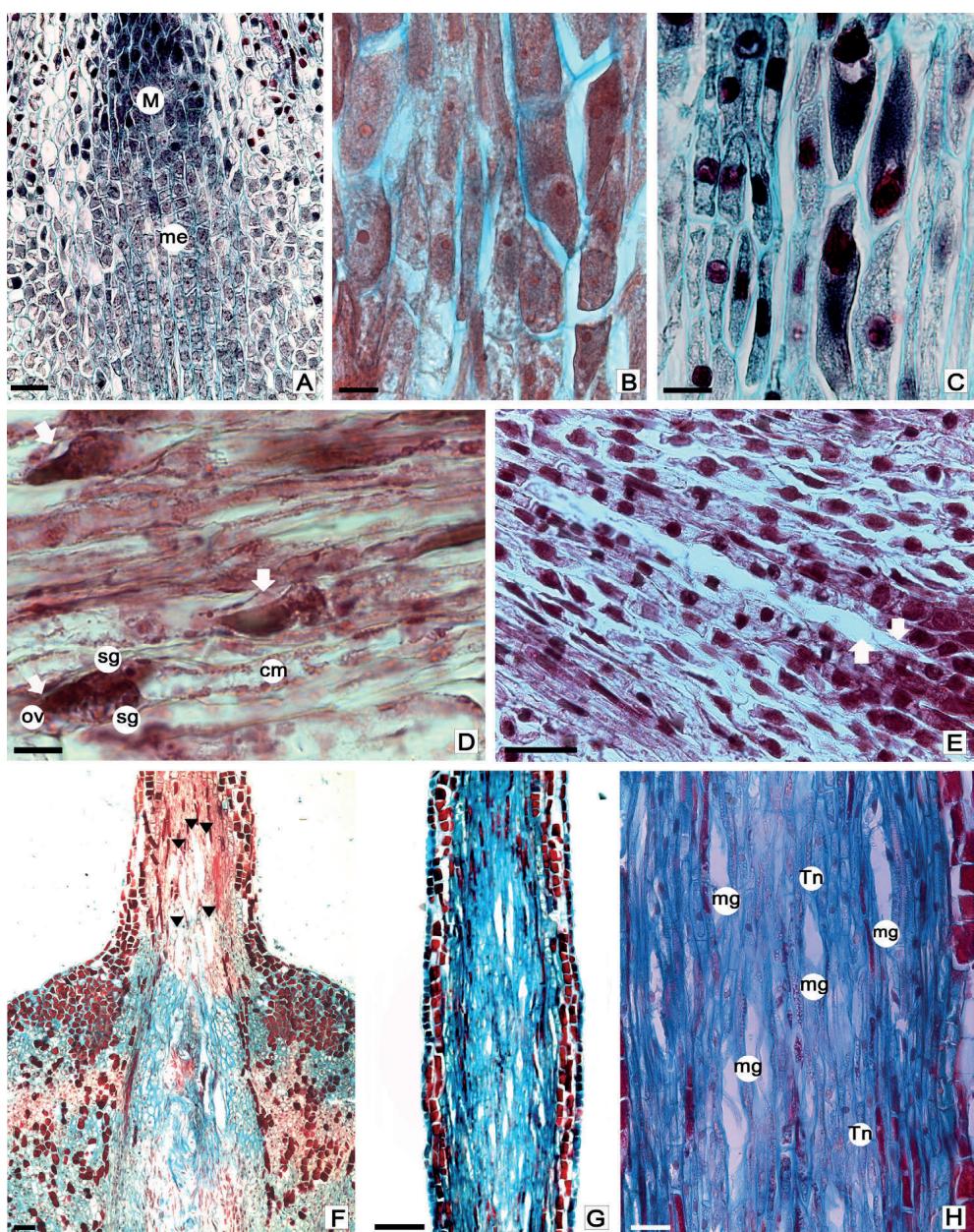


Fig. 5. Megasporogénesis y megagametogénesis en *Ligaria cuneifolia*. A) Aspecto general de megasporocitos y megasporas en formación. B) Megasporas en diádes y tétrades. C) Megasporas maduras. D) Detalle de numerosos megagametofitos (flechas), se diferencia la porción del aparato ovular y célula del medio. E) Megagametofito (flechas) extendido hacia el canal estilar. F) Ubicación de megagametofitos en formación (puntas de flechas) juntos a tejido nutricio, que invaden el canal estilar. G) Canal estilar en zona media de la longitud del estilo. H) Detalle de lo observado en la figura G, se aprecian megagametofitos y tejido nutricio. Abreviaturas: cm, célula del medio; M, megaspora; me, megasporocito; mg, megagametofito; ov, ovocélula; sg, sinérgida; Tn, tejido nutricio. A-H. Cortes longitudinales. Escalas: G= 100 μ m; A, E, F, H= 50 μ m; B, C= 20 μ m; D= 10 μ m. C. López 8 (CTES).

Fig. 5. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Ligaria cuneifolia*. A) General view of megasporocytes and developing megaspores. B) Megaspores in dyads and tetrads. C) Mature megaspores. D) Detail of numerous megagametophytes (arrows), differentiating the portion of the egg apparatus and the central cell. E) Megagametophyte (arrows) extended towards the stylar canal. F) Location of developing megagametophytes (arrowheads) near nutritive tissue. G) Canal estilar in the style. H) Detail of what is observed in figure G, showing megagametophytes and nutritive tissue. Abbreviations: cm, central cell; M, megasporangium; me, megasporocyte; mg, megagametophyte; ov, egg cell; sg, synergida; Tn, nutritive tissue. A-H. Longitudinal sections. Scale bars: G= 100 μ m; A, E, F, H= 50 μ m; B, C= 20 μ m; D= 10 μ m. C. López 8 (CTES).

heads) together with nutritive tissue, which invade the stylar canal. G) Style channel in the middle zone of the style length. H) Detail of what is observed in Figure G, showing megagametophytes and nutritive tissue. Abbreviations: cm, central cell; M, megaspore; me, megasporocyte; mg, megagametophyte; ov, egg cell; sg, synergid; Tn, nutritive tissue. A-H. Longitudinal sections. Scales: G= 100 μ m; A, E, F, H= 50 μ m; B, C= 20 μ m; D= 10 μ m. C. López 8 (CTES).

Estadio 3. Modificaciones en la pared anteral y microsporas libres.— La antera madura sufre transformaciones, el exotecio consta de una capa de células adelgazadas con paredes tangenciales cubiertas de gruesa cutícula. El endotecio exhibe una u dos capas de células en algunos sectores, de forma, cuadrangular, con núcleo parietal y muy vacuoladas, paredes laterales y tangencial interna con engrosamientos secundarios fibrosos de lignina, que se extienden a todas las células endoteliales que rodean el lóculo. Las capas de células parietales de forma rectangular algo comprimidas y las células tapetales colapsan lentamente, reduciendo su tamaño (Fig. 6F, G). Adheridas a sus paredes tangenciales se ubican pequeñas estructuras, poco visibles los cuerpos de Ubisch (Fig. 6H). En los lóculos la calosa que rodeaba las tétrades se ha disuelto y las microsporas se separan, quedando liberadas. Las microsporas presentan citoplasma denso, son uninucleadas, con formas triangulares a trilobados en vista polar y exina no diferenciada (Fig. 6G).

Estadio 4. Antera madura y microspora con exina en diferenciación.— La antera madura próxima a producir la dehiscencia, presenta dos tecas unidas por gran cantidad células parenquimáticas compactas, con paredes engrosadas y lignificadas, con citoplasma con contenido tánico, que junto al haz vascular forman parte del tejido conjuntivo (Fig. 6I). El endotecio mantiene sus paredes con engrosamientos secundarios desde la pared tangencial interna, donde forman una placa base, y se extienden hacia afuera y hacia arriba, terminando cerca de la pared tangencial externa; en algunos sectores de la antera se visualizan varias capas de células. Internamente, las células parietales desaparecieron, y las células tapetales se van degradando lentamente, en algunos sectores se visualiza la presencia de restos de pequeñas orbículas adheridas a sus paredes. Los granos de polen se encuentran completando la formación de sus paredes de exina levemente espinulada e intina. Internamente se diferencian dos núcleos, vegetativo y generativo, esto ocurre antes de la dehiscencia de la antera.

Estadio 5. Proceso de dehiscencia y granos de polen maduros.— La pared de la antera presenta el exotecio con células epidérmicas de tamaño reducido y aplanadas tangencialmente y el endotecio que conserva sus engrosamientos parietales, en todas las células incluido en el sector del tabique central (Fig. 6I, J). En la zona media de cada teca, cerca del tabique central, se ubica la zona de apertura, sector donde se produce la dehiscencia, a causa de un adelgazamiento por deshidratación de los tejidos de la pared anteral.

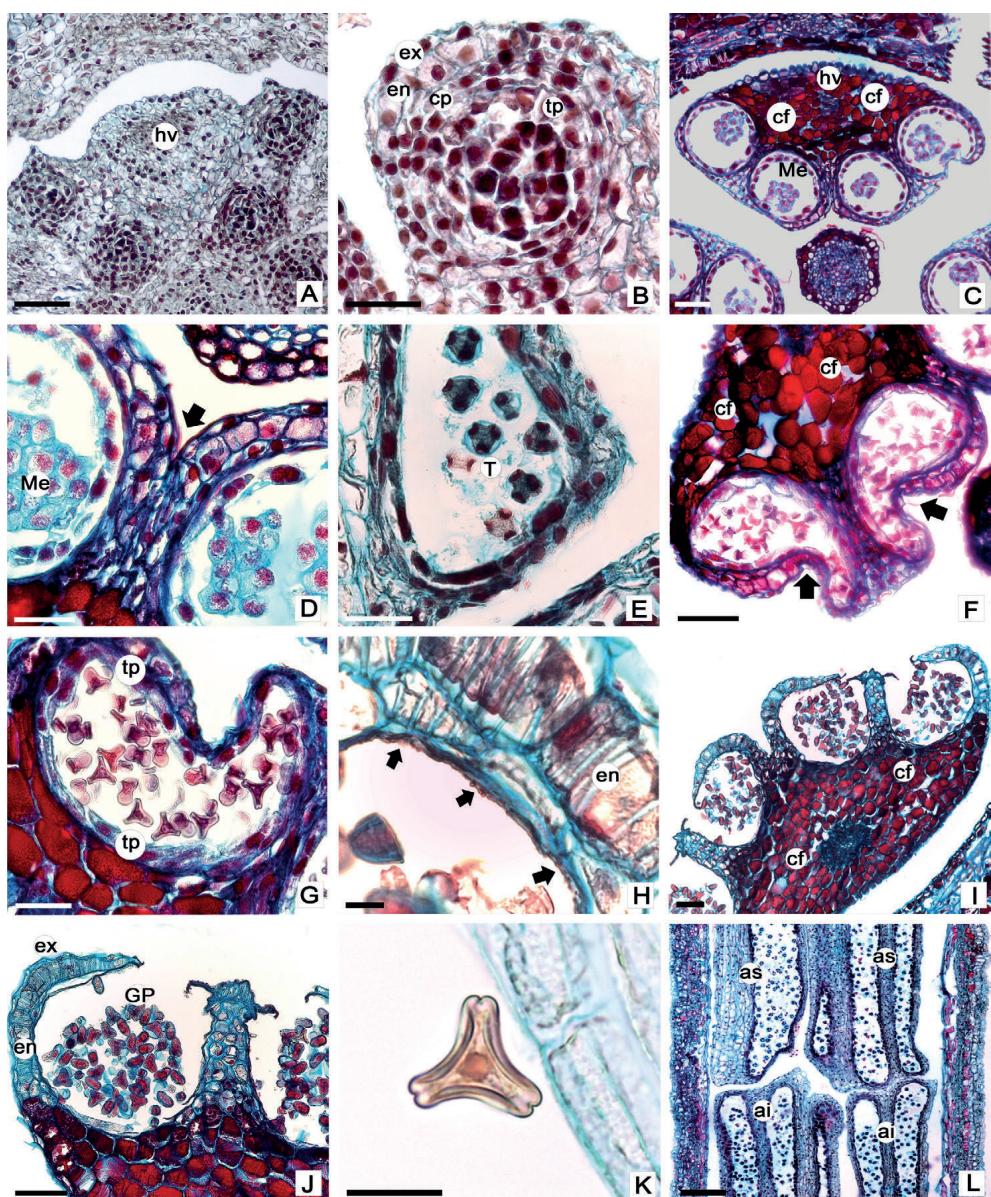


Fig. 6. Microsporogénesis y microgametogénesis en *Ligaria cuneifolia*. A) Antera tetrasporangiada joven. B) Detalle de pared anteral joven con tejido esporógeno. C) Antera con microsporocitos, se observa tejido conectivo con células fenólicas. D) Tabique que separa (fecha) saco polínico. E) Antera con tétrades de microsporas. F) Antera con microsporas libres, se observa zona de estomio (flechas). G) Microsporangio con microsporas libres, presencia de pared con tapete secretor. H) Pared anteral con presencia de orbículas (flechas). I) Antera madura, conserva el tabique. J) Antera en dehiscencia. K) Grano de polen. L) Flor en preantesis, mostrando diferentes estadios de formación del grano de polen, en anteras superiores e inferiores. Abreviaturas: ai, anteras inferiores; as, anteras superiores; cf, células fenólicas; cp, capas parietales; en, endotecio; ex, exotecio; GP, granos de polen; hv, haz vascular; Me, microsporocitos; T, tétrades; tp, tapete. A-K. Cortes transversales. L. Corte longitudinal. Escalas: L= 200 μ m; A, C, F, I, J= 100 μ m; B, D, E, G, K= 50 μ m; H= 20 μ m. C. López 8 (CTES).

Fig. 6. Microsporogenesis and microgametogenesis in *Ligaria cuneifolia*. A) Young tetrasporangiate anther. B) Detail of a young anther wall with differentiating sporogenous tissue. C) Anther with microsporocytes, showing connective tissue with phenolic cells. D) Septum separating (arrow) pollen sac. E) Anther with microspore tetrads. F) Anther ➤

with free microspores, stomium zone is visible (arrows). G) Microsporangium with free microspores, showing the wall with a secretory tapetum. H) Anther wall with the presence of orbicules (arrows). I) Mature anther, retains the septum. J) Detail of anther in dehiscence. K) Pollen grains. L) Flower in pre-anthesis, showing different stages of pollen grain formation in the upper and lower anthers. Abbreviations: ai, lower anthers; as, upper anthers; cf, phenolic cells; cp, parietal layers; en, endothecium; ex, exothecium; GP, pollen grains; hv, vascular bundle; Me, microsporocytes; T, tetrads; tp, tapetum. A-K. Transverse sections. L. Longitudinal section. Scales: L= 200 μ m; A, C, F, I, J= 100 μ m; B, D, E, G, K= 50 μ m; H= 20 μ m. C. López 8 (CTES).

El tabique de células parenquimáticas permanece separando ambos sacos polínicos (Fig. 6I, J). Los granos de polen zonocolporados, sincolporados, de forma triangular en vista polar, son liberados al estado bicelular (Fig. 6K).

Se observó que tanto la maduración del microsporangio como el proceso de microsporogénesis y microgametogénesis se manifiestan en etapas diferentes, primero en los tres estambres superiores y luego de forma tardía en los estambres inferiores (Fig. 6L). Asimismo, se comprobó que la dehiscencia se manifiesta primero en las anteras superiores cuando la flor se encuentra en estado de preantesis y posteriormente en las anteras inferiores, una vez producida la apertura floral.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Morfo-anatomía de verticilos de protección, nectario y vascularización floral

En la familia Loranthaceae, las flores pueden presentar un tipo de antesis explosiva en muchos casos asociado a la ornitofilia (Galetto *et al.*, 1990; Kirkup, 1998; Aizen, 2005). Si bien este tipo de apertura floral está ausente en *Ligaria cuneifolia*, la misma presenta ciertas características semejantes con estos prototipos de flores. Se caracteriza por exhibir un tubo floral con la porción libre reflexa, dejando los estambres totalmente expuestos y las anteras superiores con dehiscencia en preantesis, lo que se contrapone a lo observado en las flores de la subtribu Ligarinae, *Triterix longibracteatus* y *T. secundus* cuya dehiscencia se produce entre 24-48 h después de la antesis floral (González y Pabón-Mora, 2017).

La interpretación de las piezas de los verticilos de protección en Loranthaceae ha sido controvertida. Eichler (1868, 1878) y Van Tieghem (1893, sólo para *Nuytsia* R. Br. ex G. Don), entre otros, explican que el perianto en la familia está constituido por dos verticilos estériles, formado por piezas denominadas sépalos y pétalos. El género *Ligaria* se caracteriza por presentar flores diclamídeas con un cáliz rudimentario cilíndrico y una corola con seis pétalos libres en la mitad superior de su longitud. Los márgenes de los pétalos se entrelazan hasta la antesis floral, formando así una apertura longitudinal, lo que parece ser una condición plesiomórfica en la familia (Solís, “com. pers.”, 2024).

Por otra parte, Eichler (1868, 1878) equiparó los términos cáliz y calículo, dejando en desuso este último, ya que era impreciso y confuso, de esta forma introdujo el término “cúpula” para describir la expansión en forma de copa del pedicelo que se forma fuera del cáliz en algunas flores de lorantáceas (Suaza-Gaviria *et al.*, 2016). Posteriormente, Wanntorp y Ronse De Craene (2009) consideran al calículo de origen bracteolar, describiéndolo como un órgano colocado fuera del perianto que reemplaza al cáliz. Basada en esta terminología, la especie en estudio se caracteriza por presentar un pedicelo cupulado libre formado por tres brácteas, que rodean la base de un cáliz rudimentario. Asimismo, esto difiere con lo referido para *L. teretiflora* por Kuijt (1990), quien describe que las flores se caracterizan por presentar un pedicelo articulado, con cúpula lisa, sin órgano foliar asociado, que pueden representar vestigios de ápices foliares; carácter que lo diferenciaría de *L. cuneifolia*.

Anatómicamente, las piezas de los verticilos florales y en especial los pétalos de la especie en estudio, se caracterizan por la presencia de abundantes astroesclereidas y braquiesclereidas de tamaños diversos y amplia distribución, como también una gran cantidad de idioblastos con compuestos fenólicos exhibidos en todos los tejidos. Esto podría evidenciar una adaptación a la ornitofilia, proporcionando a sus polinizadores, generalmente aves, una estructura sólida y resistente para su desplazamiento (Faegri y Van der Pijl, 1971; Galetto *et al.*, 1990). La interdigitalización en la epidermis petalar tanto en los botones florales como en flores en estado de preantesis, también contribuiría a la solidez de estas flores, carácter que comparte con flores de la misma subtribu, *T. longebracteatus* y *T. secundus* (González y Pabón-Mora, 2017; Lamilla *et al.*, 2020) como así también con otras especies de la familia (Venturelli, 1984a; Robles *et al.*, 2016; Suaza-Gaviria *et al.*, 2016; Suárez *et al.*, 2021).

La presencia de una lígula interna en la base de cada pieza petalar, es considerada de gran valor taxonómico (Kuijt, 2009, 2015). Abiatti (1946) lo menciona como parte de los estambres, aunque Galetto *et al.* (1990) lo interpretan como una simple prolongación de la epidermis interna de los pétalos. En *L. cuneifolia*, esta estructura que se define como extensiones petalares, presenta una orientación curvada descendente, posicionada a pocos milímetros próximos al nectario. Al tratarse de flores de gran longitud, cuya orientación floral en la planta es relativamente vertical, estos apéndices ligulares, que están formados por tejido epidérmico y parenquimático, funcionarían como almacenadores de néctar y evitarían la evaporación del mismo.

Para la familia Loranthaceae se han reportado diferentes tipos de nectarios. En la tribu Psittacantheae, subtribu Psittacanthinae, se describieron nectarios en forma de disco anular en la base del estilo o de los pétalos, con parénquima secretor en posición subepidérmica, como se puede observar en *Peristethium leptostachyum* (Robles *et al.*, 2016), *Psittacanthus schiedeanus* Mart. (Robayo *et al.*, 2020), *Passovia* Karst., *Aetanthus* (Eichl.) Engl. y *Oryctanthus*

Eichl. (Suaza-Gaviria *et al.*, 2016), o solo en la base de los pétalos como ha sido descrito en *Cladocolea* Tiegh. (Cid-Villamil, 2006). En la subtribu Ligariinae, el nectario de *L. cuneifolia*, ha sido definido y clasificado por Galetto *et al.* (1990), de tipo estilar, el mismo se forma como una modificación y engrosamiento de la base del estilo y se dispone sobre la zona apical del ovario. El néctar se secreta a través de nectarostomas, a partir de un tejido secretor, con ausencia de vascularización. Caracteres morfológicos y anatómicos que coinciden con lo descripto para el nectario de *T. longebracteatus* (Lamilla *et al.*, 2020), lo que podría considerarse de importancia taxonómica a nivel de subtribu.

El patrón de vascularización de *L. cuneifolia* es compartido con lo observado en las dos especies de *Tristerix* (González y Pabón, 2017), donde ingresan a la flor, desde el pedicelo, haces vasculares desordenados que se ubican alrededor de la médula, delimitando una eustela central, desde donde se extienden a lo largo del hipanto, dando origen a complejos y trazas vasculares que inervarán las piezas de los diferentes verticilos. El cáliz rudimentario carece de vascularización. La ausencia de vascularización en el cáliz es una condición típica de la familia, excepto en los géneros basales donde se presentan tejidos vasculares (Kuijt, 2013; Robles *et al.*, 2016). Este modelo de vascularización sencillo, no coincide con lo expresado por Lamilla *et al.* (2020), quienes consideran que una vascularización compleja está relacionada con flores de gran tamaño que necesitan mayor producción de néctar para atraer a los polinizadores.

Morfo-anatomía de verticilos fértiles, gametofito masculino y femenino

Según Kuijt (2015), los estambres desiguales (cortos y largos) ocurren casi exclusivamente en taxones de Lorantáceas del Nuevo Mundo. Existen dos formas de desarrollo desigual de los estambres, una cuando el proceso se inicia simultáneamente pero exhiben dos tamaños en preantesis y se igualan en longitud en antesis. Mientras un segundo caso es compartido con lo observado en la especie estudiada, donde los tres estambres con filamentos ligeramente más largos se inician primero, fenómeno que va acompañado por la maduración temprana y dehiscencia de sus anteras, alternándose con los tres restantes filamentos de menor longitud, con maduración y dehiscencia tardía. Este tipo de androceo con tres estambres largos y tres cortos, es denominado tridinámico.

La maduración de las anteras al igual que los estadios del desarrollo de la microsporogénesis, microgametogénesis y posterior liberación de los granos de polen, coinciden con estudios previos realizados en otros géneros de la familia (Narayana, 1956; Venturelli, 1981, 1984b; Johri *et al.*, 1992; Robles *et al.*, 2016; Suaza-Gaviria *et al.*, 2016; Lamilla *et al.*, 2020; Robayo *et al.*, 2020; Suárez *et al.*, 2021).

Ligaria presenta anteras tetrasporangiadas y no ha manifestado ningún tipo de esterilidad a través del tejido esporógeno ni reducción de sacos polínicos como fue observado en los géneros *Passovia* y *Peristethium*, mecanismo que han llevado a la unisexualidad floral y a la evolución dioica a estos taxones (Suaza-Gaviria *et al.*, 2016).

Algunos autores han citado la presencia de orbículas en la pared anteral de especies en la familia (Venturelli, 1981; 1983; Robles *et al.*, 2016; Suaza-Gaviria *et al.*, 2016; Suárez *et al.*, 2021). En el proceso de formación del grano de polen, cuando las microsporas se encuentran en estado de tétrades, los cuerpos de Ubisch recientemente formados, son liberados y quedan adheridos a la pared celular del tapete. Estas estructuras constituidas en gran parte por esporopolenina pueden definirse como corpúsculos de diversos tamaños que reaccionan de forma similar a la exina del polen en cuanto a tinción, autofluorescencia y resistencia a la acetólisis (Galati, 2003; Galati *et al.*, 2010) siendo el tapete secretor el principal productor de las mismas (Pacini *et al.*, 1985; Pacini, 1990). Maheshwari *et al.* (1957) especuló que estos gránulos contribuyen a la formación de la exina, hipótesis soportada por investigadores posteriores (Pacini y Franchi, 1993; Galati *et al.*, 2010; Lattar *et al.*, 2021; Gotelli *et al.*, 2023). Lo que justificaría la presencia de abundantes orbículas y tardía desintegración de las células tapetales en las flores de *L. cuneifolia*, debido a que la apertura de las anteras superiores se manifiesta en preantesis, asimismo los granos de polen permanecen mayor tiempo en sus lóculos, lo que ayudaría a la nutrición y formación de la pared de los mismos. No se sabe con certeza si las orbículas no se desarrollan en el resto de las familias o si simplemente no se han documentado. Si bien las orbículas son tan comunes entre las angiospermas, su función se desconoce y solo se realizan especulaciones (Gotelli *et al.*, 2023).

Suárez *et al.* (2021) describen cuatro tipos de dehiscencia de las anteras basándose en la afirmación de que el endotecio en Loranthaceae puede ser fibroso o no fibroso. En el tipo A, los dos sacos polínicos de cada teca se fusionan debido a la ruptura del tabique central, seguida de una única ruptura longitudinal. En el tipo B, el tabique que divide los sacos polínicos dentro de cada teca permanece intacto y la dehiscencia ocurre por ruptura simultánea del tabique y la pared externa de la teca. En el tipo C, la interrupción del endotecio fibroso se produce en el centro de cada saco polínico de manera que cada teca se abre a través por dos hendiduras longitudinales y en el tipo D, el endotecio no presenta zonas engrosadas y por lo tanto la dehiscencia puede ocurrir en cualquier punto. Los resultados del presente estudio en *L. cuneifolia* coinciden con lo descripto para la dehiscencia tipo C, se trata de anteras con todas las células endoteliales con engrosamiento fibroso en sus paredes inclusive las células del tabique central, el cual tarda en desintegrarse.

Los granos de polen maduros son liberados con la exina mostrando una escultura uniformemente espinulada característica observada por Feuer y Kuij (1980) y Galetto *et al.* (1990). Según estos autores las características que presenta el grano de polen de *Ligaria* la ubicaría dentro de los géneros más evolucionados de la familia.

En la familia, el gineceo está representado por una estructura ovárica que se ha modificado durante el curso de la evolución, a partir de fusiones y reducciones, lo cual dificulta y complica su interpretación (Cocucci y Venturrelli, 1982). Algunos miembros de la tribu Elytrantheae tienen ovarios con divisiones loculares en la base (al menos cuando son jóvenes), como en *Lysiana* Tiegh. con una placenta central de cuatro lóbulos que se fusionan en la porción superior (Bhatnagar y Johri, 1983), o en *Atkinsonia ligustrina* (Lindl.) F. Muell., que presenta un ovario amilífero con óvulos atégmicos, que se distinguen en múltiples lóculos (Cocucci y Venturrelli, 1982). En numerosos géneros de la familia no se observan óvulos separados, sino más bien fusionados en una sola estructura llamada mamelón u “óvulo colectivo” (Cocucci, 1983) dentro de un solo lóculo. La distribución de formas y estructura es muy amplia, y falta aún unificar criterios entre los autores.

El gineceo en *L. cuneifolia* exhibe seis carpelos fusionados que limitan una única cavidad ovárica sólida, ocupada por un mamelón, formado por tejido arquesporial y amilífero, condición compartida por otros géneros de las subtribus Ligarinae y Psittacanthinae excepto *Tripodanthus acutifolius* (Ruiz & Pav.) Tiegh. que presenta ovario trilocular con un óvulo hemianátropo, atégmico en cada lóculo (Cocucci, 1983; Venturelli, 1983; Lamilla *et al.*, 2020).

Johri *et al.* (1992) han interpretado al mamelón, como una placenta y lo ubican en la categoría “placenta transitoria” en la clasificación del complejo ovario/óvulo. Sin embargo, esto fue cuestionado por Cocucci (1983), quien considera al mamelón como una modificación de la placenta, ya que en algunos taxones estas estructuras contienen tejido arquesporial. Dicho tejido se halla presente toda vez que se diferencian óvulos, asimismo, cuando han ocurrido procesos de reducción o fusión que hacen perder los límites de la nucela. Esta observación sugiere que el mamelón puede corresponder a un óvulo modificado, interpretación que fue apoyada por Brown *et al.* (2010), quienes basados en estudios evolutivos a partir de una expresión génica, sugieren que la estructura ovárica conocida como mamelón podría corresponder a un óvulo que ha sufrido una reducción extrema, probablemente debido a la fusión del tejido nucelar, los tegumentos y reducción de división celular. Los óvulos reducidos parecen ser la condición plesiomórfica de la familia (Suaza-Gaviria *et al.*, 2016).

Si se tiene en cuenta que en *L. cuneifolia* el mamelón se organiza en forma independiente a partir de reducción de tejidos, podría considerarse un carácter evolutivo ya que estas reducciones no comprometen la fertilidad y viabilidad de los sacos embrionarios. Se trataría de una pseudomonomería, terminología utilizada por González y Rudall (2010), para explicar la reducción del ovario sin comprometer la formación de sacos embrionarios viables, proembriones ni embriones fértiles.

Estas flores presentan un canal estilar hueco que cuando comienza el proceso de megagametogénesis es invadido por tejido amilífero junto con los sacos embrionarios en formación, estos alcanzan la parte central del estílo, dando el aspecto de un canal estilar sólido, características compartidas por muchas especies de Lorantáceas, no así con *Gaiadendron punctatum* (Ruiz & Pav.) G. Don (Suárez *et al.*, 2021). Los sacos embrionarios de *Gaiadendron*, al igual que los de *Peraxilla Tiegh.* y *Macrosolen* (Blume) Rchb., se desarrollan solo hasta la base del estílo debido a que el mamelón es corto y no hay tejido amilífero en el estílo (Suárez *et al.*, 2021). La presencia de este tipo de canal estilar, en flores en antesis, tapizado de tejido nutritivo que proporciona la energía y sustentos necesarios para el desarrollo de los sacos embrionarios, es un carácter considerado por Robles *et al.* (2016) como una sinapomorfía para la tribu Psittacantheae. Asimismo, el desarrollo de los sacos embrionarios a lo largo del estílo, reduce el recorrido del tubo polínico, cuyo grano de polen queda depositado en el estigma, lo que contribuye a una fecundación exitosa y al desarrollo de semillas viables. Lo que sugiere una evolución convergente hacia la simplificación de sus estructuras reproductivas, tal vez relacionada con su estilo de vida hemiparasitario.

Para concluir, se destaca que la clasificación taxonómica de la familia Loranthaceae —y en particular de la tribu Psittacantheae a la que pertenece el género *Ligaria*— aún se encuentra en revisión. Este dinamismo es impulsado por la constante incorporación de nuevos caracteres derivados de estudios morfológicos, anatómicos, embriológicos, y por la obtención de datos moleculares que proporcionan mayor precisión. En este contexto, la presente investigación aporta información valiosa desde la morfo-anatomía y vascularización floral, detallando aspectos clave como la formación y desarrollo del microgametofitos y los megagametofitos. La confirmación de la presencia de un mamelón ovular junto con la ausencia de óvulos desarrollados en *L. cuneifolia* representa una contribución significativa. Estos hallazgos enriquecen la comprensión de la diversidad de caracteres presentes en la familia y proveen elementos fundamentales para la elucidación de sus relaciones filogenéticas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Lic. C. López, por el aporte de gran parte del material vegetal para completar el análisis floral. A los revisores, por sus valiosos comentarios, que contribuyeron significativamente al enriquecimiento y a la elevación de la calidad del manuscrito. Para la realización de este trabajo se contó con subsidio de la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste, (SECYT-UNNE, PI N°20-F013).

CONFLICTOS DE INTERÉS

Ambas autoras declaran que no existen conflictos de interés entre autoras ni con terceros.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbiatti, D. (1946). Las Lorantáceas Argentinas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 7: 1-110.
- Aizen, M. A. (2005). Breeding system of *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae), a winter-flowering mistletoe from the southern Andes. *Australian Journal of Botany* 53: 357-361. <https://doi.org/10.1071/BT04088>
- Amico, G. C., Vidal-Russell, R. y Nickrent, D. L. (2007). Phylogenetic relationships and ecological speciation in the mistletoe *Tristerix* (Loranthaceae): The influence of pollinators, dispersers, and hosts. *American Journal of Botany* 94 (4): 558-567. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.4.558>
- Bhatnagar, S. P. y Johri, B. M. (1983). Embryology of Loranthaceae. En: M. Calder, P. Bernhardt. (Eds.), *The biology of mistletoes* (pp. 47-66). London: Academic Press.
- Brown, R. H., Nickrent, D. L. y Gasser, C. G. (2010). Expression of ovule and integument-associated genes in reduced ovules of Santalales. *Evolution and Development* 12 (2): 231-240. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2010.00407.x>
- Cid-Villamil, R. M. (2006). Biología del desarrollo de *Cladocolea loniceroides* (Van Tieghem) Kuijt (Loranthaceae) (Tesis Doctoral), Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.
- Cocucci, A. E. (1983). New evidence from embryology in Angiosperm classification. *Nordic Journal of Botany* 3 (1): 67-73. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1983.tb01445.x>
- Cocucci, A. E. y Venturelli, M. (1982). El óvulo y el gineceo en Loranthaceae. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21 (1-4): 131-141.
- Cocucci, A. E. y Venturelli, M. (1984). Sexualidad en especies con vacuoma oosférico de polaridad invertida (*Struthanthus*, Loranthaceae). *Kurtziana* 17: 9-24.
- Davis, G. L. (1966). Systematic embryology of the angiosperms. John Wiley & Sons, New York.

- Eichler, A. W. (1868). Loranthaceae. En: K. F. P. Martius (Ed.). *Flora Brasilienensis* 5 (2): 1-136. Leipzig: Fleischer. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.454>
- Eichler, A. W. (1878). Blüthendiagramme. Vol II. Engelmann, Leipzig.
- Faegri, K. y Van der Pijl, L. (1971). The Principles of Pollination Ecology. (2nd rev. Ed.). Pergamon Press, Oxford.
- Feuer, S. M. y Kuijt, J. (1980). Fine structure of mistletoe pollen. III. Large-flowered neotropical Loranthaceae and their Australian relatives. *American Journal of Botany* 67 (1): 34-50.
- Galati, B. G. (2003). Ubisch bodies in Angiosperms. En: A. K. Pandey, M. R. Dhakal. (Eds.), *Advances in plant reproductive biology* Vol II. (pp. 1-21). Narendra. Delhi.
- Galati, B. G., Gotelli, M., Rosenfeldt, S., Torretta, J. P. y Zarlavsky, G. (2010). Orbicules in relation to the pollination modes. En: B. J. Kaiser. (Ed.), *Pollen: Structure, Types and Effects* (pp. 1-15). New York: Nova Science Publisher.
- Galetto, L., Bernardello, L. y Juliani, H. R. (1990). Acerca del nectario, néctar y visitantes florales en *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Darwiniana* 30: 155-161. <http://www.jstor.org/stable/23222525>
- Gonzalez, A. M. y Cristóbal, C. L. (1997). Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres Lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9 (3): 287-294. <https://doi.org/10.30972/bon.93-41497>
- González, F. y Pabón-Mora, N. (2017). Inflorescence and floral traits of the Colombian species of *Tristerix* (Loranthaceae) related to hummingbird pollination. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 74 (2): 1-14. <http://dx.doi.org/10.3989/ajbm.2474>
- González, F. y Rudall, P. J. (2010). Flower and fruit characters in the early divergent lamiid family Metteniusaceae, with particular reference to the evolution of pseudomonomery. *American Journal of Botany* 97: 191-206. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0900194>
- Gotelli, M., Lattar, E., Zini, L. M., Rosenfeldt, S. y Galati, B. G. (2023). Revisión sobre la ultraestructura tapetal en angiospermas. *Planta* 257 (6): 100. <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-023-04138-8>
- Johansen, D. J. (1940). *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book.
- Johri, B. M. (1963). Embryology and taxonomy. En: P. Maheshwari. (Ed.), *Recent advances in the embryology of angiosperms. International Society of Plant Morphologists* (pp. 395-444). University of Delhi. India.
- Johri, B. M., Agrawal, J. S. y Garg, S. (1957). Morphological and embryological studies in the family Loranthaceae. I. *Helicanthes elastica* (Desr.) Dans. *Phytomorphology* 7: 336-354.
- Johri, B. M., Ambegaokar, K. B. y Srivastava, P. S. (1992). Comparative embryology of angiosperms. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Kirkup, D. (1998). Pollination mechanisms in African Loranthaceae. En: R. Polhill, D. Wiens. (Eds.), *Mistletoes of Africa* (pp. 37-60). Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

- Kuijt, J. (1990). A second species of *Ligaria* (Loranthaceae). *Brittonia* 42 (1): 66-69. <https://doi.org/10.2307/2807033>
- Kuijt, J. (2009). Monograph of *Psittacanthus* (Loranthaceae). *Systematic Botany Monographs* 86: 1-361. <https://www.jstor.org/stable/i25592349>
- Kuijt, J. (2013). Prophyll, calyxulus, and perianth in Santalales. *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants* 57 (3): 248-252. <https://doi.org/10.3767/000651913X664009>
- Kuijt, J. (2015). Santalales. En: J. Kuijt, B. Hansen. (Eds.), *The families and genera of vascular plants* 12: 1-189. Springer. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1997.10410160>
- Lamilla, L. A., Robayo, C. A., Castaño, F., Marquínez-Casas, X. y Raz, L. (2020). Floral anatomy of *Tristerix longebracteatus* (Loranthaceae). *Revista de Biología Tropical* 68 (1): 87-98. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i1.36991>
- Lattar, E., Galati, B. G. y Ferrucci, M. S. (2021). Ultrastructural study of pollen and anther development in *Luehea divaricata* (Malvaceae, Grewioideae) and its systematic implications: role of tapetal transfer cells, orbiculae and male germinal unit. *Flora* 207 (12): 888-894. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.10.005>
- Luque, R., Sousa, H. C. y Kraus, J. E. (1996). Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - E. Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8GS ou 8GX. *Acta Botanica Brasilica* 10: 199-212.
- Mathiasen, R. L., Nickrent, D. L., Shaw, D. C. y Watson, D. M. (2008). Mistletoes: pathology, systematics, ecology and management. *Plant Disease* 92 (7): 988-1006. <https://doi.org/10.1094/PDIS-92-7-0988>
- Maheshwari, P., Johri, B. M. y Dixit, S. N. (1957). The floral morphology and embryology of the Loranthoideae (Loranthaceae). *Journal of the Madras University* 27: 121-136.
- Narayana, R. (1956). Morphological and embryological studies in the Loranthaceae-Loranthoideae. III. *Dendrophthoe neelgherrensis* (W. & A.) Van Tiegh. *Journal of the Mysore University* 16: 185-205.
- Nickrent, D. L., Malécot, V., Vidal-Russell, R. y Der, J. P. (2010). A revised classification of Santalales. *Taxon* 59 (2): 538-558. <https://doi.org/10.2307/25677612>
- Pacini, E. (1990). Tapetum and microspore function. En: S. Blackmore, R. B. Knox. (Eds.), *Microspores, evolution and ontogeny* (pp. 213-237). Academic Press, London.
- Pacini, E. y Franchi G. G. (1993). Role of the tapetum in pollen and spore dispersal. *Plant Systematics and Evolution* 7: 1-11.
- Pacini, E., Franchi, G. G. y Hesse, M. (1985). The tapetum: its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta. *Plant Systematics and Evolution* 149:155-185.
- Pandey, A. K. (1997). Introduction to the embryology of Angiosperms. CBS, New Delhi. pp. 453.

- Press, M. C. y Phoenix, G. K. (2005). Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166 (3): 737-751. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x>
- Robayo, C. A., Marquínez-Casas, X., Raz, L. y Nickrent, D. L. (2020). Floral anatomy of the plant *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae). *Revista de Biología Tropical* 68 (1): 1-11. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i1.37433>
- Robles, A., Raz, L. y Marquínez-Casas, X. (2016). Anatomía floral de *Peristethium leptostachyum* (Loranthaceae). *Revista de Biología Tropical* 64 (1): 357-368. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i1.18416>
- Suárez, H. D., Robayo, C. A., Marquínez-Casas, X. y Raz, L. (2021). Floral ontogeny and anatomy of the shrub *Gaiadendron punctatum* and a comparison of floral characters in the tribes Gaiadendrinae and Nuytsiae (Loranthaceae). *Revista de Biología Tropical* 69 (3): 787-810. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i3.46054>
- Suaza-Gaviria, V., Pabón-Mora, N. L. y González, F. (2016). Development and morphology of flowers in Loranthaceae. *International Journal of Plant Sciences* 177 (7): 559-578. <https://doi.org/10.1086/687280>
- Van Tieghem, P. (1893). Sur la structure de la fleur des *Nuytsia* et *Gaiadendron*, comparée à celle des Loranthacées parasites. *Bulletin de la Société botanique de France* 40: 341-361.
- Venturelli, M. (1981). Embriología de *Struthanthus vulgaris* (Loranthaceae-Loranthoideae). *Kurtziana* 14: 73-100.
- Venturelli, M. (1983). Estudos embriológicos em Loranthaceae: Gênero *Tripodanthus*. *Kurtziana* 16: 71-90.
- Venturelli, M. (1984a). Morfologia e anatomia floral de *Struthanthus vulgaris* Mart. (Loranthaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 7: 121-128.
- Venturelli, M. (1984b). Estudos embriológicos em Loranthaceae: *Struthanthus flexicaulis* Mart. *Revista Brasileira de Botânica* 7: 107-119.
- Vidal-Russell, R. (2025). Loranthaceae. En: F. O. Zuloaga, C. A. Zanotti, P. D. Moroni. (Eds.), *Flora Vascular de la República Argentina* 18 (1): 101-111. Buenos Aires. Estudio Sigma S.R.L.
- Wanntorp, L. y Ronse De Craene, L. P. (2009). Perianth evolution in the sandalwood order Santalales. *American Journal of Botany* 96 (7): 1361-1371. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800236>
- Watson, D. M. (2001). Mistletoe-a keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review Ecology and Systematic* 32 (1): 219-249. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114024>
- Zarlavsky, G. (2014). Histología vegetal: Técnicas simples y complejas. Gráfica Arte, Buenos Aires.