

---



*Epítome  
botánico  
para  
docentes en  
formación*

*Tomo I*

*Isidro E. Méndez Santos*



*Epítome botánico  
para docentes en  
formación*

# *Epítome botánico para docentes en formación*

*Isidro E. Méndez Santos*

*Colaboradores:*

*Julio Bárbaro Avilés Rondón*

*Armando Urquiola Cruz †*

*Guanín R. Valle Santos*

*Niuchá Hernández González*

*Ángel Motito Marín*

*Kesia Mustelíer Martínez*

*Irene Florat Vega*

*Julio C. Rifá Téllez*

*Alejandro Miguel Hernández Peña*

*Felicia Gómez Martínez*

*Roelbis Lafita Frómeta*

*Magdalena Montalvo Díaz*

*Yoira Rivera Queralta*

## EDITORIAL \*\*\*\*\*

Edición: \*\*\*\*\*

Diseño de cubierta: Isidro E. Méndez Santos.

Diseño: \*\*\*\*\*

Corrección: \*\*\*\*\*

Emplane: \*\*\*\*\*

Imagen de portada: *Coccothrinax muricata* León (Arecaceae).

Endemismo exclusivo de la Sierra de Cubitas, Sierra de Najasa y Sierra del Chorrillo. Camagüey, Cuba.

Foto: Isidro E. Méndez Santos.

Adaptación al diseño de cubierta: José R. Carvajal Samonet.

© Isidro E. Méndez Santos.

© Editorial \*\*\*\*\*

ISBN \*\*\*\*\*

## EDITORIAL \*\*\*\*\*

# Índice

<b>I. Introducción al estudio de la Botánica</b> .....	1
I.1. La Botánica como ciencia. Ramas que la integran .....	1
I.2. Breve reseña histórica de la Botánica .....	3
I.3. Desarrollo de la Botánica en Cuba .....	6
I.4. Enseñanza de la Botánica en Cuba .....	10
I.5. Métodos para el estudio de la Botánica .....	11
I.6. Introducción a la Botánica Sistemática .....	13
I.6.1. Propósitos y ramas componentes .....	13
I.6.2. Apuntes sobre la historia de la Taxonomía Vegetal .....	16
I.6.3. Apuntes para la historia de la Nomenclatura Vegetal .....	17
I.6.4. Generalidades sobre el Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas .....	19
I.6.5. Métodos y medios auxiliares para el estudio de la Botánica Sistemática .....	20
<b>II. La célula vegetal</b> .....	28
II.1. La célula vegetal .....	28
II.2. La pared celular .....	35
II.3. Vacuolas .....	38
II.4. Los plastidios .....	42
II.4.1. El cloroplasto .....	47
II.5. Procesos fisiológicos que ocurren en la célula vegetal .....	51
II.5.1. Fotosíntesis .....	51
II.5.1.1. Ruta de Hatch-Slack o de las plantas C4 .....	67
II.5.1.2. Las plantas CAM .....	68
II.5.1.2. Fotorrespiración .....	70
II.5.2. Respiración .....	71
II.5.3. La fotosíntesis y la respiración como procesos complementarios. Su significación ambiental .....	79
II.5.4. Régimen hídrico de la célula vegetal .....	82
II.5.4. 1. Importancia del agua como sustento de vida para las plantas .....	82
II.5.4. 2. Potencial químico y potencial hídrico celular .....	84
II.5.4. 3. La célula vegetal como sistema osmótico .....	86
<b>III. Generalidades sobre reproducción, organización y desarrollo de los vegetales</b> .....	89
III.1. Organización morfológica de los vegetales .....	89
III.2. Reproducción vegetal .....	93
III.3. Crecimiento y desarrollo de los vegetales .....	96
III.3.1. Regulación del desarrollo vegetal .....	98
<b>IV. Algas</b> .....	108
IV.1. Introducción al reino Plantae .....	108
IV.2. Grupos de algas a estudiar .....	111
IV.3. Taxonomía y diversidad de macroalgas .....	115
IV.3.1. Las algas pardas y grupos afines .....	117
IV.3.2. Las algas rojas .....	129

IV.3.3. Las algas verdes .....	140
<b>V. Tejidos vegetales .....</b>	<b>158</b>
V.1. Paso de los vegetales al ambiente terrestre .....	158
V.2. Tejidos vegetales .....	159
V.2.2. Tejidos permanentes .....	163
V.2.2.1. Tejidos de protección .....	163
V.2.2.2. Tejido fundamental (parénquima) .....	167
V.2.2.3. Tejidos mecánicos o de sostén .....	169
V.2.2.4. Tejidos conductores .....	171
V.2.2.5. Tejidos secretores .....	174
V.3. Tendencias evolutivas comunes a todas las plantas terrestres .....	179
<b>VI. Musgos y grupos afines (plantas terrestres no vasculares) .....</b>	<b>182</b>
VI.1. Introducción a la sistemática de las plantas terrestres .....	182
VI.2. Caracteres generales de las plantas terrestres no vasculares .....	183
VI.3. División Anthocerophyta .....	186
VI.3. División Hepaticophyta .....	187
VI.4. División Bryophyta .....	195
<b>VII. Diferenciación del cormo .....</b>	<b>205</b>
VII.1. Diferenciación general del cormo .....	205
VII.2. Perfeccionamiento del sistema de sostén .....	207
VII.3. Raíz .....	210
VII.3.1. Absorción radicular .....	214
VII.3.2. Regulación hormonal del desarrollo de la raíz .....	218
VII.4. El tallo .....	220
VII.4.1. Regulación hormonal del crecimiento del tallo .....	225
VII.5. La hoja .....	228
VII.5.1. Proceso evolutivo que condujo a la aparición de la hoja .....	228
VII.5.2. Estructura y anatomía de la hoja .....	229
VII.5.3. Latencia en yemas y su regulación .....	233
VII.5.3. Ascenso del agua .....	236
VII.5.4. Regulación del crecimiento y diferenciación de la hoja .....	241

# Prologo

Los libros de texto siguen teniendo hoy la misma importancia de siempre. Pudiera pensarse que con el desarrollo alcanzado por las tecnologías de la informática y las comunicaciones, su papel en la formación de nuevas generaciones de profesionales, está en franco retroceso, pero debe tenerse en cuenta que, si bien la potencialidad para acceder a la información ha aumentado considerablemente durante los últimos años, la enorme brecha tecnológica que separa a pobres y ricos no ha permitido alcanzar la necesaria equidad al respecto y que Cuba se encuentra, precisamente, entre las naciones menos favorecidas en tal sentido. A ello hay que sumar que no todo lo que está en las fuentes disponibles para los estudiantes contemporáneos (incluida la Internet), cumple los parámetros científicos, éticos e ideológicos que exigen las diferentes carreras universitarias. Por tanto, es en la literatura docente donde los colectivos de profesores plasman precisiones con relación a los contenidos a estudiar en la disciplina, así como los enfoques y la intencionalidad con que deben ser abordados, de acuerdo con los problemas específicos de la profesión que han sido identificados en un momento histórico concreto.

La Botánica que se imparte en diferentes carreras de las universidades cubanas, no había contado, durante los últimos 25 años, con un libro de texto de factura nacional, suficientemente trascendente. Basta pensar en la evolución que ha tenido esta disciplina científica durante ese tiempo, para comenzar a entender la deuda contraída con los estudiantes, que sólo ahora comienza a ser saldada con aparición de la presente obra. Concebida en dos tomos (de los cuales, en este momento, sólo sale a la luz el primero), está destinada a la formación de licenciados, aunque pudiera servir también para estudiantes de ingeniería. Puede asegurarse que se trata de un libro de texto realmente trascendente, afirmación que puede fundamentarse con múltiples argumentos, pero sólo se relacionarán algunos de las más importantes.

En primer lugar, este libro deja atrás la forma tradicional de ordenar el contenido, según la cual, se tratan primero los temas de Botánica Estructural, luego los de Botánica Sistemática y finalmente los de Fisiología Vegetal. Aquí, luego de un capítulo introductorio, se estudia la célula vegetal y los procesos fisiológicos que ocurren en ella, para luego abordar los principios básicos del crecimiento, desarrollo y evolución de las plantas. Creadas así las bases morfo-fisiológicas necesarias, analiza las algas, el paso al ambiente terrestre y los diferentes tipos de tejidos que garantizan la sobrevivencia en esas condiciones. Se detiene entonces en el examen de los briofitos, grupos en los que no aparece todavía una clara diferenciación tisular y termina caracterizando los órganos vegetativos. El plan general de la obra reserva para el Tomo II la profundización en las plantas vasculares que se dispersan por esporas; la anatómo - morfología, fisiología y evolución de la semilla; las gimnospermas; la anatómo - morfología, fisiología y evolución de flores y frutos, así como las angiospermas. Culminará con un capítulo dedicado a la flora y la vegetación, incluido su estado de conservación en Cuba. El texto adquiere así, implícitamente, un enfoque evolutivo que, en otras similares, aparece como un añadido que a veces resulta poco coherente.

Otro rasgo que lo distingue es su grado de actualización. Por primera vez una obra de este tipo en Cuba trata el sistema de clasificación en seis reinos que se usa ya ampliamente en todo el mundo; el papel de la endosimbiosis en la eucariogénesis, la taxonomía de las algas en dos reinos y la significación ambiental de los procesos fisiológicos más importantes, entre otros muchos aspectos relativamente novedosos.

Aunque centra su atención en el estudio de las plantas y organismos afines, asume como referente a la biodiversidad en general y su conservación, como parte de una concepción moderna del medio ambiente, algo que no estaba al alcance de los autores que realizaron contribuciones como esta en épocas anteriores, pues se trata de saberes que la ciencia no había precisado en aquel momento. Los autores logran, con gran esfuerzo, compendiar y ofrecer datos actualizado de la cantidad de especies de cada grupo en el mundo y en Cuba, así como, siempre que resultó posible, de aquellas que se encuentran en peligro de extinción.

La amplia ilustración de los contenidos abordados refuerza también el valor de la obra. En aquellos capítulos en que se tratan contenidos de Botánica Sistemática, se presentan fotos de cada género estudiado y, siempre que el grupo esté representado en el archipiélago nacional, estas últimas pertenecen a especies cubanas. Es de destacar el rigor y la ética con que los autores han declarado las fuentes de las cuales tomaron esas imágenes.

Finalmente, resulta imprescindible hacer referencia a los autores. La mayoría provienen de las antiguas universidades de ciencias pedagógicas, pero están acompañados por investigadores que se desempeñan en instituciones científicas de alto prestigio en el ámbito nacional. Su colaboración en función de la docencia constituye, sin dudas, un logro de la Botánica cubana. El libro es resultado evidente de varios años de fecunda cooperación, conducidos por el autor principal, quien se encargó además de la edición general.

Los estudiantes que se beneficien con la utilización de este libro, están llamados a alcanzar con su estudio, resultados que se pongan a la altura de lo logrado por un colectivo de prestigiosos autores, que supieron dedicar varios años de vida, a poner en sus manos un resumen tan abarcador del conocimiento botánico acumulado hasta el presente.

Dr. Luis Catasús Guerra.

Jardín Botánico de Guisa.

Granma.



## I

# Introducción al estudio de la Botánica

## I.1. La Botánica como ciencia. Ramas que la integran.

La Botánica es la ciencia que se ocupa del estudio de todo lo relacionado con las plantas. Esta es la definición más general que se puede encontrar en todos los manuales y diccionarios, pero dada la complejidad alcanzada a lo largo de su evolución como disciplina científica, se hace necesario, por una parte, establecer determinadas precisiones con relación a lo que se entiende actualmente por plantas y, por otra, compendiar y ordenar las principales ramas en que esta se divide, para entender mejor su alcance actual.

En los inicios del desarrollo de esta ciencia, se denominaba planta a todo organismo que no fuera animal, razón por la cual, en muchos libros de Botánica aparecen incluidos organismos como las bacterias, los hongos y las algas. Sin embargo, actualmente sólo se ubican bajo esta denominación a las denominadas plantas terrestres (musgos, helechos, gimnospermas y angiospermas), las cuales tienen a las algas rojas y, especialmente las verdes, como grupos hermanos. A lo largo del desarrollo de la ciencia, todos los seres vivos anteriormente citados, cuyas células carecen de una membrana que delimita el material nuclear, pasaron a considerarse móneras; los que tienen nutrición heterótrofa absorbitiva (los hongos), constituyen un grupo independiente y, aquellas líneas evolutivas incluidas tradicionalmente dentro de las algas, cuyos representantes son unicelulares o están formados por agregaciones celulares sencillas, pasaron a formar parte de los protistas, mientras que aquellas que reúnen determinadas particularidades en el cloroplasto se incluyen en un reino creado especialmente para ellos, aun cuando alcancen mayor complejidad estructural, como se explicará más adelante en este propio capítulo (véase epígrafe 1.6.6).

A tal efecto, actualmente la Botánica (y como tal, la disciplina docente que bajo este nombre se estudia como parte de las carreras de Licenciatura, en Educación especialidades Biología –

Química y Biología – Geografía), estudia las plantas terrestres y las algas (con énfasis en los grupos superiores: verdes, rojas y pardas).

Entre las principales ramas que integran actualmente la Botánica, se encuentran las siguientes:

- **Botánica Pura.** Estudia las plantas desde el punto vista teórico.
  - Botánica General. Estudia los caracteres generales de las plantas.
  - Botánica Estructural. Estudia las distintas partes del vegetal.
  - Morfología Vegetal. Estudia la forma externa de los diversos órganos vegetales.
  - Anatomía Vegetal. Estudia la estructura interna de los vegetales y sus órganos.
  - Citología Vegetal. Estudia todo lo relativo a la célula.
  - Histología Vegetal. Estudia todo lo relativo a los tejidos.
  - Fisiología Vegetal. Se ocupa de estudiar los procesos fisiológicos que ocurren en los vegetales.
  - Genética Vegetal. Estudia la trasmisión de los caracteres hereditarios.
  - Fitogeografía o Geobotánica. Estudia la distribución geográfica de los vegetales y su papel en el paisaje.
  - Ecología Vegetal. Estudia la relación de los vegetales con el resto de los factores bióticos y abióticos de los ecosistemas.
- **Botánica Especial.** Se encarga del estudio de grupos específicos de vegetales.
  - Botánica Sistemática. Se ocupa de la identificación, clasificación, y ordenamiento de los vegetales en sistemas que faciliten su conocimiento.
  - Taxonomía Vegetal. Su objeto de estudio lo constituye precisamente el ordenamiento de los vegetales sobre la base de determinados criterios de clasificación.
  - Nomenclatura Vegetal. Se encarga del establecimiento y aplicación de las reglas para nombrar los distintos grupos vegetales.
  - Evolución Vegetal. Estudia la derivación probable seguida por las diferentes estirpes vegetales a partir sus ancestros y de evaluar el grado de adaptación al medio que las diferencia.
  - Paleobotánica. Centra su atención en la evaluación de los fósiles vegetales.
  - Criptogamia. Se le da este nombre a la rama que estudia a todas las plantas que no poseen flores.
  - Micología. Estudia, en específico, a los hongos, organismos que en la actualidad no se consideran dentro del grupo de las plantas, pero su estudio fue considerado históricamente como parte de la Botánica.
  - Ficología. Estudia a las algas, en específico.
  - Briología. Estudia los musgos y plantas afines (hepáticas y antocerotes).
  - Pteridología. Estudia los helechos y plantas afines.
  - Agrostología. Estudia las gramíneas.
- **Botánica Aplicada.** Da prioridad a la aplicación práctica de los conocimientos obtenidos.
  - Botánica Agrícola. Como es lógico suponer, se ocupa del estudio de los fundamentos botánicos que se necesitan en la agricultura.
  - Botánica Farmacéutica. Estudia los fundamentos botánicos que se necesitan para la preparación de medicamentos a partir de los vegetales.
  - Fitopatología. Estudia las enfermedades que sufren los vegetales.
  - Etnobotánica. Estudia la relación de los vegetales con el hombre y su cultura.

- Biotecnología Vegetal. Se encarga del cultivo de vegetales o de partes de estos en condiciones controladas.

Al estudiar los diferentes capítulos de este libro podrá tenerse una visión más completa de la disciplina. Sólo se ha querido adelantar esta rápida visión, para que sirva de orientación general.

## **I.2. Breve reseña histórica de la Botánica.**

El interés del hombre por las plantas surgió desde los albores de la humanidad. Las primeras manifestaciones culturales en que se mezclaban la Botánica, la Medicina y la Religión, aparecieron en Egipto, Mesopotamia, India, China y otros lugares del sudoeste asiático, en cuanto el desarrollo de las fuerzas productivas permitió la división social del trabajo.

El surgimiento de la Botánica como ciencia se produjo en Grecia, con Aristóteles y sobre todo con Teofrasto, considerado el “Padre de la Botánica” (véase figura 1.2.1). Durante todo el período greco-románico, la Botánica constituyó una ciencia independiente, muy ligada a la Medicina.

Durante el período medieval, su desarrollo fue desplazado a la cultura del mundo árabe, pues en Europa las obras de la época, que muchas veces copiaban los manuscritos griegos sin una metodología científica y haciéndose eco, en muchos casos, de mitos y supersticiones sobre las propiedades de las plantas, no aportaron prácticamente nuevos conocimientos. En las universidades, la Botánica pasó a ser una enseñanza auxiliar a la Farmacología, que se estudiaba en las facultades de medicina.

Con el Renacimiento (siglo XV), tomó nuevos bríos el desarrollo de esta ciencia y sobre todo, los descubrimientos geográficos despertaron un marcado interés por los viajes de exploración, en los cuales, el estudio de las plantas ocupó un lugar de primer orden.

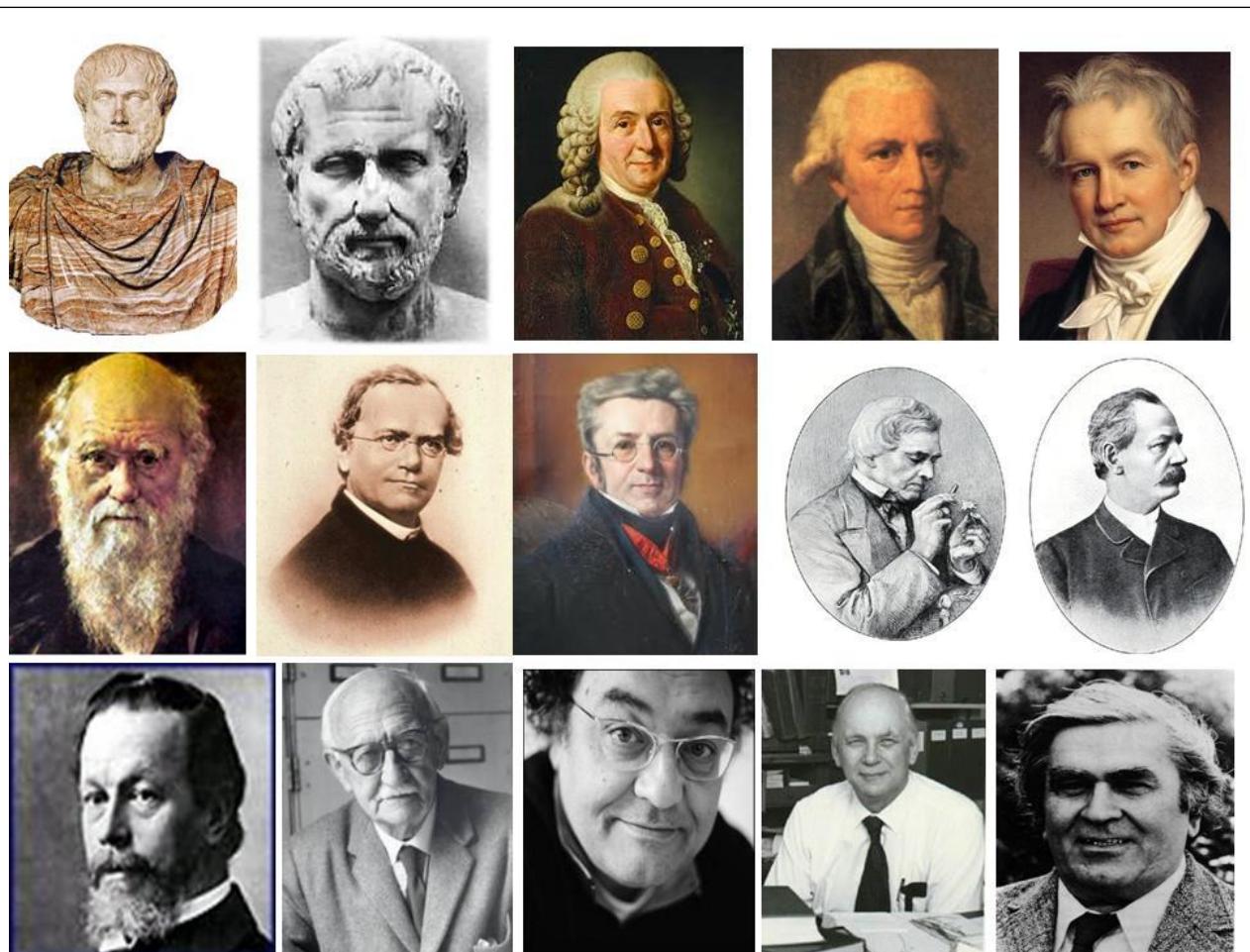
En el siglo XVI se produjo la separación de la Botánica y la Farmacología como disciplinas independientes, en las facultades de medicina. En esa época, se crearon también los primeros jardines botánicos en Europa y se hicieron las primeras contribuciones de peso al ordenamiento de los vegetales conocidos en un sistema racional, gracias a las obras de Andrea Cesalpino y los hermanos Jean y Gaspard Bauhin. La descripción de los vegetales predominó sobre otros intereses científicos durante aquella época.

Durante el siglo XVII, se fue imponiendo la curiosidad por el funcionamiento de las plantas, lo que llevó al surgimiento de la Fisiología Vegetal a mediados de dicha centuria. También se hicieron en esa época grandes aportes a la Anatomía Vegetal, gracias a los progresos de la Óptica y la Microscopía, sobre todo en lo referente al descubrimiento y descripción de la célula y los tejidos. John Ray estableció el concepto moderno de especie, como unidad taxonómica, y aparecieron algunos sistemas que tuvieron gran repercusión, incluso en el Nuevo Mundo, como el de Joseph Pitton Tournefort.

El siglo XVIII fue el siglo de Karl von Linné, dado su trascendental aporte a la Nomenclatura y Taxonomía Vegetal. Su sistema de clasificación, basado en los caracteres sexuales y la aplicación del sistema binario para nombrar los organismos descritos (que ya había sido utilizado por Gaspard Bauhin), pronto se generalizó e influyó en otros autores como Antonie Laurent de Jussieu. Los sistemas de Tournefort, Linné y Jussieu, fueron utilizados en los primeros intentos por enseñar Botánica en La Habana, como se explica más adelante. También se produjeron en esa época, importantes aportes a la Fisiología Vegetal, sobre todo en el campo de la nutrición mineral y del

intercambio gaseoso con el medio. La idea del carácter mutable de las especies, fue ganando terreno, sobre todo con los aportes de Jean-Baptiste de Monet Lamarck.

El siglo XVIII también se caracterizó por las grandes expediciones para colectar material vegetal en distintas partes del mundo. En España esta tendencia se manifestó, sobre todo, en la segunda mitad de la centuria: José Celestino Mutis herborizó durante 1783 en Nueva Granada (actual Colombia); Hipólito Ruiz y José Pavón trabajaron en Perú y Chile, respectivamente, entre 1777-1787; Martín Sessé, Vicente Cervantes y José Mociño lo hicieron en Nueva España (Méjico), a partir de 1787; Juan de Cuellar en Filipinas, de 1789 en adelante y Baltasar Boldo en Cuba entre 1786 y 1802. Gran influencia tuvo entre los pioneros de esta disciplina en Cuba, José Cavanilles, quien fuera director del Jardín Botánico de Madrid, institución para la que se enviaban semillas y plantas herborizadas desde Cuba.



**Figura I.2.1.** Botánicos relevantes en el ámbito internacional. De arriba a bajo y de izquierda a derecha: Aristóteles, Teofrasto, Karl von Linné, Jean-Baptiste de Monet Lamarck, Alexander von Humboldt, Charles Darwin, Gregorio Mendel, Agustín Piramus De Candolle, August Grisebach, Adolf Engler, Richard von Wettstein, John Hutchinson, Walter Zimmermann, Arthur Cronquist, Armen Takhtajan.

Imágenes tomadas, en ese orden, de: <http://www.biografiasyvidas.com/>; <http://www.corposol.com/>; <http://linnaeus.sourceforge.net/>; <http://evolucion.masporfavor.com/>; <https://cjaronu.files.wordpress.com/>; <http://www.biografiasyvidas.com/>; <https://pbs.twimg.com/>; <http://www.elhogarnatural.com/>; <http://people.wku.edu/>; <http://people.wku.edu/>; <http://www.burschenschaft.de/>; <http://huntbot.andrew.cmu.edu/>; <http://www.moderecords.com/>; <http://upload.wikimedia.org/> y <http://3.bp.blogspot.com/>.

Las contribuciones al conocimiento de la Botánica durante el siglo XIX, pudieran agruparse en 6 ramas distintas:

- La Fitogeografía, surgida a partir de las contribuciones realizadas por el gran científico alemán Alexander von Humboldt, para cuyas concepciones resultó determinante su exploración al continente americano, incluida Cuba.
- La morfología y la microscopía, que permitió el descubrimiento e interpretación del estoma; la caracterización del ovario y los óvulos, incluido su desarrollo y fecundación; la descripción de los meristemos; el estudio del contenido y las paredes celulares, así como la alternancia de generaciones de los vegetales, entre otros temas.
- La teoría celular, que esclareció el papel del núcleo en la división celular y aportó la concepción de la célula como unidad elemental de la vida, por sólo citar dos de sus resultados más importantes.
- La teoría evolucionista de Charles Darwin, que dio comienzo a las interpretaciones filogenéticas como resultado de las interacciones evolutivas (toda una corriente de pensamiento).
- La Fisiología Vegetal, en particular el estudio de los procesos osmóticos, el descubrimiento del papel de distintos elementos nutricionales, del almidón como producto de síntesis resultante de la fotosíntesis y, por ende, también de reserva, así como el papel de la clorofila y de los cloroplastos en el referido proceso.
- La Sistemática Vegetal, que aportó notables obras descriptivas, como las de De Candolle, Betman y Hooker y, en especial, el sistema de clasificación de Eicher - Engler - Diels, que por incorporar interpretaciones filogenéticas, fue ampliamente utilizado durante el siglo XX.

En ese siglo se separó la Criptogamia como rama independiente dentro de la Botánica, lo que posibilitó el surgimiento de la Ficología, la Briología y un notable desarrollo de la Pteridología. Surgió también la Paleobotánica y la Geobotánica, gracias a las contribuciones de Alexander von Humboldt y August Grisebach.

Durante el siglo XIX se revolucionaron las técnicas analíticas y surgieron instrumentos científicos que permitieron avances equivalentes a todos los alcanzados anteriormente.

La Genética, cuyos antecedentes datan de los trabajos de Gregorio Mendel en 1865, fue redescubierta a principios de siglo y alcanzó progresos extraordinarios. La Paleobotánica encontró múltiples eslabones perdidos en la cadena evolutiva, contribuyendo así a esclarecer nuevos parentescos y relaciones entre grupos. La Bioquímica avanzó considerablemente en el conocimiento de los pigmentos vegetales y de los compuestos químicos presentes en los diferentes grupos taxonómicos.

En la década del 30 surgió la Palinología, rama que permitió incorporar la morfología polínica al estudio de la Sistemática.

El continuo desarrollo de la microscopía, en especial la electrónica a partir de 1930, y el surgimiento de los ultramicrótomas en 1950, hizo posible el estudio de estructuras cada vez más finas con múltiples objetivos.

En años recientes, la Biología Molecular ha permitido profundizar en el estudio de la composición química del ADN, gracias a lo cual la secuencia de bases nitrogenadas puede ser utilizada como elemento de comparación entre los grupos.

La Taxonomía ha producido nuevos sistemas de clasificación, cada vez más naturales, incorporando caracteres diagnósticos aportados por la Cariología, la Palinología, la Serología, la Fitoquímica, la ultra estructura y la Biología Molecular, e interpretándolos con modernos sistemas de cómputo y procesamiento de datos, dando lugar a ramas como la Taxonomía Numérica y la Cladística. Los aportes realizados por Richard von Wettstein, John Hutchinson, Arment Takhtajan y Artur Cronquist, entre otros, han tenido gran repercusión en todo el mundo.

También tuvieron grandes progresos, algunas ramas aplicadas, sobre todo la Biotecnología Vegetal, la Etnobotánica, la mejora genética de las plantas cultivadas, así como las técnicas de conservación y manejo sustentable de los recursos vegetales.

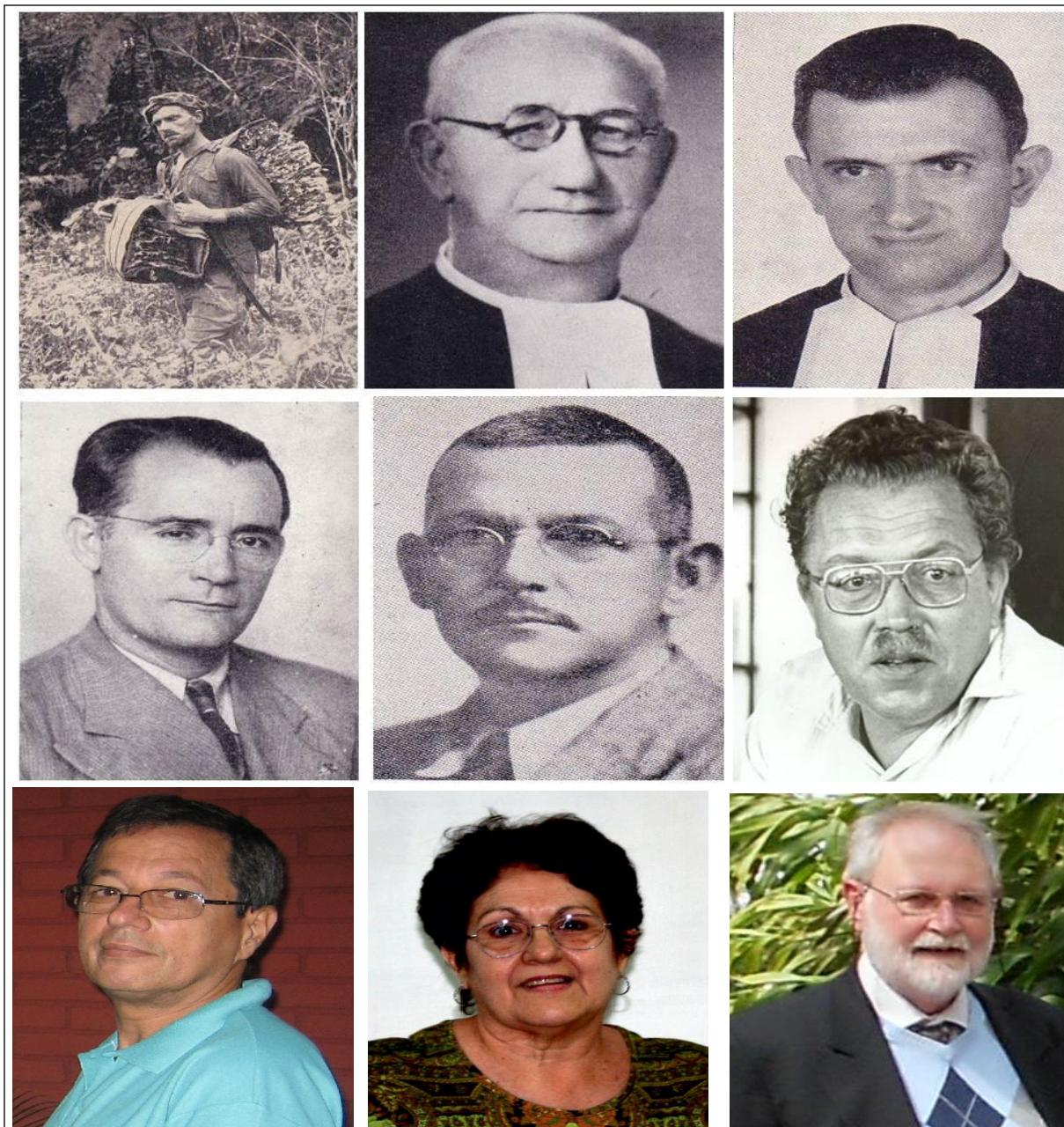
Los primeros años del siglo XXI han estado marcados por el desarrollo impetuoso de la Biología Molecular y la Cladística, cuyos resultados han llevado a introducir grandes transformaciones en los sistemas de clasificación, que afecta a todos los grupos taxonómicos, aspectos que se abordarán más adelante en este propio texto.

### **I.3. Desarrollo de la Botánica en Cuba**

Los autores que se han dedicado a estudiar el desarrollo de la Botánica en Cuba, coinciden en denominar al periodo anterior al siglo XVI con el término prehistórico, pues lo distingue la ausencia de documentos, especialmente escritos, que ilustren el conocimiento de las plantas que tenían los primeros habitantes de la Isla. En el periodo comprendido entre la llegada de los españoles al país, durante el siglo XVI y mediados del siglo XVIII, la Botánica tuvo un escaso desarrollo y el conocimiento acumulado sobre las plantas cubanas fue muy limitado, pues los mayores aportes los realizaron personas por lo general ajenas a esta especialidad científica, como es el caso de los cronistas de Indias, por ejemplo. Esta etapa fue denominada por Onaney Muñíz (1980) como periodo empírico.

Al periodo que se extiende desde finales del siglo XVIII hasta 1959, ha sido identificado por el autor antes citado como florístico, por ser precisamente el estudio de la flora el campo de la Botánica que más se desarrolló, debido fundamentalmente a los aportes realizados por botánicos extranjeros. Durante esa etapa, se realizaron numerosas expediciones científicas para el estudio de las plantas cubanas, fueron descritas la mayoría de las especies conocidas y se publicaron importantes catálogos. Hasta finales del siglo XX predominó la influencia científica europea y entre los investigadores que trabajaron en Cuba, o que estudiaron las plantas del país desde el extranjero, merecen ser destacados, entre otros: Alejandro de Humboldt (Alemania), quien visitó Cuba en 1799 y 1804 y más tarde tomó parte en la descripción de numerosas especies cubanas; Ramón de la Sagra (España), a quien se debe la edición del primero de los más importantes catálogos descriptivos de la flora del país; Charles Wright, abnegado explorador norteamericano, que recorrió durante 10 años (1856-1866) los campos cubanos y colectó una parte significativa de las especies que se describieron en su época y Augusto Grisebach (Alemania), estudió de las colecciones de Wright, gracias a lo cual pudo publicar dos significativas obras sobre la flora de la Isla en la década de 1860. Hechos significativos durante esa etapa, se concretaron con la fundación

del Jardín Botánico de La Habana en 1817 y la contribución realizada a esta institución de algunos botánicos criollos como Ramón de la Ossa, Francisco Adolfo Sauvalle, Pedro Alejandro Auber y Sebastián Alfredo Morales.



**Figura I.3.1.** Botánicos relevantes que han investigado la flora de Cuba durante el siglo XX. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: Erik Leonardo Ekman, Joseph Silvestre Sauget (Hermano León), Henrry Liogier (Hermano Alain), Julián Acuña Galé, Juan Tomás Roig Mesa, Johannes Bisse, Victor Ramón Fuentes Fiallo, Ángela Leyva Sánchez y Werner Greuter.

Las cinco primeras fotos tomadas de Álvarez (1958); las restantes, cortesía del Jardín Botánico Nacional.

Durante la primera mitad del siglo XX predominó la influencia científica norteamericana y aparecieron las primeras instituciones dedicadas permanentemente al estudio de la Botánica en el país. Numerosos científicos exploraron y tomaron muestras vegetales en el territorio nacional, entre los que puede señalarse a: John Adolph Shafer, Nathaniel Lord Britton, Percy Wilson, A. S. Hitchcock, Norman Taylor (todos de EEUU) y Conrad Kirouac, conocido como el Hermano Victorín (Canadá). Entre 1914 y 1924, el botánico sueco Erik Leonardo Ekman (ver figura 1.3.1) recorrió el archipiélago nacional y colectó una significativa cantidad de muestras, que en su mayoría fueron estudiadas y descritas por Ignatium Urban (Alemania).

### **Flora de la República de Cuba**

La investigación y publicación de la Flora de la República de Cuba es un ambicioso proyecto, de un grupo de Botánicos, fundamentalmente cubanos – del Ministerio de Ciencia Tecnología y Medio Ambiente y del Ministerio de Educación Superior – en el que también figuran científicos de prestigiosas instituciones extranjeras, entre las que se destacan por su larga y fructífera colaboración, el Institut für Spezielle Botanik der Friedrich-Schiller-Universität Jena, el Institut für Spezielle Botanik der Humboldt-Universität Berlin y el Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem der Freie Universität Berlin.

El desaparecido Prof. Dr. Johannes Bisse, de la Universidad de Jena, fue el iniciador y entusiasta promotor de la obra. El Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem der Freie Universität Berlin tiene la coordinación editorial.

La obra se divide en tres series: La Serie A incluye a las Plantas Vasculares (Pteridofitos y Espermatofitos), la Serie B a las Plantas Avasculares (Algas y Bariofitos) y la Serie C a los Hongos (incluso Líquenes).

El distribuidor de la Flora de la República de Cuba es Keoelts Scientific Books, de Alemania.

Entre 1998 y 2014 se han publicado, en la Serie A Plantas Vasculares, 19 fascículos con las monografías de 91 familias de Pteridofitos, Gimnospermas y Angiospermas.

Condensado y adaptado de:

Greuter, W. y Rankin, R. Flora de la República de Cuba. Serie A Plantas Vasculares, Fascículo 19. Keoelts Scientific Books, Königstein, Germany.

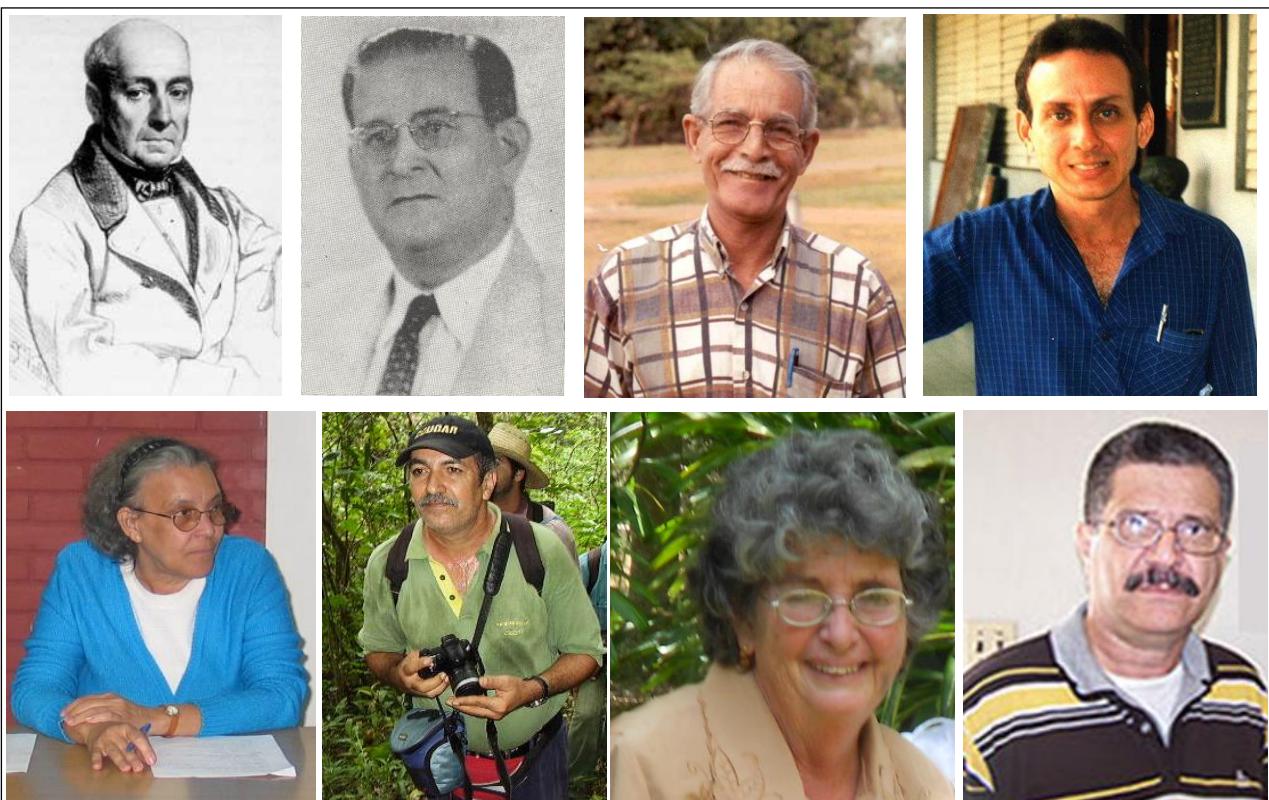
La más antigua institución cubana que dedicó un esfuerzo sostenido al estudio de la Botánica durante el siglo XX, fue la Estación Experimental Agronómica de Santiago de las Vegas, fundada en 1902, en la que desarrollaron su labor las dos figuras cimeras de esta ciencia en Cuba: Juan Tomás Roig y Julián Acuña Galé. También es necesario destacar la labor de otras instituciones como la Universidad de La Habana y el Colegio de la Salle en el Vedado, así como de personalidades como Manuel Gómez de la Maza, Felipe García Cañizares y Antonio Ponce de León. Mención especial merecen Joseph Silvestre Sauget (Hermano León) y Henrry Liogier (Hermano Alain), de origen francés, quienes dedicaron muchos años a la docencia y la investigación en Cuba y a quienes se debe el más importante catálogo que escribiera sobre la flora cubana hasta aquellos momentos.

Con posterioridad a 1959, la Botánica, como otras ciencias, experimentó un desarrollo integral, que abarca a la totalidad de sus ramas contemporáneas e integra el trabajo de diferentes instituciones en un sistema coherente, extendido a todo el país. Durante esta etapa, las investigaciones son realizadas por un número significativo de científicos e instituciones nacionales, aunque en estrecha colaboración con prestigiosos organismos internacionales. Gran significación tuvo, en su momento, la cooperación del entonces campo socialista, para la preparación de los

investigadores y la organización de la actividad científica. Fue notable el progreso alcanzado por la Botánica Aplicada, gracias a una red de estaciones experimentales distribuidas en todas las provincias, las cuales se dedican al estudio las principales especies de interés económico que se cultivan en el país.

Dos instituciones han rectorado la actividad investigativa en el campo de la Botánica: el Instituto de Botánica de la Academia de Ciencias de Cuba (actualmente Instituto de Ecología y Sistemática del Ministerio de la Ciencia Tecnología y Medio Ambiente) y el Jardín Botánico Nacional. El Ministerio de Educación Superior de la República de Cuba y el Ministerio de Educación Superior de la República Democrática Alemana, firmaron en 1974 el proyecto denominado “Flora de Cuba”, gracias al cual se iniciaron las investigaciones que permiten actualmente la publicación de la obra “Flora de la República de Cuba”, un nuevo catálogo descriptivo de las plantas cubanas, que se redacta con la colaboración de numerosos botánicos nacionales y extranjeros (véase cuadro texto con información adicional al respecto).

El doctor Johannes Bisse, procedente de la República Democrática Alemana, durante 18 años de trabajo en el país realizó un inestimable aporte a la organización y consolidación de este proyecto, a la creación del Jardín Botánico Nacional, y a la formación de numerosos especialistas nacionales.



**Figura I.3.2.** Profesores de Botánica relevantes en Cuba. De arriba a bajo y de izquierda a derecha: Ramón de la Sagra Pieris, Isidoro Castellanos y Rodiles, Miguel Rodríguez Hernández, Jorge Sierra Calzado, Lutgarda González Geigel, Armando Urquiola Cruz, Rosalina Berazaín Iturralde y Jorge Lázaro Hernández Mujica.

Las dos primeras fotos, tomadas de Álvarez (1958); la tercera, de [www.cybertruffle.org.uk/](http://www.cybertruffle.org.uk/); la cuarta, cortesía del Jardín Botánico Nacional; la quinta tomada por Isidro E. Méndez Santos, la sexta y séptima, cortesía de Idelfonso Castañeda Noa y la octava, tomada de: <http://islalsur.blogia.com/>.

También merecen una mención especial, Viroslak Samek (Checoslovaquia) y Atila Borhidi (Hungría), cuyas obras resultan imprescindibles para el conocimiento de la Botánica cubana contemporánea. Destacar el aporte realizado por todos los científicos y personalidades nacionales, resultaría prácticamente imposible en el espacio destinado a esta obra.

#### I.4. Enseñanza de la Botánica en Cuba.

La historia de la Botánica como disciplina docente en Cuba se inicia a finales del siglo XVIII, al manifestar algunas personalidades e instituciones de la época, interés por comenzar su enseñanza en La Habana. Ello estuvo vinculado al despertar del sentimiento nacional y a la eclosión de la Ciencia en la Isla, motivados, entre otras causas, por el surgimiento de la burguesía manufacturera criolla, interesada en liquidar todas las insuficiencias que en el orden económico y científico, imponía el régimen colonial, esclavista y feudal (aunque sin transformar su esencia). Defendían la necesidad de impulsar la enseñanza general y el estudio de las Ciencias Naturales en particular, como vía para el progreso de la agricultura y de la industria azucarera. Esa clase social mantenía estrechos vínculos con los altos funcionarios de la metrópoli, todo lo cual llevó al Gobernador Don Luis de las Casas a iniciar un movimiento de reformas de carácter económico y cultural, que condujeron a la creación de la Sociedad Económica de Amigos del País y de la Junta del Real Consulado y Fomento de la Isla de Cuba, así como a la publicación de las primeras obras de divulgación científica.

El desarrollo experimentado desde entonces por la enseñanza de la Botánica en Cuba, puede resumirse de la siguiente forma:

##### I- Período de génesis o de la enseñanza no organizada de la Botánica (1791 y 1842).

Durante 52 años se hicieron intentos por sistematizar la enseñanza de la Botánica en la Isla, pero con escasos y esporádicos resultados. Las principales contribuciones fueron hechas por destacadas personalidades de la ciencia y la cultura de la época, desde un número muy limitado de instituciones.

En este periodo se pueden distinguir, a su vez, diferentes momentos importantes:

En 1791 la Sociedad Patriótica y la Real Junta de Fomento hicieron públicos por primera vez su interés por crear una escuela destinada a la enseñanza de la Botánica en La Habana. Transcurrieron, sin embargo, 23 años hasta que se produjo la primera contribución concreta a tal fin, debida a la labor de Félix Varela Morales, quien en 1814 incluyó contenidos de esta disciplina entre las materias impartidas por él en el seminario de San Carlos de La Habana.

A partir de 1824 resalta la labor realizadas desde el Jardín Botánico de La Habana y, en particular, por su director de entonces, Don Ramón de La Sagra, al inaugurar la primera Cátedra de Botánica que funcionó en la isla. En ella se realizaron los primeros estudios de esta disciplina, se confeccionaron herbarios, se estudiaron especies de la flora cubana y se impartieron clases a alumnos de la capital. Fue precisamente Ramón de la Sagra quién publicó, en 1824, el primer libro de texto producido en Cuba para la enseñanza de estas materias, bajo el título: *Principios fundamentales para servir de introducción a la Escuela Botánica Agrícola del Jardín Botánico de La Habana*. El regreso a Europa de este autor, en 1835, marcó una etapa de decadencia que se extendió hasta 1842.

##### II- Periodo de institucionalización y desarrollo (1842 hasta nuestros días).

En 1842 se puso en vigor el plan de instrucción pública para la Isla de Cuba y Puerto Rico, asumiendo el estado Español el control de la educación. Con la centralización del aparato escolar establecido por la Metrópoli, se inició una nueva etapa de la enseñanza de la Botánica, cuya evolución puede seguirse, al analizar los planes de estudios, programas, libros de texto que estuvieron vigentes en los diferentes momentos. Resulta muy difícil sintetizar lo ocurrido en más de 170 años, durante los cuales, sólo en la enseñanza general fueron establecidos nueve planes de

estudios. Se hará únicamente una breve mención de los aspectos más generales.

En el nivel primario ha predominado la tendencia a que los contenidos botánicos estuvieran en función de disciplinas docentes más generalizadoras, como la Historia Natural (o Ciencias Naturales) y la Agricultura. Sin embargo, durante un periodo de tiempo relativamente corto (década de 1960 y primera mitad de la del 70 del siglo XX), llegaron a constituir asignaturas independientes, con perfiles muy próximos a la estructura contemporánea de la ciencia correspondiente.

En el nivel medio (bachillerato hasta 1961 y grados 7 al 12, desde entonces), los contenidos que se abordan en esta obra, estuvieron mayormente incluidos dentro de disciplinas denominadas Historia Natural (antes del triunfo de la Revolución) y Biología (posteriormente). También ha sido objeto de estudio en múltiples especialidades de la enseñanza técnica y profesional (granjas escuelas, escuelas de oficios e institutos politécnicos), para la formación de profesores (escuelas normales y formadoras de maestros), con objetivos y formas de organización muy disímiles, en dependencia de la época, el nivel y el perfil profesional.

En la enseñanza superior, la Botánica ha formado parte del currículo en carreras como Farmacia, Ciencias Naturales, Agronomía y Biología, entre otras. Los múltiples matices que, en diferentes momentos, han tenido los programas docentes en cada una de ellas, resultan imposibles de resumir en tan breve espacio.

El país ha contado con los servicios de excelentes profesores de Botánica, que dejaron su huella en libros de texto y múltiples materiales docentes de gran calidad, que a veces sorprenden por su nivel de erudición, actualización científica y valor didáctico. Entre ellos merecen destacarse, además de los ya mencionados a: Gabriel Román y Cermeño, Luis Biosca Camellas, Isidro Castiñeiras y Cintra, Juan Vilaró Díaz, Manuel Gómez de la Maza, Fernando Páez, Felipe García Cañizares, Gustavo Loredo López, José Álvarez Conde, Laureano Pequeño Sánchez, Antonio Sobrino Placencia, Isidoro Castellanos y Rodiles, Araceli Calderín Rabiñas, Mario E. Dihigo, José F. Wegener, Román Rodríguez Angulo, Ramona Fernández González, Rosa María Angulo Díaz Canel, Ana Rosa Zamora Turro, Margarita Silvestre Oramas, Esther Miedes Díaz, Johannes Bisce, Ludgarda González Geigel, Alberto Álvarez de Zayas, Rosalina Berazaín, Susana Maldonado, Miguel Rodríguez Hernández, Martha Valentín Arbona, Graciela Bonani Spín, Jorge Lázaro Hernández Mujica, Jorge Sierra Calsado, Armando Urquiola Cruz y Víctor Fuentes Fiallo, entre otros.

### **I.5. Métodos para el estudio de la Botánica.**

Como toda rama de la Ciencia, la Botánica tiene su propio objeto (ya precisado en el epígrafe I.1.) y sus propios métodos de estudio. No se pretende, por razones de espacio, discutir en detalle cada uno de los métodos que se utilizan en la disciplina, para enriquecer el conocimiento científico, sino que se presentará, solamente, una clasificación general de los mismos y se agregará un breve comentario sobre cada uno.

Como es lógico suponer, el ordenamiento propuesto guarda estrecha relación con los métodos generales del conocimiento científico, aunque vistos en el contexto de la Botánica. Por otra parte, muchos de ellos son compartidos con otras ramas de la Biología, como es el caso de la Zoología, la Paleontología y la Embriología, entre otros, e incluso, con otras ciencias naturales como la Química y la Geografía.

En general los métodos de estudio utilizados en esta rama de la Biología pueden ser ordenados

de la siguiente forma:

I- Métodos del nivel empírico del conocimiento. Como otras ciencias naturales, la Botánica utiliza fundamentalmente la observación y la medición que, de hecho, sirven de base a otros métodos particulares, propios de esta disciplina, que a su vez pueden ser agrupados de la siguiente forma:

A- Métodos descriptivos.

- 1- Métodos para el trabajo de campo. Sirven de base todas las investigaciones en la disciplina. Se incluyen en este grupo a aquellos que se utilizan para el muestreo, la colección y procesamiento de especímenes, las mediciones y toma de datos, entre otros. La mayor parte de ellos adquieren determinadas peculiaridades en dependencia del grupo vegetal objeto de estudio y la rama concreta de la Botánica en la cual se investigue.
- 2- Creación y manejo de colecciones. En las Ciencias Biológicas en general, el trabajo con colecciones de organismos vivos o conservados de diferentes formas adquiere singular importancia. Dentro del campo específico de la Botánica comprende todo lo relacionado con el cultivo, preservación y ordenamiento de los especímenes, así como el flujo de la información, en jardines botánicos, arboretos, bancos genéticos, herbarios, xilotecas, palinotecas y carpotecas, entre otras.
- 3- Microscopía. El uso de instrumentos que permitan una observación cada vez más exhaustiva del micromundo, genera una variada metodología científica que comprende tanto el procesamiento de muestras, como las técnicas especiales para la observación y medición.
- 4- Métodos anatómo - morfológicos. Comprenden todas las técnicas y procedimientos para el estudio de la estructura de los vegetales, ya sea a nivel celular (métodos citológicos), de tejidos (métodos histológicos), de los diferentes órganos o de parte de estos (se habla entonces de métodos palinológicos, embriológicos, etc.). En general, todos exigen del procesamiento de muestras, cortes, tinciones, así como técnicas especiales para la observación y la medición, los cuales muchas veces se entremezclan con el uso de la microscopía.
- 5- Métodos fenológicos. Se agrupan aquí todos aquellos métodos destinados a conocer las diferentes etapas por las que transitan los vegetales a lo largo de su ontogenia, así como la relación de estos procesos con los factores ambientales. La total descripción de los ciclos vitales reviste especial interés para la Sistemática, por ejemplo, y exige de técnicas y procedimientos variados, en dependencia del grupo taxonómico que se estudie.
- 6- Métodos fitoquímicos. Para estudiar la composición química del cuerpo de los vegetales. Permiten no sólo precisar el tipo de sustancias presentes, sino también desentrañar la estructura de las mismas. Estos métodos varían en dependencia de los compuestos químicos a investigar, por lo que se habla entonces de métodos serológicos (para el estudio de las proteínas) o moleculares (para el estudio de los ácidos nucleicos), por solo citar dos de los más importantes.
- 7- Métodos paleobotánicos. Específicos para el estudio de los fósiles.
- 8- Métodos geobotánicos. Destinados al estudio de la distribución geográfica de los vegetales y de la impronta que las agrupaciones de estos imponen al paisaje de las diferentes

regiones.

#### B-Experimentales.

- 1- Descontextualización de procesos o modelación experimental. En Botánica, especialmente en Fisiología Vegetal, para revelar la esencia de los procesos que ocurren en las plantas, con frecuencia estos se reproducen y regulan artificialmente, en condiciones de laboratorio, creando así las condiciones para manipular determinadas variables que inciden sobre ellos en condiciones naturales.
- 2- Experimento en condiciones naturales. La manipulación de esas variables se hace a veces en el propio ambiente en que habitan normalmente los organismos vegetales.
- 3- Métodos biotecnológicos. Todos aquellos métodos para el cultivo de organismos o partes de ellos en condiciones artificiales y controladas.

#### II- Métodos matemático - estadísticos, para el procesamiento de datos.

- A)-Generales. Los de la Estadística convencional (descriptiva e inferencial), comunes a otras ciencias.
- B)-Para la Sistemática en específico. Facilitan la interpretación de los datos que sustentan los sistemas de clasificación.
  - 1)-Fenéticos (Taxonomía Numérica). Destinados a determinar el grado de semejanza existente entre los organismos.
  - 2)-Cladísticos. Destinados a determinar el parentesco, o derivación probable de unos organismos a partir de otros (filogenia).

III-Métodos del nivel teórico. Comunes para todas las ciencias. Entre los principales se encuentran: inductivo - deductivo, analítico - sintético, histórico - lógico, hipotético - deductivo, ascensión de lo abstracto a lo concreto, la modelación y el enfoque de sistema, entre otros.

### **I.6. Introducción a la Botánica Sistemática.**

#### **I.6.1. Propósitos y ramas componentes.**

La Sistemática es la ciencia que clasifica los organismos vivos, los ordena en sistemas y los nombra, para que el vasto campo de biodiversidad quede dividido en grupos más pequeños y operantes. Estos resultados se obtienen con métodos taxonómicos (para ordenar y clasificar), nomenclaturales (para nombrar) y filogenéticos (para establecer la derivación probable de los grupos a partir de otros). Incluye todas las actividades que son parte del esfuerzo por organizar y registrar la diversidad de plantas, así como conocer el fascinante mundo de las diferencias y semejanzas entre las especies.

Desde el comienzo de la civilización, el hombre utilizó las plantas que crecían a su alrededor como alimento o medicina. Este primer reconocimiento de especies útiles y perjudiciales marcó el inicio de la Botánica Sistemática. El desarrollo posterior del lenguaje hizo posible que el conocimiento acumulado pasara de generación en generación.

En la actualidad, el reconocimiento y agrupación de las plantas deviene en una compleja ciencia concerniente a la clasificación de estas en grupos basados en las relaciones evolutivas.

Las tareas de la Botánica Sistemática (Fitosistemática) son básicas para el resto de las ciencias biológicas y otras disciplinas relacionadas con ellas, ya que proporcionan el inventario de las plantas, herramientas para su identificación, la asignación de nombres y el sistema de ordenamiento o clasificación de las mismas. Sus objetivos actuales pueden ser sintetizados así:

- 1) Inventariar la flora mundial.
- 2) Perfeccionar los métodos para la identificación de las plantas.
- 3) Establecer sistemas coherentes y universales de clasificación de las plantas.
- 4) Desvelar el orden natural en que se ha gestado la diversidad de plantas, así como las rutas y mecanismos seguidos por su evolución.
- 5) Asignar un nombre único (científico y en latín) a cada grupo de plantas del mundo, tanto actuales como fósiles.
- 6) Perfeccionar una plataforma que haga comprensible la información que se socializa sobre los diferentes grupos de plantas.

En la Sistemática se distinguen tres ramas componentes:

-La Taxonomía. Se ocupa de los principios y prácticas de la clasificación. Aporta a la concepción fitosistemática general, la habilidad de ordenar jerárquicamente los organismos e interpretar sistemas de clasificación. Facilita, mediante la clasificación, el almacenamiento y flujo de información necesarios para la interpretación de la biodiversidad.

-La Nomenclatura. Se ocupa de la aplicación de los principios y prácticas para nombrar las distintas unidades taxonómicas, en correspondencia con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. La asignación correcta de los nombres facilita también el almacenamiento y flujo de la información científica.

-La Filogenia. Al decir de Font Quer (1975), estudia la génesis de los troncos del mundo orgánico, la derivación probable de unos organismos a partir de otros, para constituir un árbol genealógico de cuantos han existido en la tierra. De acuerdo con ello, esta es la rama de la sistemática que se ocupa del dominio de los principios y prácticas de la Evolución; esto es, interpretar, no sólo “...los cambios de las ontogenias en el curso de la hogenia...” (Zimmermann, 1976), sino también, el origen y desarrollo de los diversos órganos a través de series filogenéticas. El descubrimiento de las relaciones de parentesco, constituye también una fuente de información para interpretar los fenómenos biológicos.

En la medida que los sistemas de clasificación fueron perdiendo el carácter artificial que predominó inicialmente y comenzaron a reflejar las relaciones evolutivas y de parentesco entre los organismos, las concepciones filogenéticas pasaron a ocupar un lugar cada vez más importante en la concepción sistemática del mundo vivo.

Los sistemas de clasificación son necesarios porque permiten la identificación de las plantas y facilitan la comunicación científica con otras personas. De hecho, la clasificación constituye, a la vez, un determinado volumen de información acumulada y un sistema expedito para recuperar esta última, sin el cual, la comunicación científica resultaría imposible. El nombre de una especie es clave para avanzar en su conocimiento e implementar su manejo racional.

La información sistemática referente a las plantas no sólo resulta imprescindible para ecólogos, bioquímicos, horticultores y otros profesionales que investigan o manejan organismos vegetales,

sino también para personas con variada preparación e intereses por la historia natural, e incluso para el ciudadano común que cotidianamente se relaciona con ellas de variadas formas.

Por otra parte, la generalización de los conceptos sistemáticos constituye una de las ideas rectoras en el sistema de conocimiento de las Ciencias Biológicas. Con ello, se pretende desarrollar en los estudiantes, como convicción, la importancia de la agrupación de los organismos vivos en un sistema de categorías jerárquicamente concatenadas que reflejan, en mayor o menor medida, sus relaciones de parecido y parentesco, a las que se le asigna nombres en correspondencia con las regulaciones internacionales establecidas para ello. Aprender a pensar desde el punto de vista sistemático, presupone que el biólogo sea capaz de aplicar el sistema de principios, conceptos y métodos de la Taxonomía, Nomenclatura y Filogenia, a la interpretación de los fenómenos biológicos. Ello implica que no sólo pueda identificar, nombrar, ordenar jerárquicamente y establecer las relaciones de parentesco entre los organismos, sino que también sepa utilizar estos principios en la racionalización del pensamiento y la intuición científica.

Uno de los roles de la Taxonomía Vegetal es garantizar un servicio de información que es esencial para todo el que trata con organismos. Por ejemplo, el nombre de una especie incluye también el del género y a partir de este último se puede precisar con facilidad la familia y categorías superiores en que la misma se ubica dentro del sistema de clasificación. Por otra parte, se puede asumir que si dos individuos comparten las mismas características, pudieran pertenecer a la misma especie, o que, por el contrario, si a pesar de ser muy afines, presentan determinados caracteres distintivos, lo más lógico es que constituyan especies diferentes dentro de un mismo género. En la medida que las diferencias entre ellos sean más acentuadas, podrá pensarse que con probabilidad pertenecen a géneros o categorías taxonómicas de rango superior diferentes.

La ubicación taxonómica de un ser vivo puede utilizarse, además, como una serie completa de abstracciones con valor de predicción, según la cual, si un grupo de organismos tiene muchas características en común, cuando en uno de sus miembros se detecta alguna cualidad no conocida hasta ese momento, entonces habrá un elevado grado de probabilidad de que en los otros miembros también esté presente esta última. Ello abre grandes perspectivas a la intuición de los investigadores.

Otra de las principales misiones de la Sistemática Vegetal es proveer a la Ciencia de un inventario de las plantas existentes sobre la Tierra. En el cumplimiento de este propósito, la Botánica ha transitado por tres momentos cualitativos, que se diferencian por las prioridades asignadas a determinadas tareas y que no se suceden de manera estrictamente cronológica. Inicialmente predominó un marcado interés por la exploración de nuevos territorios y el descubrimiento de especímenes exóticos. Con posterioridad se prestó mayor atención a sintetizar toda la información obtenida, para construir con ella sistemas de clasificación, sobre la base de las semejanzas y diferencias detectadas. Actualmente se manifiesta una tendencia a la interpretación de los datos en términos evolutivos o filogenéticos.

La primera tendencia, aunque todavía se manifiesta de alguna manera en la actualidad, tomó mucha fuerza con los viajes de descubrimiento realizados por europeos occidentales durante el siglo XV, lo cual permitió explorar los territorios distantes y descubrir plantas cada vez más exóticas para la civilización occidental. El punto culminante de la exploración botánica, en términos de descripción de nuevas especies, fue a finales del siglo XIX, pero no obstante, esta

labor continúa hoy, especialmente en los trópicos. La actividad de colección de especímenes es denominada comúnmente “alfa taxonomía” y sólo puede ser realizada por personal especializado.

Por esa época comenzaron a establecerse en Europa y Norteamérica las principales instituciones que hoy marchan a la vanguardia en esta rama de la ciencia en el mundo y sus herbarios (colecciones con muestras de plantas secas y prensadas) crecieron rápidamente, asimilando especímenes de todos los rincones de la Tierra colectado por aquellas expediciones. Gracias al estudio de ese material, muchas especies pudieron ser descritas, nombradas y por primera vez clasificadas. Las floras (relación de especies vegetales) de diferentes áreas comenzaron a ser conocidas.

Pero llegó un momento, a finales del siglo XVIII y principios del XIX, en que los botánicos llegaron a estar abrumados con la cantidad de especímenes colectados para ser estudiados. Comenzó entonces una práctica que es mucho más frecuente en los tiempos actuales: el intercambio de especímenes. El intercambio, donación o préstamo de material de herbario constituye una práctica frecuente entre instituciones y especialistas de la Botánica, lo cual permite comparaciones y estudios más precisos.

El interés por sintetizar la información referente a los diferentes grupos, alcanzó mayor desarrollo a finales del siglo XIX, pero en la actualidad ha recuperado gran parte de su auge. La clasificación de las Angiospermas se desarrolló ampliamente, incluso antes de la aceptación general de las ideas evolucionistas de Darwin (finales del siglo XIX), que fundamentaron la denominada concepción tipológica de las especies, según la cual, cada taxón natural tiene un patrón ideal o tipo. Aunque esta doctrina entendida de forma esquemática puede llevar a la negación de la variación dentro de una unidad taxonómica, la misma tiene aún gran influencia en la Sistemática actual, pues entendida en su acepción más flexible, es útil y necesaria.

En el momento actual, el énfasis está en el entendimiento del curso de la evolución y sus causas. Los estudios contemporáneos tienen en cuenta no sólo en los aspectos morfológicos, sino también aquellos concernientes a los caracteres químicos y citológicos, incluyendo la secuencia de nucleótidos en la molécula de ADN. Los datos obtenidos por esta vía, se interpretan desde la perspectiva de la Cladística, rama de la Biología que define las relaciones evolutivas entre los organismos basándose en similitudes derivadas compartidas de los organismos que se están estudiando.

### **1.6.2. Apuntes sobre la historia de la Taxonomía Vegetal.**

Desde la comunidad primitiva el hombre tuvo necesidad de clasificar las plantas. A los primeros aportes, totalmente empíricos, se fueron sumando criterios cada vez más científicos para hacerlo. Ya durante el periodo esclavista, varias personas hicieron importantes contribuciones a este propósito (Theofrasto, Cayo Plinio Segundo y Poderio Dioscórides, entre otros), pero el aporte de mayor trascendencia lo hizo Aristóteles, a quién se le debe el principio de la jerarquía que utiliza la taxonomía actual. Según él, los caracteres comunes entre los organismos son los genéricos (género) y los diferenciales son los específicos (especie). Animalia era para él un género y Mammalia era una especie de este último. Sin embargo, no fue hasta mediados del siglo XVI, que Konrad Gesner introdujo la concepción moderna del género.

Fue Carlos Linnaeus quien construyó el primer sistema de clasificación que se usó en la Botánica moderna y lo estableció sobre la base de las características de los órganos sexuales. Dividió el mundo vegetal en 23 clases primeras y estas, a su vez, en órdenes. Años más tarde (1789) el

francés Antonie Laurent de Jussieu, ordenó por primera vez las familias naturales de las plantas conocidas hasta aquella fecha, inaugurando la taxonomía moderna, basada en las afinidades naturales.

Notables obras descriptivas de grandes proporciones, que se hicieron sobre la base de estos últimos criterios, enriquecieron la Botánica durante el siglo XIX. Entre otras, merecen citarse las publicadas por la familia De Candolle (1820-1873) y por George Bentham y Joseph Dalton Hooker (1862-1873).

La aparición de las teorías evolucionistas de Charles Darwin, aportó nuevos criterios a la clasificación y tuvieron un peso fundamental en la aparición de sistemas más completos, como los aportados por los botánicos alemanes August Wilhelm Eichler (1883) y Heinrich Gustav Adolf Engler (a partir de 1892), que sirvieron de base a las más importantes de todas estas obras descriptivas, publicada a finales del siglo XIX y comienzos del XX.

Durante el siglo XX surgieron numerosos sistemas de clasificación, en la medida que las ciencias auxiliares a la Taxonomía permitieron evaluar nuevos caracteres con valor diagnóstico. En la medida que los mismos fueron reflejando con mayor fidelidad las relaciones evolutivas y de parentesco existentes entre los organismos, perdieron paulatinamente su carácter artificial y fueron cada vez más naturales. Entre los más notables, merecen destacarse los de Richard von Wettstein (1901), Charles Bessey (1893 - 1915), John Hutchinson (1926 - 1973), Armen Takhtajan (1966 - 1980), y Arthur Cronquist (1981).

Desde finales del siglo XX comenzó a conformarse un novedoso sistema de clasificación de las angiospermas por parte del Grupo para la Filogenia de las Angiospermas (acrónimo APG, del inglés *Angiosperm Phylogeny Group*). Lo más significativo es que se basa en el análisis cladístico de las secuencias del ADN de tres genes: dos del cloroplasto y uno del ribosoma y se apoya además evidencias como la morfología del polen y la unión entre los carpelos, por sólo citar dos de las más significativas. En 1998 se publicó la primera versión, conocida como APG, en 2003 salió la segunda (APG II) y en 2009 la tercera (APG III). Esta última analiza secuencias de ADN del núcleo celular, de la mitocondria y del cloroplasto y permitió agrupar a las plantas con flores en 415 familias, la mayor parte de las cuales se halla incluida en algunos de los 59 órdenes aceptados.

### **1.6.3. Apuntes para la historia de la Nomenclatura Vegetal.**

A finales del siglo XVI, Joseph Pitton Tournefort comenzó a dar un sólo nombre al género y a distinguir las especies por frases en latín. A partir de ese momento y hasta que se produjeron los aportes de Carlos Linnaeus, los nombres científicos de las plantas se construían con frases completas, que expresaban los caracteres distintivos de la especie. Por ejemplo; si existían dos especies de *Narcissus* que se diferenciaban por el color de las flores, se podrían ser denominadas *N. de flores blancas* y *N. de flores rojas*. Si entre los representantes de la primera de ellas, aparecían diferencias en el tamaño de la hoja, se les denominaba *N. de flores blancas y hojas grandes* y *N. de flores blancas y hojas pequeñas*. Esta tendencia condujo a que los nombres se convirtieran en verdaderas descripciones redactadas en latín.

Con el aumento de la cantidad de organismos conocidos como resultado de las expediciones a América y África, los nombres de los mismos aumentaban considerablemente, llegando resultar inmanejables. No era posible tampoco hacer comparaciones entre aquellos que asignaban autores diferentes a plantas que crecían en regiones distantes, dándose el caso de que se le otorgaban

varios nombres a una misma especie y no era posible detectar la coincidencia.

Los primeros en reducir los nombres de las especies a dos palabras, de las cuales la primera correspondía al género y la segunda a la especie, fueron Gaspard Bauhin, Augustus Quirinus (Bachmann) Rivinus, pero fue Linnaeus quien generalizó esta idea. Su propósito inicial no fue imponer un sistema binario, pues consideraba al binomio algo trivial y mantenía adicionalmente, los nombres viejos, pero fue la aceptación que tuvo su método entre sus contemporáneos, lo que hizo que se impusiera y la comodidad de su uso lo que lo afianzó.

Linnaeus publicó muchas obras importantes, entre ellas varias ediciones de “*Genera Plantarum*”, la primera de las cuales data de 1736, pero fue “*Species Plantarum*”, publicada en 1753 la que marca el inicio (hora cero) de las reglas de nomenclatura en plantas con flores, *Sphagnum*, Hepáticas y algas. Las obras publicadas con anterioridad no se toman en cuenta para la nomenclatura, ni tampoco las que salieron posteriormente y que no siguieron sus reglas.

Linnaeus propuso en sus obras las primeras reglas para la nomenclatura científica, pero sólo para los géneros. El primer reglamento propiamente dicho fue aprobado en el Congreso Internacional de Botánica de París, en 1867, sobre la base de la recopilación de las leyes realizada por Alphonse De Candolle. El mismo regulaba la nomenclatura de las bacterias, protistas fotosintetizadores, algas, hongos y plantas terrestres, tanto vivientes como fósiles.

En el Congreso Internacional de Botánica de Viena (1905) se hizo una revisión de las denominadas leyes de Decandolle y se realizaron las modificaciones pertinentes, las cuales se implementaron bajo la denominación de Reglas de Nomenclatura Botánica (1906 - 1950). En un primer momento, estas últimas no fueron universalmente aceptadas, ya que los botánicos norteamericanos no las acataron y confeccionaron su propio código, que estuvo vigente, paralelamente al europeo, hasta 1935, año en que se celebró el Congreso de Inglaterra y se logró llegar a un acuerdo de unificación.

Entre 1952 y 2011 este reglamento recibió la denominación de Código Internacional de Nomenclatura Botánica. Sin embargo, en 1992 se publicó el Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias, el cual pasó a regular el uso de los nombres de los grupos procarióticos (a partir de 1999 se le identifica como Código Internacional de Nomenclatura de Procariotas). El Código de Botánica quedó entonces para protistas fotosintetizadores, algas, hongos y plantas.

En el Congreso Internacional de Botánica de Melbourne se decidió identificarlo como Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas, para no correr el riesgo de que su nombre diera idea de que quedaran excluidos los dos primeros grupos de organismos y por la reticencia de los micólogos a considerarse botánicos. El mismo continuará siendo actualizado en los próximos congresos internacionales de Botánica, bajo la coordinación de la Asociación Internacional de Taxonomía Vegetal (IAPT, por sus siglas en inglés).

El Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas sólo regula el uso de los nombres de aquellos organismos que han tenido un origen natural, pero no lo hace para aquellos que han surgido como resultado de la mejora genética artificial provocada por el hombre. Para algunas categorías especiales, como son, por ejemplo, los cultivares, grupos de cultivares y las quimeras de injerto, que se utilizan específicamente en la agricultura, la silvicultura y la horticultura, existe el Código Internacional de Nomenclatura de Plantas Cultivadas, cuya primera versión apareció en 1995, regido por la Comisión Internacional de Nomenclatura de Plantas

## Cultivadas

### **1.6.4. Generalidades sobre el Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas.**

El Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas incluye principios (la base del sistema de nomenclatura), reglas (obligatorias), recomendaciones (destinadas a propiciar uniformidad en el uso y formulación de los nombres) y ejemplos, que se agregan a las reglas y recomendaciones para ilustrarlas. Incluye además un glosario que define los términos que se utilizan.

Los principios del Código pueden resumirse de la siguiente forma:

- Cada grupo taxonómico puede llevar un solo nombre correcto; el más antiguo que esté de conformidad con las reglas, excepto casos determinados.
- El nombre válido de un grupo taxonómico es determinado por la prioridad de la publicación en que se socializó por primera vez.
- Un mismo epíteto no puede utilizarse para nombrar dos o más grupos del mismo rango. Por ejemplo, no pueden tener el mismo nombre dos géneros, aunque pertenezcan a familias diferentes, o dos especies dentro del mismo género. Pero la nomenclatura de las algas, hongos y plantas es independiente de la zoológica y bacteriológica y, por tanto grupos de animales y plantas si pueden identificarse con el mismo nombre válido, como es el caso *Archeopteris*, que se identifica tanto a un género fósil de reptiles como a otro también fósil de gimnospermas.
- La aplicación de los nombres de los grupos taxonómicos se determina por medio de los tipos nomenclaturales, o sea, por un elemento específico al cual un nombre del taxón está permanente vinculado. Por ejemplo, el tipo de un nombre de especie es un único ejemplar conservado en un herbario o una ilustración. Si pasado un tiempo se tomara la decisión taxonómica de describir una nueva especie a partir de alguno de los fenotipos que estuvieran dentro del rango de variación natural de lo que se describió originalmente, el nombre más viejo se conservaría para el subgrupo que tuviera los mismos rasgos representados en el tipo y habría que proponer un nuevo nombre para el otro subgrupo (ahora nueva especie).
- Los nombre científicos de los grupos taxonómicos se consideran latinos, aunque procedan de otro idioma.
- Las reglas de nomenclatura tienen efecto retroactivo, salvo limitación expresa. Por ejemplo, en un primer momento no era obligatorio señalar un tipo (holotipo), cuando se describía una especie, pero ello se adoptó como regla después, por lo que en aquellos casos en que cuando se publicó por primera vez el nombre, no se indicó, ha sido necesario proceder a señalarlos (lectotipos) con posterioridad, incluso por otros autores.

Desde el punto de vista nomenclatural, se denomina taxón (plural taxa), a la escalera de rangos en que se clasifica un organismo. Se definen 23 rangos para la clasificación, pero los más importantes son la especie (el principal), además del de género, familia, orden y clase.

Los nombres de todos los rangos superiores al nivel de género se identifican con un sufijo común proveniente del latín. En el cuadro que se muestra a continuación (a la izquierda) se exponen sólo aquellos que se manejan en el programa de la disciplina Botánica, que se imparte en la Licenciatura en Educación, carreras de Biología - Geografía y Biología - Química. Por su parte, los nombres de las categorías inferiores al nivel de género no se distinguen por una terminación

específica que permita identificar su rango (véase el propio cuadro, a la derecha, donde se muestran los más utilizados en la presente obra).

Rango	Sufijo	Ejemplo
Reino	ae	Plantae
Subreino	bionta	Bilobionta
División	phyta	Magnoliophyta
Subdivisión	phytina	Coniferophytina
Clase	opsida	Liliopsida
	phyceae	Chrysophyceae
	mycetes	Oomycetes
Subclase	idea	Rosidae
Orden	ales	Poales
Familia	aceae	Arecaceae

### Rangos sin sufijos

Género  
Subgénero  
Sección  
Serie  
Especie  
Subespecie  
Variedad  
Forma

#### 1.6.5. Métodos y medios auxiliares para el estudio de la Botánica Sistemática.

La Botánica Sistemática contextualiza a su objeto de estudio los métodos de trabajo desarrollados por la Botánica General y, simultáneamente logra configurar otros que solo utiliza para sus propios fines, aunque pueden servir también de base a investigaciones que se realizan en ciencias afines. Para alcanzar resultados loables en el proceso de enseñanza - aprendizaje de los contenidos derivados de esta disciplina científica, resulta imprescindible profundizar en ellos, para incorporarlos de la manera más racional posible al proceso pedagógico.

Entre aquellos métodos empíricos de índole descriptiva que ya fueron abordados en el Epígrafe 1.5., tanto los que guardan relación con la creación y manejo de colecciones como los que se reúnen genéricamente bajo la denominación de trabajo de campo, adquieren particularidades especiales cuando se aplican con fines eminentemente sistemáticos, a la vez que, el empleo de ambos está íntimamente relacionados con la actividad docente y la práctica escolar.

Las visitas al campo transitan por una etapa de planificación, otra de ejecución y otra de gabinete posterior. Se deben planificar todos los requerimientos materiales para el traslado, tanto de los investigadores como de los recursos necesarios y la convivencia en condiciones de ruralidad, los recorridos a realizar en el terreno, los materiales y equipos imprescindibles para acceder a cada una de las especies, obtener las muestras y asegurar su conservación, así como la anotación *in situ* de los datos que garantizan el manejo posterior de las colecciones y la discusión de los resultados durante el proceso de socialización.

Para el trabajo de campo se emplean procedimientos diferentes cuando se realiza con fines taxonómicos, florísticos o de estudios de vegetación. En el primer caso, cuando el objetivo radica en revelar la variabilidad de determinados grupos o descubrir nuevas especies, los recorridos en el terreno se realizan mayormente siguiendo la intuición del investigador y se orientan de manera tal que se pueda acceder a aquellas poblaciones que resulten más conspicuas a la mirada experimentada del especialista, mientras que la toma de muestras normalmente se hace con mayor rigor que en el resto de los casos. Por lo general se procede a la colecta y herborización de la planta completa o de porciones de ella que sean suficientemente representativas, pero en el caso de la mayor parte de los grupos de algas, ese material se conserva en soluciones químicas en estado líquido que asegura su preservación. Normalmente se adquieren igualmente otros fragmentos como estructuras y órganos reproductores (gamentangios, esporangios, esporas,

semillas, polen, flores y frutos), cuyas características originales se tratan de mantener de la mejor forma posible con procedimientos específicos a cada caso y en correspondencia con el método que va a utilizarse posteriormente para estudiarlos en el laboratorio. En la época actual es muy frecuentemente que se obtengan también fracciones del organismo, idóneas para realizar estudios moleculares (secuencia de nucleótidos en la molécula de ADN).

Cuando el trabajo de campo se realizan para determinar el conjunto de unidades taxonómicas y particularmente de las especies que habitan en un espacio determinado (estudios florísticos), los recorridos en el terreno se planifican de manera tal que se exploren todas las áreas representativas de la región, se visiten las diferentes formaciones vegetales representadas y se le preste atención a todos los cambios en la biota motivados por la variabilidad del ambiente (suelo, humedad, altura, etc.). Normalmente se herboriza un único espécimen de cada elemento de la flora, aunque veces se toman muestras adicionales cuando la variabilidad de algunas de ellas lo aconseja o se requiera constancia de su existencia en diferentes partes de la zona estudiada.

Una variante de los estudios florísticos que adquiere cada vez mayor importancia son los que se realizan con fines específicos de conservación. Cada vez es más necesario relocalizar poblaciones de especies amenazadas de extinción, que durante años no han sido vistas por botánicos posecionales, para completar los datos que permitan otorgarle la categoría que le corresponde al formar parte de la Lista Roja, así como comenzar estudios y acciones tendiente a su rescate, recuperación y manejo sostenible. El trabajo de campo en estos casos se orienta a explorar aquellas regiones donde se haya reportado la existencia del organismo en cuestión en épocas anteriores, bien sea por evidencias conservadas en colecciones botánicas o registros socializados en la literatura científica. Cuando la búsqueda resulta exitosa, se herborizan muestras y, siempre que sea posible, se colectan semillas o propágulos para la reproducción ex situ, a la vez que se realizan conteos poblacionales, se evalúa el estado de los individuos (con énfasis en su madurez reproductiva) y se constata en qué medida se produce la regeneración natural, entre otras actividades investigativas.

La invasión de diferentes territorios por organismos vegetales (como es el caso del marabú [*Dycrostachys cinerea*], por ejemplo), ha hecho que adquieran especial relevancia las investigaciones destinadas a detectar especies exóticas y monitorear su comportamiento en las zonas en que han logrado establecerse. Los estudios florísticos que responden a esta problemática se orientan a profundizar en la ecología del invasor y su potencial de dispersión, a precisar el daño que causa a los linajes autóctonos y endémicos, por solo citar las aristas más importantes. Un monitoreo similar se realiza con aquellos taxones nativos que aumenten su distribución natural y el número de individuos como consecuencia del impacto de la actividad humana.

Si el objetivo radica en caracterizar la vegetación, o sea, el tapiz vegetal que cubre una región, las formas biológicas predominantes (árboles, arbustos o hierbas, entre otros), la fisionomía que toman las asociaciones vegetales y su incidencia en el paisaje, el trabajo de campo adquiere también cualidades distintivas. En este caso no se realizan recorridos a todo lo largo y ancho del área, sino que se estudian parcelas de un área mínima pero representativa, en la cual se registran todas especies que habitan en ella y se cuentan los individuos que pertenecen a cada una, a la vez que se anotan datos relativos a su aspecto (porte, hábito de vida, tamaño de las hojas y modificaciones de sus órganos que le permiten adaptarse mejor al medio, entre otros) y de la

formación en su conjunto (altura, densidad, estratos representados, acumulación de materia orgánica y regeneración natural, por sólo citar los más importantes).

Las técnicas de herborización y el manejo de colecciones de herbario resultan, sin dudas, las que con mayor frecuencia se utilizan, tanto en los escenarios investigativos descritos anteriormente, como en actividades docentes como las excursiones y prácticas de campo. Se incluyen en esta denominación genérica, procedimientos para: la colecta del material, toma de datos en el campo, el secado de material, el tratamiento con sustancias preservadoras, el montaje de los especímenes y la labor de curatoría de las colecciones.

Para la colecta se toma a la planta completa o partes representativas de ellas, que incluyan, siempre que sea posible, elementos de todos sus órganos, incluidas, como es lógico, las estructuras reproductivas (semillas, en el caso de las gimnospermas, a lo que se agregan flores y fruto si se trata de las angiospermas). El tamaño máximo de las muestras guardará relación con el papel y las prensas con los cuales se va a realizar el secado. Cuando se trate de grupos taxonómicos con características especiales en algunos de sus órganos, como sucede, por ejemplo, con las hojas de las palmas, se seleccionan de ellas sólo fragmentos específicos y pueden procesarse en varias unidades de herborización para cada individuo que se elija para la recolección.

Los datos que se anotan en las etiquetas que acompañarán al espécimen de herbario deben ser acopiados desde el momento mismo en que se realiza la toma de muestras en el campo, aunque a veces se completa en el gabinete. Por lo general se otorga un número consecutivo de colecta, se le identifica con el nombre científico (genérico y específico) y la familia a que pertenece, se precisa la localidad en que se produjo la recolección (incluidas las coordenadas exactas y la ubicación del lugar en la división político – administrativa del país) y se describen las condiciones ecológicas en que localizó a la planta en cuestión (sustrato, clima y formación vegetal, por sólo mencionar los más importantes). Todo ello va acompañado por el nombre del colector y cualquier anotación que este quiera realizar, si lo entiende necesario.

La preservación del material exige, ante todo, su deshidratación. Por lo general se procede para ello a colocar la muestra entre hojas de papel secante (o de periódicos, cuando no existan otras opciones). Estas, a su vez, se colocan entre cartones que faciliten la circulación de aire y se prensan en dispositivos especialmente diseñados para ello. Las prensas se colocan entonces en estufas a temperaturas que no excedan los 60 °C, o al sol. Se recomienda cambiar el papel húmedo todos los días, hasta tanto se logre que la desecación sea total. Con independencia de estas regularidades, hay que destacar que cada grupo taxonómico exige procedimientos diferentes para asegurar eficiencia en el proceso (valórese, por ejemplo, las dificultades que se enfrentan al herborizar especies acuáticas o suculentas).

El material deshidratado necesita ser embebido por sustancias que repelan el ataque de plagas y enfermedades, labor (envenenamiento) que resulta prácticamente imprescindible en países tropicales. Durante mucho tiempo se utilizaron para ello soluciones alcohólicas de sales de mercurio, pero se comprobó posteriormente que las mismas afectaban la salud del personal que manipula las muestras en los herbarios.

Las muestras, vueltas a secar después del envenenamiento, se montan entonces en cartulinas de un tamaño estándar (50 x 40 cm), a la cual se fija la etiqueta definitiva con los datos ya apuntados. En ella podrán fijarse otras etiquetas de revisión, en la medida que los especialistas estudien esas muestras.

Los especímenes ya montados se agrupan por géneros y familias, las cuales se ordenan, a su vez, por orden alfabético o en correspondencia con sistemas taxonómicos determinados, de manera tal que puedan ser localizados con facilidad cuando se les necesite. La labor de curaduría incluye también la preservación de esas muestras, la colocación de rótulos adicionales, la separación para un uso restringido de los ejemplares históricos o relevantes, facilitar el servicio de consulta a los especialistas que lo soliciten, el préstamo interinstitucional y el control de las bases de datos que se consideren necesarias, entre otras tareas.

Los herbarios constituyen colecciones de muestras vegetales herborizadas siguiendo los procedimientos expuestos en párrafos anteriores. El término fue introducido por Carlos Linnaeus en el siglo XVIII, no obstante, el primero que existió, fue reportado en 1551, en Italia, por Luca Ghini, profesor de Botánica. En lo adelante y, en la misma medida que tomaron auge y profundidad los estudios botánicos, se incrementaron en todo el mundo, asociados a institutos de investigaciones, museos y universidades, con múltiples propósitos.

Este tipo de colecciones forman parte de la red de museos de ciencias naturales y sus especímenes integran el patrimonio cultural de las diferentes naciones. Entre los herbarios más grandes existentes en el mundo, se encuentran: el del Museo Nacional de Historia Natural de Francia (P) con nueve millones de especímenes, seguido por el del Jardín Botánico de Nueva York (NY) y el del Instituto Botánico V.L. Komarov (LE) de San Petersburgo, Rusia, con 8 millones de ejemplares cada uno.

En Cuba, los antecedentes del surgimiento de los herbarios datan de fechas relativamente recientes, en comparación con sus similares europeos. El primer intento de crear una colección de este tipo, fue realizado por el museo de la Sociedad Patriótica, que bajo la dirección de Felipe Poey y Aloy se fundó en La Habana en 1842.

En el Index Herbariorum (registro internacional de herbarios), se reconoce la existencia de 16 instituciones de este tipo, en Cuba. De ellos, seis se encuentran actualmente fusionados con el Herbario del Instituto de Ecología y Sistemática (HAC). Siete surgieron asociados a instituciones docentes, mayormente universidades, aunque algunos fueron después reubicados en centros de investigación. En la actualidad, todas las colecciones de este tipo en el país, están agrupados en la Red Nacional de Herbarios Cubanos, institución que coordina su trabajo, facilita el intercambio entre los especialistas y contribuye a la superación de los profesionales que trabajan en ellas. La colección más grande existente en el país es la del Herbario del Instituto de Ecología y Sistemática (HAC), que cuenta con 120 000 ejemplares. También el Herbario del Jardín Botánico Nacional (HAJB) resalta por la cantidad de especímenes que atesora (más de 80 000), pero tiene el mérito adicional de custodiar todas las muestras colectadas para el Proyecto Flora de la República de Cuba.

Varias universidades cubanas, han consolidado el trabajo con estas instalaciones. En tal sentido se destacan: el herbario del Jardín Botánico Nacional, adscripto a Universidad de La Habana (HAJB), el de la Universidad Central “Martha Abreu” de Santa Clara (ULV) y el de la Universidad de Ciencias Pedagógicas “José Martí” de Camagüey (HIPC).

Tanto la investigación en el campo de la Botánica, como la gestión sostenible de los recursos vegetales tienen como punto de partida, la identificación con precisión y ubicación del organismo en cuestión en un sistema taxonómico concreto. Por lo tanto, uno de los rasgos que deben caracterizar al profesional de la Biología es su competencia para la identificación y

clasificación de organismos vegetales y el dominio de los métodos y medios que se emplean para ello.

Cuando el proceso de identificación y clasificación se realiza de forma científica, son tres los métodos generales a emplear para lograr el objetivo: 1) El análisis guiado por descriptores y claves. 2) La comparación con especímenes de colecciones científicas. 3) La consulta a especialistas. En la práctica profesional deben utilizarse todos, siempre que sea posible, para asegurar la complementación de los resultados que se obtengan y verificar unos con otros.

Para aplicar el primero de los métodos citados, debe disponerse de catálogos florísticos especializados, los cuales pueden ser muy variados, en dependencia de su contenido y forma de organizar la información. Los más sencillos registran sólo la correspondencia entre nombres vernáculos y científicos, otros contienen únicamente imágenes con su correspondiente identificación, mientras que los más completos reúnen también descripciones de cada taxón, claves analítica y abundante información adicional relacionada con la distribución, utilidad y muchos otros rubros. Su contenido puede aparecer ordenado alfabéticamente o siguiendo el sistema taxonómico asumido.

La eficiencia con que se realiza la identificación y clasificación es determinada por la rapidez con que se localiza la información idónea en el catálogo, lo cual depende, entre otros factores, de los datos primarios de que se dispone, de la organización del texto en la obra y la tecnología con que fue editada (impresa o digitalizada). La comprensión del vocabulario técnico utilizado en las descripciones, con el nivel de precisión que se requiere, constituye un reto, aún para personas versadas en el tema, lo cual se resuelve en parte, usando diccionarios terminológicos especializados.

Tratándose incluso de monografías en formato digital, resultará sumamente difícil localizar el taxón a que corresponde el ejemplar que se analiza, si las referencias aparecen ordenadas taxonómicamente y no se ha definido con antelación, al menos de manera preliminar, la posible posición de la entidad dentro del sistema. Algo similar sucede cuando se registra siguiendo el orden alfabético del nombre vernáculo o científico y se carece de este dato. Ante estas situaciones, es necesario utilizar las claves para determinar preliminarmente alguno de los rangos taxonómicos en que clasifica el objeto dentro del sistema, antes de proceder a verificarlo, evaluando la coincidencia de sus cualidades con las definidas en la descripción correspondiente.

Las claves analíticas constituyen un medio empleado para facilitar la determinación de las diversas entidades de un sistema vegetal. Su uso se inició a finales del siglo XVIII, cuando Jean Baptiste de Monet Lamarck las empleó por primera vez en su obra *Flore française* de 1779. Con posterioridad su empleo se ha generalizado en la investigación y gestión de recursos naturales, a la vez que han venido siendo incorporadas progresivamente al proceso pedagógico.

Contienen proposiciones (juicios), cuya verificación (determinación de si se corresponden o no con las cualidades del espécimen que se examina), conduce a la determinación de la identidad del objeto. En ellas, los caracteres a ser evaluadas se ordenan desde el punto de vista lógico, para que de la manera más directa posible, puedan constatarse aquellos que resultan razón suficiente y necesaria para certificar su pertenencia a una categoría taxonómica determinada. Pueden ser consideradas, por una parte, como instrumentos, al igual que las colecciones científicas y las fuentes que contienen los descriptores, asumiendo este término en su acepción que lo relaciona con todo aquello que nos sirve para hacer algo, en tanto constituyen guías para el análisis. Desde otro punto de vista, constituyen métodos, en el sentido cartesiano del vocablo, entendido como

plan para proceder a la búsqueda o investigación, a partir de certezas establecidas de una manera ordenada y no por azar. Con independencia del criterio de que se asuma, son de carácter artificial, porque sólo resultan eficaces cuando se opera con ellas dentro del sistema para el cual fueron concebidas.

Las claves analíticas pueden ser de muy diversos tipos. Según los caracteres que se utilicen para conducir el análisis, clasifican como electivas (si sólo se toman los que conducen de manera más directa a la determinación y se ordenan sobre la base de la jerarquía que el autor le atribuye para tal fin) y sinópticas (si se incluyen todos aquellos rasgos que se consideren esenciales, ordenados sin ponderar su importancia). Las del primer grupo exigen, en cada etapa de análisis, que se elija entre cualidades antepuestas, cuya posible presencia en el objeto se tantea mediante juicios categóricos atributivos que pueden ser aceptados o rechazados sin riesgos de ambigüedad o confusión, según se constate su correspondencia con la realidad. Las más usadas plantean discriminar entre pares de atributos mutuamente excluyentes (claves dicotómicas), pero en otros casos tal elección puede hacerse entre tres o más de ellos.

De acuerdo con el universo de organismos contemplados en las claves, estas pueden ser grupales si permiten la identificación de elementos pertenecientes a un determinado grupo taxonómico, con independencia del lugar en que se encuentre (por ejemplo, claves para la identificación de las especies de orquídeas, claves para la identificación de los árboles de Cuba). Se denominan territoriales si, por el contrario, hacen posible la determinación de cualquier tipo de planta existente en un área determinada (por ejemplo, clave para la identificación de especies de la flora de las costas arenosas). Las más frecuentes son de tipo combinado, o sea, que funcionan dentro de marco de una clase en particular y límites geográficos establecidos.

La posibilidad de proceder a la identificación y clasificación utilizando claves analíticas, depende de que se disponga de aquella que resulte idónea para el espécimen en cuestión y de que se logre obtener la información previa necesaria para elegirla adecuadamente. La eficiencia que se logre dependerá, entre otros factores, de su calidad desde el punto de vista técnico y lógico, de la habilidad del sujeto para operar con ella y en especial de su dominio de la terminología técnica utilizada en su redacción, así como la medida en que se eviten errores de manipulación (por lo general atenuados con el uso de la computación). En cualquier caso, los resultados que se obtengan deben ser verificados por comparación con los que se obtienen con cualquiera (o varios) de los restantes métodos de determinación.

La comparación con especímenes previamente identificados y clasificados, constituye el método más efectivo, pero sólo puede utilizarse cuando se dispone de estos últimos. A veces las propias personas confeccionan su propio muestrario con aquellos especies con los cuales va interactuado, para facilitar así su determinación cuando vuelva a encontrarse con ellos, pero lo más frecuente es que se acuda a instituciones dedicadas a la creación y custodia de colecciones científicas (herbarios, jardines botánicos, etc.) y que prestan servicios especializados de este tipo. La eficiencia con que se logre el resultado deseado, depende de la agilidad con que sean localizadas las muestras correspondientes al ejemplar que se analiza y la habilidad del sujeto para establecer la correspondencia entre los caracteres de uno y otro. La catalogación precisa de los fondos de la institución, su organización de manera que permita el acceso a ellos del modo más sencillo y práctico posible y los instrumentos de referencia que se pongan en auxilio de los usuarios (catálogos, guías, etc.), resultarán de vital importancia.

La consulta a otras personas para identificar un espécimen le permite al interesado beneficiarse con la socialización del conocimiento. Al respecto resulta útil, desde la más elemental sugerencia de quien apenas ha tenido una relación anterior con esa especie, hasta la información que pueda aportar un experto, la cual será mucho más precisa en la medida que su especialización coincida con el grupo al que pertenece el ejemplar en cuestión (es frecuente encontrar taxónomos especializados en determinadas familias de plantas con flores o en helechos, o en musgos, por sólo poner algunos ejemplos). A veces quien es consultado no conoce con precisión aquello por lo cual se le pregunta, pero aporta valiosas sugerencias para que el interesado continúe su análisis y llegue a coronarlo con el éxito. En la medida que este último se exija a sí mismo, incorporará los procedimientos que le sean recomendados a su propio sistema instrumental y sólo acudirá al auxilio de otros cuando se enfrenta elementos totalmente desconocidos para él.

### **Lecturas recomendadas para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- Álvarez Conde, J. *Historia de la Botánica en Cuba*. Editorial Selecta. La Habana. 1958.
- Cavalier-Smith, T. *Only six kingdoms of life*. In: Proc. The Royal Society. Vol. 27, p. 1251-1262. 2004.
- Judd, W; Campell, C; Kellogg, E; Steven, P. and Donoghue, M. *Plant systematics. A phylogenetic approach*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Massachussets. 2008.
- Méndez, I. et al. *Las colecciones botánicas del Instituto Superior Pedagógico “José Martí” de Camagüey; posibilidades de su empleo en la docencia*. Rev. Isla Científica 2 (1): 19-28. 1990.
- Méndez, I. y Rifá J. *La identificación de organismos vegetales a partir del nombre común; un método útil para la enseñanza y el aprendizaje de la Botánica*. En: *Bio-grafía: Escritos sobre la Biología y su Enseñanza*. ISSN 2027-1034, Colombia. Vol 4, No 7, p. 73 – 82. 2011. Disponible en: <http://www.pedagogica.edu.co/revistas/>.
- Méndez, I. y Noya, I. *Historia de la enseñanza de la Botánica en Cuba en los niveles primario y medio de la educación general*. Informe final de investigación (inédito). Instituto Superior Pedagógico “José Martí. 2000.
- Sanchis Duato, E. *Historia de la Botánica*. Gráf. Hurtado Valencia. 1993.

### **Sitios web recomendados para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- <http://es.wikipedia.org/>
- [www.biologie.uni-hamburg.de/](http://www.biologie.uni-hamburg.de/)
- <http://www.uh.cu/centros/jbn/izq.html/>

### **Actividades de sistematización recomendadas.**

- Elabore un cuadro resumen referente a la historia de la Botánica en Cuba, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Nombre de la etapa	Año de inicio y final	Sucesos y tendencias relevantes	Figuras relevantes

-Elabore un cuadro resumen referente a la historia de la enseñanza de la Botánica en Cuba, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Nombre de la etapa	Año de inicio y final	Sucesos y tendencias relevantes	Figuras relevantes

-Compare ambos resúmenes sobre la base de los siguientes criterios:

- Número de etapas que se distinguen.
- Grado de correspondencia cronología entre las etapas.
- Sucesos y tendencias que reflejen interacción entre un proceso y otro.

-Planifique una salida al campo a título personal o acompañado por un pequeño grupo de colegas, para colectar y herborizar alrededor de 10 especímenes. Trate de reunir los instrumentos y materiales necesarios u otros que permitan sustituirlos en el contexto en que usted se desenvuelve. Haga todo el procesamiento del material según se explica en el epígrafe I.6.5.



## II

# La célula vegetal

### II.1. La célula vegetal.

La idea de que la célula es la unidad anatómica y funcional de los organismos vivos es hoy universalmente aceptada. Sin embargo, para que este postulado se impusiera como parte del conocimiento establecido, la ciencia debió experimentar un lento proceso de desarrollo que en gran medida estuvo ligado al desarrollo tecnológico, y en especial de la microscopía, a partir del siglo XVI.

Como parte de este proceso, se publicaron en 1665 estudios realizados en corcho por el científico inglés Robert Hooke, quien los hizo con un microscopio de 50 aumentos construido por él mismo. Denominó “células” (del latín *cellulae*, celdillas) a aquellas unidades que se repetían en las diferentes observaciones (ver figura II.1.1).

Más tarde el científico neerlandés Anton van Leeuwenhoek, realizó en 1670, observaciones en células eucariotas (protozoos, espermatozoides) y procariotas (bacterias). El biólogo inglés John Needham describió, en 1745, la existencia de organismos unicelulares, a quienes denominó “animáculos” o “infusorios”.

En 1830 se disponía ya de microscopios con una óptica más avanzada, lo cual consolidó significativamente el proceso de investigación. Durante esa década, por una parte, el naturalista prusiano Theodor Schwann estudió la célula animal y, por otra, el botánico alemán Matthias Schleiden realizó investigaciones en la célula vegetal. Juntos postularon que las células son las unidades elementales en la conformación del organismo vivo y la base fundamental del proceso vital, elemento básico en la teoría celular.

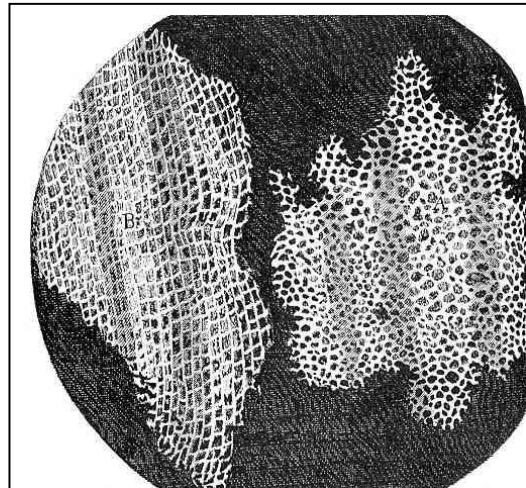


Figura II.1.1. Observación de R. Hooke.  
Tomado de <http://1.bp.blogspot.com/>

y

El naturalista escosés Robert Brown describió el núcleo celular en 1831. La primera observación del citoplasma fue realizada por el anatómico, fisiólogo y botánico checo, Johannes Evangelista Purkinje, en 1839. La identificación de las mitocondrias se produjo en 1857 por Rudolph Albert von Kölliker, anatómico, embriólogo, fisiólogo, zoólogo y botánico suizo. El postulado de que todas las células provienen de otra célula (*omnis cellula ex cellula*), fue establecido en 1858, por el médico y político alemán Rudolf Virchow.

Gran importancia tienen los resultados de las investigaciones del químico y microbiólogo francés Louis Pasteur, en especial sus estudios sobre el metabolismo de levaduras y la asepsia (1860). En 1880, August Weismann descubrió que las células actuales comparten similitud estructural y molecular con las de tiempos remotos.

Hacia el año 1880 ya se habían sistematizado los postulados básicos de la teoría celular, formulados en principio por Theodor Schwann y Matthias Schleiden, pero consolidados por investigadores posteriores. Esta en esencia plantea que:

- La célula es una unidad morfológica de todo ser vivo, los cuales están formados por células o por sus productos de secreción.
- Toda célula deriva de una célula precedente (biogénesis). Refuta la teoría de la generación espontánea (*ex novo*), que hipotetizaba la posibilidad de que se generara vida a partir de elementos inanimados.
- Las funciones vitales de los organismos ocurren dentro de las células, o en su entorno inmediato, y son controladas por sustancias que ellas secretan. Cada una es un sistema abierto, que intercambia materia y energía con su medio. En ella ocurren todas las funciones vitales, de manera que basta una sola para tener un ser vivo (unicelular). Así pues, es también la unidad fisiológica de la vida.
- Cada célula contiene toda la información hereditaria necesaria para el control de su propio ciclo y del desarrollo y el funcionamiento de un organismo de su especie, así como para la transmisión de esa información a la siguiente generación celular.

Múltiples son las investigaciones que han seguido enriqueciendo la teoría celular hasta el presente, al extremo de que sería imposible relacionarlos a todos.

La aparición del primer organismo vivo sobre la Tierra suele asociarse al nacimiento de la primera célula. Si bien existen muchas hipótesis que especulan cómo ocurrió, usualmente se describe que el proceso se inició gracias a la transformación de moléculas inorgánicas en orgánicas bajo unas condiciones ambientales adecuadas; tras esto, dichas biomoléculas se asociaron dando lugar a entes complejos capaces de autorreplicarse. Existen posibles evidencias fósiles de estructuras celulares en rocas datadas en torno a 4 o 3,5 miles de millones de años.

La célula de acuerdo a la complejidad alcanzada a lo largo del proceso evolutivo, puede ser procariota o eucariota. Las primeras se originaron hace 3 600 millones de años y a partir de ellas se originaron las otras, de mayor complejidad. El origen de estas últimas se estima que tuvo lugar hace 1 400 millones de años. La teoría endosimbiótica propuesta por Lynn Margulis explica el origen de las células eucariotas a partir de la evolución de células procariotas primitivas (ver recuadro con información adicional al respecto en este propio capítulo).

La palabra procariota viene del griego ('pro' = previo a, 'karyon' = núcleo) y significa pre-núcleo. Los organismos procariotas constituyen un grupo heterogéneo, unicelulares, muy pequeños.

Incluye a las eubacterias (donde se encuentran la mayoría de las bacterias) y las archaeas (archaeabacteria). Ninguno de ellos forma parte del objeto de estudio de la Botánica en la actualidad.

La célula procariota se distingue por:

- Carecer de envoltura nuclear, de ahí que la región nuclear de este tipo de célula reciba el nombre de nucleoide.
- Su citoplasma es sencillo sin sistema de membranas.
- No posee los orgánulos citoplasmáticos característicos de la célula eucariota.
- El metabolismo ocurre por la presencia de complejos enzimáticos asociados a la membrana citoplasmática.

El término eucariota, por su parte, hace referencia a núcleo verdadero (del griego: '*eu*' = buen, '*karyon*' = núcleo). Los organismos eucariotas incluyen algas, protozoos, hongos, plantas superiores y animales. Estos grupos poseen un aparato mitótico (estructuras celulares que participan de la división nuclear denominada mitosis), así como un determinado número de orgánulos con funciones específicas, incluyendo mitocondrias, retículo endoplasmático y cloroplastos.

La célula eucariota se caracteriza por:

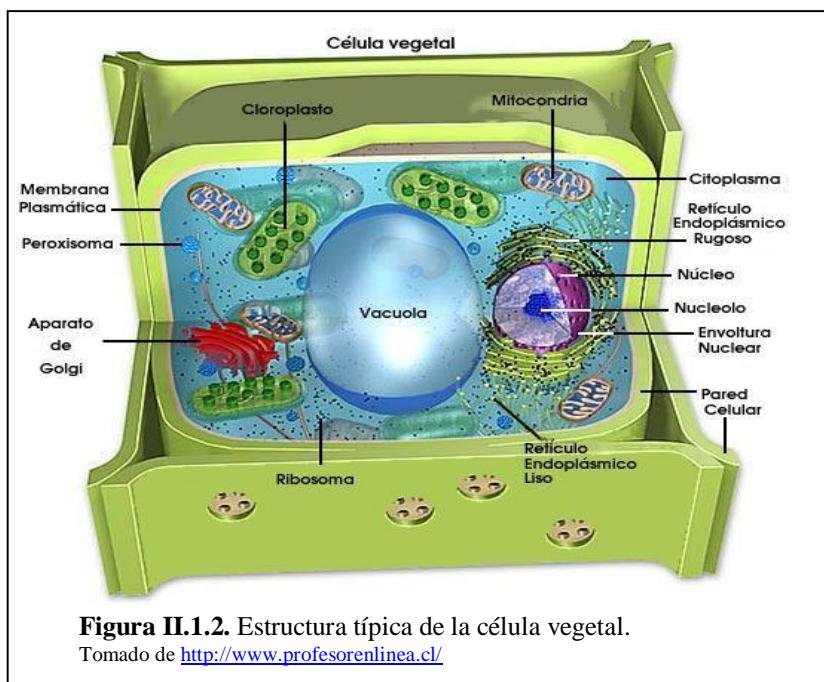
- Presentar envoltura nuclear que delimita a la región nuclear (núcleo) del citoplasma y permite mediante los poros presentes en esta envoltura, el intercambio de sustancias como agua, iones, ARN y enzimas entre el núcleo y el citoplasma.
- Su citoplasma es complejo, dividido o compartimentado por un sistema de endomembranas.
- Las reacciones del metabolismo ocurren en los orgánulos y sistemas membranosos.
- El sistema de endomembranas está formado por el retículo endoplasmático liso y rugoso y el complejo de Golgi.
- Presenta orgánulos como: los lisosomas, las vacuolas, las mitocondrias, los cloroplastos en las células vegetales y los centriolos en las células animales.

Inicialmente se diferenciaron dos grandes grupos de células, que fueron denominadas con el nombre genérico de vegetal y animal, aunque actualmente se sabe que la primera aparece también en chromistas y hongos, a la vez que ambas se presentan entre los protistas.

Ambos tipos celulares presentan características comunes, por ejemplo:

- Son células eucariotas.
- Están formadas por tres estructuras básicas: el núcleo y el citoplasma delimitado por la membrana citoplasmática.
- Metabolizan y todas las reacciones metabólicas son catalizadas por enzimas específicas.
- Intercambian sustancias, energía e información con el medio extracelular.
- Poseen similar composición química.
- Presentan ADN como material genético.

- Se dividen y durante la división celular se transmite la información genética o hereditaria a las células resultantes, por lo que manifiestan el fenómeno de la herencia.
  - Presentan ribosomas que participan en la biosíntesis de proteínas.
  - Presentan envoltura nuclear que delimita a la región nuclear del citoplasma.
  - Su citoplasma es complejo, dividido o compartimentado por un sistema de endomembranas.
  - El sistema de endomembranas está formado por el retículo endoplasmático liso y rugoso y el complejo de Golgi.
  - Presenta orgánulos como: los lisosomas, las vacuolas y las mitocondrias.
  - Al formar tejidos, desarrollaron una mayor complejidad estructural y especialización funcional.
- Sin embargo, presentan determinadas diferencias que las distinguen. Así, la célula eucariota vegetal (véase figura 2.1.2):
- Presenta pared celular, una estructura rígida, más o menos gruesa, situada por fuera de la membrana citoplasmática, que le sirve de soporte y sostén a la célula y mantiene la presión osmótica interna del citoplasma.



- Posee plastidios que almacenan pigmentos, particularmente cloroplastos, constituidos por los tilacoides (en cuyas membranas se encuentra la clorofila) y el estroma. En ellos ocurre el proceso de fotosíntesis.

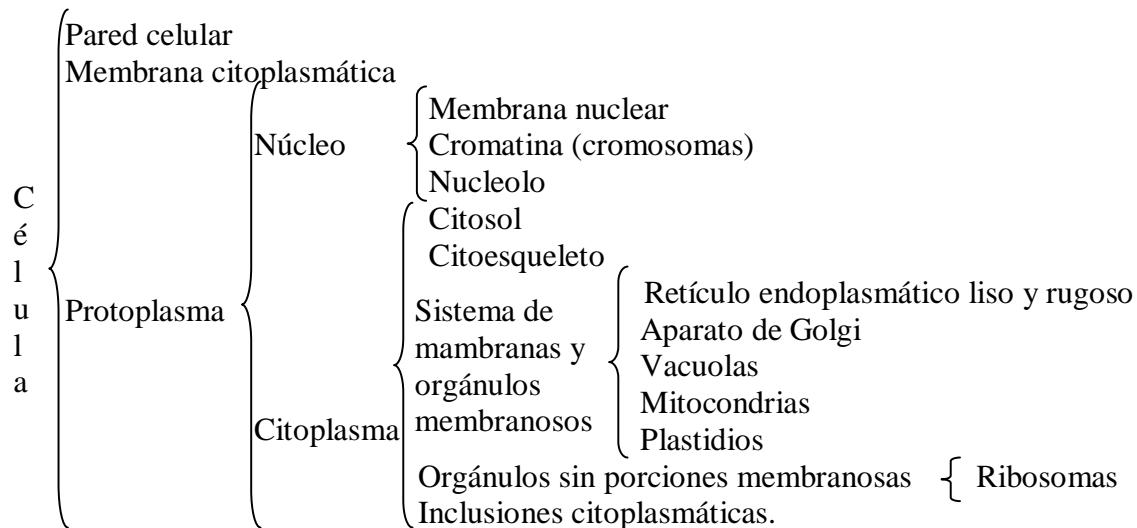
- Tiene nutrición autótrofa.
- Sus vacuolas son grandes, almacenan agua y otras sustancias, por lo que intervienen en el volumen y tamaño celular.

- No presenta centriolos.

Las plantas son organismos multicelulares formados por

millones de células con funciones especializadas. Sin embargo, todas las células vegetales poseen una organización común: tienen un núcleo, un citoplasma y organelos; los cuales se encuentran rodeados por una membrana que establece sus límites, así como una pared celular que rodea el protoplasto (núcleo + citoplasma con sus inclusiones).

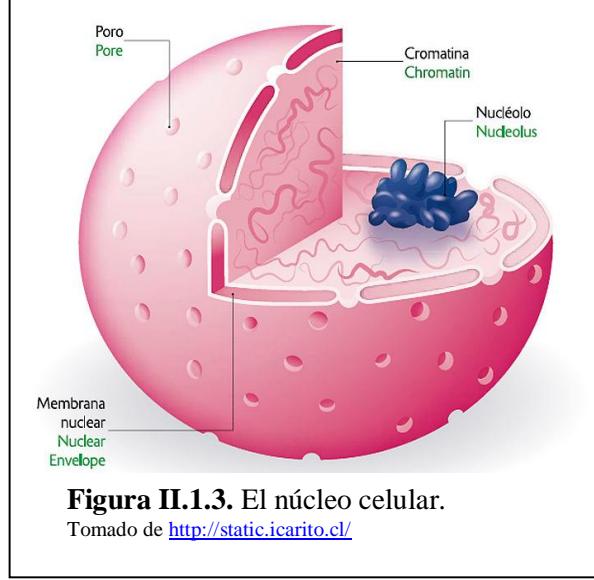
Estructura de la célula vegetal:



Cada una de las células vegetales es, al menos en parte, autosuficiente, y está aislada de sus vecinas por una membrana citoplasmática y por una pared celular. Membrana y pared celular garantizan a las células la realización de sus funciones; al mismo tiempo, unas conexiones citoplasmáticas llamadas plasmodesmos mantienen la comunicación con las células contiguas.

El contenido del protoplasto, se divide en citoplasma y núcleo; así mismo se encuentran sustancias ergásticas (producida por el propio protoplasto). Todas las células eucarióticas, al menos cuando jóvenes, poseen un núcleo; el cual puede desaparecer en los tubos cribosos y en otras células vegetales, en la medida que maduran. El protoplasto se encuentra ausente en los elementos xilemáticos maduros (vasos y traqueidas). La presencia de vacuolas y sustancias ergásticas, es una característica de las células de hongos y de las plantas.

El núcleo (véase Figura II.1.3) es el organelo celular más notable, tiene forma esférica o globular, con un diámetro de 5 a 15 micras. Es el centro de control de la célula; sin embargo no es un orgánulo independiente, ya que debe obtener sus proteínas del citoplasma. El núcleo contiene la mayor cantidad de ADN, al que se le da el nombre de genoma, está rodeado por una envoltura nuclear, compuesta de dos membranas, que se fusionan en algunos puntos formando poros nucleares, que permiten la comunicación del interior del núcleo con el

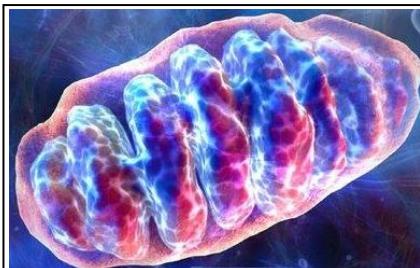


**Figura II.1.3.** El núcleo celular.  
Tomado de <http://static.icarito.cl/>

El citoplasma (plasma fundamental), tiene una consistencia viscosa y está compuesto de una mezcla heterogénea de proteínas (enzimas) y es el lugar donde ocurren importantes reacciones metabólicas, como la glucólisis. Debido a su naturaleza coloidal, el citoplasma sufre cambios de estado, puede pasar de sol (fluido) a gel (parecido a la gelatina). El citosol, es la matriz fluida en

la que los orgánulos se encuentran suspendidos, está organizado en una red tridimensional de proteínas fibrosas, llamadas citoesqueleto.

Los elementos del citoesqueleto son: los microtúbulos y los microfilamentos. Los microtúbulos son filamentos cilíndricos, huecos que tienen un diámetro externo de 25 nm y varias micras de longitud. Las paredes de los microtúbulos, están formadas por filamentos protéicos lineares o en espiral, de aproximadamente 5 nm de diámetro y estos están compuestos de 13 subunidades. En el centro de un microtúbulo se encuentra un lumen (área vacía); sin embargo, se pueden observar bastones o puntos.



**Figura. II.1.4.** Mitocondria, vista al microscopio electrónico.

Tomado de <http://soda.ustadistancia.edu.co/>

Los microtúbulos están compuestos por moléculas esféricas de una proteína llamada tubulina y pueden formarse o descomponerse rápidamente, a conveniencia, y se encuentran formando parte de estructuras celulares que facilitan el movimiento, como el huso mitótico y los flagelos.

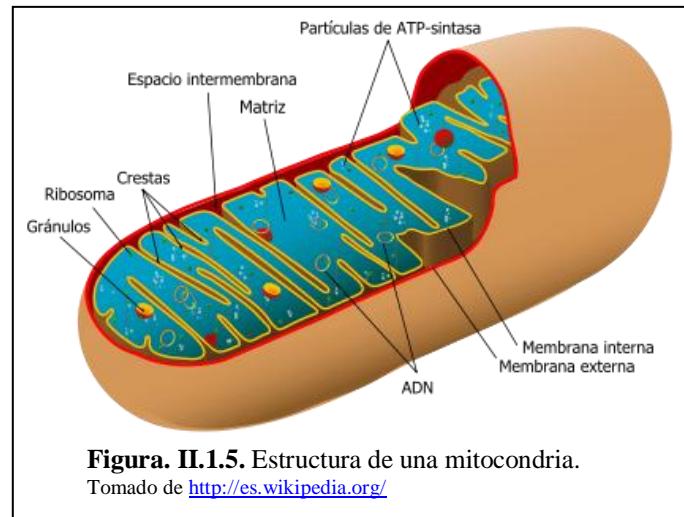
Entre los principales orgánulos se encuentran:

-Mitocondrias (véase figuras II.1.4; II.1.5 y II.1.6). Las células eucarióticas poseen orgánulos complejos, denominados mitocondrias. Observadas con el microscopio óptico, se ven como pequeñas esferas, bastones o filamentos,

que varían en forma y tamaño, comúnmente miden de 0,5 a 1,0 de diámetro y de 1,0 a 4,0 de longitud. Son más numerosas que los cloroplastos, pudiéndose encontrar hasta 1 000 por célula, pero varias algas, incluyendo *Chlorella* (Chlorellales, Chlorophyta), tienen una sola por célula. Constituyen los orgánulos responsables de la respiración aeróbica (que utiliza O<sub>2</sub>), un proceso en el cual un carbohidrato se oxida por completo en presencia de O<sub>2</sub>, convirtiéndose en CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O y energía almacenada en forma de ATP. Es uno de los dos orgánulos citoplasmáticos que contienen ADN, por lo que se cree que surgieron a partir de la entrada de una bacteria aerobia a vivir en simbiosis dentro de la célula.

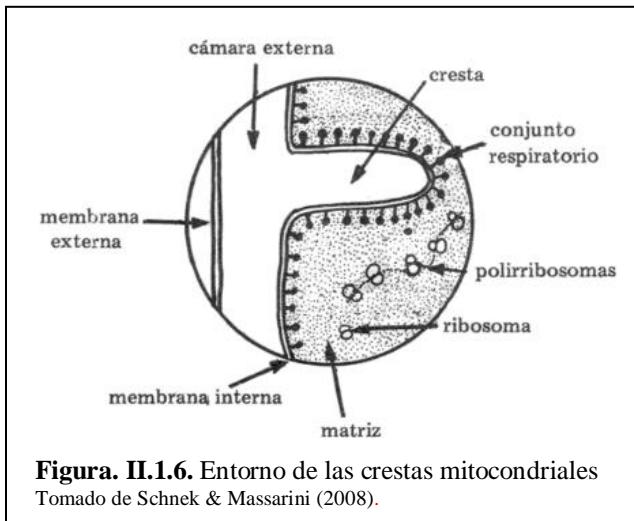
Las mitocondrias están rodeadas por dos membranas, una externa que es lisa y una interna que se pliega hacia adentro formando crestas. Dentro del espacio interno de la mitocondria entorno a las crestas, existe una solución densa (matriz o estroma) que contiene enzimas, coenzimas, agua, fosfatos y otras moléculas que intervienen en la respiración.

La membrana externa es permeable para la mayoría de las moléculas pequeñas, pero la interna sólo permite el paso de ciertas moléculas como el ácido pirúvico y ATP y restringe el paso de otras. Esta permeabilidad selectiva de la membrana interna, tiene una importancia crítica porque capacita a las mitocondrias para destinar la energía de la respiración en la producción de ATP.



**Figura. II.1.5.** Estructura de una mitocondria.

Tomado de <http://es.wikipedia.org/>



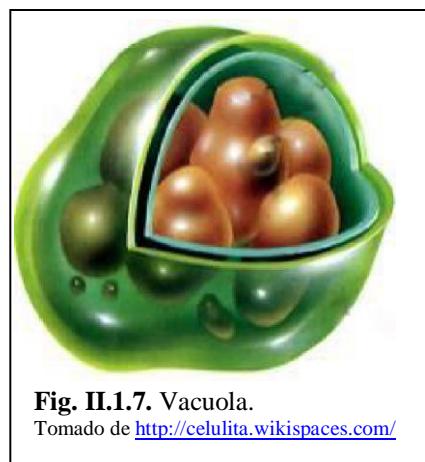
**Figura. II.1.6.** Entorno de las crestas mitocondriales  
Tomado de Schnek & Massarini (2008).

-Vacuolas (véase figura II.1.7). Son orgánulos característicos de las células vegetales, rodeados por una membrana denominada tonoplasto, que controla el transporte de solutos hacia adentro y hacia afuera de la vacuola; regulando el potencial hídrico de la célula a través de la ósmosis. La vacuola contiene iones inorgánicos, ácidos orgánicos, azúcares, enzimas, cristales de oxalato de calcio, y una variedad de metabolitos secundarios (alcaloides y taninos), que frecuentemente juegan un papel en la defensa de las plantas.

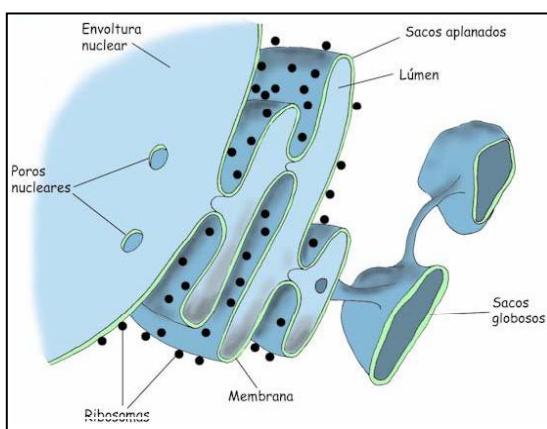
-El retículo endoplasmático (véase figura

II.1.8). Constituye un sistema multiramificado de sacos membranosos planos, denominados cisternas, que presentan la típica estructura de unidad de membrana. Es continuo con la membrana externa de la envoltura nuclear, a la que se une en las cercanías del núcleo. Puede tener ribosomas, que se encuentran unidos como lo hacen los botones a un pedazo de tela, y se conoce como retículo endoplasmático rugoso o puede carecer de estos últimos y se denomina como retículo endoplasmático liso

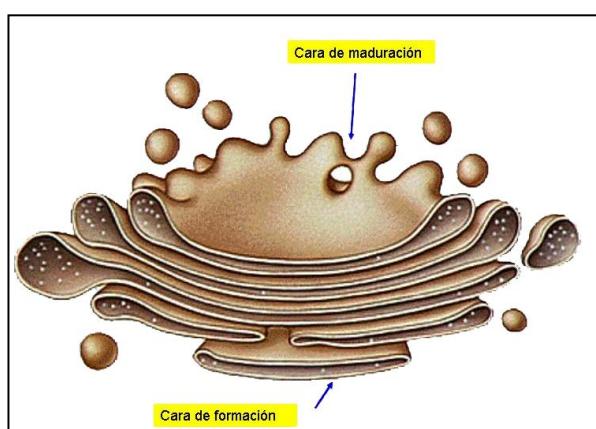
-Complejo de Golgi o aparato de Golgi (véase figura II.1.9), que está relacionado con el retículo endoplasmático. Este sistema de membranas está compuesto por conjuntos de sacos de Golgi, aplanados y llenos de fluido. Se observan



**Fig. II.1.7.** Vacuola.  
Tomado de <http://celulita.wikispaces.com/>



**Figura II.1.8.** Retículo endoplasmático.  
Tomado de <http://images.slideplayer.es/>



**Figura II.1.9.** Complejo de Golgi.  
Tomado de <http://web.educastur.princast.es/>

como membranas aplastadas, parecidas a una pila de monedas. En los extremos de estas membranas aplastadas o cisternas, se pueden observar vesículas que contienen las macromoléculas que se usan para la construcción de las membranas y la pared celular. Tanto los polisacáridos hemicelulosa y pectina, como la proteína de la pared celular (extensina) son

sintetizados y procesados en el interior de las vesículas de secreción del aparato de este orgánulo. Cada uno tiene 4 a 6 cisternas con una separación de 10 nm. El aparato de Golgi puede tener otras funciones, además de contribuir al crecimiento del citoplasma y el transporte de material a la pared celular, como es la de segregar mucílago en la parte externa de la punta de la raíz, que actúa como un lubricante que permite su movimiento entre las partículas del suelo. Es abundante también en muchas células secretoras. Los dictiosomas no son estructuras permanentes y en caso de necesidad, se forman de nuevo por el retículo endoplasmático.

## **II.2. La pared celular.**

En las plantas y otros grupos, las células presentan un sistema de cubiertas ubicadas, por la parte exterior de la membrana plasmática y conformada por sustancias (carbohidratos, fosfolípidos y proteínas) segregadas por la propia célula. Son depositadas en ese lugar para que cumpla funciones de protección y soporte mecánico, a la vez que permite el intercambio con el medio. Esta estructura recibe el nombre de pared celular y está presente también en las algas, los hongos y las bacterias.

Su composición química difiere radicalmente en cada uno de esos grupos. En las plantas y algas, está constituida por celulosa y glicoproteínas; en los hongos, por glicosamina y quitina; mientras que, en las bacterias, está hecha de peptidoglucano y, en el caso de arquea, lo que aparecen son compuestos péptidos, glúcidos y/o glicoproteicos.

La presencia de pared celular constituida por celulosa y glicoproteínas tipifica los organismos eucariotas autótrofos, que forma parte del objeto de estudio en la disciplina Botánica. Entre las plantas terrestres, las únicas células que carecen de ella son los gametos masculinos y a veces los gametos femeninos.

En las células vivas las paredes tienen un papel importante en actividades como: defensa contra bacterias u otros patógenos, la absorción, transpiración, traslocación de sustancias, secreción, reacciones de reconocimiento la germinación del tubo polínico entre otras (vease capítulo XII en el tomo II). Son persistentes y se preservan bien aún después de la muerte del organismo, por lo cual se pueden estudiar fácilmente en plantas secas y también en los fósiles. Se mantienen en estado funcional mientras vive el organismo, aún cuando la célula muere. Algunos tejidos como el súber o corcho están constituidos por células muertas y, aún así, desempeñan determinadas funciones gracias a las paredes celulares. En los árboles, la mayor parte de la madera y la corteza posee estas características.

Se encuentran formando químicamente a la pared celular tres componentes esenciales:

- Celulosa
- Hemicelulosa
- Sustancias pépticas

Las macromoléculas de celulosa en la pared celular, están formadas por unidades de glucosa (un azúcar de 6 carbonos), enlazadas covalentemente, por lo que adquieren una estructura en forma de cinta aplanada, que puede tener de 0,25 a 5 micras ( $\mu\text{m}$ ) de largo. Entre 40 a 70 de estas cadenas se mantienen unidas mediante enlaces de hidrógeno, entre los grupos OH de los residuos de glucosa, formando una estructura cristalina llamada microfibrilla, que tiene aproximadamente 3 nanómetros (nm) de diámetro.

La celulosa es muy estable químicamente e insoluble. Las microfibrillas tienen una alta fuerza tensional, que actúa reforzando la pared. Grupos de ellas se disponen como los alambres en un cable, formando estructuras más complejas denominadas macrofibrillas. Estas últimas son los elementos más importantes de la pared celular y se mantienen unidas gracias a la acción de otros componentes, como son las macromoléculas de hemicelulosa y pectina, las cuales pegan toda la estructura en capas de fibras.

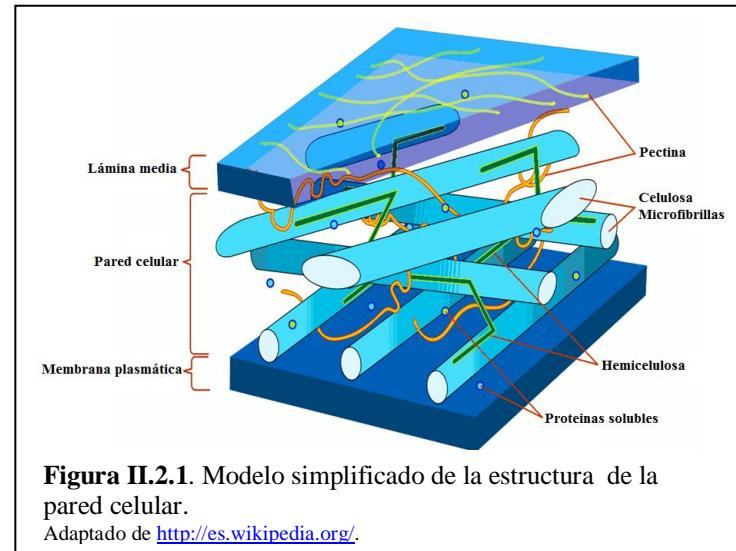
Las primeras microfibrillas que se depositan en la pared, forman una red con disposición transversal, pero cuando la presión de turgencia produce la extensión celular y la pared crece en área superficial, la otra capa de microfibrillas se deposita paralelamente al eje longitudinal de la célula (ver figura II.2.1). El efecto final es una apariencia entramada de varias capas. Este tipo de unión (1-4  $\beta$ ) entre las unidades de glucosa es lo que hace que la celulosa sea muy difícil de hidrolizar.

Solamente algunas bacterias, hongos y protozoos pueden degradarla, ya que tienen el sistema de enzimas necesario. Los herbívoros, rumiantes (las vacas, por ejemplo), e insectos como termitas y cucarachas la utilizan como fuente de energía, porque tienen en su tracto digestivo los microorganismos que sí pueden degradarla. Los vegetales que ingieren los seres humanos transitan por el tracto digestivo como fibra, sin sufrir modificaciones.

Además de las sustancias mencionadas, en la pared celular se puede encontrar otras de naturaleza química variada, que le confieren a las células propiedades específicas, por ejemplo:

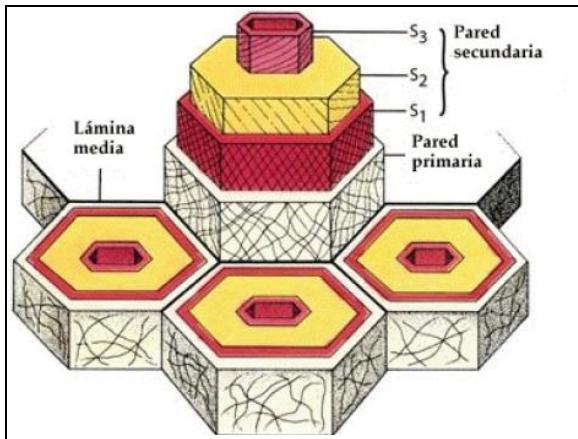
- **Lignina.** Abunda, por ejemplo, en células del xilema y del esclerénquima, que conforman la madera.
- **Suberinas.** Impregna las paredes del suber, para formar el corcho, con funciones de protección a la planta.
- **Cutina.** Aparece frecuentemente en células epidérmicas y le confiere a las plantas terrestres una protección adicional contra la desecación.
- **Ceras.** Se les encuentra también en células epidérmicas, donde constituyen una barrera para la entrada de bacterias y hongos.
- **Sales minerales.** Aparecen como incrustaciones también en las células epidérmicas.

De acuerdo a estos componentes que se adicionan a la pared celular las modificaciones que se producen se conocen con el nombre de lignificación, suberificación, cutinización, cerificación, y mineralización.



**Figura II.2.1.** Modelo simplificado de la estructura de la pared celular.

Adaptado de <http://es.wikipedia.org/>.



**Figura II.2.2.** Estructura de la pared celular.  
Tomado de Ávalos y Sánchez (2009).

Al observar la pared celular al microscopio se observan dos estructuras principales; la pared primaria y la pared secundaria (ver figura II.2.2). Se diferencian principalmente en la ordenación de las fibrillas de celulosa y en la proporción de sus componentes.

La pared primaria se encuentra en células jóvenes y áreas en activo crecimiento, por ser relativamente fina y flexible, en parte por la presencia de sustancias pépticas y por la disposición desordenada de las microfibrillas de celulosa. Las células que poseen este tipo de pared mantienen la capacidad de volver a dividirse por mitosis.

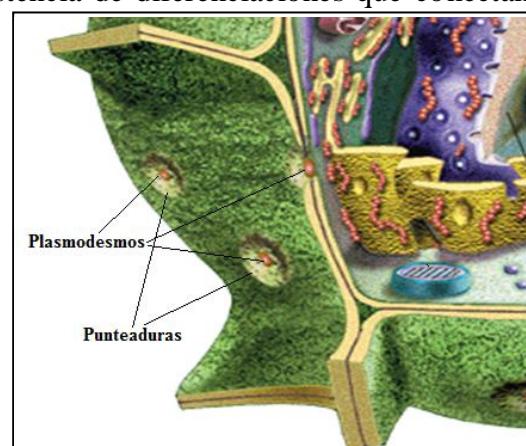
La pared secundaria aparece por dentro de la primaria. Se forma cuando se ha detenido su crecimiento y elongación y se le encuentra en células asociadas al sostén y conducción (el protoplasma de estas células generalmente muere en madurez). Se distinguen en ella tres capas: S1, S2, y S3 (formadas en ese orden de afuera hacia adentro), las cuales difieren en la orientación de las microfibrillas de celulosa, las que están organizadas siguiendo un patrón mucho más denso y complejo que en el caso de la primaria.

Por fuera de la pared primaria se encuentra la laminilla media, formada por sustancias pépticas, capa que mantiene unidas las células, aunque muy difícil de observar con microscopio óptico. Algunos tejidos, como el parénquima de algunos frutos, son particularmente ricos en sustancias pépticas que cementan las paredes primarias, a ambos lados de la lámina media. La jalea, tan utilizada en la repostería, está constituida por pectina que se extrae de frutos verdes, como el mango, por ejemplo.

A pesar de su resistencia y grosor, la pared celular es permeable tanto al agua como a las sustancias disueltas en ella. Esto es posible por la existencia de diferenciaciones que conectan entre sí las células y con el medio que las rodea. Estas son de dos tipos (ver figura II.2.3):

- 1- Punteaduras. Zonas delgadas de la pared, formadas por la lámina media y una pared primaria muy fina, que suelen situarse frente a otras similares en células vecinas.
- 2- Plasmodesmos. Conductos citoplasmáticos muy finos que comunican células vecinas, para lo cual atraviesan completamente las paredes celulares, por lo general a través de las punteaduras. La membrana plasmática de cada célula se continúa con la de su vecina gracias a los plasmodesmos.

La pared celular se desarrolla inmediatamente después de la división celular. Se forma primero la placa celular y se acumulan vesículas del retículo

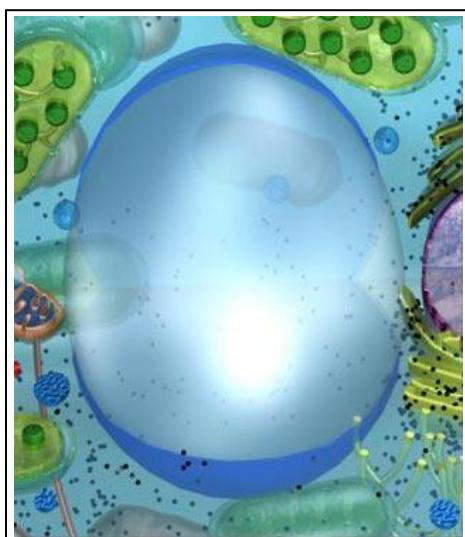


**Figura II.2.3.** Diferenciaciones en la pared que permiten la conectividad celular.

Tomado de \*\*\*\*

endoplasmático, que al unirse a las fibras del huso forman el fragmoplasto. Estas a su vez comienzan a unirse desde el interior de la célula hacia la periferia o los extremos, hasta dar lugar a la lámina media. Allí comienza a depositarse calcio y magnesio producidos por el complejo de Golgi. Por su parte, la celulosa sintetizada endógenamente, se va acumulando entre la membrana plasmática y la lámina media, formando diferentes capas.

El crecimiento de la pared celular está determinado por la incorporación de nuevas moléculas de celulosa en capas concéntricas o en diferentes áreas de la estructura que se va reconstruyendo. En este proceso juegan un papel determinante las auxinas, ya que intervienen en la síntesis de celulosa aumentando la plasticidad parietal, al hidrolizar algunos enlaces débiles entre las miofibrillas, a la vez que aumentan la absorción del agua por la célula, contribuyendo por esta vía a la extensibilidad de la pared celular.



**Figura II.3.1.** Vacuola.  
Tomado de <http://web.educastur.princast.es/>

Las funciones que cumple la pared celular son las siguientes:

- Protección de la parte viva.
- Absorción de alimentos.
- Sirve como soporte mecánico o esqueleto de la planta.
- Permite un intercambio entre las células y su entorno (aunque este se encuentra limitado por las porosidades de las paredes celulares).

### II.3. Vacuolas.

Una vacuola (ver figura II.3.1) es un orgánulo celular presente en plantas y en algunas células protistas eucariotas. Las vacuolas son compartimentos cerrados limitados por membrana plasmática que contienen diferentes fluidos, como agua o enzimas, aunque en algunos casos puede contener sólidos. La mayoría de las

vacuolas se forman por la fusión de múltiples vesículas membranosas. El orgánulo no posee una forma definida, su estructura varía según las necesidades de la célula.

Las vacuolas que se encuentran en las células vegetales son regiones rodeadas de una membrana (tonoplasto o membrana vacuolar) y llenas de un líquido muy particular llamado jugo celular.

La célula vegetal inmadura contiene una gran cantidad de vacuolas pequeñas que aumentan de tamaño y se van fusionando entre sí, a medida en que la célula va creciendo. En la célula madura, el 90 % de su volumen puede estar ocupado por una vacuola, con el citoplasma reducido a una capa muy estrecha apretada contra la pared celular.

Desde hace mucho tiempo se considera que las vacuolas se forman del retículo endoplasmático. Cuando se evidenció que eran muy parecidas a los lisosomas de las células animales se llegó a la conclusión de que las vacuolas de por lo menos algunas células vegetales tenían un origen similar al de los lisosomas animales.

La formación de los lisosomas está asociada a una región del citoplasma muy especializada, formada por el complejo de Golgi, el retículo endoplasmático y los lisosomas. Esta asociación de

membranas se ha encontrado también en algunas células vegetales, por lo que el origen de las vacuolas podría ser el mismo que el de los lisosomas animales.

El contenido de las vacuolas es el jugo vacuolar y está constituido por agua y una variedad de compuestos orgánicos e inorgánicos como:

- Iones diversos.
- Hidrolasas ácidas como la fosfatasa ácida.
- Sustancias de reserva como azúcares (sacarosa), aminoácidos, proteínas y de desecho, como cristales, taninos y sales captadas en exceso por las plantas.
- Venenos (alcaloides y determinados glucósidos) que sirven a la planta de defensa contra los herbívoros.
- Ácido málico en plantas CAM.
- Pigmentos hidrosolubles como antocianas (rojo, violeta, azul), que dan su color característico a muchos órganos: coloración otoñal del follaje, pétalos, frutas, hojas pardo-rojizas como repollo, raíces como la de la remolacha azucarera. Las betacianinas dan colores rojizos a las flores y sirven para atraer a los insectos polinizadores y también como protectores frente a la radiación.

El incremento del tamaño de la vacuola da como resultado también el incremento de la célula. Una consecuencia de esta estrategia es el desarrollo de una presión de turgencia, que permite mantener a la célula hidratada, y el mantenimiento de la rigidez del tejido, una de las principales funciones de las vacuolas y del tonoplasto.

Otras de las funciones es la de la desintegración de macromoléculas y el reciclaje de sus componentes dentro de la célula. Todos los orgánulos celulares, ribosomas, mitocondrias y plastidios pueden ser depositados y degradados en las vacuolas. Debido a su gran actividad digestiva, son comparadas a los orgánulos de las células animales denominados lisosomas.

También aislan del resto del citoplasma productos secundarios tóxicos del metabolismo, como la nicotina (un alcaloide).

Al igual que los lisosomas, las vacuolas tienen un pH ácido, que se mantiene por la acción de la bomba de protones y una proteína canal de Cl en la membrana de la vacuola, y contienen una batería de enzimas degradativas. En las algas verdes y en muchos microorganismos como las levaduras se encuentran orgánulos de almacenamiento similares.

Debido al transporte activo y retención de ciertos iones por parte del tonoplasto, los iones se pueden acumular en el líquido vacuolar en concentraciones muy superiores a las del citoplasma exterior. A veces la concentración de un determinado material es suficientemente grande como para formar cristales, por ejemplo, de oxalato de calcio, que pueden adoptar distintas formas: drusa, con forma de estrellas, y rafidios, con forma de agujas. Algunas vacuolas son ácidas, como por ejemplo la de los cítricos.

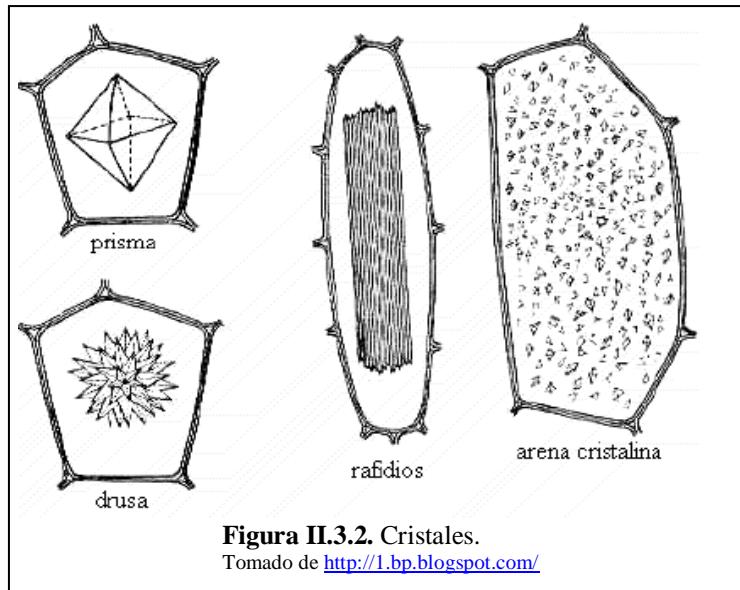
Al igual que la mayoría de las membranas celulares, la membrana de la vacuola es permeable al agua pero poco permeable a las pequeñas moléculas que almacena. Su membrana contiene sistemas de transporte activo que bombean iones al interior. De este modo, la concentración de solutos es mucho mayor en el interior de la vacuola que en el citosol o los fluidos extracelulares

y el agua tiende a desplazarse por flujo osmótico hacia el interior de la vacuola. Este ingreso de agua en la célula desde la pared (vía citosol) produce la expansión de la vacuola, lo que crea presión hidrostática o turgencia dentro de la célula.

Esta presión se contrarresta con la resistencia mecánica de la pared celular.

La mayoría de las células vegetales tiene una turgencia de 5-20 atmósferas (atm); sus paredes celulares deben tener resistencia suficiente para resistir contra esa presión en forma controlada. La presión ejercida por turgencia en la vacuola no sólo suministra apoyo mecánico a los tejidos blandos de una planta, sino que también proporciona la fuerza necesaria para estirar la pared celular y permitir que las células vegetales aumenten de volumen.

A diferencia de las células animales, las células vegetales se alargan con gran rapidez, a velocidades de 20-75  $\mu\text{m}/\text{h}$ . Esta elongación, que suele acompañar el crecimiento de la planta, tiene lugar cuando un segmento bastante elástico de la pared celular se estira por la presión creada por el agua captada por la vacuola.



**Figura II.3.2.** Cristales.

Tomado de <http://1.bp.blogspot.com/>

El crecimiento celular puede tener lugar sin que aumente de tamaño el citosol. Para poder alargarse, las células con paredes primarias se deben tornar más laxas debido a la acción de unas proteínas de la pared, las elastinas. Sobre éstas proteínas actúan las auxinas (hormonas vegetales), que permiten la expansión de la pared en una dirección particular cuando la turgencia celular producida por la vacuola produce presión hacia el exterior celular. El aumento del volumen celular sólo se debe a la expansión de la vacuola por captación de agua.

La hipótesis que explica el alargamiento celular es la hipótesis del crecimiento ácido, según la cual, las auxinas estimulan el bombeo de protones en el extremo “en crecimiento” de la membrana celular. En consecuencia, el pH de la pared celular en esa región disminuye de su valor normal (7,0) hasta 4,5. Este pH bajo activa una clase de proteínas de la pared, las expansinas, que alteran los puentes de hidrógeno entre las microfibrillas de celulosa y tornan más laxa la estructura laminada de la pared celular. Así, debido a la menor rigidez de la pared, la célula se puede elongar.

En el microscopio fotónico no se puede divisar su membrana (tonoplasto), pero se deduce su ubicación porque se pueden ver las cristalizaciones (drusas y rafidios) de algunas sustancias que componen el jugo celular.

Los cristales (ver figuras II.3.2 y II.3.3) se forman generalmente en las vacuolas, y se les considera como productos de excreción, aunque se ha comprobado que en ciertos casos el calcio es reutilizado. Son muy variados en forma, composición y tamaño.

La formación de cristales está controlada por las células, frecuentemente con núcleos poliploides, citoplasma rico en vesículas, plastidios pequeños. La cristalización está asociada con algún tipo de sistema de membranas: se forman complejos membranosos en el interior de la vacuola, que luego originan las cámaras en las que se desarrollan los cristales. También pueden formarse en vesículas derivadas de los dictiosomas o del retículo endoplasmático o producidas por invaginación de la membrana plasmática.

Se presentan como oxalato cálcico (muy abundante), carbonato cálcico o malato cálcico (más raros).

La presencia o ausencia y la forma de los mismos son caracteres taxonómicos importantes.

En las plantas no se localizan al azar sino en lugares concretos: hipodermis, haces vasculares.

Oxalato de Calcio: es el componente más común de los cristales vegetales, y resulta de la acumulación intracelular de calcio. Los cristales tienen forma de arena cristalina, de agujas en los rafidios, columnas en los estiloides (*Eichhornia crassipes*), prismática en los cristales prismáticos simples o compuestos: las drusas.

Las drusas tienen numerosas caras y puntas muy agudas. Normalmente hay una por célula y tienen entre 5-10 nm de diámetro.

Los rafidios son muy finos, largos y afilados y se presentan agrupados en gran número formando un haz dentro de la célula. Tienden a hacer los tejidos no palatables a los herbívoros. Los estiloides son más raros, tienen la misma forma que los rafidios pero se encuentran aislados o en parejas dentro de la célula. Son muy grandes y casi siempre deforman a la célula que los contiene.

El aspecto y la localización de los cristales pueden tener importancia taxonómica. En *Nymphaea* las astroesclereidas foliares presentan cristales prismáticos entre las paredes primarias y secundarias. En las cámaras de aire del tallo de *Myriophyllum* hay cristales que aparentemente son extracelulares, pero con el microscopio electrónico de barrido se ve que inicialmente están rodeados por la pared celular.

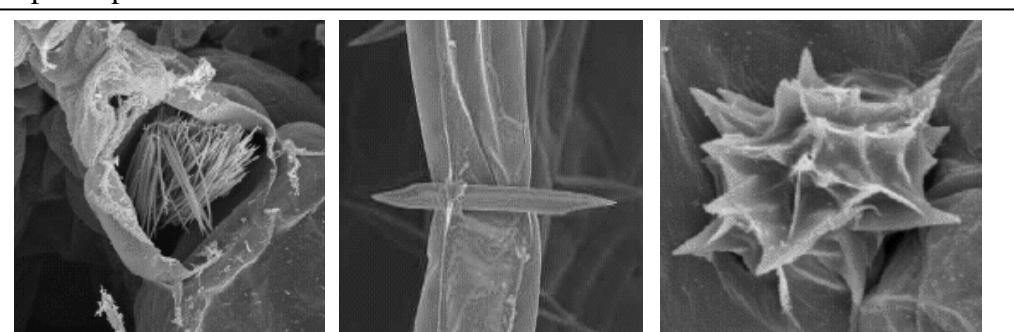


Figura II.3.3. Fotos de cristales vistos al microscopio electrónico. A- Rafidio en *Eichhornia* (Pontederiaceae). B- Estiloido en *Eichhornia*. C- Drusa en *Myriophyllum* (Halorogaceae). Tomado de <http://l.bp.blogspot.com/>

Carbonato de calcio: no son comunes en las plantas superiores. Generalmente están asociados con las paredes celulares formando cistolitos, dentro de células especiales, los litocistoso “células

roca" y sobre un pedúnculo celulósico silicificado, por ejemplo el presente en células de hoja de *Ficus* sp.

Un litocisto puede contener uno o varios cistolitos. La forma del cristal tiene valor taxonómico. Se desarrollan normalmente en células epidérmicas. El carbonato cálcico puede aparecer también como incrustaciones en la pared celular: calcificación.

Dióxido de silicio: son muy comunes en ciertas células de la epidermis de monocotiledóneas formando cuerpos de sílice (en Ciperáceas y Poaceae) y estégmato (en otras familias de plantas). Tienen formas muy precisas (sombrero, rectangulares, arenosa, cónicas, o amorfas) y se localizan en lugares concretos. En las gramíneas se presentan en las llamadas células silílicas donde se forman cuerpos de sílice de forma característica generalmente amorfas, no angulares. La sílice suele depositarse en la pared celular (silificación).

#### **II.4. Los plastidios.**

Como ya se ha dicho en epígrafes anteriores, los plastos, plástidos o plastidios, son orgánulos celulares eucarióticos, propios de las plantas, protistas y cromistas. Su función principal es la producción y almacenamiento de importantes compuestos químicos usados por la célula. Así, juegan un papel importante en procesos como la fotosíntesis, la síntesis de lípidos y aminoácidos, determinando el color de frutas y flores, entre otras funciones.

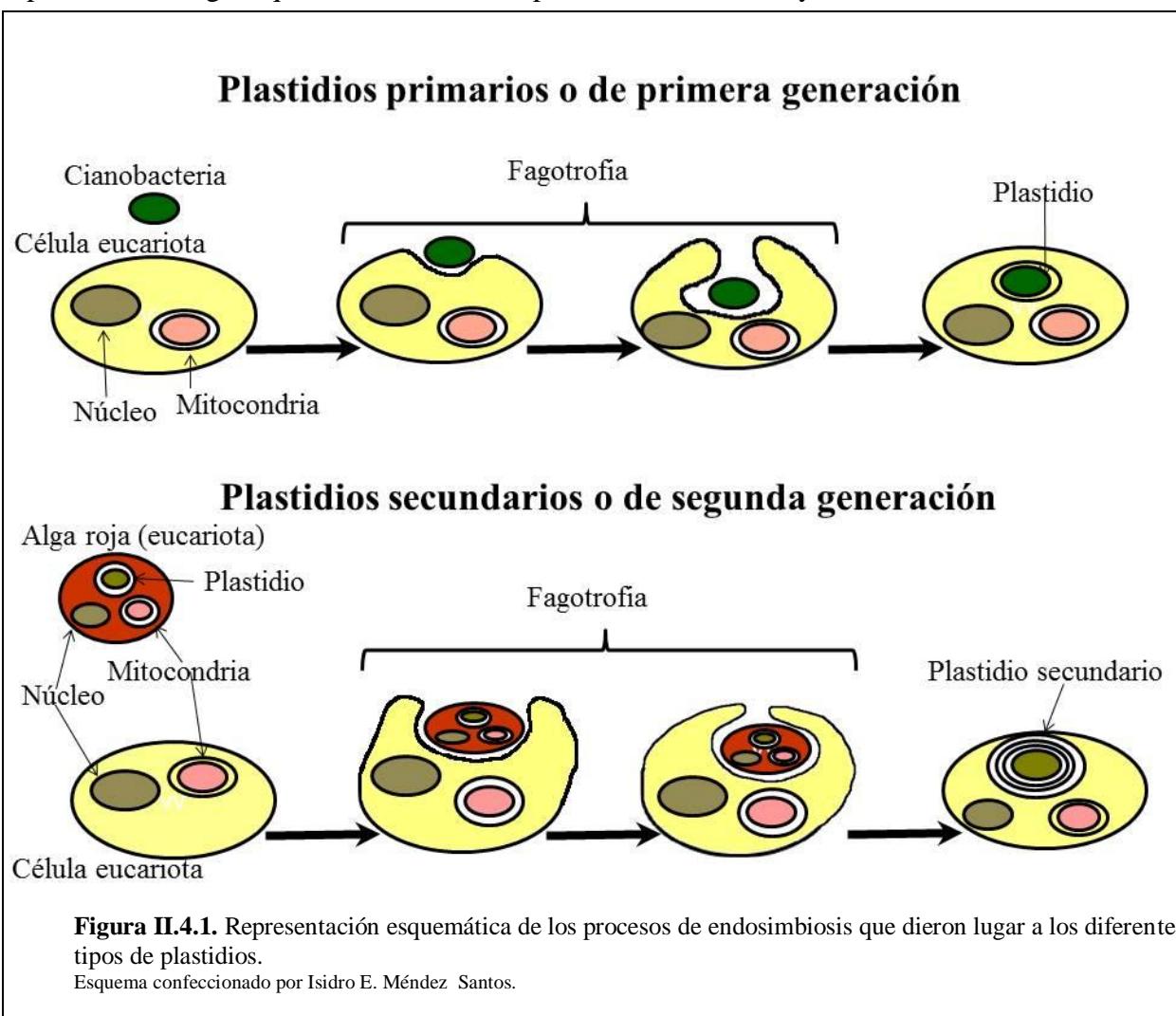
Se considera actualmente que los plastidios surgieron, en el transcurso de la evolución, a consecuencia de procesos sucesivos de endosimbiosis (véase cuadro texto con información adicional al respecto en páginas anteriores). Según los partidarios de esta teoría, existen plastidios de primera y segunda generación. Los denominados plastos primarios, derivan directamente de la simbiosis de una cianobacteria dentro de un organismo unicelular eucariota (ver figura II.4.1) y dieron lugar a los que se encuentran actualmente en numerosos protistas, las algas rojas, las algas verdes y las plantas. La versión más primitiva de este orgánulo puede verse todavía en las cianelas (cloroplastos que retienen características típicas de las cianobacterias, pues conservan restos de la pared que distingue a estas últimas), de los glaucocistófitos (algas unicelulares de agua dulce). Los plastos secundarios, por su parte, derivan de algas eucarióticas unicelulares que fueron asimiladas por otros eucariontes, en procesos de endosimbiosis similares a los descritos anteriormente (ver figura II.4.1).

Tales eventos han ocurrido repetidamente y no siempre se produjeron de la misma forma, lo cual ha traído como consecuencia que exista una gran diversidad de plastidios en determinados grupos de algas. En estos casos, el simbionte fue, por lo general un alga roja, aunque raramente pudo ser también un alga verde, como sucede, por ejemplo, en *Chlorarachniophyta*, grupo de algas verdes marinas, con forma semejante a las amebas, capaces de ingerir bacterias y protistas mediante emisiones citoplasmáticas, pero que son, además, autótrofas y poseen plastidios que clasifican claramente como de segunda generación. A veces se conserva en ellos y puede ser apreciado, el núcleo eucariótico del simbionte, al que se llama nucleomorfo (ver figura II.4.2).

Estos plastos de origen secundario suelen tener envolturas complejas con tres o más membranas, una de ellas derivada de la membrana plasmática del simbionte y, a veces, con un recubrimiento del retículo endoplasmático. Los plastos de las algas pardas, las diatomeas, y otros grupos relacionados, adquiridos de un alga roja, poseen estas características, criterio fundamental que se esgrime para agruparlas en un reino independiente (Chromista).

En resumen, existen dos tipos de plastidios claramente diferenciados, según la estructura de sus membranas: los primarios o de primera generación, con doble membrana, que se encuentran en diferentes grupos de protistas, algas rojas, algas verdes y plantas; y plastos secundarios o de segunda generación, más complejos, generalmente con cuatro membranas, típicos de Chromista (algas pardas, las diatomeas, pirrofitos, falsos hongos, falsos protozoos y otros grupos relacionados).

Los plastos de los diversos grupos eucarióticos son notablemente dispares. En las plantas se presentan como orgánulos relativamente grandes, de forma elipsoidal, y generalmente numerosos. En protistas, por su parte, son a menudo estructuras singulares, que se extienden más o menos extensamente por el citoplasma. Se encuentran limitados, como se ha dicho, por dos membranas estructuralmente distintas. A menudo están coloreados por pigmentos de carácter liposoluble. Al igual que las mitocondrias, poseen ADN circular y desnudo.



## Sobre el origen de los plastidios

El origen de los plastidios hay que buscarlo en el proceso de eucariogénesis, o sea, en los progresos evolutivos que condujeron a la aparición de la célula eucariota. Por tanto, el surgimiento de estos orgánulos se produjo en el contexto en que también aparecieron el núcleo y la mitocondria, entre otras estructuras. A lo largo de la historia de la Biología, múltiples explicaciones se han dado al respecto, pero en la actualidad son dos las que reciben mayor atención de la comunidad científica internacional: la teoría simbiogénica y la hipótesis fagotrófica.

La teoría simbiogénica describe la aparición de las células eucariotas como resultado de la sucesiva incorporación de diferentes bacterias de vida libre (procariotas). Aunque sus primeros antecedentes datan de finales del siglo XIX y principios del XX, la teoría como tal fue expuesta por primera vez por la bióloga estadounidense Lynn Margulis, a partir de 1967 y ha sido enriquecida posteriormente por otros investigadores. Explica, entre otras cosas, el surgimiento de las mitocondrias y de los plastidios.

Según esta teoría, las mitocondrias y los cloroplastos fueron originalmente bacterias libres que invadieron a otros microorganismos, tomaron residencia permanente en su interior y terminaron estableciendo con ellos una simbiosis de larga duración, que llegó a convertirse en permanente. El nuevo organismo resultante pudo evolucionar a nuevas formas de vida más complejas, con cualidades que van más allá de lo que se puede explicar por la simple suma de las partes incorporadas (resultados sinérgicos), gracias a lo cual los eucariontes pudieron respirar oxígeno y obtener energía metabólicamente utilizable a partir de la que procede del Sol.

La hipótesis fagotrófica, por su parte, postula que el origen de la célula eucariota (y por tanto también de los plastidios), se produjo gracias a la capacidad que tienen las bacterias de ingerir presas (fagotrofia) y al desarrollo de endomembranas. Por esta vía, algunas células ingeridas escaparon a la digestión gracias a que desde un inicio quedaron aisladas dentro en una invaginación de la membrana citoplasmática del hospedero, lo que les permitió a alguna de ellas llegar a convertirse finalmente en endosimbiontes. Los postulados de esta concepción han sido sistematizados de manera coherente por el zoólogo anglo – canadiense Tom Cavalier - Smith a partir del año 2002.

Aunque algunos investigadores han tratado de explicar también el origen del núcleo como resultado de una proceso simbiogénico, lo más probable parece ser que la membrana nuclear haya surgido como resultado de una reacción de la célula tendiente a proteger su propio material genético ante la invasión de genomas extraños, lo cual puede haber ocurrido mediante invaginaciones endoplasmáticas. Lo cierto es que haber alcanzado la delimitación nuclear adquirió una enorme significación para el proceso evolutivo, pues creó las condiciones para que apareciera la meiosis (división reduccional) y, como complemento, la fecundación (reproducción sexual), gracias a lo cual, en cada ciclo ontogenético aparece un nuevo genotipo (resultado de la recombinación genética), que interactúa con el ambiente.

Según estas teorías, la aparición de los plastidios debió producirse gracias a la fagotrofia de una bacteria fotosintética (cianobacteria), por parte de otra que ya había adquirido con anterioridad la mitocondria, mediante procesos similares (en consecuencia, aerobia), por lo que serían entonces resultado de, al menos, una segunda incorporación simbiogénica. El nuevo endosimbionte terminó aportando al nuevo organismo su capacidad para fotosintetizar, o sea, para obtener energía metabólicamente utilizable a partir de la que procede del Sol. La doble membrana que los caracteriza tendría, de esta forma, una explicación lógica, pues la más externa procedería de la invaginación de la membrana citoplasmática con que el hospedero aisló a la célula ingerida, mientras que la más interna derivaría de la membrana plasmática original de la cianobacteria fagocitada.

Estos procesos ocurrieron repetidamente y no siempre la célula ingerida fue un procarionte cianobacteriano. En algunos casos lo que resultó fagocitado fue un alga roja, que ya había adquirido el cloroplasto por la vía descrita en el párrafo anterior, la cual, al convertirse en endosimbionte, aportó un plastidio de segunda generación caracterizado por la presencia de cuatro membranas (la de la cianobacteria, la de la invaginación con que del hospedero aisló a la primera célula ingerida, la del propio hospedero original -alga roja- y la de la invaginación con que el nuevo hospedero aisló a la segunda célula fagocitada).

Los postulados de la teoría simbiogénica y la hipótesis fagotrófica tienen a su favor, entre otros, los argumentos siguientes: Tanto la mitocondria como los plastidios son los únicos orgánulos citoplasmáticos que contienen ADN y está demostrado que el del cloroplasto es mucho más parecido al de una cianobacteria que al del núcleo de la propia célula. El tamaño de ambos es similar al de las bacterias y su división ocurre por fisión binaria, como en los procariotas, y no por mitosis, como lo hacen los eucariotas. Se ha comprobado que los plastidios pueden ser destruidos (sin que sea posible su regeneración), por ciertos productos químicos o la ausencia prolongada de luz, sin que el resto de la célula se vea afectada. Los tilacoides de los cloroplastos son similares a determinados sistemas de endomembranas presentes en cianobacterias.

Para entender mejor la teoría y la hipótesis de referencia, merecen ser analizadas también determinadas evidencias que algunos autores esgrimen como pruebas en contra de sus postulados (por razones de espacio no es posible discutirlas aquí) y, a la vez, consultar las explicaciones que ofrecen sus defensores con respecto a las transformaciones que debieron ocurrir en la rígida pared de las bacterias para que se hiciera posible su capacidad para fagocitar y la necesidad de que, en tales condiciones, apareciera un citoesqueleto, entre otros aspectos.

Condensado por Isidro E. Méndez Santos, de <http://es.wikipedia.org/>

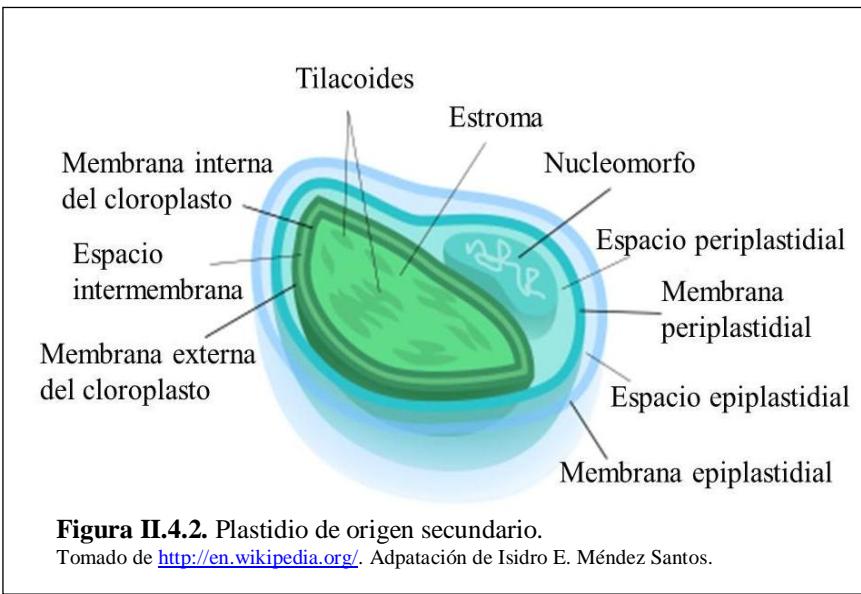
Como ya se ha dicho, en los plastidios existe ADN, denominado en este caso, ADN plastidial. Se diferencia del ADN nuclear por la relación entre las bases y su grosor. Se presenta a modo de un filamento doble y circular, que se replica por una ADN-plastidial-polimerasa específica. También existe una enzima particular para la transcripción. Una parte de las proteínas del plasto se sintetiza a partir del ADN-plastidial, mientras que la otra parte, del ADN nuclear. Sus genes forman el plastoma, mientras que el conjunto de plastos de una célula se llama plastidoma. También cuentan con ribosomas, más pequeños que los del citoplasma y parecidos a los de los procariotas.

En la reproducción sexual de los organismos, los plastidios se transmiten mediante los gametos, en muchos casos solamente a través del gameto femenino, razón por la cual se dice que se perpetúan por herencia materna (véase cuadro texto con información adicional al respecto). Asexualmente se multiplican por bipartición y crecen junto con las células meristemáticas. Al ocurrir la mitosis, aquellos que quedan en cada una de las células hijas, experimentan durante el proceso de diferenciación, sucesivas divisiones hasta completar el número que se necesita para la función que desempeña el tejido del cual forman parte.

En la ontogenia de un plastidio se diferencian varias etapas. Recién concluida la bipartición, todavía indiferenciados, reciben el nombre de proplastidios. Ocurre después un proceso de diferenciación, durante el cual, mediante invaginaciones de la membrana, adquieren una gran superficie interna, en la cual los pigmentos fotosintetizadores se van situando de forma ordenada. Sobreviene después un momento de maduración, en la cual alcanzan un estado funcional óptimo. En condiciones de oscuridad se pueden transformar en estructuras cristalinas llamadas etioplastos, los cuales, en caso de quedar expuestos nuevamente a la luz, logran recuperar su condición fotosintéticamente activa. Finalmente, los que están dañados o que están ya en un estado senil, presentan a menudo en su interior gotas de lípidos, conocidas con el nombre de plastoglóbulos.

Durante la etapa de madurez, en dependencia de las sustancias almacenadas en su interior, los plastidios se distinguen como: cloroplastos (de color verde, que contienen clorofila), cromoplastos (amarillos, ricos en caroteno) o leucoplastos (incoloros). Estos últimos reciben el nombre de: amiloplastos, si acumulan almidón (abundantes en tejidos de almacenamiento); elaioplastos, si son grasas los productos recogidos en ellos o proteinoplastos, si se trata de proteínas lo que se encuentra allí.

Los cloroplastos son los órganulos celulares que en los organismos eucariontes fotosintetizadores se ocupan de la fotosíntesis. Los cromoplastos sintetizan y almacenan los pigmentos que determinan el color rojo (carotenos) o amarillo (xantofillas) que aparece en algunas frutas, hortalizas y flores. Por ejemplo, el tomate y las zanahorias contienen muchos pigmentos carotinoides. Los leucoplastos, por su parte, se localizan en las células de órganos no expuestos a la luz, tales como raíces, tubérculos, semillas y órganos que almacenan almidón.

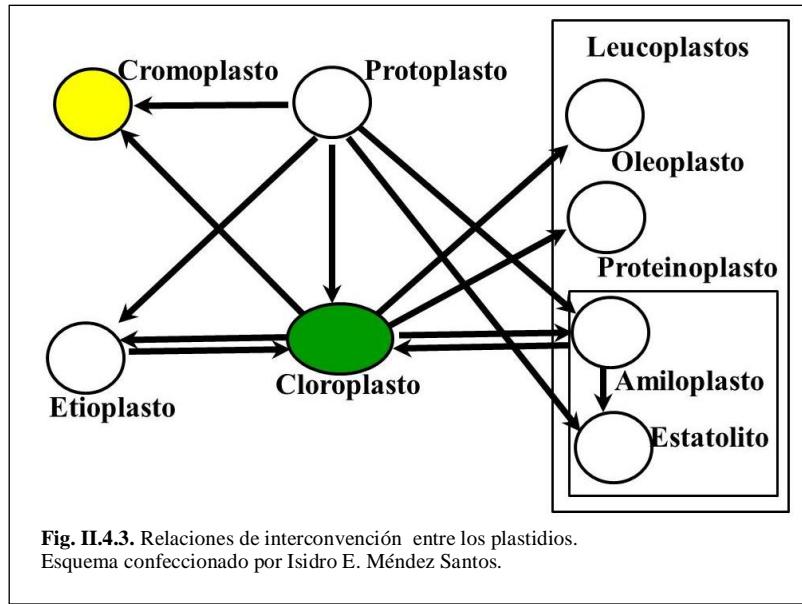


**Figura II.4.2.** Plastido de origen secundario.

Tomado de <http://en.wikipedia.org/>. Adpatación de Isidro E. Méndez Santos.

(orgánulos suficientemente grandes como para moverse dentro del citoplasma por acción de la gravedad, que pueden contener cristales o almidón), mientras que, si permanecen en la oscuridad, pueden convertirse en etioplastos, hasta tanto se revierta dicha situación. Los cloroplastos, por su parte, pueden reconvertirse en cromoplastos, oleoplastos, proteinoplastos, amiloplastos y etioplastos, siendo esa transformación irreversible en los tres primeros casos y reversible en los dos restantes. Finalmente, los amiloplastos tienen potencialidad para transformarse unidireccionalmente en estatolitos, al acumular cristales en lugar de almidón.

La mayor parte de los libros de texto de Botánica citan dos de las evidencias más notables de los procesos descritos en el párrafo anterior. La primera, relacionada con los frutos tiernos o sazones, donde predomina el color verde (dados por la abundancia de cloroplastos) y que al madurar adquieren coloración amarilla o roja, condicionada por la transformación de los cloroplastos en cromoplastos. La segunda, referida a los tubérculos, como el de la papa, por ejemplo, ricos en amiloplastos donde se almacenan grandes cantidades de almidón, pero que retoman coloración verde y actividad fotosintética (cloroplastos) si permanecen expuestos a la luz.



**Fig. II.4.3.** Relaciones de interconversión entre los plastidos.  
Esquema confeccionado por Isidro E. Méndez Santos.

#### II.4.1. El cloroplasto.

Es importante destacar que entre los diferentes tipos de plastidos se producen procesos de interconversión (ver figura II.4.3), debido a que dichos orgánulos pueden sustituir las sustancias que sintetizan o almacenan en un momento determinado y asumir nuevas funciones. Así los protoplastos, si permanecen expuestos a la luz, pueden dar lugar, directamente y de manera irreversible, a cloroplastos, cromoplastos, amiloplastos o estatolitos

Los cloroplastos son componentes celulares que contienen los pigmentos verdes clorofila *a* y *b*, así como carotenoides de color anaranjado y xantofilas amarillas. Tienen forma elíptica, con un diámetro de 5 a 10 micrómetros ( $\mu\text{m}$ ) y su número puede variar de 20 a 100 en cada célula. Son característicos de los organismos autótrofos (capaces de producir su propio alimento), con la maquinaria enzimática necesaria para transformar la energía solar en energía química, a través de la fotosíntesis. Están presentes en protistas, macroalgas y plantas. En los helechos, gimnospermas y angiospermas, son muy abundantes en las células del mesófilo foliar (parte de la hoja expuestas a la luz), donde pueden haber hasta 500 000 por cada  $\text{mm}^2$  de superficie.

En las plantas, los cloroplastos se desarrollan en presencia de luz, a partir de proplastos, como ya se explicó en el epígrafe II.3, pero en las algas lo hacen directamente, sin necesidad de pasar por esa etapa inicial. La capacidad que tienen para reproducirse por sí mismo y su estrecha similitud, con independencia del tipo de célula en que se encuentren, sugieren que estos orgánulos fueron alguna vez organismos autónomos y que entraron a la célula por los mecanismos explicados en el epígrafe II.3.

La posesión de una doble membrana los asemeja a las mitocondrias (véase las consideraciones sobre el origen de los plastidios en el epígrafe II.3). La interna, lisa; delimita un espacio ocupado por un material amorfo, parecido a un gel, denominado estroma (véase Figura II.3.1.1). Contiene las enzimas que realizan la fijación o reducción del  $\text{CO}_2$ , convirtiéndolo en carbohidratos, como el almidón.

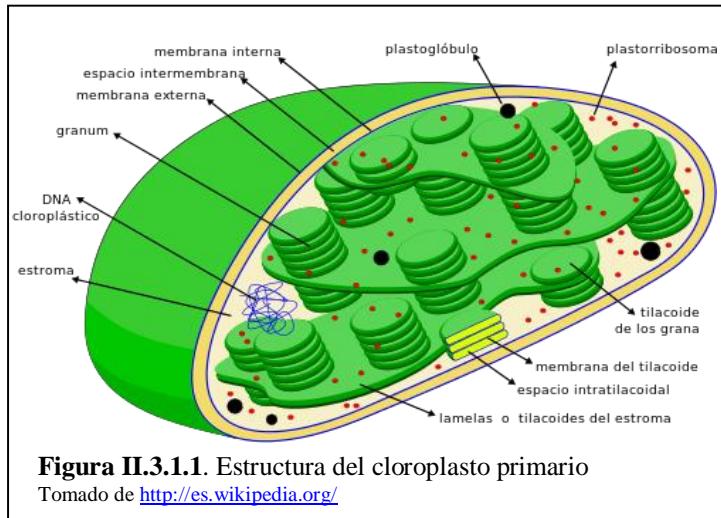
La membrana interna de los cloroplastos también engloba un tercer sistema de membranas, que consta de sacos planos llamados tilacoides, en los cuales la energía luminosa se utiliza para oxidar el agua y formar ATP (compuesto rico en energía) y NADPH<sub>2</sub> (con poder reductor), usados en el estroma para convertir el CO<sub>2</sub> en carbohidratos. En ciertas partes de los cloroplastos, los tilacoides se disponen como monedas apiladas, denominados grana, pero en el estroma permanecen aislados.

La membrana externa tiene mayor permeabilidad a los iones y a las grandes moléculas que la interna, que es prácticamente impermeable. Esta última, en cambio, contiene proteínas transportadoras.

Los tilacoides son sacúlos aplanados que pueden encontrarse aislados o superpuestos e interconectados, como si se tratara de una pila de monedas formando una red interna membranosa. Cada uno de estos apilamientos, con un número variable de sacos, recibe el nombre de grana. El espacio entre dos granas se denomina intergrana, y está ocupado por sacos aplanados estromáticos, que conectan las granas entre sí. Por tanto, hay membranas tilacoidales estromales y membranas tilacoidales gnales. En los tilacoides se realizan todos los procesos de la fotosíntesis que requieren luz, es decir, la formación de ATP y de NADPH<sub>2</sub>.



**Figura II.3.1.1.** Estructura del cloroplasto primario  
Tomado de <http://es.wikipedia.org/>



El estroma o matriz interna amorfa, presenta en su interior una molécula de ADN circular de doble cadena y ribosomas, denominados plastrorribosomas. Es el lugar donde se realizan los procesos genéticos del cloroplasto y las reacciones oscuras de la fotosíntesis. La matriz interna alberga todas las enzimas encargadas de la fijación del carbono, siendo la más abundante la conocida como RuBisCO, así como aquellas que permiten la replicación, transcripción y traducción de la información genética del ADN del cloroplasto. La molécula de RuBisCO es la de mayor tamaño y representa alrededor del 50% del total de las proteínas existentes en este tipo de orgánulo y constituye, a su vez, la más abundante en la naturaleza.

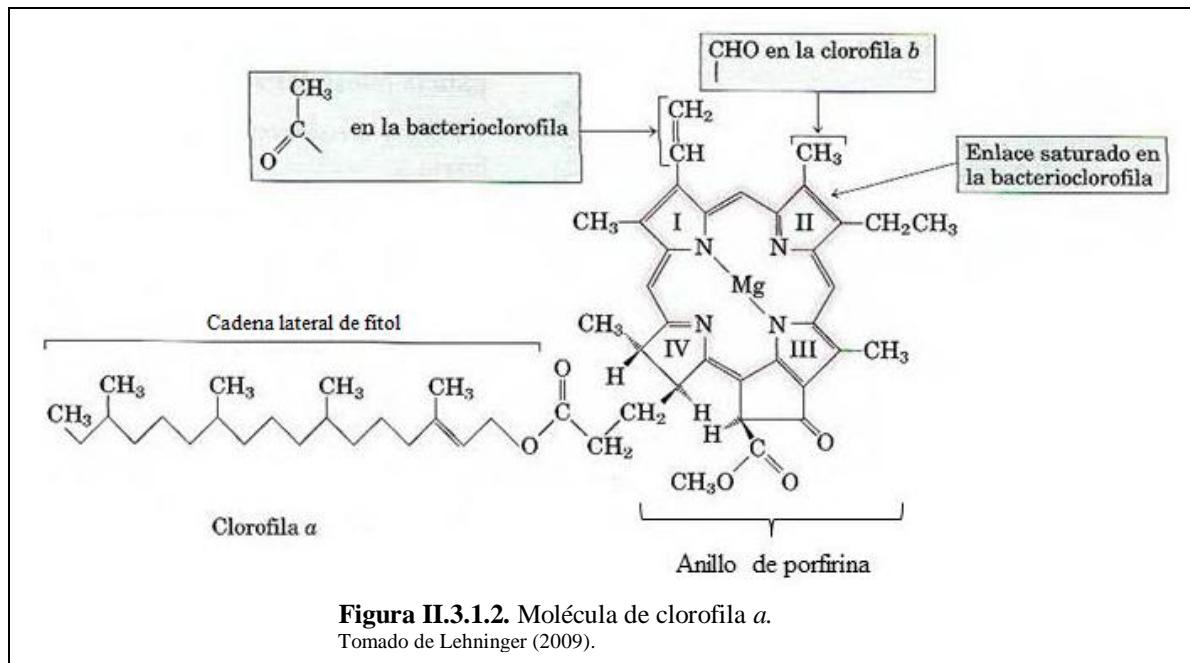
Las sustancias que hacen posible la fotosíntesis, uno de los procesos fisiológicos más importantes que ocurren a nivel celular, están unidas a las lamelas y las reacciones químicas que forman parte del proceso tienen lugar en los grana. Los cloroplastos también contienen gránulos pequeños de almidón donde se almacenan los productos de la fotosíntesis de forma temporal.

Como parte de la estructura del cloroplasto, también se pueden encontrar plastoglóbulos, que se desprenden de los tilacoides y están rodeados de una membrana similar a estos últimos. En su interior hay gotas compuestas por moléculas orgánicas entre las que preponderan determinados tipos de lípidos. Su función todavía se está estudiando.

Se denomina pigmentos fotosintéticos al grupo de sustancias que hacen posible la fotosíntesis. En las plantas cada uno está formado por un cromóforo (molécula capaz de absorber luz de algunos colores y reflejar la de otros), más una proteína.

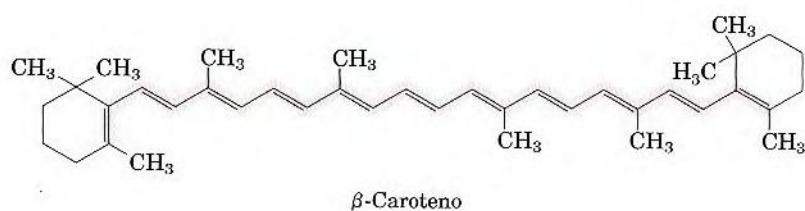
Los pigmentos fotosintéticos y los complejos enzimáticos encargados de llevar a cabo las reacciones luminosas que involucran la síntesis de ATP y la reducción del NADP en el proceso de fotosíntesis, se encuentran incrustados en el interior de las membranas de los tilacoides a las que comúnmente se les denomina lamelas.

Entre los pigmentos fotosintéticos se encuentran las clorofillas y los llamados pigmentos accesorios.



Las clorofillas son pigmentos verdes con estructuras policíclicas planas (ver figura II.3.1.2) parecidas a la protoporfirina de la hemoglobina, la principal diferencia estriba en que la clorofila posee un átomo de magnesio  $Mg^{2+}$  en la posición central, en lugar de hierro  $Fe^{2+}$  como aparece en la hemoglobina. En la clorofila, el átomo central de magnesio está enlazado a los cuatro átomos de nitrógeno de los anillos pirrólicos formando un tetrapirrol que en su conjunto forman la llamada cabeza de porfirina. La clorofila presenta además una larga cadena constituida por 20 átomos de carbono, 39 de hidrógeno y un radical alcohol ( $C_{20} H_{39} OH$ ) que conforman la cola de fitol. La molécula de clorofila puede aparecer con ligeras modificaciones en su estructura que origina los diversos tipos de estaúltima que aparecen en la naturaleza.

Las clorofillas están asociadas a proteínas formando los llamados complejos de captación de luz conocidos por las siglas LHC que provienen de los términos de la lengua inglesa (light-harvesting complexes), en los que las moléculas de clorofila están asociadas en posiciones fijas en las membranas de los tilacoides.



**Figura II.3.1.3.** Molécula de  $\beta$  caroteno.  
Tomado de Lehninger (2009).

Se conocen, hasta el momento, 8 tipos de clorofillas: clorofillas a, b, c, d y e; bacterioclorofillas a y b y la clorofila del *Chlorobium* (Chlorobiales, Bacteria).

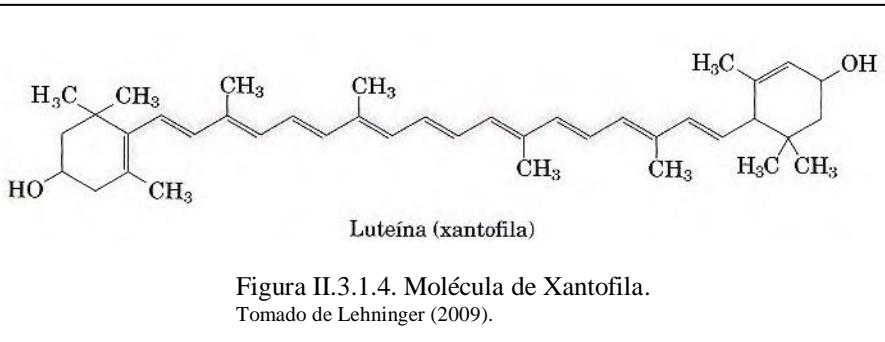
La clorofila a es el pigmento más abundante, está presente en todos los cloroplastos y absorbe luz de colores rojo y azul, a la vez que refleja, principalmente, el verde (de la luz visible). En eucariontes se encuentran también las clorofillas (b, c, d, e) que captan y reflejan luz de colores ligeramente diferentes. Así, por ejemplo, la b es de color verde - azul y la c, verde - amarillo.

Los llamados pigmentos accesorios son diversos, entre ellos se encuentran los carotenos, que son compuestos lipídicos de coloración variable (del amarillo al púrpura), formados exclusivamente por Hidrógeno y Carbono. Captan luz de las gamas verde-azuladas y reflejan la luz roja, naranja y amarilla. El  $\beta$ -caroteno (ver figura II.3.1.3) es el que más abunda en las plantas, tiene color amarillo y suele estar acompañado de  $\alpha$ -caroteno.

Cuando en la composición química de estas sustancias aparece además el Oxígeno, se les identifica como xantofilas (ver figura II.3.1.4), las cuales son todavía más abundantes que los carotenos y aparecen en mayor concentración en las hojas de las plantas vasculares en proporción de 2:1.

También existen las denominadas ficobilinas, entre las cuales se encuentran la R-ficoeritrina y la R-ficocianina.

El más importante de todos los pigmentos fotosintéticos es la



clorofila *a* al extremo que todos los demás son denominados, por algunos autores, como pigmentos accesorios pues su función es transferir la energía absorbida a la clorofila *a*. Por ejemplo, los carotenos protegen la clorofila de la fotooxidación y le transfieren la energía luminosa absorbida.

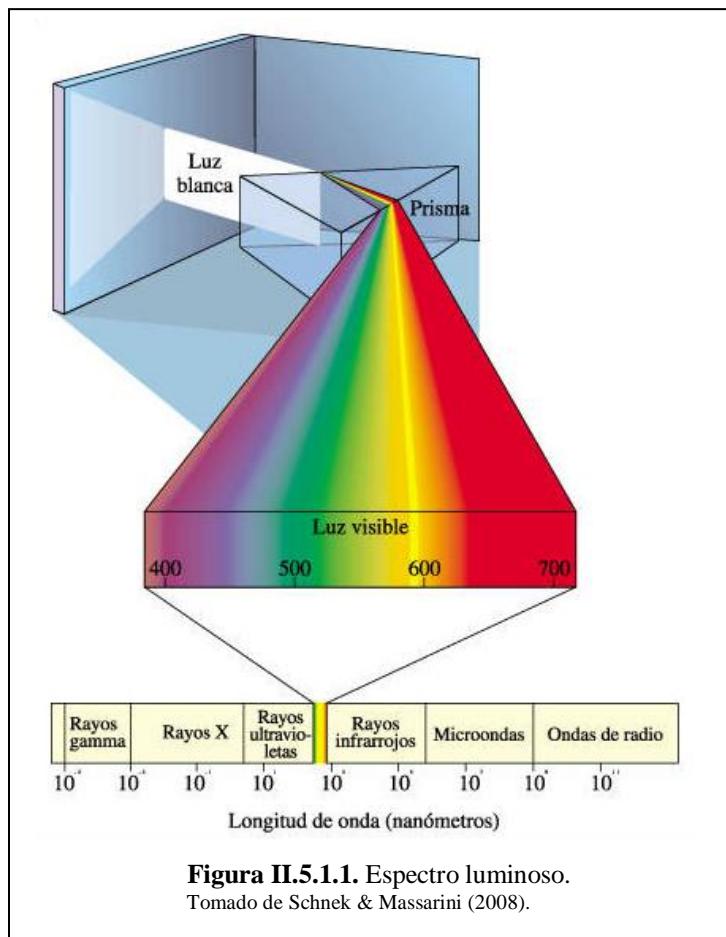
Los pigmentos accesorios permiten captar la energía de la luz de colores diferentes de los captados por la clorofila *a*. Se han presentado pequeñas variaciones en la estructura química de la clorofila *a* debidas a la evolución, estas variaciones han dado lugar a la clorofila *b*, clorofila *c* y otras, que actúan como pigmentos accesorios, y captan luz de colores ligeramente diferentes de los que capta la clorofila *a*, reflejando siempre, principalmente, en la gama del verde. Las demás clorofilas no se encuentran en todos los eucariotas fotosintetizadores sino en algunos grupos cuyo cloroplasto desciende de un ancestro común, y comparten casi la vía biosintética de la clorofila *a*, con un pequeño cambio, que da una clorofila diferente.

Hay otros pigmentos accesorios, que no necesariamente se sintetizan por las mismas vías que las clorofilas y por lo tanto su estructura química no es similar a la de ellas, absorben luz de otros colores y pueden presentar también sus variaciones debidas a la evolución. Son pigmentos accesorios muy comunes, por ejemplo, los diferentes carotenoides (que captan luz de las gamas verde - azuladas, y reflejan la luz roja, naranja y amarilla). En la membrana de los tilacoides, en cada complejo que realiza fotosíntesis sólo un par de moléculas de clorofila *a* (un dímero) son las responsables de impulsar el proceso de fotosíntesis, el resto de las clorofilas y de los pigmentos accesorios se encuentra alrededor de ese par formando “complejos antena” que captan, de la luz que les llega, los colores que les están permitidos, y le transfieren esa energía al par central, a partir de cuya excitación se desencadenan las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis.

Cada pigmento le da un color diferente a la planta, y a veces llegan a enmascarar el color verde que refleja la clorofila *a*, siempre presente. Por ejemplo las algas verdes tienen principalmente clorofilas, mientras que las algas pardas tienen además fucoxantina que les da su color característico. Debido a que hay hábitats donde la intensidad de luz es muy baja en los colores que capta la clorofila *a* y más alta en otros colores, los pigmentos accesorios permiten que la planta explore hábitats que de otra forma serían difíciles de alcanzar: así por ejemplo, como la luz azul es la que tiene la mayor penetración en el agua, las algas rojas, que contienen varios pigmentos que absorben los colores azulados (y reflejan los rojos), pueden permitirse vivir en el mar a mayores profundidades que las demás algas. En el mar, la concentración de pigmentos fotosintéticos (en particular de clorofila *a*) está relacionada con la densidad de algas, por lo que su estimación es muy utilizada para estimar la densidad de algas en relación a la profundidad y al área, y se utilizan técnicas de sensores satelitales (que pueden reconocer los colores absorbidos por los pigmentos) para este propósito.

Las principales funciones que realizan los cloroplastos son las siguientes:

- Fotosíntesis. Son, como ya se ha dicho, los orgánulos encargados de realizar la fotosíntesis. En este proceso tienen lugar reacciones dependientes de la luz, como son por ejemplo la producción de ATP y de NADPH<sub>2</sub>; y reacciones independientes de la luz, que emplean la energía producida por las primeras en la fijación del carbono proveniente del CO<sub>2</sub> y en la formación de glúcidos principalmente.



ello debe ser visto en el contexto de todas las alternativas de nutrición que están presentes en los organismos vivos.

La fotosíntesis (del griego antiguo *φῶς-φωτός* [fos-fotós], ‘luz’, y *σύνθεσις* [sýnthesis], ‘composición’, ‘síntesis’) es la conversión de materia inorgánica en orgánica, a partir de la energía que aporta la luz. En este proceso la energía luminosa se transforma en una variante químicamente estable y es el adenosín trifosfato (ATP), la primera molécula en la que la energía queda almacenada. Con posterioridad, el ATP se usa para sintetizar moléculas orgánicas de mayor estabilidad.

Existen dos grandes grupos de organismos fotoautótrofos: por un lado, las bacterias purpúreas y verdes del azufre que realizan un proceso denominado bacteriofotosíntesis y, por otro, los representantes de los reinos Plantae, Chromista y, más raramente, de Protozoa, proceso que se identifica como fotosíntesis propiamente dicha y que será estudiado en el presente epígrafe. En los párrafos que siguen, quedará demostrado que este último constituye la forma de nutrición autótrofa más importante existente en el mundo vivo.

En la fotosíntesis bacteriana, el donante de electrones es el sulfuro de hidrógeno, y consecuentemente, se libera azufre en lugar de oxígeno molecular, el azufre puede ser acumulado en el interior de la bacteria o, en su defecto, expulsado al agua.

- Biosíntesis de ácidos grasos. Para ello utilizan los glúcidos, el NADPH<sub>2</sub> y el ATP sintetizados.

- Reducción de nitratos a nitritos. Estos últimos se reducen a amoníaco, que es la fuente de nitrógeno para la síntesis de los aminoácidos y de los nucleótidos.

## II.5. Procesos fisiológicos que ocurren en la célula vegetal.

Entre los múltiples procesos fisiológicos que ocurren a nivel celular y que deben ser objeto de atención por parte del biólogo, en el marco de la disciplina Botánica corresponde estudiar tres: la fotosíntesis, la respiración y el régimen hídrico celular.

### II.5.1. Fotosíntesis.

En este epígrafe se estudiarán los procesos fotosintéticos que son propios de los representantes de los reinos Plantae, Chromista, y excepcionalmente de Protozoa. Pero

La vida en la Tierra se mantiene gracias a la fotosíntesis, que realizan fundamentalmente las plantas y chromistas. De hecho, cada año los organismos fotosintetizadores fijan en forma de materia orgánica alrededor de 100 000 millones de toneladas de carbono.

En la actualidad se diferencian dos tipos de procesos fotosintéticos, que son la fotosíntesis oxigénica y la fotosíntesis anoxigénica. La primera de las modalidades es propia de las plantas superiores, las algas y las cianobacterias, donde el donante de electrones es el agua y se desprende dioxígeno.

La ecuación global de la fotosíntesis oxigénica describe una reacción de oxidación reducción en la que, en presencia de luz y clorofila, el agua ( $H_2O$ ) cede los electrones necesarios para la obtención de la energía química en forma de ATP y NADP reducido que posibilitan la reducción del dióxido de carbono ( $CO_2$ ) a glúcido ( $CH_2O$ ) con desprendimiento de dioxígeno ( $O_2$ ) a la atmósfera (ver figura II.5.1.2).

En esta reacción solo aparecen las sustancias que intervienen en el inicio de la fotosíntesis y los productos resultantes de este proceso, pero es necesario saber que la fotosíntesis incluye un importante número de reacciones intermedias de gran complejidad. Más adelante, una vez estudiado el proceso en sus detalles, puede apreciarse que, para obtener una molécula de glucosa son necesarias 6 de  $CO_2$  y 6 de  $H_2O$  con la consiguiente liberación de 6 moléculas de dioxígeno, en tal caso la ecuación global quedaría como aparece en la figura II.5.1.3.

En la figura II.5.1.4 se aprecia de manera general lo que ocurre durante el proceso de fotosíntesis y que posteriormente será estudiado en detalles.

Lo que hoy se conoce de la fotosíntesis es el resultado de toda una historia de observaciones e investigaciones para desentrañar las complejas reacciones metabólicas que hacen posible la elaboración de la materia orgánica a partir de la inorgánica por los organismos capaces de aprovechar la luz solar con estos fines. Un análisis histórico sobre el estudio de la fotosíntesis nos ofrece los elementos siguientes:

Las primeras observaciones relacionadas con la fotosíntesis fueron realizadas por el filósofo Aristóteles en la Antigua Grecia, Aristóteles consideraba que existía una relación directa entre la luz solar y el desarrollo del color verde de las hojas de las plantas.

En el siglo XVII Stephen Hales, considerado el padre de la fisiología vegetal afirmó que el aire que penetraba por medio de las hojas en los vegetales, era empleado por éstos como fuente de alimento.

En el siglo XVIII, en la década de 1770, el clérigo inglés Joseph Priestley realizó un importante descubrimiento al detectar que los vegetales producen dioxígeno a diferencia de los animales y que este oxígeno molecular proviene de los procesos vegetales. Ocho años más tarde, en el año 1778, el médico holandés Jan Ingenhousz dirigió numerosos experimentos dedicados al estudio de la producción de dioxígeno por las plantas. Descubrió que cuando los vegetales eran iluminados con luz solar, la liberación de aire cargado con dioxígeno excedía al que se consumía. También concluyó que la fotosíntesis se lleva a cabo únicamente en las partes verdes del vegetal. Posteriormente, Jean Senebier demostró experimentalmente que las plantas necesitan de la luz para la asimilación de dióxido de carbono y el desprendimiento de dioxígeno. También estableció que, aún en condiciones de iluminación, si no se suministra  $CO_2$ , no se registra desprendimiento de dioxígeno. Un importante aporte fue el realizado, años más tarde, por el naturalista suizo, Th. de Saussure, quien realizó numerosos experimentos logrando demostrar

### Elementos básicos para comprender la fotosíntesis

La luz visible es sólo una pequeña porción del vasto espectro electromagnético. Un haz de luz está compuesto por pequeños paquetes de energía, denominados cuantos de luz o fotones. La energía de un fotón no es la misma para todos los tipos de luz, sino que, en realidad, es inversamente proporcional a la longitud de onda: cuanto mayor sea la longitud de onda, menor será la energía. Los fotones de luz violeta, tienen casi el doble de energía que los fotones de luz roja que, como se aprecia en el espectro que aparece en la figura II.5.1.1, es la longitud de onda visible más larga.

Cuando un fotón incide sobre un electrón de un pigmento fotosintético, este último capta la energía del primero y asciende a posiciones más alejadas del núcleo atómico. En el supuesto caso de que el pigmento estuviese aislado, al descender al nivel inicial, la energía captada se liberaría en forma de calor o de radiación de mayor longitud de onda (fluorescencia). Sin embargo, al existir diversos tipos de pigmentos muy próximos (pigmentos antena), la energía de excitación captada por uno de ellos puede ser transferida a otro, al que se induce a su vez el estado de excitación. Este fenómeno se produce gracias a un estado de resonancia entre la molécula donadora y la aceptora. Los electrones que han absorbido la energía del fotón reciben el nombre de excitones, estos se transfieren siempre hacia los pigmentos que absorben a mayor longitud de onda, continuando el proceso hasta alcanzar el pigmento fotosintético diana

Las reacciones de oxidación-reducción implican movimiento de electrones de un átomo a otro. Un átomo o molécula que pierde electrones se oxida; el que los gana se reduce. Se denomina oxidación a la perdida de electrones y reducción a la ganancia de electrones. Sustancia oxidante es la que capta electrones y se reduce fácilmente. Sustancia reductora es la que cede electrones y se oxida fácilmente. El potencial de oxidación – reducción se mide en mV.

Donadores (primarios) son las sustancias que ceden un electrón a los aceptores. Tal es el caso del agua, que luego de la fotólisis, cede sus electrones al pigmento especial o diana conocido como P-680, perteneciente al fotosistema II.

Aceptores (primarios) son las sustancias que reciben el electrón que salta de los pigmentos fotosintetizadores especiales o dianas, cuando estos se excitan. Se trata de la feofitina (en la fotofosforilación acíclica) y el P-430 (en la fotofosforilación cíclica).

Transportadores son las sustancias por las que transita el electrón que salta de la clorofila después de ser captado por los aceptores primarios. Se trata de la quinona, la plastoquinona, el citocromos  $b_6$  y f, plastocinina y ferrodoxina.

El ATP es una sustancia compuesta por tres grupos fosfatos ( $PO_4$ ) unidos a la molécula por enlaces de alto contenido energético. En el estroma puede existir adenosín monofosfato (AMP), con un solo grupo fosfato ( $PO_4$ ) unido a la molécula por un enlace de alta energía ( $\approx$ ). Si esta sustancia capta otros grupos fosfato, puede pasar a ADP (con 2  $PO_4$  y 2  $\approx$ ) o a ATP (con 3  $PO_4$  y 3  $\approx$ ). La energía de estos  $\approx$ , al ser cedida en el proceso de oxidación, puede ser utilizada en otras funciones biológicas.

También puede actuar como transportador de energía la transformación del NAP (oxidado) en NAPH<sub>2</sub> (reducido). Los protones H<sup>+</sup> que se agregan, proceden de la fotólisis del agua.

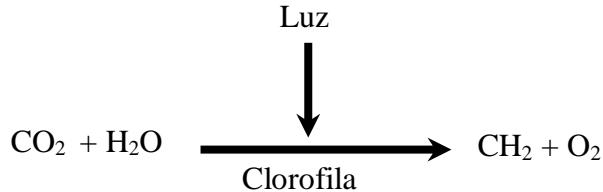
La fotólisis del agua es la ruptura o escisión de la molécula de H<sub>2</sub>O. Puede ocurrir por la atracción que ejerce la clorofila activada (oxidada) sobre la molécula de agua. La reacción ocurre así:  $2H_2O \rightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$ . Para que el H pase a protón (H<sup>+</sup>), debe perder un electrón y en total suman 4 los que se desprenden, que pasan a reponer los electrones que salieron del SP-II con la excitación.

Se conoce como carboxilación a la ganancia de carbono y descarboxilación a la pérdida de este elemento por una sustancia.

Condensado por Isidro E. Méndez Santos y Julio Avilés Rondón, de: De Armas, Ortega y Rodés (1988), Vázquez y Torres (1995), Schnek & Massarini (2008) y Lehninger (2009).

que el aumento de biomasa depende de la fijación de dióxido de carbono tomado directamente del aire o de agua por las hojas. También hizo referencia a la necesidad de la nutrición mineral de las plantas. El químico alemán J. von Liebig confirmó las teorías expuestas previamente por

de Saussure y dejó establecido que la fuente de carbono procede del CO<sub>2</sub> atmosférico y el resto de los nutrientes provienen del suelo.

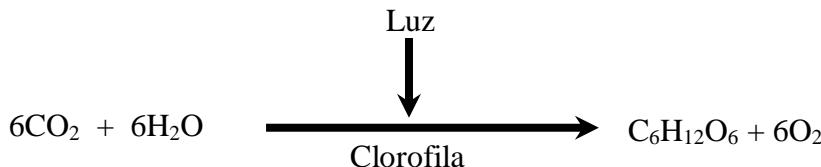


**Figura II.5.1.2.** Fórmula global de la fotosíntesis.  
Esquema elaborado por Julio Avilés.

A comienzos del siglo XIX se producen importantes hechos a favor del conocimiento de la fotosíntesis: Pelletier y Caventou dieron la denominación de clorofila a los pigmentos fotosintéticos, Dutrochet, describió la entrada de CO<sub>2</sub> en la planta a través de los estomas y determinó que solo las células que contienen clorofila son productoras de dioxígeno. Posteriormente H. von Mohl, asoció la presencia de almidón con la de clorofila y describió la estructura de los estomas.

Un importante aporte al conocimiento de la fotosíntesis en este siglo fue también el realizado por Sachs. Este investigador relacionó la presencia de clorofila con cuerpos coloreados subcelulares que se pueden alargar y dividir y asoció la formación de almidón con la iluminación ya que esta sustancia desaparece en la oscuridad o cuando los estomas son ocluidos. A Sachs se debe la formulación de la ecuación básica de la fotosíntesis  $6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2$ . Andreas Franz Wilhelm Schimper dio el nombre de cloroplastos a los cuerpos coloreados de Sachs y describió los aspectos básicos de su estructura tal como se podía detectar con microscopía óptica. En el último tercio del siglo XIX se sucederían los esfuerzos por establecer las propiedades físico-químicas de las clorofillas y se comenzaron a estudiar los aspectos ecofisiológicos de la fotosíntesis.

En el siglo XX se realizaron numerosos aportes al conocimiento de la fotosíntesis. En 1905, Frederick Frost Blackman midió la velocidad a la que se produce la fotosíntesis



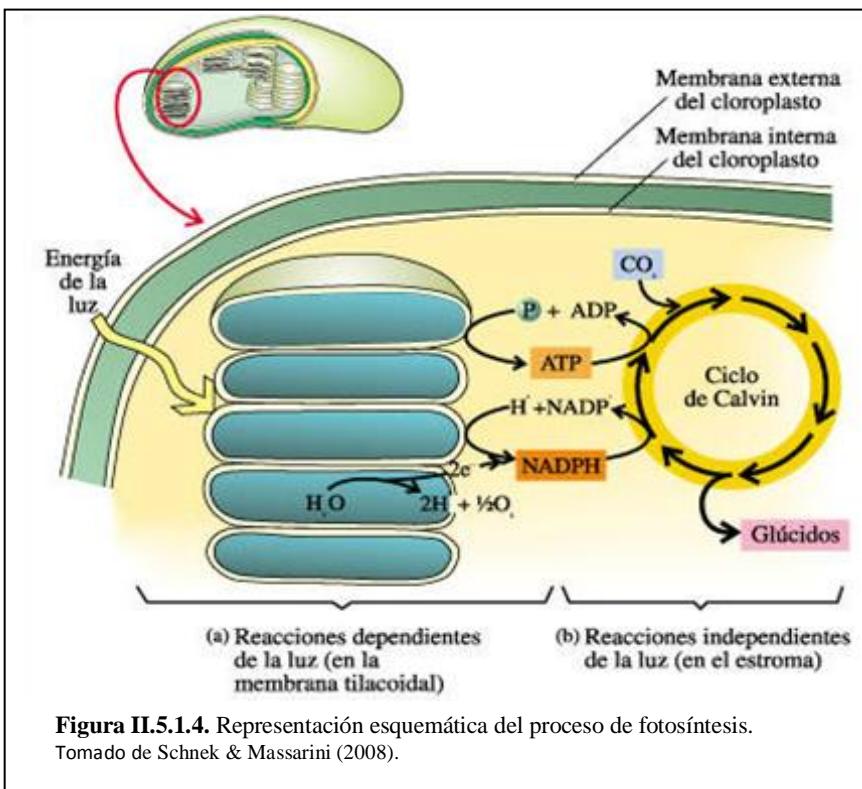
**Figura II.5.1.3.** Ecuación básica de la fotosíntesis propuesta por Andreas Franz Wilhelm Schimper  
Esquema elaborado por Julio Avilés.

en diferentes condiciones y concluyó que la intensidad lumínica y la temperatura coexisten como factores limitantes de este proceso. En la década de 1920, Cornelius Bernardus van Niel propuso la hipótesis de que el dioxígeno liberado en la fotosíntesis provenía del agua y no del dióxido de carbono y que el hidrógeno empleado para la síntesis de glucosa procedía de la fotólisis del agua que había sido absorbida por la planta. Esta hipótesis no se confirmó hasta el año 1941, tras las investigaciones realizadas por Samuel Ruben y Martin Kamen empleando agua con oxígeno pesado en experimentos realizados con el alga verde *Chlorella* (Chlorophyta).

En 1937, Robert Hill logró demostrar que los cloroplastos son capaces de producir dioxígeno en ausencia de dióxido de carbono, siendo este descubrimiento uno de los primeros indicios de que la fuente de electrones en las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis es el agua.

En la década de 1940, el químico norteamericano Melvin Calvin y su equipo de investigadores, con el empleo del carbono 14 radioactivo, describieron el ciclo de reacciones químicas que tienen lugar en las plantas al transformar dióxido de carbono gaseoso y agua en oxígeno e

hidratos de carbono. Estos descubrimientos le valieron el Premio Nobel de Química en 1961 y le dieron nombre a este ciclo, tratado por muchos autores como ciclo de Calvin.



Un personaje clave en el estudio de la fotosíntesis fue el fisiólogo vegetal Daniel Arnon. En 1954, sus colegas y él lograron realizar la fotosíntesis en ausencia total de células para explicar la asimilación el dióxido de carbono y la formación de ATP. En el año 1982, los químicos alemanes Johann Deisenhofer, Hartmut Michel y Robert Huber analizaron el centro de reacción fotosintético de *Rhodopseudomonas viridis* (Rizobiales, Bacteria) y lograron identificar su estructura completa.

Hasta el momento se han ofrecido algunos elementos generales sobre la fotosíntesis, que como ya se ha dicho, es un proceso de gran complejidad que involucra gran número de reacciones.

La comprensión cabal del proceso de fotosíntesis requiere del conocimiento de aspectos propios de otras disciplinas, fundamentalmente de la Química y la Física, sin los cuales, resultaría muy difícil interpretar cabalmente los hechos. A continuación, antes de adentrarnos en el estudio de las reacciones fotosintéticas es preciso tener claridad en algunos aspectos básicos:

Los pigmentos fotosintéticos de las membranas tilacoidales forman unos conjuntos funcionales denominados fotosistemas, en los que se distinguen dos unidades diferentes: la antena, formada esencialmente por pigmentos accesorios, y el centro de reacción en el que se encuentra el pigmento diana o clorofila especial que capta la energía absorbida por los pigmentos accesorios (antenas) y la donan al acceptor primario provocando su reducción.

En la antena, que también puede aparecer nombrada como LHC (*Light Harvesting Complex*) o complejo de captación de luz, predominan los pigmentos fotosintéticos sobre las proteínas. De hecho, existen entre doscientas y cuatrocientas moléculas de pigmentos de varios tipos y tan sólo dos proteínas intermembranales.

En el centro de reacción, denominado en algunas ocasiones como CC (abreviatura del inglés *Core Complex*), las proteínas predominan sobre los pigmentos. En el centro de reacción es donde está el pigmento diana, el primer acceptor de electrones y el primer donante de electrones. En términos generales, se puede decir que existe una molécula de pigmento diana; una que funciona como primer dador de electrones y otra que lo hace como primer acceptor. Mientras existen entre dos y cuatro proteínas de membrana

Son dos los fotosistemas que participan en el proceso de fotosíntesis y se identifican como Fotosistema I y Fotosistema II

- El Fotosistema I (PSI) capta la luz cuya longitud de onda es menor o igual a 700 nm y, en las plantas superiores, su antena se caracteriza por encerrar dentro de sí una gran proporción de clorofila  $\alpha$ , y una menor de clorofila  $\beta$ . En el centro de reacción, la molécula diana es la clorofila  $\alpha_1$  que absorbe a 700 nm, siendo llamada por ello clorofila P700. El aceptor primario de electrones es el P430 y el dador primario es la plastocianina. Estos fotosistemas se hallan presentes en los tilacoides del estroma.
- El Fotosistema II (PSII) capta luz cuya longitud de onda es menor o igual a 680 nm.

Luego de conocer los pigmentos que intervienen en el proceso de fotosíntesis y la forma en que se organizan dentro del cloroplasto para llevar a cabo este complejo proceso, se está en condiciones iniciar su estudio. Este transcurre en dos fases o etapas bien diferenciadas, la fase luminosa o fotoquímica, que requiere directamente de la luz, y la fase termoquímica o de fijación del carbono que no requiere de la luz y por tal razón se le ha denominado incorrectamente en muchos textos como fase oscura.

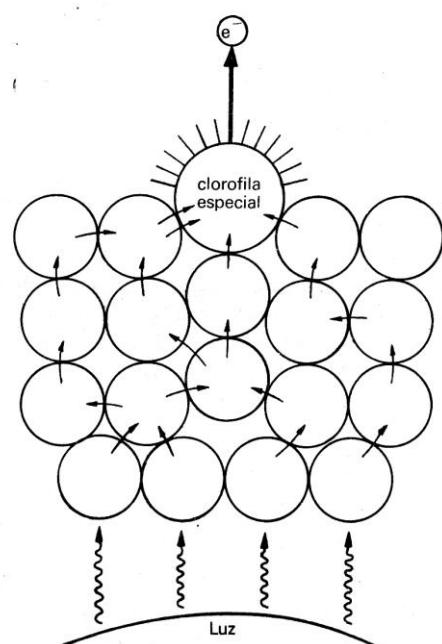
Como su nombre lo indica, la fase luminosa o fotoquímica se lleva a cabo bajo la acción directa de la luz, en ella, intervienen los fotosistemas I y II, cuyos pigmentos especiales o dianas ubicados en el centro de reacción de cada fotosistema se excitan al absorber la energía contenida en los excitones transferidos por los pigmentos de las antenas correspondientes (ver figura II.5.1.5).

Una vez excitados, los pigmentos especiales actúan como donadores primarios transfiriendo la energía almacenada (en uno de los electrones de su molécula) a un aceptor primario, que como

ya se ha dicho, resulta ser el P430 en el fotosistema I y la feofitina en el fotosistema II. Posteriormente los electrones captados por los aceptores primarios pasan a una cadena de transportadores de electrones que finalmente permiten la síntesis de ATP (mediante el proceso de fotofosforilación) y la reducción del NADP, ambos necesarios para la fase termoquímica en la cual son elaborados los primeros compuestos orgánicos a partir de la fijación del carbono a una molécula orgánica primaria; la ribulosa 1,5 difosfato.

Los electrones donados por las clorofillas especiales que actúan como diana en cada fotosistema son repuestos mediante la fotólisis del  $H_2O$ , proceso en el cual, bajo la acción de la luz, se escinde la molécula de agua en protones de hidrógeno, electrones y oxígeno. El oxígeno molecular ( $O_2$ ) que las plantas liberan a la atmósfera es generado por este proceso de fotólisis.

Existen dos variantes de fotofosforilación: la fotofosforilación cíclica y la fotofosforilación acíclica, según el tránsito que sigan los electrones a través de los fotosistemas.



**Figura II.5.1.5.** Absorción y migración de la energía en el aparato fotosintético . Tomado de Armas, Ortega y Rodés (1988).

En la fotofosforilación cíclica solo participa el fotosistema I. Como se puede apreciar en la figura II.5.1.6, el pigmento especial P700 se excita bajo la acción de los excitones procedentes de los pigmentos que conforman la antena del fotosistema I. Al excitarse P700 eleva uno de sus electrones a un nivel energético superior, con este nivel de energía, P700 adquiere un alto poder reductor y sede el electrón a un aceptor primario P430, que se reduce. El aceptor primario P430 posee un poder reductor superior a la ferrodopsina que es una proteína de bajo peso molecular con hierro en su estructura. El hierro de la ferrodopsina ( $Fe^{3+}$ ) se reduce a hierro ferroso ( $Fe^{2+}$ ) al incorporar el electrón procedente del P430.

En este momento del proceso, la ferrodopsina reducida puede reducir al NADP a NADPH en una reacción catalizada por la enzima ferrodopsina NADP reductasa; pero esto producirse, el electrón liberado por el donador primario P700 queda atrapado por el NADPH y el P700 incapacitado para excitarse nuevamente bajo la acción de los excitones procedentes de los pigmentos antenas del centro de reacción del fotosistema I.

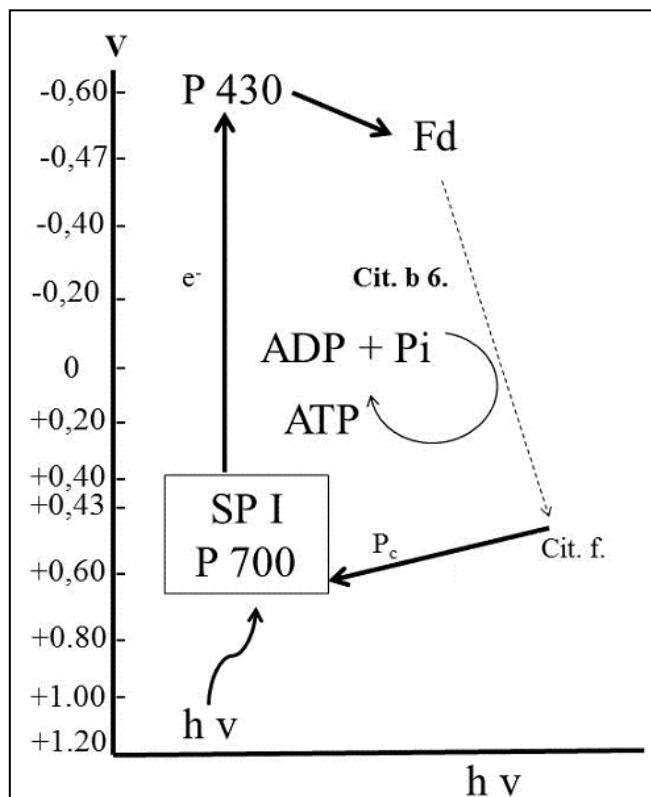
En ocasiones la disponibilidad de moléculas de NADP en condiciones de ser reducidas es insuficiente por la gran acumulación de NADPH<sub>2</sub>, en tal caso, el electrón sigue un curso cíclico descendente a través de la cadena de transportadores de electrones y en lugar de ser transferido de la ferrodopsina al NADP, pasa a formar parte de la estructura del *citocromo b<sub>6</sub>* (que se reduce), luego al *citocromo f*, y de este a la plastocianina con un potencial reductor ligeramente mayor que P700. En un último paso, la plastocianina cede el electrón al P700 que al reducirse, recupera su estructura original y está nuevamente en condiciones de excitarse (ver figura II.5.1.6).

Al igual que la ferrodopsina, los citocromos *b<sub>6</sub>* y *f* contienen hierro en su estructura molecular por lo que las reacciones de oxidación reducción tienen lugar en ellos a partir del equilibrio que se establece entre el hierro ( $Fe^{3+}$ ) y el hierro ferroso ( $Fe^{2+}$ ) de acuerdo con la ganancia o pérdida de electrones.

La molécula de plastocianina, en lugar de hierro, posee cobre en su estructura, de modo que en sus reacciones de oxidación reducción el  $Cu^{2+}$  pasa a  $Cu^+$  y viceversa.

En la fotorreacción que se acaba de describir, se produce la formación de ATP a partir de ADP. Según se plantea en algunos textos, la formación de ATP durante la fotofosforilación cíclica puede ocurrir en el paso del electrón de la ferrodopsina al citocromo *b<sub>6</sub>*, o durante la transferencia del citocromo *b<sub>6</sub>* al citocromo *f*.

En la figura II.5.1.6 se aprecia con claridad como el electrón donado por la clorofila

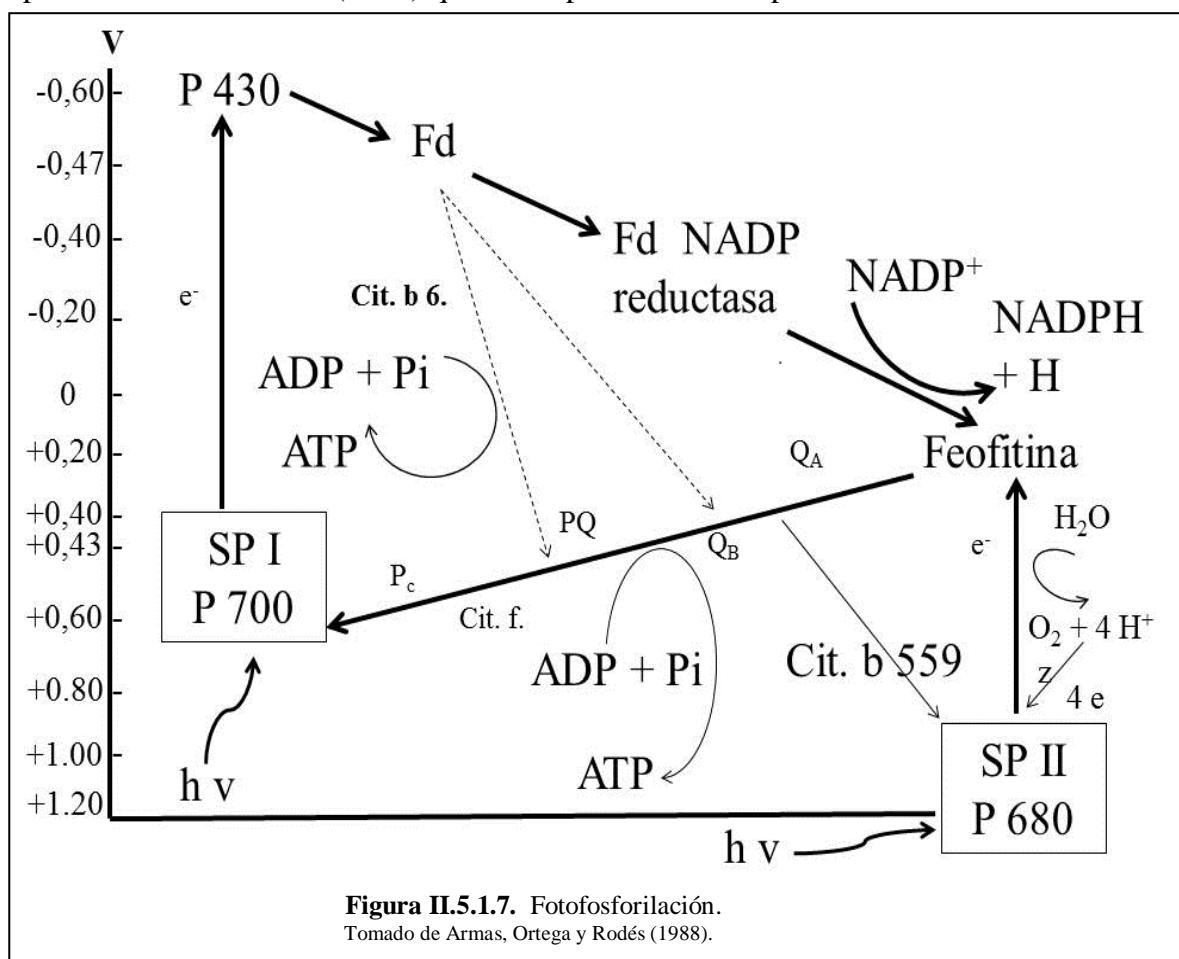


**Figura II.5.1.6.** Fotofosforilación cíclica.  
Tomado de Armas, Ortega y Rodés (1988).

especial P700 realiza un recorrido cíclico, este es transferido primero al aceptor primario y de este a la cadena transportadora de electrones por la que desciende, liberando la energía absorbida, hasta llegar a la plastocianina que lo transfiere nuevamente al P700, este último recupera de esta forma su estabilidad. Es por el recorrido cíclico del electrón que la fotofosforilación recibe el nombre de cíclica.

La fotofosforilación cíclica es un proceso independiente de la acíclica, vinculada únicamente al fotosistema I y caracterizada por el recorrido cíclico del electrón. Esta fotofosforilación no va acompañada de la reducción del NADP, ni de la liberación de  $O_2$ , pero sí de la síntesis de ATP a partir de ADP, el cual es utilizado posteriormente en las reacciones de fijación del carbono para la formación de compuestos orgánicos. La importancia de la fotofosforilación cíclica radica esencialmente en que permite la formación de ATP cuando la concentración de NADP reducido es tan alta que bloquea la fotofosforilación acíclica, es en esencia una vía alternativa de obtención de ATP para su empleo en las reacciones termoquímicas con la participación de un solo fotosistema sin necesidad de  $CO_2$  ni agua.

En la fotofosforilación acíclica (oxigénica), a diferencia de la cíclica participan los dos fotosistemas; el fotosistema I y el fotosistema II. Como se explicó al tratar la fotofosforilación cíclica, una vez que la ferrodoxina ha sido reducida, esta puede reducir la molécula de NADP siempre que este esté disponible, si esto es así, entonces el electrón procedente del pigmento especial del fotosistema I (P700) queda atrapado formando parte de la estructura del NADP que



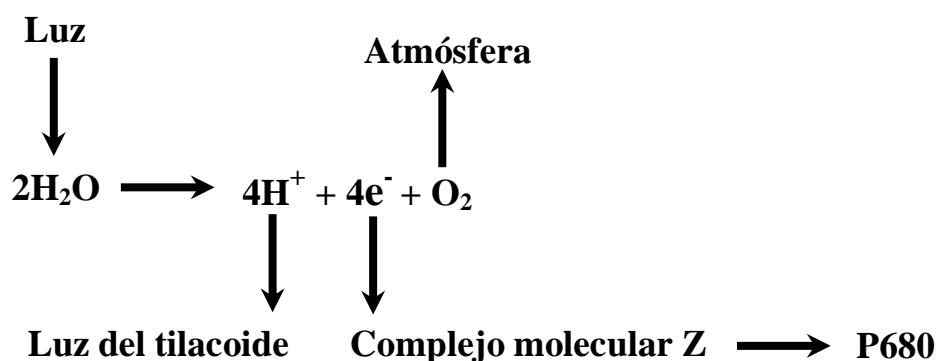
en un primer momento se reduce parcialmente (NADPH) y el P700 queda incapacitado para elevar nuevamente un electrón a niveles energéticos superiores. Es preciso aclarar que para reducir completamente el NADP a NADPH<sub>2</sub> es preciso que el P700 se excite doblemente, de modo que la ferrodopsina pueda transferirle los dos electrones que requiere el NADP para su total reducción a NADPH<sub>2</sub>. De no existir acoplado un fotosistema capaz de hacer llegar el electrón al P700, entonces se detendría el proceso de fotosíntesis, afortunadamente esto no ocurre porque a la vez que el P700 es excitado, también lo es el P680 y uno de sus electrones se eleva a un nivel energético superior con lo que adquiere un alto poder reductor, este electrón reduce al acceptor primario del fotosistema II que es la feofitina, esta última, a su vez, lo transfiere a la quinona A, el electrón continúa su descenso energético al ser transferido a la quinona B, y de esta a la plastoquinona (PQ), que lo cede al citocromo *f* de la cadena transportadora de electrones del fotosistema I.

Como se puede apreciar en la figura II.5.1.7, el citocromo *f* constituye el punto de unión de las cadenas transportadoras de electrones de ambos fotosistemas. A partir de ese momento, el paso del electrón hasta el P700 transcurre de la misma forma que en la fotofosforilación cíclica, del citocromo *f* a la plastocianina y de esta al P700 que se reduce restableciendo su estructura.

Es preciso destacar que en esta ocasión el electrón recibido por P700 procede del fotosistema II por lo que su recorrido no ha sido cíclico.

Con lo que se ha explicado hasta el momento ha quedado resuelto el restablecimiento del P700, pero el electrón por este recibido procedió del P680 de fotosistema II, de modo que este pigmento permanece inestable hasta tanto reciba un electrón de un donador primario.

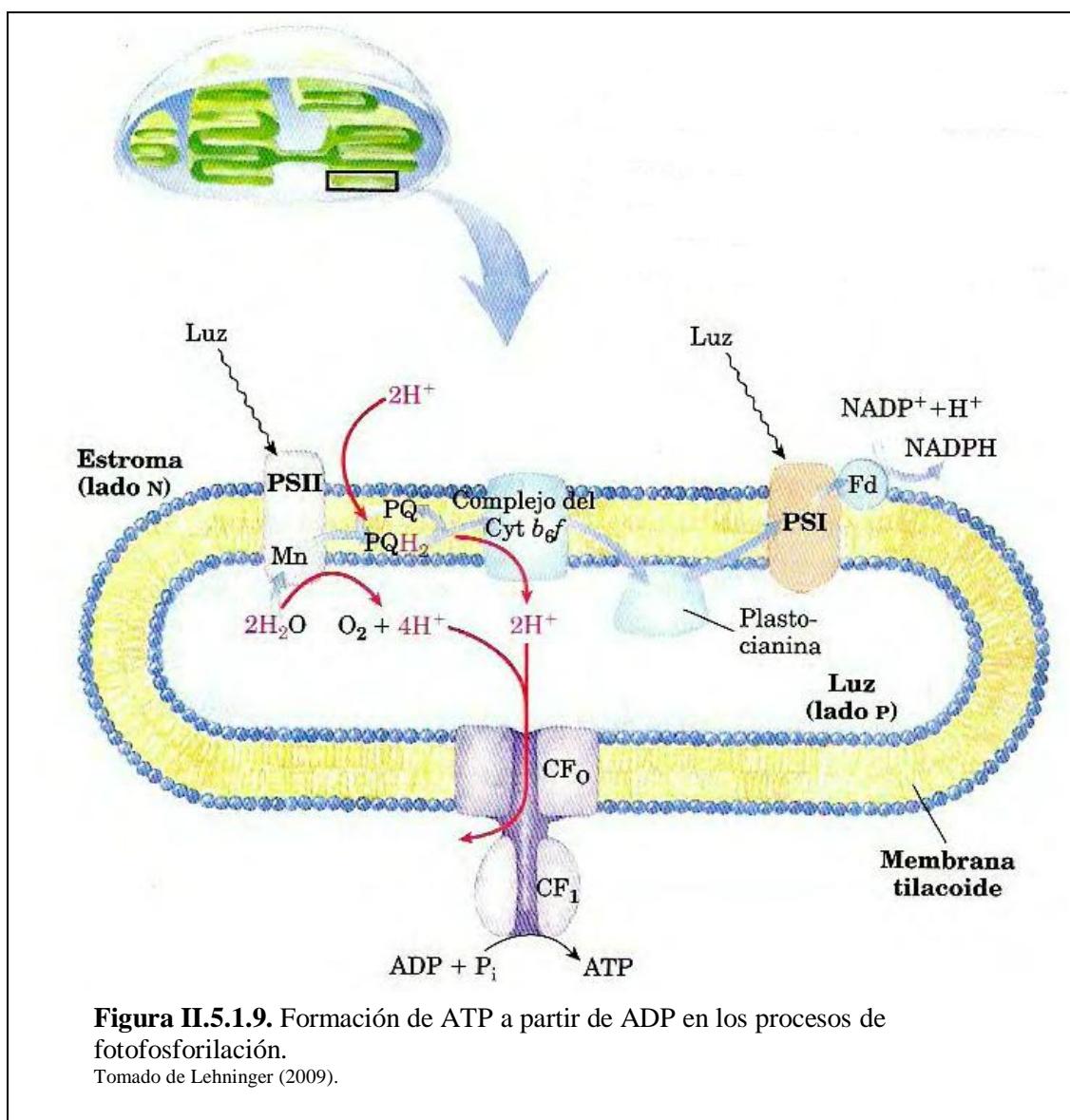
Como se ha dicho, el donador primario de electrones en el fotosistema II es el agua. Por la acción de la clorofila excitada bajo la acción de la luz la molécula de agua sufre un proceso de fotólisis y se escinde en  $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2$ . Los protones hidrógeno, resultantes de la fotólisis del agua, se acumulan en el interior del tilacoide y el oxígeno es liberado en forma de oxígeno molecular ( $\text{O}_2$ ) hacia la atmósfera a través de los estomas. Para liberar una molécula de oxígeno se requiere de la ruptura o escisión de dos moléculas de agua lo que quedaría entonces representado de la forma siguiente  $2\text{H}_2\text{O} + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2$ . Los 4 electrones extraídos del agua no pasan directamente al P680, que solo puede aceptar un electrón después de cada excitación, primero reducen un complejo molecular con contenido de magnesio comúnmente denominado Z el que va cediendo los electrones uno a uno al P680 que de esta manera se restablece después de cada excitación.



**Figura II.5.1.8.** Resultados de la fotólisis del agua.  
 Esquema elaborado por Julio Avilés.

La representación de la de lo que ocurre durante la fotólisis del agua pudiera entonces quedar expresada de la forma que aparece en la figura II.5.1.8.

En la fotofosforilación acíclica, al igual que en la cíclica, también tiene lugar la formación de ATP a partir del ADP y fosfato inorgánico ( $\text{PO}_4$ ). En ambas fotorreacciones el proceso de fosforilación se ha tratado de explicar a partir de la hipótesis quimioosmótica elaborada por Mitchell en la década de 1960. Esta hipótesis propone que el flujo de electrones a través de la cadena transportadora arrastra activamente protones al interior de la membrana de los tilacoides, la entrada de los  $\text{H}^+$  al interior de la membrana tilacoidal provoca un aumento del PH en el estroma y su disminución en el interior del tilacoide. Este gradiente de PH en la membrana del tilacoide provoca la activación de una enzima ATPasa que permite la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico utilizando la energía procedente del paso de los protones del tilacoide al estroma.



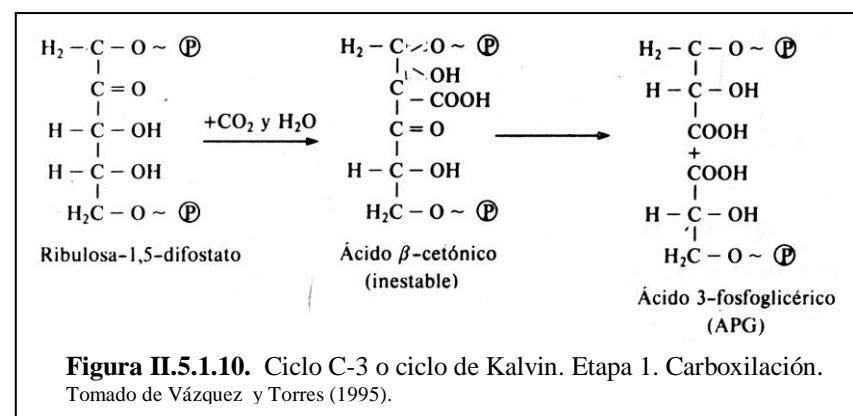
Como se pude apreciar en la figura II.5.1.9, los protones, cuyo recorrido está representado por flechas rojas, son bombeados al interior del tilacoide por el flujo de electrones a través de la cadena de transportadores electrónicos de los sistemas de pigmentos, luego pasan al estroma a través de canales designados como CF<sub>o</sub> donde la ATP sintasa cataliza la fosforilación del ADP a ATP con la participación directa de la subunidad CF<sub>1</sub>.

La fase fijación del carbono o termoquímica, fue descubierta, en la década de 1940, por el bioquímico norteamericano Melvin Calvin y su equipo de investigadores, por lo que también se conoce con la denominación de Ciclo de Calvin. A diferencia de las reacciones fotoquímicas, que se producen en las membranas tilacoidiales, esta fase tiene lugar en la matriz o estroma del cloroplasto, donde el CO<sub>2</sub> absorbido por la planta es empleado para la síntesis de glúcidos utilizando la energía contenida en el ATP y el NADPH<sub>2</sub> producidos durante las reacciones fotoquímicas. La fuente de carbono empleada es el dióxido de carbono y se utilizan también los nitratos y nitritos como fuente de nitrógeno y los sulfatos como fuente de azufre.

Esta fase, también llamada incorrectamente oscura por numerosos autores, no requiere de energía solar directa para concretarse, pero esto no quiere decir que tenga lugar durante la noche. Debemos recordar que la gran mayoría de las plantas fotosintetizan en presencia de luz, solo algunas pocas especies, en el curso de la evolución, han desarrollado mecanismos de adaptación que les permiten sintetizar compuestos orgánicos durante la noche, pero siempre empleando la energía almacenada durante el día.

Para su mejor estudio de la fase fijación del carbono ha sido dividida en cuatro etapas: carboxilación, reducción, síntesis de las hexosas primarias y regeneración de la ribulosa difosfato. En muchos textos solo hacen referencia a tres de ellas, ya que incluyen dentro de la reducción la síntesis de las primeras hexosas. En este texto se utiliza la variante de cuatro etapas por resultar más cómoda para lograr la adecuada comprensión de lo que ocurre.

Durante la etapa de carboxilación, como se puede apreciar en la figura II.5.1.10, en el estroma del cloroplasto, el dióxido de carbono atmosférico se une a la pentosa ribulosa-1,5-bisfosfato. Esta reacción es catalizada por la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa, también conocida por las siglas RuBisCO (ribulosa bifosfato carboxilasa oxidasa) pues también es capaz de catalizar la reacción de la ribulosa bifosfato con el O<sub>2</sub> cuando este se encuentra en altas concentraciones en el estroma.



**Figura II.5.1.10.** Ciclo C-3 o ciclo de Calvin. Etapa 1. Carboxilación.  
Tomado de Vázquez y Torres (1995).

La fijación de CO<sub>2</sub> a la ribulosa origina un compuesto inestable de seis carbonos, que en corto tiempo se descompone en dos moléculas de ácido-3-fosfoglicérico cada una constituida por tres átomos de carbono. Las plantas que utilizan esta vía metabólica, en la cual el primer compuesto estable formado

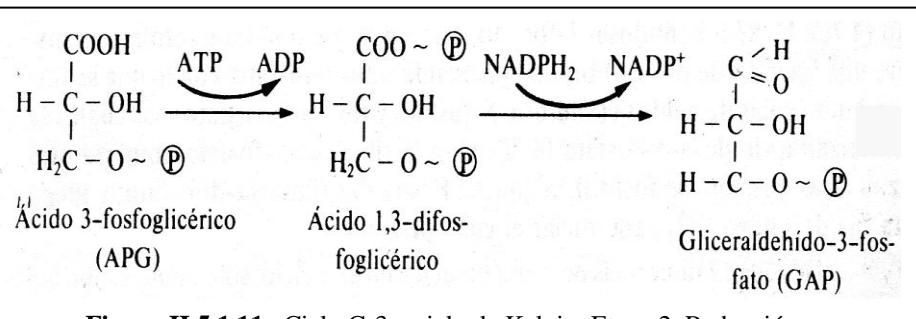
en la síntesis de compuestos orgánicos es una molécula de tres átomos de carbono reciben el nombre de plantas C3. Otras especies de plantas han modificado esta vía metabólica en el curso

de la evolución como adaptación a climas tropicales y zonas desérticas de tal manera que el primer producto fotosintético no es una molécula de tres átomos de carbono, sino de cuatro (un ácido dicarboxílico). A estas plantas se les denomina C4 y sus detalles metabólicos serán tratados posteriormente.

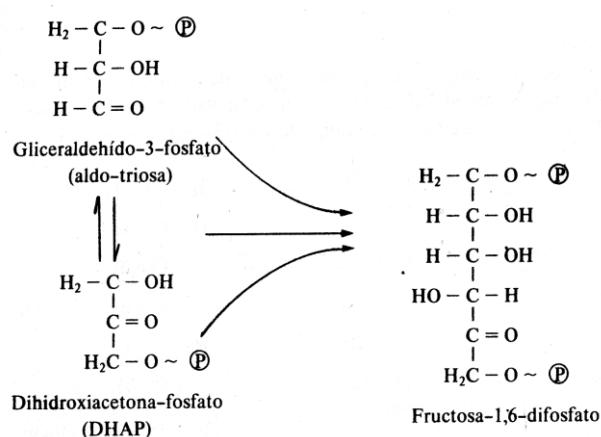
En la etapa de reducción se produce la reducción de cada una de las moléculas de ácido 3 fosfoglicérico a gliceraldehído 3 fosfato con la participación de ATP y el NADPH<sub>2</sub> procedentes de las

reacciones fotoquímicas. En un primer paso la molécula de ácido-3-fosfoglicérico es fosforilado a ácido-1,3-difosfoglicérico con consumo de una molécula de ATP, luego, en un segundo paso, el ácido-1,3-difosfoglicérico es reducido a gliceraldehído-3 fosfato con la participación del NADPH<sub>2</sub>. El gliceraldehído-3 fosfato a diferencia del ácido 3 fosfoglicérico es una sustancia reducida de alto nivel energético y constituye el punto de partida para las restantes reacciones de síntesis. La figura II.5.1.11 muestra las reacciones que se acaban de describir.

Durante la etapa de síntesis de las hexosas primarias, como se puede apreciar en la figura II.5.1.12 el gliceraldehído 3-fosfato se transforma en parte en dihidroxiacetona-fosfato por un proceso isomerización catalizado por una isomerasa.



**Figura II.5.1.11.** Ciclo C-3 o ciclo de Calvin. Etapa 2. Reducción.  
Tomado de Vázquez y Torres (1995).



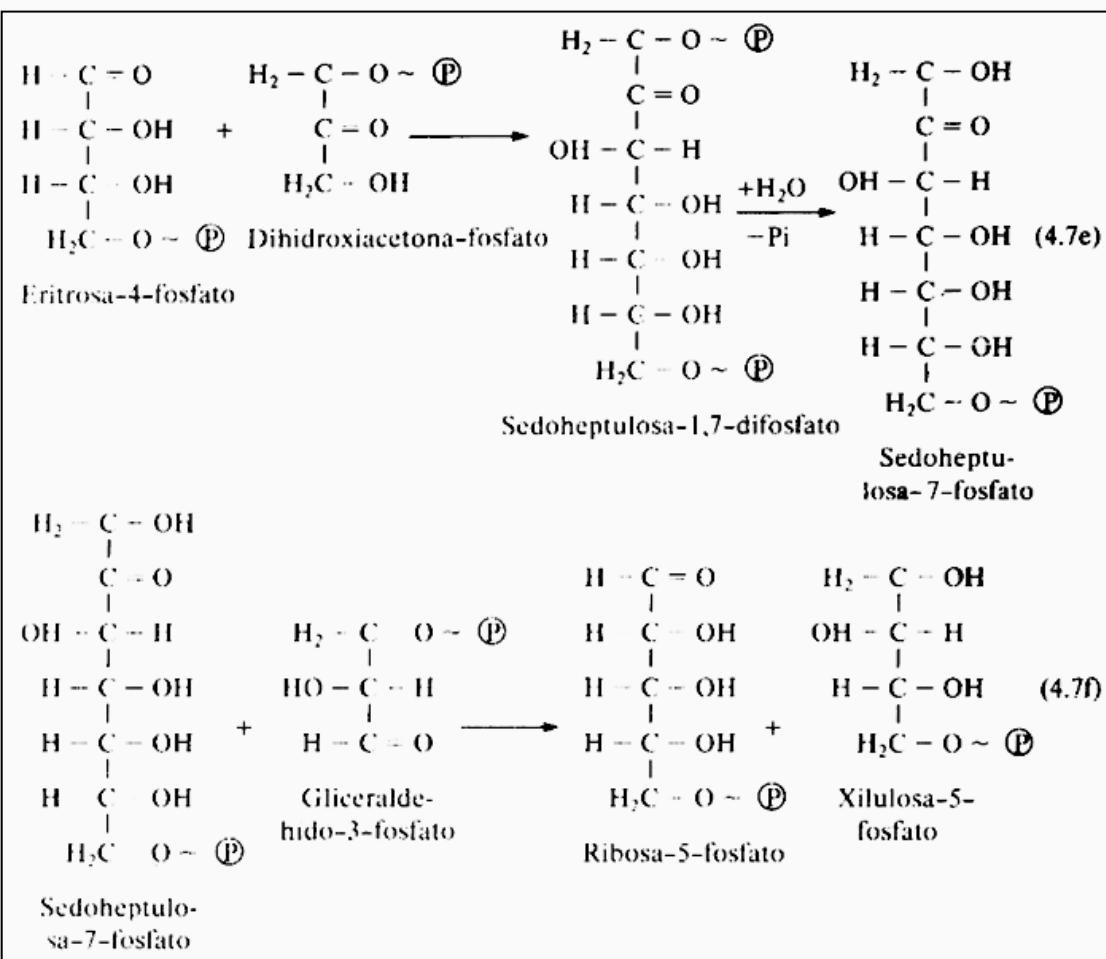
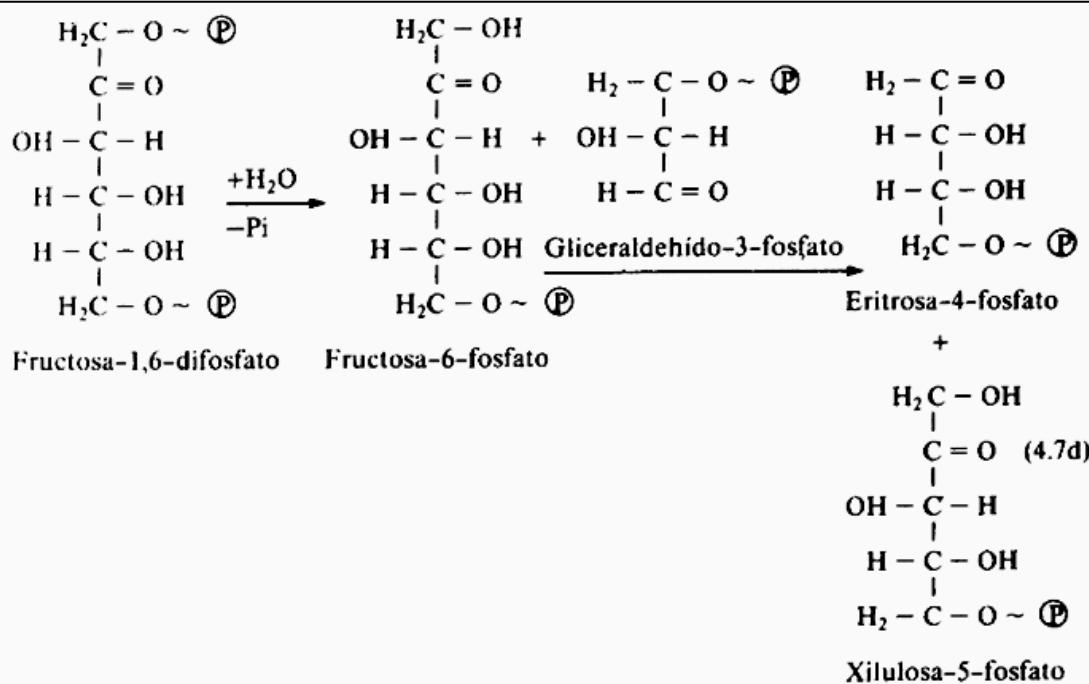
**Figura II.5.1.12.** Ciclo C-3 o ciclo de Calvin. Etapa 3.  
Síntesis de las hexosas primarias  
Tomado de Vázquez y Torres (1995).

Posteriormente, bajo la acción de una aldolasa, ambas triosas; el gliceraldehído 3-fosfato y la dihidroxiacetona-fosfato se unen para formar la fructosa 1,6-difosfato, primera hexosa que se produce en el proceso de asimilación del CO<sub>2</sub> y a partir de la cual se producen reacciones que conducen a la formación de almidón y sacarosa.

En la figura II.5.1.16 se muestran las vías metabólicas para la obtención del almidón y la sacarosa a partir de la fructosa 1,6-difosfato.

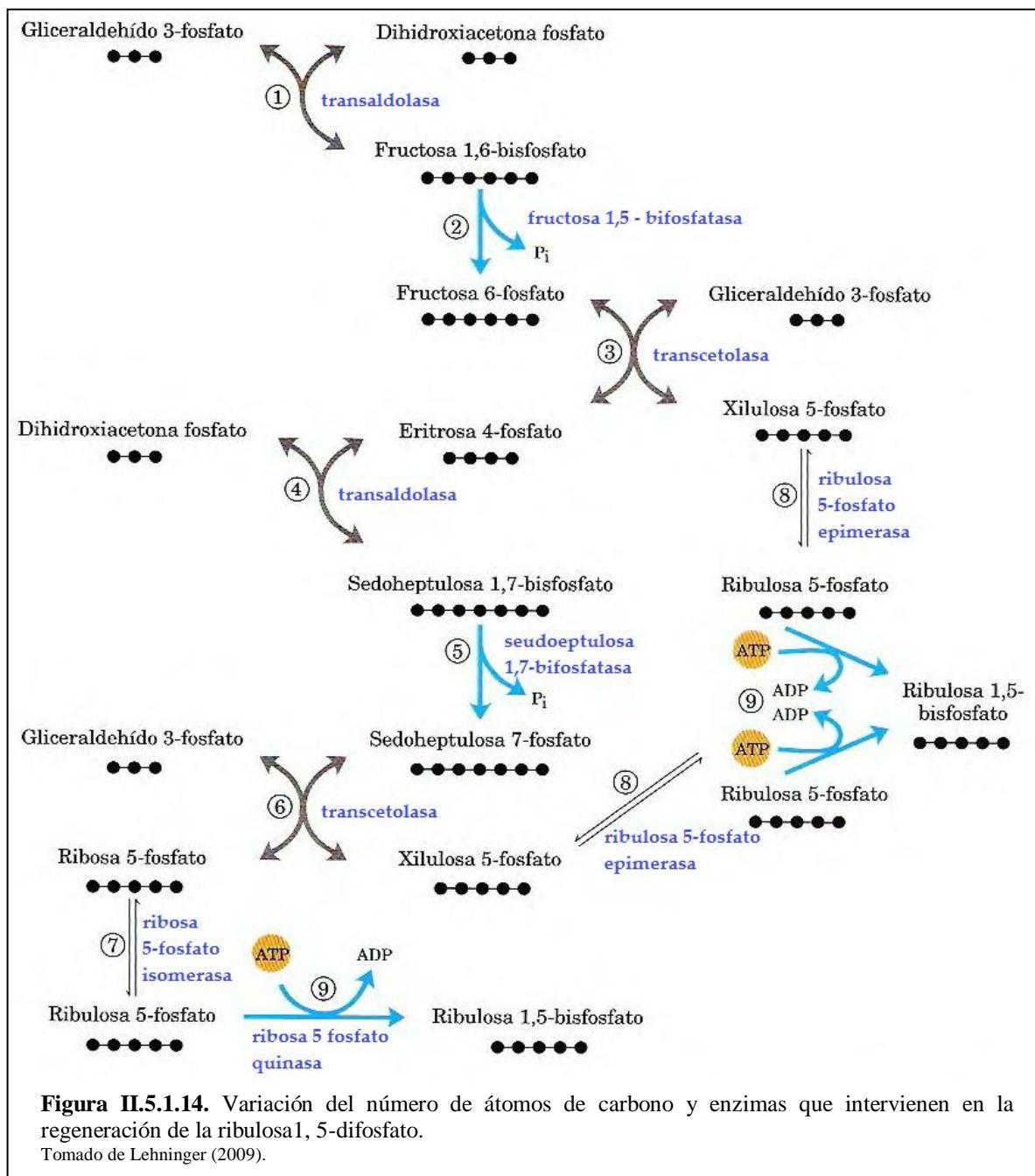
Una vez formado el gliceraldehído 3-fosfato, este puede seguir dos vías

metabólicas, una de ellas es su unión con la dihidroxiacetona-fosfato para formar las primeras hexosas, reacción que se acaba de describir en la etapa anterior, y la otra, es la regeneración de la ribulosa 1-5-difosfato. Puesto que esta última constituye el acceptor primario de CO<sub>2</sub> en la etapa de carboxilación, esta debe regenerarse o se detendrían las reacciones de fijación del carbono y con ello la síntesis de nuevos compuestos orgánicos.



**Figura II.5.1.13.** Ciclo C-3 o ciclo de Calvin. Etapa 4. Regeneración de la ribulosa 1-5 difosfato  
Tomado de Vázquez y Torres (1995).

La regeneración de la ribulosa 1-5-difosfato, implica que, más de las tres cuartas partes de la fructosa 1,6-difosfato formada en la etapa de síntesis de las hexosas primarias siga una trayectoria metabólica diferente a la que conduce a la formación de glúcidos (sacarosa y almidón). En este caso la fructosa 1,6-difosfato es descarboxilada a fructosa 6-fosfato, esta última, mediante una reacción transcetolásica se une a una molécula de gliceraldehído 3-fosfato para formar un compuesto inestable de nueve átomos de carbono que inmediatamente se desdobra en eritrosa-4-fosfato (de 4 átomos de carbono) y xilulosa-5-fosfato (de 5 átomos de carbono). La xilulosa-5-fosfato se transforma, por isomerización, en ribulosa-5-fosfato. La eritrosa-4-fosfato se condensa con una molécula de dihidroxiacetona-fosfato para formar una

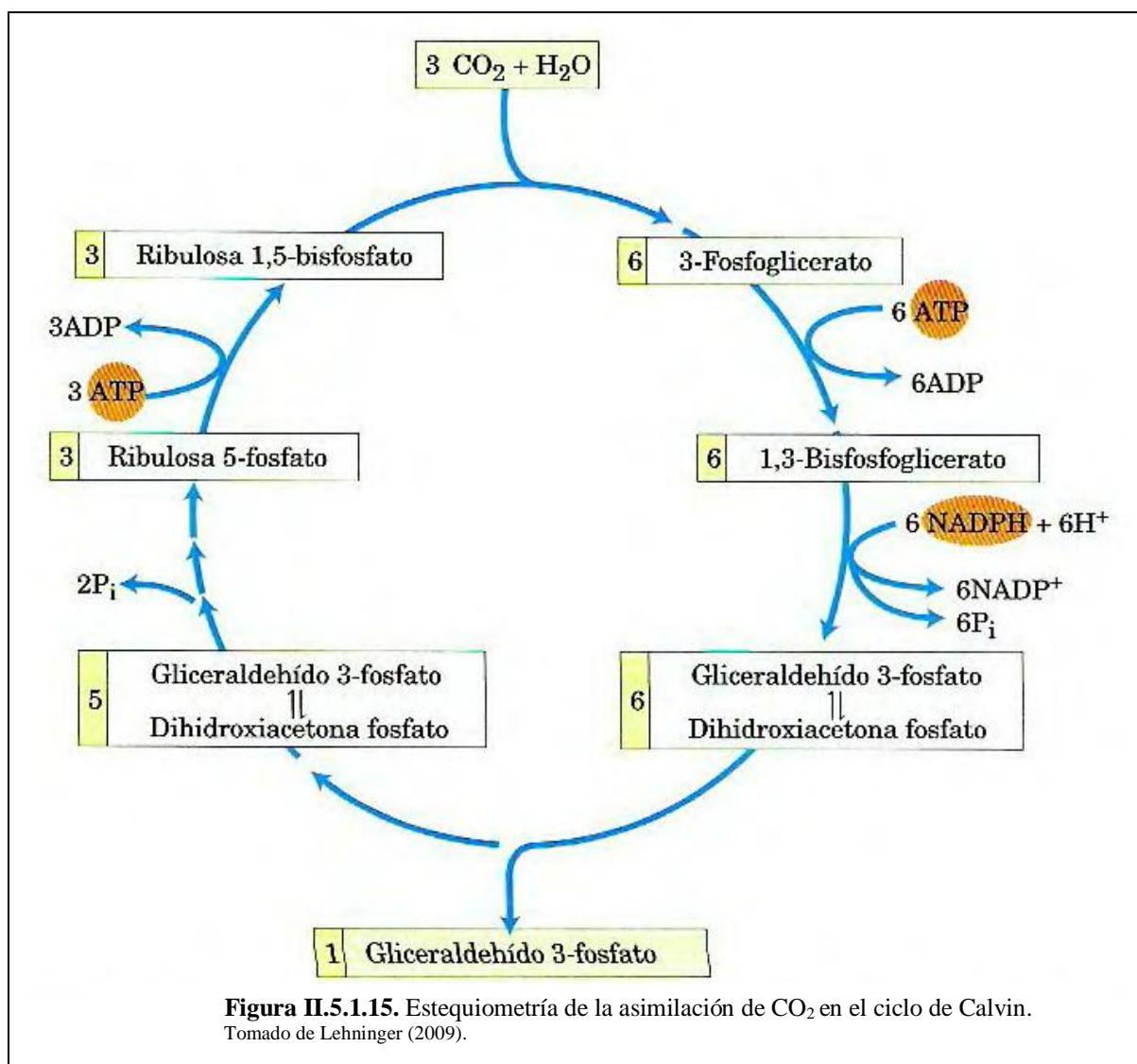


**Figura II.5.1.14.** Variación del número de átomos de carbono y enzimas que intervienen en la regeneración de la ribulosa 1,5-difosfato.  
Tomado de Lehninger (2009).

molécula sedoheptulosa-1,7 difosfato la que inmediatamente se desfosforila para convertirse en sedoheptulosa-7-fosfato, esta última por medio de una reacción transacetolásica transfiere una fracción de 2 carbonos a una molécula de gliceraldehído-3-fosfato, de modo que se forman dos moléculas de 5 carbonos cada una; la xilulosa-5-fosfato y ribosa 5-fosfato. Ambas moléculas se transforman, mediante un proceso de isomerización, en ribulosa-5-fosfato. La ribulosa-5-fosfato sufre un proceso de refosforilación y se convierte en ribulosa 1-5-difosfato capaz de iniciar nuevamente el ciclo de la fijación del carbono

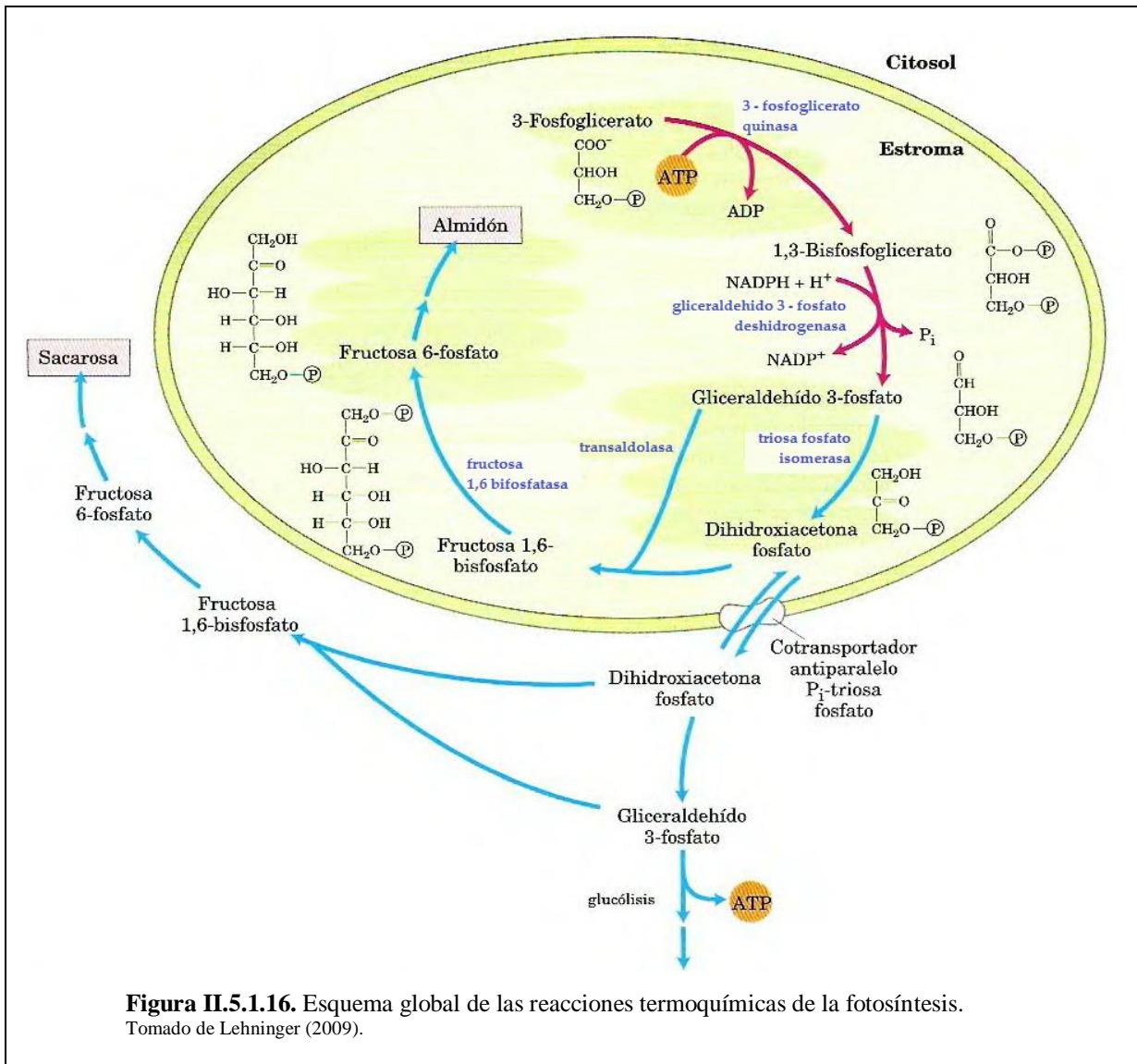
En la figura II.5.1.13 aparecen representadas las reacciones que permiten la regeneración de la ribulosa 1,5-difosfato, y en la figura II.5.1.14 se representan de manera más detalladas estas reacciones y las enzimas que participan que cada una.

Es importante destacar que durante el proceso de fotosíntesis, el ATP y al NADPH<sub>2</sub> obtenidos en la fase luminosa intervienen también en la síntesis de compuestos orgánicos nitrogenados a partir de la reducción de los iones nitrato absorbidos desde el suelo por las plantas. Las reacciones metabólicas que permiten la formación de aminoácidos se desarrollan en tres momentos.



**Figura II.5.1.15.** Estequiometría de la asimilación de  $\text{CO}_2$  en el ciclo de Calvin.  
Tomado de Lehninger (2009).

El análisis estequiométrico del proceso de fijación del carbono nos permite concluir que para la elaboración neta de una molécula de gliceraldehído 3-fosfato se requiere el consumo de tres moléculas de  $\text{CO}_2$ , nueve moléculas de ATP y seis de  $\text{NADPH}_2$ . La figura II.5.1.15 nos ofrece claridad en cuanto a la cantidad de  $\text{CO}_2$ , ATP y NADP consumidos y la etapa del ciclo en que ocurre.



**Figura II.5.1.16.** Esquema global de las reacciones termoquímicas de la fotosíntesis.  
Tomado de Lehninger (2009).

En un primer momento, los iones nitrato se reducen a iones nitrito por la enzima nitrato reductasa, con consumo de un  $\text{NADPH}_2$ . Más tarde, los nitritos se reducen a amoníaco, en una reacción que también consume  $\text{NADPH}_2$  y es catalizada por la enzima nitrato reductasa. Finalmente, el amoníaco obtenido, que es nocivo para la planta, es captado por el ácido  $\alpha$ -acetoglutárico que bajo la acción de la enzima glutamato sintetasa se transforma en ácido glutámico, a partir del cual los átomos de nitrógeno pueden pasar en forma de grupo amino a otros cetoácidos y producir nuevos aminoácidos.

Algunas bacterias como las de los géneros *Azotobacter* (Pseudomonadales), *Clostridium* (Clostridiales) y *Rhizobium* (Rizobiales) y determinadas cianobacterias como *Anabaena* y *Notoc* (Nostocales) tienen la capacidad de aprovechar el nitrógeno atmosférico, transformando las moléculas de este elemento químico en amoníaco mediante el proceso llamado fijación del nitrógeno. Es por ello que estos organismos reciben el nombre de fijadores de nitrógeno.

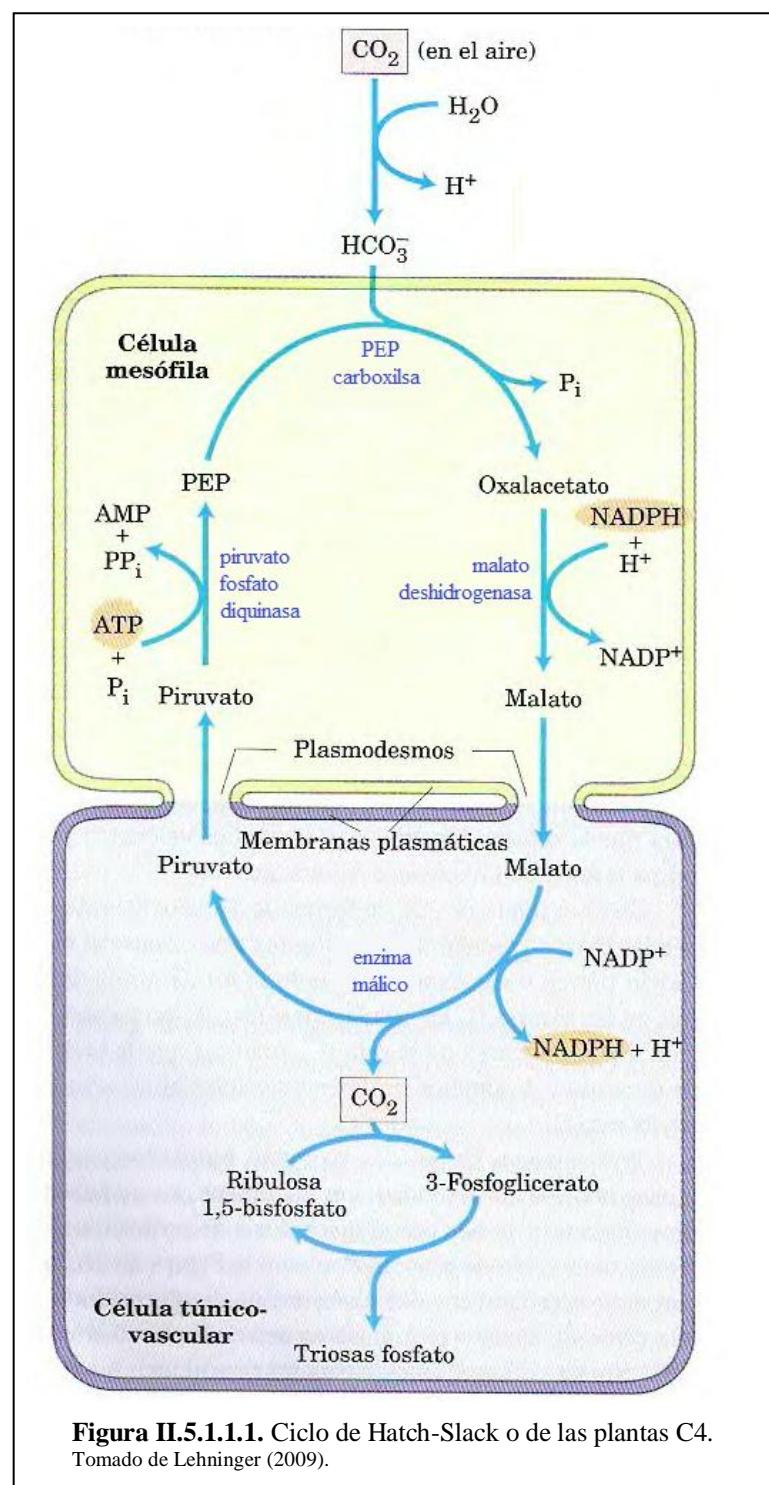
La figura II.5.1.16 muestra una visión general de las reacciones termoquímicas.

### II.5.1.1. Ruta de Hatch-Slack o de las plantas C4.

Numerosas especies de plantas que habitan en zonas tropicales y subtropicales como el maíz, la caña de azúcar y el sorgo, entre otras, han logrado la capacidad de realizar la fotosíntesis de manera mucho más eficiente que las que realizan el ciclo C-3 o ciclo de Calvin. Estas plantas se les denomina plantas supereficientes pues llegan a fijar algo más del doble del CO<sub>2</sub> fijado por las plantas C-3 en igual período de tiempo.

Las plantas súper eficientes también denominadas plantas C-4 constan con dos rutas metabólicas diferentes para realizar la fotosíntesis, una es el ya conocido ciclo C-3 y la otra es el ciclo C-4 o ciclo de Hatch-Slack-Kortshak en honor a sus descubridores. Ambas rutas están perfectamente interconectadas de modo que garantizan la asimilación de cantidades de CO<sub>2</sub> muy superiores a las plantas C-3.

En estas plantas se distinguen por poseer dos tipos de cloroplastos: unos ubicados en las células de la periferia de los vasos conductores de las hojas y otros que se encuentran en las células del parénquima clorofílico del mesófilo. Otro elemento distintivo en estas plantas es la presencia de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa



**Figura II.5.1.1. Ciclo de Hatch-Slack o de las plantas C4.**  
Tomado de Lehninger (2009).

que cataliza la reacción de fijación del CO<sub>2</sub> al fosfoenolpiruvato mucho más rápido que la carboxilasa de la ribulosa.

Para su mejor comprensión el ciclo C-4 se estudia en 5 etapas: carboxilación, reducción, procesamiento del malato, regeneración del fosfoenolpiruvato y la etapa de coordinación adicional. A continuación describiremos lo que ocurre en cada una (ver figura II.5.1.1.1).

Durante la etapa de carboxilación, el CO<sub>2</sub> atmosférico es fijado al fosfornolpiruvato bajo la acción de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa. El fosfoenolpiruvato (de tres átomos de carbono) se transforma en ácido oxalacético (de cuatro átomos de carbono).

En la etapa de reducción, el ácido oxalacético es reducido a ácido málico por el NADPH<sub>2</sub> procedente de las reacciones luminosas. El ácido málico es transportado como producto semielaborado desde las células del mesófilo hasta las de la periferia de los vasos conductores de las hojas, cuyos cloroplastos carecen de granas pero cuentan con los elementos necesarios para aprovechar el CO<sub>2</sub> fijado.

Durante la etapa del procesamiento del malato, en las células perivasculares el malato procedente de las células del mesófilo se descompone en CO<sub>2</sub>, piruvato y 2H<sup>+</sup>. Cada uno de los elementos resultantes de la descomposición del malato posee un destino diferente en función de continuar el proceso de fotosíntesis. El CO<sub>2</sub> es fijado a la ribulosa 1,5 difosfato con la acción de la ribulosa difosfato carboxilasa y continúa la ruta del ciclo C-3, los dos protones hidrógeno (2H<sup>+</sup>) reducen al NADP y el piruvato viaja hacia las células del mesófilo.

Una vez en las células del mesófilo, el piruvato procedente de las células perivasculares es reducido a fosfoenolpiruvato con el consumo de ATP procedente de las reacciones fotoquímicas. Esta etapa es conocida como regeneración del fosfoenolpiruvato.

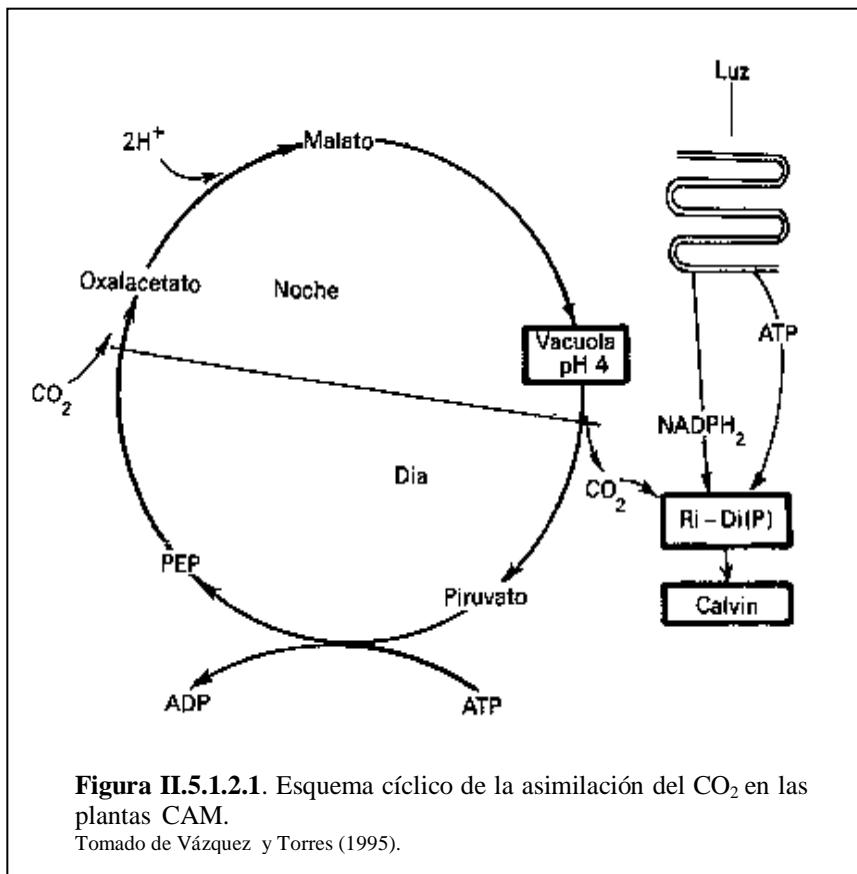
Durante la etapa de coordinación adicional, el exceso de ácido fosfoglicérico formado en grandes cantidades en las células perivasculares debido a la fijación del CO<sub>2</sub> por la ribulosa 1,5 difosfato del ciclo C-3 es trasladado a las células del mesófilo donde entra en la ruta del ciclo C-3 de estas células y es reducido a gliceraldehído 3-fosfato con la participación del ATP y NADPH procedente de las reacciones fotoquímicas, luego sigue las rutas metabólicas para la síntesis de glúcidios.

## **II.5.1.2. Las plantas CAM.**

La sigla CAM es empleada como abreviación de la equívoca expresión inglesa Crassulacean Acidic Metabolism, que puede ser traducida al español como metabolismo ácido de las Crasuláceas.

Esta denominación se acuñó dado que en un principio este mecanismo únicamente fue atribuido a las plantas pertenecientes a esta familia, es decir, a las Crasuláceas. No obstante, en la actualidad se conocen a varias especies de plantas CAM, que pertenecen a diferentes familias de plantas (Crassulaceae, Cactaceae, Euphorbiaceae, Aizoaceae y Bromeliaceas entre otras). Por norma general, las plantas CAM son vegetales originarios de zonas con unas condiciones climáticas desérticas o subdesérticas, que se encuentran sometidas a una intensa iluminación, a altas temperaturas y a un déficit hídrico permanente.

En estas plantas el proceso de fijación del CO<sub>2</sub> no ocurre en presencia de luz como en las plantas con ciclos C3 y C4. Debido a las condiciones de sequía les resultaría fatal mantener los estomas abiertos durante el día, la pérdida de agua por transpiración sería tan grande que provocaría la



**Figura II.5.1.2.1.** Esquema cíclico de la asimilación del CO<sub>2</sub> en las plantas CAM.

Tomado de Vázquez y Torres (1995).

temporalmente en la vacuola junto a otros ácidos orgánicos.

En las horas del día, el ácido málico es transportado desde la vacuola hacia los cloroplastos donde se descompone en CO<sub>2</sub>, piruvato y 2H<sup>+</sup>. De igual manera que en el ciclo C4, el CO<sub>2</sub> es fijado por la ribulosa 1,5 difosfato y continúa la ruta metabólica del ciclo C3, el piruvato es fosforilado a fosfoenolpiruvato con consumo de ATP procedente de las reacciones de fotofosforilación y los protones hidrógenos reducen al NADP.

Como se puede deducir en las plantas CAM se produjo, en el curso de la evolución la separación del proceso de fotosíntesis en el tiempo, durante la noche se fija el CO<sub>2</sub> en el malato, que se almacena en el jugo vacuolar y durante día se recupera el CO<sub>2</sub> a partir de la descomposición del malato y se producen las reacciones fotoquímicas y las termoquímicas correspondientes al ciclo C3. De este modo estas plantas pueden llevar a cabo la fotosíntesis durante el día, aún con los estomas cerrados para evitar la desecación.

### II.5.1.3. Fotorrespiración.

Como se ha dicho en epígrafes anteriores, la enzima ribulosa difosfato carboxilasa/oxidasa (RuBisCO) es la enzima que cataliza la fijación del CO<sub>2</sub> a la ribulosa 1,5 difosfato en el ciclo C3. Esta enzima no tiene una especificidad absoluta por el CO<sub>2</sub> como sustrato, ella puede catalizar también la fijación de O<sub>2</sub> a la ribulosa 1,5 difosfato, lo cual depende esencialmente de la concentración de estos gases.

Cuando la concentración de CO<sub>2</sub> es elevada, la enzima RuBisCO, actúa como carboxilasa y fija este compuesto químico en el ciclo de Calvin con gran eficacia. Pero cuando la concentración de

desección de los tejidos, la apertura de los estomas tiene lugar únicamente en la noche, por lo cual pueden absorber el CO<sub>2</sub> y fijarlo al fosfoenolpiruvato con la intervención de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa-oxidasa (enzima RuBisCO). El fosfoenolpiruvato, tal y como ocurre en las plantas C4, se carboxila transformándose en oxalacetato que posteriormente se reduce a malato (ácido málico) con intervención de NADP reducido que ha sido acumulado en las reacciones fotoquímicas durante las horas del día. El ácido málico sale del cloroplasto y se almacena

CO<sub>2</sub> en la hoja es inferior a la del O<sub>2</sub>, esta enzima actúa como oxigenasa y cataliza la reacción de la ribulosa con el O<sub>2</sub>. Con esta reacción se inicia el proceso de fotorrespiración, en el que los glúcidos se oxidan a CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O en presencia de luz en lugar de sintetizarse nuevos compuestos orgánicos.

Como se puede apreciar en la figura II.5.1.3.1, cuando una molécula de ribulosa 1,5 difosfato reacciona con una de dioxígeno, se origina una molécula de 3 fosfoglicerato (ácido 3-fosfoglicérico) y otra de 2 fosfoglicolato (ácido 2-fosfoglicólico), que en corto tiempo se descarboxila y transforma en glicolato (ácido glicólico). El ácido glicólico pasa de los cloroplastos a los peroxisomas donde reacciona con una molécula de dioxígeno para producir ácido gioxílico y peróxido de hidrógeno, esta reacción es catalizada por la enzima ácido glicólico-oxidasa. El ácido gioxílico se transamina a glicina y pasa a las mitocondrias. Bajo la acción de la enzima glicina-descarboxilasa dos moléculas de glicina se condensan en la mitocondria para formar una de serina con la liberación de una molécula de CO<sub>2</sub>. La serina pasa a los peroxisomas donde se convierte en hidroxipiruvato y luego se reduce a glicerato con la participación de NADPH+H<sup>+</sup> y bajo la acción de la enzima  $\alpha$ -hidroxiácidoreductasa. El glicerato entra a los cloroplastos y luego de sufrir una fosforilación se incorpora al ciclo de Calvin.

El análisis de lo que ocurre en el proceso de fotorrespiración deja claro que durante el mismo no tiene lugar la fijación de CO<sub>2</sub>, por lo que este proceso se convierte en un inconveniente para la fotosíntesis. En las plantas con ciclo C3 la eficiencia fotosintética se ve afectada por la fotorrespiración en razón bastante significativa como para reducir de manera sustancial la síntesis de glúcidos. Cabe preguntarse por qué en el curso de la evolución la enzima RuBisCO no desarrolló un sitio activo capaz de discriminar de manera efectiva entre el CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub>. Todo parece indicar que el hecho de que los primeros organismos fotosintetizadores se desarrollaran en una atmósfera con muy poca concentración de

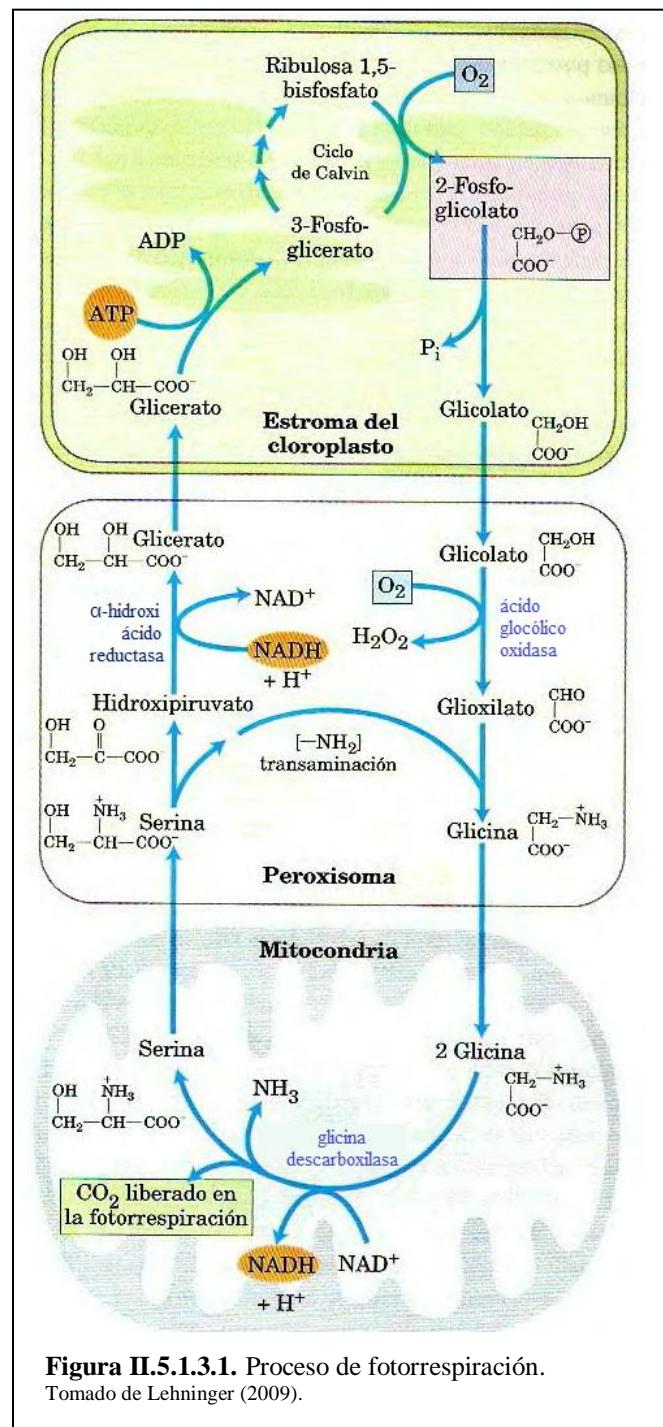


Figura II.5.1.3.1. Proceso de fotorrespiración.  
Tomado de Lehninger (2009).

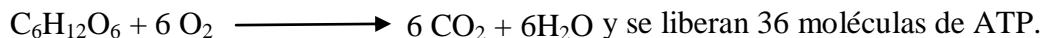
$O_2$  no implicaba para la enzima RuBisCO el sometimiento a una presión selectiva entre el  $CO_2$  y  $O_2$ . Ciertamente, el propio desarrollo de los organismos fotosintetizadores en el curso de la evolución ha provocado el aumento gradual de la concentración de dioxígeno en la atmósfera y con ello se ha favorecido la ocurrencia de fotorrespiración en las plantas C3.

Las plantas con ciclo C4, a diferencia de las C3, desarrollaron, en el curso de la evolución, mecanismos metabólicos que suprimen el efecto de la fotorrespiración y por tanto logran mayor eficiencia en la síntesis de los compuestos orgánicos. Como ya se ha estudiado, en estas plantas, el  $CO_2$  se fija en un compuesto de 4 carbonos (el oxalacetato) al nivel de las células del mesófilo foliar, este compuesto se reduce a malato y pasa a las células perivasculares donde se descompone y libera altas concentraciones de  $CO_2$ , que esta vez, es fijado por la ribulosa 1,5 difosfato y entra en la ruta metabólica del ciclo C3, de modo que la concentración de  $CO_2$  es suficiente para que la RuBisCO funcione a plena capacidad y se suprima su actividad oxigenasa y con ello la fotorrespiración. Por otra parte, la fosfoenolpiruvato carboxilasa no utiliza  $O_2$  como sustrato alternativo por lo que no compite con el  $O_2$ .

### **II.5.2. Respiración.**

La respiración celular es una parte del metabolismo, concretamente del catabolismo, en la cual la energía contenida en distintas biomoléculas, como los glúcidos o los lípidos, es liberada de manera controlada. Durante la respiración, una parte de la energía libre desprendida en estas reacciones exotérmicas es incorporada a la molécula de ATP, que puede ser a continuación utilizada en los procesos endotérmicos, como son los de mantenimiento y desarrollo del organismo (anabolismo).

Su fórmula general es la siguiente:

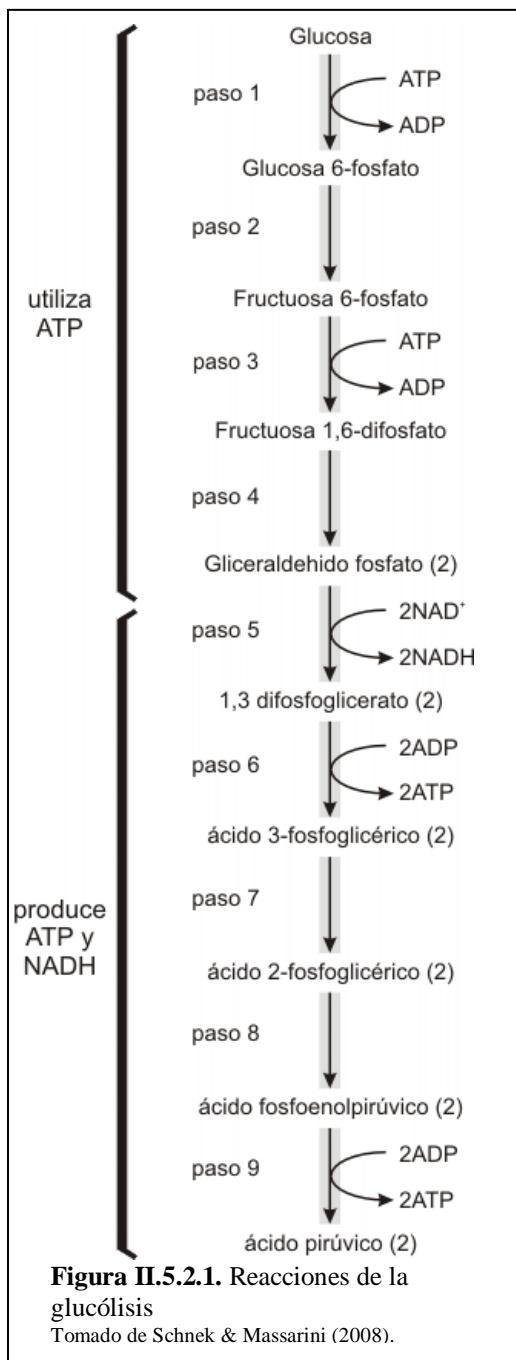


La respiración vegetal es el proceso que tiene lugar en las mitocondrias de las células de plantas, chromista y algunos protistas. Se concreta al consumir  $O_2$  y expulsar  $CO_2$ . No puede confundirse con el consumo de  $CO_2$  y la emisión de dioxígeno que se produce durante la fotosíntesis. En esta última la materia prima principal es el  $CO_2$  y en la respiración es el  $O_2$ .

La absorción de  $O_2$  y la producción de  $CO_2$  son los fenómenos globales más evidentes que pueden medirse y determinar que un vegetal respire. Los grandes procesos fisiológicos que caracterizan la respiración están fundamentados sobre las mediciones de esos intercambios gaseosos.

La respiración es un fenómeno fisiológico complejo en el que intervienen numerosas reacciones químicas de oxidación – reducción (redox) controladas, cada una, por las cantidades de sustrato disponible, las condiciones de pH o de la temperatura y la difusión de los gases, entre otros factores.

A manera de resumen, la respiración, pudiera definirse como un proceso de degradación celular (catabólico) que se realiza en las mitocondrias, mediante el cual los organismos obtienen la energía que necesitan en la realización de sus funciones vitales. Se requiere de la entrada de dioxígeno, ADP y fosfato inorgánico y se produce ATP, agua y dióxido de carbono. Este fenómeno tiene como característica esencial la oxidación de combustibles orgánicos por el oxígeno molecular, que actúa como aceptor electrónico final en el proceso.

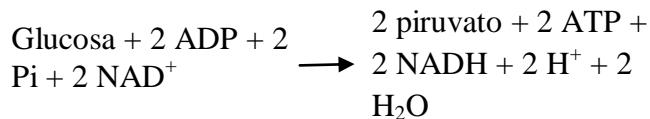


Todos estos procesos ocurren en la mitocondria, órgánulo cuya estructura y composición química fue estudiada en el epígrafe II:1 (ver figuras II.1.4, II.1.5 y II.1.6).

Para comprender las etapas en las que transcurre este proceso, el aporte energético de cada una de ellas y su importancia en general, resulta necesario iniciar haciendo un análisis del proceso glucolítico que ocurre en el citosol (parte soluble del citoplasma) y que juega un papel fundamental en la respiración celular. El mismo consiste en la oxidación de una molécula de glucosa a dos de piruvato.

La glucólisis, lisis o escisión de la glucosa, se realiza en el citoplasma y puede darse en condiciones anaerobias; es decir en ausencia de oxígeno. Tiene lugar en una serie de nueve reacciones (ver figura 2.5.2.1), cada una catalizada por una enzima específica, hasta formar, como ya se ha dicho, dos moléculas de ácido pirúvico, con la producción de ATP. La ganancia neta es de dos moléculas de ATP, y dos de NADH por cada molécula de glucosa.

En la primera etapa se utilizan dos ATP y en la segunda producen cuatro moléculas de ATP y dos de NADH. Otros azúcares, además de la glucosa, como la manosa, galactosa y las pentosas, así como el glucógeno y el almidón, pueden ingresar en la glucólisis una vez convertidos en glucosa 6-fosfato. El proceso en general puede resumirse de la siguiente forma:



La glucólisis aporta seis moléculas de ATP al proceso respiratorio, 2 que se obtienen como ganancia neta y 4 por las moléculas de NADH<sub>2</sub> que, al penetrar en la cadena respiratoria permiten la síntesis de 6 moléculas de ATP (tres por cada NADH<sub>2</sub>). Debido a que el transporte de los dos electrones que aportan las dos moléculas de NADH<sub>2</sub> a través de la membrana mitocondrial implica un gasto de dos moléculas ATP, en total son seis en lugar de ocho.

La respiración como tal, ocurre en tres etapas:

1- Oxidación del ácido pirúvico.

## 2- Ciclo de los ácidos tricarboxílicos o ciclo de Krebs.

## 3- Cadena respiratoria y fosforilación oxidativa del ADP a ATP.

El ácido pirúvico (con tres átomos de carbono) se encuentra inicialmente en el citoplasma, donde se genera como resultado de la glucólisis. Para involucrarse en el proceso, las moléculas atraviesan las membranas externa e interna de las mitocondrias y se oxidan antes de ingresar al Ciclo de Krebs. Los átomos de carbono y oxígeno del grupo carboxilo se eliminan como dióxido de carbono (descarboxilación oxidativa) y queda un grupo acetilo, de dos carbonos. En esta reacción exergónica, el hidrógeno del carboxilo reduce a una molécula de NAD<sup>+</sup> a NADH (ver figura 2.5.2.2).

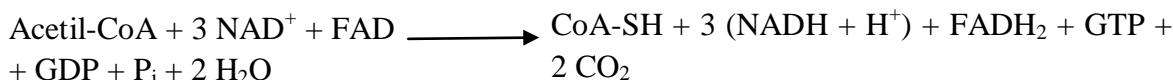
En resumen, hasta este momento, la molécula original de glucosa se oxida a dos moléculas de CO<sub>2</sub> y dos grupos acetilos y, además se formaron 4 moléculas de NADH (2 en la glucólisis y 2 en la oxidación del ácido pirúvico).

Cada grupo acetilo es aceptado por un compuesto llamado coenzima A, da lugar a otro llamado acetilcoenzima A (acetil CoA). Esta última reacción es el eslabón que conecta la glucólisis y el ciclo de Krebs.

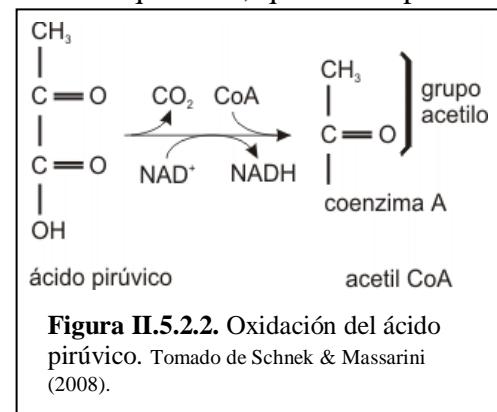
El ciclo de Krebs es también llamado ciclo de los ácidos tricarboxílicos, debido a la presencia de tres grupos carboxilos (COOH) en cada uno de los metabolitos intermedios (ver figura 2.5.2.3). Este proceso se lleva a cabo en la matriz mitocondrial y constituye un proceso cíclico, por que el producto final de la última reacción vuelve a ser el sustrato de la primera. Puede ser considerado también una ruta metabólica, es decir, una sucesión de reacciones químicas, que forma parte de la respiración celular en todas las células aeróbicas. En tales organismos se realiza por esta vía la oxidación de glúcidos, ácidos grasos y aminoácidos hasta producir CO<sub>2</sub>, liberando energía en forma utilizable.

El metabolismo oxidativo de glúcidos, grasas y proteínas se divide frecuentemente en tres etapas, de las cuales, el ciclo de Krebs constituye la segunda. En la primera, mediante las vías catabólicas de aminoácidos (por ejemplo desaminación oxidativa), la beta oxidación de ácidos grasos y la glucólisis, los carbonos de estas macromoléculas dan lugar a moléculas de acetil-CoA de dos carbonos.

El acetil-CoA (Acetil Coenzima A) es el principal precursor del ciclo de Krebs. El ácido cítrico o citrato (de 6 carbonos), se regenera en cada secuencia, por condensación de un acetil-CoA (2 carbonos) con una molécula de oxaloacetato (4 carbonos). El citrato produce, en cada ciclo, una molécula de oxaloacetato y dos CO<sub>2</sub>, por lo que el balance neto es:



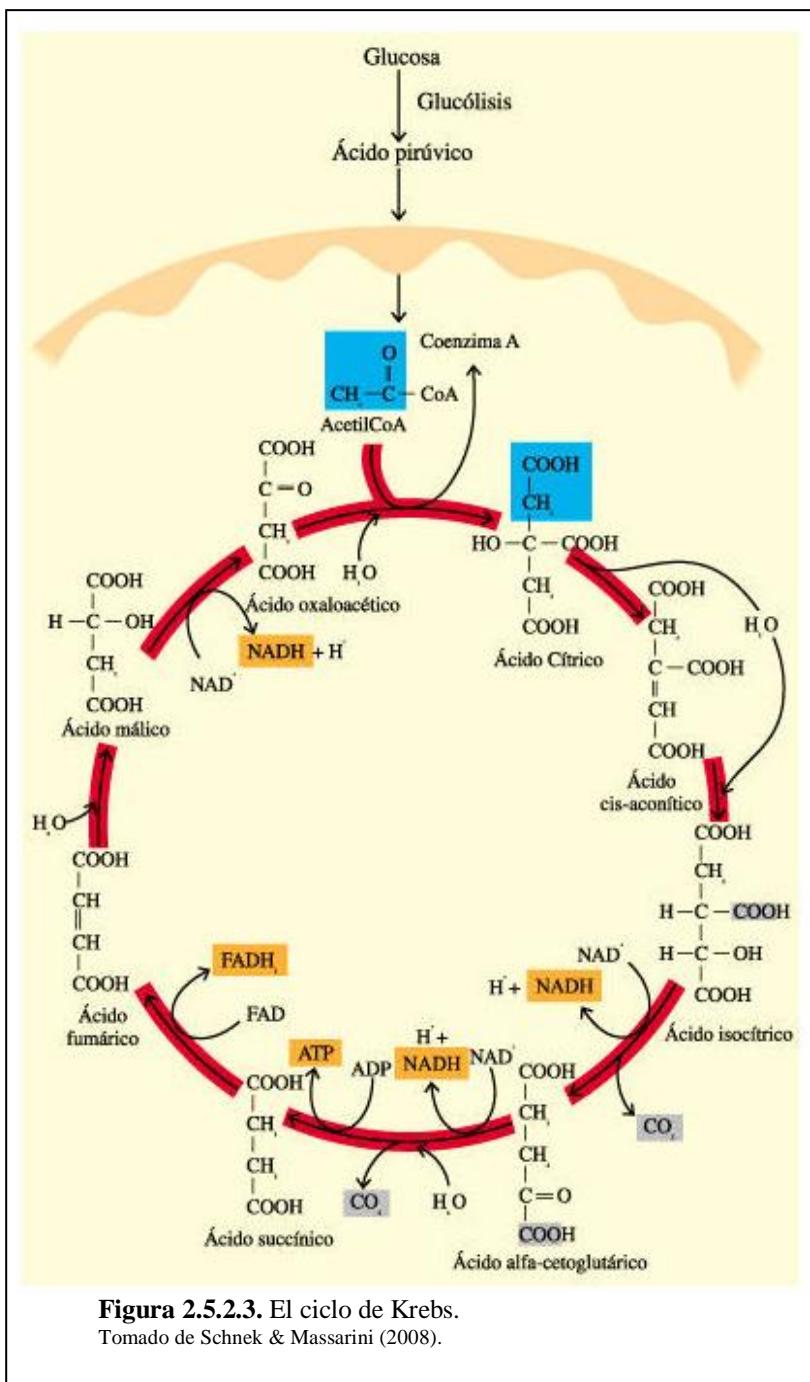
Los dos carbonos del Acetil-CoA son oxidados a CO<sub>2</sub> y la energía liberada es acumulada en forma de: ATP y el poder reductor (electrones de alto potencial) del NADH y FADH<sub>2</sub>. NADH y FADH<sub>2</sub> son coenzimas (moléculas que se unen a enzimas) que, dado su poder reductor, pueden convertirse en energía química biológicamente utilizable (ATP) en la fosforilación oxidativa.



**Figura II.5.2.2.** Oxidación del ácido pirúvico. Tomado de Schnek & Massarini (2008).

El FADH<sub>2</sub> de la succinato deshidrogenasa, al no poder desprenderse de la enzima, debe oxidarse nuevamente in situ. El FADH<sub>2</sub> cede sus dos hidrógenos a la ubiqüinona (coenzima Q), que se reduce a ubiqüinol (QH<sub>2</sub>) y abandona la enzima.

Una visión simplificada, sería la siguiente:



- El paso inicial es la oxidación del ácido pirúvico, produciendo un acetil-CoA y un CO<sub>2</sub>.

- El acetil-CoA reacciona con una molécula de oxaloacetato (4 carbonos) para formar citrato (6 carbonos), mediante una reacción de condensación.

- A través de una serie de reacciones, el citrato se convierte de nuevo en oxaloacetato.

- Durante estas reacciones, se substraen 2 átomos (liberados en forma de CO<sub>2</sub>) de carbono del citrato (6C) para dar oxaloacetato (4C).

- El ciclo consume netamente 1 acetil-CoA y produce 2 CO<sub>2</sub>. También consume 3 NAD<sup>+</sup> y 1 FAD, produciendo 3 NADH + 3 H<sup>+</sup> y 1 FADH<sub>2</sub>.

El balance energético del ciclo es el siguiente:

- El rendimiento de un ciclo es (por cada molécula de piruvato): 1 GTP, 4 NADH + 4H<sup>+</sup>, 1 FADH<sub>2</sub>, 2CO<sub>2</sub>. Una molécula de NADH + H<sup>+</sup> y otra de CO<sub>2</sub> proceden de la descarboxilación oxidativa del piruvato a acetil-CoA.

- Cada NADH, cuando se oxida en la cadena

respiratoria, originará 2,5 moléculas de ATP ( $3 \times 2,5 = 7,5$ ), mientras que el FADH<sub>2</sub> dará lugar a 1,5 ATP. Por tanto,  $7,5 + 1,5 + 1$  GTP = 10 ATP por cada acetil-CoA que ingresa en el ciclo de Krebs.

- Cada molécula de glucosa produce (vía glucólisis) dos moléculas de piruvato, que a su vez dan lugar a dos acetil-CoA y, al pasar al ciclo de Krebs, originan:  $4\text{CO}_2$ , 2 GTP, 6 NADH +  $6\text{H}^+$ , 2 FADH<sub>2</sub>. Total: 32 ATP.

Si bien las enzimas que catalizan las reacciones del ciclo de Krebs se hallan en la matriz mitocondrial, las que intervienen en el sistema transportador de electrones se encuentran en las crestas mitocondriales. Mediante una serie de reacciones de oxido - reducción, los electrones se transfieren en cascada (ya sea desde el NADH o del FADH<sub>2</sub>) al oxígeno molecular para que se forme H<sub>2</sub>O. Parte de la energía del electrón es usada para fabricar ATP y el resto se libera como calor. En la reacción de oxidación del NADH, se produce una separación de cargas, los protones (H<sup>+</sup>) permanecen en la solución acuosa, mientras que los electrones se transfieren a través de transportadores, que incluyen la ubiquinona y un sistema de citocromos.

Los citocromos son moléculas proteicas que poseen un anillo de porfirina con un átomo de hierro, denominado grupo heme. Difieren entre sí en su cadena proteica y en la afinidad por los electrones. Transportan un solo electrón sin el respectivo protón. Se puede decir que pasan “las papas calientes” (electrones) a lo largo de la cadena transportadora, mientras que la energía liberada en el proceso es capturada en forma de ATP.

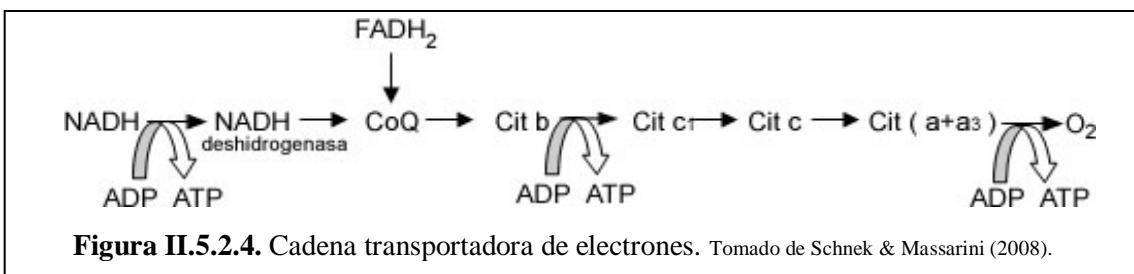
Debido a que cada molécula de citocromo contiene un átomo de hierro, por cada electrón transportado se requiere solamente un citocromo.

La secuencia de los transportadores de electrones en la respiración puede verse en la figura II.5.2.4. La transferencia se produce desde el NADH al O<sub>2</sub>, a través de una serie de eslabones. El complejo de citocromo (a + a<sub>3</sub>), se conoce como citocromo oxidasa. Al final se transfieren 4 electrones, que con 4 H<sup>+</sup> y una molécula de O<sub>2</sub>, forman 2 moléculas de H<sub>2</sub>O.



El flujo de electrones de la citocromo oxidasa al oxígeno, puede ser inhibido con monóxido de carbono (CO), ión cianuro (CN<sup>-</sup>) y azida (N<sub>3</sub><sup>-</sup>). La rotenona inhibe el transporte de electrones del NADH a la coenzima Q.

Durante el transporte de electrones a través de la cadena respiratoria (transportadora de electrones), se forma ATP mediante la fosforilación oxidativa en tres sitios:



- 1- Cuando se transfieren dos electrones del NADH a la NADH deshidrogenasa.
- 2- Cuando se transfieren un electrón del Citocromo b al Cit c<sub>1</sub>.
- 3- Cuando se transfieren un electrón de la citocromo oxidasa al O<sub>2</sub>.

La hipótesis quimio - osmótica de Peter Mitchell (1961), puede explicar la síntesis de ATP tanto en cloroplastos como en mitocondrias. Se trata de un mecanismo de conservación de energía a

través de las membranas biológicas, que se basa en la orientación asimétrica de los transportadores de electrones en el interior de la membrana interna de la mitocondria, lo que permite una transferencia de protones ( $H^+$ ) desde la matriz mitocondrial hacia el espacio intermembranal.

Como la membrana interna de la mitocondria es impermeable a los protones ( $H^+$ ), se establece un gradiente electroquímico, en el que el espacio intermembranal puede tener un pH de 5,5; mientras que el pH de la matriz, justo en la cara interna de la membrana, puede llegar a 8,5. La diferencia es de 3 unidades de pH ( $8,5 - 5,5 = 3$ ), lo que significa que el espacio intermembranal es 1 000 veces más ácido que la matriz. El gradiente de protones, fuerza protonmotriz, representa energía potencial. La única forma de que los protones entren a la matriz, es a través del complejo proteico de la ATP sintetasa o ATPasa mitocondrial, sintetizando ATP según la reacción:



Este proceso se conoce como fosforilación quimiosmótica o fosforilación oxidativa.

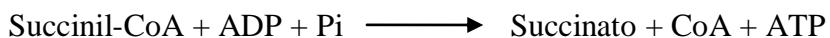
El análisis del balance energético del proceso de respiración se inicia desde la vía glucolítica, donde en presencia de oxígeno se forman directamente 2 ATP, más dos moléculas de  $NADH_2$  (de donde se forman 6 moléculas adicionales de ATP cuando entran a la cadena respiratoria). Como ya se dijo la ganancia total no son 8 ATP, sino 6; ya que el transporte de los dos electrones que aportan las 2 moléculas de  $NADH_2$  a través de la membrana mitocondrial implican un costo de 2 ATP.

La conversión del ácido pirúvico en acetil CoA, origina 2 moléculas de  $NADH_2$  en el interior de la mitocondria, de tal forma que se originan otras 6 moléculas de ATP al entrar a la cadena respiratoria. En el ciclo de Krebs, por cada molécula de glucosa se forman 2 ATP, 6 moléculas de  $NADH_2$  (originan 18 moléculas de ATP) y 2 moléculas de  $FADH_2$  (originan 4 moléculas de ATP), para un total de 24 ATP.

Resumiendo: por cada molécula de glucosa oxidada, el número de moléculas de ATP formados es de 36. Si la energía de hidrólisis del ATP varía entre 7-8 Kcal / mol<sup>-1</sup> (29,3- 33,5 KJ / mol<sup>-1</sup>), entonces el balance energético de la respiración aeróbica es de 288 Kcal / mol<sup>-1</sup> (1205 KJ / mol<sup>-1</sup>). La eficiencia de la respiración aeróbica se puede calcular de la siguiente forma:  $288 / 686 \times 100 = 42\%$ . En la respiración aeróbica se conserva aproximadamente el 42 % de la energía de la glucosa en forma de ATP.

Resulta necesario apuntar también que el ciclo de Krebs o de los ácidos tricarbóxilicos tiene algunas característica diferenciales en las plantas:

-En la reacción de la succinil-CoA sintasa se produce directamente ATP, mientras que en los animales se produce GTP como eslabón intermedio:



-La actividad de la enzima málica-NAD, que cataliza la decarboxilación del malato:



Esta enzima permite a la mitocondria de las plantas operar una vía alternativa para el metabolismo del PEP derivado de la glicolisis.

-El malato puede sintetizarse del PEP en el citosol, vía PEP-carboxilasa y malato deshidrogenasa (MDH).

- El malato es transportado a la matriz mitocondrial vía transportador dicarboxilato sobre la membrana interna, que cataliza el intercambio electroneutral de malato y Pi.
- En la matriz, la EM – NAD oxida el malato a piruvato, el cual es oxidado a su vez por el ciclo TCA.
- La presencia de EM – NAD<sup>+</sup> permite la oxidación completa de ácidos de 4 carbonos (malato, citrato y cetoglutarato), en ausencia del piruvato.

En la cadena trasnportadora, las mitocondrias de plantas contienen algunos componentes no encontrados comúnmente en las de animales:

- El complejo NADH–deshidrogenasa en la membrana interna, que facilita la oxidación del NADH citoplasmático y del NADPH.
- Presencia de dos vías para oxidar el NADH de la matriz.
- Vía alternativa para la reducción del oxígeno con oxidasa, inhibida por SHAM (ácido salicil hidroxámico), pero insensible a la inhibición por cianuro CN<sup>-</sup> o CO (monóxido). Esta no se encuentra nunca en animales.

**Tabla 1.** Intensidad respiratoria (IR) de diversos tejidos vegetales.

(mL O<sub>2</sub>/h/g materia fresca). Tomado de: <http://exa.unne.edu.ar/>

Planta	Órgano	Tejido	IR
Zanahoria	Raíz	-	25
	Hoja adulta	-	440
Fresno	Tallo	Floema	154
		Cambium	233
		Xilema	47
Espinaca	Hoja	-	515
Manzana	Fruto	Parénquima de la pulpa	30
		Cáscara	95
Cebada	Semilla (embebida en agua)	Embrión	715
		Endospermo	76

Algunas de las magnitudes fisiológicas asociadas a la respiración son:

IR: intensidad respiratoria, definida como la cantidad de gas intercambiado (CO<sub>2</sub> producido o O<sub>2</sub> absorbido) por unidad de tiempo y por unidad de materia respirante.

IR = mL O<sub>2</sub>/h/g de materia fresca.

IR = mg CO<sub>2</sub>/24 horas/100 gramos de materia fresca.

IR = ml O<sub>2</sub>/min/mg de nitrógeno proteico contenido en la materia respirante.

La respiración no se desarrolla de manera uniforme en todas las plantas, órganos y los tejidos. La IR es una medida cuantitativa de la actividad respiratoria de un tejido dado y de su actividad metabólica. En general:

- Las hojas tienen una IR elevada.

- Los tejidos embrionarios (cambium) tienen IR elevada.
- Los tejidos de reserva (en la raíz, en el endospermo de la semilla), respiran menos (ver tabla 1).

**Tabla 2.** Comparación de la IR de diversos tejidos del tallo de fresno.

Tomado de: <http://exa.unne.edu.ar/>

Tejido	IR mL O <sub>2</sub> /h/g mat N proteico	IR mL O <sub>2</sub> /h/mg de fresca
Floema	167	112
Cambium	220	120
Xilema funcional	78	130
Xilema interno	31	76
Xilema de corazón	15	38

También puede expresarse la IR en función del peso de nitrógeno proteico contenido en la materia respirante (ver tabla 2).

QR: Cociente respiratorio. Magnitud fisiológica que da un primer indicador cualitativo sobre la naturaleza de las combustiones respiratorias.

Se define QR como la relación entre la cantidad de CO<sub>2</sub> producido y la cantidad de O<sub>2</sub> absorbido en un tiempo dado, por una misma masa de materia respirante:

QR = CO<sub>2</sub> producido / O<sub>2</sub> absorbido. Deben expresarse en las mismas unidades.

El valor teórico del QR varía según la naturaleza del metabolito utilizado en la combustión respiratoria:

-En el caso de los ácidos orgánicos es superior a 1. Ejemplo:



-Para los glucidos es igual a 1. Ejemplo, para la glucosa.



-Por su parte, en los lípidos es menor que 1. Ejemplo, en el ácido esteárico.



Los factores externos (temperatura, composición de la atmósfera, iluminación) controlan indirectamente la intensidad de la respiración, al igual que los factores internos propios de la planta (edad, estado de desarrollo), que influyen directamente sobre los ciclos metabólicos. Analíicense los siguientes ejemplos:

La respiración, al igual que otros procesos metabólicos es sensible a los cambios de temperatura. Si se aproxima a 0°C, la intensidad se hace muy baja, lo cual permite conservar en frío las frutas y vegetales. Los valores óptimos varían para las distintas especies; los máximos están generalmente entre 35 - 45°C.

Altas concentraciones de CO<sub>2</sub> disminuyen sensiblemente el proceso degradador. Esto hace posible la conservación de frutas y vegetales en bolsas con alta concentración de CO<sub>2</sub>.

La edad de la planta, el estado de imbibición de los tejidos y la cantidad de células con

sustancias de reserva, pueden influir también sobre la IR. En los tejidos se detecta, por lo general, una disminución de la IR de a través del desarrollo.

En el envejecimiento pueden condicionar variaciones en la IR. Ello se aprecia en la maduración de las frutas y en tejidos “in vitro”, donde puede detectarse un incremento en la IR.

Diferentes tipos de tejidos y órganos de la planta, tienen distintas velocidades de respiración, dependiendo de su actividad metabólica y su disponibilidad de oxígeno. En la hoja, por ejemplo, ocurren cambios durante su desarrollo, pues la IR es alta durante la expansión celular; menor y estable cuando la hoja está madurando y actúa fisiológicamente a plena capacidad; finalmente se incrementa ligeramente y después disminuye, durante la senescencia y muerte de la hoja.

A lo largo del ciclo de vida de una planta hay cambios notables en la respiración. En la dormancia o latencia de la semilla es mínima. En la inbibición y germinación de esta última es muy alta (dispone de reservas, para producir abundante energía metabólica). Los ápices de crecimiento necesitan mucha energía metabólica para su desarrollo. En la fase juvenil también es alta, mientras que en la maduración y senescencia disminuye.

Tres componentes principales se combinan para caracterizar la utilización, por parte de la planta, de la energía producida globalmente en el proceso respiratorio:

- La respiración de crecimiento. Energía utilizada por la biosíntesis ligada al crecimiento.
- La respiración de mantenimiento. Energía utilizada para renovación de los componentes celulares.
- La respiración para la absorción de los iones. Puede estar comprendido en la respiración de mantenimiento.

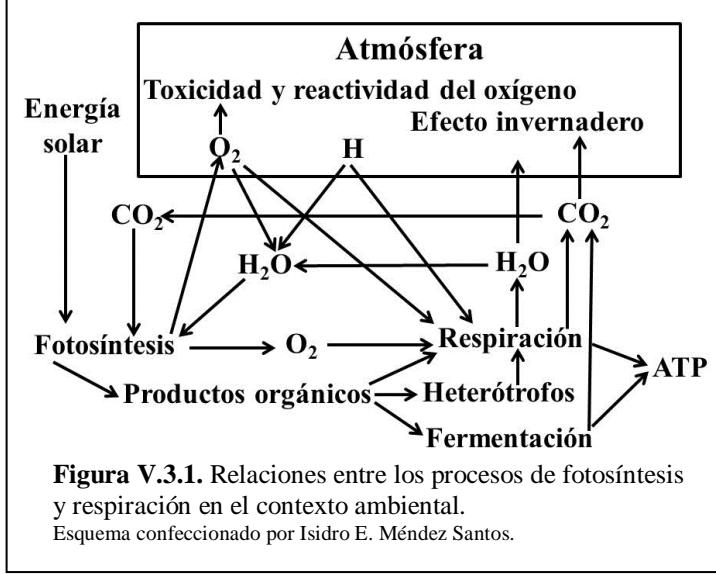
### **II.5.3. La fotosíntesis y la respiración como procesos complementarios. Su significación ambiental.**

Fotosíntesis y respiración, a primera vista, parecen dos procesos independientes y totalmente inversos: mientras el primero es anabólico (se sintetizan moléculas complejas a partir de otras más sencillas), endergónico (consume energía) y reductivo (genera ganancia de electrones), el segundo clasifica como catabólico (se degradan sustancias y aparecen otras más simples), exergónico (libera energía) y oxidativo (genera pérdida de electrones).

Sin embargo, al analizar posibles relaciones existentes entre ellos (véase figura 5.3.1), en el contexto del organismo vegetal, lo primero que salta a la vista, es que la formación de las sustancias complejas que se degradan en la respiración, comenzó con el proceso de fotosíntesis. Este vínculo trasciende el marco del individuo viviente y se extiende al medio ambiente, dado que, al constituir las plantas la base de la cadena alimentaria, esos productos orgánicos pueden ser transferidos sucesivamente a heterótrofos de diferente rango y ser oxidadas en las mitocondrias de niveles tróficos superiores. Así fluye la energía dentro de los ecosistemas, pero toda, en última instancia, proviene del sol y son los organismos autótrofos quienes la transforman en una forma metabólicamente utilizable.

La fotosíntesis no es el único proceso que garantiza la condición de autótrofo a los organismos que la realizan, pues también la quimiosíntesis que se produce en algunos grupos de bacterias, garantiza la elaboración de la materia orgánica que necesitan para la vida. Pero no cabe dudas con respecto a que la aparición de seres fotoautótrofos, constituyó un paso de avance de extraordinaria importancia para alcanzar sostenibilidad en la obtención de energía metabólicamente utilizable, tanto para el organismo individual, como para los ecosistemas en su conjunto.

No se depende, en este caso, de cantidades finitas de sustancias que pueden estar disponibles o no, sino de la energía que llega del sol, relativamente infinita y distribuida por todo el planeta.



radicalmente, pues mientras que las segundas obtienen el hidrógeno que necesitan del sulfuro de hidrógeno y liberan azufre al medio, las primeras lo toman del agua, cuya fotólisis deja libre además O<sub>2</sub>, producto que puede intervenir también en la respiración aerobia. Por tanto, la fotosíntesis de organismos eucariotas (la que ocurre en el cloroplasto) constituyó también un paso de avance de extraordinaria importancia para alcanzar sostenibilidad en las fuentes de dioxígeno que se necesitan para la respiración, tanto en el contexto individual como ecosistémico.

Por otro lado, ese oxígeno molecular (O<sub>2</sub>), que es liberado a la atmósfera por la fotosíntesis, reacciona también con el gas de hidrógeno que se desprende de la reacción del hierro y otros elementos con el agua, para volver a formar agua. De no existir esa fuente permanente de O<sub>2</sub>, el hidrógeno, demasiado ligero para ser retenido por la fuerza de la gravedad, se hubiera perdido para la biosfera, a lo largo cientos de miles de millones de años. Luego, la fotosíntesis de los organismos eucariotas realiza también una contribución sin precedentes a la sostenibilidad en las fuentes de hidrógeno que ella misma necesita, así como de la humedad que garantiza la vida en el planeta. Sin ella, la Tierra fuera hoy un astro totalmente seco e inhabitable.

Pero el oxígeno libre es también tóxico, porque interacciona fácilmente con la materia orgánica, produciendo los llamados radicales libres, extremadamente destructivos para los hidratos de carbono y otros compuestos bioquímicos esenciales. Reacciona asimismo con facilidad con gases atmosféricos y metales, desencadenando combustión y corrosión, las dos formas más conocidas de oxidación (combinación con oxígeno). Su emisión permanente a la atmósfera por los organismos eucariotas como resultado de la fotosíntesis hubiera conducido a que, con el transcurso del tiempo, se obtuviera una concentración que sin dudas habrían puesto fin a la vida en la Tierra. Sin embargo, estos niveles no han llegado a alcanzarse porque grandes cantidades

son utilizadas por los organismos aerobios. Por una parte, la aparición de las mitocondrias hizo todavía más eficiente la respiración del oxígeno que ya las bacterias habían experimentado y, por otra, la generalización del proceso a todos los organismos eucariotas, contribuyó a elevar considerablemente el consumo.

Gracias a las relaciones de complementariedad que se establecen entre la fotosíntesis y la respiración, la proporción de oxígeno libre en la atmósfera se mantiene estable en el 21 %, un valor determinado por su grado de inflamabilidad. Si desciende por debajo del 15 %, nada ardería, los organismos no podrían respirar y se asfixiarían. Si, por el contrario, asciende más allá del 25 %, todo ardería, la combustión se produciría espontáneamente y los incendios arrasarían la superficie del planeta.

Como resultado de la descomposición de productos orgánicos y su conversión en moléculas de ATP, se libera siempre a la atmósfera CO<sub>2</sub> y agua. La primera de estas sustancias cumple múltiples funciones para la biosfera, en primer lugar, porque puede entrar directamente al proceso de fotosíntesis, por ello es posible asegurar, sin ninguna duda, que tanto la respiración como la fermentación realizan una inestimable contribución a la sostenibilidad en las fuentes del carbono que se necesita para crear las cadenas características de las moléculas orgánicas complejas, sintetizadas por los organismos autótrofos.

El CO<sub>2</sub> es también un gas con efecto invernadero, o sea que devuelve a la superficie terrestre parte de la radiación solar de longitud de onda corta que el planeta refleja al espacio sideral. La existencia de altas concentraciones de esta sustancia en la atmósfera produce un recalentamiento de la superficie que actualmente está provocando un cambio climático global sin precedentes y pone en peligro la perdurabilidad de la vida en la Tierra. Sin embargo, esa propiedad no siempre fue perjudicial, pues durante las etapas iniciales, cuando el Sol era 25 veces menos intenso que en la actualidad, contribuyó a que los organismos vivos no se extinguieran por efecto de las bajas temperaturas.

El agua que es liberada de la fermentación y la respiración, lógicamente contribuye también a la sostenibilidad de la fuente de hidrógeno necesaria para la fotosíntesis que realizan los organismos eucariota y de la humedad que mantiene al planeta habitable.

El delicado equilibrio alcanzado gracias a las relaciones de complementariedad que se establecen entre la fotosíntesis y la respiración, han garantizado históricamente la perdurabilidad de la vida en la Tierra y debe ser preservado a toda costa para evitar que el planeta deje de ser habitable. A ello contribuyen todas las formas de vida existentes, tanto autótrofas como heterótrofas, aerobias y anaerobias, procariotas y eucariotas. Ese valor intrínseco de cada una no puede dejar de ser reconocido y su percepción incorporada a los criterios que sustentan las medidas de conservación de la biodiversidad.

La quema de combustible fósil por la sociedad contemporánea, está alterando precipitadamente el equilibrio descrito, ya que vierte cantidades adicionales de CO<sub>2</sub> a la atmósfera que no provienen ni de la respiración ni de la fermentación y, en una proporción tal que no puede ser extraído en dosis equivalentes por los organismos autótrofos, por vía de la fotosíntesis. Como resultado, la concentración de este gas en la atmósfera está aumentando peligrosamente y su efecto invernadero provoca ya cambios climáticos globales que pueden poner fin a la vida en el planeta. Y lo peor de todo es que, en la medida en que disminuya la riqueza de organismos vivos, sobre todo de autótrofos, se aleja también la posibilidad de recuperar la estabilidad que primó durante miles de millones de años.

## **II.5.4. Régimen hídrico de la célula vegetal.**

### **II.5.4. 1. Importancia del agua como sustento de vida para las plantas.**

El agua es la sustancia más requerida en la vida de las plantas. El papel que juega esta sustancia es tan importante que de no estar disponible para la planta en las cantidades necesarias le provoca la muerte.

A continuación se hará referencia a algunas de las propiedades físicas y químicas del agua y la relación de estas propiedades con sus funciones en las plantas.

El agua está compuesta por dos átomos de hidrógeno unidos al oxígeno formando un ángulo de aproximadamente 105 grados. En el enlace covalente formado por los electrones del hidrógeno y el oxígeno, los electrones suelen estar más cerca del núcleo de oxígeno pues este tiene mayor afinidad por los electrones que el núcleo del hidrógeno. Este hecho convierte a la molécula de agua en un dipolo con una ligera carga negativa a un lado de la molécula y otra positiva al otro lado. Los enlaces covalentes presentes en la molécula de agua le confieren una alta estabilidad y la polaridad hace posible que el lado positivo de una molécula sea atraído por el lado negativo de otra formando un enlace débil denominado puente de hidrógeno.

La formación de puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua genera una gran fuerza de cohesión y le confiere al agua resistencia tensil, o lo que es lo mismo, resiste el estiramiento sin romperse. Esto tiene una extraordinaria importancia para la planta en el proceso de transporte de sustancias desde las raíces hasta las partes más altas del vegetal. El agua, con las sales minerales disueltas, penetra por las raíces y alcanza los vasos del xilema en el cilindro central, en estos vasos, se forma una columna líquida que llega, sin romperse, hasta todas las partes aéreas de la planta. Esta columna se mantiene continua a pesar del efecto de la gravedad gracias a la fuerza de cohesión existente entre las moléculas de agua.

Otras de las propiedades del agua son su elevado punto de ebullición, calor específico y calor de vaporización, dadas también por la fuerte atracción entre las moléculas. Se requiere mucha energía para romper los puentes de hidrógeno, lo cual tiene una gran importancia en la fisiología de las plantas.

El hecho de que el agua tenga un elevado punto de ebullición garantiza que, aún con cierto aumento de la temperatura, esta no hierva en el interior de la célula evitando todas las consecuencias negativas que esto podría traer. El alto calor específico del agua es de vital importancia para la fisiología de las plantas. El calor específico es la cantidad de calor que hay que suministrar a una sustancia para aumentar su temperatura en un grado centígrado, esto significa que el agua requiere de cantidades de calor relativamente grandes para elevar su temperatura, de modo que, el calor específico del agua permite que las plantas mantengan temperaturas relativamente estables en su interior aunque las variaciones en el medio externo o interno sean apreciables. Las reacciones metabólicas que liberan energía en forma de calor (exergónicas) pudieran alterar la estabilidad térmica de la célula de no ser por el alto calor específico del agua.

El alto calor de vaporización contribuye de manera significativa a mantener la estabilidad en la temperatura de la célula. Una molécula de agua requiere gran cantidad de energía para evaporarse, una parte de esta energía permite que aumente la energía cinética de las moléculas y la otra que se rompan los puentes de hidrógeno que las unen, de modo que cuando las moléculas

de agua se evaporan desde las hojas extraen una cantidad de calor que les permite mantenerse frescas.

El agua como todos los líquidos es prácticamente incompresible, esta propiedad le permite participar en el proceso de crecimiento de los vegetales, la elongación celular en las plantas es debida esencialmente a la presión ejercida por el agua (presión de turgencia) sobre la pared celular.

Además de los efectos positivos del agua en la fisiología de las plantas, que ya se han señalado, es importante agregar que esta sustancia es uno de los agentes ionizantes más conocidos, lo que hace que gran número de sustancias sean solubles en ella, por tal razón, se le ha dado el calificativo de disolvente universal. El poder disolvente de la misma la convierte en la sustancia ideal para el transporte de solutos a las distintas partes del vegetal y para la ocurrencia de la mayoría de las reacciones del metabolismo en el interior de la célula.

En el proceso de fotosíntesis el agua es el primer donador de electrones y protones hidrógeno resultantes del proceso de fotólisis.

El agua, a diferencia de otras sustancias, se expande al congelarse siendo la forma sólida menos densa que la forma líquida. Las moléculas de agua en forma sólida se ensamblan formando una estructura reticular, según la cual, cada molécula está rodeada de otras cuatro, formando un tetraedro con una disposición tal que el cristal de hielo es físicamente hexagonal. En el agua líquida cada molécula está rodeada de otras cinco, o más, ensamblándose de forma tal que ocupan los espacios libres que se forman en la estructura reticular originada con la congelación, por esta razón, el volumen del agua es menor cuando se funde. La expansión del agua al pasar del estado líquido al sólido hace que tenga menor densidad y se mantenga en la superficie en lugar de irse al fondo. Esto posibilita la vida en los mares y ríos en el invierno pues las capas de hielo que se van formando flotan dejando espacio suficiente de agua líquida.

Cuando se tiene una membrana semipermeable separando dos soluciones de distinta concentración (llamada hipertónica a la de mayor concentración e hipotónica la de menor), las moléculas de disolvente (agua por lo general) la atraviesan, pasando de la disolución menos concentrada a la más concentrada, diluyéndose ésta última cada vez más, hasta que las concentraciones se igualen. Si el volumen era inicialmente idéntico en las dos soluciones, ocurre que en la solución hipertónica el volumen aumenta, hasta que la presión hidrostática (que aumenta debido al incremento de altura  $h$ ) iguale las presiones a ambos lados de la membrana. Esta presión hidrostática que detiene el flujo neto de disolvente es equivalente a la presión osmótica.

La presión osmótica puede definirse como la presión que se debe aplicar a una solución para detener el flujo neto de disolvente a través de una membrana semipermeable. La presión osmótica es una de las cuatro propiedades coligativas de las soluciones (dependen del número de partículas en disolución, sin importar su naturaleza). Se trata de una de las características principales a tener en cuenta en las relaciones de los líquidos que constituyen el medio interno de los seres vivos.

Cuando dos soluciones se ponen en contacto a través de una membrana semipermeable (membrana que deja pasar las moléculas de disolvente pero no las de los solutos), las moléculas de disolvente se difunden, pasando habitualmente desde la solución con menor concentración de solutos a la de mayor concentración. Este fenómeno recibe el nombre de ósmosis, palabra que

deriva del griego *osmos*, que significa “impulso”. Al suceder la ósmosis, se crea una diferencia de presión en ambos lados de la membrana semipermeable: la presión osmótica.

Los vegetales utilizan la presión osmótica para hacer ascender el agua a través del xilema, desde las raíces hasta las hojas. Sin embargo, en la mayoría de los vegetales no es posible explicar la ascensión de la savia hasta las hojas por medio de la presión osmótica. En las partes más elevadas del vegetal, la savia asciende debido al descenso de presión provocado por la transpiración de las hojas.

El fenómeno de la ósmosis mantiene el movimiento del agua entre las células y entre los orgánulos de la célula y la vacuola. Este movimiento es regulado por la concentración de solutos que presentan las distintas partes de la planta.

#### **II.5.4. 2. Potencial químico y potencial hídrico celular.**

Para comprender con mayor claridad los aspectos relacionados con los potenciales químico e hídrico es preciso dejar claro el comportamiento de las moléculas de agua y solutos de acuerdo con las leyes de la termodinámica.

Se partirá del concepto de energía libre. Esta, en un sistema, se define como la capacidad del sistema para realizar trabajo útil. En la medida en que un sistema realiza trabajo su energía libre disminuye hasta alcanzar el valor cero, en tal caso, el sistema ha alcanzado el estado de equilibrio y queda incapacitado para realizar trabajo.

En un sistema biológico cada componente (macromoléculas, no electrolitos, agua, iones, etc.) contribuyen a la energía libre del sistema, definiendo el potencial químico como la contribución por mol de una especie dada a la energía libre del sistema. El agua como cualquier otro integrante del sistema, tiene un potencial químico, concepto que tiene mucho valor para la Fisiología Vegetal.

Como es de suponer, en un sistema vivo resulta difícil determinar el potencial químico del agua debido esencialmente a que los fluidos celulares no están constituidos por agua pura, sino, por soluciones en las que se disuelven diversas sustancias necesarias para los procesos metabólicos que tienen lugar en el interior de la célula. Cada mol de las sustancias disueltas realiza su aporte a la energía libre del sistema, lo que dificulta la determinación del potencial químico del agua en particular, por tal razón los fisiólogos propusieron un término que se conoce como potencial hídrico o potencial de agua representado por la letra griega ( $\Psi$ ) más el símbolo químico del agua  $H_2O$  quedando entonces el potencial de agua representado por ( $\Psi_{H_2O}$ ). Este potencial constituye una herramienta de diagnóstico que permite medir el déficit de agua en células o tejidos vegetales y asignar valores precisos al contenido de agua de las células del vegetal. El potencial de agua, también tratado como potencial hídrico por muchos autores se define como el potencial químico del agua en un sistema o parte de un sistema comparado con el potencial químico del agua pura a temperatura y presión normal. Puesto que al potencial del agua pura se le asignó el valor cero el potencial de agua en los tejidos vegetales está, la mayor parte de las veces por debajo de cero por lo que tiene un valor negativo.

Mientras menor es el potencial de agua de una célula o tejido vegetal mayor será su capacidad para absorber el agua del medio circundante, de manera inversa cuando el  $\Psi_{H_2O}$  es mayor, más cercano a cero, menor es la capacidad del tejido para la absorción de agua. Puede entonces

concluirse que el valor del  $\Psi_{H_2O}$  permite diagnosticar el estado de hidratación de una célula o tejido, o lo que es lo mismo, su requerimiento de agua.

El  $\Psi_{H_2O}$  cuantifica la tendencia del agua de fluir desde un área hacia otra debido a la ósmosis, gravedad, presión mecánica, o efectos mátricos como la tensión superficial. Es un concepto generalmente utilizado en fisiología vegetal que permite explicar la circulación del agua en las plantas, en los animales y el suelo. El  $\Psi_{H_2O}$  hace referencia a la energía potencial del agua, o sea, la energía libre que poseen las moléculas de agua para realizar trabajo, este está constituido por varios potenciales que influyen sobre el movimiento del agua, que pueden actuar en las mismas o diferentes direcciones. Dentro de complejos sistemas biológicos, estos potenciales juegan un rol de importancia. Por ejemplo, la adición de solutos al agua disminuye su potencial hídrico, haciéndolo más negativo, como también un incremento en la presión aumenta su potencial, haciéndolo más positivo. Si es posible, el agua fluirá desde un área de alto potencial hídrico hacia un lugar con potencial menor. Un ejemplo muy común es el agua que contiene sal disuelta, como el agua de mar o la solución dentro de células vivas. Estas soluciones generalmente tienen potenciales hídricos negativos, en relación al agua pura de referencia (con potencial igual a cero). Si no hay ninguna restricción en el movimiento, las moléculas de agua fluirán desde el agua pura hacia el área de menor potencial hídrico. Este flujo continúa hasta que la diferencia entre los potenciales se equilibre con otra fuerza, como puede ser la presión de turgencia o potencial presión.

Los solutos se difunden dadas las diferencias en sus potenciales químicos, pero el agua se difunde de acuerdo a las diferencias en el potencial hídrico. Dado que los gradientes de los potenciales hídricos determinan el movimiento del agua, es importante destacar la incidencia de otros potenciales que afectan a los gradientes del  $\Psi_{H_2O}$  en el sistema suelo-planta-atmósfera.

Las partículas de soluto (iones minerales, azúcares, etc.) son los factores más comunes e importantes que determinan los gradientes de potencial hídrico que impulsan la difusión. La presencia de partículas de soluto reduce el potencial químico de las moléculas del solvente. Si consideramos, por ejemplo, un recipiente cerrado dividido por una membrana rígida, con agua pura en uno de las partes y una solución en la otra, el agua se difunde hacia la solución desde el compartimento de agua pura. Este proceso de difusión se conoce como ósmosis y es ilustrativo de cómo puede penetrar esta sustancia al interior de la célula vegetal. Este factor es denominado potencial de soluto ( $\Psi_s$ ) y depende del número total de partículas en solución (iones o moléculas), independiente de la carga. Este potencial, también denominado potencial osmótico, tiene una contribución negativa al potencial de agua, ya que al existir solutos, se reduce la concentración de moléculas de agua en la solución.

Por otra parte, superficies con carga eléctrica como las partículas de arcilla que existen en el suelo, los polisacáridos y proteínas de la pared celular, presentan afinidad por las moléculas de agua mientras que otras moléculas que no tienen carga neta, como el almidón, fijan agua. Estos acontecimientos provocan la inmovilización de un número apreciable de moléculas de agua derivada de la afinidad adsorptiva del agua a las sustancias coloidales y a las superficies propias de la matriz celular generando un potencial de contribución negativa al potencial de agua; el potencial mátrico ( $\Psi_m$ ).

Cuando se incrementa la presión se incrementa la energía libre, y por tanto el potencial químico de un sistema. Esto se puede comprobar experimentalmente si tomamos un recipiente cerrado

con agua pura y lo dividimos en dos partes por una membrana semipermeable, si el agua contenida en uno de los de los compartimentos es sometida a presión se produce un movimiento de agua hacia el compartimiento no presurizado. El agua se desplaza desde el lado de mayor presión al de menor presión. Este potencial, a diferencia de los anteriores, en lugar de provocar la entrada, contribuye a su movimiento hacia afuera, por lo que su valor es positivo, mayor que el potencial cero del agua pura. Nos estamos refiriendo al potencial de presión ( $\Psi_p$ ) generado por la presión del agua sobre las membranas que limitan el contenido celular (Presión de turgencia). El potencial presión de una célula vegetal viva es generalmente positivo. En células plasmolizadas, el potencial presión es prácticamente cero. Potenciales de presión negativos pueden ocurrir cuando el agua se encuentra bajo la influencia de una tensión, como se da en los vasos del xilema.

Se puede entonces resumir que, los componentes del potencial de agua son:

El potencial de soluto o potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) de valor negativo y contribución positiva a la entrada de agua en la célula.

El potencial mátrico o matricial ( $\Psi_m$ ) de valor negativo y contribución positiva a la entrada de agua en la célula.

El potencial de presión ( $\Psi_p$ ) de valor positivo contribución negativa a la entrada de agua en la célula.

Si se tiene en cuenta la incidencia de estos potenciales sobre el potencial hídrico, entonces la fórmula para determinar el valor real del potencial del agua en un sistema es:

$$\Psi_{H_2O} = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m$$

#### **II.5.4. 3. La célula vegetal como sistema osmótico.**

Para hacer más gráfico el comportamiento de la célula vegetal como sistema osmótico comparemos el comportamiento de la célula con un osmómetro.

En el modelo de un osmómetro convencional se aprecian dos recipientes, uno externo y otro interno con forma de embudo invertido, ambos contienen soluciones de agua a diferentes concentraciones, aisladas entre sí por una membrana, ubicada en la base del recipiente interno, que restringe el movimiento de las partículas de soluto (membrana permeable al agua, e impermeable al soluto). El recipiente interno que contiene la solución de agua con mayor cantidad de soluto, se encuentra conectado con un tubo de vidrio a un manómetro. Dado que el potencial de agua en el recipiente externo es mayor, el agua se desplaza hacia adentro a favor del gradiente termodinámico, lo que provoca una subida de la columna del manómetro, hasta que la presión hidrostática iguala a la presión osmótica, o sea se alcanza el equilibrio.

En nuestro análisis planteamos un sistema ideal; la célula es similar a un osmómetro, siendo el espacio externo del osmómetro el agua que embebe las paredes celulares y el recipiente interno con la solución de un soluto dado, las vacuolas y la barrera semipermeable, las membranas (de la célula, membrana plasmática y de la vacuola).

De acuerdo con las concentraciones de soluto en el medio en que se coloquen las células, se pueden presentar tres estados osmóticos en la célula vegetal. Si el medio es hipertónico (mayor concentración de soluto en el exterior que en el interior de la célula), el gradiente de potenciales de agua determina la salida del agua desde la vacuola al medio extracelular, dando como

consecuencia la disminución del volumen vacuolar y que se separe o retraiga el citoplasma de la pared celular. En dependencia del valor relativo de la hipertonicidad, más o menos drástico será el comportamiento. Este proceso de disminución del volumen celular producto de la salida de agua de la célula, se denomina plasmólisis y resulta un índice de la falta de agua, al microscopio la célula presenta el plasmalema separado de la pared celular. Al producirse la plasmólisis se alcanzan los máximos valores de potencial osmótico en el interior de la célula.

Si el medio es hipotónico (menor concentración de soluto y mayor cantidad de agua en el exterior de la célula) se produce un flujo de agua desde el exterior al interior de la vacuola celular, produciéndose un aumento del volumen vacuolar y el citoplasma presiona la pared, logrando así la turgencia, o estado donde la célula alcanza su máximo volumen y el valor más bajo de potencial osmótico en el interior de la vacuola.

Si el medio es isotónico, el gradiente de potenciales de agua es igual a cero, por lo que se establece un equilibrio estacionario sin cambio aparente del volumen celular. Hemos analizado comportamientos de la célula vegetal en situaciones extremas, pero en la realidad pueden presentarse estados intermedios.

### **Lecturas recomendadas para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- Cavalier-Smith, T. *The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa*. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology (2002), 52, 297–354.
- Cavalier-Smith, T. *Only six kingdoms of life*. In: Proc. The Royal Society. Vol. 27, p. 1251-1262. 2004.
- Dickinson, W. (2000). *Integrative Plant Anatomy*. San Diego, California. Academic Press.
- Essau, K. (1978). *Anatomía Vegetal*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- Evert, R. (2006). *Esau's Plant Anatomy*. Thirt edition. Madison. John Wiley & Sons, Inc., Publication.
- González, S. (1986). *Botánica I*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- Lehninger, A. (1980). *Bioquímica; las bases moleculares de la estructura y función celular*. La Habana. Edición Revolucionaria.
- Silvester, W., et al. (1999). Plant structure. University of Waikato, New Zeland: Multimedia.
- Vázquez, E. y Torres, S. (1995). *Fisiología vegetal*. Editorial Pueblo y Educación. La Habana.
- Schnek, A. Massarini, A. (2008). *Curtis, Biología*. Séptima Edición. Buenos Aires. Editorial Médica Panamericana.
- Strasburguer, E. et al. (1974). *Tratado de Botánica*. 6ta. edición en español. Barcelona. Editorial Marín.

### **Sitios web recomendados para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- <http://es.wikipedia.org/>

- <http://www.uh.cu/centros/>
- <http://1.bp.blogspot.com/>
- <http://images.slideplayer.es/>
- <http://web.educastur.prinCAST.es/>
- <http://celulita.wikispaces.com/>
- <http://www.profesorenlinea.cl/>

### **Actividades de sistematización recomendadas.**

-Elabore un cuadro resumen referente a los elementos que tipifican la célula vegetal, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Nombre	Función que realiza	Principales componentes estructurales

-Elabore un cuadro resumen referente a los orgánulos que están presentes tanto en la célula vegetal como en la animal, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Nombre del orgánulo	Función que realiza	Principales elementos estructurales

-Elabore un cuadro resumen referente a los procesos fisiológicos que ocurren en la célula vegetal, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Nombre del proceso	Esencia del proceso	Resultados del proceso	Orgánulos citoplasmáticos involucrado

-Compare la fotosíntesis y la respiración en cuanto a:

- a) Orgánulos citoplasmáticos en que se produce cada proceso. ¿Qué tienen en común?
- b) Lo que se consume y lo que se libra al medio en cada caso. Haga este análisis desde el punto de vista cualitativo y cuantitativo.
- c) Balance energético de ambos procesos.
- d) Beneficios para la planta de cada uno de estos procesos.
- e) Efectos para el medio ambiente causado por cada uno de estos procesos.

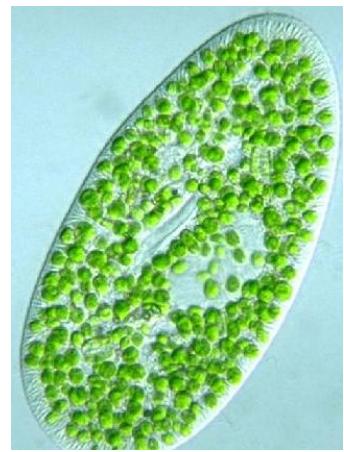
-Indague qué postula la hipótesis GAIA y precise el papel que, a la luz de la misma, desempeñan de la fotosíntesis y la respiración en la regulación del clima del planeta Tierra.



### III

## Generalidades sobre reproducción, organización y desarrollo de los vegetales

#### III.1. Organización morfológica de los vegetales.



**Figura III.1.1.** *Chlorella*  
Tomado de <http://www.plantcell.org/>

La evolución de las plantas tuvo como punto de partida a los organismos unicelulares eucariotas. A partir de ellos, pueden distinguirse tres grandes niveles morfológicos de organización: protofítico, talofítico y cormofítico. Todos están unidos entre sí por formas intermedias.

Pertenecen al nivel de organización protofítico, todos los vegetales acuáticos, unicelulares o que forman agrupaciones poco coherentes, sin o con apenas escasa diferenciación en el sentido de una división del trabajo, por lo que, en determinado momento, pueden descomponerse en individuos unicelulares. Las formas más primitivas están constituidas por células esféricas, sin

diferenciación polar de ningún tipo y sin flagelos (ese es el caso, por ejemplo, del género *Chlorella*, perteneciente al orden Chlorococcales, división Chlorophyta, que aparece en la figura III.1.1). La aparición de ejes celulares resultó un paso evolutivo importante para la organización de la célula y para la aparición de



**Figura III.1.2.** *Chlamydomonas*  
Tomado de <http://www-dsv.cea.fr/>

formas más complejas. En los flagelados, sin dudas algo más evolucionados, esta tendencia a la polarización se reconoce por la formación, generalmente equitativa, de flagelos a ambos lados del eje longitudinal (véase, por ejemplo, el género *Chlamydomonas*, Volvocales, Chlorophyta, que aparece en la figura III.1.2).

Determinados agregados poco coherentes de células, no diferenciadas o apenas diferenciadas en el sentido de una división del trabajo, se consideran también propios del nivel protofítico de organización. Ese es el caso de los cenobios, agrupaciones celulares que se forman porque los organismos resultantes de la división celular permanecen unidos entre sí, bien sea por una masa gelatinosa producida en común o por la membrana originaria, también común. Ese es el caso, por ejemplo del género *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta), que aparece en la figura III.1.3.



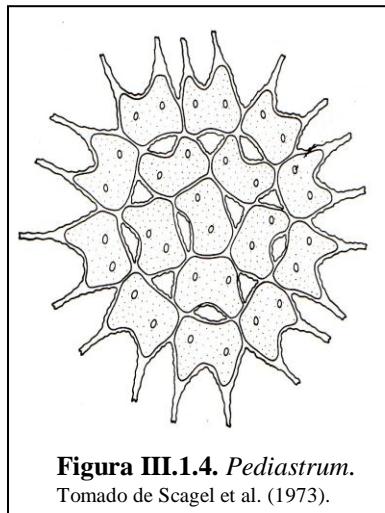
**Figura III.1.3. Chroococcaceae.**  
Tomado de: <http://protist.i.hosei.ac.jp/>

El talo, por su parte, constituye una forma de organización pluricelular o plurienérgida (con múltiples protoplastos indivisos que contienen numerosos núcleos auténticos), diferenciado sobre la base de la división del trabajo entre las células. Incluye desde consorcios celulares hasta verdaderos tejidos, pero nunca la diferenciación tisular que resulta propia del nivel cormofítico. Se presenta en organismos mayoritariamente acuáticos o que habitan en atmósferas permanentemente saturadas de vapor de agua.

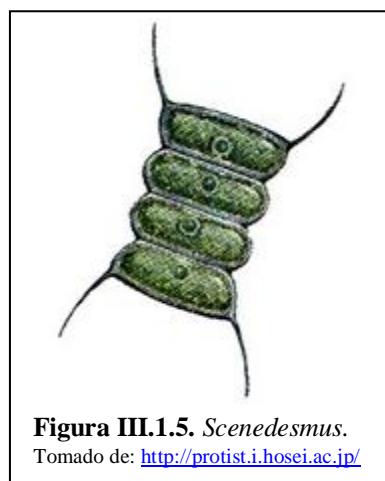
Este nivel morfológico de organización puede alcanzarse por unión

en un determinado momento de células inicialmente libres (consorcios de agregación) o por separación incompleta de las células resultantes de la división (pluricelulares auténticos). Seguidamente se abordarán algunas variantes que pueden dar una idea del proceso evolutivo que condujo a la complejidad estructural de las plantas terrestres, pero que en ningún momento pretende ilustrar la diversidad estructural que puede apreciarse actualmente en el grupo de las algas, algo que será abordado con mayor profundidad en el Capítulo IV.

En los consorcios de agregación que se observan en determinados representantes de Chlorophyta (*Pediastrum*, por ejemplo, véase la figura III.1.4), la unión de las células para formar un organismo único pluricelular, ocurre de forma postgénita (en una fase avanzada de su vida). No se alcanza en ellos todavía una verdadera división del trabajo, pues cada célula mantiene su vida independiente, incluso la reproducción



**Figura III.1.4. Pediastrum.**  
Tomado de Scagel et al. (1973).

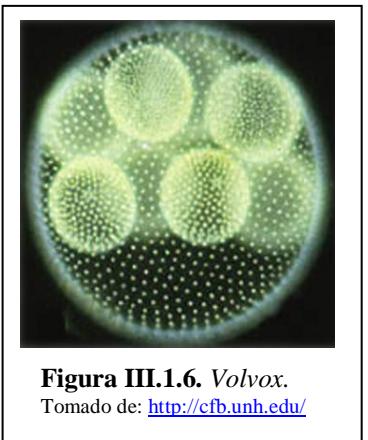


**Figura III.1.5. Scenedesmus.**  
Tomado de: <http://protist.i.hosei.ac.jp/>

La aparición de organismos pluricelulares auténticos (y, por ende, del talo), sólo fue posible en presencia de paredes celulares sólidas, con celulosa y quitina, donde las células permanecen unidas por una pared divisoria común después de la división

(unión congénita), lo cual condicionó, a su vez, la necesidad de las comunicaciones plasmáticas a través de punteaduras y plasmodesmos. De acuerdo con la posición de los ejes celulares y las modificaciones consecuentes en los planos de división, se distinguen dos formas primitivas de agregación celular: las colonias y los talos sifonales polienérgidos.

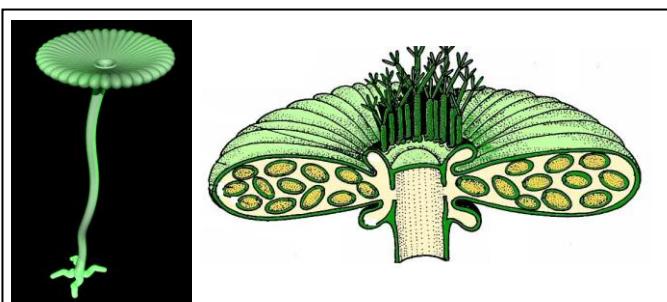
Las colonias celulares están formadas por agrupación congénita de células, cuyos ejes conservan variadas posiciones, unidas entre sí por medio punteaduras (perforaciones en las paredes) y de plasmodesmos que discurren a través de ellas. Poseen siempre una forma determinada y alcanzan una diferenciación del trabajo, en la que se distinguen células puramente vegetativas que han perdido la capacidad de reproducirse (normalmente forman la masa principal de la colonia) así como células germinales vegetativas y sexuales. Constituyen una unidad funcional que no puede ser fragmentada sin que pierda su carácter individual, su cuerpo es mortal y al morir, dejan ya un cadáver (algo que no se produce en los organismos unicelulares en constante división). Pueden vivir libremente en suspensión en las aguas (formando parte del plancton) o aparecer fijos a un substrato (formando los bentos). Se presenta en algunos grupos de la división Chlorophyta (*Scenedesmus* y *Volvox*, por ejemplo, que se muestra en las figuras III.1.5 y III.1.6).



**Figura III.1.6. *Volvox*.**  
Tomado de: <http://cfb.unh.edu/>

Los talos sifonales polienérgidos que aparecen en algunas Chlorophytas, constituyen un caso particular, en el que, en determinado momento, aparecen protoplastos carentes de límites morfológicamente precisos y contentivos de numerosos núcleos. Se forman por división sucesiva del núcleo y multiplicación de los plastidios dentro de una misma pared celular. A cada núcleo pertenece a una porción correspondiente de plasma, con el que establece las relaciones fisiológicas propias de una célula normal, aunque no existe un tabique que lo delimita. Esta forma morfológica de organización constituye toda una línea de evolución dentro de las algas verdes (conocida en la literatura especializada como línea sifonada), en la cual se incluyen géneros tan conocidos como *Valonia*, *Bryopsis*, *Codium* y *Acetabularia* (Dasycladales, Chlorophyta). El ejemplo más conocido

en cuba es quizás el género *Acetabularia*, formada por una única célula gigante, inicialmente uninucleada, pero que poco antes de la reproducción experimentan un proceso de división sucesiva del núcleo, siendo expulsados los núcleos hijos con la parte del plasma correspondiente al interior de un recipiente en forma de sombrilla (ver Figura III.1.7).



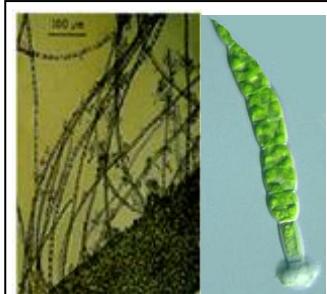
**Figura III.1.7. *Acetabularia*.** A la izquierda, la planta completa. A la derecha, un corte transversal del recipiente en forma de sombrilla.

Tomado de: <http://cronodon.com/>

Ninguna de las anteriores formas de organización tuvo potencialidad evolutiva suficiente para dar lugar a formas más complejas. Ello sólo fue posible con el

encadenamiento celular, que condujo a la formación de filamentos.

En organismos fijos a un substrato, una fuerte polarización que oriente uniformemente los usos mitóticos, permite que se estabilice el plano de división, en dirección longitudinal con relación a la célula y transversal, con relación al cuerpo pluricelular que se va formando. La aparición sucesiva,



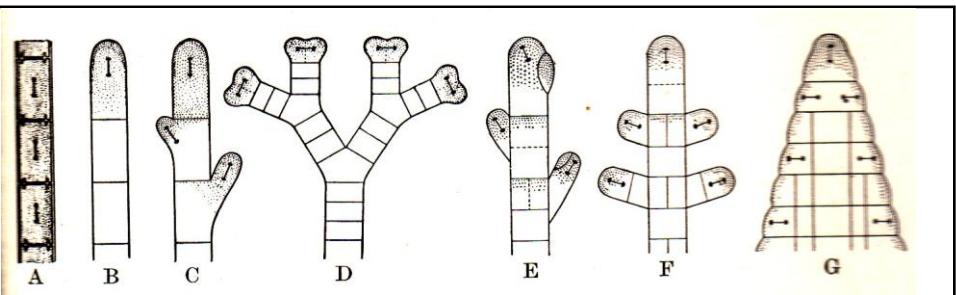
**Figura III.1.8. *Ulothrix*.**  
Tomado de y Litter & Litter (2000)  
<http://protist.i.hosei.ac.jp/>

en estas condiciones, permite la aparición de filamentos unidimensionales cuando las células permanecen unidas congénitamente. Se trata en este caso de talos pluricelulares verdaderos, con elementos constitutivos delimitados por tabiques comunes, punteaduras y plasmodesmos.

En los casos más simples, todas las células del talo son completamente equivalentes (excepto la basal) todas mantienen su capacidad de división y pueden convertirse incluso en células germinales (para dar origen a nuevos filamentos). Ese es el caso del género *Ulothrix* (Ulothrichales, Chlorophyta, que aparece en la figura III.1.8). En la evolución gradual de esta forma de organización, se

distinguen varios procesos elementales y estadios de desarrollo, que se explican a continuación. Un resumen de la orientación de los planos de división celular que permitió la aparición de formas cada vez más complejas, puede observarse en la figura III.1.9.

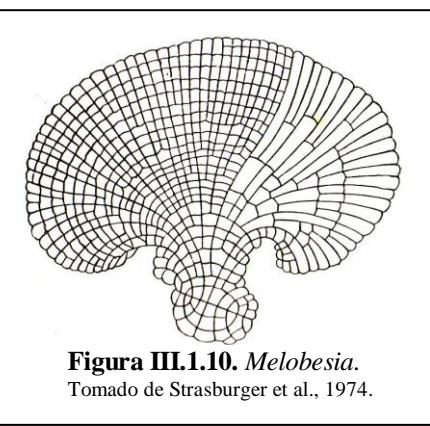
Uno de los procesos más importantes es el de diferenciación polar. La desigual distribución de sustancias y estructuras en dirección polar, sobre todo en células fijas a un substrato, permite que de la división celular resulten dos células hijas desiguales, de las cuales, la apical mantiene la mayor



**Figura III.1.9** Variantes en el crecimiento y ramificación del filamento. La línea indica la célula que tiene capacidad de división y el sentido en que lo hace. A) Filamento con crecimiento intercalar regular. B) Crecimiento mediante una célula apical. C) Crecimiento mediante una célula apical y ramificación apical-polar. D) Dicotomía isótoma de la célula apical mediante divisiones longitudinales periódicas. E) Ramificación lateral subapical de la célula apical. F) Ramificación lateral por medio de la división de segmentos derivados de la célula apical. G) concrescencia congénita de las ramas laterales (que da origen a un talo plano monoestratificado).  
Tomado de Strasburger et al. (1974).

parte de la capacidad de división, mientras que la basal sólo queda capacitada para sufrir un número limitado de divisiones y para ello necesita pasar, muchas veces por fases de reposos o regeneración, más o menos largas. Así, la actividad de división en el filamento adulto tiende a limitarse sólo a la zona apical y, en caso extremo, puede quedar reducida, casi exclusivamente, a la célula apical.

Otro proceso que se produjo paralelamente fue la torsión del eje y ramificación. Un cambio en la dirección del uso mitótico puede provocar que el plano de división rote 90 grados (de suceder con orientación transversal al filamento pasó a ocurrir longitudinalmente a este). Si ello sucede a intervalos rítmicos en la célula apical, cada división inmediata posterior dará lugar a dos células apicales equivalentes y el filamento se ramificará dicotómicamente en ese punto. Si el proceso ocurre en células



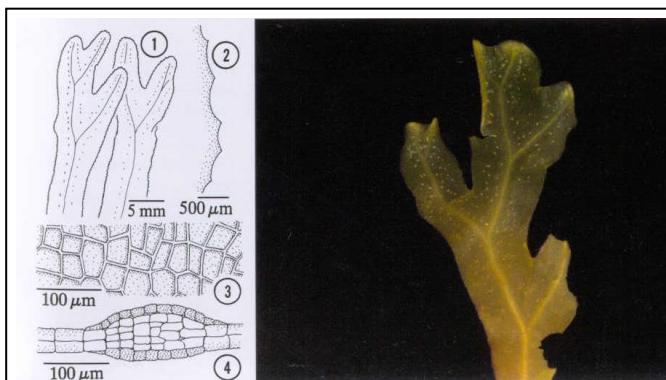
**Figura III.1.10. *Melobesia*.**  
Tomado de Strasburger et al., 1974.

nodales adultas que regeneran su potencial de división, surgen ramificaciones laterales. La ramificación constituye un requisito básico para la división del trabajo de los filamentos establecidos sobre un eje portador.

Los pseudotejidos (plecténquima o pseudoparénquima), se forman por entrelazamiento y, a veces, por soldadura posgénita de filamentos en organismos densa y ricamente ramificados. Constituyen masas celulares altamente organizadas que se asemejan a los tejidos verdaderos.

Se identifican como plecténquima si cada filamento mantiene su crecimiento apical (véase por ejemplo el caso de *Melobesia*, Rhodophyta, en la figura III.1.10). La unión se obtiene, a veces, al envolverse todo el sistema filamentoso mediante gelatinas insolubles en agua, producidas por las propias membranas celulares, como ocurre en algunas rodoficeas.

El pseudoparénquima muestra un mayor nivel de complejidad. En ocasiones, las ramas laterales presentan concrescencia congénita, producto de una ramificación subapical muy apretada, surgida a partir de un filamento central (anatómicamente sólo se observan punteaduras entre células de una misma rama). Otras veces, el crecimiento puede quedar reducido a una única célula apical que se divide sólo, en dos direcciones del espacio, dando origen a cuerpos multicelulares planos o bidimensionales (laminares).



**Figura III.1.11.** Tejido verdadero en *Dyctiopteris*, Phaeophyta.  
Tomado de Litter & Litter (2000).

Los tejidos verdaderos se alcanzan cuando el crecimiento se desplaza a un ápice vegetativo capaz de dividirse en las tres dimensiones del espacio. En los casos más sencillos, dicho ápice consta de una sola célula, pero en los más evolucionados está integrado por cortas aristas de crecimiento, con numerosas células iniciales. En este último caso se diferencia ya un *tejido de crecimiento (meristemo)*, semejante al existente en el nivel cormofítico. A veces, la mencionada zona puede estar situada en posición intercalar, como sucede por ejemplo en el orden Laminariales, de la

división Phaeophyta (ver figura III.1.11).

Con la aparición de tejidos verdaderos se agotó la potencialidad evolutiva de los vegetales en el medio acuático. Sólo la interacción del genoma con un ambiente mucho más adverso, como el terrestre, dio continuidad a la aparición de formas más complejas, propias del nivel cormofítico, lo cual será estudiado a partir del Capítulo V.

### 3.2. Reproducción vegetal.

Todo proceso de reproducción y multiplicación requiere que el organismo se divida en partes equivalentes o de diferente tamaño (con capacidad de regeneración). En muchos casos los gérmenes que sirven para la multiplicación son células aisladas (células germinales).

Las células germinales pueden desarrollarse directamente para dar origen a un nuevo organismo, equivalente al progenitor en cuanto a sus caracteres hereditarios. En tal caso se les denomina esporas. Otras veces necesitan fusionarse entre sí, por pares (singamia o fecundación). A cada una

de las células que intervienen en el proceso se les denomina gametos. Sólo en casos excepcionales los gametos pueden dar origen directamente a una nueva planta (partenogénesis).

Como es conocido, existen organismos con y sin organización nuclear (procariontes y eucariontes, respectivamente). En los primeros sólo ocurre una división celular simple (bipartición), por lo que la dotación cromosómica se mantiene constante a lo largo de la ontogenia y de la filogenia. En los segundos, la organización nuclear permite la división reduccional (meiosis) y unido a ella la sexualidad. Durante la fecundación, el número de cromosomas se duplica, por lo que siempre debe estar precedido por una división meiótica que reduzca la dotación cromosómica de las células que intervienen en ella, lo cual no puede ocurrir sin la delimitación del contenido nuclear por una membrana y sin la agrupación del material genético en cromosomas (de manera que pueda separarse equitativamente durante el proceso de división celular).

Meiosis y fecundación constituyen dos polos opuestos de una unidad. A la sucesión de estadios haploides y diploides a lo largo de la ontogenia de todos los organismos eucariotas, se denomina alternancia de fases nucleares.

Al alcanzar la sexualidad, los organismos eucariotas aseguraron la constante combinación y recombinación del material hereditario y con ello la aparición de nuevos genotipos (material expuesto a la selección). Tienen por tanto mayor posibilidad de lograr nuevos organismos aptos para la vida. Pero la sexualidad no constituye la única forma de reproducción que estos presentan. Frecuentemente, la formación de gametos y la singamia alterna con la formación de esporas, por lo que, a lo largo de una ontogenia se suceden estadios sexuales y asexuales, en lo que se ha dado en llamar ciclos vitales.

Tipos de ciclos vitales:

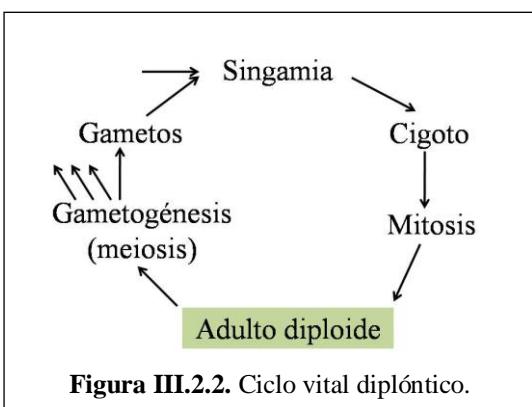


Figura III.2.1. Ciclo vital haplóntico.

La separación temporal y espacial entre la fecundación y la meiosis, ha variado considerablemente a lo largo del desarrollo filogenético. En función de ello se distinguen tres tipos generales de ciclos vitales:

-Ciclo vital haplóntico (también llamado monogenético haplofásico o haplobióntico haplonte o de alternancia de fases zigótica). Sólo el zigoto es diploide, pues la meiosis ocurre precisamente en la primera división del huevo y el resto de los estados de desarrollo de la ontogenia transcurren en la fase haploide (véase figura III.2.1). Sólo se da en organismos unicelulares y algas

primitivas. Se considera (Zimmermann, 1976), que constituye el punto de partida del cual derivaron los dos restantes.

-Ciclo vital diplóntico (también llamado monogenético diplofásico, haplobióntico diplonte o de alternancia de fases gamética). La meiosis se retarda hasta la gametogénesis (véase figura III.2.2),

por lo que solamente los gametos son haploides y el resto de los estadios de desarrollo ontogenético transcurren en la fase diploide. Es característico de la mayoría de los animales, pero ocurre raramente en los vegetales (por ejemplo en los géneros *Codium*, de la División Chlorophyta y *Fucus* de la división Phaeophyta).

-Ciclo vital haplodiplántico (también llamado digenético haplodipofásico, diplobióntico haplodiplonte o de alternancia de generaciones heterofásicas). Luego de la fecundación, el zigoto diploide da lugar a una generación pluricelular y diploide (esporofito), que se reproduce por esporas y es precisamente, en el proceso de formación de estas (esporogénesis, que ocurre en receptáculos específicos conocidos como esporangios), donde se produce la división reduccional o meiótica (se forman meiosporas). Las esporas al germinar, dan origen a la fase haploide (gametofito) que, transcurrido el tiempo necesario, forma también sus receptáculos (gametangios) para la formación de células germinales (gametos masculinos y femeninos), por mitosis (véase figura III.2.3).

En el transcurso de una sola ontogénesis (segmento de desarrollo comprendido entre dos puntos equivalentes del ciclo de vida completo de una especie), alternan dos segmentos ontogenéticos a los que se les ha dado el nombre de generaciones.

Dado que el gametofito se reproduce por gametos y estos en presencia de agua pueden nadar hasta encontrarse con el sexo opuesto para concretar la fecundación, la generación haploide tiene mayor probabilidad de desarrollarse en ese medio que en el terrestre, donde las limitaciones para el desplazamiento de las células germinales, condicionó una tendencia la reducción progresiva en tamaño a acercar paulatinamente a estas últimas.

Se presenta en muchas algas, hongos y en todos los vegetales terrestres.

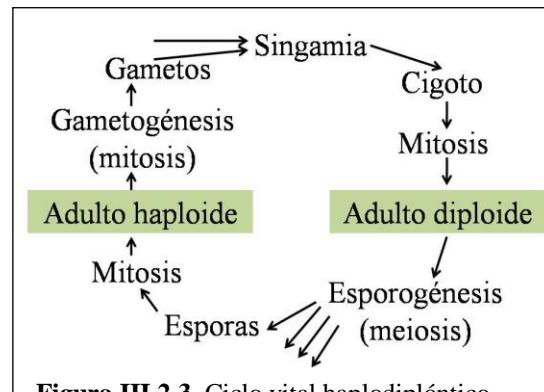


Figura III.2.3. Ciclo vital haplodiplántico.

-Algunas algas rojas (Floridoficeae, Rhodophyta) presentan, en exclusiva, una variante de ciclo vital que no se corresponde con ninguno de los descritos en párrafos anteriores, el cual ha sido denominado trigenético (véase epígrafe IV.3.2), donde alternan tres generaciones adultas: gametofito (haploide), carposporofito y tetrasporofito (diploides). La novedad radica en que,

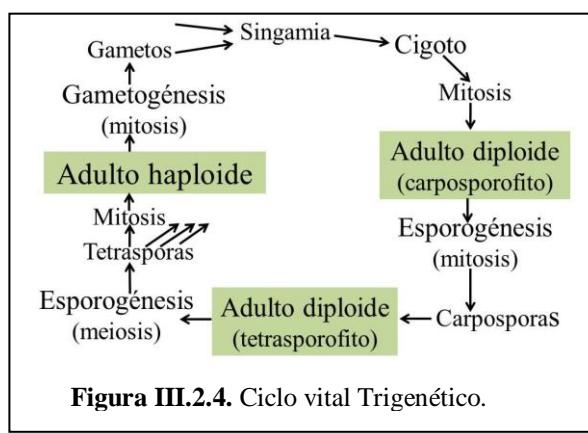


Figura III.2.4. Ciclo vital Trigenético.

después de la fecundación se desarrolla una generación esporofítica (carposporofito) intermedia, que por lo general no tiene vida independiente, sino que se desarrolla sobre el gametofito. En la esporogénesis de esta última no ocurre un proceso de división reduccional (meiosis), sino que, en sus carposporangios, se producen carposporas solo por mitosis, las cuales al germinar, dan paso a una segunda generación esporofítica (tetrasporofito), en la cual si ocurre un proceso de división reduccional durante la esporogénesis (véase figura III.2.4).

Los conceptos de alternancia de fases nucleares y alternancia de generaciones, no son equivalentes. La primera ocurre siempre que haya sexualidad y la segunda sólo en los organismos que, además de presentar reproducción sexual, tienen ciclo vital haplodiplántico. En el transcurso de la evolución se aprecia en los vegetales una marcada tendencia al desarrollo de la fase diploide (esporofito), mientras que la haploide (gametofito), se reduce progresivamente hasta quedar limitada a unos pocos núcleos en las plantas con flores. Ello dificulta la identificación de la generación haploide. Al respecto Zimmermann (1976: 26) es categórico: “...no dudamos en afirmar que una única célula constituye una generación, si estamos convencidos de que es el estado inicial o final filogenético de una generación pluricelular...”.

Los ciclos vitales reflejan en buena medida la evolución seguida por los ancestros de las plantas. Para comprender adecuadamente la filogenia, es necesario prestar especial atención a la complejización gradual que determina distintos niveles evolutivos, desde los grupos más arcaicos hasta los más progresivos. Como por lo general, en algunas líneas filogenéticas la evolución condujo a que se presenten actualmente ciclos esencialmente similares, en este texto se identificará cada estadio evolutivo del ciclo vital con el nombre del primero de los taxones en que sea estudiado, y, en caso de que se presente también en otros grupos se hará referencia.

### **III.3. Crecimiento y desarrollo de los vegetales.**

Para comprender con mayor claridad los aspectos relativos al crecimiento y desarrollo de los vegetales es preciso tener claros algunos conceptos claves y de uso frecuente al tratar estos contenidos.

Se entiende por desarrollo a la sucesión ordenada de cambios que ocurren, desde la simple estructura del cigoto hasta la compleja organización del individuo adulto, o sea el conjunto de cambios cualitativos y cuantitativos que tienen lugar durante el ciclo de vida, a consecuencia de los procesos de crecimiento y diferenciación de las células.

El crecimiento, por su parte, es el incremento irreversible de tamaño en una célula, órgano u organismo. Es un proceso medible. Para estudiar el crecimiento se pueden tomar determinados índices cuantitativos como el tamaño, la producción de materia seca, el área de interacción con el medio, etc. El crecimiento de la planta como un todo es el resultado del crecimiento de sus células, tejidos y órganos; es decir la integración de los crecimientos parciales de sus diferentes partes.

El aumento de tamaño puede ser debido al incremento del número de células, como resultado de los procesos de división, al alargamiento celular o a ambas causas. En determinados momentos del desarrollo, la división celular predomina sobre el alargamiento, (así ocurre durante la formación de individuos adultos a partir del cigoto en los organismos talofíticos y cormofíticos), puede también ocurrir que el alargamiento sea quien predomina (por ejemplo, en el rápido incremento de tamaño que se produce en los frutos antes de la maduración) y, en ocasiones, ambos procesos se equilibran como ocurre en el crecimiento en longitud de una planta.

En los organismos talofíticos de organización superior y los cormofíticos, conjuntamente con el aumento de tamaño o a continuación de este, tiene lugar el proceso de diferenciación, nombre asignado al conjunto de cambios cualitativos que permiten la especialización anatómica y fisiológica de la célula, de acuerdo con la función que realizan y que pueden conllevar a modificaciones en su forma y tamaño, al desarrollo de capas secundarias en la pared celular, a la variación del contenido citoplasmático, a la total desintegración y pérdida del citoplasma, e incluso

a la desaparición del núcleo (en este caso se supone que los de las células adyacentes, íntimamente conectadas, actúen como núcleos funcionales de estos).

A la capacidad que poseen las células ya diferenciadas para regenerar una planta pluricelular completa se le denomina totipotencia. Esto es posible porque, a pesar de la diferenciación, las células mantienen su dotación genética, sólo que los genes son bloqueados o activados de acuerdo con la influencia de determinados factores internos o externos.

El proceso mediante el cual la célula que ya había alcanzado cierto grado de diferenciación asume nuevamente la capacidad de división se conoce como desdiferenciación. Mediante las técnicas modernas de cultivo de tejidos se manejan adecuadamente ambos aspectos para obtener beneficios económicos.

La polaridad es un fenómeno que se aprecia siempre que se manifiestan diferencias entre dos extremos o superficies en un sistema vivo. En la línea evolutiva principal de las plantas, desde los organismos filamentosos, es evidente la polaridad axial, pues a lo largo del eje longitudinal se diferencian dos ápices bien definidos. Aunque la polaridad axial es una característica que tipifica las plantas, esta no es la única, pues existen otras formas de polaridad como la dorsiventral, claramente apreciable en organismos y estructuras aplanadas donde hay marcadas diferencias entre la cara ventral y dorsal. En algunos vegetales de cuerpo esférico como *Chlorella* la polaridad es radial.

La relación existente entre los diversos procesos de desarrollo que ocurren simultáneamente en una planta se conoce con el nombre de correlación. Cuando una parte de su estructura crece, también lo hacen otras encargadas de garantizar los requerimientos fisiológicos adicionales que se derivan de dicho proceso. En ello juegan un importante papel las fitohormonas y su distribución en el vegetal

En el desarrollo de la generación perdurante de una planta con ciclo vital haplodiplántico, sea cual sea la fase nuclear en que esta se produzca, se distinguen 5 etapas generales: latencia, germinación, desarrollo vegetativo, desarrollo reproductivo y senescencia.

La latencia inicialmente se presenta como una facultad de algunos organismos protofíticos, que ante las adversidades ambientales acuden al enquistamiento (engrosamiento de la membrana y contracción del protoplasto) para sobrevivir. En los grupos con ciclo vital haplodiplántico, esta se convierte en una regularidad durante una etapa concreta de la ontogenia, lo que significó una importante adaptación al medio, pues por lo general, es en este momento cuando la especie puede dispersarse y alcanzar nuevos territorios (diáspora).

Los organismos menos evolucionados, la latencia se produce en la espora, pero a lo largo de la filogenia esta se trasladó al embrión del esporofito (semilla). Durante la latencia los tejidos se deshidratan, desaparecen los elementos de conducción y la respiración celular queda prácticamente anulada. Las causas que provocan este letargo son variadas, centrándose fundamentalmente en la impermeabilidad de las cubiertas, la presencia de inhibidores del crecimiento, etc. El tiempo de latencia es variable en las distintas especies; en algunas dicha etapa dura gran número de años, en otras pierden su vitalidad en corto tiempo.

El proceso mediante el cual se pasa del estado latente a una intensa actividad, que culmina con la ruptura de las cubiertas protectoras y el surgimiento de la nueva planta, se conoce como germinación. Cualquiera que haya sido el tiempo de latencia, mientras el complejo orgánico conserve su vitalidad, basta con que se establezcan las condiciones favorables para que se inicie la germinación. Esta es el resultado de numerosas cambios bioquímicos que podemos resumir en la

siguiente relación: imbibición (absorción de agua), hidratación de orgánulos (incorporación de agua a las estructuras), cambios en la organización, cambios en los fitocromos (pasan a un estado fotosensible), activación y síntesis de enzimas (para descomponer las reservas y garantizar la síntesis de nuevas sustancias), descomposición de sustancias de reserva, traslado de sustancias orgánicas solubles provenientes de la hidrólisis o descomposición de sustancias de reserva, síntesis de proteínas y otros compuestos celulares, incremento de la actividad respiratoria, división celular, alargamiento celular, síntesis de sustancias de crecimiento (fitohormonas), diferenciación celular y redistribución de metabolitos.

El desarrollo vegetativo transcurre desde que termina el proceso de germinación hasta que la planta alcanza su adultez, como resultado de un período de desarrollo más o menos largo, que puede en algunos casos terminar con el inicio de la reproducción, en otros detenerse temporalmente y en otros solamente reducirse, cuando se inicia el desarrollo reproductivo. Las peculiaridades y la duración de estos procesos dependen de la especie.

El desarrollo reproductivo comienza cuando la planta ha llegado a su estado adulto; es decir cuando ha alcanzado un adecuado desarrollo vegetativo está en condiciones de autoperpetuar la especie.

Se denomina senescencia a la etapa final del desarrollo, caracterizada en los vegetales por la pérdida de la capacidad fotosintética y la gradual reducción de la síntesis de proteínas. Cada especie tiene sus propios hábitos de crecimiento y se hace senescente de formas particular; a veces el proceso afecta a la planta completa, en ocasiones puede ocurrir una senescencia progresiva de algunas partes, en tanto otras permanecen en estado juvenil, aunque es apreciable el envejecimiento de la planta como un todo. A nivel celular parece que la senescencia está regida por mecanismos específicos cuyo control aún se desconoce. Las células senescentes sufren reducción en sus estructuras y muchas de sus inclusiones membranosas subcelulares.

### **III.3.1. Regulación del desarrollo vegetal.**

El desarrollo de la planta está regulado por diversos factores, que pueden clasificarse, de acuerdo con su origen, en externos (físicos y químicos, como la luz, la temperatura, la humedad, la concentración de oxígeno y de dióxido de carbono, los nutrientes del suelo, etc.) e internos (genéticos, sustancias reguladoras como las fitohormonas y vitaminas, etc.)

#### Factores externos

La incidencia de los factores externos en el crecimiento y desarrollo, se produce a partir de la marcada influencia que estos tienen sobre procesos tan importantes como la fotosíntesis, la respiración, la absorción y transporte de sustancias, la nutrición y el balance hídrico, entre otros.

##### a) La luz

La luz influye en el crecimiento y desarrollo de las plantas de varias maneras según su calidad, intensidad y duración. Su papel regulador sobre el desarrollo de la planta viene dado por su incidencia en el proceso de fotosíntesis, que es en definitiva el que permite la producción de las sustancias necesarias, tanto para el crecimiento como para la diferenciación. Además estimula la síntesis de clorofila, produce la oxidación parcial de las hormonas promotoras del crecimiento, evitando así el alargamiento celular excesivo que tiene lugar en las plantas que crecen en condición de oscuridad. También está relacionado con el desencadenamiento de los procesos reproductivos, la germinación la regulación hídrica de las plantas terrestres, etc.

## B) La temperatura

La temperatura regula la velocidad de las numerosas reacciones metabólicas que se producen en la planta y cuya incidencia en los procesos de crecimiento y diferenciación es incuestionable.

## C) El dióxido de carbono y el dioxígeno.

El dióxido de carbono y el dioxígeno son gases que participan en los procesos de fotosíntesis y respiración. La adecuada concentración del dioxígeno es fundamental para el buen desenvolvimiento de la respiración, pues las plantas son organismos aerobios y por tanto requieren de determinadas cantidades de dioxígeno, último aceptor de electrones en la cadena respiratoria. También la fotosíntesis, sobre todo en las plantas con ciclo C-3, puede sufrir severas afectaciones cuando se elevan las concentraciones de dioxígeno atmosférico.

El dióxido de carbono por su parte es la fuente natural de carbono para el proceso de fotosíntesis, quiere esto decir, que alteraciones importantes en su concentración pudieran afectar seriamente este proceso. Por suerte, en el aire atmosférico existe una concentración relativamente constante de dióxido de carbono (0.03%). En cambio la concentración del dióxido de carbono en el aire del suelo puede alcanzar valores de hasta el 10% o más y la de dioxígeno reducirse casi hasta cero, provocando un déficit importante en la respiración de los órganos subterráneos de las plantas terrestres, así como de las semillas y esporas en proceso de germinación.

## d) La humedad.

También la humedad del medio posee un papel bien definido en la regulación del desarrollo en las plantas terrestres. Procesos fisiológicos como la fotosíntesis, la respiración, la absorción de nutrientes, la circulación de sustancias, la síntesis de constituyentes celulares y la hidrólisis de macromoléculas, son inhibidas cuando la deficiencia de agua es muy grande. La humedad del medio y especialmente la del suelo (en el caso de las plantas terrestres) influye en la velocidad del crecimiento y en la duración del ciclo de vida.

## e) La nutrición mineral.

La nutrición mineral tiene un efecto considerable en el crecimiento pues, para que se produzcan los procesos de síntesis y degradación de sustancias se requiere de la participación de determinados elementos minerales. Estos se incorporan a los metabolitos y tienen papeles tan importantes que sin su presencia no serían posible la mayoría de las reacciones bioquímicas en los vegetales. Por ejemplo: el fósforo forma parte del ATP, compuesto clave en el metabolismo celular; el nitrógeno es constituyente de las proteínas, los ácidos nucleicos y de la estructura molecular de la clorofila; el magnesio y el cloro son esenciales en el proceso de fotosíntesis.

A pesar de que en las plantas pueden encontrarse muchos elementos minerales, no todos poseen la misma importancia. Se conocen 16 de ellos cuyo déficit puede provocar tales afectaciones en el desarrollo, que el vegetal no puede completar las etapas de su ciclo de vida. Por el importante papel que desempeñan, a estos minerales se les ha denominado elementos esenciales.

No todos los elementos esenciales se requieren en igual proporción. De los 16, hay 9 que se necesitan en mayores cantidades y por esta razón se les denomina macro elementos, mientras que los 7 restantes, son utilizados en cantidades mucho menores y son denominados micro elementos. En la siguiente tabla se ofrece la relación de los marcoelementos y microelementos que aparecen en las plantas terrestres.

Macroelementos	Microelementos
Carbono (C)	Boro (B)
Calcio (Ca)	Manganoso (Mn)
Oxígeno (O)	Cloro (CL)
Nitrógeno (N)	Molideno (Mo)
Hidrógeno (H)	Cobre (Cu)
Fósforo (P)	Zinc (Zn)
Potasio (K)	Azufre (S)
Magnesio (Mg)	Hierro (Fe)

Para que se tenga una idea más acabada del papel de los nutrientes minerales en la regulación del desarrollo, abordaremos las funciones de cada uno de los elementos esenciales:

El nitrógeno participa en la estructura de la moléculas de proteínas, forma parte de las purinas y pirimidinas que se encuentran en los ácidos nucleicos (ARN y ADN) esenciales para la síntesis de proteínas, es uno de los constituyentes de las proteínas, se halla en compuestos tan importantes como las clorofillas y las enzimas del grupo de los citocromos, esenciales para la fotosíntesis y la respiración respectivamente, también forma parte de la estructura de algunas vitaminas.

El fósforo forma parte de los ácidos nucleicos, los fósfolípidos, las coenzimas NAD y NADP y del ATP, compuestos de extraordinaria importancia para el normal desarrollo de los procesos metabólicos. En las zonas de crecimiento interviene en la síntesis de nucleoproteínas.

El calcio participa en la formación de las membranas celulares y de estructuras lipídicas, es necesario para que se realice la mitosis de forma normal, pues interviene en la organización del uso acromático del aparato mitótico, activa ciertas enzimas como la fosfolipasa, la quinasa de la arginina, la trifosfatasa de adenosina, la quinasa de la adenina y otras. Interviene en la circulación de los azúcares, en el metabolismo del nitrógeno, en la neutralización de los ácidos orgánicos y reduce la permeabilidad celular.

El potasio participa en la síntesis de proteínas al activar ciertas enzimas que participan en las uniones peptídicas, es importante en la síntesis de carbohidratos complejos (almidones) y regula la permeabilidad celular.

El magnesio forma parte de la estructura de la clorofila, por lo que es fundamental para que se realice el proceso de fotosíntesis, activa las enzimas que intervienen en la síntesis de ADN y ARN a partir de los nucleótidos polifosfatados e intervienen en la síntesis de glúcidos y del ATP.

El azufre es uno de los componentes de los aminoácidos cistina, cisteína y metionina, forma parte de las vitaminas tiamina y biotina así como de algunos glucósidos oleosos que producen olores y sabores característicos en algunas especies vegetales, forma parte de numerosas enzimas y de la coenzima A como grupo activo.

El hierro es indispensable para la síntesis de clorofila, forma compuestos como la catalasa, la peroxidasa y los citocromos que juegan un papel importante en los procesos metabólicos celulares.

El manganoso, además de formar parte de la molécula de clorofila, actúa como activador enzimático en la respiración y en el metabolismo del nitrógeno, activa además varias de las enzimas del ciclo de Krebs como la descarboxilasa, la oxalsuccínica y la deshidrogenasa mállica,

interviene en las oxidases del AIA y actúa como catalizador en las reacciones de liberación de dioxígeno durante la fotólisis del agua.

El cobre actúa como componente de ciertas enzimas de oxidorreducción, como la tirosinasa, la oxidasa del ácido ascórbico, las ferrolasas, la lacasa y la plastocianina; esta última actúa como transportador de electrones de la fotosíntesis.

El zinc participa como activador de diversas enzimas, entre ellas la anhidrasa carbónica que cataliza la descomposición del ácido carbónico en dióxido de carbono y agua, activa algunas enzimas transportadoras de fosfatos, como la quinasa de las hexosas y la deshidrogenasa de la triosa-fosfato, desempeña un importante papel en la síntesis de proteínas y la biosíntesis del ácido indolacético (A.I.A).

El boro interviene en el transporte de azúcares en la planta, facilitando su transporte a través de las membranas al combinarse con ellas, participa en la diferenciación y desarrollo de las células, interviene en el metabolismo del nitrógeno, en la absorción activa de sales, en el metabolismo del fósforo y de los lípidos, en las reacciones hídricas y en la fotosíntesis.

El molibdeno es activador de la nitroreductasa, enzima que cataliza la reducción de los nitratos, también aparece como grupo prostético de algunas transhidrogenasas.

El papel completo del cloro en el metabolismo de los vegetales aún no está muy claro. Por lo que hasta ahora se sabe, participa en la activación del complejo enzimático que cataliza la fotólisis del agua durante la fotosíntesis.

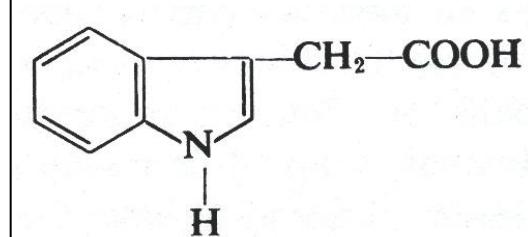
Factores internos que intervienen en la regulación del desarrollo.

a) Las fitohormonas.

Las fitohormonas son sustancias de naturaleza química muy variada que regulan el desarrollo de los vegetales activando o reprimiendo determinados procesos fisiológicos. Actúan en pequeñas concentraciones, generalmente lejos del sitio en que son sintetizadas.

Pueden actuar solas o en conjunto, de forma sinérgica o antagónica. Muchos de los efectos ambientales sobre el desarrollo de la planta están mediados por cambios en la síntesis o distribución de las hormonas.

El estudio de las hormonas vegetales y la obtención de compuestos sintéticos con efectos similares, han adquirido un gran auge debido a la posibilidad de su aplicación en la agricultura, para la propagación vegetativa de muchas especies, en la inducción, aceleramiento o retraso de etapas del desarrollo vegetativo o reproductivo, como venenos vegetales, etc. Durante la guerra de Viet-nam numerosos productos químicos a base de hormonas fueron utilizados por el ejército norteamericano para destruir las plantaciones. Por el efecto que provoca sobre el desarrollo; las fitohormonas se han clasificado en:



**Figura III.3.1.1.** Estructura del ácido indolacético.

Tomado de Lehninger (2009).

#### Promotoras conocidas

Auxinas.  
Giberelinas.  
Citoquininas.

#### Promotoras probables

Florígeno.  
Antesina  
Ácido traumático

#### Inhibidoras

Ácido abcísico.  
Etileno  
Ácido jasmónico  
Compuestos fenólicos.

A continuación detallan algunos elementos de las fitohormonas más conocidas, pero sin profundizar en los efectos fisiológicos, que serán tratados en detalles al estudiar los órganos o estructuras sobre las cuales se ejerce su acción.

Las auxinas tienen acciones diversas en el desarrollo de las plantas, en ocasiones muy similares a las que presentan otras hormonas, por lo que son difíciles de caracterizar. Se han encontrado diversos tipos de auxinas, todas ellas caracterizadas por su capacidad para inducir alargamiento de las células. El ácido indolacético (ver figura III.3.1.1) es una de ellas y por ser la primera en descubrirse, se ha generalizado el nombre de auxinas. La planta sintetiza el AIA a partir del triptófano y por varias vías.

Las máximas concentraciones de auxinas se encuentran en los puntos en crecimiento y a partir de ellos se distribuyen por toda la planta. Estudios realizados sobre la concentración de auxinas en la avena demuestran que esta disminuye del ápice a la base de la parte aérea de la planta y vuelve a aumentar en la parte subterránea (raíz), pero nunca llega a ser tan elevada como en el otro extremo.

Las auxinas actúan sobre importantes procesos fisiológicos entre los que ya hemos citado al alargamiento celular, pero además intervienen en los tropismos, en la dominancia apical, en la absorción y en la respiración. En plantas terrestres se conoce que participan en la iniciación del esbozo radicular y en plantas con flores en la formación de frutos sin que ocurra una fecundación previa.

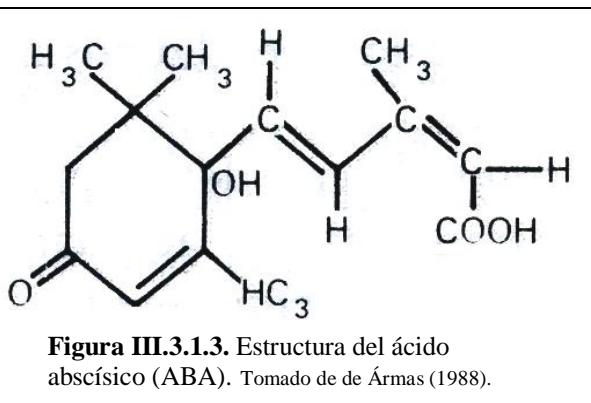


Figura III.3.1.3. Estructura del ácido abscísico (ABA). Tomado de Ármas (1988).

Se conocen diversos efectos de las giberelinas, pero su acción en el restablecimiento de la estatura en plantas enanas y la inducción de la producción de distintas amilasas en el endospermo de la semilla de los cereales son típicos de estas hormonas. Se han encontrado en todos los órganos de las plantas superiores, pero son más abundantes en los tejidos en rápido crecimiento y diferenciación como los meristemos apicales, las hojas en crecimiento, el endospermo y el embrión de las semillas en desarrollo. Las mayores concentraciones de giberelinas las encontramos en las semillas inmaduras.

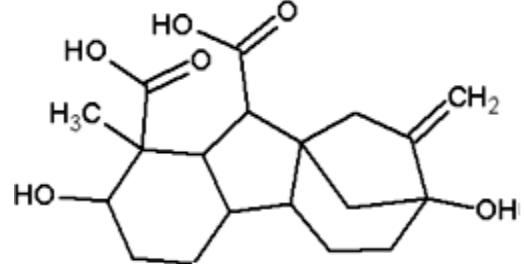


Figura III.3.1.2. Estructura del GA4/7, la giberelina más conocida.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

Las giberelinas fueron aisladas inicialmente en un hongo (*Gibberella fujikuroi*), pero hoy se sabe que también se encuentran en las plantas. Se han identificado numerosos compuestos que se clasifican entre las giberelinas, a los que se le denominan G1, G2, G3, etc. En 1980 existían ya 60 tipos distintos de giberelinas aisladas e identificadas. Son compuestos isoprenoides que proceden del ácido mevalónico (ver figura 3.3.1.2).

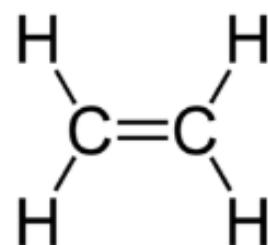


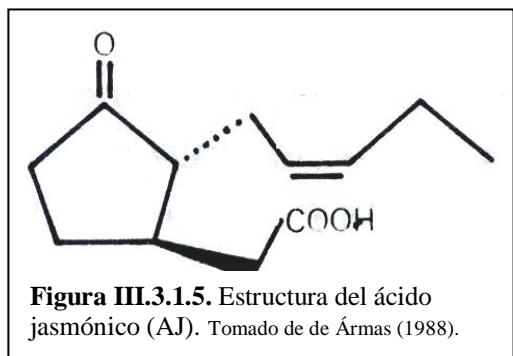
Figura III.3.1.4. Estructura del etileno.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

Los principales efectos inducidos por las giberelinas son el crecimiento de las plantas, especialmente las enanas, la germinación, el control de la senescencia, el desencadenamiento de la floración en los espermatofitos y la formación de frutos sin que ocurra una fecundación previa.

Las citoquininas fueron descubiertas después que las auxinas y giberelinas, por lo que el conocimiento que sobre ella se tiene es más reducido. Están muy difundidas entre los organismos vivos, así por ejemplo la cinetina (6-furfurilaminopurina) fue aislada a partir del ADN de una levadura.

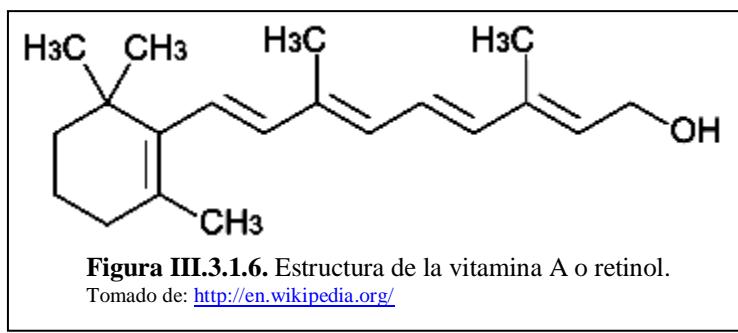
Con posterioridad se han encontrado muchas sustancias análogas y con una actividad parecida a la cinetina distribuidas en toda la planta, especialmente en las zonas de crecimiento y partes dañadas, las cuales han sido agrupadas bajo el nombre genérico de citoquininas. Todas son derivadas de la adenina, cuya acción típica es activar la división celular y retardar la senescencia de las partes vegetales, pero también inducen el alargamiento celular, regulan la oxidación del ácido indolacético. En los cormófitos intervienen en la iniciación y crecimiento de raíces y brotes foliáceos, en la eliminación del reposo de las yemas laterales y en la germinación de las semillas fotosensibles.



El ácido abscísico (ver figura 3.3.1.3) es una sustancia inhibidora del crecimiento, también denominada abscicina II. Es un isoprenoide que la planta sintetiza a partir del ácido mevalónico. Aparece en todas las partes de las plantas, con mayor frecuencia en las semillas y frutos jóvenes de Magnoliophyta. Contrarresta la acción de las hormonas estimuladoras (auxinas, las giberelinas y las citoquininas), razón por la cual se le ha clasificado como un inhibidor del crecimiento. Además acelera la abscisión de órganos y la senescencia, en un buen

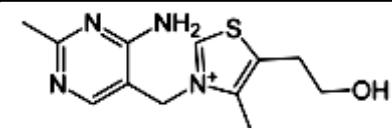
número de plantas terrestres, inhibe la germinación de semillas fotosensibles, contrarresta las síntesis de amilasa inducidas por la giberelina en las capas de aleurona, inhibe la inducción de la floración e induce el letargo de las yemas en algunos grupos de Magnoliophyta.

El etileno (ver figura 3.3.1.4) es una hormona cuyo estado natural es gaseoso. Sus efectos fueron, en muchos casos atribuidos a las de las auxinas, pero en la actualidad se sabe que el ácido indolacético induce la producción de etileno en los tejidos y por ello, algunos de los efectos que se le atribuyen a las auxinas, son realmente producidos por el etileno. El etileno posee un amplio rango de efectos que van, desde la fuerte estimulación hasta una poderosa inhibición, por lo que no es fácil clasificarlo como una hormona de uno u otro tipo. Muchos autores lo consideran como un estimulador pues su efecto inhibitorio es en gran parte debido a que induce o estimula los procesos degradativos. Se sintetiza a partir del aminoácido metionina y se encuentra fundamentalmente en los frutos maduros de Magnoliophyta.



Se sabe que interviene en el crecimiento de los vegetales en dirección a la tierra (geotropismo), en la dominancia apical, en la regulación de la cantidad de amilasa, en la regulación del letargo en algunas semillas y en la maduración de frutos.

El ácido jasmónico (AJ, ver figura III.3.1.5), es de reciente descubrimiento y por sus efectos es considerado como una sustancia inhibidora del crecimiento. Su principal función se considera que es la regulación de la senescencia, pero además interviene en la regulación hídrica de las plantas terrestres al inducir el cierre de los estomas, inhibe el crecimiento de los callos que habían sido inducido por las citoquininas y se ha demostrado que inhibe el crecimiento del arroz y otros cereales.



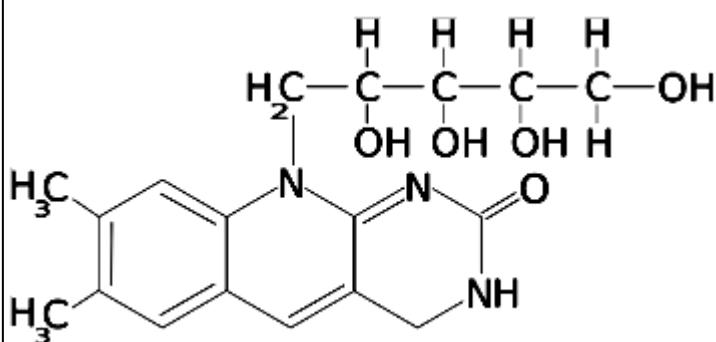
**Figura III.3.1.7.** Estructura de la vitamina B1 o tiamina.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

### b) Las vitaminas.

Además de las fitohormonas, cuyo rol en la regulación del desarrollo en los vegetales, existen otras sustancias químicas que a bajas concentraciones desempeñan funciones catalíticas y reguladoras del metabolismo celular en las plantas; nos referimos a las vitaminas. Se conocen ya más de 30 compuestos químicos con dichas propiedades.

La mayoría de las plantas son capaces de sintetizar las vitaminas necesarias para su desarrollo. Aunque se



**Figura III.3.1.8.** Estructura de la vitamina B2 o ácido pantoténico.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

requieren en muy pequeñas cantidades, su ausencia prolongada afecta seriamente los procesos metabólicos.

Atendiendo a su solubilidad se clasifican en hidrosolubles y liposolubles.

#### Hidrosolubles

- Vitamina C (ácido ascórbico)
- Complejo B Ácido pantoténico
- Vitamina B1 (tiamina) Inoxitol.
- Vitamina B2 (riboflavina)
- Vitamina B3 (niacina)
- Vitamina B6 (piridoxina)
- Vitamina B9 (Ácido fólico)

#### Liposolubles

- Vitamina A (β Caroteno)
- Vitamina D (Calciferol)
- Vitamina E (Ergosterol)
- Vitamina B12 (ciano cobalamina)
- Vitamina H (biotina)
- Vitamina P (citrina)
- Vitamina K (fitomenadiona)

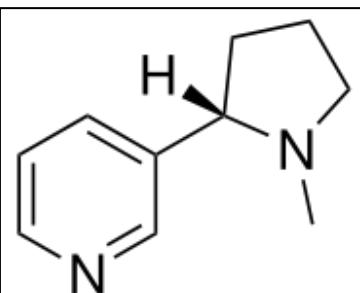
A continuación nos referiremos a algunas de las más conocidas y la función que desempeñan.

La vitamina A deriva de los pigmentos carotenoides, está distribuida por toda la planta y su principal función es la de transferir energía a los pigmentos clorofílicos y proteger la clorofila de la fotooxidación.

La vitamina B1 (ver figura 3.3.1.7) se conoce también como tiamina. Actúa como coenzima en la descarboxilación de los cetoácidos como el piruvato y el *a*-cetoglutarato.

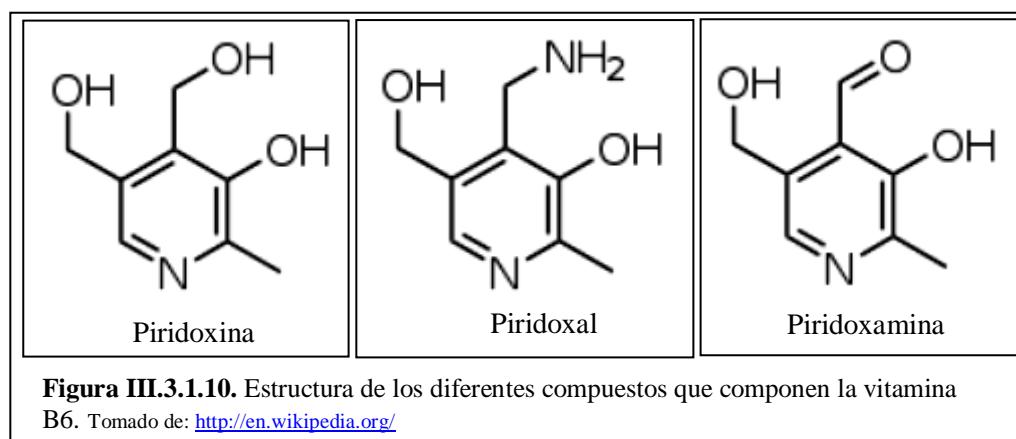
La vitamina B2 (ver figura 3.3.1.8), también conocida como riboflavina, forma parte del flavin mononucleótido (FMN) y del flavin dinucleótido (FAD), que intervienen en los procesos de fotosíntesis y respiración respectivamente.

El ácido nicotínico o niacina (ver figura 3.3.1.9), cuyo principal lugar de síntesis es la hoja de los cormófitos, interviene fundamentalmente en la producción de raíces, proceso en el cual actúa sinérgicamente con el AIA. Ejerce una acción inhibitoria en el desarrollo de las yemas y forma parte del NAD y NADP; coenzimas que participan en la transferencia de protones de hidrógeno.



**Figura III.3.1.9.** Estructura de la vitamina B3 o ácido nicotínico.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>



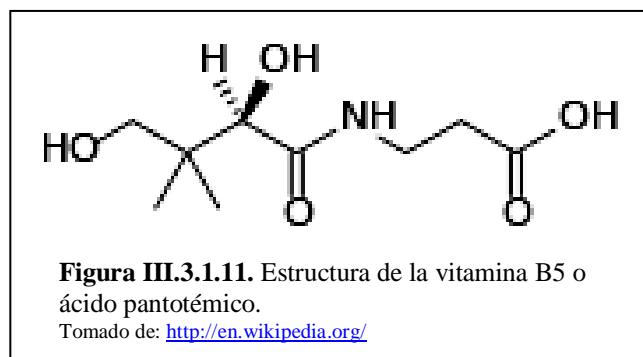
**Figura III.3.1.10.** Estructura de los diferentes compuestos que componen la vitamina B6. Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

Ninguno de los compuestos integrantes del complejo vitamínico B6 (piridoxina, piridoxal y piridoxamina), puede ser identificado como la vitamina en sí

misma, pues los tres actúan sobre la nutrición de la planta (ver figura 3.3.1.10). Para su acción fisiológica la piridoxina debe transformarse en piridoxal y piridoxamina que luego de fosforiladas se transforman en fosfato de piridoxal y fosfato de piridoxamina, quienes ejercen la función más importante de este complejo, al participar como coenzimas en el metabolismo de aminoácidos como el triptófano, precursor del ácido nicotínico y del ácido indolacético.

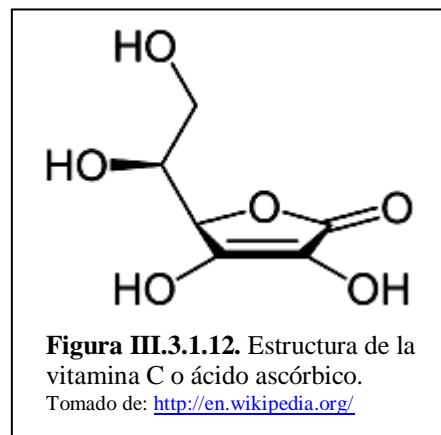
El ácido pantoténico (ver figura 3.3.1.11) actúa como coenzima A en las reacciones metabólicas de los glucidos y los lípidos.

La vitamina C o ácido ascórbico (ver figura 3.3.1.12)



**Figura III.3.1.11.** Estructura de la vitamina B5 o ácido pantoténico.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

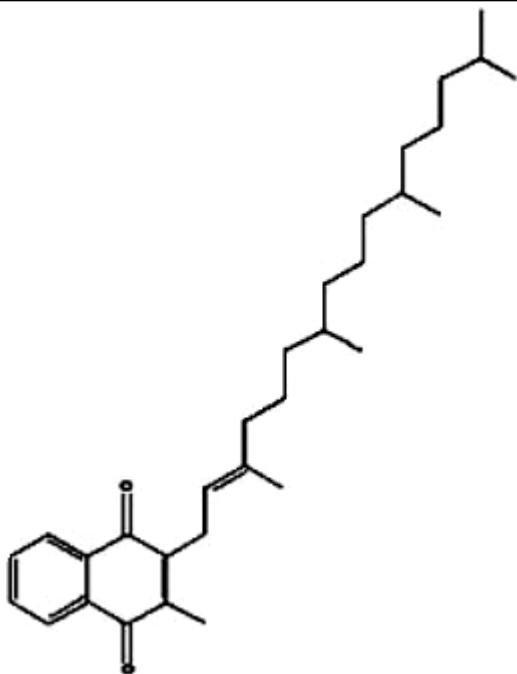


**Figura III.3.1.12.** Estructura de la vitamina C o ácido ascórbico.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

participa en la fosforilación fotosintética y en la transferencia de los protones hidrógeno desde el NADPH<sub>2</sub> al dioxígeno.

La vitamina K (ver figura 3.3.1.13) participa en el transporte de electrones en las reacciones de fotofosforilación de la fotosíntesis.



**Figura III.3.1.13.** Estructura de la vitamina K<sub>1</sub> fitomenadiona.

Tomado de: <http://en.wikipedia.org/>

Barcelona. Ediciones Omega S. A.

**Sitios web recomendados para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- <http://es.wikipedia.org/>
- <http://protist.i.hosei.ac.jp/>
- <http://www.plantcell.org/>

**Actividades de sistematización recomendadas.**

-Elabore un cuadro resumen referente a los niveles morfológicos de organización vegetal, en el que incluya los siguientes datos:

Niveles morfológicos	Formas de organización que incluye	Caracteres esenciales de las formas de organización

-Elabore un cuadro resumen referente a los ciclos vitales presentes en plantas y chromitas, en el que incluya los siguientes datos:

Ciclo vital	Momento en que ocurre la meiosis	Alternancia de fases nucleares	Alternancia de generaciones

-Elabore un cuadro resumen referente al papel de los nutrientes minerales en la regulación del desarrollo, en el que incluya los siguientes datos:

Tipo	Elemento	Papel en la regulación

-Elabore un cuadro resumen referente al papel de las fitohormonas en la regulación del desarrollo, en el que incluya los siguientes datos:

Tipo	Fitohormona	Acción

-Elabore un cuadro resumen referente al papel de las vitaminas en la regulación del desarrollo, en el que incluya los siguientes datos:

Tipo	Vitamina	Acción



## IV Algas

### IV.1. Introducción al reino Plantae.

Para definir los organismos que pertenecen al reino de las plantas, este libro de texto asume exclusivamente evidencias filogenéticas (procedencia de sus integrantes de un tronco común) y sigue los criterios esgrimidos por Tom Cavalier Smith (1998). Rechaza, por tanto, generalizaciones extremas e imprecisas que se utilizaron en otros momentos de la historia de la Botánica (presencia de pared celular y plastidios, nutrición autótrofa y ausencia generalizada de movimiento en la etapa adulta), y también aquellos criterios que, en su momento, esgrimió Robert Harding Whittaker (1969) para su sistema de clasificación en 5 reinos (Monera, Protista, Fungi, Plantae y Animalia).

Sin embargo, dado que todavía se utiliza en las instituciones del Ministerio de Educación de la República de Cuba, resulta necesaria una ojeada preliminar a los criterios utilizados para caracterizar a los organismos que integran el reino plantas en el sistema de 5 reinos de Whittaker:

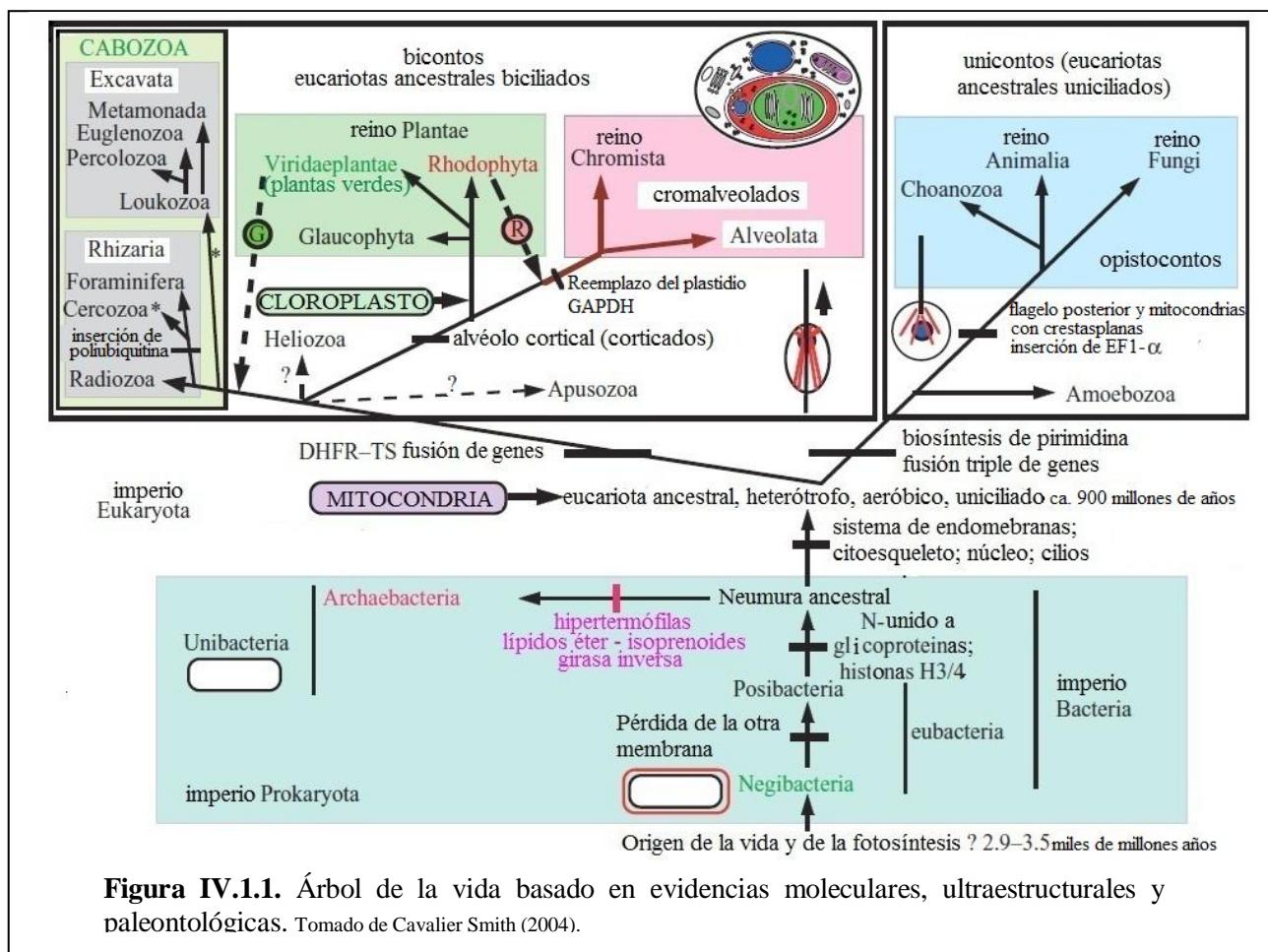
- Las células son de tipo eucariota, con paredes celulares y a menudo con vacuolas.
- Predominan las formas pluricelulares (excepto en los eslabones iniciales de la cadena evolutiva de dos de sus líneas), con tendencia a la diferenciación celular primero y tisular después, para concluir con la formación de órganos especializados en las formas más progresivas.
- Predomina la presencia de pigmentos fotosintéticos y en tal caso se encuentran contenidos en plastidios (sólo como excepción pueden carecer de ellos).
- La forma principal de nutrición es la autótrofa, pero excepcionalmente pueden encontrarse líneas secundarias heterótrofas absorptivas.
- La fase perdurante de su ciclo vital es mayoritariamente inmóvil y vive arraigada a un substrato, aunque en los primeros estadios de la cadena evolutiva de algunas líneas se presentan formas totalmente móviles durante toda su ontogenia y los gametos conservan su movilidad en la mayor parte de los grupos.

-Predominan las formas que poseen la reproducción sexual como alternativa, con ciclos vitales haplóntico y sobretodo hapodiplóntico (excepcionalmente diplóntico) y con marcada tendencia a la reducción de la fase haploide (véase epígrafe III.2).

Por tanto, la taxonomía del reino Plantae en el sistema de 5 reinos de Whittaker, es la siguiente:

- División Rhodophyta. Algas rojas.
- División Phaeophyta. Algas pardas.
- División Charophyta. Macroalgas de agua dulce.
- División Chlorophyta. Algas verdes.
- División Bryophyta. Musgos y plantas afines.
- División Tracheophyta. Plantas vasculares, donde se incluyen los helechos y grupos afines, las gimnospermas y las angiospermas.

Hoy se sabe que los organismos con nutrición autótrofa, cuyos pigmentos se encuentran contenidos en plastidios, no evolucionaron de un tronco común y que, por tanto, no deben ser ubicados en el mismo reino. Según investigaciones recientes, los mismos evolucionaron en dos



líneas filogenéticas paralelas (ver epígrafe IV.2. y figuras IV.1.1 y IV.2.1), en una de las cuales se agrupan aquellos grupos que poseen plastidios de primera generación y otra en la cual

derivaron los que adquirieron estos orgánulos en procesos secundarios de endosimbiosis. Ello ha llevado a que el ordenamiento sistemático del mundo vivo creado por Whittaker haya quedado relegado a una posición histórica y a que se establecieran nuevos sistemas de clasificación en reinos.

En la actualidad ha tenido gran aceptación el sistema de clasificación de seis reinos, propuesto por el zoólogo anglocanadiense Tom Cavalier Smith en 1998 (con varias precisiones posteriores). Una síntesis de este sistema se expone en la figura IV.1.1.

Este autor establece en su sistema dos imperios: Prokaryota (donde ubica solamente al reino Bacteria) y Eucariota, donde sitúa a los reinos Protozoa, Fungi, Chromista, Plantae y Animalia. En Chromista, el sexto reino, se incluyen organismos autótrofos (o que lo fueron en algún momento), cuyos cloroplastos aparecen siempre rodeados por cuatro membranas, además de otras evidencias moleculares. Este tipo de plastidios, se supone que fueron adquiridos de rodofitas (que a su vez ya lo habían adquirido), es decir, por un proceso de endosimbiosis secundaria (ver epígrafe II.3).

A Chromista, Cavalier Smith ha trasladado organismos que, en consideración de Whittaker, pertenecían a Protistas (autótrofos y heterótrofos), Fungi y Plantae (véase epígrafe IV.2). Entre los grupos que se ubican ahora en este reino y que tradicionalmente han sido estudiados por la Botánica, el más conocido es, sin dudas, el de las algas pardas.

Para el presente libro de texto se rechazan también posiciones filogenéticas estrictas, que llevan a muchos autores a hacer referencia únicamente a líneas de evolución que derivan de un tronco común (clados), sin completar una de clasificación general que utilice las categorías y las reglas para nombrar que establece el Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas. Se intenta, por el contrario, ofrecer una visión sistemática integral, en que las evidencias de la Filogenia sirvan de sustento a la Taxonomía y la Nomenclatura, entendidas en el sentido clásico de estos términos. Es así que, se asume la existencia de un taxón con rango de Reino, al que se le asigna el nombre de Plantae, del cual debe ofrecerse una caracterización distintiva.

Si se asume la presencia de las plantas terrestres en Plantae como un axioma, la dificultad radica en definir si alguno de los grupos de algas, dada su afinidad con estas últimas, deben ser también incluido en este taxón y, en tal caso, cuál de ellos cumple los requisitos para ello. Actualmente se manejan tres puntos de vistas para lograr tales precisiones: 1) Desde una perspectiva extremadamente estrecha (*sensu strictissimo*), según la cual, las algas no son plantas y sólo permanecen a este reino los vegetales terrestres (no vasculares y vasculares). 2) Desde una perspectiva estrecha (*sensu stricto*), que da cabida a las algas verdes (Chlorophyta y Charophyta). 3) Desde una perspectiva amplia (*sensu lato*), de manera que se reúnan en él a todos los grupos que adquirieron sus cloroplastos en procesos simbiogénicos primarios (algas verdes, algas rojas y glaucofitas).

La disciplina Botánica, para la formación de docentes en las carreras de Biología – Geografía y Biología – Química asume al reino Plantae en su sentido lato. Para ser consecuentes con la Filogenia será necesario incluir en él a todos los grupos que derivan del mismo tronco (véase figura IV.2.1), por lo que en este se incluye, no sólo a Charophyta (tan estrechamente emparentado con las plantas, que de conjunto conforman el clado Streptophyta), ni tampoco se limita a las denominadas algas verdes (que sumadas a las anteriores configuran el clado Viridiplantae), sino que debe ser extendido para acoger también al conjunto prafilético identificado como Biliphyta, que desde más temprano evolucionó paralelamente a los anteriores.

Plantae se define entonces como el reino que agrupa las líneas evolutivas autótrofas, que poseen pigmentos contenidos en cloroplastos de primera generación, obtenidos por procesos endosimbióticos con cianobacterias. Está compuesto por dos subreinos:

- Bilobionta (Biliphyta para Cavalier Smith, nombre que no cumple las reglas del Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas), en el que incluyen dos divisiones: Rhodophyta (algas rojas) y Glaucophyta (organismos incluidos anteriormente en Chlorophyta, agrupados actualmente en 3 géneros y cuatro especies de agua dulce, una de las cuales está en Cuba y se muestra en la figura IV.1.2.). Es un taxón parafilético porque no abarca a todos los organismos derivados del mismo tronco (queda fuera toda la rama que lleva a las plantas terrestres).
- Chlorobionta (Viridiplantae, para Cavalier Smith, nombre que no cumple las reglas del Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas), en el que ubica aquellos organismos que tienen: almidón como elemento de reserva; cloroplastos típicos; espermatozoides (y a veces las esporas) biflagelados, con los flagelos ubicados en la parte posterior (bicontos) y en cuyo sistema de pigmentos no aparece la ficobilina, pero sí la clorofila b. Forman parte él las algas verdes y las plantas terrestres (musgos y plantas afines, helechos y grupos relacionados, gimnospermas y angiospermas). Es un taxón monofilético, porque abarca a todos los organismos derivados del mismo tronco.

La disciplina Botánica, incluida en los planes de estudio de la Licenciatura en Educación, carreras de Biología – Química y Biología – Geografía, estudia, según el criterio de Cavalier Smith, organismos pertenecientes a los reinos: Chromista (algas pardas y grupos afines) y Plantae (algas rojas, algas verdes y plantas terrestres).

## IV.2. Grupos de algas a estudiar.

El término algas no tiene uso en la clasificación científica moderna, aunque sigue teniendo utilidad para hacer referencia a organismos que habitan en los ecosistemas acuáticos. En un inicio, se consideraba como tal a cualquier organismo autótrofo, aerobio y de organización relativamente sencilla. Sin embargo, en el programa de la disciplina Botánica que se imparte actualmente en las carreras universitarias, se utiliza en correspondencia con los criterios taxonómicos más modernos y difiere del sentido con que se ha empleado tradicionalmente.

La ambigüedad de los criterios utilizados para delimitar los organismos que se identificaban como tal, permitió que el término se utilizara incluso para identificar a un grupo que todavía en los textos antiguos aparece bajo la denominación de algas verdeazuladas, algas azules o cianofíceas y que actualmente es más conocido como cianobacterias. Como se sabe, se trata de una línea procariota (sin organización nuclear), que realiza la bacteriofotosíntesis (no utiliza el agua como fuente de H y, por tanto, tampoco libera oxígeno a la atmósfera) y que, aunque respira oxígeno, lo hace de manera poco eficiente. Ya en el sistema de Herbert Faulkner Copeland (1938) fueron incluidas en el Reino Monera, criterio que también comparten Robert Harding Whittaker (1969) y Tom Cavalier-Smith (1998), aunque este último utiliza el nombre de Bacteria. Resulta obvio que no será objeto de estudio de la asignatura.

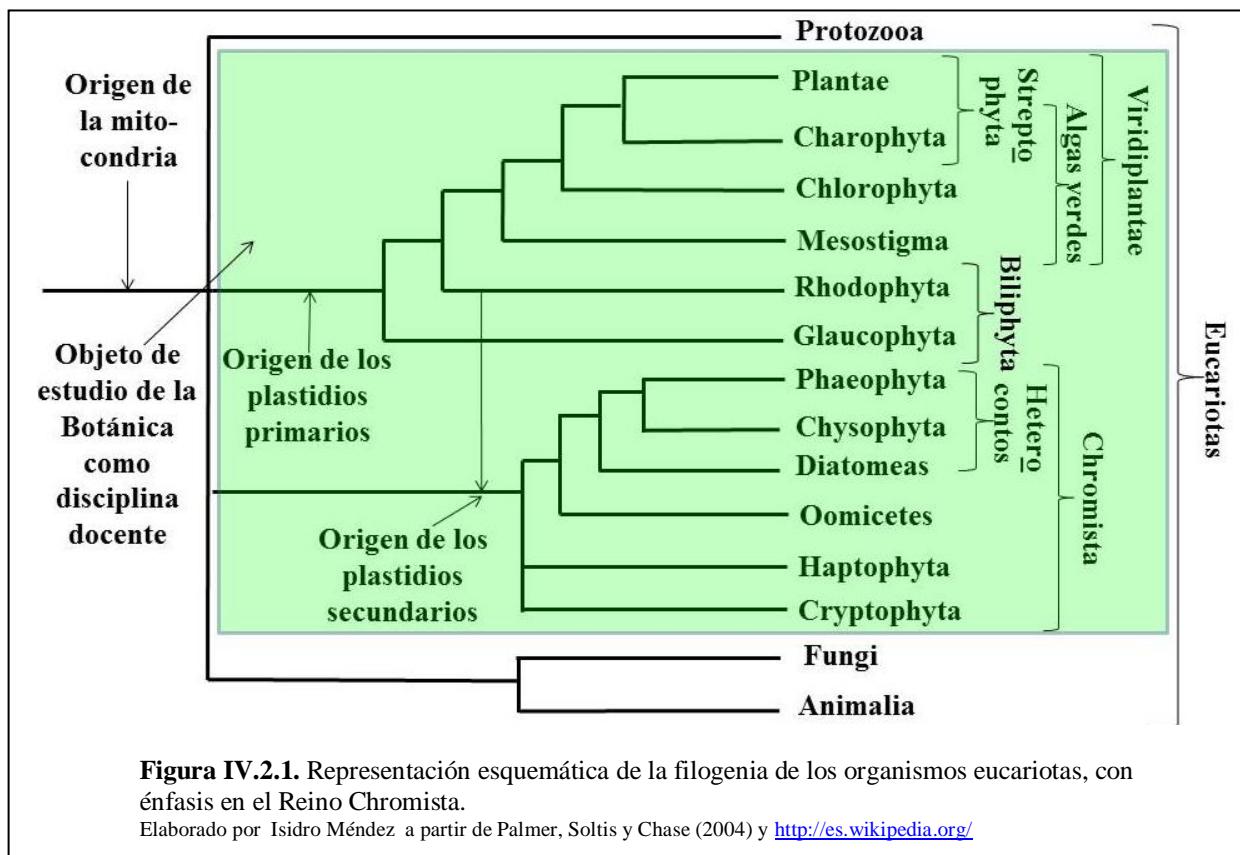


**Figura IV.1.2. *Glaucoctysis nostochinearum***  
(Glaucophyta).

Tomado de <http://botany.natur.cuni.cz/>

Los restantes grupos que en determinado momento han sido identificados como algas, son todos eucariotas, realizan un proceso fotosintético que ocurre en el cloroplasto, para el cual utilizan el agua como fuente de H (liberan, por tanto, dioxígeno a la atmósfera) y a la vez, gracias a la existencia en ellos de mitocondrias, practican una respiración aerobia eficiente. Sin embargo, existen grandes diferencias entre ellos, pues algunos son unicelulares (con o sin flagelo), otros están compuestos por agregaciones celulares sencillas (cenobios, consorcios de agregación, colonias, filamentos) y los restantes exhiben una organización estructural algo más compleja (talos sifonales plurienérgidos, pseudotejidos o tejidos verdaderos). Por otra parte, los cloroplastos en ellos tampoco son iguales (véase epígrafe II.4.1), pues en algunos casos son de primera generación (por tanto con doble membrana) y, en otros, de segunda generación (con tres o más membranas). Pueden mantenerse fotosintéticamente activos o no, pero su propia existencia constituye una evidencia de su relación filogenética.

Robert Harding Whittaker (1969) incluyó las algas de todas las líneas evolutivas que no sobrepasan la organización unicelular, en el Reino Protista (Pirrophyta, Euglenophyta y



**Figura IV.2.1.** Representación esquemática de la filogenia de los organismos eucariotas, con énfasis en el Reino Chromista.

Elaborado por Isidro Méndez a partir de Palmer, Soltis y Chase (2004) y <http://es.wikipedia.org/>

Chrysophyta), por lo que dejó en Plantae solo aquellas que, aunque parten de formas unicelulares, llegan a alcanzar niveles de organización estructural más complejos (véase epígrafe III.1), como los talos sifonales plurienérgidos, pseudotejidos y tejidos verdaderos (Phaeophyta, Rhodophyta y Chlorophyta). Sólo estos tres últimos grupos de algas han constituido objeto de estudio de la Botánica (al menos como disciplina docente) durante los últimos 45 años.

Sin embargo, el sistema de clasificación propuesto y perfeccionado por Tom Cavalier-Smith a partir de 1998, introduce precisiones que no pueden ser obviadas. En primer lugar, los organismos cuya pertenencia al Reino Plantae no ofrece duda alguna, son sólo los vegetales

terrestres (musgos y afines, helechos y afines, gimnospermas y angiospermas). Los diferentes grupos de algas derivan en dos líneas filogenéticas; una que conduce a las denominadas algas verdes y a las plantas terrestres, así como otra que conduce a las algas pardas y grupos afines (véase figura IV.1.1).

La primera de esas líneas está integrada por organismos que adquirieron los plastidios directamente de una cianobacteria). En ella, las denominadas algas verdes, estos es: Charophyta,



**Figura IV.2.2. *Mesostigma viride*.**

Tomado de <http://4.bp.blogspot.com/>

Chlorophyta y Mesostigma (género monotípico ancestral, representado en Cuba, que se muestra en la figura IV.2.2), se interpretan filogenéticamente como líneas que evolucionaron paralelamente a las plantas. Rhodophyta, por su parte, constituye también un grupo hermano (viene del mismo tronco), sólo que su diferenciación ocurrió mucho antes. Finalmente, en este propio clado, la primera en derivar parecen haber sido una rama identificada como Glauco phyta, integrada por un conjunto de organismos unicelulares, también de color verde, pero que reúnen características muy primitivas, al extremo de que se consideran los más próximos al que endocitó la cianobacteria que se convertiría finalmente en

cloroplasto.

La otra línea filogenética está integrada por organismos que adquirieron los plastidios en procesos de endocitosis secundaria a partir de un alga roja, y dio lugar a lo que Cavalier Smith identifica como reino Chromista. Para este investigador, en él se incluyen cinco grupos que tradicionalmente han sido identificados como algas en sistemas anteriores: Phaeophyta (algas pardas), Chrysophyta (algas doradas), Bacilliarophyceae (diatomeas) y Xanthophyceae (algas verde amarillas) y Haptophyta (el más primitivo de todos). En el clado se diferencian además otros dos grupos ancestrales: Oomicetes (considerados hongos en sistemas anteriores), y Bigyra conformado por flagelados de vida libre, endosimbiontes de anfibios, reptiles y mamíferos, así como por descomponedores de la materia vegetal.

A todo ello resulta necesario agregar que, Euglenophyta, considerado anteriormente por algunos autores, dada su condición de autótrofos (con plastidios de primera generación), como un grupo de algas, según este sistema, evolucionó realmente como parte del Reino Protozoa, con quien comparte características como la ausencia de pared celular y flexibilidad de la membrana plasmática, entre otras.

En resumen, la disciplina Botánica estudia, por su notoriedad, las siguientes grupos de algas: En el reino Chromista, a la clase Phaeophyceae (algas pardas) y, en el reino Plantae, a las divisiones: Rhodophyta (algas rojas), Chlorophyta (algas verdes) y Charophyta (algas verdes más emparentadas con los vegetales terrestres). Se utilizará el término macroalgas para hacer referencia a todos ellos en conjunto. Se hará también una breve mención a otros taxones relacionados filogenéticamente con los anteriores.

Para facilitar la comprensión del sistema taxonómico utilizado en la presente obra, se utilizaron los rangos y la nomenclatura establecidos por el Código Internacional de Nomenclatura para Algas Hongos y Plantas, aun cuando no hayan sido empleados por los investigadores que

generaron originalmente este conocimiento para la ciencia. La ubicación en reinos se establece de acuerdo, como ya se dijo, con el criterio de Tom Cavalier-Smith (1998 en adelante), pero teniendo en cuenta que el Ministerio de Educación de la República de Cuba utiliza todavía la clasificación de Robert Harding Whittaker (1969), en el epígrafe IV.3 se especifica la posición de cada división en este último.

En general los grupos denominados como macroalgas (líneas que llegan a alcanzar formas pluricelulares relativamente complejas), reúnen las características generales siguientes:

- Su organización morfológica es de tipo protofítica o talofítica (véase epígrafe III.1). Aunque algunas de esas líneas evolutivas tienen en su base organismos unicelulares o agregaciones celulares sencillas, todas han alcanzado la multicelularidad, rasgo por el cual se diferencian de los protistas autótrofos (reino Protozooa, en el sentido de Cavalier Smith). Las formas más complejas llegan a adquirir tejidos verdaderos, pero no la clara diferenciación de tejidos que exhibe la mayor parte de las plantas terrestres.
- Sus ciclos vitales son de tipo diplántico (como excepción), haplántico, haplodiplántico (digenético, con alternancia isomórfica y heteromórfica de generaciones) y trigénético. En su inmensa mayoría de los representantes haplodiplánticos, la fecundación ocurre en el agua (medio al que son expulsados ambos gametos) y, en todos (salvo excepciones muy puntuales), el zigoto se independiza del gametofito después de la fecundación (no se forma un embrión pluricelular sobre la planta madre, como ocurre en todas las plantas terrestres, también denominadas embriofíticas).

Entendido como nivel de organización dentro del reino Plantae, el término alga (macroalgas) es opuesto al de planta terrestre (con organización cormofítica, ciclo vital haplodiplántico y alternancia heteromórfica de generaciones). Ello no indica que no existan vegetales de este último tipo que vivan en el agua.

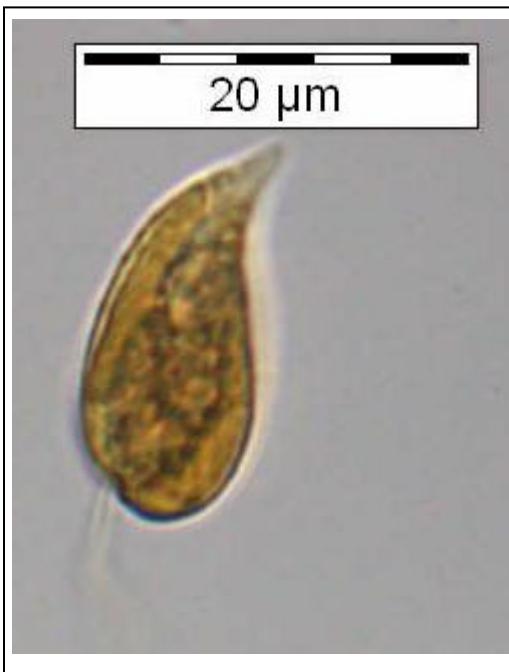
La existencia en cada grupo de formas estructurales y particularidades fisiológicas similares o equivalentes, demuestra un paralelismo evolutivo que también caracteriza a las macroalgas en su conjunto. Entre las más relevantes se encuentran los siguientes:

- Presencia de organismos filamentosos, foliosos (a manera de hojas), globosos, reticulados, coralinos (con impregnaciones de carbonato de calcio) y costrosos (desarrollado a modo de corteza que cubre las irregularidades del sustrato).
- Presencia de clorofila a, carotenos y xantofilas del tipo luteína, reaxantina y violaxantina.

La riqueza taxonómica global de las algas pardas, rojas y verdes en el planeta, se estima que puede llegar a 25 539 especies. Los datos equivalentes para Cuba no se conocen con exactitud. Algunos grupos, como los que habitan en agua dulce, en el suelo o que establecen simbiosis con hongos y otros organismos, no han sido suficientemente estudiados. Suárez (2005) documenta con suficientes evidencias, la presencia de 483 especies marinas en la plataforma nacional. Por su parte, Vález *et al* (1998), fijan en 638 el estimado de especies de agua dulce. De acuerdo con estas cifras, el total se aproxima a 1 121.

Al menos en la bibliografía consultada para la elaboración del presente texto, no se encontraron datos con respecto al endemismo. Sin embargo, en términos generales este es más bajo que en otros grupos, pues los cuerpos de agua, que normalmente constituyen barreras para la dispersión de los organismos terrestres, actúan en este caso como facilitadores de la diseminación.

Las algas en general juegan un importante papel en el funcionamiento del planeta, sobre todo en mantener la composición de la atmósfera (asegurando que los organismos vivos puedan respirar en ella) y en el ciclo global del carbono (ver epígrafe II.5.3). En simbiosis con otros organismos permiten el funcionamiento de ecosistemas complejos, como los arrecifes de coral o se convierten en colonizadores por excelencia de la roca desnuda y de ambientes extremos (ver cuadro texto referido a los líquenes al final de este capítulo). Contribuyen de manera decisiva al mantenimiento y productividad de la cadena trófica en el medio marino y de agua dulce (ríos, lagos y embalses artificiales). Es de especial importancia el fitoplancton, es decir, el conjunto de organismos fotosintéticos, en su mayoría unicelulares, que flotan libremente en las aguas marinas y dulces, los que se consideran responsables del 45 % del total de la producción primaria neta del planeta. En la zona litoral mantienen importantes ecosistemas, en los que viven y se alimentan numerosos peces, mamíferos y aves.



**Figura IV.3.2.** *Cryptomonas marssonii* (Cryptophyta).

Tomado de <http://www.planktonforum.eu/>

En la actualidad las algas son de gran importancia y utilidad a través de una serie de aplicaciones científicas y tecnológicas. Algunas se utilizan como excelentes modelos en investigaciones citológicas y bioquímicas (por ejemplo, para estudiar la organización de los flagelos y cilios, determinar las longitudes de onda de la luz visible que son capturadas por la clorofila, los productos de la fotosíntesis que permiten la fijación de carbono, el papel de la enzima Rubisco y las bases genéticas de muchos procesos de desarrollo celular, entre otras). Se han empleado también como biomonitoras que proporcionan alertas y medidas del deterioro de las condiciones medioambientales, dada su particular sensibilidad a contaminantes como detergentes, colorantes, pesticidas y otras sustancias tóxicas. A veces se cultivan en fitorreactores para producir suplementos alimentarios ( $\beta$ -caroteno, polisacáridos), piensos y cosméticos, por sólo mencionar los más importantes. Se incorporan a procesos de depuración de aguas residuales y de desechos industriales.

Algunas especies se consumen directamente por el hombre, bien recolectadas en la naturaleza o procedentes de cultivos. De otras se obtienen agentes gelificantes de alto valor y amplio uso industrial (alginatos, carragenanos, agar y agarosa).

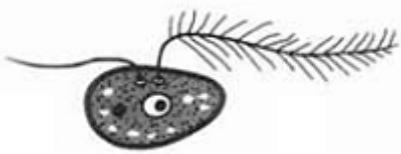
#### IV.3. Taxonomía y diversidad de macroalgas.

Como ya se ha dicho, las algas a estudiar en la disciplina Botánica pertenecen a Chromista y Plantae. Dado que serán analizadas en ese propio orden, resulta necesaria una breve introducción al primero de estos reinos.



**Figura IV.3.1.** *Hymenomonas roseola* (Haptophyta).

Tomado de <http://www.nhm.ac.uk/>



**Figura IV.3.3.** Gameto heteroconto.  
Tomado de Schooley (1997).

El reino Chromista incluye organismos cuyos cloroplastos están rodeados por cuatro membranas que se supone que han sido adquiridos de una Rhodophyta y contienen clorofilas a y c, así como varias especies sin colorear íntimamente relacionadas con ellas.

La mayor parte de los autores reconocen en él a tres divisiones:

-Haptophyta. Pequeño grupo de algas unicelulares planctónicas no flageladas, del que sólo se conoce, hasta ahora, una especie en Cuba (véase figura IV.3.1).

-Cryptophyta. Reducido número de unicelulares mayormente marinos, flagelados, con al menos una especie representada para Cuba (ver figura IV.3.2).

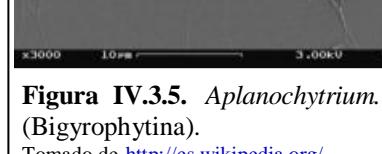
-Heterokontophyta. Será descrita en profundidad en este propio epígrafe.

Tom Cavalier Smith incluye también, sin muchas precisiones taxonómicas, a Labyrinthista, Sagenista y Schizocladophyceae, grupos poco conocidos. El propio autor, en 2010, trasladó a este reino los taxones Alveolata, Rizaria y Heliozoa, hasta entonces considerados parte de Protozoa. En general, la composición definitiva de Chromista, es todavía muy discutida.

La división Heterokontophyta incluye a todos los chromistas heterocontos. Este término se utiliza para designar la existencia de células (bien sea el organismo completo, gametos o zoosporas), que tienen dos flagelos desiguales (ver figura IV.3.3) y una estructura muy singular.

El más largo se extiende hacia adelante y está cubierto con cerdas laterales denominadas mastigonemas que le confieren forma de guirnalda. Por su parte, que el más corto o reducido a veces al cuerpo basal, se extiende hacia atrás y es liso. Ambos se insertan subapical o lateralmente y se apoyan generalmente en cuatro raíces microtubulares con un patrón distintivo.

Cuando el flagelo anterior se mueve, las mastigonemas crean una corriente contraria que tira de la célula a través del agua o le trae el alimento. Estas últimas están compuestas de glicoproteínas elaborada en el retículo endoplasmático y tienen una estructura química peculiar que se puede tomar como la característica que define al grupo, de tal modo que se incluyen algunos organismos en que esta se presenta, aun cuando no producen células con la forma típica heteroconta.



**Figura IV.3.5.** *Aplanochytrium*.  
(Bigrizophytina).  
Tomado de <http://es.wikipedia.org/>



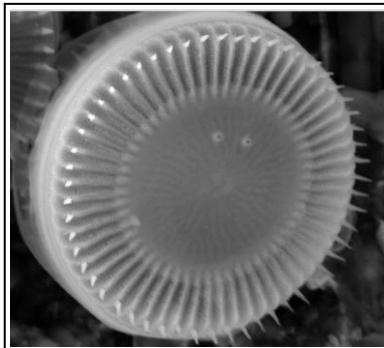
**Figura IV.3.4.** *Peronospora hyoscyami* ssp. *tabacina*.  
(Oomycetophytina).  
Tomado de <http://ephytia.inra.fr/>

Esta división, Heterokontophyta, está compuesta por tres subdivisiones, de las cuales sólo una se describirá en profundidad en la presente obra:

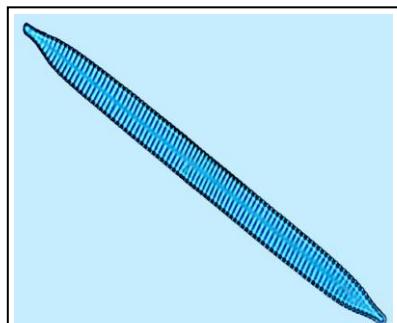
-Oomycetophytina. Integrada por Oomycetes e Hypochytridiomycetes, organismos fungoides, que antiguamente se consideraban parte de Mastigomycotina (Fungi), grupo de hongos con gametos o esporas flageladas. La condición heteroconta de estas células germinales y la afinidad con otros grupos en que estas últimas se presentan, demostrada por estudios moleculares, parece indicar que derivan de un alga ancestral y que con posterioridad perdieron el cloroplasto, para



**Figura IV.3.1.1.** *Dynobrium divergens* (Chrysophyceae). Tomado de <http://protist.i.hosei.ac.jp/>

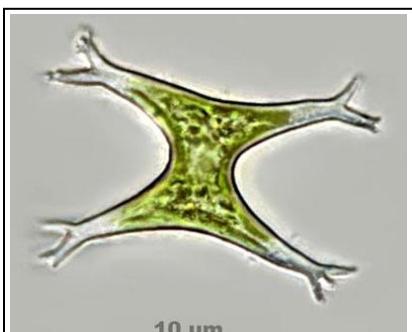


**Figura IV.3.1.2.** *Cyclotella meneghiniana* (Bacilliarophyceae). Tomado de <http://pflege.planktonforum.eu/>



**Figura IV.3.1.3** *Synedra ulna* (Bacilliarophyceae). Tomado de <http://www.diatomloir.eu/>

comportarse actualmente como heterótrofos absorptivos; de ahí su ubicación junto a los hongos en sistemas anteriores. Sus integrantes tienen hábitat acuático y terrestre, actuando como saprofitos o parásitos, en ocasiones causando enfermedades importantes en plantas vasculares,



**Figura IV.3.1.4.** *Isthmochloron lobulatum* (Xanthophyceae). Tomado de <http://cfb.unh.edu/>



**Figura IV.3.1.5.** *Mallomonas* (Synurophyceae). Tomado de <http://www.keweenawalgae.mtu.edu/>



**Figura IV.3.1.6.** *Actinophrys sol*. (Actinochrysophyceae). Tomado de <http://es.wikipedia.org/>

como es el caso de *Peronospora hyoscyami* ssp. *tabacina*, que provoca la conocida como moho azul del tabaco (ver figura IV.3.4). En Cuba se conocen unas 35 especies.

-Bigyrophytina. Clado ancestral conformado por flagelados de vida libre, endosimbiontes de anfibios, reptiles y mamíferos, así como descomponedores de la materia vegetal (ver figura IV.3.5). No se dispone de datos que confirmen su presencia en Cuba.

-Ochrophytina. Se describe en el siguiente epígrafe.

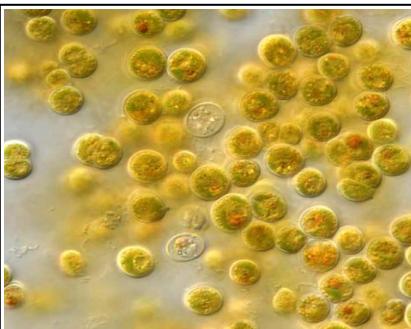
#### IV.3.1. Las algas pardas y grupos afines.

Pertenecen a Ochrophytina los integrantes de Heterokontophyta que conservan su nutrición autótrofa y, por tanto, también sus cloroplastos de segunda generación en estado funcional. Se distinguen en ella 10 clases, de las cuales sólo una será descrita en detalle.

-Chrysophyceae (algas doradas o algas verde-amarillas). Grupo amplio de algas planctónicas que viven principalmente en agua dulce (lagos y lagunas limpias y frías), pocas en el mar. La mayoría son fotoautótrofas, aunque también hay heterótrofos de tipo osmótrofos (obtienen los nutrientes por absorción osmótica de sustancias disueltas) y fagótrofos (ingieren partículas sólidas de alimento). Generalmente se presentan como formas unicelulares flageladas (normalmente dos flagelos, a veces uno), aunque pueden formar colonias con formas que pueden llegar a ser muy elaboradas. Las especies marinas poseen intrincados esqueletos silíceos. Otras son ameboideas o, incluso, plasmodios multinucleados, durante la etapa adulta. Incluye cuatro órdenes, cinco géneros y seis especies. Al menos seis de estas últimas han sido



**Figura IV.3.1.7.** Representantes de Phaeothamniophyceae.  
Tomado de <http://tolweb.org/>



**Figura IV.3.1.8.** *Eustigmatos magnus* (Eustigmatophyceae).  
Tomado de <http://cfb.unh.edu/>



**Figura IV.3.1.9.** *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae).

registradas en Cuba (ver figura IV.3.1.1).

-Bacillariophyceae (diatomeas). Algas unicelulares (pocas coloniales), microscópicas, autótrofas, marinas y de agua dulce. Se caracterizan por la presencia de una cubierta de sílice (dióxido de silicio hidratado) llamado frústulo, con gran diversidad de formas y ornamentación. Cada frústulo consta de dos partes asimétricas o valvas con una división entre ellas. Muchas especies aparecen formando encadenamientos u otros agregados ordenados. La mayoría son pelágicas (viven en aguas libres), aunque algunas son bentónicas (sobre el fondo marino), o incluso pueden vivir sobre superficies húmedas. Se conocen más de 200 géneros vivientes de diatomeas y se estiman alrededor de 100.000 especies extintas. Son especialmente importantes en los océanos, donde se calcula que proporcionan hasta un 45% del total de la producción primaria oceánica. En Cuba están representados los dos órdenes que la integran, 28 géneros y 137 especies (ver figuras IV.3.1.2 y IV.3.1.3).

-Xanthophyceae (algas verde amarillas). Algas, fundamentalmente de aguas continentales y el suelo, algunas marinas. Son formas unicelulares, a veces flageladas, que tienden a agruparse en colonias de filamentos simples o ramificados. También pueden aparecer estados palmeloides. Las colonias carecen de movimiento, pero pueden aparecer gametos o zoosporas flageladas (heterocontos). La reproducción es por división celular y por fragmentación. Las esporas son móviles o inmóviles y algunas zoosporas son pluriflageladas. La reproducción sexual solo se ha observado en algunas especies. Se conocen unas 100 especies, de las cuales 18 han sido registradas en Cuba (ver figura IV.3.1.4).

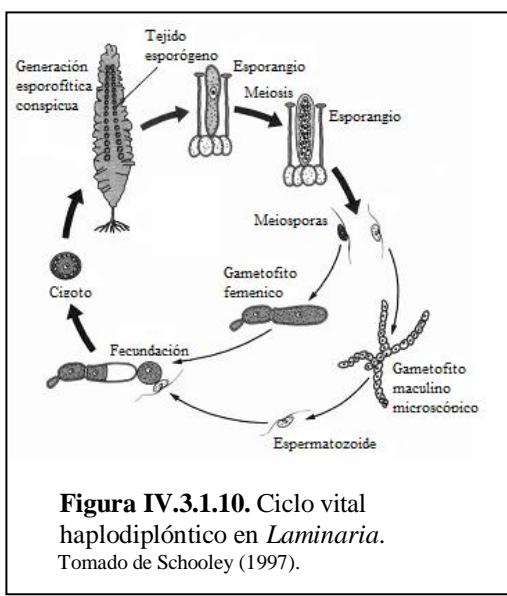
-Synurophyceae. Pequeño grupo de algas planctónicas que viven principalmente en agua dulce (lagos y charcas), cubiertos por escamas y espinas de silicato. La mayoría unicelulares biflageladas (heterocontos), algunas coloniales, aunque cada célula mantiene sus flagelos

dispuestos hacia afuera. En sistemas anteriores las incluyeron en Chrysophyceae. Al menos el género *Mallomonas* ha sido reportado para Cuba, aunque no ha sido posible precisar la especie (ver figura IV.3.1.5).

-Actinochrysophyceae (axodines). Compuestas por algas unicelulares planctónicas, con un único flagelo que se extiende en forma de ala, soportado por un eje interno y que carece de la estructura de raíz encontrada en los otros grupos con los que están relacionados. También disponen de tentáculos o axopodios soportados por tríadas de microtúbulos que parten de la superficie del núcleo celular. Algunos de sus integrantes son marinos (con esqueletos silíceos), otros de agua dulce. Determinados géneros son sésiles (aunque mantienen el flagelo). Los grupos coloreados son autótrofos, pero han perdido el cloroplasto y se comportan como heterótrofos que ingieren presas por fagocitosis (ver figura IV.3.1.6). No se localizaron datos referentes a su presencia en Cuba.

-Pelagophyceae. Grupo de algas planctónicas marinas, unicelulares y coloniales. Las células individuales vegetativas son flageladas (móviles) y tienen forma cocoide, mientras que las colonias forman masas filamentosas, palmeloides o sarcinoides. Se desconocen las etapas de su ciclo vital, con la excepción de la formación de zoosporas. No se localizaron datos referentes a su presencia en Cuba.

-Phaeothamniophyceae. Pequeño grupo de algas multicelulares filamentosas de agua dulce, estrechamente emparentadas con Phaeophyceae y Xanthophyceae, pero que difieren de estas últimas por su ultraestructura, pigmentos y secuencias genómicas (ver figura IV.3.1.7). No se localizaron datos referentes a su presencia en Cuba.



**Figura IV.3.1.10.** Ciclo vital haplodiplántico en *Laminaria*. Tomado de Schooley (1997).

-Eustigmatophyceae. Pequeño grupo de algas unicelulares, marinas, de agua dulce y del suelo. Sus células son de forma cíclida, con uno o más cloroplastos de color verde - amarillo. Los zoides (gametos) poseen uno o dos flagelos que surgen del ápice de la célula (ver figura IV.3.1.8). No se localizaron datos referentes a su presencia en Cuba.

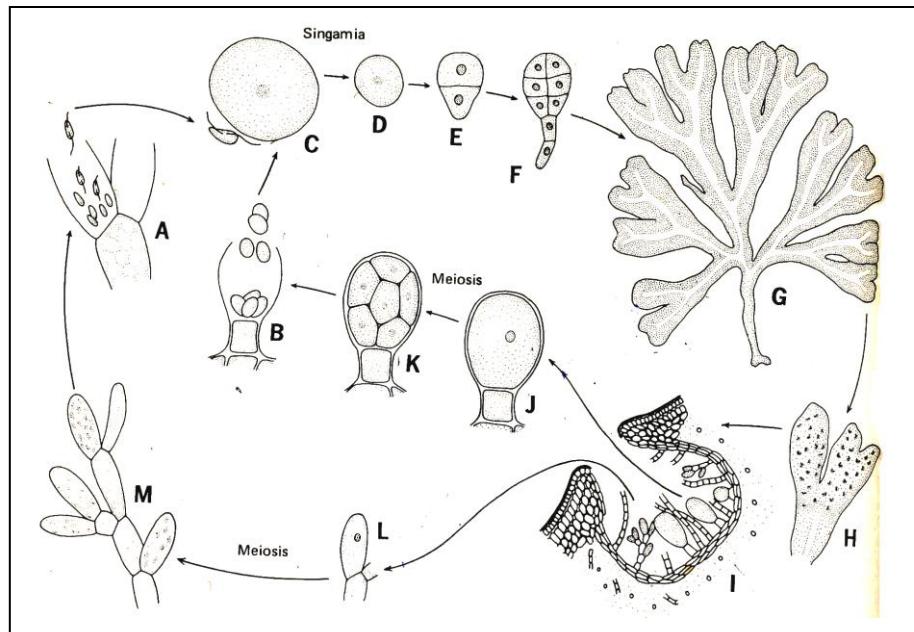
-Raphidophyceae. Pequeño grupo de algas unicelulares, autótrofas, de agua dulce (sobre todo en ciénagas) y marinas. Sus células son grandes (50-100  $\mu\text{m}$ ), carecen de pared celular y presentan un par de

flagelos, organizados de tal manera que ambos proceden de la misma invaginación. Un flagelo apunta hacia adelante, mientras que el otro, cubierto de mastigonemas, apunta hacia atrás a través de la superficie de la célula, situado dentro de un surco ventral. Las especies marinas suelen producir grandes floraciones rojas en verano, especialmente en las aguas costeras (ver figura IV.3.1.9). No se localizaron datos referentes a su presencia en Cuba.

-Phaeophyceae (algas pardas). Se describe más adelante en este propio epígrafe.

La clase Phaeophyceae (algas pardas) reúne las siguientes características:

-Incluye sólo grupos pluricelulares (filamentos ramificados, pseudotejidos y tejidos verdaderos), en su casi absoluta mayoría marinas (sólo tres géneros de agua dulce), por lo general fijas a un substrato (aunque algunos géneros viven flotando a la deriva de las corrientes y mareas). Ninguno de sus representantes es móvil en estado adulto, pero sí producen células germinales móviles (zoosporas y gametos) biflagelados (heterocontos).



**Figura IV.3.1.11.** Ciclo vital diplóntico en *Fucus*.

Tomado de Scagel et al. (1973).

<p>-Normalmente incluye sólo células mononucleadas (en algunos grupos, determinadas partes del talo puede ser plurinucleadas). La pared celular está constituida por dos capas; una celuósica y resistente (interna), la otra péctica y mucilaginosa. La pared celular y los espacios intercelulares aparecen impregnados de sustancias coloidales complejas como la algina y la fucoidina (ver cuadro texto con información adicional al respecto).</p>	<p><b>Figura IV.3.1.11.</b> Ciclo vital diplóntico en <i>Fucus</i>. Tomado de Scagel et al. (1973).</p>
--	---

-La mayoría son autótrofas (excepcionalmente parásitas). Sus cloroplastos están rodeados por cuatro membranas y se supone que fueron adquiridos en procesos de endosimbiosis secundaria, a partir de una Rhodophyta, que ya lo había adquirido. Estos últimos contienen clorofila a y c;  $\beta$  caroteno, y xantofila (fucoxantina -quien es responsable de la coloración parda-, violoxantina, reaxantina y luteina). Los cloroplastos con la estructura descrita y que almacenan los pigmentos citados, son denominados feoplastos. Exhiben una variedad de tonos que van, desde el pardo violáceo, pasando por el pardo dorado, hasta el negro. Como sustancia de reserva utilizan un polisacárido denominado laminarina (similar pero no idéntico al almidón ordinario).

-Presentan ciclo vital fundamentalmente haplodiplóntico (véase ejemplo en la figura IV.3.1.10) y como excepción el diplóntico. En las formas haplodipóticas puede haber alternancia isomórfica y heteromórfica de generaciones, pero ambas fases tienen siempre vida independiente y el gametofito es en todos los casos dioico (sin diferencia morfológica entre sexos). Sólo el orden Fucales presenta ciclo diplóntico (véase figura IV.3.1.11).

### Alginas y alginatos

La algina o ácido algínico, producido exclusivamente por estas algas, se encuentran en las plantas sobre todo como parte constituyente de la pared celular. La algina es una sal de un ácido poliurónico (ácido manourónico). Las sales solubles (de sodio, amonio, potasio) de este polímero, se denominan alginas. En Inglaterra y en California se han desarrollado importantes industrias basadas en la algina y de un modo más limitado también las provincias marítimas del Canadá y de Australia. Las ricas poblaciones de estas algas son explotadas por medio de segadoras montadas sobre embarcaciones. Este tipo de cosechadoras mecánicas pueden recolectar varios cientos de toneladas de algas en un día, cortándolas a 1 m por debajo de la superficie.

Aunque las aplicaciones del ácido algínico son en sí limitadas, sus sales -los alginatos-, tanto en forma soluble como en forma insoluble tienen una gran variedad de empleo. El ácido algínico puede absorber de 10 a 20 veces su propio peso en agua, pero al secarse origina una materia tan dura que puede ser torneada. En agua produce soles viscosos o gomosos. Por ser un ácido débil, forma una amplia variedad de alginatos que tienen propiedades interesantes, así como compuestos complejos de tipo plástico. Por ejemplo, el alginato amónico se emplea en el ignífugado de edificios; el alginato plástico se utiliza para preparar plástico y como sustituto del almidón de plancha, y el alginato sódico se utiliza como estabilizador de las cremas para helados y otros productos derivados de la leche.

Existen otros muchos empleos de los alginatos y de sus derivados en procesos industriales. Se emplean también como fijadores de la tinta de imprenta; en la fabricación de jabones y de champú; como material moldeable para la fabricación de miembros artificiales y el la manofactura de botones. Se emplean también en fotografías para preparar la emulsión de las películas; en la fabricación de pinturas y barnices; en materiales de moldeo para la prótesis dental; en acabados de cuero, y en insecticidas. Diversos preparados farmacéuticos como la pasta dental, crema de afeitar, lápiz de labio, medicinas y tabletas, se preparan a base de alginatos. Como ya decíamos previamente, se emplean extensamente en la industria alimenticia como estabilizadores; se usan también como clarificadores en la fabricación de la cerveza.

Tomado de Scagel et al. (1973: p. 227 - 228).

En ambos ciclos existen alternativas de reproducción sexual y asexual. La reproducción sexual es por isogamia anisogamia u oogamia. La fecundación se realiza casi absolutamente en el agua (en contadas excepciones el gameto femenino queda retenido sobre el gametofito). La reproducción asexual es por fragmentación y propágulos.

Comprende entre 1 500 y 2 000 especies que habitan mayormente en la zona intermareal de todo el planeta, aunque son más abundantes aguas templadas. Para Cuba se reportan 68 especies (Suárez, 1995), mucho más abundantes en los ecosistemas de arrecife litoral. Los géneros mejor representados son *Sargassum* (Sargassaceae) con 18 especies y dos variedades, así como *Dictyota* (Dictyotaceae) con 11. Dado que todos son organismos marinos, no es posible hablar de endemismo, ya que su distribución es a nivel regional (Caribe y Golfo de México).

Las algas de esta clase constituyen importantes productores primarios en ecosistemas marinos, especialmente en las plataformas y áreas cercanas a las costas. Pueden ser consumidas directamente por diversas especies heterótrofas y otras se alimentan de su materia orgánica en proceso de descomposición (especialmente filtradores). Sus células germinales nadadoras (zoosporas y gametos) enriquecen el fitoplancton y sirven de alimento a consumidores primarios.

Crean condiciones, en los espacios que colonizan, para la vida de pequeños organismos de otros grupos y cuando llegan a formar grandes conglomerados, devienen en zonas de protección y de reproducción para peces y otros animales. Representantes del orden Laminariales se utilizan directamente en la alimentación humana, sobre todo en Asia. En ocasiones han sido utilizadas como fertilizantes y, en épocas anteriores se extrajo industrialmente de ellas el yodo, hasta que

aparecieron fuentes más baratas de obtenerlo. Sin embargo, el producto más importante que se obtiene de los integrantes de Phaeophyta son las alginas, productos que tienen múltiples usos en la vida moderna, acerca de lo cual pueden encontrarse información adicional en el cuadro texto que aparece a continuación.

El orden Dictyotales tiene un ciclo vital haplodiplántico, con alternancia isomórfica de generaciones. Tanto el esporofito adulto como en el gametofito, están formados por un tejido verdadero. Talo calcificado o no, erecto, aplanado, con formas foliáceas o acintadas y el punto de crecimiento está conformado por banda de células en el ápice de cada rama. El esporofito forma un esporangio unilocular en el que se forman 4-6 (8) aplanosporas. Gametofito monoico o dioico. La reproducción sexual es mayormente por oogamia. Comprende unas 100 especies que crecen en los mares tropicales y templados, mucho más abundante en las aguas cálidas. En Cuba está representado por una familia (Dictyotaceae), seis géneros y 25 especies.

El género *Dictyota* tiene el talo totalmente aplanado, formado por cintas que se ramifican



**Figura IV.3.1.12.**  
*Dictyota menstrualis*.  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).



**Figura IV.3.1.13.**  
*Stypopodium zonale*.  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).



**Figura IV.3.1.14.** *Padina gymnospora*.  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

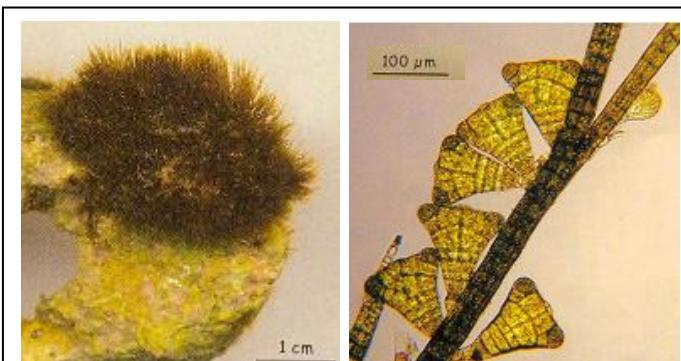
dicotómicamente y carecen de un reforzamiento central que de la apariencia de un nervio medio. El margen ligeramente dentado, crenulado o ciliado. Estructura interna diferenciada en córtex y medula. Esporangios agrupados en soros o rodeando un mechón central de pelos. Gametofitos normalmente monoicos; gametangios en grupos y subtendidos por una sola célula del talo, los masculinos rodeados por paráfisis unicelulares hialinos. Su distribución es cosmopolita y cuenta con unas 35 especies, de las cuales 11 están en Cuba (ver figura IV.3.1.12).

Por su parte *Stypopodium* tiene el talo formado por láminas erectas, de base estrecha, en estado adulto profundamente divididas dando lugar a segmentos cuneados o laciñados, con bandas más oscuras concéntricas y el margen extendido. Las láminas son más gruesas en la base (6 - 10 células) y más delgadas hacia el ápice (2 - 4 células). Esporangios densamente esparcidos o en agrupaciones irregulares en los extremos del talo. Gametofitos normalmente monoicos; gametangios masculinos rodeados de pelos. No se conocen plantas con gametangios femeninos. Distribuido en Sudáfrica, India, Pakistán, Japón, Indonesia, Australia, Micronesia, y el Caribe. Cuenta con cinco especies, de las cuales una está en Cuba (ver figura IV.3.1.13).



**Figura IV.3.1.15. *Lobophora variegata*.**

Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.1.6 *Sphacelaria novae-hollandiae***

Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

*Padina* tiene el talo complanado, flabelado o lacerado hasta la base, de 2-8 células en sección transversal; los segmentos ligeramente calcificados por una o ambas caras, con vellos blanquecinos en las líneas concéntricas encendida en las dos superficies. Esporangios agrupados en soros que forman filas concéntricas o parches dispuestos entre vellos blanquecinos encendidos. Gametofitos dioicos o monoicos; gametangios femeninos agrupados en líneas concéntricas, los masculinos en líneas concéntricas o en parches aislados, parcialmente embebidos en el talo. Distribuido en mares templados y tropicales. Incluye unas 30 especies, de las cuales, seis están en Cuba (ver figura IV.3.1.14).

El talo de *Lobophora* muestra ramificaciones laterales fabeladas o irregularmente redondeadas, con 7-12 células en sección transversal, en la que se distingue una zona cortical y otra medular. El crecimiento se produce por una hilera de células apicales. Posee vellos dispuestos en filas concéntricas y mechones esparcidos. Esporangios agrupados en soros, dispuestos en bandas concéntricas visibles en ambas superficies, los cuales producen 8 esporas. Gametofito monoico. Gametangios femeninos agrupados de forma indefinida en ambas superficies. No se han llegado a conocer plantas con gametos masculinos. Distribuido en mares tropicales y templados. Incluye tres especies de las cuales una es muy abundante en Cuba (ver figura IV.3.1.15).

El orden Sphacelariales tiene un ciclo vital haplodiplántico, mayormente con alternancia isomórfica. Tanto el esporofito como en el gametofito adulto está formado principalmente por filamentos, aunque pueden existir estructuras más complejas. Talo no calcificado o algo crustáceo, erecto, con punto de crecimiento formado por una única célula en el ápice de cada filamento (sphacela). El esporofito puede producir esporas simples o zoosporas. Gametofito dióico. La reproducción sexual puede producirse por isogamia, raramente por anisogamia. Incluye unas 175 especies que crecen tanto en áreas templadas y tropicales. En Cuba está representado por una familia (Sphacelariaceae), un género y tres especies. Tres de ellas crecen en Cuba (ver figura IV.3.1.16).

El género *Sphacelaria* tiene el talo no calcificado o algo crustáceo, erecto, formado normalmente por una parte basal consistente en un disco con rizoides, de donde emergen filamentos erectos, teretes, articulados, isodiamétricos, rígidos o algo flácidos, con crecimiento limitado o no, a veces con ramas laterales hemiblásticas (que parten de células específicas), dicótomas, helicoidales o irregularmente dispuestas lateralmente. Tiene vías asexuales de reproducción por propágulos derivados de ramificaciones especiales. Esporangios uniloculares que producen numerosas zoosporas. Gametofito monoico o dióico. Gametangios pluricelulares. La

reproducción sexual puede producirse por isogamia, anisogamia. Comprende unas 55 especies que crecen en áreas templadas (incluso árticas y antárticas) y también en los trópicos.



**Figura IV.3.1.17.** *Ectocarpus variabilis*.

Tomado de <http://sciento.co.uk/>

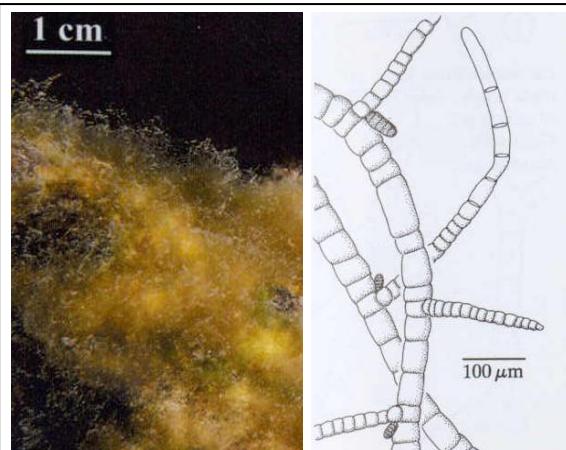


**Figura IV.3.1.18.** *Cladosiphon occidentalis*

Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

El orden Ectocarpales tiene un ciclo vital haplodiplántico, con alternancia isomórfica de generaciones. Tanto el esporofito adulto como el gametofito, están formados por filamentos no calcificados, uniseriados o multiseriados, en los cuales la división

celular ocurre indistintamente en diferentes células, apicales o intermedias. Las ramificaciones pueden permanecer libres o fusionadas entre sí, hasta formar un falso tejido de tipo pseudoparenquimático o tejidos verdaderos (parénquima), que dan formas costosas y globosas (sifonales). Los órganos reproductores pueden aparecer solitarios o en líneas uniseriadas. El esporofito puede producir esporas simples o zoosporas, en esporangios mayormente uniloculares. Gametofito monoico. La reproducción sexual es mayormente por isogamia o anisogamia. Comprende entre 14 y 17 géneros y unas 100 especies. Su distribución es cosmopolita. En Cuba



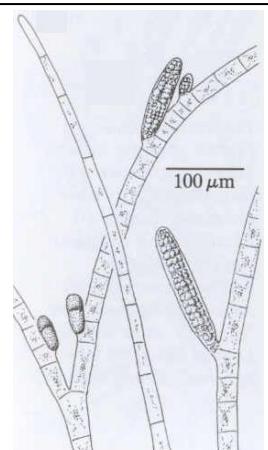
**Figura IV.3.1.19.** *Feldmannia irregularis*.

Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.1.20** *Hincksia mitchelliae*.

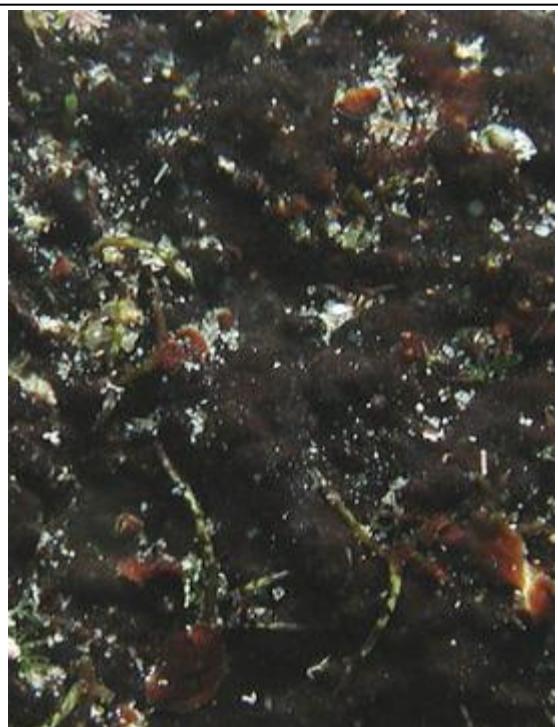
Tomado Litter & Litter (2000).



está representado por seis familias, nueve géneros y 18 especies.

De la familia Ectocarpaceae, en Cuba está presente el género *Ectocarpus*, que presenta un talo conformado por filamentos uniseriados y ramificados. El crecimiento se produce por división de células intercalares. Esporangios pluriloculares y uniloculares, ambos terminales, los segundos a veces en posición lateral sostenidos por ramas cortas. Amplia distribución en todo el mundo. Cuenta con unas 98 especies, de las cuales dos ha sido reportadas para el archipiélago cubano (ver figura IV.3.1.17).

La familia Chordariaceae tiene en Cuba dos géneros y dos especies. *Cladosiphon* tiene un talo erecto, filiforme, ramificado, gelatinoso, fijo al substrato por un pequeño disco. En la estructura interna se distingue una zona cortical no pigmentada, otra subcortical y una medula multiaxial. Esporangios uniloculares y pluriloculares. En algunas especies estudiadas (ninguna cubana) ha sido demostrada la alternancia heteromórfica de generaciones, dado que las esporas producidas en los esporangios pluriloculares dan lugar directamente a nuevos esporofitos, mientras que las de los esporangios uniloculares generan gametoditos microscópicos en forma de disco, que producen isogametos. Incluye 9 especies de amplia distribución en todos los continentes, de las cuales una ha sido reportada para el archipiélago cubano (ver figura IV.3.1.18).



**Figura IV.3.1.21.** *Ralfsia expansa*  
Tomado de <http://seaweedafrica.org/>

La familia Acinetosporaceae tiene en Cuba cinco géneros y seis especies. *Feldmannia* muestra talo estolonífero, filamentoso, con ramificaciones que por lo general forman un ángulo recto con el eje principal, a veces en una sola dirección. Esporangios pluriloculares en forma cónica, erectos, frecuentemente en las axilas de las ramificaciones; esporangios uniloculares poco frecuentes, ovales, sésiles. Comprende unas 20 especies ampliamente distribuidas, dos de las cuales han sido reportadas en el archipiélago cubano (ver figura IV.3.1.19).

En el género *Hincksia*, por su parte, el talo es erecto, formado por filamentos uniseriados y ramificados (con un patrón de bifurcación variado. El crecimiento se produce por división de células intercaleares. Esporangios, sésiles en diferentes posiciones, pluriloculares y uniloculares, pero estos últimos raramente están presentes. Distribución cosmopolita; cuenta con 21 especies, de las cuales, una está en cuba (ver figura IV.3.1.20).

La familia Ralfsiaceae está representada en Cuba por sólo un género: *Ralfsia*. Este presenta un talo que forma incrustaciones muy finas y totalmente adherentes al substrato, de color pardo intenso. De esta estructura salen filamentos verticales, paralelos y más o menos fusionados entre sí. Esporangios por lo general pluriloculares; (con menor frecuencia uniloculares, en tal caso globosos). Comprende unas 19 especies de amplia distribución. Para el archipiélago cubano se ha reportado una de estas especies (ver figura IV.3.1.21).

El orden Sporochnales tiene un ciclo vital haplodiplántico, con alternancia heteromórfica de generaciones. El esporofito, conspicuo, se caracteriza por la presencia de un talo filamentoso, ramificado, en el cual cada filamento termina en un mechón de pelos. El crecimiento se produce por división de células intercaleares en la base de cada filamento (tricotálico). Esporangios uniloculares ubicados en los extremos de los filamentos densamente ramificados. El gametofito es microscópico y oógamo. Incluye unos seis géneros y entre 25 y 30 especies, mayormente de aguas cálidas.

La familia Sporochnaceae tiene en Cuba dos géneros y dos especies. *Sporochnus* presenta un talo filamentoso ramificado. Las ramificaciones se suceden de manera alterna. En época fértil estas ramas desarrollan ramillas de 1 – 3 mm de longitud, a modo de expansiones filiformes; sobre estas se desarrollan esporangios que tienen forma mazuda, con un mechón de pelos en el extremo. Incluye 11 especies ampliamente distribuidas, de las cuales, como ya se dijo, una está en el archipiélago cubano (véase figura IV.3.1.22).



**Figura IV.3.1.22.** *Sporochnus bolleanus*. Tomado de <http://www.research.kobe-u.ac.jp/>



**Figura IV.3.1.23.** *Nereia filiformis*. Tomado de <http://pas.dpi.nsw.gov.au/>

El talo de *Nereia* es rígido, con ramificación densa e irregular, sin que sea posible apreciar un eje principal. Algunas ramas terminan en un mechón de filamentos finos que le confieren un aspecto muy conspicuo. Esporangios mayormente cilíndricos, ubicados en la base de los mechones de filamentos. Incluye cuatro especies, de las cuales una está en Cuba (ver figura IV.3.1.23).

El orden *Laminariales* no está presente en Cuba, pero resulta imprescindible hacer referencia a él por la notoriedad que adquieren sus integrantes, dado el considerable desarrollo y la diferenciación morfológica e histológica que alcanzan sus representantes, sin paralelo entre las macroalgas. Su ciclo vital es haplodiplóntico, con alternancia heteromórfica de generaciones, en la cual, el gametofito microscópico, monoico, filamentoso y oógamico, alterna con un esporofito de gran tamaño, dividido en una estructura de fijación al sustrato, un eje cauloide (que puede alcanzar hasta 80 m de longitud) y lóbulos aplanados (filoides), que por lo general llevan en su base vesículas llenas de aire (pneurocistis) que los mantienen a flote. El crecimiento se produce por división celular en una zona especializada (meristemática) ubicada en la unión del cauloide con el filoide). Sólo desarrolla esporangios pluriloculares, que se agrupan en soros extendidos sobre las láminas de los filoides. Habita en aguas frías, claras, ricas en nutrientes. Incluye alrededor de 30 géneros y unas de 100 especies.

En la familia *Laminariaceae* adquieren especial relevancia los géneros *Macrocystis*, capaz de crecer 0,5 m al día (ver figura IV.3.1.24) y *Laminaria*, que incluye especies comestibles (ver figura IV.3.1.25).

En general las algas de este orden forman grandes “bosques” en los ecosistemas marinos, que constituyen refugio para diversas especies de animales y plantas. Realizan una contribución significativa a la producción de materia orgánica que fluye a otros eslabones de la cadena trófica. Tienen también múltiples usos comerciales, como alimento humano, en la medicina natural, la producción de yodo, cloruro de potasio y alginatos, así como fuentes de energía renovable (bien sea quemando directamente la biomasa o produciendo etanol y otros biocombustibles). La presencia de grandes conglomerados de algunas de estas especies es marcada en las cartas náuticas, pues representa un peligro para la navegación, ya que gran cantidad ellas se enredan en los propulsores de los barcos, al extremo de llegar a dejar la embarcación sin gobierno.



**Figura IV.3.1.24.** *Macrocystis pyrifera*.  
Tomado de <http://elementy.ru/>



**Figura IV.3.1.25.** *Laminaria ochroleuca*.  
Tomado de <http://www.fondazionenicolocusan.it/>

El orden Fucales es el único de Phaeophyceae con ciclo vital diplántico (véase epígrafe III.2 y figura IV.3.1.26). Carece, por tanto, de alternancia de generaciones pluricelulares y la planta adulta funciona como un esporofito (diploide) cuyas esporas funcionan directamente como gametos (el gametofito o fase haploide queda reducido a la etapa de los gametos). La reproducción sexual ocurre por oogamia; el gameto femenino es flagelado (heteroconto); el adulto puede ser monoico y dioico. Todos sus miembros son pluricelulares (llegan a formar tejidos verdaderos) y tienen, por lo general, un patrón estructural en el que se distinguen tres partes: rizoide (parte que la fija al substrato), estipe (eje cauloide) y lámina (lóbulos aplanados o filoides). Algunos de sus representantes flotan libremente, trasladados por las corrientes y el oleaje. El crecimiento se produce por división de células apicales. Se distribuyen en mares templados y tropicales, especialmente en los primeros. Comprende unos 40 géneros y alrededor de 350 especies, entre las cuales se encuentran las algas marinas más comunes de los litorales costeros.



**Figura IV.3.1.26.** *Fucus serratus*.  
Tomado de <http://es.wikipedia.org/>

En la familia Fucaceae es notable en género *Fucus*, conocido por su abundancia en zonas intermareales de las costas rocosas y frías, así como por la larga vida que llegan a alcanzar algunos de sus representantes. Se distingue porque sus lóbulos aplanados o filoides se ramifican dicotómicamente y tienen siempre una nervadura central. Presenta a veces vesículas llenas de aire que mantienen sus estructuras a flote, distribuidas por pares. Comprende unas 16 especies. No está representado en Cuba (ver figura IV.3.1.26).

Al menos dos de los géneros de la familia Sargassaceae son de las macroalgas que con mayor frecuencia pueden verse en las playas cubanas. *Sargassum* se distingue por su condición planctónica (no se fija a un substrato, vive a la deriva). Puede alcanzar varios metros de longitud y su talo está marcadamente diferenciado, con un eje cilíndrico bien evidente (estipe, cauloide), acompañado, por lo general, de ramificaciones aplanadas (filoides) y vesículas aeríferas que frecuentemente están ubicadas en las axilas de estos últimos. Su distribución es tropical. Comprende unas 318 especies, de las cuales 17 (y tres variedades) han sido registradas en Cuba (ver figura IV.3.1.27). Las espesas masas de estos organismos proveen un ambiente propicio para un distintivo y especializado grupo de organismos marinos, muchos de los cuales todavía no han sido estudiados.



**Figura IV.3.1.27.** *Sargassum hystrrix*.  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).



Figura IV.3.1.28. *Turbinaria turbinata*. Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

*Turbinaria* es también un género eminentemente tropical, pero a diferencia del anterior, sus representantes viven fijos a sustratos rocosos, desde donde las corrientes los desprenden y arrastran hasta la costa, por lo que puede encontrársele en grandes cantidades, al menos en Cuba. Se distingue por la presencia de filoides peltados, en forma de pirámide invertida, con vesículas aeríferas ubicadas dentro de los mismos. Comprende unas 22 especies, de las cuales, dos han sido registradas en Cuba (ver figura IV.3.1.28). Son considerados un grupo de organismos promisorio para reducir la carga contaminante en las aguas marinas, especialmente la contaminación por plomo.

#### IV.3.2. Las algas rojas.

Pertenecen al Reino Plantae, subreino Bilibionta, (Biliphyta en el sentido de Cavalier Smith). Conforman una línea que evolucionó paralela a las denominadas plantas verdes (Chlorobionta o Viridiplantae). Desde el punto de vista taxonómico, constituyen una división: Rhodophyta.

La división Rhodophyta tiene las siguientes características:

- Incluye grupos unicelulares y pluricelulares (con filamentos simples o ramificados, plecténquima y pseudoparénquima), que a veces conforma láminas muy finas, con crecimiento intercalar), en su mayoría marinas (solo alrededor de 200 especies de agua dulce), por lo general fijas a un substrato. No incluye formas flageladas, ni siquiera en la etapa de esporas y gametos.
- Incluye, salvo excepciones, sólo células mononucleadas. La pared celular está constituida por dos capas; una celuósica y resistente (interna), la otra péctica y mucilaginosa. En los espacios

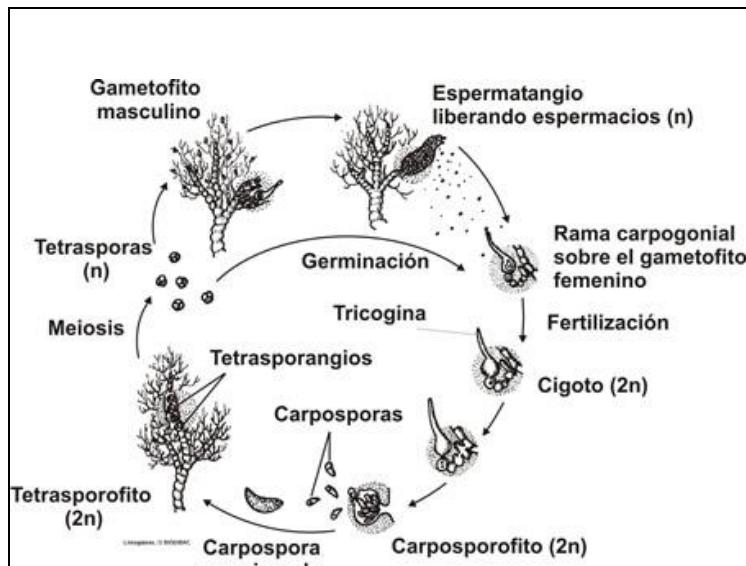
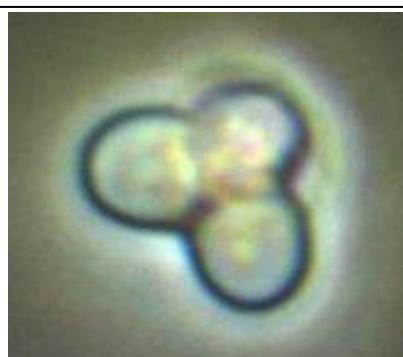


Figura IV.3.2.1. Representación esquemática del ciclo vital trigenético.

Tomado de <http://www.asturnatura.com/>

intercelulares se impregnan sustancias coloidales complejas (mezclas de polisacáridos sulfurados) como el agar y la carragenina (ver cuadro texto con información adicional al respecto, que aparece más adelante).

- La mayoría son autótrofas (excepcionalmente parásitas). Sus cloroplastos están rodeados por dos membranas y se supone que fueron adquiridos en procesos de endosimbiosis directamente a partir de una cianobacteria. Estos últimos contienen clorofila a y d;  $\alpha$  y  $\beta$  carotenos, ficobilinas (resposables de la cloración), xantofilas (luteína, zeaxantina y violaxantina) y bilicromoproteínas (ficocianina y ficoeritrina). Los cloroplastos con la estructura descrita y que almacenan los pigmentos citados, son denominados rodoplastos. Exhiben una variedad de tonos que van, desde el verde pardo, pasando por el rojo (color predominante), el rojo brillante, el pardo, el azul o incluso hasta el negro. Como sustancia de reserva utilizan un polisacárido denominado almidón de florídeas (similar pero no idéntico al almidón ordinario).



**Figura IV.3.2.2.**  
*Cyanidioschyzon merolae*,  
Cyanidiophyceae.  
Tomado de <http://es.wikipedia.org/>

-Predomina el ciclo vital trigenético (ver figura IV.3.2.1), aunque también se presentan el haplodiplántico y el diplántico. En los grupos con ciclo trigenético, por lo general, el tetrasporofito diploide es morfológicamente idéntico al gametofito diploide, pero existen casos en que estos son diferentes y ocurre una alternancia heteromórfica de generaciones que se concreta en tres morfos distintos. El carposporofito no tiene vida independiente, sino que se desarrolla sobre el gametofito. Entre las formas haplodiplánticas predomina la alternancia isomórfica de generaciones pero puede aparecer también una heteromorfia

muy acentuada. El gametofito puede ser dioico o monoico y, en este último caso, se pueden presentar también diferencias morfológicas entre sexos.

Las algas de esta clase constituyen importantes productores primarios en ecosistemas marinos, por lo que representan directa o indirectamente una inestimable fuente de detritos y alimentos para los animales marinos. Sus células germinales (esporas y gametos masculinos), aunque inmóviles, forman parte del plancton lo enriquecen debido a que son liberados en grandes cantidades (por ejemplo, se ha calculado que un mismo tetrasporofito puede producir hasta 100 000 000 de tetrasporas). Los representantes del orden Corallinales, que contiene depósitos calcáreos contenidos dentro de las paredes celulares desempeñan un importante papel en la edificación de los arrecifes. Pueden ser consumidas directamente por el hombre, al utilizarse para la fabricación de dulces y confituras, emplearse como condimentos o ingredientes para las sopas y macarrones. Por esta última razón algunas especies son cultivadas. En Japón se conoce con el nombre de nori a unas láminas secas obtenidas del género *Porphyra*, con las cuales se envuelven trozos de pescado o de carne rellenas de arroz. Sin embargo, los bienes máspreciados que se obtiene de los integrantes de Rhodophyta son el funori, las carrageeninas y el agar, productos que tienen múltiples usos en la vida moderna, acerca de lo cual puede encontrarse información adicional en el cuadro texto que aparece en la página anterior.

### Funori, carrageenina y agar

Un empleo económico más importante de las algas rojas se basa en la presencia de ciertos ficocoloides. Existe un cierto número de estas sustancias, entre las cuales las mejores conocidas son el funori, la carrageenina y el agar. El funori, que se obtiene a partir de *Gloiopelets*, es una cola soluble en agua. Se emplea en la preparación de ciertas pinturas al agua, como adhesivo en peluquería y como almidón para el apresto. Respecto al almidón, presenta la ventaja de mantener un cierto grado de flexibilidad una vez seco.

La carrageenina es un extracto mucilaginoso que se obtiene fundamentalmente de *Chondrus crispus*, de la costa atlántica de Norte América. Lo empleaban al principio los habitantes de Irlanda del Norte, que se limitaban a envolver el alga en un paño y a hervirla en agua. El extracto así obtenido será saborizado, enfriado y cuando la mezcla había cuajado firmemente se empleaba como postre con el nombre de blanc mange. La carrageenina extraída comercialmente, se emplea todavía como alimento de un modo muy parecido. Se emplea también en la industria de la alimentación, como agente estabilizador o espesante, en la elaboración de leche con cacao, queso, cremas heladas, y gelatinas comestibles; también se emplea para la preparación de cosméticos, insecticidas pulverizables y pinturas al agua.

El agar es seguramente la sustancia más ampliamente empleada y el producto más interesante desde el punto de vista económico que se obtiene a partir de las algas rojas. En Japón se conoce desde 1760 y, antes de la Segunda Guerra Mundial se producía casi exclusivamente a partir de *Gelidium*. Aunque todavía es Japón el primer productor de esta sustancia, el agar puede obtenerse actualmente en cantidades comerciales a partir de un cierto número de especies que crecen en diversos países, entre los cuales se encuentran, Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda, Estados Unidos y Rusia. El agar tiene mucha de las propiedades físicas de la gelatina animal, pero, químicamente, se trata de una sustancia totalmente distinta. Presenta ciertas ventajas sobre la gelatina, especialmente el mantenerse cuajada a temperaturas mucho más elevadas que aquella. El agar tiene mucho de los usos de la carrageenina y muchos otros. Se emplea ampliamente en microbiología para la preparación de medios de cultivo. Es una útil sustancia terapéutica para combatir los desórdenes intestinales, puesto que se convierte en unas materias que ocupa mucho volumen y que puede absorber y retener agua, a la vez que actúa como un laxante suave. Se emplea también para fabricar cápsula para administrar antibióticos, sulfamidas, vitaminas y otras sustancias para las que se desea obtener una lenta liberación del medicamento en un punto situado más allá el estómago. Se emplea también como material para obtener moldes dentales. En ciertos tipos de pan para los diabéticos el agar sustituye el almidón; sin embargo, el agar en sí mismo no es bueno para el consumo humano puesto que es relativamente indigerible.

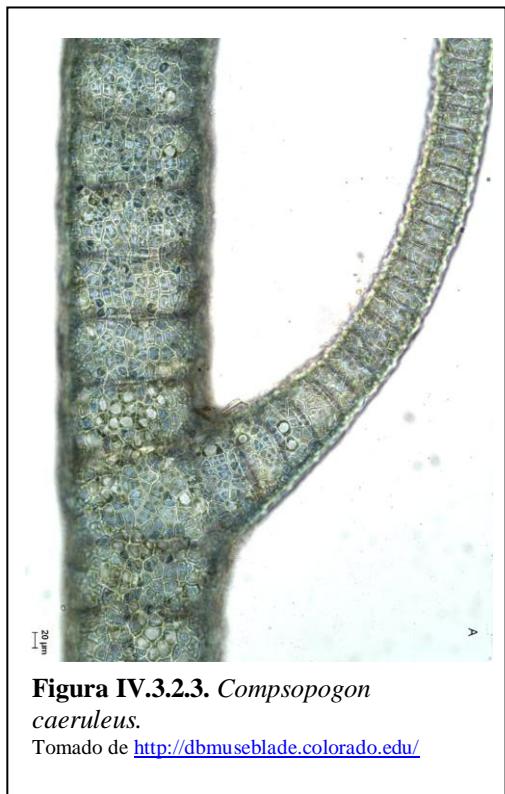
Tomado de Scagel et al. (1973: p. 256 - 257).

En algunos grupos no se conoce la reproducción sexual, pero en la mayoría existen alternativas de reproducción sexual y asexual. La reproducción sexual es por oogamia (el gameto femenino grande e inmóvil, el masculino pequeño y móvil se desplaza para propiciar la fecundación). La reproducción asexual puede ser por bipartición o fragmentación.

Comprende entre 5 000 y 6 000 especies que habitan desde la zona intermareal de todo el planeta, hasta el límite de penetración de la luz (unos 270 metros). Para Cuba se reportan 255 especies (Suárez, 1995), mucho más abundantes en los ecosistemas de arrecife litoral. Los géneros mejor representados son *Polysiphonia* (Ceramiales, Rhodomelaceae) con 15 especies y dos variedades así como *Ceramium* (Ceramiales, Ceramiaceae) con 14 especies y dos variedades. Tampoco en este caso es posible hablar de endemismo, ya que su distribución es a nivel regional (Caribe y Golfo de México).

El sistema de clasificación de las algas rojas, según Yoon et al (2006), incluye dos subdivisiones:

-Cyanidiophytina, con una única clase: Cyanidiophyceae, compuesta por tres géneros y varias especies termoacidófilas, unicelulares, de color verde-azulado. Se consideran pre-rodofitas, un grupo que divergió temprano de la línea evolutiva que dio lugar a las algas rojas verdaderas. No se dispone de datos referentes a su presencia en Cuba (ver figura IV.3.2.2).



-Rhodophytina. Compuesta por la inmensa mayoría de las algas rojas. Responde a las características de este grupo resumidas en párrafos anteriores. Según Yoon et al. (2006), está compuesta por seis clases (Bangiophyceae, Compsopogonophyceae, Florideophyceae, Porphyridiophyceae, Rhodellophyceae y Stylocladophyceae), de las cuales, sólo las tres primeras están representadas en Cuba. No obstante, en la obra de Suárez (2005), todavía Bangiophyceae y Compsopogonophyceae aparecen unidas (bajo el primer nombre) criterio que se utilizará para realizar una somera descripción de la diversidad de este grupo en el territorio nacional.

La clase Bangiophyceae agrupa los representantes de Rhodophyta en que predomina el ciclo vital de tipo haplodiplántico y la alternancia heteromórfica de generaciones. La mayoría de sus integrantes son unicelulares, pero puede haber también organismos filamentosos o conformados por láminas muy finas (de una célula de espesor), con crecimiento intercalar.

El orden Compsopogonales el esporofito es, por lo general, filamentososo, ramificado, con las partes más

viejas corticadas. Se reproduce asexualmente por fragmentación o por formación de monosporas (esporas únicas, no generadas en esporangios típicos, sino por metamorfosis directa de células vegetativas ordinarias). La reproducción sexual, se concreta cuando una célula vegetativa puede dividirse para dar lugar a varios espermatios, capaces de fecundar a otra célula vegetativa que funciona como carpogonio. Sin embargo, el cigoto recién formado se divide rápidamente en varias células que funcionan como carposporas y pueden dar lugar a un nuevo esporofito.

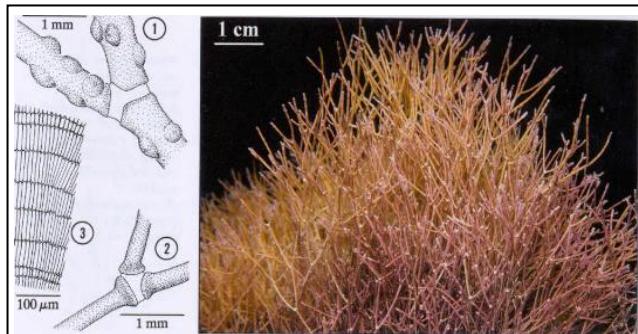
La familia Compsopogonaceae está representada en Cuba por un solo género; *Compsopogon*, el cual agrupa organismos filamentosos de color verde-violeta, que pueden flotar libremente o arraigarse a un sustrato. Comprende unas 9 especies, una de las cuales ha sido registrada en el territorio nacional (ver figura IV.3.2.3).

La clase Florideophyceae agrupa los representantes de Rhodophyta en que predomina el ciclo trigenético o trifásico (por tanto siempre está presente la reproducción sexual). Incluye muchas especies con células plurinucleadas, excepto la apical; plastidios, en general, numerosos, discoidales, periféricos. El talo es siempre pluricelular y su crecimiento se produce normalmente por división de una célula apical, aunque excepcionalmente puede ocurrir en zonas intercalares.



**Figura IV.3.2.4.**  
*Acrochaetium savianum*.  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

El orden Acrochaetales está integrado por organismos con talo filamentoso, simples o ramificados, cuya porción basal se fija al sustrato. Su reproducción es asexual por monósporas o tetrasporas. Incluye representantes marinos y dulceacuícolas; estos últimos habitan en la zona intermareal, hasta 300 m de profundidad.



**Figura IV.3.2.5. *Amphiroa fragilissima*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

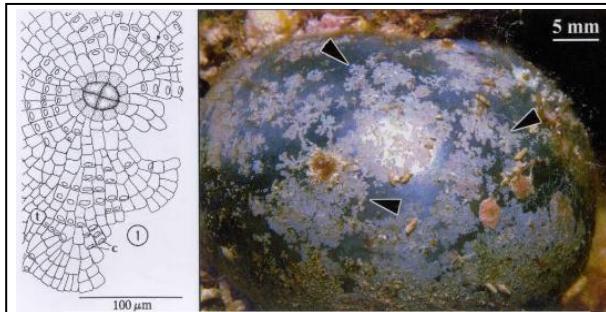


**Figura IV.3.2.6. *Jania adhaerens*.**  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

La familia Acrochaetiaceae está también representada en Cuba por un solo género; *Acrochaetium*, el cual agrupa organismos filamentosos uniseriados, no corticados y, en general, de pequeñas dimensiones (menores de 5 mm). Las especies estudiadas muestran alternancia heteromórfica de generaciones, en la cual el gametofito está compuesto por 1-6 ejes de una célula de grosor, monoico o dioico, los espermatangios sobre ramas cortas, el carpogonio sésil o pedicelado. El carposporofito es pequeño y globoso. El tetrasporofito diferencia un variado número de ejes, en cuya sección transversal se distribuyen varias células y la ramificación es irregular; tetrasporangios en posición terminal o lateral. En las dos últimas generaciones puede ocurrir la reproducción asexual mediante la formación de monosporas. Comprende alrededor de 200 especies, de las cuales 7 han sido registradas en el archipiélago cubano (ver figura IV.3.2.4).



**Figura IV.3.2.7. *Neogoniolithon strictum*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



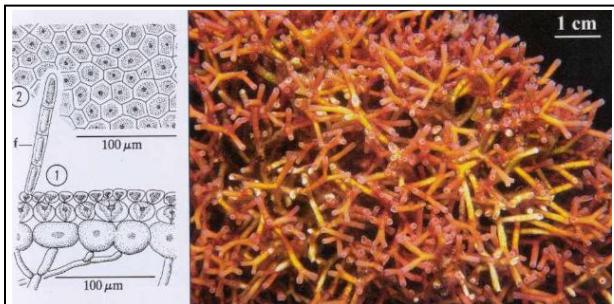
**Figura IV.3.2.8. *Hydrolithon farinosum*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

El orden Corallinales se caracteriza por la presencia de un talo duro, que contiene depósitos calcáreos contenidos dentro de las paredes celulares. Incluye especies incrustantes (cuya superficie se asemeja a una roca), otras erectas con solo los internodos calcificados, así como algunas que no se fijan a un substrato y pueden formar globos relativamente compactos (rodolitos), con superficie que puede variar desde suave hasta verrugosa o fruticosa. El crecimiento se produce por división de células intercalares. Los tetrasporangios y, a veces también los gametangios, en conceptáculos no calcificados, con un solo poro que no produce tapones apicales. Muchas de ellas son epífitas (que crecen sobre otras algas o angiospermas marinas), o epizoicos (que crecen sobre animales), y algunos incluso son parásitos de otros algas

coralinas. Habitán solo en el mar y se distribuyen en todos los océanos, a profundidades que oscilan entre la zona intermareal hasta cerca del límite máximo de la penetración de la luz (unos 270 metros). Pueden tolerar una amplia gama de turbidez y de concentración de nutrientes.

Desempeñan un importante papel en la ecología de los arrecifes de coral, sirven de alimento a peces y moluscos. Incluye unas 1 600 especies agrupadas fundamentalmente en dos familias, una de las cuales está representada en Cuba.

La familia Corallinaceae tiene en Cuba 11 géneros y 26 especies. El género *Amphiroa* incluye representantes costrosos y otros con talos erectos, ramificados y articulados en frondes, que emergen de

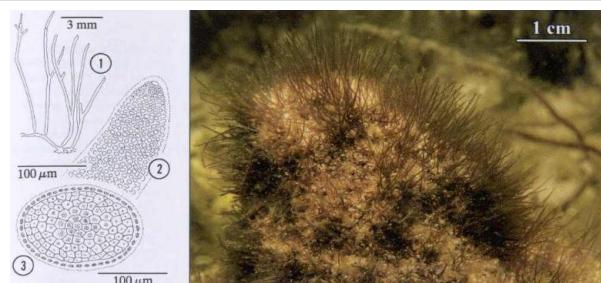


**Figura IV.3.2.9. *Galaxaura rugosa*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.10. *Gelidium floridanum***  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

puntos de fijación al substrato. En estos últimos alternan partes calcificadas con otras no calcificadas. Comprende unas 43 especies, de las cuales, seis han sido registradas en el territorio nacional (ver figura IV.3.2.5).



**Figura IV.3.2.11. *Gelidiella setacea*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

El género *Jania*, por su parte, comprende representantes con una base costrosa de tamaño limitado, reemplazada a veces por estolones de frondes ramificados, en los cuales alternan partes calcificadas con otras que no lo están. El gametofito es mayormente dioico. Comprende unas 30 especies, de las cuales cuatro están presentes en Cuba (ver IV.3.2.6).

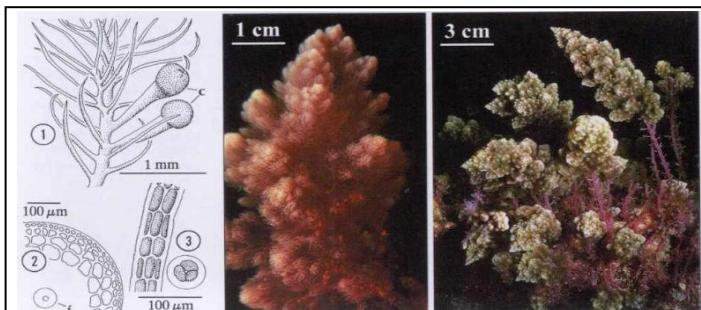
En los integrantes del género *Neogoniolithon*, el talo aparece como una costra, a veces ásperas por la presencia de protuberancias. Estas últimas están formadas por masas de filamentos arraigados en la costra. Comprende alrededor de 34 especies, de las cuales 3 han sido registradas en Cuba (ver figura IV.3.2.7).

El género *Hydrolithon* está integrado también por representantes que forman una delgada costra calcificada. Viven epífitos sobre algas de mayor tamaño, hierbas marinas u otras superficies duras de diferentes organismos. Incluye 24 especies, de las cuales, sólo una está presente en Cuba (ver figura IV.3.2.8).

El orden Nemaliales está integrado por algas de consistencia gelatinosa, de superficie lisa, suaves al tacto. El talo, por lo general erecto, ramificado dicotómicamente, está conformado por

filamentos multiaxiales. El gametofito y el tetrasporofito son, por lo general morfológicamente diferentes.

La familia Galaxauraceae cuenta en Cuba con dos géneros y siete especies. El género que se observa con mayor frecuencia es sin dudas *Galaxaura*, el cual exhibe un talo erecto, muy ramificado (por lo general dicotómicamente), con unas ventosas prominentes. La estructura es multiaxial, compuesta por una médula gruesa y una corteza de células relativamente grandes,



**Figura IV.3.2.12.** *Asparagopsis taxiformis*.  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.13.** *Bryothamnion seaforthii*.  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

a

menudo pseudoparenquimatoso. El córtex en el gametofito está compuesto por tres capas de células y en el tetrasporofito por entre tres y seis capaz de célula. Incluye unas 28 especies, de las cuales cinco han sido registradas en el archipiélago cubano (ver figura IV.3.2.9).

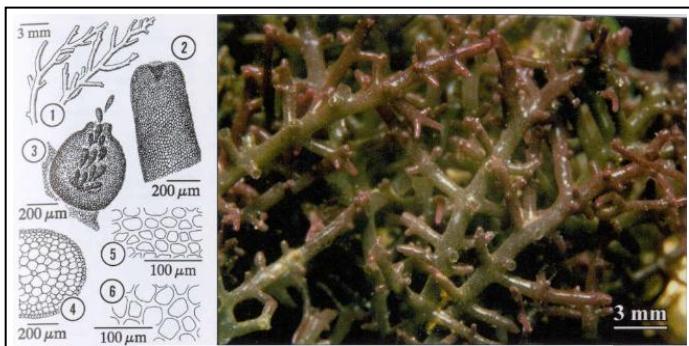
El talo en el orden Gelidiales es de consistencia cartilaginosa y presenta morfología arbuscular, con crecimiento erecto o cespitoso y ramas frecuentemente aplanadas, las cuales conforman frondes, debido a que sus ramificaciones son de tipo lateral, dísticas (pinnadas). Puede aparecer en sus representantes, organización pseudoparenquimática, uniaxial, con crecimiento apical. En sección trasversal se diferencia una medula de células grandes y una corteza de células pequeñas. El ciclo biológico es trigenético, con alternancia heteromórfica de generaciones, pero sólo dimórfica, pues el gametofito y el tetrasporofito son morfológicamente iguales, por lo que sólo difiere el carposporofito que, como ocurre regularmente en esta clase, se reduce a filamentos que se desarrollan sobre el gametofito. En ciertos casos sólo se conoce el tetrasporofito.

La familia Gelidiaceae está representada en Cuba por tres géneros y 10 especies. El género *Gelidium* tiene el talo algo crispado, conformado por varios ejes teretes o compresos, plumosos o con ramificación irregular, por lo general rojos o púrpuras. Se conocen alrededor de 109 especies, de las cuales cinco están en el territorio nacional (ver figura IV.3.2.10).

El talo en *Gelidiella*, por su parte, muestra unos mechones de ramas cilíndricas, erectas, a veces articuladas, atadas al substrato por rizoides. Los ejes pueden ser cilíndricos o ligeramente comprimidos, usualmente con pinnas dísticas, opuestas o subopuestas. Incluye unas 20 especies, tres de las cuales han sido registradas en Cuba (ver figura IV.3.2.11).

El orden Bonnemaisoniales presenta alternancia heteromórfica de generaciones, en la cual el gametofito es conspicuo y se fija a un sustrato, el carposporofito, como en otras Floridophyceae, se desarrolla sobre este último, mientras que el tetrasporofito es filamentoso y de vida libre. El talo de

la fase gametofítica puede alcanzar gran tamaño, con una distribución espacial muy peculiar: a todo lo largo de cada eje central derivan ramas orientadas en diferentes direcciones, patrón de ramificación que se repite en las derivaciones de orden inferior, hasta terminar en brotes cortos y espinas. Está representado en Cuba por una única familia (Bonnemaisoniaceae) y un género.



**Figura IV.3.2.14. *Laurencia filiformis***  
Tomado Litter & Litter (2000).

significación taxonómica las peculiaridades inherentes de las células auxiliares. Se denomina en tales términos a aquella célula a la cual es trasferido el núcleo diploide del zigoto, al ocurrir la fecundación, como condición previa para el desarrollo del carposporofito y que luego nutre a este último.

En el orden Ceramiales actúa como célula auxiliar, una célula especial del órgano femenino del gametofito, que se diferencia como tal, después de la fecundación. El talo del gametofito y del tetrasporofito está formado por filamentos celulares muy ramificados, uniaxiales, con crecimiento apical, en los cuales aparecen ejes rastros y erectos. Entre estos últimos, los de primer orden tienen crecimiento indefinido, mientras que en los laterales (asimiladores, generalmente verticilados u opuestos, solitarios por reducción, que pueden, a su vez, ramificarse varias veces o soldarse entre sí), el crecimiento es definido. Exhibe estructura celular (células uninucleadas) y hemicelular (células plurinucleadas).



**Figura IV.3.2.15. *Aglaothamnion halliae***  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

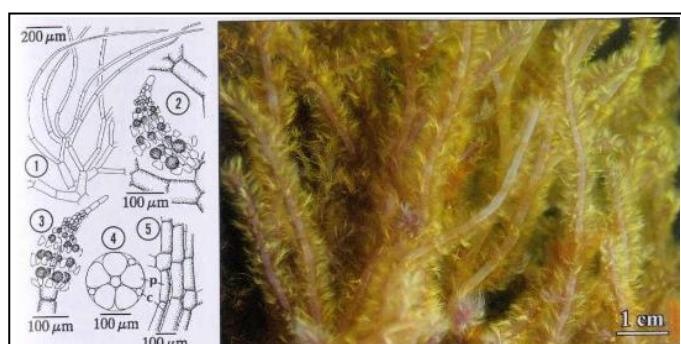
*Asparagopsis* presenta el talo del gametofito delicado, solitario o gregario, de apariencia plumosa por las finas ramificaciones, que son más numerosas y compactas hacia el ápice de los ejes. Se conocen tres especies, de las cuales una ha sido registrada en territorio cubano (ver figura IV.3.2.12).

Para la diferenciación de los órdenes de Floridophyceae que faltan por describir en el presente epígrafe, adquiere gran

significación taxonómica las peculiaridades inherentes de las células auxiliares. Se denomina en tales términos a aquella célula a la cual es trasferido el núcleo diploide del zigoto, al ocurrir la fecundación, como condición previa para el desarrollo del carposporofito y que luego nutre a este último.

En el orden Ceramiales actúa como célula auxiliar, una célula especial del órgano femenino del gametofito, que se diferencia como tal, después de la fecundación. El talo del gametofito y del tetrasporofito está formado por filamentos celulares muy ramificados, uniaxiales, con crecimiento apical, en los cuales aparecen ejes rastros y erectos. Entre estos últimos, los de primer orden tienen crecimiento indefinido, mientras que en los laterales (asimiladores, generalmente verticilados u opuestos, solitarios por reducción, que pueden, a su vez, ramificarse varias veces o soldarse entre sí), el crecimiento es definido. Exhibe estructura celular (células uninucleadas) y hemicelular (células plurinucleadas).

La familia Rhodomelaceae es de las mejor representadas en Cuba, con 16 géneros y 66 especies. El género *Bryothamnion* presenta un talo erecto, que emerge de puntos de unión al substrato de apariencia rizomatosa. Ejes cilíndricos, triangulares o



**Figura IV.3.2.16. *Dasya antillarum***  
Tomado Litter & Litter (2000).



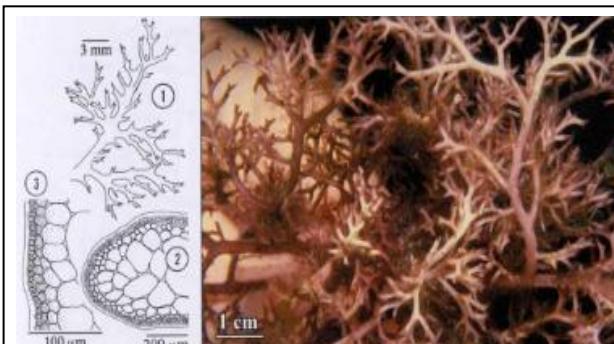
**Figura IV.3.2.17. *Caloglossa leprieurii*.**  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

planos, con ramificación alterna, dística. Las ramas de crecimiento definido simples o pinnadas, a veces terminadas en espinas. Incluye tres especies de las cuales una ha sido registrada en el país (ver figura IV.3.2.13).

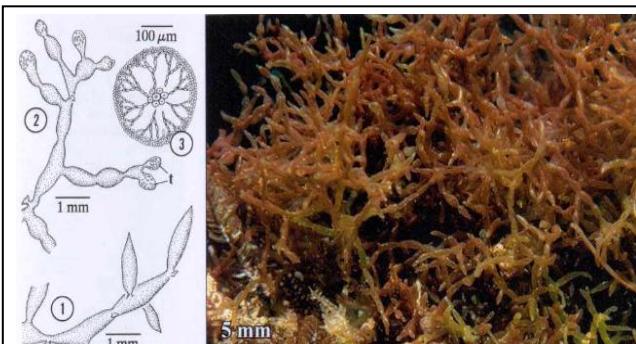
El género *Laurencia* se caracteriza por su talo erecto, fijo al substrato por un disco rizoidal incrustante, a menudo iridiscente mientras está vivo. Ejes principales ampliamente ramificados, siguiendo un patrón bilateral o en todas las direcciones del espacio; ramas cilíndricas o aplanadas, las de último orden truncadas y a menudo claviformes. Incluye alrededor de 127 especies de las cuales 9 están en Cuba (ver figura IV.3.2.14).

La familia Ceramiaceae está también ampliamente representada en Cuba, para donde

se reportan 15 géneros y 41 especies. *Aglaothamnion* presenta ejes monosifonales o corticados, variadamente ramificados, con células mononucleadas. Las ramas que sostienen los carposporangios aparecen en zigzag. Carposporangios esféricos e irregularmente lobulados. Lo componen unas 31 especies, de las cuales 5 han sido registradas en territorio cubano (ver figura IV.3.2.15).

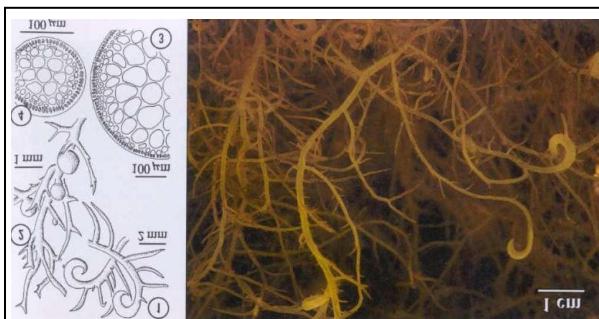


**Figura IV.3.2.18. *Gracilaria cervicornis*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

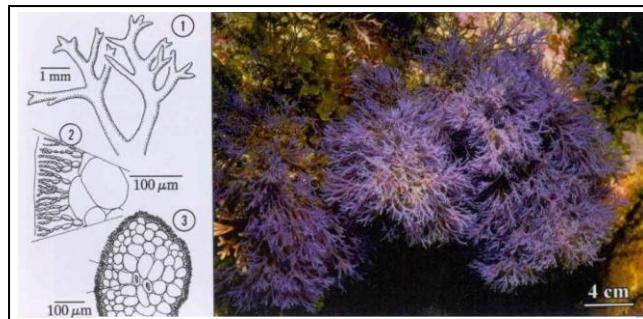


**Figura IV.3.2.19. *Catenella caespitosa*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

La familia Dasyaceae tiene en Cuba 3 géneros y 17 especies. El género *Dasya*, se caracteriza por su talo erecto, desarrollado simpodialmente y organizado radialmente, ramificado de manera alterna, opuesta o irregular. Los ejes de crecimiento indeterminado, teretes, polisifonales producen un sistema denso de ramas laterales monosifonales. Gametofito dioico. Integrado por 77 especies, 12 de las cuales han sido registradas en el archipiélago cubano (ver figura IV.3.2.16).



**Figura IV.3.2.20.** *Hypnea musciformis*  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.21.** *Ochtodes secundiramea*.  
Tomado Litter & Litter (2000).

La familia Delesseriaceae está representada en Cuba por seis géneros y 8 especies. El género *Caloglossa* tiene el talo erecto o postrado, extendido lateralmente, rojo púrpura o pardo, ramificado mayormente de manera pseudodicotómica. Las ramas son aplanadas, por lo general estrechadas en las zonas donde se producen las bifurcaciones. Habita frecuentemente en los manglares. Se conocen unas 13 especies de las cuales una ha sido registrada en territorio cubano (ver figura IV.3.2.17).



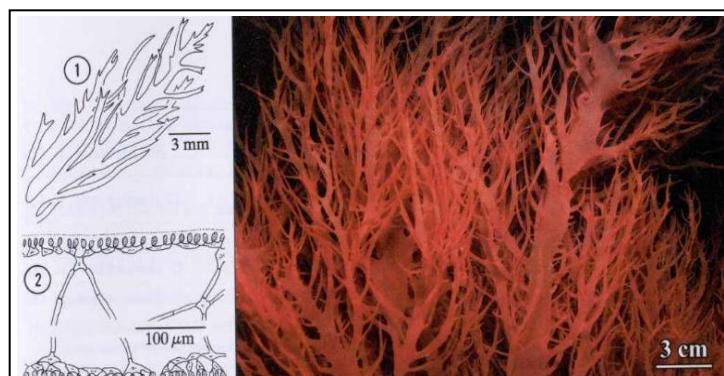
**Figura IV.3.2.22.**  
*Grateloupia filicina*.  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

En el orden Gracilariales el talo es aplanado o cilíndrico, pseudoparenquimático, con medula compacta (no filamentosa). Los tetraporangios aparecen en posición decusada (cruciformes).

Gracilariaeae tiene tres géneros y 14 especies en Cuba. El género mejor representado es *Gracilaria*, que puede presentar el talo erecto o postrado, los ejes teretes o ampliamente esparcidos. En algunos representantes se aprecian frondes articulados, conformados por unidades cilíndricas o irregulares. Tienen una significativa importancia económica para la producción de agar, así como para alimento de los seres humanos y de varias especies de mariscos. Varios de sus representantes se cultivan en países de Asia, América del Sur, África y Oceanía. Reúne unas 167 especies, de las cuales 10 han sido registradas en las costas cubanas (ver figura IV.3.2.18).

En el orden Gigartinales, la célula auxiliar deriva de una célula vegetativa del gametofito o de la que soporta el propio filamento del carposporofito. El talo puede estar constituido por filamentos ramificados y por formas laminares.

La familia Caulacanthaceae tiene sólo un género en Cuba. En *Catenella* el talo es segmentado y las ramas forman nodos. Los ejes se imbrican al crecer y, si entran en contacto con el substrato, pueden arraigarse. Está



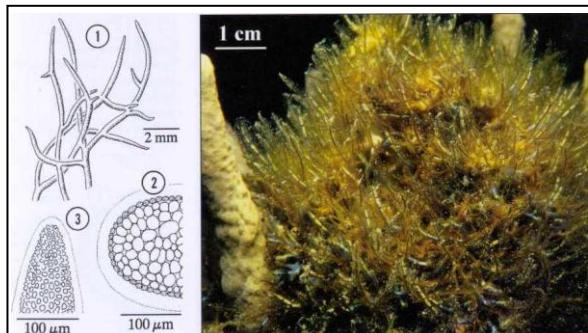
**Figura IV.3.2.23.** *Halymenia floresia*.  
Tomado Litter & Litter (2000).

integrado por cinco especies de las cuales dos han sido reportadas para el país (ver figura IV.3.2.19).

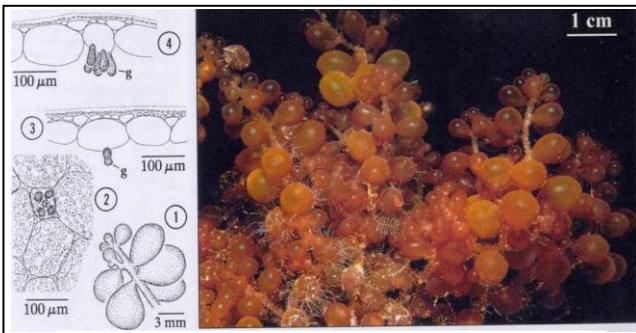
La familia Hypnaceae también tiene un solo género en el país. El talo de *Hypnea* puede ser erguido y terete o enredado formando conglomerados relativamente compactos. En el ápice es uniaxial y la sección transversal de los ejes más desarrollados es pseudoparenquimatosa. Incluye unas 52 especies, de las cuales tres han sido colectadas en Cuba (ver figura IV.3.2.20).

De Rhizophyllidaceae solo está presente en Cuba el género *Ochtodes*, el cual sólo cuenta dos especies en todo el mundo, una de las cuales crece en el país. El talo muestra una base erecta, de donde derivan, ramificaciones irregulares de ejes cilíndricos. *Ochtodes secundiramea* es iridiscente, de color azul lumínico o púrpura (ver figura IV.3.2.21).

En el orden Halymeniales la célula auxiliar nace en un filamento que difiere sustancialmente de sus similares vegetativos, carecen de cromatóforos y el protoplasma es denso. Incluye formas filamentosas y foliosas.



**Figura IV.3.2.24.** *Gelidiopsis planicaulis*.  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.25.** *Botryocladia pyriformis*.  
Tomado Litter & Litter (2000).

La familia Halymenaceae tiene tres géneros y seis especies en Cuba. *Grateloupia* se fija al sustrato por un disco basal de donde emergen ejes por lo general profusamente ramificados y, a veces, láminas foliosas. Su consistencia varía, de lubricada a coriácea. Se conocen unas 59 especies, una de las cuales crece en las costas del país (ver figura IV.3.2.22).

*Halymenia* tiene ramas cilíndricas, comprimidas o foliosas (con láminas enteras, hendidas o ahorquilladas). Su consistencia varía de gelatinosa a firme. Lo integran 59 especies de las cuales tres están en Cuba (ver figura IV.3.2.23).

En el orden Rhodymeniales, actúa como célula auxiliar del carposporofito, una célula especial del órgano femenino, que se diferencia como tal antes de la fecundación. La familia Rhodymeniaceae tiene en Cuba cinco géneros, entre los cuales, *Gelidiopsis* se caracteriza por tener una base estolonífera, de donde emergen ramificaciones que van de subcilíndricas a comprimidas, divididas de manera que subdicotómica o irregular, conformando frondes que se entrelazan entre si y llega a anastomosarse. El gametofito es dioico. Incluye ocho especies; dos de ellas presentes en el territorio nacional (ver figura IV.3.2.24).

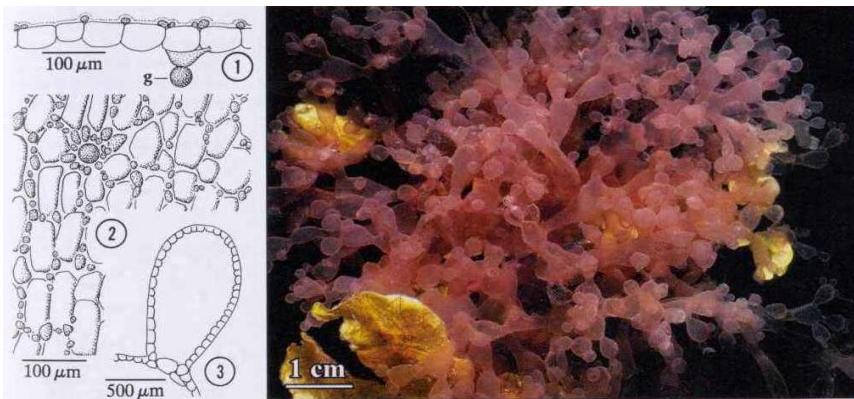


Figura IV.3.2.26. *Coelarthurum cliftonii*.

Tomado Litter & Litter (2000).

En el talo de *Botryocladia* lo más conspicuo son las vesículas infladas, esféricas o piriformes, a veces ramificadas, dispuestas radialmente alrededor de los ejes o, menos frecuentemente, en filas dísticas. El gametofito es también dioico. Reúne unas 49 especies tres de las cuales están en Cuba (ver figura IV.3.2.25).

En *Coelarthurum* los ejes son tubulares, con constricciones regulares, articulados, ramificados dicotómica o radialmente. Se conocen seis especies, una de las cuales está en Cuba (ver figura IV.3.2.26).

#### IV.3.3. Las algas verdes.

Pertenecen al Reino Plantae, en el sentido de Cavalier Smith, subreino Viridibionta. De conjunto con los vegetales terrestres, conforma la línea filogenética denominada plantas verdes (Viridiplantae).

El subreino Viridibionta, conformado por el clado Viridiplantae, se distingue de los restantes organismos que adquirieron sus cloroplastos en procesos simbiogénicos primarios (el subreino Bilibionta o Biliphyta), por: la pérdida de las ficobilinas en su sistema de pigmentos; la aparición de la clorofila b (además de la a); el almacenamiento en sus células de carbohidratos en la forma de gránulos de almidón; la presencia de células móviles con dos flagelos iguales, ubicados en la parte anterior (bicontos), cada uno con una estructura estelada en su base; los pirenoides, cuando presentes, ubicados dentro de plástidos; las paredes celulares usualmente con celulosa y la existencia de centriolos en las células.

Las denominadas algas verdes reúnen las siguientes características.

-Incluye grupos unicelulares y pluricelulares (consorcios de agregación, colonias, filamentos ramificados o no, pseudotejidos y tejidos verdaderos), en su mayoría dulceacuícolas, pero también existen numerosos representantes marinos, por lo general móviles durante toda su ontogenia (dos o cuatro flageladas), y aún las formas que crecen fijas a un substrato producen células móviles (zoosporas y gametos).

-Incluye mayormente células mononucleadas, pero existen también formas plurinucleadas y el orden Siphonales es totalmente plurienérigo (cenosítico). La pared celular está constituida por dos capas; una celuósica y resistente (interna), la otra péctica y mucilaginosa (frecuentemente calcificada). No se encuentran sustancias coloidales complejas impregnadas en la pared celular ni en los espacios intercelulares.

-La mayoría son autótrofas (excepcionalmente heterótrofas), poseen clorofila a y b (responsables de la coloración); α y β carotenos (en Chlorophyceae), Y carotenos y licopeno (en Charophyceae) y xantofilas (luteina, neoxantina, violaxantina y reaxantina), contenidos estos

pigmentos en plastidios, todo lo cual les da un color verde hierba característico. Como sustancia de reserva utilizan el almidón (idéntico al de las plantas terrestres).

-Presentan ciclos vitales de tipo haplóntico, haplodiplántico y como excepción el diplántico (sólo el orden Codiales, también conocido como Siphonales). En las formas haplodiplánticas puede haber alternancia isomórfica y heteromórfica de generaciones, pero ambas fases tienen siempre vida independiente; el gametofito puede ser monoico o dióico (sin diferencia morfológica entre sexos).

En ambos ciclos existen alternativas de reproducción sexual y asexual. La reproducción sexual es por isogamia (gametos masculinos y femeninos iguales, ambos móviles con fecundación externa) anisogamia (gametos diferentes, ambos móviles, con fecundación externa) u oogamia (gameto masculino pequeño y móvil; el femenino más grande e inmóvil). La fecundación se realiza casi absolutamente en el agua (en contadas excepciones el gameto femenino queda retenido sobre el gametofito). Existen alternativas de reproducción asexual por bipartición, fragmentación y propágulos.

Comprende alrededor de 43 000 especies que habitan tanto en los mares como en cuerpos de agua dulce. El estimado para Cuba asciende a unas 800 especies, mucho más abundantes en dulce. Entre los grupos estudiados, los géneros mejor representados son *Udotea* (Bryopsidales, Udoteaceae) con 15 especies, así como *Cladophora* (Cladophorales, Cladophoraceae) con 13 especies. Tampoco en este caso es posible hablar de endemismo, ya que su distribución es a nivel regional (Caribe y Golfo de México).

Las algas verdes, como otros organismos autótrofos, son importantes productores primarios y constituyen pilares en el sostén de la cadena trófica. Su repercusión en este sentido parece ser menor que las de otras algas, pero en modo alguno puede ser obviada, sobre todo en los ecosistemas marinos. A ello contribuyen tanto las especies bentónicas como planctónicas, incluyendo en este último grupo a las fases móviles de los representantes pluricelulares (esporas y gametos) que pueden llegar a ser enormemente abundantes y colorear el agua de forma notable. Pueden ser también utilizadas por el hombre de manera directa, aunque menos que Phaeophyceae y Rhodophyta. Algunos integrantes de los géneros marinos se consumen como alimento humano y animal. Otros, de agua dulce, se cultivan incluso, para ser procesados industrialmente con este fin. En los párrafos que siguen se podrá encontrar más información al respecto.

Algunas especies planctónicas se utilizan en los denominados tanques de oxidación, donde se le da tratamiento a las aguas residuales. Su actividad fotosintética es tan intensa que generan gran cantidad de oxígeno, lo cual estimula, a su vez, la acción de las bacterias que descomponen la materia orgánica disuelta. La utilización de varias de ellas como organismos modelos para estudios biológicos, ha conferido notoriedad a varios de los integrantes de estos grupos. A la hora de valorar la importancia de las algas verdes no puede dejar de mencionarse su papel en establecimiento de



**Figura IV.3.2.1.** *Chlorella vulgaris*.

Tomado de <http://botany.natur.cuni.cz/>

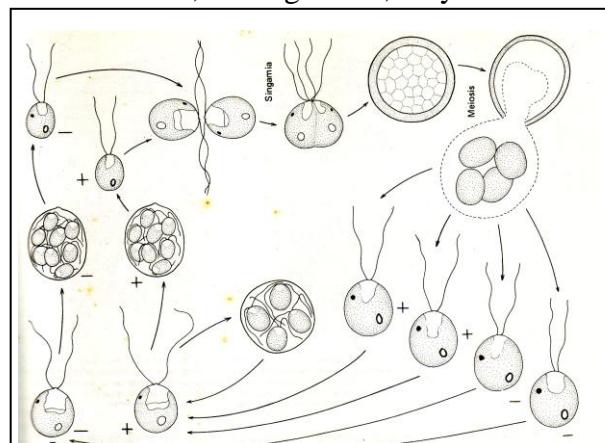
relaciones simbióticas, en particular para formar parte de los líquenes, respecto a lo cual puede encontrarse una información más completa en el cuadro texto que aparece al final del capítulo.

Desde el punto de vista taxonómico, las denominadas algas verdes constituyen dos divisiones: Chlorophyta y Charophyta. Ambas comparten algunas formas de organización vegetativa y difieren en otras, sobre todo, en lo que respecta a los patrones de ramificación. También pueden distinguirse por la estructura predominante en los órganos de reproducción sexual.

Dentro de las algas verdes, la división Chlorophyta, aunque incluyen organismos unicelulares y filamentosos, tanto simples como multiaxiales (formas de organización que también están presentes en Charophyta), se distingue de esta última por incluir colonias, talos sifonales plurienérgidos, pseudotejidos y tejidos verdaderos. Sus estructuras más complejas nunca presentan un patrón de ramificación según el cual, sus ejes se dividen en nudos y entrenudos, a la vez que los brotes secundarios se distribuyan en verticilos que salgan directamente de los nudos. Sus gametangios no llegan a alcanzar gran complejidad y pocas veces retienen la ovocélula, de manera que la fecundación ocurra sobre el gametofito.

La taxonomía de Chlorophyta es muy controversial. Algunos investigadores consideran que no existe una marcada diferencia entre sus órdenes que justifique diferenciarlas al rango de clases, por lo que incluye a todos sus representantes en Chlorophyceae. Entre quienes opinan lo contrario, algunos distinguen nueve clases, otros cuatro y los que asumen una perspectiva más amplia, sólo tres. Para esta obra se tendrán en cuenta los resultados de los estudios filogenéticos, fundamentalmente los realizados por Karol et al (2001) y Delwiche et al (2004), adaptados por Jud (2008), para clasificar los integrantes de la división en tres clases: Trebouxiophyceae, Chlorophyceae y Ulvophyceae.

La clase Trebouxiophyceae incluye sólo organismos unicelulares, no flagelados, mayormente de aguas dulces, que se distinguen filogenéticamente de las Chlorophyta restantes. Son organismos autótrofos, pero algunos han perdido sus cloroplastos y capacidad fotosintética, por lo que se comportan como saprófitos o parásitos. Su alternativa de reproducción más frecuente es de índole vegetativa, mediante la formación de esporas por fragmentación mitótica del protoplasto. La sexualidad sólo pocas veces se concreta, pero en tal caso es isogámica y el cigoto recién formado permanece enquistado como célula de reposo hasta tanto existan condiciones propicias. Llegado el momento, se divide por meiosis y libera esporas haploides. El género *Trebouxia* (Microthamniales), representado en Cuba, es notorio por la cantidad de sus especies que participan en simbiosis con hongos, unión de la cual derivan líquenes (ver más información cuadro texto al final del capítulo).



**Figura IV.3.2.2.** Ciclo vital de *Chlamydomonas* (Chlorophyceae)

(Chlorophyceae).  
Tomado de Scagel et al. (1973)

El género más conocido es *Chlorella* (Chroellales, Chlorellaceae) integrado por organismos esféricos no flagelados. Sus integrantes han ganado gran notoriedad como modelos de laboratorio, en los cuales fue estudiado el proceso de fotosíntesis (gracias a lo cual el bioquímico

alemán Otto Heinrich Warburg recibió el Premio Nobel en Fisiología en 1931) y la asimilación del CO<sub>2</sub> por las plantas (que le valieron a Melvin Calvin, de Estados Unidos, el Premio Nobel de Química en 1961). Cinco de sus especies han sido registradas en Cuba (ver figura IV.3.2.1).



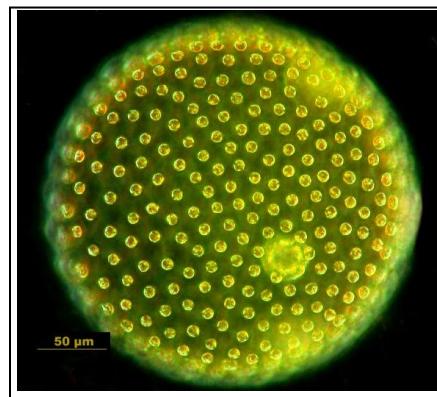
**Figura IV.3.2.3. *Chlamydomonas angulosa***  
Tomado de <http://img.webme.com/>

*Chlorella* ha sido también profundamente estudiada para la alimentación humana y, aunque ya no se le considera tan promisoria para estos fines como se creyó inicialmente, en la actualidad se comercializa en forma de comprimidos de alto poder energético y suplemento dietético que permiten controlar el peso. Se le atribuyen también propiedades medicinales de gran significación, como por ejemplo efectos antitumorales y de control de la hipertensión, la prevención del cáncer, el soporte del sistema inmunológico y la eliminación de metales pesados que se acumulan en el cuerpo. Fuentes más conservadoras sostienen que muchas de esas propiedades no han sido demostradas y han sido divulgadas por las empresas comercializadoras sin suficiente fundamento. Estudios más recientes han permitido obtener de *C. protothecoides* un biodiésel de alto poder calorífico que puede ser explotado como combustible. Pero no todo lo relacionado con estas algas resulta beneficioso para el hombre, pues también crea problemas en los acuarios, haciendo que el agua se vuelva verde y opaca.

La clase Chlorophyceae está compuesta por organismos mayormente microscópicos (a veces las concentraciones de individuos son visibles a simple vista) unicelulares con o sin flagelo, consorcios de agregación, colonias y filamentos simples o ramificados. En estos últimos, las ramificaciones secundarias pueden permanecer libres o concrescentes entre sí, para formar pseudoparénquimas en los grupos estructuralmente más complejos (en tal caso, como es lógico, también visibles a simple vista). Su ciclo vital es mayormente haplóntico, con meiosis zigótica (ver figura IV.3.2.1). Habitán en ecosistemas de agua dulce, en la tierra húmeda, formando simbiosis con otros organismos y en el plasma de animales inferiores.

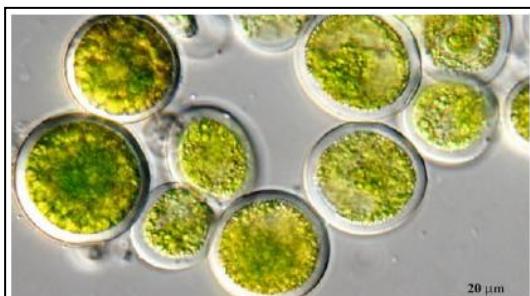
El orden Volvocales incluye organismos unicelulares flagelados (2-8 flagelos isocontos) y colonias. Habita sólo en ecosistemas de aguas dulces (nunca en el mar). De manera general son autótrofos, pero excepcionalmente existen también representantes saprófitos. Incluye unos 60 géneros y alrededor de 500 especies. Dos familias, cinco géneros y cinco especies han sido reportados en Cuba.

En la familia Chlamydomonadaceae, por su parte, el género mejor conocido es *Chlamydomonas*. Reúne organismos flagelados que permanecen como individuos unicelulares a lo largo de toda su ontogenia (ver figura IV.3.2.3). Habitán en depósitos agua dulce y el suelo húmedo y lo integran unas 325 especies. Se reproducen asexualmente mediante la formación de zoosporas, producto de divisiones sucesivas de una célula madre, que puede dar origen hasta 16 nuevos individuos. Tienen también reproducción sexual por fecundación de

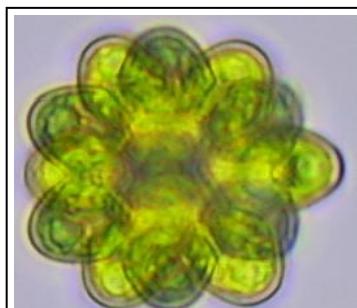


**Figura IV.3.2.4. *Volvox aureus***  
Tomado de <http://www.dr-ralf-wagner.de/>

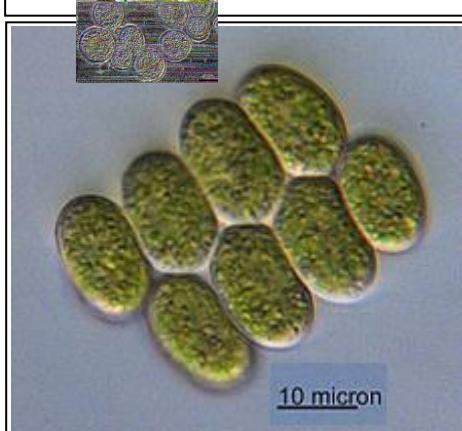
pequeños gametos biflagelados idénticos entre sí (isogamia); en los casos más primitivos tampoco se diferencian de las células vegetativas, al extremo que pueden no pasar por la cópula y dividirse vegetativamente (determinación facultativa de su función). La fecundación lleva a la



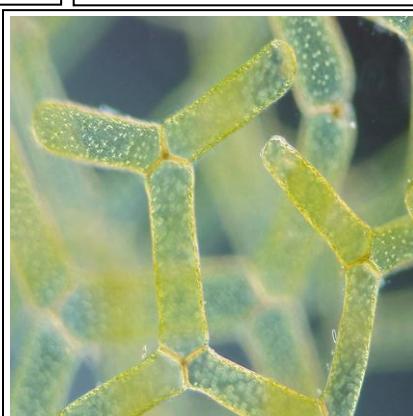
**Figura IV.3.2.5. *Chlorococcum infusionum*** (no representada en Cuba).  
Tomado de <http://ccala.butbn.cas.cz/>



**Figura IV.3.2.6. *Coelastrum astroideum***  
Tomado de <http://jcoll.org/>



**Figura IV.3.2.7. *Scenedesmus platydiscus*.**  
Tomado de <https://c2.staticflickr.com/>



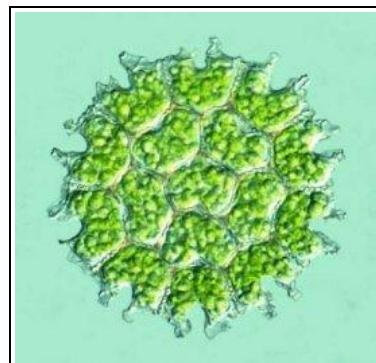
**Figura IV.3.2.8. *Hydrodictyon reticulatum*.**  
Tomado de <http://www.nhm.ac.uk/>

formación de un cigoto que permanece en reposo durante un tiempo (generalmente adverso). Cuando este último germina, se produce la meiosis. Los representantes de este género también han alcanzado notoriedad por haber sido utilizado como modelos en estudios de la Biología Molecular, especialmente de la movilidad flagelar, dinámica de los cloroplastos, biogénesis y genética.

En la familia Volvocaceae (con cuatro géneros en Cuba), el género mejor conocido, a pesar de lo poco frecuente que resulta en el país, es sin

dudas *Volvox* (poco frecuente en Cuba), el cual forma grandes colonias (a veces hasta de 60 000 células), esféricas, integradas por individuos flagelados (ver figura IV.3.2.4). Habita en acumulaciones de agua dulce, en tantas cantidades que llega a teñir de verde el acuatorio. Normalmente aparece en primavera y pasa la época adversa que sigue al verano enquistado. Tiene alternativas de reproducción sexual y asexual. En el primer caso, la colonia madre puede dividirse y formar colonias hijas. La reproducción sexual es oógamma; numerosas células de la colonia pueden funcionar como gametangios masculinos y producir grandes cantidades de anterozoides, pero, en cambio, sólo pocas pueden desarrollar ovocélulas. La fecundación ocurre en el agua y el cigoto es quien se enquistá y permanece como célula de reposo hasta que vuelvan las condiciones propicias. Cuando el cigoto germina, tiene lugar la meiosis, y las células hijas dan origen a una nueva colonia.

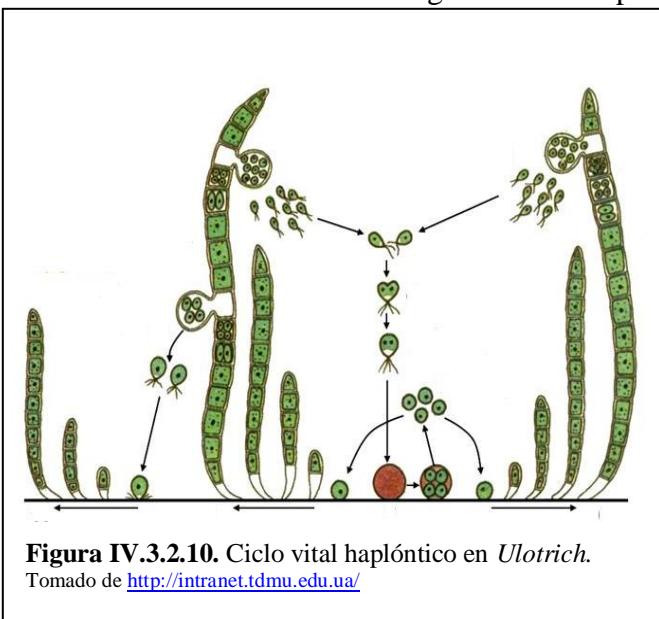
El orden Chlorococcales está integrado por unicelulares no flagelados en estado vegetativo (inmóviles) y consorcios de agregación. Tienen alternativas de reproducción asexual y sexual.



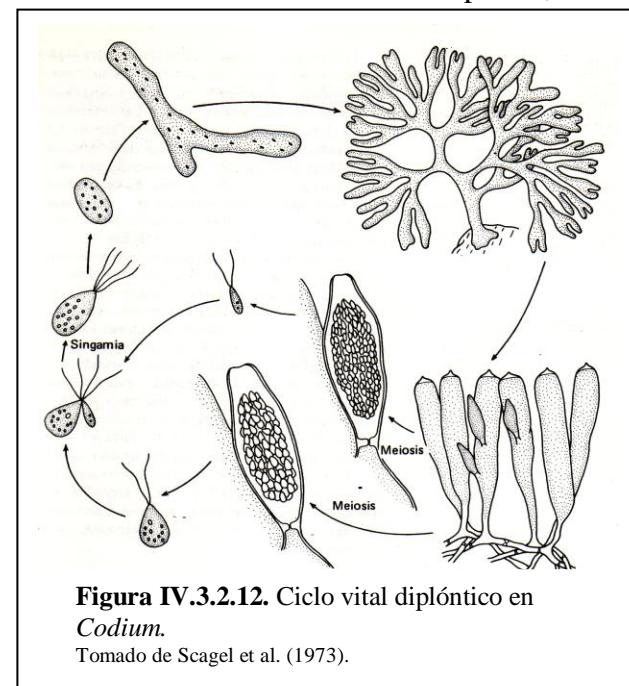
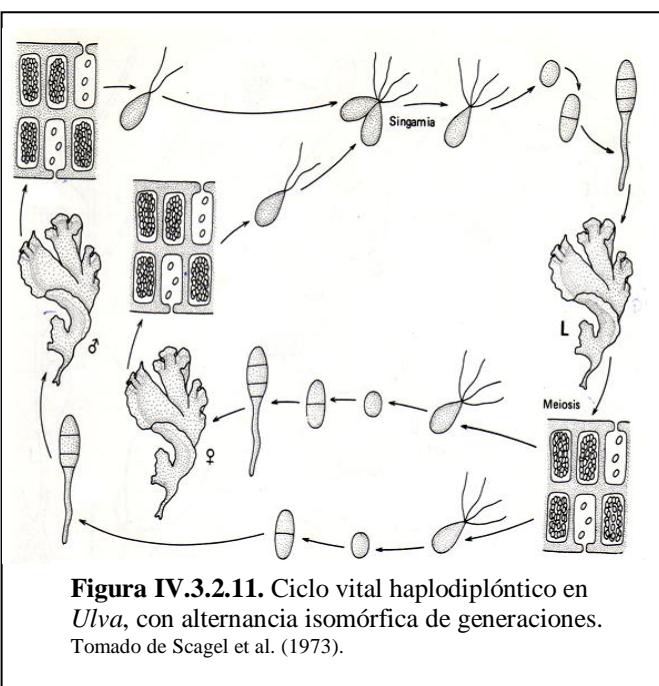
**Figura IV.3.2.9. *Pediastrum angulosum*.**  
Tomado de <http://www.nhm.ac.uk/>

La primera se concreta mediante zoosporas que se producen por numerosas divisiones del protoplasto. La segunda por unión de isogametos (la oogamia es muy rara). Las células germinales si son flageladas (zoosporas e isogametos). Habitán fundamentalmente en ecosistemas de agua dulce, pero también en la tierra húmeda, en simbiosis con otros organismos (forman los líquenes), en infusorios y en el plasma de animales inferiores. Tiene dos familias representadas en Cuba.

En la familia Chlorococcaceae (con dos géneros y seis especies en Cuba), el género que se localiza más fácilmente es *Chlorococcum*, el cual se incluyen organismos constituidos por células esféricas aisladas (ver figura IV.3.2.5). Se le encuentra con frecuencia en el suelo húmedo o sobre ladrillos embebidos en agua. Pueden aparecer células aisladas, gregarias, o formando grandes masas rodeadas de una matriz gelatinosa. Cuenta con cuatro especies en Cuba.



En la familia Scenedesmaceae, por su parte, existen dos géneros muy conocidos: *Coelastrum*, y *Scenedesmus*. El primero de ellos reúne organismos que constituyen consorcios de agregación tridimensionales, a manera de esfera hueca. Cuenta con diez especies en Cuba, varias de ellas registradas en múltiples localidades (ver figura IV.3.2.6). En el segundo, las células se reúnen en grupo de 4 – 8 células unidas en filas trasversales. Es uno de los mejores representados en el territorio nacional, donde cuenta con 15 especies,



varias de las cuales han sido observadas en prácticamente todas las provincias, mientras dos de ellas no se conocen fuera del país (ver figura IV.3.2.7).

Quizás los consorcios de agregación más singulares aparecen en los géneros de la familia Hydrodictyaceae. En *Hydrodictyon* (con sólo una especie en Cuba), por ejemplo, sus células cilíndricas se unen por sus extremos, en número de 3 - 4, para formar una red de agregados celulares de hasta 50 cm, en forma de saco (ver figura IV.3.2.8). Por su parte, en *Pediastrum* (con 11 especies en Cuba), sus células poligonales se unen en grupos de 2 a 128, para formar placas aplanadas de forma estrellada, muy vistosas cuando se observan al microscopio (ver figura IV.3.2.9).

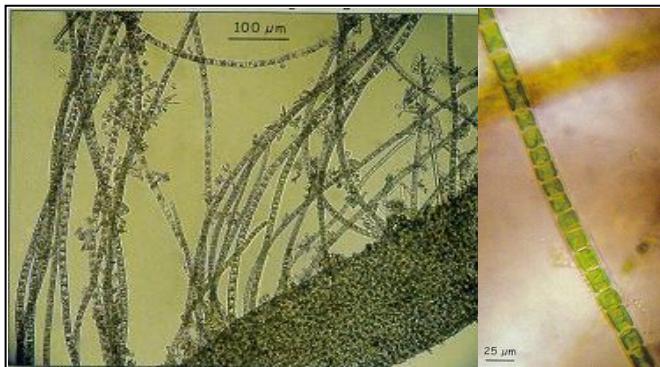
La clase Ulvophyceae está compuesta mayormente por organismos macroscópicos (macroalgas), formados por talos sifonales plurienérgidos, filamentos (uni o multiaxiales, simples o ramificados), pseudotejidos y tejidos verdaderos. Su ciclo vital puede ser haplóntico, haplodiplántico y diplántico (ver figuras IV.3.2.10, IV.3.2.11 y IV.3.2.12). Las zoosporas son cuatriflageladas y los gametos biflagelados, isógamos o anisógamos; más raramente el gameto femenino es inmóvil y muy voluminoso. Los flagelos en las células móviles se mueven de manera característica, desplazándose en sentido inverso a las agujas del reloj. Habitán fundamentalmente en el medio marino, formando parte tanto del plancton como de los benthos (pocas de agua dulce). Suárez (2005) ha fundamentado la presencia en Cuba de 160 de estas últimas.

El orden Ulotrichales incluye organismos filamentosos, con células mayormente uninucleadas y ciclo vital haplóntico (véase figura IV.3.2.10). La reproducción asexual se concreta por la producción de zoosporas y la sexual puede ser isógama, anisógama y, muy raramente, oögama. Habita fundamentalmente de agua dulce, aunque algunos de sus integrantes viven también en el mar. No está representado en Cuba, pero se estudia porque en él pueden observarse los diferentes estadios en la evolución del filamento que ya fueron explicados en el epígrafe III.1. El género más conocido es *Ulothrix* (Ulotrichaceae), el cual tiene una especie que está representada en territorios próximos al archipiélago nacional, concretamente en la Florida (ver figura IV.3.2.13).

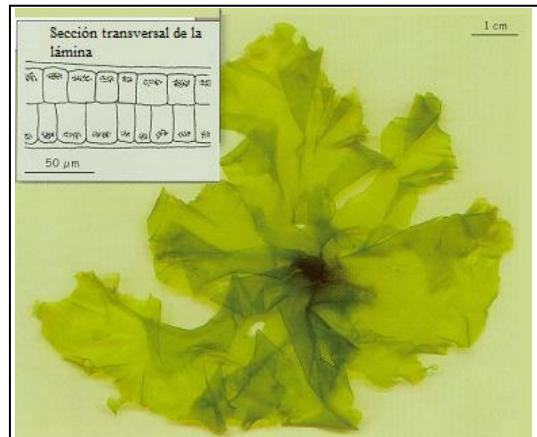
El orden Ulvales tienen talos constituidos por un verdadero tejido, de tipo parenquimático, con células uninucleada. Su ciclo vital puede ser haplodiplántico o más raramente haplóntico. La reproducción sexual. La reproducción asexual se concreta mediante zoosporas y la sexual puede ser isógama, anisógama. Se trata de organismos eminentemente marinos, agrupados en seis géneros y unas 125 especies.

La familia más universalmente conocida es Ulvaceae, la cual tiene en Cuba tres géneros y 12 especies. *Ulva* posee ciclo haplodiplántico, con alternancia isomorfía de generaciones y gametofito dioico (ver figura IV.3.2.14). Incluye muchas especies comestibles, que se encuentran ampliamente distribuidas a lo largo de las costas del mundo. Se consumen crudas, en ensaladas y cocidas en sopas. Son ricas en proteínas y en fibra dietética soluble, así como una gran variedad de vitaminas y minerales, especialmente el hierro. Tiene en Cuba 10 especies, algunas de las cuales se encuentran entre las más ampliamente consumidas en otros países (ver figura IV.3.2.9), sólo que acá no existe la costumbre de ingerir este tipo de alimento.

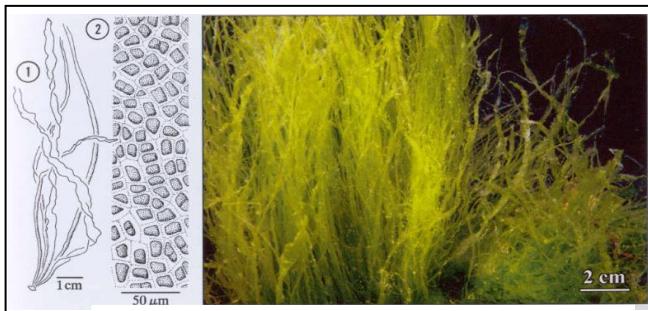
El género *Enteromorpha* no está representado en Cuba, pero merece que al menos se haga mención a él por incluir alguna de las especies comestibles más ampliamente utilizadas en el mundo (véase figura IV.3.2.15).



**Figura IV.3.2.13. *Ulotrix flacca*.**  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).



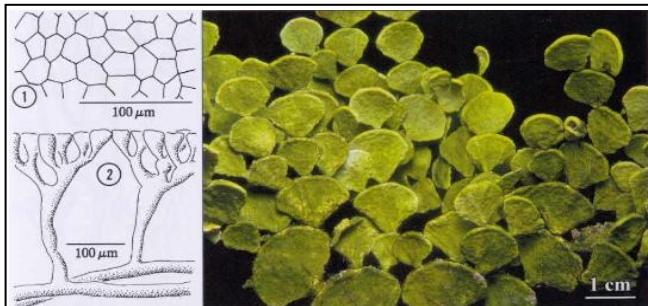
**Figura IV.3.2.14. *Ulva lactuca* (laminilla, una de las denominadas lechugas de mar).**  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).



**Figura IV.3.2.15. *Enteromorpha intestinalis*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.16. *Caulerpa mexicana*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.17. *Halimeda tuna***  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.18. *Penicillus capitatus*.**  
Tomado de Littler, Littler & Hanisak (2008).

### El orden

Bryopsidales se caracteriza por sus talos sifonales prurienérgidos, conformados por una célula única y multinucleada (ver epígrafe III.1), lo cual no les impide alcanzar un tamaño considerable y determinada complejidad estructural. Sólo las estructuras reproductoras se encuentran aisladas por tabiques transversales. Su ciclo vital es diplántico (ver figura IV.3.2.12). Pocas veces producen zoosporas o palanosporas. La reproducción sexual puede ser isógama, anisógama u oágama. Habitán fundamentalmente en el medio marino de las áreas tropicales y subtropicales. Incluye unos 50 géneros y alrededor de 400 especies.

La familia Caulerpaceae está representada en Cuba por dos géneros 19 especies. Los integrantes del género *Caulerpa* se encuentran entre las algas que con mayor frecuencia se encuentran en las costas del país (18 especies y 15 variedades). Sus talos se componen de estolones horizontales,

anclados por rizoides que sostienen frondes fotosintéticas de extrema diversidad (frecuentemente con forma de pluma, pero a veces también a manera de hebras, estructuras esponjosas o vesículas). Comprende unas 84 especies, en su mayoría de mares cálidos, hasta una profundidad de 80 m (ver figura IV.3.2.16). Tienen amplia utilización en la alimentación humana, consumidas en estado fresco, cocidas con azúcar o, incluso, empleadas como condimentos. Se utilizan frecuentemente en los acuarios, bien sea en la decoración de las peceras o como reguladoras del medio. Para algunas se reportan propiedades tóxicas y otras son consideradas invasoras que causan graves alteraciones en determinados ecosistemas marinos.

La familia Udoteaceae tiene en Cuba ocho géneros (varios de ellos muy bien representados) y 47 especies. *Halimeda* es uno de los géneros mejor conocidos, el cual se caracteriza por los segmentos articulados, aplanados, calcificados y de color verde. La deposición de carbonato de calcio en sus tejidos, permite que desempeñen un importante papel en funcionamiento de las barreras coralinas, mecanismo que ha sido mejor estudiado en Australia. Comprende unas 38 especies, de las cuales, 12 (con cuatro formas) han sido registradas en las costas del territorio nacional (ver figura IV.3.2.17).

En el género *Penicillus*, el talo tiene una organización muy peculiar: se fija al substrato por una estructura bulbosa conformada por abundantes sifones muy finos; aparece rematado por un capítulo subgloboso o periforme, integrado por numerosos sifones, libres entre sí, que le confieren un aspecto semejante a un cepillo o pincel y, finalmente, ambas partes están conectadas por un eje sin ramificaciones (denominado estípite). Acumula  $\text{CaCO}_3$  en cantidades que pueden alcanzar, en talos maduros, entre el 46 y el 54 % de su peso total. Los gametangios, no calcificados, se encuentran ubicados en el capítulo. El género forma los prados extensos en muchas regiones arenosas, relativamente poco profundas del Caribe, dónde logra su más alta diversidad y se convierten en importantes contribuyentes de sedimentos carbonatados. Comprende unas ocho especies, de las cuales cinco están en Cuba (ver figura IV.3.2.18).



**Figura IV.3.2.19. *Rhizocephalus phoenix***  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.20. *Udotea flabellum*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



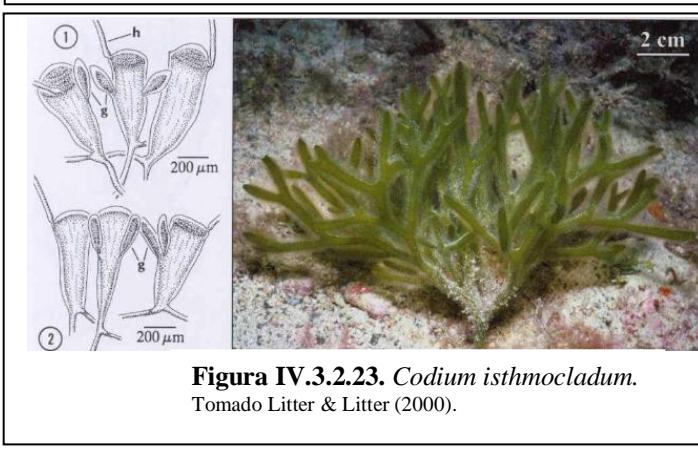
**Figura IV.3.2.21. *Avrainvillea nigricans*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

El género *Rhipocephalus* presenta un talo semejante al de *Penicilllus*, pero su capítulo ovoide o cilíndrico, no tiene los sifones libres, sino concrescentes, formando numerosas láminas cuneadas (en las cuales la punta constituye el punto de unión con el estípite), imbricadas a su vez. Aparece por lo general muy calcificado, al extremo de poder acumular CaCO<sub>3</sub> en cantidades que oscilan entre el 46 y el 54 % de su peso total, cuando el talo ha alcanzado su madurez. Incluye sólo dos especies, ambas registradas en Cuba (ver figura IV.3.2.19).

En *Udotea*, por su parte, el talo muestra las tres partes descritas en los géneros anteriores, pero en lugar de capítulo, presenta una lámina a manera de hoja, de flabelada a espatulada (en ocasiones dividida) o en forma de copa, relativamente fina, formada por concrescencia de sifones ramificados dicotómicamente (en cuyos extremos se encuentran los gametangios). La calcificación (que puede llegar a alcanzar entre el 33 y el 47 % del peso total en organismos adultos) se concentra en el estípite y la parte aplanada, no así en el disco mediante el cual se fija al substrato. Incluye alrededor de 32 especies, de las cuales 15 han sido registradas en Cuba (ver figura IV.3.2.20).



**Figura IV.3.2.22. *Bryopsis plumosa*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



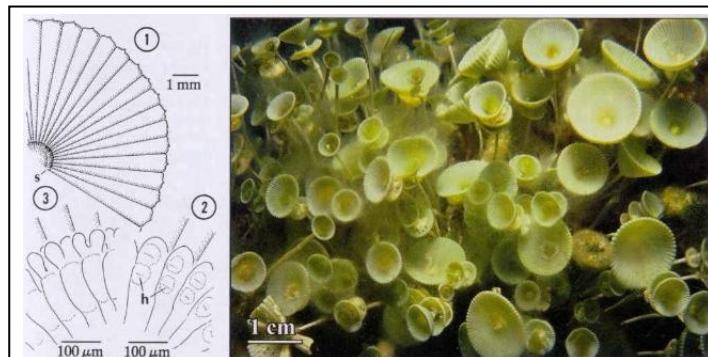
**Figura IV.3.2.23. *Codium isthmocladum*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

Finalmente, en la propia familia *Udoteaceae*, se encuentra el género *Avrainvillea*, semejante a *Udotea*, pues en él la parte superior puede presentarse también a manera de hoja flabelada (en tal caso, más gruesa, esponjosa y no calcificada), pero a veces aparece como ramas cilíndricas, ramificadas o no. Incluye unas 27 especies, de las cuales 11 han sido colectadas en Cuba (ver figura IV.3.2.21).

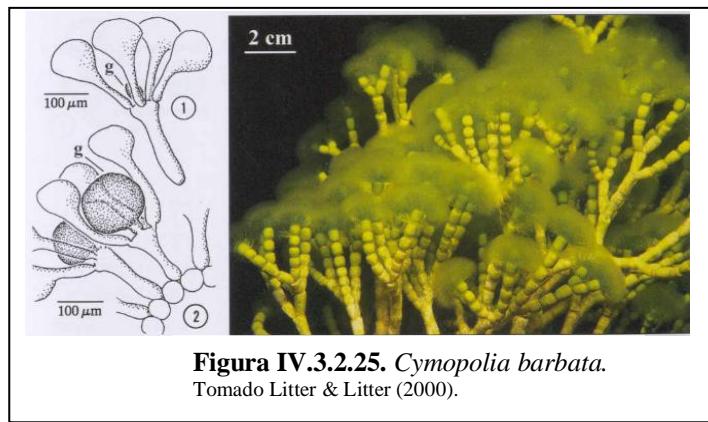
La familia *Bryopcidaceae* solo cuenta en Cuba con el género *Bryopsis*. Su talo, no calcificado, está constituido por frondes uniaxiales, erguidos, con ramificación pinnada y aspecto de plumas, que emergen directamente de estolones con rizoides que se fijan al sustrato. Comprende aproximadamente 52 especies, de las cuales cinco han sido localizadas en las costas del archipiélago cubano (ver figura IV.3.2.22). La familia *Codiaceae* está representada en Cuba únicamente por el género *Codium*. Este se caracteriza por su talo esponjoso, no calcificado, que se fija al substrato por paquetes de rizoides. Crece erecto (con ramas aplanadas ramificadas dicotómicamente, teretes, a veces concrescentes entre sí) o postrado (con estructura globular, textura aterciopelada). Cada rama presenta, en sección transversal, una densa red de filamentos entretejidos, rodeada por vesículas denominadas utrículos. Incluye 107 especies, distribuidas en todo el mundo, de las cuales cinco están reportadas para las costas cubanas (ver figuras IV.3.2.6 y IV.3.2.23).

El orden Dasycladales se caracteriza por el talo compuesto de una célula axial larga, que se fija al substrato por medio de rizoides, la cual soporta ramas laterales dispuestas en verticilos, simples o ramificadas, que frecuentemente terminan en un gametangio. Su ciclo vital es diplóntico y la reproducción sexual isogámica. Cada cigoto da lugar directamente a un nuevo gametofito, que mantiene un único núcleo primario hasta que alcanza la madurez reproductiva, momento en que se divide para formar numerosos núcleos secundarios. Cada uno de estos últimos emigra a determinadas cámaras, denominadas cistes, que se han venido formando a lo largo del desarrollo de la planta y que operan como gametangios (producen isogmetos por meiosis). Habitán fundamentalmente en mares cálidos y comprende aproximadamente un centenar de géneros.

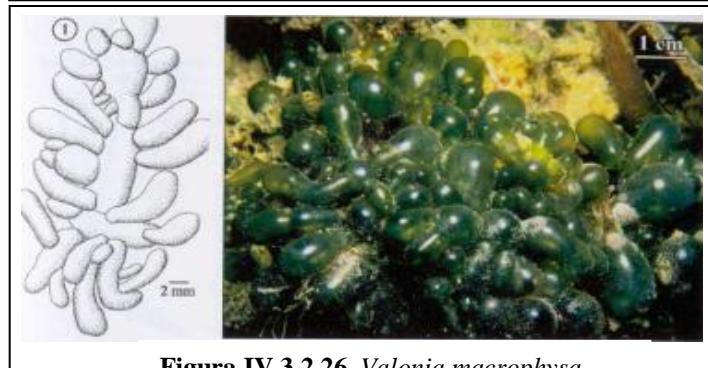
En la familia Polyphysaceae, el género más conocido en Cuba es *Acetabularia*, el cual posee un talo muy singular en forma de sombrilla, por lo general muy calcificado. La parte superior se forma solo cuando se alcanza la madurez reproductiva y está formada por las cámaras (cistes) a donde emigran los núcleos secundarios y que funcionan como gametangios. Los cistes se disponen en verticilos, por encima de los cuales aparece una determinada cantidad de pelos estériles. Lo curioso es que, a excepción del paraguas, el resto del alga está constituida por una única célula, de manera que están entre los más grandes ejemplos de organismos unicelulares que se conocen y también entre los núcleos celulares de mayor tamaño (de hasta 100 micrómetros antes de la meiosis). Por eso, desde la década del 30 del siglo XX, algunas de sus representantes han sido utilizados como organismos modelos para estudios de la ubicación nuclear de los genes, de las relaciones núcleo / citoplasma, la organización citoósea y los ritmos biológicos. Incluye 13 especies, de las cuales cinco están presentes en el archipiélago cubano (ver figura IV.3.2.24).



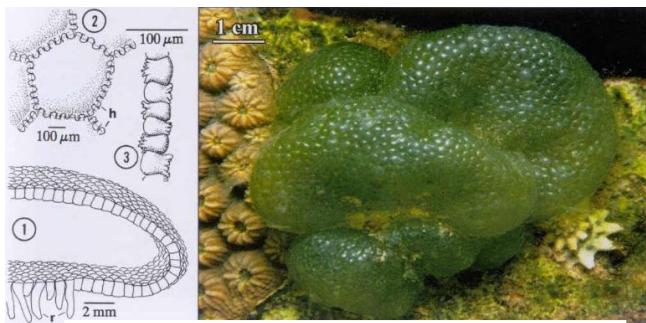
**Figura IV.3.2.24. *Acetabularia crenulata*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.25. *Cymoplia barbata*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



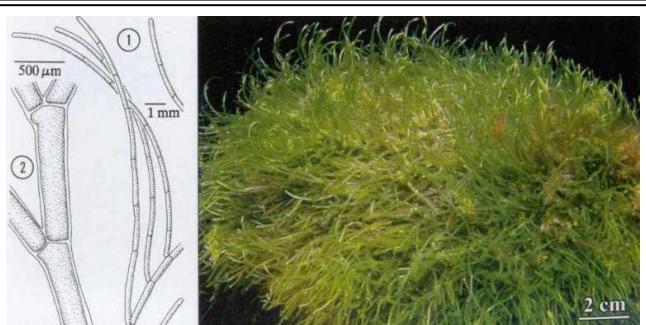
**Figura IV.3.2.26. *Valonia macrophysa*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.27. *Dictyosphaeria cavernosa*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.28. *Chaetomorpha aerea*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).



**Figura IV.3.2.29. *Cladophora catenata*.**  
Tomado Litter & Litter (2000).

La familia Dasycladaceae está representada en Cuba por cuatro géneros, entre los cuales, *Cymopolia* aparece con frecuencia. Su talo, marcadamente calcificado, aparece conformado por ejes ramificados dicotómicamente y rematados por un penacho de pelos estériles ramificados. Cada eje está integrado, a su vez, por segmentos, en los cuales se reúnen series compactas de sifones laterales unidos por la calcificación. Comprende tres especies que habitan en mares tropicales, de las cuales una está presente en el país (ver figura IV.3.2.25).

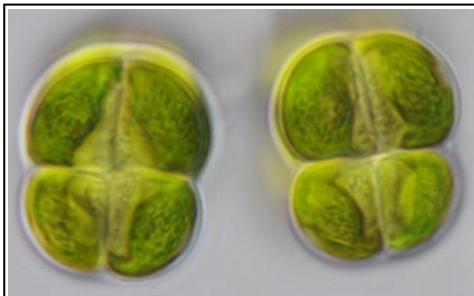
La familia Valoniaceae tiene en Cuba tres géneros y cinco especies. Con mucha frecuencia se observan, flotando en las playas diferentes individuos de *Valonia*. El talo, de superficie lisa, está formado por una sola célula, que contiene una gran vacuola, numerosos núcleos y gran cantidad de cloroplastos parietales. Se forman por separación de pequeños fragmentos nucleados, mediante la emisión de tabiques. Las pequeñas células así formadas pueden crecer hasta alcanzar el tamaño de la célula madre, a la que pueden permanecer unidas temporalmente, formando un conjunto semejante a una acumulación de almohadas. Comprende unas 12 especies, de las cuales tres se han registrado en el archipiélago nacional (ver figura IV.3.2.26).

En el género *Dictyosphaeria*, perteneciente a la familia Siphonocladaceae, se aprecian

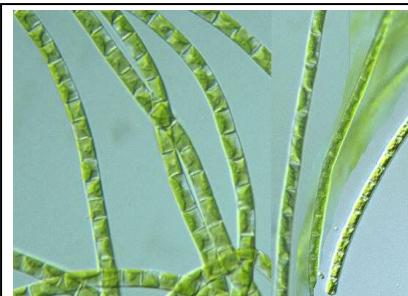
también talos esféricos, pero en estos casos se trata de organismos multicelulares con organización pseudoparénquimática. Conforman un cojín de células poligonales con aspecto rugoso, también apreciable al tacto. Está comprobado que su ciclo vital es haplodiplántico, con alternancia isomórfica de generaciones. Su posición taxonómica es todavía discutida. Incluye ocho especies de las cuales tres están en Cuba (véase figura IV.3.2.27).

El orden Cladophorales incluye organismos con células multinucleadas cilíndricas, unidas por sus extremos transversales para formar filamentos, ramificados o no. Tienen alternativas de reproducción asexual por fragmentación y mediante esporas (zoosporas, aplanosporas o acinetos) y sexual isógama o anisógama. El ciclo vital es haplodiplántico con alternancia isomórfica de generaciones. Se trata de organismos marinos o de agua dulce, con distribución cosmopolita. Incluye 12 géneros y unas 350 especies.

La familia Cladophoraceae tiene en Cuba cuatro géneros, dos de los cuales están ampliamente representados. En *Chaetomorpha* los filamentos no son ramificados y la reproducción sexual es isógama. Incluye 51 especies, marinas o de agua salobre, raramente de agua dulce. Nueve han sido registradas en el país (véase figura IV.3.2.28). En *Cladophora*, por su parte, los filamentos se bifurcan cerca del ápice (se trata de ramas laterales con apariencia dicótoma); la reproducción sexual es también isógama. Incluye unas 170 especies, que igualmente viven en el mar, aguas salobres y dulces, de las cuales, 13 están comprobado que crecen en el archipiélago cubano (véase figura IV.3.2.29).



**Figura IV.3.2.30.** *Chlorokybus atmophyticus* (Chlorokybophyceae). Tomado de <http://botany.natur.cuni.cz/>



**Figura IV.3.2.31.** *Klebsormidium* Tomado de: <http://protist.i.hosei.ac.jp/>

Dentro de las algas verdes, la división Charophyta, aunque incluyen organismos unicelulares y filamentosos tanto simples como multiaxiales, formas de organización que también están presentes en Charophyta, pero se

distingue de esta última por no incluir colonias, talos sifonales plurienérgidos, pseudotejidos y tejidos verdaderos. Sus estructuras vegetativas más complejas constituyen filamentos multiaxiales con un patrón de ramificación característico según el cual, sus ejes se dividen en nudos y entrenudos, a la vez que los brotes secundarios se distribuyen en verticilos que salen directamente de los nudos. Sus gametangios llegan a alcanzar gran complejidad y por lo general retienen la ovocélula, de manera que la fecundación ocurra sobre el gametofito. De conjunto con las plantas terrestres conforman el clado Streptophyta (ver figura IV.2.1).

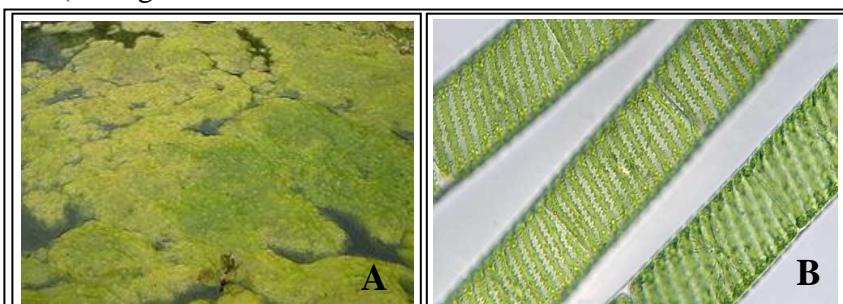
Algunos autores reconocen en ella seis clases, pero de acuerdo con las posiciones sistemáticas y filogenéticas asumidas para esta obra, se hará mención a sólo cinco:

-Chlorokybophyceae. Integrada por una única especie que habita en la tierra y que sólo se encuentra solo en las zonas alpinas (ver figura IV.3.2.30).

-Klebsormidiophyceae. Compuesta por sólo un orden (Klebsormidiales) y tres géneros que forman filamentos multicelulares, sin ramificaciones. Tiene un género y dos especies en Cuba, pero al parecer, son poco frecuentes (ver figura IV.3.2.31)

-Zygnemaphyceae.

Comprende los órdenes Zygnemales y Desmidiales, mayormente de agua dulce. Son notorios porque la reproducción sexual se lleva a cabo mediante un proceso llamado conjugación. Los organismos de sexos opuestos se alinean y forman tubos entre ambos, a través de los



**Figura IV.3.2.32.** A. Aspecto de un acuario con proliferación de *Spirogyra*. B. *Spirogyra longata*.

Tomado: A. De <http://es.wikipedia.org/>. B. De <http://bioweb.uwlax.edu/>

cuales las células se fusionan para formar un cigoto, que posteriormente se somete a meiosis para producir filamentos nuevos (el ciclo vital es, por tanto haplóntico).

El orden Zygnemales, también llamado Conjugales, está integrado por organismos filamentosos ramificados.

Incluye unos 40 géneros y más de 3 000 especies (dos familias, siete géneros y 16 especies en Cuba). Algunos de estos géneros son muy conocidos y frecuentes como *Spirogyra* (Zygnemaceae), del cual se han reportado siete especies en localidades cubanas (ver figura IV.3.2.32).

En el orden Desmidiales se agrupan 40 géneros y alrededor de 6 000 especies, mayormente unicelulares y divididas en dos compartimentos simétricos. Está ampliamente representado en Cuba, donde cuenta con 27 géneros y más de 200 de especies (ver figura IV.3.2.33).



Figuras IV.3.2.34. *Chara elegans*.

Tomado de <http://dbmuseblade.colorado.edu/>

-Coleochaetophyceae. Comprende un solo orden (Coleochaetales), con 10 géneros y 25 especies. Se trata de organismos filamentosos o discoidales, cuyo crecimiento se produce en el ápice o en las márgenes del disco. Son notorios porque, entre otras cosas, poseen anteridios complejos, multicelulares y los cigotos permanecen unidos al talo parental, aspectos que se interpretan como progresiones propias de las plantas terrestres. Sin embargo, por su ciclo vital haplóntico y, sobre todo por la escasa complejidad general de su talo, no se consideran antecesores de estas últimas. No se localizaron datos referentes a su presencia en Cuba.

-Charophyceae. Es la que resulta de mayor interés filogenético, pues se considera el grupo de algas más cercano a las plantas terrestres. Comparten con Coleochaetophyceae las progresiones ya comentadas en el párrafo anterior, a lo cual se une la alta complejidad estructural que llegan a alcanzar sus representantes y otras evidencias relacionadas con la derivación de la pared del propio proceso de división celular (formación del fragmoplasto), el movimiento de genes del cloroplasto al núcleo, así como la presencia de flavonoides y de antecesores químicos de la cutícula (imprescindible para vivir fuera del agua). Se caracterizan por su talo en forma de candelabro, constituidos por filamentos multiaxiales, calcificados, divididos en nudos y entrenudos, y con ramificaciones secundarias verticiladas que salen directamente de los nudos. Habitán en ecosistemas de agua dulce. Las plantas se fijan al substrato fangoso o arenoso, mediante rizoides multicelulares y ramificados. Su ciclo vital es haplóntico, por lo que no forman esporas de ningún tipo y tienen reproducción sexual oógama. Los



Figura IV.3.33. *Bambusina borreri*

(Desmidiaceae).

Tomado de <http://protist.i.hosei.ac.jp/>



Figuras IV.3.2.35. *Nitella mucronata*.

Tomado de <http://www.plingfactory.de/>

gametangios (anteridióforos y oogonios), visibles a simple vista, se forman en los nudos de las ramas laterales. Los oogonios retienen la ovocélula y obligan a que los espermatozoides se desplacen hasta allí para concretar la fecundación. Al germinar el cigoto se produce la meiosis; de las cuatro células hijas, tres degeneran y la cuarta da lugar a un embrión (primera etapa de la próxima generación gametofítica, que se desarrolla resguardada por la estructura remanente del oogonio). Esa protección a la descendencia es propia de las plantas terrestres y, como se verá en los capítulos que siguen, se perfecciona como parte de la adaptación a este medio.

Charophyceae incluye sólo el orden Charales y una familia (Characeae), la cual tiene en Cuba dos géneros: *Chara* y *Nitella*. Se diferencian porque en *Nitella* los entrenudos cuentan sólo con las células internodales desnudas, mientras que en *Chara* estas últimas están rodeadas por una capa de células corticales apretadas (largas y más o menos retorcidas), que salen de los nudos y se disponen a todo lo largo de las mismas. Ambos están representados en Cuba, aunque no se encontraron datos precisos en cuanto a su diversidad. Un compendio preliminar de lo reportado por diversas fuentes, eleva a cinco las especies reportadas para el país en cada uno de estos géneros (ver figuras IV.3.2.34 y IV.3.2.35).

### **Lecturas recomendadas para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- Cavalier-Smith, T. *Only six kingdoms of life*. In: Proc. The Royal Society. Vol. 27, p. 1251-1262. 2004.
- Comas, A. *Catálogo de las algas y cianoprocariontas dulciacuícolas de Cuba*. Editorial Universo Sur. Cienfuegos. 2009.
- Delwiche, C; Andersen, R; Bhattacharya, D; Mishler, B. and McCourt, R. (2004). *Algal evolution and the early radiation of green plants*. In Assembling the Tree of Life, J. Cracraft and M. Donoghue (eds.), 121 – 137. Oxford University Press, New York.
- Judd, W; Campbell, C; Kellogg, E; Steven, P. and Donoghue, M. *Plant systematics. A phylogenetic approach*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Massachussets. 2008.
- Karol, K; McCourt, R; Camino, M. and Delwiche, C. (2001). *The closest living relatives of land plants*. Science 294: 2351-2353.
- Litter, D., Litter, M. *Caribbean reef plants: an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Offshore Graphics, Washington D.C. 2000.
- Litter, D., Litter, M. and Hanisak, D. *Submersed plants of the indian river lagoon; a floristic inventory and field guide*. Offshore Graphics, Washington D.C. 2008.
- Suarez, A. (2005). *Lista de las macroalgas marinas cubanas*. Rev. Invest. Mar. 26(2): 93 – 148.
- Yoon, Hwan Su, K. M. Müller, R. G. Sheath, F. D. Ott, y D. Bhattacharya. (2006). *Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta)*. J. Phycol. 42:482-492

## Líquenes

Una mirada valorativa de la significación ambiental de las algas no puede dejar de prestar atención los líquenes, pero la misma no debe hacerse desde una perspectiva limitada al objeto y los métodos de estudio de la Botánica, sino que tiene que hacerse desde un enfoque marcadamente interdisciplinar, en el cual, como se demostrará más adelante, se integren los aportes de la Microbiología, la Evolución, la Filosofía y la teoría general de sistemas, por sólo citar algunas de las fuentes necesarias para lograr una visión objetiva del problema.

Los líquenes constituyen sistemas vivientes que surgen de la interacción simbiótica entre un organismo heterótrofo (hongo, también denominado micobionte) y otro autótrofo (llamado fotobionte), que puede ser una cianobacteria (cianobionte) o un alga (ficobionte) y que da lugar a un talo de estructura específica, aunque cambiante, según el sustrato y las condiciones ambientales en que se desarrolla. Conforman una unidad morfológica y fisiológica en la cual, no solo es frecuente que la estructura y la ontogenia de ambos se modifique sustancialmente como resultado de su adaptación a la vida conjunta (especialmente la del componente algal), sino que también, el todo resulta superior a la suma de las partes, ya que se generan productos propios del liquen que ninguno de los biontes puede originar por sí solo (se trata de las denominadas sustancias líquénicas, muchas de las cuales determinan la coloración del conjunto y se cree que pueden también desempeñar un papel disuasorio ante la acción de los herbívoros, así como de protección con respecto a determinados patógenos). En contadas ocasiones aparece segundos o terceros organismo acompañantes de uno u otro tipo, pero su incorporación a la simbiosis no es evidente, pues, por ejemplo, el elemento fúngico se comporta siempre como parásito.

En la simbiosis, el micobionte toma los nutrientes sintetizados por el fotobionte, mientras que este último consigue del primero, la protección necesaria contra la desecación. Por lo general, los hongos presentan formas específicas de penetración (haustorios) en las células de la cianobacteria o del alga, los cuales pueden solo atravesar la pared o entrar hasta el interior del citoplasma. Las sustancias sintetizadas por el organismo autótrofo son transferidas al heterótrofo por difusión y este las transforma posteriormente, para que no puedan volver a ser utilizadas por el productor primario. Mientras el micobionte no puede, por lo general, sobrevivir de manera independiente, desligado de la simbiosis, el fotobionte si puede hacerlo.

Un análisis sistemático de los organismos que forman líquenes demuestra lo siguiente. Los hongos pertenecen, en su mayoría, a Ascomycota y Basidiomycota, pero, en menor medida, pueden clasificar también en otras divisiones (Chytridiomycota y Duteromycetes). Seis órdenes del reino Fungi no se encuentran nunca como entidades individuales, sino únicamente integrados a este tipo de simbiosis. Por su parte, las cianobacterias involucradas en dicha relación son, fundamentalmente, de los géneros *Nostoc* (Nostocaceae, Nostocales, Cyanobacteria) y *Stigonema* (Stigonemataceae, Stigonematales, Cyanobacteria). Las algas se inscriben en los reinos Plantae y Chromista. Las más frecuentes forman parte de los géneros *Trebouxia* (Microthamniales, Trebouxiophyceae, Chlorophyta) y *Trentepohlia* (Trentepohliales, Ulvophyceae, Chlorophyta), esta última representada en Cuba (ver imágenes que acompañan este cuadro texto. Sólo se conocen dos géneros de Heterokontophyta involucrados en tales relaciones simbióticas, pero poco abundantes. Las especies líquénicas se describen y nombran en correspondencias con las normas del Código Internacional de Nomenclatura de Algas, Hongos y Plantas, sin que muchas veces se conozca la identidad de los simbiontes, lo cual frecuentemente resulta una tarea en extremo difícil, dadas las transformaciones que estos sufren para adaptarse a la vida en común. Una misma especie de fotobionte es capaz de asociarse con micobiontes diferentes para formas líquenes de fenotipo totalmente distintos.

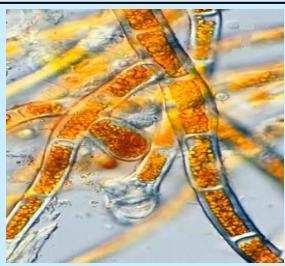
Los líquenes se reproducen como un todo y no el alga y el hongo por separado. Las vías más frecuentes son de índole asexual y están dadas por la fragmentación y la emisión se soredios e isidios. La primera ocurre en la mayoría de las especies, pues la pérdida de humedad hace a sus cuerpos extraordinariamente frágiles y los fragmentos, trasladados por el viento, son capaces de regenerar un nuevo individuo. En el segundo caso, se trata de grupitos de células del fotobionte, apretadamente envueltos por filamentos micelícos, los que al separarse del conjunto y caer sobre un sustrato adecuado, pueden dar lugar a un nuevo talo. La tercera de las alternativas mencionadas anteriormente se concreta en pequeñas excrecencias en forma de clavo o de coral, que se quiebran fácilmente y sirven, así mismo, para la multiplicación. Las estructuras reproductoras sexuales que aparecen en estos organismos, pertenecen exclusivamente al hongo (principalmente cuando se trata de representantes de Ascomycota), mientras que el alga se multiplica sólo vegetativamente. La fecundación (cariogamia) de células adyacentes en las hifas, permite formación de ascas y ascosporas (en lo que interviene la meiosis). Estas últimas, al quedar libre y ser trasladadas por el viento o por el agua hasta un lugar propicio, germinan y produce un conjunto de hifas, que morirán si no entran en contacto con el fotobionte adecuado. No obstante, es frecuente que la diáspora lleve consigo alguna de las células de este último y que se asegure de esta forma la aparición de un nuevo sistema simbiótico.

Se dice que el talo de los líquenes es crustáceo cuando crece fuertemente adherido al sustrato, al punto de que resulta imposible separarlo de él sin destruirlo. Aquellos que viven cubriendo las rocas (epíliticos), en el interior de microfisuras de rocas (endolíticos) o bajo la cutícula de hojas de las plantas (endofloeoídicos), pertenecen a este grupo. Son capaces de sobrevivir en ambientes muy extremos y en aquellas superficies expuestas a condiciones ambientales más adversas. Foliosos son aquellos en los que el talo se encuentra parcialmente despegado del sustrato y no en tan íntima relación con él como en los anteriores. Se distingue en ellos una zona ventral y otra dorsal y se diferencian en una enorme diversidad de formas organización, tamaño, color y consistencia. Se denomina fruticulosos a los que tienen un único punto de unión al sustrato y el cuerpo alargado, cilíndrico o muy estrecho (semejante a una cabellera), ramificados a veces muy profusamente. Son los que mayor tamaño alcanzan. Existen también algunos denominados gelatinosos, por mantener la coherencia a pesar de su consistencia blanda, pero pueden clasificar en cualquiera de los grupos anteriores, en dependencia de la forma que adquieran. En todos los casos, salvo excepciones, es el micobionte quien determina la organización morfológica del sistema simbiótico.

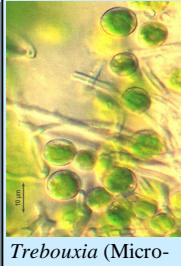
Los líquenes son organismos excepcionalmente resistentes a las condiciones ambientales adversas, por lo que logran colonizar muy diversos ecosistemas. La protección frente a la desecación y la radiación solar que aporta el hongo y la capacidad de fotosíntesis del alga, le confieren al simbionte, características únicas dentro de los seres vivos. La síntesis de compuestos sólo existentes en estos organismos, permiten un mejor aprovechamiento del agua y la luz, así como la eliminación de sustancias perjudiciales. Resisten temperaturas muy elevadas (hasta de 70°C en su entorno inmediato) o extremadamente bajas (hasta -196°C, manteniendo un balance fotosintético positivo hasta los -24°C) y una desecación total, que puede demorar meses enteros (cuando se humedecen, la fotosíntesis se reanuda en pocos minutos). Un experimento realizado por la Agencia Europea del Espacio, durante 2005, demostró que dos especies antárticas fueron capaces de sobrevivir en el espacio sin ningún tipo de protección. Por todo ello, constituyen los seres vivos que más lejos llegan en los desiertos, las altas montañas y las regiones polares, donde comienzan a crear condiciones para la llegada de otros grupos vivientes. Algunas especies viven sumergidas en agua dulce y otras en las zonas de salpicadura del litoral marino.

Pueden ser utilizados directamente por el hombre con fines medicinales, para combatir el escorbuto y enfermedades del aparato respiratorio, por solo citar algunos ejemplos. Se han descubierto en ellos varias sustancias con acción antibacteriana (incluso entre las sustancias líquénicas); una de las más importantes es el ácido úsmico, que también tiene acción antitumoral demostrada y, potencialmente también, antiviral. Su valor como alimento humano es bajo pero algunas especies se explotan para tal fin (es el caso del bíblico maná, alimento enviado por Dios al pueblo hebreo en el desierto, según la mitología judeo-cristiana, que parece tratarse de la especie *Lecanora esculenta*). Más importante es su contribución a la alimentación de animales como el reno y el caribú, en regiones árticas. Se emplean también en la industria para la fabricación de colorantes (como el tornasol, por ejemplo), aceites esenciales y perfumes. En geología se utiliza una técnica denominada liquenometría, que permite establecer la antigüedad de diferentes sustratos, atendiendo a la edad de los líquenes que se desarrollan en ellos (se calcula la media del tiempo vivido por los individuos mayores, para inferir una duración mínima del medio analizado). La extrema sensibilidad de estos organismos a diversos contaminantes del aire, principalmente del SO<sub>2</sub> que causa la denominada lluvia ácida, los convierte en indicadores biológicos de la calidad del medio ambiente.

Antes de concluir esta sintética valoración, no puede dejar de decirse que los líquenes constituyen un buen ejemplo de la importancia que ha tenido la cooperación en la evolución de los organismos vivos y que todos los progresos alcanzados en la adaptación cada vez más eficiente al medio no puede explicarse solo como consecuencia de la lucha por la existencia, como postulan las concepciones neodarwinistas. Todo ello tiene también una trascendental repercusión filosófica en diversas facetas de la vida social.



*Trentepohlia abietina*  
(Trentepohliales, Chlorophyta). Género de algas frecuente en líquenes cubanos. Tomado de <http://www.bioref.lastdragon.org/>



*Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta). Frecuente en líquenes cubanos.  
Tomado de <http://www.bioref.lastdragon.org/>



*Pyrenula ochraceoflavens*, liquen crustáceo representado en Cuba.  
Tomado de <http://www.waysofenlichenment.net/>



*Ramalina complanata*, liquen fruticuloso representado en Cuba. Tomado de <http://www.waysofenlichenment.net/>



*Parmotrema cristiferum*, liquen fruticuloso representado en Cuba. Tomado de <http://www.sharnoffphotos.com/>

## Páginas Web a visitar:

- <http://www.marinespecies.org/>
- <http://www.marinelifephotography.com/>
- <http://www.seaweed.ie/>
- <http://es.wikipedia.org/>
- <http://www.algaebase.org/>
- [www.ipni.org/](http://www.ipni.org/)
- [www.catalogueoflife.org/](http://www.catalogueoflife.org/)
- <http://www.uh.cu/centros/>

## Actividades de sistematización recomendadas.

-Elabore un cuadro resumen referente a la taxonomía de las algas pertenecientes a Phaeophyceae, Rhodophyta, Chlorophyta y Charophyceae, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Reino	Subreino	División	Subdivisión	Clase	Orden	Familia	Género

-Establezca una comparación con relación a la ubicación de estos grupos en el sistema de Robert Harding Whittaker (1969) y de Tom Cavalier Smith (1998 en adelante).

-Elabore un cuadro resumen referente a las características de las algas pertenecientes a Phaeophyceae, Rhodophyta, Chlorophyta y Charophyceae, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Carácter	Phaeophyceae	Rhodophyta	Chlorophyta	Charophyta
Niveles morfológicos de organización				
Presencia de células móviles en alguno de los estadios de la ontogenia.				
Fijación a un substrato.				
Hábitat				
Cantidad de núcleos en las células.				
Constitución de la pared celular.				
Impregnaciones en la pared celular y en los espacios intercelulares.				
Nutrición.				
Características de los cloroplastos.				
Pigmentos.				
Sustancia de reserva.				
Ciclos vitales.				
Alternancia de generaciones.				
Reproducción sexual				



## V

# Tejidos vegetales

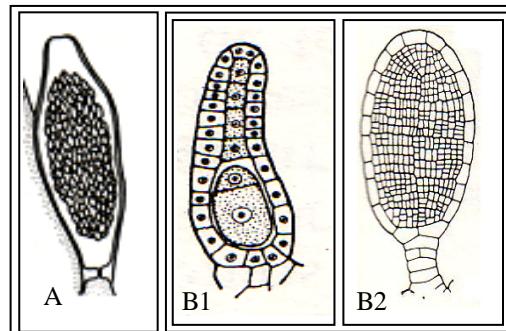
### V.1. Paso de los vegetales al ambiente terrestre.

El paso de la vida acuática a la terrestre ocurrió ocasionalmente en algunos organismos protofíticos y talofíticos, pero estos no han podido conquistar amplios territorios, ni desarrollar formas vegetativas de gran tamaño, al menos que puedan compararse con lo alcanzado por los representantes del tercer nivel de organización: el cormofítico.

La vida en la tierra exige de regulación hídrica y de sostén. Ello tuvo, al menos, cuatro grandes implicaciones evolutivas, que es necesario conocer para comprender la complejidad de las plantas adaptadas a este ambiente y las características del nivel de organización cormofítico.

1-Aparición de estructuras especializadas en la protección del cuerpo de la planta contra la desecación. En lugar de encontrarse contenidas en el agua (donde esta sustancia está en contacto permanente con todas las partes del organismo), como sucede con la mayoría de los talófitos autótrofos, en la tierra lo vegetales están en contacto con el aire, el cual normalmente presenta un déficit de saturación que provoca la salida de agua de su cuerpo. La muerte por desecación sería inevitable, de no existir mecanismos que, por una parte, reduzcan en lo posible la evaporación directa, y por otra, regulen la perdida de agua por otras vías.

2-Aparición de estructuras especializadas en la protección de los órganos reproductores contra la desecación. En la mayoría de los organismos talofíticos acuáticos, las estructuras reproductoras están constituidas por una única célula que actúa como gametangio o esporangio y la totalidad de las células que derivan de ella son fértiles. En la tierra, por su parte, ambos



**Figura V.1.1.** Gametangios. A) En *Codium*, Chlorophyta, plantas marinas. B) En Bryophyta (plantas terrestres). B1) ♀, arquegonio. B2) ♂, anteridio.  
Tomado de Scagel et al. (1973).

necesitan de una envoltura que proteja las células germinales contra la desecación, por lo que su constitución es pluricelular ya que las que intervienen directamente en la reproducción están acompañadas de otras estériles con función protectora (ver figura V.1.1).

3-Aparición de estructuras especializadas en la fijación al substrato, la absorción y la translocación de sustancias. En el ambiente terrestre, la entrada de agua y otras sustancias a la planta se produce a partir del suelo, lo que condiciona, además, la necesidad de garantizar una fijación permanente y eficiente al substrato, así como transportar lo absorbido a las restantes partes del vegetal.

4-Aparición de estructuras especializadas en la sustentación del cuerpo de la planta. Al faltar en la tierra el efecto de la flotación, fuerza que garantiza que, en el agua, el talo se mantenga erguido, se hace necesario el desarrollo de elementos de sostén.

Evidentemente, funciones tan disímiles y especializadas no pueden ser asumidas por un único tejido. Sólo la diferenciación tisular que caracteriza al nivel cormofítico de organización, permitió la especialización necesaria para que el organismo enfrentara los enormes retos de la vida en la tierra.

La aparición de un tejido superficial, especializado en la protección, con las paredes de sus células exteriores engrosadas e impregnadas de cutina o suberina (sustancias impermeables), pudo reducir la pérdida del agua por evaporación. La diferenciación de poros especializados, en este mismo tejido, cuya apertura y cierre pueda ser controlado por el organismo, permitió regular el intercambio de gases con el medio (incluyendo la salida de vapor de agua). Sólo el desarrollo de una parte de la planta con crecimiento subterráneo, dotada de estructuras especializadas en la absorción, hizo posible la necesaria fijación al substrato, así como la toma de agua y de nutrientes en tan difíciles condiciones.

La resistencia a la flexión y a la tracción, de que puede ser objeto una planta en el ambiente terrestre, así como la conducción de sustancias, pasó a ser responsabilidad de una unidad morfológico - funcional, en la que se incluyen elementos mecánicos y conductores significados. La conexión de todo el cuerpo del vegetal, mediante tejidos conductores permitió el funcionamiento coordinado del organismo, garantizando así la regulación hídrica.

Es evidente que para entender la estructura y funcionamiento de las plantas terrestres, se necesita conocer primero cada uno de los tejidos que aparecieron como consecuencia de la salida del medio acuático, lo cual se muestra en el epígrafe V.2. Con posterioridad es preciso prestar atención a las tendencias que sigue el perfeccionamiento de esas adaptaciones que fueron garantizadas por la diferenciación tisular, pero sólo de manera elemental, aspecto que es abordado en el epígrafe V.3. Resulta también de trascendental importancia, reforzar una idea que constituye el punto de partida para todo este análisis: la vida en la tierra es continuidad de la evolución alcanzada en el medio acuático, argumentos que se exponen en el epígrafe V.4.

## **V.2. Tejidos vegetales.**

El estudio de los tejidos constituye el objeto de estudio de una rama especial de la Botánica, conocida con el nombre de Histología Vegetal. En la presente obra se presenta sólo un breve resumen del conocimiento generado por esta disciplina científica.

Los tejidos se definen como grupos de células íntimamente unidas capaces de dividirse en las tres direcciones del espacio y de especializarse para funciones determinadas. Algunos de ellos tienen todas sus células de forma muy similar y se dice que es un tejido simple (como es el caso de la epidermis, por ejemplo), mientras que en otros se encuentran varios tipos y cada uno contribuyen a una misma función específica, por lo que reciben el nombre de tejido compuesto (tal es el caso de los tejidos conductores, por ejemplo). Al asociarse colectivamente, los tejidos constituyen órganos (raíz, tallo, hojas, semilla, flor, fruto). En un mismo órgano pueden estar presentes todos los tipos de tejidos y, en otros no.

La clasificación de los tejidos vegetales puede realizarse considerando diferentes criterios, entre los que merecen citarse: el origen, la ubicación en la planta, la función, etc. El criterio adoptado para esta obra es el de hacerlo de acuerdo con su función, por lo cual se les agrupa de la siguiente forma:

A Tejidos embrionarios (meristemos).

B Tejidos permanentes.

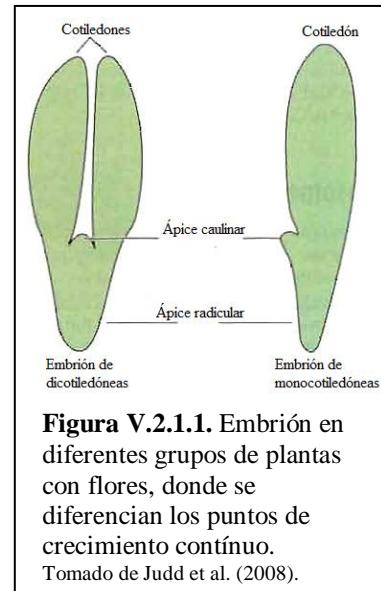
- 1 Tejidos de protección (epidérmicos, suberoso).
- 2 Tejido fundamental (parénquimas).
- 3 Tejidos de sostén (colénquima y esclerénquima).
- 4 Tejidos de conducción (xilema y floema).
- 5 Tejidos secretores.

En los epígrafes que siguen se hace una somera descripción de cada uno de ellos.

### V.2.1. Tejidos embrionarios.

A diferencia de los animales y algunas plantas talofíticas, en las cuales la mayoría de las células mantiene su capacidad de división y el crecimiento es difuso, en los cormofítos la división celular suele estar más o menos restringida a ciertos tejidos que ocupan lugares determinados en su cuerpo. En ellas, la reproducción sexual da lugar a un zigoto, que al desarrollarse se transforma en un embrión constituido inicialmente por tejidos embrionarios (células capaces de dividirse constantemente). Inmediatamente se fija el eje de polaridad, quedando determinado el lugar del ápice caulinar (que dará lugar al tallo) y el ápice radicular (que dará lugar a la raíz), en los cuales se inicia de inmediato un crecimiento continuo y permanente durante toda la vida del vegetal (ver figura V.2.1.1). Tendrán origen también los tejidos adultos, producto de la diferenciación y la especialización.

Los tejidos embrionarios que tienen su origen directamente de las células del embrión, se denominan también meristemos. Estos son tejidos formativos, que constantemente añaden nuevas células al cuerpo de la planta, perpetuándose y asegurando de esta forma el crecimiento continuo de la misma. En ellos se

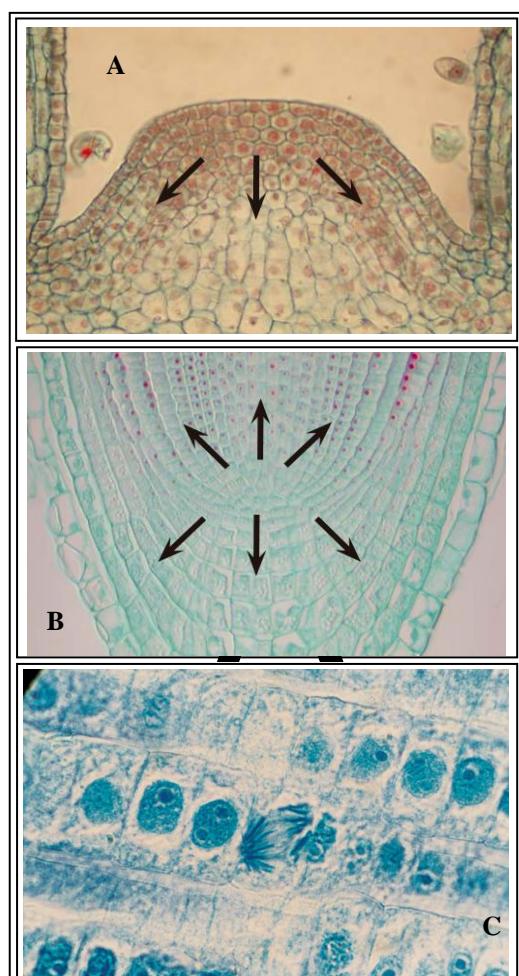


**Figura V.2.1.1.** Embrión en diferentes grupos de plantas con flores, donde se diferencian los puntos de crecimiento continuo.  
Tomado de Judd et al. (2008).

presentan algunas células denominadas iniciales, que permanecen siempre en estado meristemático y otras provenientes de ellas, producto de divisiones sucesivas, denominadas células derivadas. Estas últimas van perdiendo gradualmente sus propiedades meristemáticas, al aumentar de tamaño y sufrir un proceso de diferenciación, producto del cual, experimentan cambios morfológicos y fisiológicos que les permiten asumir determinadas funciones. De esta forma, pasan a formar parte de los tejidos adultos.

En la planta existen varias zonas de crecimiento, en las cuales lógicamente están presentes los meristemos. La diversidad de estos últimos puede entonces clasificarse, atendiendo a varios criterios:

- Por su posición: Meristemos apicales y meristemos laterales.
- Por su origen, criterio que se sigue en esta obra para hacer una descripción más detallada de aquellos que resultan relevantes. Incluye meristemos:



**Figura V.2.1.2.** Tejidos meristemáticos.  
A. Ápice caulinar. B. Ápice radicular. C. Células meristemáticas.

Tomado: A y B. De Simpson (2006); C. De <http://1.bp.blogspot.com/>.

Primarios: También denominados meristemos apicales.

Remanentes: Meristemo intercalar, cambium primario y meristemoides.

Secundarios. Cambium secundario y cambium suberoso (felógeno).

Los meristemos apicales (también denominados promeristemos o meristemos primarios), se encuentran en el extremo del tallo (ver figura V.2.1.2 A) y cada una de sus ramas y en el extremo de la raíz principal y sus ramificaciones (cabe plantear que el de las raíces debiera ser descrito como subapical, porque realmente está protegido por otro tejido denominado cofia; ver figura V.2.1.2 B). Están constituidos por células iniciales y sus derivadas inmediatas y se caracterizan por presentar células pequeñas más o menos isodiamétricas, muy numerosas; generalmente carecen de espacios intercelulares, poseen pared celular fina, protoplasto relativamente indiferenciado y denso, con actividad metabólica activa (por ejemplo síntesis de proteínas), proplastidios abundantes, numerosas vacuolas y numerosas mitocondrias y ribosomas; el núcleo es grande y está siempre en activa síntesis y duplicación del material genético y en mitosis activa (ver figura V.2.1.2 C). Al microscopio, el área ocupada por estos tejidos suelen presentar forma cónica, en ocasiones más o menos aplazadas, por los que se les conoce también como conos representativos. El meristemo apical caulinar está protegido por el brote de las hojas y el ápice

radicular, por la cofia o pilorrita, ya mencionada. En ellos pueden distinguirse tres complejos celulares, de los cuales se derivan diferentes partes del cuerpo primario de la planta:

- Protodermis. Da origen al tejido epidérmico que recubre el cuerpo de la planta.
- Procambium. Da lugar al tejido conductor primario (xilema y floema).
- Meristemo fundamental. Origina los tejidos fundamentales (parénquima y sostén).

En la actualidad se cultivan artificialmente, con diversos fines, meristemos separados de la planta. Al respecto puede verse información adicional en el cuadro texto que se muestra en este propio epígrafe.

El significativo y permanente crecimiento en grosor que se produce en las partes adultas de algunas plantas, es responsabilidad de los meristemos secundarios, los cuales generan nuevos tejidos que se añaden al cuerpo del vegetal. Estos se originan como nuevas formaciones a partir de células adultas que recuperan su capacidad de división, aspecto que los diferencia de los primarios y remanentes que proceden directamente del protomeristema embrionario. Las características de sus células están en dependencia del tejido que les dio origen, pero por lo general son: estrechas y largas, fusiformes, muy vacuoladas, con cloroplastos, gránulos de almidón, taninos, punteaduras en sus paredes primarias y plasmodesmos que garantizan la comunicación intercelular. Entre ellos encontramos el denominado cambium secundario o cambium vascular (que se origina del procambium) y el cambium suberógeno o felógeno (que se origina a partir de células parenquimáticas a distintas profundidades por fuera del cambium vascular en la corteza (ver figura V.2.1.3.).

El cambium secundario, mediante divisiones tangenciales consecutivas produce xilema y floema

#### Cultivo de meristemos

Fragmentos de tejidos meristemáticos pueden ser separados de las plantas y cultivados artificialmente, en condiciones asépticas, utilizando una solución de composición química definida e incubados en condiciones ambientales controladas.

Este tipo de tecnologías forma parte de las denominadas biotecnologías y no sólo puede hacerse directamente a partir de tejidos, sino también de protoplastos, células y órganos.

Como resultado del suministro de elementos minerales nutritivos, vitaminas, azúcares (fuente de energía) y una mezcla de hormonas, que resultan esenciales para el crecimiento vegetal, el material original (explanto), conforma a veces una masa aparentemente desorganizada, conocida con el nombre de callo (tejido meristemático). Este se hace aumentar significativamente de volumen y peso, hasta alcanzar la cantidad necesaria para la regeneración del número de plantas deseadas.

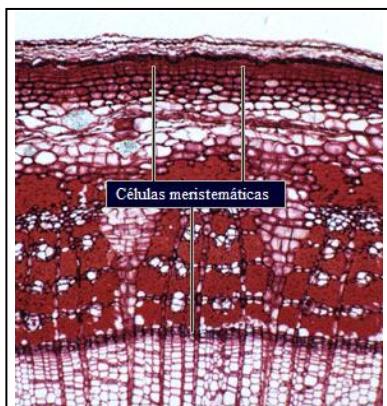
Después de una cuantiosa fragmentación del callo, cada porción se pasa a medios ricos en auxinas, para inducir gradualmente su diferenciación, la emisión de raíces, brotes y restituir una planta completa. Esas vitroplantas se sacan finalmente del medio aséptico y se someten a un proceso de rustificación gradual, que termina adaptándolas a vivir en las condiciones en que serán plantadas para completar su ciclo y responder a los fines planificados.

El cultivo de tejidos constituyen una herramienta de gran valor, entre otras cosas, para la propagación rápida de clones (conjunto de individuos genéticamente idénticos, que descienden, por mecanismos de reproducción asexual, de un organismo de alto valor para determinados fines), libres de patógenos y enfermedades.

Condensado por Isidro E. Méndez de <http://es.wikipedia.org/>

hacia uno y otro lado, quedando el nuevo meristemo situado entre ambos. Producto de su

actividad, se agregan constantemente nuevas células, lo cual hace posible el crecimiento en grosor. El cambium suberoso produce hacia el exterior el denominado súber o corcho y hacia el interior la felodermis. El súber es un tejido secundario de protección, que sustituye a la epidermis en las plantas con crecimiento en grosor cuando este se produce.



**Figura V.2.1.3.** Cambium suberógeno (felógeno) y cambium vascular en la sección transversal de un tallo de *Tilia* (Tiliaceae, Magnoliopsida).

Tomado de Silvester et al. (1999).

Los meristemos remanentes son células meristemáticas aisladas, que pueden en un momento dado entrar en actividad mitótica y multiplicarse. Por derivar de meristemos apicales, conservar potencialidad para generar crecimiento y permanecer dispuestas en cordones o estratos dentro de zonas más o menos diferenciadas, se identifican con ese nombre y se considera que son de origen primario.

Entre los meristemos remanentes se encuentran los denominados meristemos intercalares presentes en la porción basal de los entrenudos, en los tallos de algunas monocotiledóneas, que al mantener actividad mitótica, constituye una zona de crecimiento entremezclados con los tejidos adultos y que contribuyen al crecimiento en longitud.

Se conoce como meristemoides a pequeñas zonas puntuales de crecimiento que resurgen a partir de células ya diferenciadas en lugares concretos. Por división mitótica intensa, producen modificaciones en tejidos permanentes, como es el caso de los estomas (ver epígrafe V.2.2), los pelos y los agujones, entre otras estructuras.

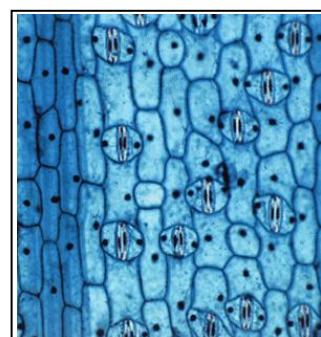
## V.2.2. Tejidos permanentes.

Se denomina proceso de diferenciación a las transformaciones mediante las cuales las células, hasta entonces meristemáticas, adquieren las propiedades que le permitirán realizar las funciones inherentes al tejido permanente del que van a formar parte. Sólo las células meristemáticas no han experimentado el proceso de diferenciación. Existen numerosos casos de especializaciones celulares en los vegetales, entre las cuales dos merecen ser citados, a modo de ejemplo: Para adquirir función de protección, se impregna cutina o suberina en las paredes, lo cual les permite evitar la desecación y otros efectos nocivos a los tejidos internos. Al adquirir una forma alargada y experimentar un engrosamiento de las paredes, las células encargadas del transporte de sustancias pueden realizar una efectiva conducción y, en alguna medida, el sostén.

Como las características adquiridas por las células durante el proceso de diferenciación, perduran durante toda la vida del vegetal, los tejidos de los cuales ellas forman parte han sido denominados permanentes.

### V.2.2.1. Tejidos de protección.

Los tejidos de protección encuentran recubriendo el cuerpo de la planta, en contacto directo con el ambiente, evitan su desecación y permiten el intercambio gaseoso. Existen dos tipos: el tejido



**Figura V.2.2.1.1.** Epidermis foliar en una monocotiledónea, vista al microscopio óptico.

Tomado de Silvester et al. (1999).

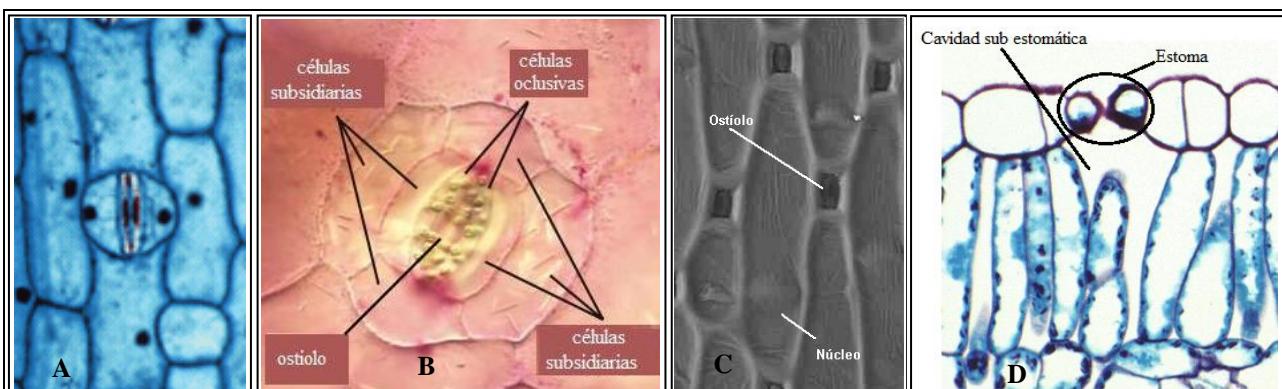
epidérmico, presente en todos los vegetales y el tejido suberoso, que sólo aparece en las plantas con crecimiento secundario. A continuación se hace una descripción de cada uno de ellos.

La epidermis es la capa de células más externa del cuerpo primario de la planta. Como ya se ha dicho, está en contacto directo con el ambiente, recubriendo los tejidos de la hoja, el tallo, las raíces, las partes florales y el fruto. Su función es la protección contra la desecación y contra los daños mecánicos, así como permitir el intercambio de gases, la absorción de sustancias y la secreción. Tiene su origen en los meristemos apicales (protodermis); si se trata de los órganos aéreos del a planta, del ápice caulinar y, si se trata de los subterráneos, del ápice radicular que se encuentra recubierto por la cofia.

La epidermis puede ser mono o pluriestratificada y sus células, en dependencia de las funciones que realizan presentan gran variedad de formas. Por lo general: se mantienen siempre con vida; son de forma tubular, aplanada o, en ocasiones, irregular; se disponen muy unidas unas a las otras, sin dejar espacios intercelulares (ver figura V.2.2.1.1); carecen de cloroplastos (excepto en los estomas) y presentan grandes vacuolas que pueden acumular pigmentos antociánicos. Sobre la superficie exterior de la pared celular se produce un proceso impregnación de cutina (denominado cutinización), producto de lo cual, el tejido se cubre de una capa más o menos continua (a veces con pliegues y grietas), que puede variar de espesor en dependencia de la especie y de las condiciones ambientales en que vive la planta (bien sea en lugares sombríos y húmedos o en lugares secos y soleados, entre otras particularidades). Algunas especies pueden depositar en la cutícula, además, ceras, resinas, aceites y sales minerales; otras presentan también suberina, sílice, lignina o mucilagos.

Frecuentemente las células epidérmicas sufren modificaciones que le permiten realizar funciones no relacionadas con la protección, entre la cuales podemos citar a los estomas y los pelos o tricomas (absorbentes y protectores).

Los estomas se encuentran en la mayoría de las partes aéreas de las plantas terrestres, predominando en las hojas y tallos jóvenes. En las hojas pueden presentarse en la superficie de la cara superior (haz) o de la inferior (envés), aunque generalmente en la primera; pueden encontrarse al mismo nivel que las células epidérmicas, sobresalir o encontrarse hundidos, en dependencia de la humedad del medio donde viva el organismo (ver figura V.2.2.1.2).



**Figura V.2.2.1.2.** Estomas. A. Vistos al microscopio óptico. B. Visto al microscopio electrónico. C. Hundidos en la epidermis, vistos al microscopio electrónico. D. Vista transversal en un corte a una lámina foliar.

Tomado: A y D, de Silvester et al. (1999); B y C, de Simpson (2006).

También pueden presentarse en ocasiones en pétalos (no funcionales), estambres, gineceos y rizomas. Los estomas constituyen modificaciones epidérmicas que se presentan como un poro (ostíolo) rodeado de dos células oclusivas (ver figura V.2.2.1.2 B). Las células epidérmicas adyacentes a las células oclusivas, se diferencian en muchas plantas del resto de las células epidérmicas por su morfología y colocación y se les denomina células anexas o acompañantes y algunos autores denominan a todo el conjunto de complejo estomático. Por debajo de cada estoma se presenta la cavidad sub estomática (ver figura V.2.2.1.2 D) que comunica con los tejidos internos por medio de los espacios intercelulares.

La formación de un estoma comienza cuando una célula adulta, diferenciada pero aún viva, sufre un proceso de desdiferenciación vuelve a adquirir capacidad de división, para dar origen a un meristemoide y a una célula hermana de mayor tamaño. A su vez, el meristemoide puede seguir realizando divisiones asimétricas o bien puede diferenciarse hasta transformarse en una célula oclusiva madre. Finalmente, esta última sufre una división simétrica y da origen a su homóloga alrededor de un poro estomático.

Mediante la regulación de la turgencia de las células oclusivas se controla la apertura del poro. Estas son generalmente de forma arriñonada o semejante a una semilla de frijol, y poseen un desigual engrosamiento de la pared celular, de manera que la parte más ancha, queda situada hacia el ostíolo. Sus propiedades mecánicas son determinadas por la disposición de las microfibrillas. Se caracterizan también por la presencia de cloroplastos, (cuyos tilacoides no están tan organizados como los de las células del mesófilo de la hoja); de mitocondrias, dictiosomas, ribosomas y abundante retículo endoplasmático rugoso.

Los pelos o tricomas constituyen apéndices de las células epidérmicas. Su formación ocurre a partir de meristemoídes epidérmicos, constituidos normalmente por una sola célula capaz de crecer hacia fuera, bien sea por dilatación o división (de manera similar al proceso que da origen a los estomas). Ello ocurre en todas las partes de la planta, incluso en estambres, como sucede en los géneros *Tradescantia* (Commelinaceae, Magnoliophyta) y *Gossypium* (Malvaceae, Magnoliophyta), a la vez que pueden persistir durante toda la vida de la planta o sólo presentarse en un período concreto. En muchas especies se mantienen completos, pero en otras, pierden el protoplasma y queda sólo la pared.



**Figura V.2.2.1.3.** Pelos o tricomas. A. A simple vista, en hojas, tallos, cáliz y frutos de *Solanum* (Solanaceae, Magnoliophyta). B. Vistos al microscopio electrónico.

A- Foto de Isidro Méndez Santos. B- Tomado de <http://www.biologia.edu.ar/>

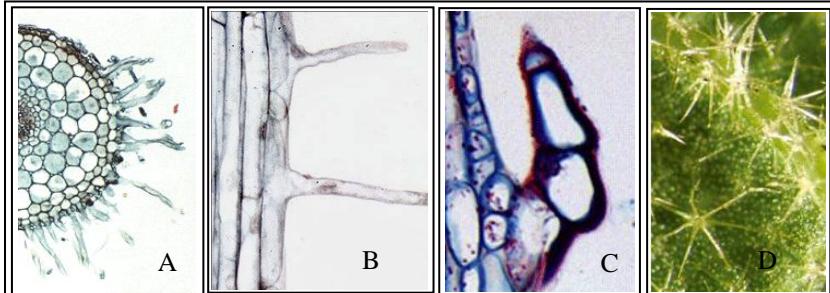
Los pelos pueden presentarse de variadas formas, ser unicelulares o pluricelulares y tener o no ramificaciones, todo lo cual se tiene en cuenta para la diferenciación taxonómica de las especies (ver figura V.2.2.1.3 y V.2.2.1.4). Sus paredes celulares son generalmente finas y constituidas

únicamente de celulosa, pero pueden estar cubiertas por cutícula y lignificarse, impregnarse de sílice o de carbonato de calcio. Algunos pueden tener paredes secundarias gruesas.

Los tricomas están involucrados en diversas funciones de la epidermis. Algunos intervienen en la regulación de la transpiración; otros, en el caso específicos de las lianas (bejucos), contribuyen a fijar la planta a la superficie por donde trepa; los denominados pelos absorbentes, fundamentalmente radicales, tienen la función garantizar la entrada de agua al organismo (ver figura V.2.2.1.4 A y B); los que incluyen glándulas en su estructura (glandulares), secretan productos de naturaleza variada; otros sensibles al tacto, sirven para la percepción de estímulos mecánicas (se trata de las papilas, ricas en plasma), por sólo mencionar algunos ejemplos.

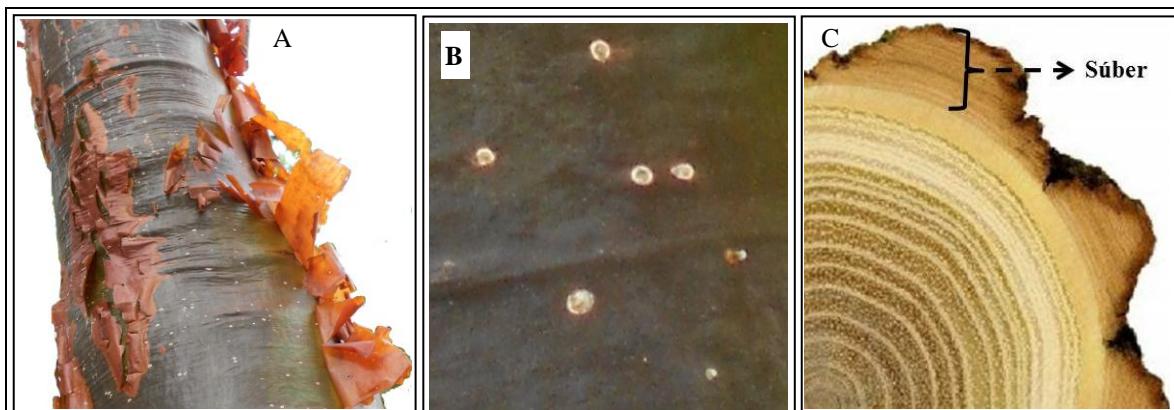
El tejido suberoso (ver figura V.2.2.1.5) surge en aquellas

plantas cuyas partes maduras experimentan, en determinado momento de su ontogenia, un acusado crecimiento secundario en grosor, por lo que la epidermis del tallo y de las raíces es sustituida por estratos de células suberificadas. La sustitución de un tejido por otro se produce por la actividad del meristemo secundario conocido como felógeno, constituido por células más o menos aplanadas, cuya actividad cambial produce una capa de células hacia el exterior, denominadas células de corcho (que limita con los restos de la epidermis), y hacia el interior, la felodermis, tejido parecido al parénquima cortical, que limita con los tejidos conductores y de sostén. Algunos autores utilizan el término peridermis para referirse al conjunto de súber, felógeno y felodermis.



**Figura V.2.2.1.4.** Diferentes tipos de pelos. A y B. Pelos radicales. A. Vistos en la sección trasversal de la raíz. B. Aumento, al microscopio óptico. C. Pelo pluricelular visto al microscopio óptico. D. Pelos estrellados, vistos al microscopio estereoscópico.

Tomado: A, B y C, de Silvester et al. (1999); D, de Simpson (2006).



**Figura V.2.2.1.5.** Tejido suberoso. A y B. En el tallo de *Bursera simaruba* (Burseraceae, Magnoliophyta). A. Desprendimiento de capaz de súber. B. Lenticelas. C. En la sección trasversal de un tallo de *Acacia* (Mimosaceae, Magnoliophyta).

A y B. Foto de Isidro Méndez Santos. B. Tomado de: <http://thumbs.dreamstime.com/>

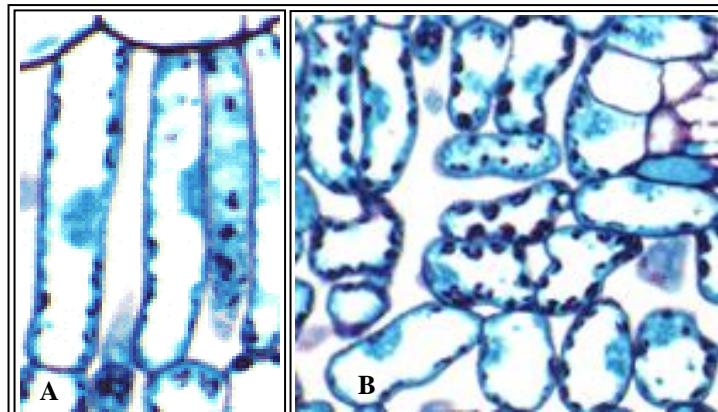
Las células adultas del corcho aparecen ya muertas y han perdido el protoplasma; tienen forma prismática, son, con frecuencia, alargadas en sentido paralelo al eje longitudinal del tallo o de la raíz, aparecen muy compactadas y sin espacios intercelulares. Tienen las paredes celulares secundarias engrosadas por la impregnación en suberina (también pueden significarse y acumular taninos) y su color es grisáceo o parduzco.

En las partes aéreas del vegetal, con la sustitución de la epidermis desaparecen también los estomas y, con ellos, las estructuras por las cuales esa parte de la planta realizaba hasta entonces el intercambio gaseoso. Esa función es garantizada en el tejido suberoso por pequeñas protuberancias con escasa o nula suberización, cuya ordenación celular diferenciada deja una abertura de forma lenticular en su centro, que tiene continuidad con los espacios vacíos existentes en el interior del brote (ver figura V.2.2.1.5 B). A las mismas se les asigna el nombre de lenticelas y varía desde un tamaño casi imperceptible a simple vista hasta de 1 cm o más.

### V.2.2.2. Tejido fundamental (parénquima).

Como ya se ha dicho, la masa principal del cuerpo de la planta lo constituye el tejido fundamental (parénquima) y se localiza en el interior de todos los órganos. Las células parenquimáticas se encuentran también asociadas a otros tejidos, fundamentalmente el conductor. Se origina a partir de meristemos fundamentales del tallo y la raíz, de los meristemos marginales de las hojas, del cambium vascular y, en las plantas con crecimiento secundario en grosor, del felógeno.

El parénquima está constituido por el tipo básico o elemental de células diferenciadas, pues son, en general, relativamente poco especializadas y, de acuerdo con la cualidad que alcancen en este sentido, pueden reanudar o no la actividad meristématica en determinado momento de la ontogenia del organismo. Tienen metabolismo activo, así como morfología y fisiología variable; su forma es generalmente isodiamétrica (a veces pueden ser más o menos alargadas); normalmente sus paredes primarias



**Figura V.2.2.2.1.** Parénquima clorofílico *Syringa* (Oleaceae, Magnoliophyta). A. En empalizada. B. Lagunar.  
Tomado de Silvester et al. (1999).

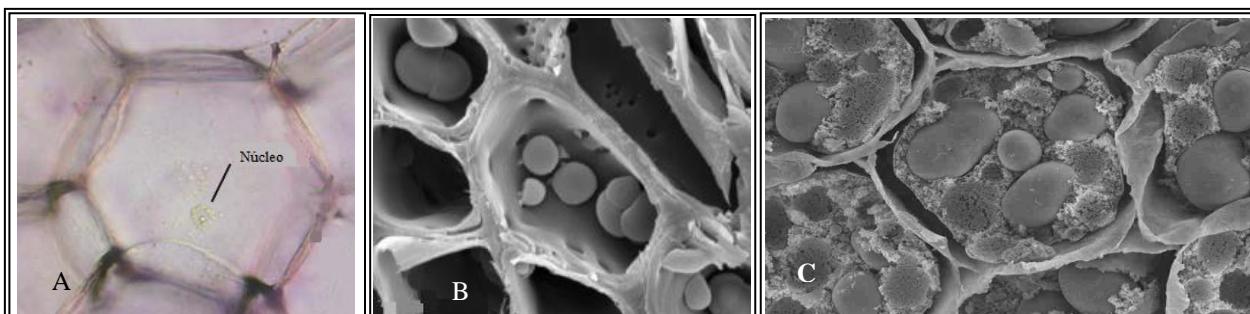
son delgadas, constituidas solamente por celulosa (cuando las paredes son gruesas, se observan numerosas punteaduras y raramente están lignificadas). El citoplasma es relativamente voluminoso e incluye grandes vacuolas que almacenan diferentes sustancias (proteínas, aminas, almidón, aceites, etc.) y, en algunos casos, cromoplastos (por ejemplo, en la zanahoria, *-Daucus carota*, Apiaceae, Magnoliophyta-), cristales y taninos.

El tejido parenquimático tiene una extraordinaria importancia pues en él se desarrollan actividades esenciales para la vida de la planta, como son: la fotosíntesis, la respiración, la secreción, así como el transporte de agua, sales minerales y sustancias elaboradas. Teniendo en consideración el lugar de la planta donde se encuentre y la función que realicen, se distinguen

diferentes tipos de parénquima: clorofílico (asimilador), de reserva, conductor, aerífero y el acuífero.

El parénquima clorofílico (ver figura V.2.2.2.1) se encuentra en el mesofilo de las hojas y en regiones periféricas de los tallos jóvenes de las plantas herbáceas y con crecimiento primario. Las células de este tejido presentan paredes celulares delgadas, con un número variable de cloroplastos según las especies. Se presentan dos tipos: el de empalizada y el lagunar. El de primero de ellos, con función fotosintética, puede presentar uno o más estratos de células prismáticas, alargadas, dispuestas con su longitud mayor perpendicular a la superficie de la hoja (cerca a la cara superior), muy compactas, sin espacios intercelulares, con numerosos cloroplastos (ver figura V.2.2.2.1 A). El parénquima clorofílico lagunar, presenta las células de forma irregular, con un número menor de cloroplastos que el anterior y con grandes espacios intercelulares (ver figura V.2.2.2.1 B). Su ubicación está entre el parénquima clorofílico de empalizada y la epidermis del envés de la hoja, de manera que por sus espacios intercelulares pueda circular el aire del cual se obtiene el CO<sub>2</sub> necesario para la fotosíntesis.

El parénquima reservante (ver figura V.2.2.2.2), como su nombre lo indica, tiene la función de almacenar sustancias de reserva, por lo que en él es característico, el tamaño relativamente grande del citoplasma y de sus vacuolas. Aparece en la corteza y la medula de tallos y raíces, pero especialmente en los órganos especializados, como es el caso de las raíces napiformes, los tubérculos y los tejidos nutricios de las semillas. En dependencia de la sustancia que almacena, se presentan amiloplastos (si acumulan almidón), proteinoplastos (si se trata de proteínas) y

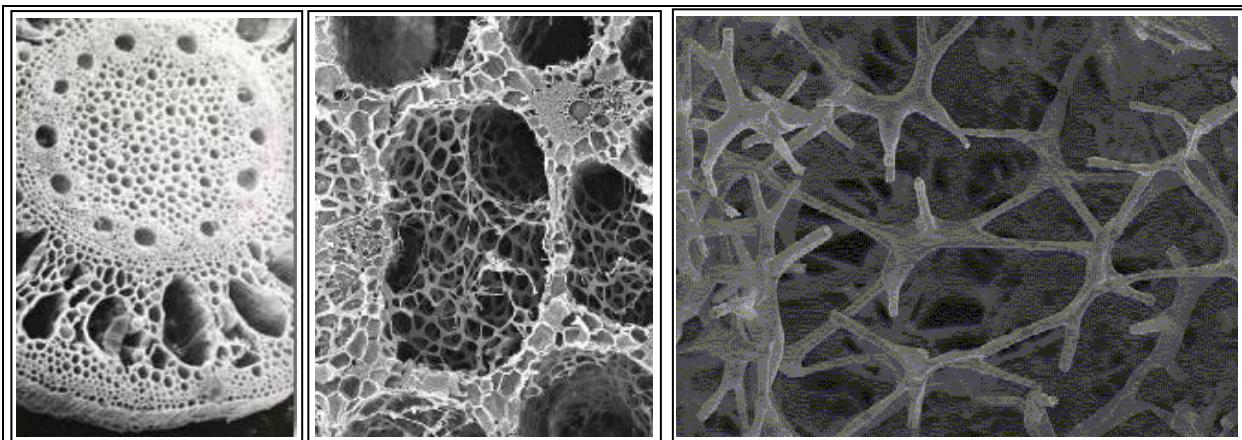


**Figura V.2.2.2.** Parénquima reservante. A. Acuífero, visto al microscopio óptico. B. Asociado a tejidos de conducción. C. Células acumuladoras de almidón en *Lens culinaris* (Fabaceae, Magnoliophyta), vistas al microscopio electrónico.

A, tomado de Simpson (2006). B y C, tomado de <http://www.biologia.edu.ar>.

elaioplastos (si reservan aceites). El arroz (*Oryza sativa*, Poaceae), el trigo (*Triticum aestivum*, Poaceae), la cebada (*Hordeum vulgare*, Poaceae), el frijol (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae), el chícharo (*Pisum sativum*, Fabaceae), la lenteja (*Lens culinaris*, Fabaceae), la malanga (*Xanthosoma*, Araceae), la yuca (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae), el boniato (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae), la papa (*Solanum tuberosum*, Solanaceae) y muchas otras plantas con flores (Magnoliophyta), presentan grandes cantidades de amiloplastos. El girasol (*Helianthus annuus*, Asteraceae), la soya (*Glycine max*, Fabaceae), la higereta (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae), tienen elaioplastos, mientras que los cotiledones del chícharo, frijol y lentejas aparecen además proteinoplastos. Las plantas lo almacenan para ser utilizados en diferentes etapas de su crecimiento y desarrollo y el hombre, conocedor de las características de cada una de estas especies, las cultiva para aprovechar los beneficios en su alimentación y de los animales.

Una variante del parénquima reservante es el acuífero (V.2.2.2.2 A), en el cual las plantas suculentas almacenan agua.



**Figura V.2.2.2.3.** Parenquima aerífero. Aumento progresivo al microscópio esteroscópico.

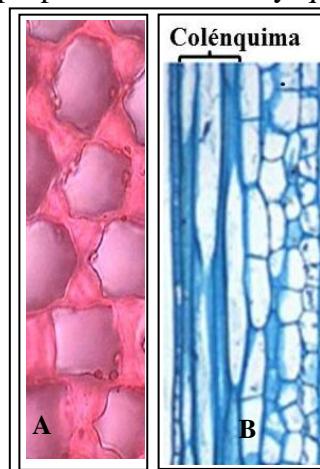
Tomado de: <http://www.biologia.edu.ar/>

Por su parte, el parénquima aerífero, como su nombre lo indica, garantiza la aireación y la flotación de plantas acuáticas y palustres. En consecuencia, se caracteriza por sus amplios espacios intercelulares (originados de forma lisígena o esquizógena), que forman un sistema a través de toda la planta, por donde circula el aire que se necesita en las partes sumergidas (ver figura V.2.2.3). Presenta una extraordinaria fortaleza, a pesar de tener una mínima cantidad de biomasa con respecto al volumen total. Los espacios aéreos pueden estar ocupados por células estrelladas de paredes celulósicas, denominadas idioblastos, que le proporcionan sostén y que frecuentemente están interceptados por finas placas de celulosa con espacios intercelulares.

### V.2.2.3. Tejidos mecánicos o de sostén.

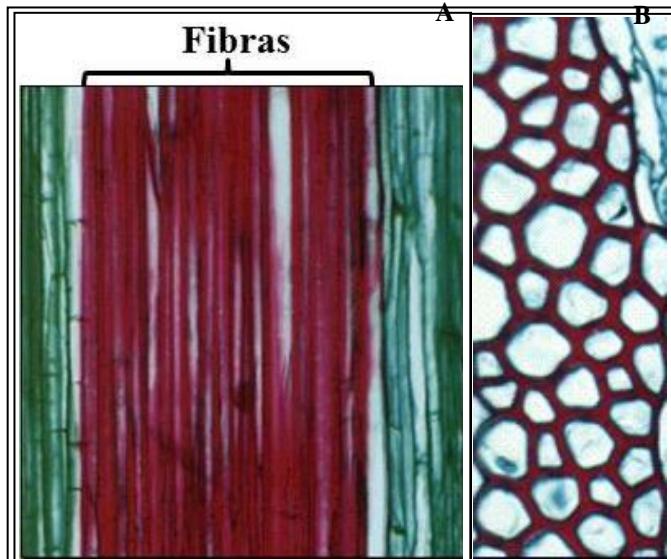
Una de las principales características de las plantas terrestres es que presentan conjuntos de células especializadas que garantizan que se mantenga erguida, a los cuales se les denomina tejidos mecánicos o de sostén. Se encuentran localizados en la corteza (acompañando los tejidos conductores) tanto de las partes aéreas (tallos) como en las subterráneas (raíces), en el eje que sostienen las hojas (pecíolo), así como en frutos y semillas. Se originan a partir del meristemo fundamental y del procambium. Se distinguen dos tipos: el colénquima y el esclerénquima.

El colénquima (ver figura V.2.2.3.1) es un tejido simple, formado por un solo tipo de células, las cuales son más o menos alargadas y con longitudes diversas (forman fibras de hasta 2 mm de longitud), o prismáticas y fusiformes. Sus células tienen protoplasto vivo, a veces con un número variable de cloroplastos, con paredes celulares gruesas que contienen grandes cantidades de hemicelulosa y pectina (carecen de lignina). Se presenta formando capas que adquieren forma desigual, para dar lugar a variantes de tipo: a) angular, con los



**Figura V.2.2.3.1.**  
Colénquima visto al microscopio óptico. A. Vista transversal.  
B. Vista longitudinal en *Chenopodium* (Chenopodiaceae, Magnoliophyta). A. Tomado de <http://www.biologia.edu.ar/>, B, de Silvester et al. (1999).

mayores engrosamientos de la pared ubicados en los ángulos por donde entran en contacto varias células; b) laminar, con engrosamiento en las paredes celulares tangenciales; y c) lagunar, con espacios intercelulares y engrosamientos de la pared que limita con ellos. En casos excepcionales, este tipo de células pueden experimentar cambios reversibles y retomar actividad meristemática.



**Figura V.2.2.3.2.** Esclerenquima, fibras, vistas al microscopio óptico. A. Vista longitudinal. B. Vista transversal en calabaza (*Cucurbita pepo*, Cucurbitaceae, Magnoliophyta).

Tomado de Silvester et al. (1999).

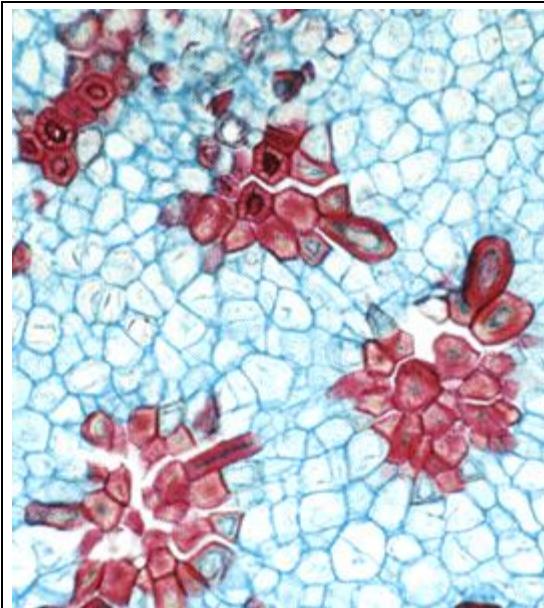
parénquima, pudiendo presentarse en forma de bandas o formar un cilindro compacto cerca de la periferia (cuando se presentan costillas, alcanza un mayor desarrollo y se ubica fundamentalmente en los ángulos salientes). Es raro encontrarlo en las raíces.

El esclerenquima (ver figuras V.2.2.3.2 y V.2.2.3.3) es también un tejido simple, constituido, en su estado juvenil, por células vivas y, por células muertas en estado adulto (desaparece el protoplasto y quedan sólo las paredes celulares). Sus células pueden ser largas (fibras) o cortas (esclereidas), pero ambas tienen en común la presencia de paredes secundarias gruesas, duras, lignificadas y con numerosas punciones.

Las fibras (ver figuras V.2.2.3.2) forman cordones en las partes internas, asociadas a los tejidos de conducción, especialmente al xilema (fibras del xilema), pero pueden también asociarse al floema (fibras del floema) o incluso al parénquima de la corteza (fibras corticales). Dada la resistencia a la tensión o tracción, tienen amplia utilización económica, como es el caso de las del henequén (*Agave fourcroydes*, Agavaceae, Magnoliophyta), el lino (*Linum usitatissimum*, Linaceae,

Las características estructurales de las paredes les proporciona a las células del colénquima resistencia a la tensión, flexibilidad y plasticidad, lo cual varía con la edad de la planta y en sus diferentes partes, de manera que las estructuras son más flexibles en su juventud y progresivamente más frágiles y duras.

Este tipo de tejido es típico de las zonas periféricas de los órganos en crecimiento. En los tallos pueden extenderse inmediatamente por debajo de la epidermis, sobre la capa más externa del



**Figura V.2.2.3.3.** Esclerenquima, escleridas, vista transversal en fruto de pera (*Pyrus communis*, Rosaceae, Magnoliophyta).

Tomado de Silvester et al. (1999).

Magnoliophyta) y el cáñamo (*Cannabis sativa*, Cannabaceae, Magnoliophyta), entre otros.

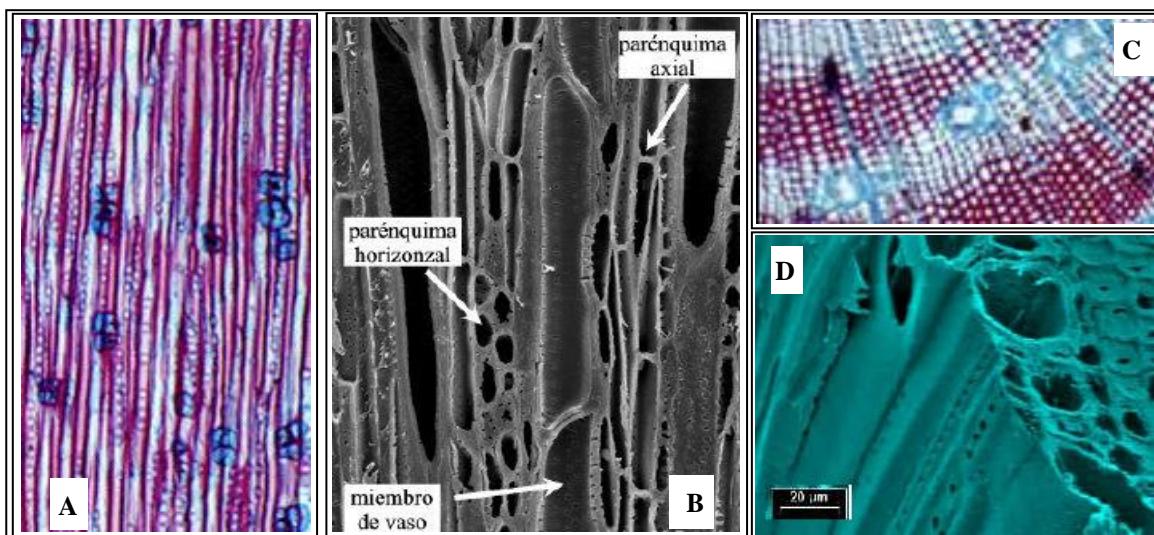
Las esclereidas (ver figuras V.2.2.3.3) tienen una distribución mucho más amplia en los vegetales, pues pueden aparecer en las hojas, en los frutos y semillas. Su tamaño y forma es también muy variable, y va desde células cortas, isodiamétricas, hasta alargadas, fusiformes o ramificadas.

#### V.2.2.4. Tejidos conductores.

La presencia de tejidos conductores, también llamados vasculares, se hace más imprescindible cuanto más amplia sea la parte aérea de la planta expuesta a la desecación. Aun en las plantas menos adaptadas a la vida en la tierra (los musgos y afines, Bryophyta), es posible encontrar cordones centrales de células alargadas, vacías y con paredes engrosadas, destinadas a la conducción de agua. En los restantes grupos existen verdaderos tejidos especializados, que comunican a todas las partes del cuerpo vegetal y llegan a formar un sistema a través del cual circula el agua absorbida desde el suelo (fundamentalmente) y las sustancias elaboradas en los órganos expuestos a la luz. Las células especializadas en el transporte del agua (también sales minerales y otras sustancias como enzimas y fitohormonas) constituyen el xilema y las que conducen las sustancias elaboradas constituyen el floema.

Durante el crecimiento primario de la planta, los tejidos conductores se originan a partir del procambium (situado bajo el ápice de los puntos de crecimiento apical) y forman xilema y floema primario. Durante el crecimiento secundario, se adicionan nuevos grupos de células especializadas en estas funciones, a partir del cambium vascular, dando lugar a xilema y floema secundario. En las plantas con crecimiento en grosor se pueden distinguir los denominados anillos de crecimiento, producto de la actividad del cambium vascular que produce capas de estos tipos de tejidos en cada estación favorable.

En general son tejidos compuestos, formados por diferentes tipos de células que se presentan



**Figura V.2.2.4.1.** Xilema, traqueidas. A y B. Vista longitudinal (A. Al microscopio óptico. B. Al microscopio electrónico). C y D. Vista transversal (C. Al microscopio óptico. D. Al microscopio electrónico). A y C. En *Pinus* (Pinaceae, Pinophyta).

A y C. Tomado de Silvester et al. (1999). B y D. Tomado de <http://www.biologia.edu.ar/>

siempre juntas formando haces.

En los grupos de plantas terrestres más primitivas, los haces están compuestos por un solo tipo de tejido, que garantiza simultáneamente la función conductora y de sostén, pero en los más evolucionadas, se produce una diferenciación de ambas funciones, por lo que es posible distinguir elementos conductores, fibras y parénquima acompañante. Los primeros están constituidos por células muy especializadas, generalmente de forma tubular, alargadas en la dirección en que se produce el transporte. En algunos casos, cada una mantiene su individualidad, pues conservan los tabiques transversales que delimitan una de otra (normalmente se presentan de forma oblicua porque al aumentar la superficie de contacto se facilita el paso de las sustancias). En otros se logra la fusión celular en distinto grado, bien sea por medio de perforaciones que aparecen en los mencionados tabiques o, en las formas más progresivas, por la desaparición total de estos últimos, llegando a constituir tubos que conforman un sistema que conecta toda la planta.

Las fibras, cuyas características ya fueron analizadas en el epígrafe anterior, aparecen asociadas al xilema, tanto primario como secundario. Las células del parénquima acompañan también a ambos tipos de tejidos conductores y se caracterizan por la acumulación de sustancias de reservas, fundamentalmente de almidón y grasas, pero también taninos y cristales.

El xilema (ver figuras V.2.2.4.1, V.2.2.4.2 y V.2.2.4.3) es un tejido complejo, compuesto por los denominados elementos traqueales, fibras y parénquima acompañante. Los primeros pueden ser de dos tipos en dependencia del grado de adaptación celular que garantiza la eficiencia de su función conductora: las traqueidas y las tráqueas o miembros de los vasos. Ambos tipos de células, dada su función, son alargadas y en el estado adulto están desprovistas de protoplasto vivo, quedando solamente sus paredes celulares muy gruesas y lignificadas.

Las traqueidas (ver figuras V.2.2.4.1) son puntiagudas en ambos extremos y mantienen sus tabiques transversales (a veces muy oblicuos). Entre ellas la comunicación se establece a través de pares de punteaduras existentes en las paredes comunes, las cuales no llegan a constituir nunca verdaderas perforaciones. Se presentan en todos los grupos de plantas vasculares y, en *Pteridophyta* y *Pinophyta*, constituyen los únicos elementos de conducción. En algunos integrantes de estos grupos, con organización especialmente elevada, se observan modificaciones tendientes a perfeccionar la función conductora, como es el caso del aumento del diámetro de los elementos y del número de punteaduras existentes en los tabiques, pero todo ello se ve limitado por la ausencia de auténticas perforaciones.

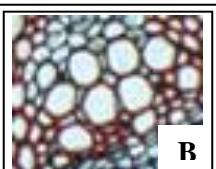
Las tráqueas o vasos leñosos (ver figuras V.2.2.4.2) están constituidos por series completas de células longitudinales o segmentos de vasos, formados por elementos más anchos que las traqueidas y que, a diferencia de aquellas, pierden el protoplasto en estado adulto y están perforadas en sus extremos, allí donde se produce el contacto de una con otra. En las formas más primitivas (en algunos helechos, *Pteridophyta*), las punteaduras se convierten en verdaderas perforaciones, al perder las membranas oclusivas de los poros. En las más evolucionadas se alcanza la total fusión celular, al desaparecer completamente el tabique de unión para formar así un sistema continuo de tubos de longitud variable. También entre ellas existe comunicación lateral mediante punteaduras.

Las paredes celulares de estas células presentan engrosamientos secundarios discontinuos y de variadas formas: helicoidal, anular, reticulada, etc. Estos le proporcionan al elemento conductor

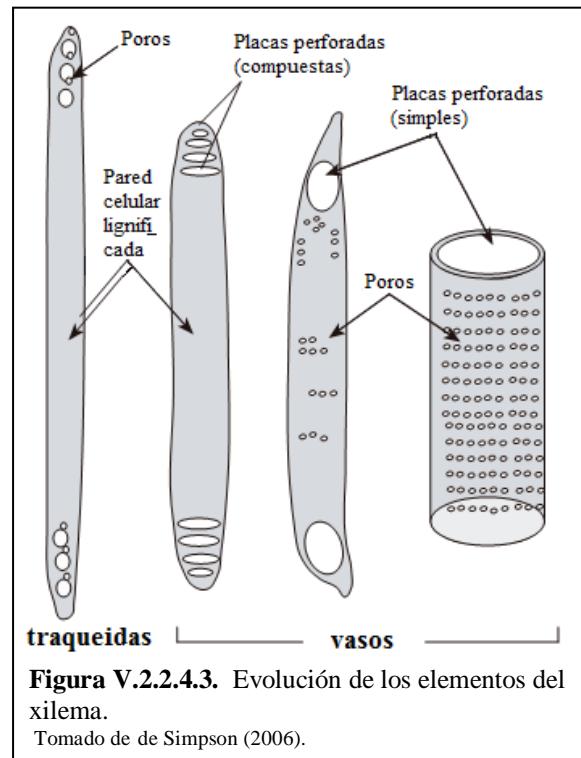
las propiedades idóneas para el transporte de agua, proceso durante el cual los vasos son sometidos a grandes tensiones y se evita así que colapsen. Los diferentes tipos de engrosamiento juegan un importante papel en los estudios anatómicos, para poder establecer relaciones filogenéticas y taxonómicas.

Los vasos son casi exclusivos de las plantas con flores más progresivas. Sólo excepcionalmente se presentan en algunos helechos (Pteridophyta) y gimnospermas (Pinophyta). Su aparición se produjo como resultado de la evolución de las traqueidas (ver figuras V.2.2.4.3).

El floema (ver figura V.2.2.4.4) es un tejido complejo, constituido por elementos cribosos, fibras y parénquima. En los grupos vasculares más primitivos (Pteridophyta y Pinophyta), los primeros están formadas células cribosas individuales, alargadas y aguzadas en ambos



**Figura V.2.2.4.2.**  
Xilema, tráqueas,  
vistas al  
microscopio  
óptico.  
A. Vista  
longitudinal.  
B. Vista  
transversal.  
Tomado de Silvester  
et al. (1999).



**Figura V.2.2.4.3.** Evolución de los elementos del xilema.  
Tomado de Simpson (2006).

extremos. En los grupos más progresivos (Magnoliophyta o plantas con flores más avanzadas), llegan a constituir sistemas continuos, denominados tubos cribosos, integrados por células alargadas que, aunque mantienen los tabiques transversales, presentan en ellos perforaciones a modo de cribas (semejantes a los punteaduras y plasmodesmos, pero de mayor dimensión), a través de los cuales se comunican los protoplastos de los elementos contiguos. Las agrupaciones de cribas reciben el nombre de placas cribosas.

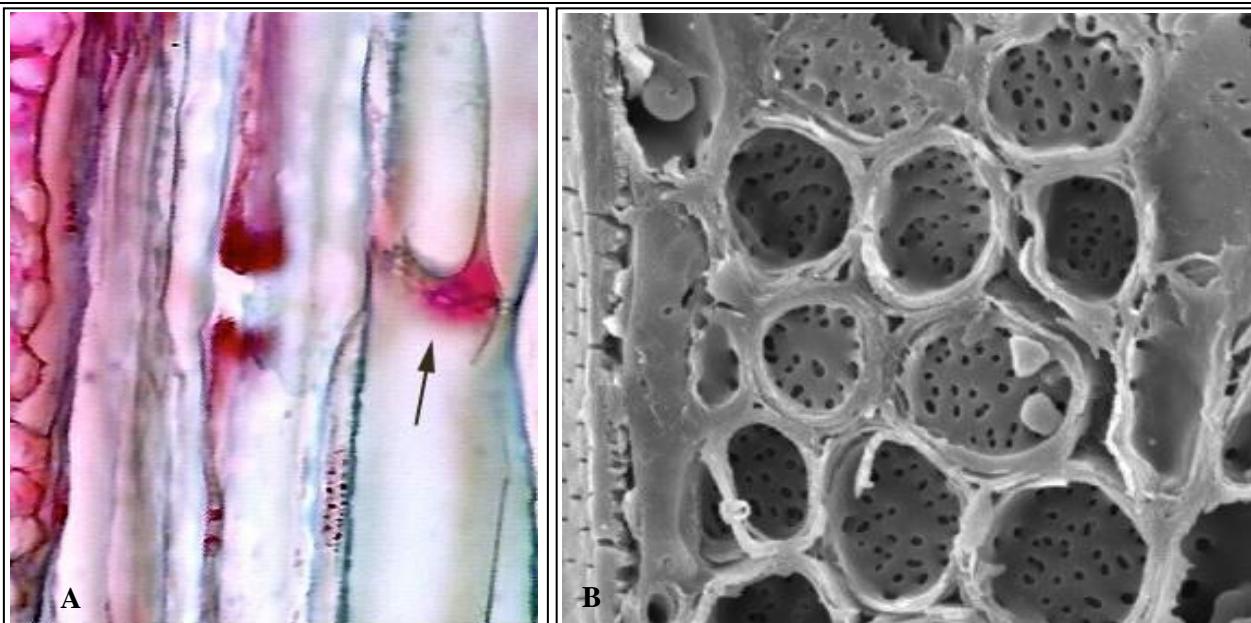
Los poros de las cribas están reforzados con calosa y a medida que envejecen, el vaso aumenta la cantidad de esta sustancia, haciendo más finos los cordones de conexión, hasta que, llegado el momento, pueden quedar obstruidos totalmente por gruesas acumulaciones.

En todos los casos, las células del floema mantienen protoplastos vivientes en estado adulto, a pesar de que el núcleo y el tonoplasto desaparecen en los primeros estadios del proceso de diferenciación, pero se mantienen las mitocondrias y los plastidios.

Las células parenquimáticas que acompañan al floema primario y secundario (denominadas células acompañantes), se originan simultáneamente con los elementos cribosos, tienen un tamaño similar a estos últimos y se caracterizan por tener protoplasma activo, así como por la

existencia de campos de punteaduras primarias y plasmodesmos en sus paredes primarias. Se plantea que mantienen relación fisiológica con los elementos cribosos y que desaparecen al dejar de ser funcionales estos últimos. Almacenan almidón, grasas, taninos, resinas y otras sustancias.

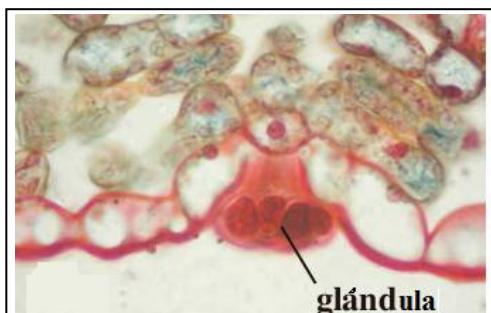
Las fibras que pueden presentarse acompañando tanto en el floema primario como en el secundario, son alargadas, con los extremos superpuestos y, por lo general, son similares a las estudiadas en el acápite V.2.2.3. Algunas poseen paredes no lignificadas, otras las tienen muy gruesas, pudiendo ser septadas y mucilaginosas. Por lo general presentan punteaduras simples o ligeramente bordeadas. En estado juvenil, las paredes primarias contienen un protoplasma activo que, al dejar de ser funcionales los elementos cribosos, se desarrollan como fibras. A veces se pueden presentar también esclereidas asociadas al floema.



**Figura V.2.2.4.4.** Elementos del floema. A. vistos al microscopio óptico. B. Vistos al microscopio electrónico.  
Tomado de <http://www.biologia.edu.ar/>

#### V.2.2.5. Tejidos secretores.

También en las plantas a la expulsión de desechos se le denomina excreción, pero en este caso no se eliminan los residuos del metabolismo en forma de excretas, como ocurre con los animales. No obstante, se produce una pérdida continua de productos finales de estos procesos (sustancias que no pueden ser degradadas y que constituyen un lastre). Ese es el caso, por ejemplo del CO<sub>2</sub> y el O<sub>2</sub>, gases expulsados a la atmósfera por todas las plantas, así como el NaCl y Ca(OH)<sub>2</sub>, sales eliminadas por las plantas acuáticas.

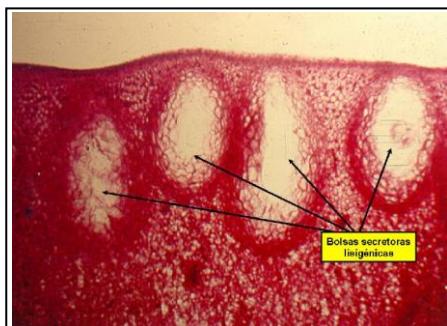


**Figura V.2.2.5.1.** Glándula pluricelular vista al microscopio óptico.  
Tomado de Simpson (2006).

Las células eliminan también sustancias que fuera de ellas desempeñan determinadas funciones en beneficio de los propios vegetales, como por ejemplo antibióticos (en los microorganismos), enzimas (en las plantas

carnívoras), productos destinados a atraer los animales polarizadores (en el caso de las plantas con semillas). Se denomina secreción a la liberación de sustancias necesarias para el funcionamiento del organismo.

No es posible distinguir claramente los procesos de excreción y secreción en los vegetales, pues todavía el conocimiento que se tienen sobre las relaciones metabólicas es deficiente y además, no es conocido el papel de muchos de los subproductos del metabolismo, por lo que no se puede apreciar si una sustancia eliminada es realmente un desecho o si puede realizar alguna otra función (ese es el caso, por ejemplo, del látex y las resinas, con las cuales las plantas pueden cerrar sus heridas). Muchas secreciones tienen importancia comercial, respecto a lo cual puede encontrarse información adicional en el cuadro texto que aparece en la página siguiente.



**Figura V.2.2.5.2.** Cavidades lisígenas en la corteza de frutos de *Citrus* (Rutaceae, Magnoliophyta), vistas al microscopio óptico.

Tomado de <http://www.biologia.edu.ar/>

Las estructuras secretoras presentes en diferentes especies constituyen características de extraordinaria importancia para taxónomos y sistemáticos, pues las plantas pueden agruparse en dependencia del tipo de estructuras y las sustancias que presentan. Varían en cuanto a su localización y su grado de especialización, pudiendo presentarse como una simple célula que expulsa un determinado producto (como es el caso de las células fotosintéticas que liberan

glucosa, o del resto de las células vegetales que producen celulosa) o como pelos glandulares individuales, glándulas pluricelulares (ver figura V.2.2.5.1) y cavidades o espacios intercelulares.

En los pétalos de muchas flores, por ejemplo en el género *Rosa* (Rosaceae, Magnoliophyta), aparecen gotas de esencia que se difunden a la atmósfera a través de la membrana. Proceden de células intercaladas en la epidermis o de glándulas localizadas en las flores, el tallo y las hojas. Los estratos epidérmicos con función secretora, reciben el nombre de epidermis glandular.

Entre las estructuras secretoras se encuentran los conductos resiníferos (denominados también esquizógenos), que se originan por el alargamiento o ensanchamiento de los espacios intercelulares, que se produce durante el crecimiento de la parte que lo rodea. Las células que recubren la bolsa o el conducto, son secretoras y vierten sus productos en la cavidad.

Reciben distintos nombres, en dependencia de su origen y de las sustancias que acumulan. Entre los



**Figura V.2.2.5.3.** Labor de resinación en tallos de *Pinus* (Pinaceae, Pinophyta).

Tomado de <http://4.bp.blogspot.com/>

más conocidos se encuentran los siguientes:

- Cavidades lisígenas o bolsas de secreción. Se denominan así porque se originan a partir de la lisis de determinadas células secretoras, lo cual da lugar a cavidades que pueden apreciarse a simple vista como puntos translúcidos. En el género *Citrus* (Rutaceae, Magnoliophyta), almacenan aceites esenciales, fundamentalmente en hojas y frutos (ver figura V.2.2.5.2).
- Conductos oleo - resiníferos. Nombrados así por almacenar resinas. En el género *Pinus* (Pinaceae, Pinophyta), por ejemplo, este producto se extrae comercialmente (también en Cuba), para utilizarlo como materia prima en la industria química (ver figura V.2.2.5.3 y cuadro texto de la página siguiente).
- Conductos oleíferos. Se identifican con estos términos, cuando lo que se almacena son aceites y ello se produce en canales alargados. Ocurre, por ejemplo, en la familia Apiaceae (Magnoliophyta), donde se encuentran especies aromáticas muy conocidas como el comino (*Cuminum cyminum*) y el cilantro (*Eryngium foetidum*), por sólo mencionar dos de las más conocidas en Cuba.
- Conductos mucilaginíferos y gumíferos. Se trata, esta vez, de tejidos que almacenan mucílagos (productos que mezclados con agua dan soluciones viscosas, aumentan de volumen y adquieren consistencia gelatinosa) y gomas (adhesivos). Es el caso de las especies del género *Cycas* (Cycadaceae, Pinophyta).
- Conductos laticíferos. Es el nombre que se utiliza cuando contienen un líquido llamado látex. Están constituidos por una o varias células, más o menos cilíndricas, unidas entre sí pero sin tabiques que las separen, de manera que constituyen tubos, ramificados o no, que atraviesan distintos tejidos del cuerpo de la planta (ver figura V.2.2.5.4). Las paredes celulares, constituidas únicamente por celulosa, son lisas y elásticas.

Los laticíferos están presentes en muchas plantas, entre las que pudieran citarse, entre otras, a la fruta bomba (*Carica papaya*, Caricaceae, Magnoliophyta), cuyo látex contiene enzimas proteolíticas (la papaína), a las diferentes especies del género *Ficus* (Moraceae, Magnoliophyta), en las cuales el látex contiene gran cantidad de proteínas, al opio (*Papaver somniferum*, Papaveraceae, Magnoliophyta), con látex rico en alcaloides y a las especies de *Euphorbia* (Euphorbiaceae, Magnoliophyta), que se destacan por la presencia de granos de almidón. Su función es dudosa, a pesar de los estudios realizados por dilucidarla. La interpretación más común que forman un sistema excretor, pero no está totalmente dilucidado.

Otro tipo de estructuras secretoras la constituyen las glándulas que se encuentran sobre los bordes de diferentes tipos de hojas. Dichas glándulas están constituidas por varias células que se especializan en secreción de una sustancia en particular (resinas, mucilagos o néctar) y están compuestas por células parenquimatosas conectadas a un haz vascular y recubiertas por una epidermis glandular.

Es necesario profundizar brevemente en algunas otras estructuras secretoras, como es el caso de los hidátodos, los pelos glandulares, los nectarios y las estructuras laticíferas.

Se denomina hidátodos (ver figura V.2.2.5.7) a las estructuras que expelen agua mediante un proceso conocido como gutación. Se observan en numerosas plantas con flores, ya sea en los ápices foliares (en las gramíneas por ejemplo), en los dientes del borde de las hojas del maíz (*Zea mays*, Poaceae, Magnoliophyta) y la fresa (*Fragaria vesca*, Rosaceae, Magnoliophyta) o en el

## Exudados y resinas vegetales

Se denomina exudado a cualquier fluido, más o menos denso, que han salido fuera de la célula o del vaso que lo contiene. Normalmente brota como respuesta a una enfermedad o a una lesión mecánica. Una vez en contacto con el aire se solidifican o permanece en estado mucilaginoso.

El término resina, por su parte, se usa en un sentido más estrecho, para determinadas secreciones orgánicas, sólidas o de consistencia pastosa, insolubles en agua, solubles en alcohol y aceites esenciales, capaz de arder y que se obtienen de manera natural como producto que fluye de diversas plantas. Pueden utilizarse con múltiples fines económicos.

Una de las más conocidas es la trementina, que se obtiene de distintos árboles denominados terebintos, pertenecientes a la familia Pinaceae (Pinophyta), fundamentalmente de: pinos (*Pinus*), abetos (*Abies*) y alerces (*Larix*). Se trata de un jugo casi líquido, pegajoso, odorífero y de sabor picante, que se emplea principalmente para obtener disolvente en la industria de pinturas y barnices. En Cuba se explota ampliamente a partir del género *Pinus*.

Al procesar industrialmente la trementina se puede obtener: aguarrás, un aceite volátil, que constituye uno de los principales diluyentes de pinturas y barnices; colofonia, una sustancia sólida, obtenida por destilación y que se emplea en farmacia para diversos fines; y la pez, también sólida, lustrosa, quebradiza y de color pardo amarillento, que se obtiene echando en agua fría al residuo que queda al extraer el aguarrás.

Del enebro, perteneciente al género *Juniperus* (Cupressaceae, Magnoliophyta) se obtiene la miera, un aceite esencial que se usa como repelente contra los parásitos de la madera y de los animales.

Se denomina gomorresina a un producto blanco, espeso, de naturaleza lechosa, que fluye naturalmente de varias plantas o tras practicarles una incisión. Se solidifica al entrar en contacto con el aire durante un tiempo que varía dependiendo de la especie que lo produce. Se utiliza como adhesivo natural.

En el caso de las oleoresinas, se trata de una mezcla más o menos fluida de resina y aceite esencial. La que se extrae de los ajíes (*Capsicum*, Solanaceae, Magnoliophyta), se utiliza en la producción alimentaria como colorante y condimento. También se emplean en la industria química, por sus propiedades surfactantes (reducen la tensión superficial de los líquidos, por lo que sirven como agentes humectantes o detergentes).

También son muy conocidos los denominados bálsamos, compuestos de resinas, ácidos aromáticos, alcoholes y ésteres. Se utilizan como: desodorizadores; purificadores; aromatizadores (por ejemplo en la fabricación del incienso); conservadores (en ocasiones las momias egipcias eran cubiertas con bálsamos y por ello el proceso de momificación recibió el nombre de embalsamado; también el bálsamo de Canadá es universalmente utilizado en Microbiología para la conservar preparaciones microscópicas); con fines medicinales (el bálsamo de Tolú, obtenido del *Myroxylon toluifera*, Fabaceae, Magnoliopsida) y condimenticos; así como la fabricación de perfumes (el bálsamo del Perú, logrado a partir de *Myroxylon balsamum*), entre otros múltiples renglones de importancia social.

Finalmente, las lactoresinas son derivadas de la coagulación del látex, un líquido lechoso, de color blanco intenso, amarillo, anaranjado o rojo. Contienen, principalmente, productos derivados de la polimerización del isopreno. Se incluyen en ellas, por ejemplo, el caucho (un polímero), cuyo principal productor es *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae, Magnoliophyta), que lo utilizan los indígenas del Amazonas para confeccionar recipientes, pelotas, etc. y que tiene amplio uso industrial, sobre todo para la fabricación de neumáticos para automóviles. El látex de *Achras sapota* (Sapotaceae, Magnoliophyta) es la fuente original del chicle. El hule, extraído fundamentalmente de *Castilla elástica* (Euphorbiaceae), de alto valor por sus propiedades impermeables y de resistencia a la electricidad. La gutapercha, extraída de árboles del género *Palaquium* (Sapotaceae), originario del Archipiélago Malayo, es una goma translúcida, sólida y flexible que ha servido para fabricar pelotas del golf, telas impermeables y aislantes de cables eléctricos (sobre todo submarinos).

Al abordar este tema, no puede dejar de mencionarse al ámbar, una piedra preciosa hecha de resina vegetal proveniente fosilizada. Las especies de las cuales procede son fundamentalmente coníferas, como el *Pinus* (Pinaceae, Pinophyta), por ejemplo y algunas angiospermas, entre las cuales se encuentran los representantes del género *Hymenaea* (Fabaceae, Magnoliophyta). Actualmente los fragmentos se extraen como un mineral en diferentes partes del mundo, para ser posteriormente cortados y pulidos con vistas a fabricar obras de arte muy refinadas.

Condensado por Isidro E. Méndez Santos de: <http://es.wikipedia.org/>

extremo de los grandes nervios foliares, como sucede en el género *Tropaeolum* (Tropaeolaceae, Magnoliophyta).

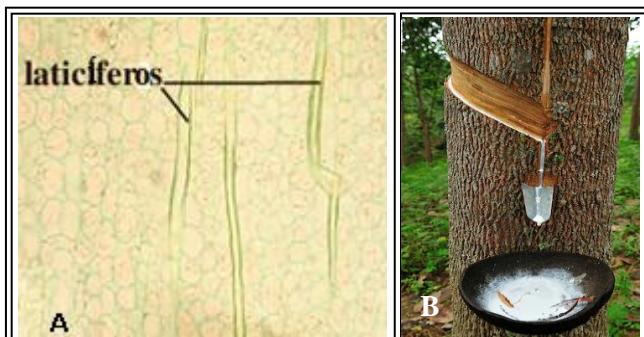


Figura V.2.2.5.4. Laticíferos. A. Conductos laticíferos. B. Extracción del látex del caucho (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae, Magnoliophyta).

A. Tomado de Simpson (2006). B. Tomado de <http://cdn.c.photoshelter.com/>

El tipo más común de hidatódo está conectado a las tráqueas terminales de los haces, por lo que histológicamente no tienen similitudes con el tejido glandular existente en el resto de la estructuras secretoras. Sin embargo, en muchas plantas con flores, las traqueidas terminales están en contacto con un parénquima de membranas delgadas (epitema), desprovisto de clorofila y con espacios intercelulares a través de los cuales el agua se desplaza desde las traqueidas a la epidermis. Esta última presenta aperturas sobre el epitema, que a veces se presentan como estomas incompletamente

diferenciados y carecen de mecanismo para la apertura y cierre del o de los poros (cada hidatódo puede tener más de uno). En otros casos el epitema está situado debajo de estomas acuíferos especiales y juntos a ellos constituyen los denominados hidátodos epítémicos.

Además de estos tejidos secretores parenquimáticos, también pueden eliminar agua líquida, los denominados hidátodos epidérmicos, constituidos normalmente por un grupo de células metamorfosadas que constituyen una foseta acuífera, como por ejemplo en *Polypodium vulgaris* (Polypodiaceae, Pteridophyta) y los pelos pluricelulares llamados hidátodos tricomáticos.

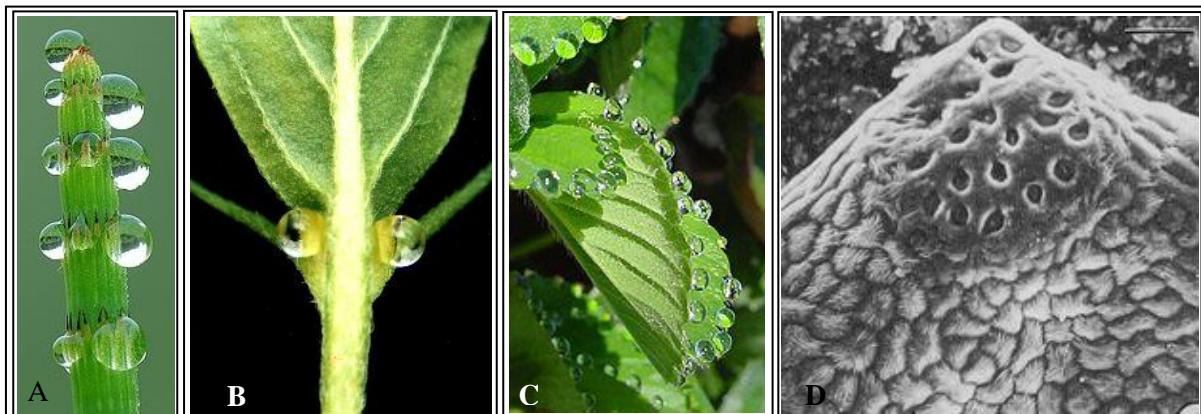


Figura V.2.2.5.7. Hidátodos. A. En tallo de *Equisetum* (Equisetaceae, Pteridophyta). B y C. En la lámina foliar. D. Hidátodo visto al microscopio electrónico.

Tomado de: <http://upload.wikimedia.org/>, <http://www.efn.uncor.edu/> y <http://www.biologia.edu.ar/>

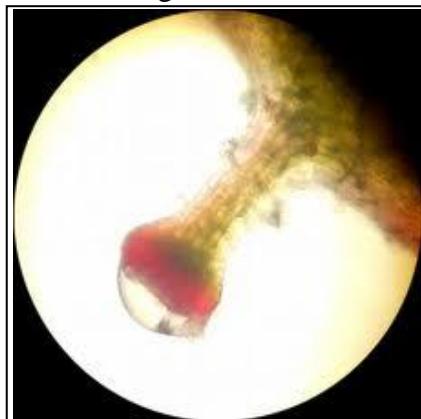
Los pelos glandulares (ver figura V.2.2.5.8.) difieren del resto de los tricomas, por tener la parte apical convertida en una glándula secretora con protoplasto denso, donde se elaboran sustancias diversas como aceites volátiles, resinas, mucílagos y gomas. La secreción se produce en el interior del plasma y pasa a través de la pared celulósica, despega la cutícula, la estira poco a poco y cuando las sustancias a expulsar están bien comprimidas, basta un leve choque o que

aumente la dilatación al incrementarse la temperatura por la acción del sol, para provocar la ruptura de la cutícula y que se produzca la salida del líquido. Después de producida la laceración, la cutícula puede regenerarse o degenerar en dependencia de la juventud del órgano

Los pelos glandulares pueden ser unicelulares, pluricelulares o peltados. Algunos del tipo unicelular simple, constan de un pedúnculo y de una cabeza uni o pluricelulada, siendo la cabeza la parte secretora del pelo (por ejemplo en la calabaza y el tabaco). En un tricoma glandular peltado, la estructura apical consta de células glandulares.

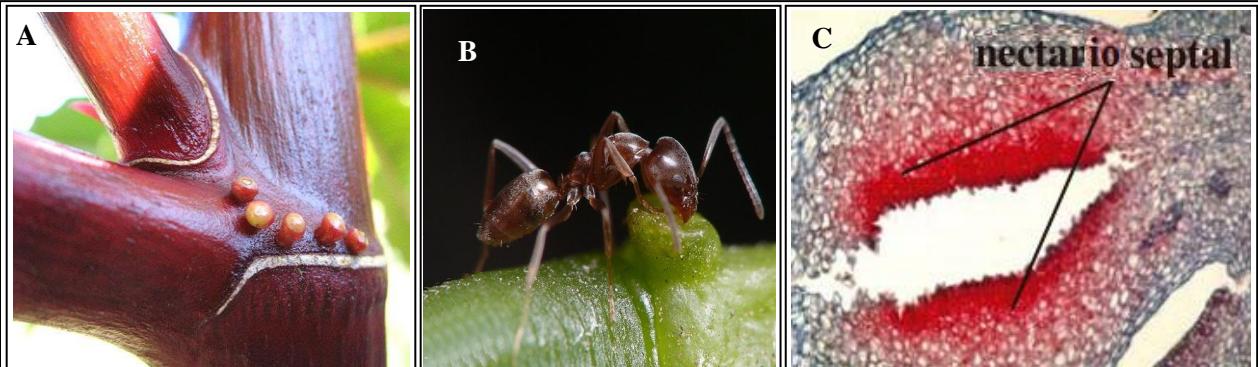
Los pelos glandulares de las ortigas (*Urtica*, Urticaceae, Magnoliophyta), conocidos por su efecto urticante sobre la piel humana, tienen una membrana muy característica, y consta de un mecanismo especial para descargar el contenido. El tricoma constituye un tubo capilar muy fino, calcificado en su extremo inferior y silicificado en el superior; la base en forma de vejiga está incluida dentro de las células epidérmicas y el extremo superior del tubo termina en una punta esférica que se rompe a lo largo de una línea predeterminada cuando el pelo entra en contacto con la piel de la persona. Una vez perdida la extremidad, el borde cortante entra fácilmente en la piel y el contenido del tubo pasa a la herida.

Se denominan nectarios (ver figura V.2.2.5.9) a estructuras diferenciadas y superficies glandulares que secretan néctar, una sustancia azucarada que es muy apreciada por los insectos. La mayor parte de las veces están situadas en las flores, pero existen también nectarios extraflorales en variadas partes de la hoja. Cuando se encuentran diferenciados como estructuras organizadas, se encuentran conectados a los tejidos vasculares, especialmente al floema.



**Figura V.2.2.5.8.** Pelo glandular, visto al microscopio estereoscópico.

Tomado de <http://cmap.uclv.edu.cu/>



**Figura V.2.2.5.9.** Nectarios. A y B. Extraflorales en *Ricinus* (Euphorbiaceae, Magnoliophyta). C. Foral, ubicado entre los septos de los carpelos.

A y B. Tomado de <http://www.fotonatura.org/>. C. Tomado de Silvester et al. (1999).

### V.3. Tendencias evolutivas comunes a todas las plantas terrestres.

Con independencia de la diferenciación de tejidos, que ya se ha estudiado en detalle, es posible distinguir en los vegetales terrestres, la continuidad y reforzamiento de varias tendencias

evolutivas, cuyas primeras evidencia pueden apreciarse en algunas algas superiores. Entre otras se encuentran las siguientes

- La diferenciación de unidades formadas por varios tejidos, dotadas de formas propias y destinadas a realizar determinadas funciones, que reciben el nombre de órganos.
  - La reducción progresiva de la fase gametofítica, dada por la dificultad para la fecundación en la tierra, donde el agua no facilita el encuentro de los gametos. En contraposición, se desarrolla el esporofito, que no necesita de la fecundación. Se considera que sólo los organismos con alternación de generaciones heterofásicas y heteromórficas, pudieron pasar al ambiente terrestre y que el haber desarrollado previamente una generación esporógena diferenciada y resistente, constituyó una ventaja para la adaptación a dichas condiciones. Una vez establecidos en el nuevo hábitat, las diferencias entre las dos fases se fueron acentuando paulatinamente, dadas las potencialidades evolutivas que le confiere al esporofito la recombinación de dos genomas, vedadas para la fase haploide.
  - El aumento de la superficie de asimilación, relacionado con la necesidad de captar mayor cantidad de energía luminosa para la fotosíntesis.
  - Protección de los esporangios y gametangios, especialmente contra la desecación. Tanto los esporangios como los gametangios, aparecen siempre protegidos dentro de cubiertas especiales. A los gametangios de los grupos más primitivos, donde se aprecia una envoltura de células estériles, se les denominan anteridios, si producen gametos masculinos y arqueonios, si producen gametos femeninos). En los grupos más evolucionados, los gametangios aparecen fuertemente reducidos, pero mantienen la protección contra el mencionado factor adverso.
- Al existir un arqueonio, la ovocélula no abandona el gametangio y por lo tanto la fecundación se produce sobre la generación sexuada (no en el medio externo, como sucede en las algas), quien garantiza también la alimentación del primer estadio del esporofito, que recibe el nombre de embrión. Al decir de Zimmermann (1979: 89) “... así se pudo desarrollar el cuidado de las crías, correspondiente a la evolución de los mamíferos, es decir que el embrión que forma la generación esporógena sea al principio un parásito, hasta cierto punto, de la generación sexuada que la alimenta”.
- Perfeccionamiento de la resistencia a la flexión, mediante el acercamiento de los elementos mecánicos y conductores significados, a la periferia de la estela (unidad morfológico- funcional que ejerce esta función).

#### **V.4. Sobre el origen de las plantas terrestres.**

Los filogenetistas están de acuerdo en buscar el ancestro de las plantas terrestres entre las algas. Ante la inexistencia de evidencias fósiles que lo demuestren, algunos autores han buscado semejanzas entre los grupos actuales. Algunas especies de *Phaeophyta* alcanzan un desarrollo vegetativo muy próximo al de los cormófitos (véase, por ejemplo, el orden *Laminariales* en el epígrafe IV.3.1) y en ciertas *Charophyta* se observan envolturas protectoras en los órganos reproductores (véase por ejemplo al género *Chara* IV.3.3). Tanto en estas últimas como las plantas terrestres se utiliza al almidón como sustancia de reserva y en su sistema de pigmentos clorofilas a y b,  $\alpha$  y  $\beta$  caroteno, así como xantofila.

Sería absurdo tratar de encontrar tal ancestro entre las algas actuales. Se supone que este debió

ser un grupo bentónico de *Charophyta*, que habitó en los mares del Silúrico (hace más de 300 millones de años), caracterizado, entre otras cosas por la presencia de: alternancia isomórfica de generaciones, talo con ramificación dicotómica, crecimiento por un tejido de formación (meristemo) y receptáculos protectores para las células germinales.

Mucho se discute si el paso al ambiente terrestre fue un evento que ocurrió en una sola línea evolutiva o en varias, simultáneamente. Quienes sostienen el primer punto de vista, consideran entre otras cosas que, de haber ocurrido de modo simultáneo, no existiría tanta uniformidad en las adaptaciones a las nuevas condiciones. Así, por ejemplo, la regulación hídrica podría haberse logrado por mecanismos diferentes y no tendría explicación la existencia, en todos los grupos, de estructuras tan complejas como son los estomas. Los partidarios del origen polifilético, interpretan la aparición simultánea de estas estructuras, como paralelismos evolutivos.

## **Lecturas recomendadas para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- Judd, W; Campell, C; Kellogg, E; Steven, P. and Donoghue, M. *Plant systematics. A phylogenetic approach*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Massachussets. 2008.
- Silvester, W., et al. (1999). *Plant structure*. University of Waikato, New Zealand: Multimedia.
- Simpson, M. (2006). *Plant Systematics*. Elsevier Academic Press. Canadá.
- Strasburguer, E. et al. (1974). *Tratado de Botánica*. 6ta. edición en español. Barcelona. Editorial Marín.
- Zimmermann, W. (1979). *Evolución Vegetal*. Barcelona. Ediciones Omega S. A.

### **Páginas Web a visitar:**

- <http://es.wikipedia.org/>
- <http://cmap.uclv.edu.cu/>
- <http://www.biologia.edu.ar/>
- <http://1.bp.blogspot.com/>
- <http://www.uh.cu/centros/>
- <http://web.educastur.princast.es/>

### **Actividades de sistematización recomendadas.**

-Elabore un cuadro resumen referente a los tejidos vegetales, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Función	Tejidos	Principales características de sus células	Variantes

-Investigue y resuma en una cuartilla, la explotación que se hace en Cuba de las técnicas de cultivo de tejidos.

-Investigue y haga una relación de las principales plantas productoras de fibras existentes en Cuba. Haga referencia a la utilización que se hace de ellas.

-Investigue cuales son los principales exudados y resinas vegetales que se explotan económicamente en Cuba. Resuma la información que acopie al respecto, en una cuartilla.



## VI

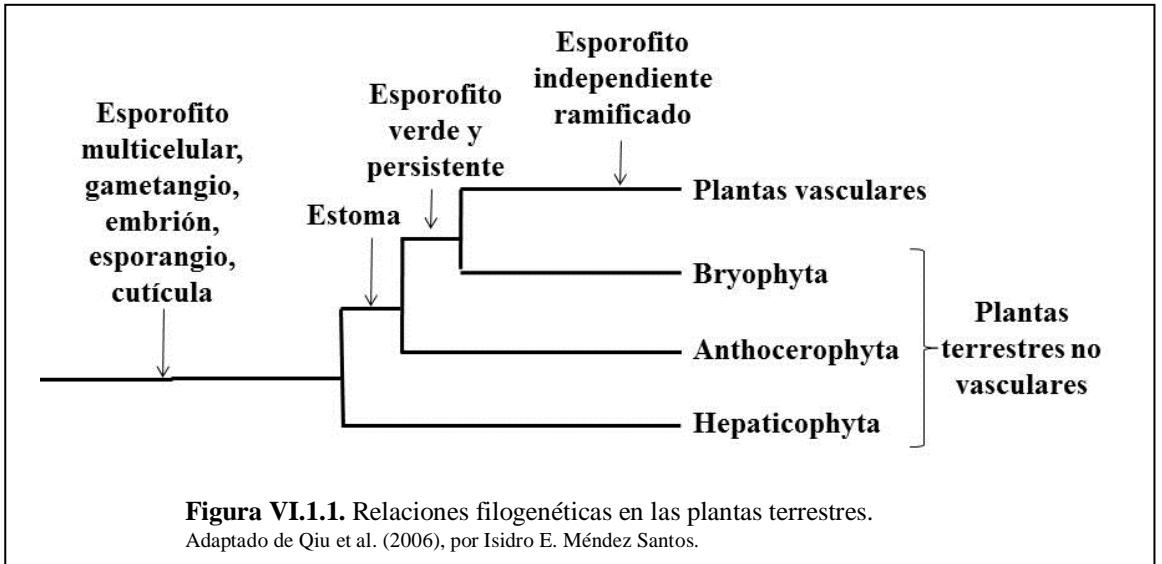
# Musgos y grupos afines (plantas terrestres no vasculares)

### VI.1. Introducción a la sistemática de las plantas terrestres.

Como se explicó en el capítulo anterior, para poder adaptarse al ambiente terrestre, las plantas debieron tener, al menos, una incipiente diferenciación tisular, gracias a lo cual, disponían ya de un tejido de protección que, entre otras funciones, evitaba la desecación. La presencia de este último se hace más notoria, en las estructuras reproductoras (tanto en el esporofito como en el gametofito), las que aparecen siempre rodeadas de una capa de células estériles, que no intervienen en la reproducción. En el caso de la fase diploide, los gametangios masculinos reciben el nombre de anteridios y los femeninos, el de arquegonios. Es por eso que se dice que las plantas terrestres son todas arquegoniadas.

La presencia de arquegonio determina que la ovocélula o gameto femenino, sea retenida en el interior del gametangio, en lugar de ser liberada al medio, como sucede en la mayoría de las algas. En estas condiciones, la singamia se produce porque el gameto masculino se traslada para concretar la fecundación dentro del arquegonio y el nuevo ser que emerge de este proceso, comienza su crecimiento protegido por las paredes de este último, concretándose así el cuidado de la planta madre con los primeros estadios de vida de su descendencia, detalle también inédito pues, salvo excepciones, tampoco está presente en las algas. Ese nuevo esporofito que crece bajo la protección de una estructura especializada, recibe el nombre de embrión, razón por la cual se dice que las plantas terrestres son también embriofíticas.

Está demostrado que las plantas terrestres constituyen un grupo monofilético (ver figura VI.1.1) y el clado que las agrupa se nombra con el epíteto de *Embryophyta*. Esta denominación, aunque utiliza el sufijo *phyta*, que da idea del rango de división en la taxonomía clásica, no identifica un taxón, al menos en el sistema asumido para la presente obra, sino solo una línea filogenética, en la cual, han evolucionado todas las plantas terrestres a partir de un tronco común.



**Figura VI.1.1.** Relaciones filogenéticas en las plantas terrestres.

Adaptado de Qiu et al. (2006), por Isidro E. Méndez Santos.

Algunos autores prefieren el nombre de embiofitas al de plantas terrestres, para evitar confusiones con ciertas líneas de algas que han transitado a la vida terrestre y con aquellos taxones, pertenecientes a grupos mayoritariamente terrestres, que se han adaptado, de manera secundaria, a la vida en el agua.

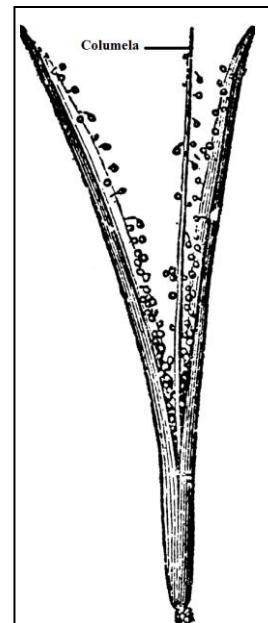
Las embiofitas se dividen en dos grandes grupos: las plantas terrestres no vasculares y las vasculares (ver figura VI.1.1). No todos los vegetales que se adaptaron a la vida en la tierra han desarrollado tejidos de conducción y sostén (estela) y, para aquellos que lo alcanzaron, tal logro tuvo un alto significado evolutivo, a la vez que constituyó un paso trascendente en la adaptación al medio.

Las plantas terrestres no vasculares han sido distinguidas frecuentemente como una división (Bryophyta) en sistemas anteriores de clasificación, pero actualmente está demostrado que constituyen un grupo parafilético (ver figura VI.1.1). Es por eso que, para la presente obra, cada uno de los grupos que la integra va a tener el rango de división. Como el grupo más conocido es el de los musgos, se toma a este para dar nombre al capítulo correspondiente, a la vez que se reconoce la existencia de otras plantas afines.

## VI.2. Caracteres generales de las plantas terrestres no vasculares.

Como se dijo anteriormente, el paso de los vegetales al ambiente terrestre se produjo paralelamente en más de una línea evolutiva. Una de esas líneas la constituyen los denominados briofitos, grupo que difiere radicalmente de las restantes por su deficiente adaptación al medio en muchos aspectos, ciclo vital y la presencia de una columna de células estériles ubicada en el centro del esporangio (columela, figura VI.2.1). Estudiemos con más detalles estas consideraciones.

Su ciclo vital es de tipo haplodiplántico, isospóreo (esporas de un mismo tamaño en todos los



**Figura VI.2.1.**  
Columela, en  
*Anthoceros*  
(Anthocerotaceae,  
Anthocerophyta).  
Tomado de  
<http://etc.usf.edu/>

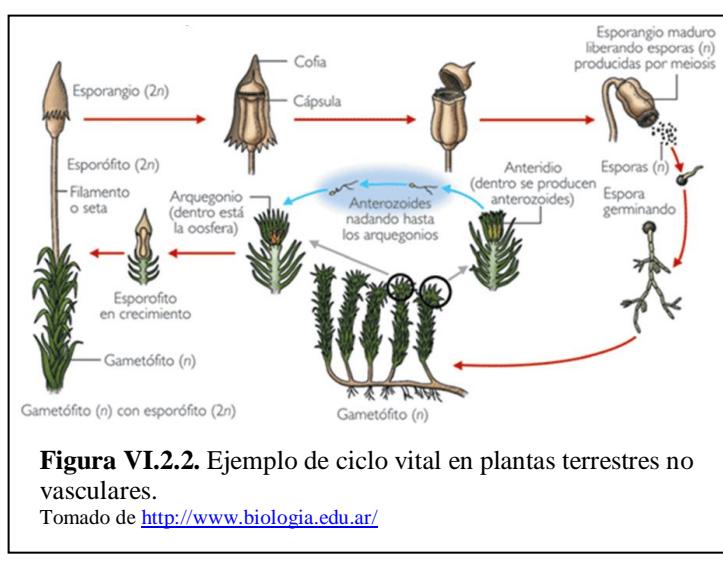
esporángios), con alternancia heteromórfica de generaciones, en la cual la fase haploide, productora de gametos, alcanza gran desarrollo, tiene vida independiente y es la que perdura, mientras que la esporofítica, diploide, es transitoria y vive a expensas de la generación haploide (ver figura VI.2.2). En todos los demás grupo de plantas terrestres, la fase perdurable es la diploide, por lo que la mayor complejidad vegetativa se alcanza en el esporofito (diferenciación del cormo en raíz y brote y de este último en tallo y hojas). Por eso, aunque algunas plantas terrestres no vasculares han desarrollado estructuras semejantes a raíces, tallos y hojas, estas son en realidad análogas y no homólogas a las de las plantas vasculares (se originan en el gametofito en lugar del esporofito) y carecen del grado de diferenciación de aquellas.

En general, carecen de diferenciación tisular y, por tanto, también de órganos verdaderos. En los representantes de mayor tamaño y complejidad se observan cordones conductores elementales, formados por células alargadas con membrana fina y tabiques transversales oblicuos, que están destinadas la conducción de agua (pueden asumir hasta el 60 % del transporte de esta sustancia), pero no se interpretan como tejido especializado en la conducción, ni mucho meno como un sistema vascular, sino que algunos autores las ven como células parenquimáticas ligeramente especializadas y otros como células aisladas de tipo conductor traqueiforme.

Como en su mayoría viven en ambientes extremadamente húmedos, pueden absorber agua por toda la superficie (poiquilohídricos) de la planta, como lo hacen las algas y no poseen mecanismos de regulación hídrica. Los gametofitos carecen de estructuras especializadas para la absorción a partir del suelo y sólo desarrollan débiles filamentos (rizidios), que penetran en el substrato con la función primordial de garantizar la fijación y no de absorver sustancias. En algunas especies se encuentran poros que intervienen en la regulación del intercambio de gases, los cuales, cuando se

presentan en la generación gametofítica, se limitan a simples orificios sin mecanismos de apertura y cierre, pero en el esporofito de algunos de sus integrantes, aparecen estructuras morfológicas (poro y células oclusivas) semejantes a los verdaderos estomas, aunque muchos autores, cuestionan su funcionamiento.

El cuerpo vegetativo del gametofito suele tener varias capas celulares y el punto de crecimiento se encuentra en posición apical, formado por una sola célula. Pueden tener organización taloide (con forma laminar, lacinada) o



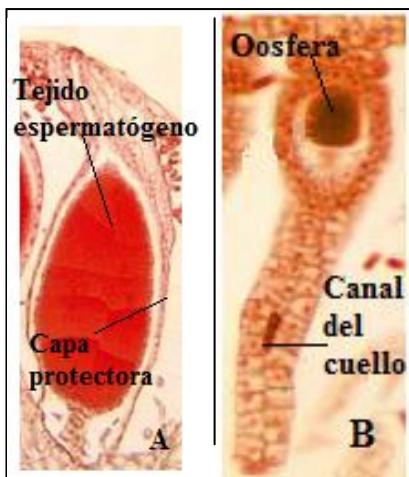
**Figura VI.2.2.** Ejemplo de ciclo vital en plantas terrestres no vasculares.

Tomado de <http://www.biologia.edu.ar/>

cormoide (diferenciado en estructuras análogas a la raíz, el tallo y las hojas, denominadas rizidio, caudilio y filidio, respectivamente). En este último caso los filidios son, en su mayoría, uniestratificados y carentes de nervios, mientras que los caudilios, por su parte, tienen una organización sencilla, aunque algunos llegan a crecer erguidos.

El gametofito puede ser hermafrodita o unisexuado. Los gametangios pueden disponerse apical o lateralmente: en las especies foliosas sobre los ejes principales o sobre las ramas laterales; en las taloides, sumergidos en el cuerpo de la planta o sobre estructuras especializadas. Los anteridios,

que son de forma globosa, sólo cuentan con una capa de células protectoras y una masa de tejido espermatógeno (ver figura VI.2.3.A). Los gametos masculinos son biflagelados (espermatozoides, en este caso, anterozoides) y la fecundación sólo puede verificarse en presencia de agua. Los arquegonios tienen forma de botella antigua y están divididos en dos partes (ver figura VI.2.3.B): vientre (formada por una capa de células estériles que rodean a una cavidad ocupada por una célula grande, denominada oosfera, que realiza la función sexual femenina) y cuello (formado por una capa de células estériles que rodea un canal por donde se desplazan los gametos masculinos para fecundar la oosfera).



**Figura VI.2.3.** Gametangios en *Marchantia* (Marchantiaceae, Hepaticophyta).

Tomado de Simpson (2006).

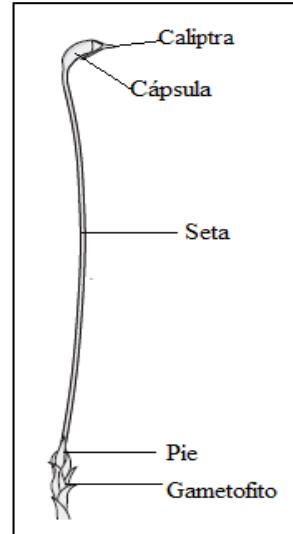
Al madurar la oosfera, las células que se encontraban en el canal del cuello del arqueionario se desintegran y su contenido es exudado al agua circundante (se piensa que dicho exudado contiene sustancias que orientan el movimiento de los anterozoides hacia el arqueionario). La masa de anterozoides es expulsada rápidamente o emergen hasta la película de agua que baña al anteridio. Los anterozoides que encuentran el líquido de las células de canal del cuello, nadan hacia el sitio de mayor concentración y bajan hasta la oosfera. Sólo uno de ellos perfora la pared de la oosfera, su núcleo se une con el de esta última y dan lugar al cigoto. Esta es la primera célula del esporofito diploide.

Después de algunas divisiones mitóticas el cigoto produce un pie

que penetra al tejido del gametofito a modo de haustorio y las otras células embrionarias forman el resto del esporofito. Las células del vientre del arqueionario se dividen y forman una cubierta que protege al embrión en desarrollo (la caliptra). En su estado adulto el esporofito consta, además del pie (ensanchamiento basal), la seta y la cápsula (ver figura VI.2.4). Dentro de esta última se desarrolla un esporangio que, en estado adulto consta de una capa de células protectoras, meyasporas y una columna central estéril denominada columela.

La espora es la primera célula de la generación gametofítica y al germinar produce, en algunos grupos, una estructura multicelular filamentosa, laminar, globosa o de otras formas, que se conoce como protonema. Este produce brotes en los que se diferencia una célula apical que da lugar a un gametofito más complejo.

Las especies de plantas terrestres no vasculares habitan en todos los ecosistemas (excepto en los mares y ambientes extremadamente secos), pero se desarrollan mejor en condiciones de alta humedad, bosques y montañas. Existen grupos adaptados a vivir en el agua dulce y otros claramente xerófitos. La mayor diversidad de presenta en las zonas tropicales. Las especies acuáticas pueden vivir flotando o sumergidas; algunas pueden tolerar la aspersión por aguas saladas, pero nunca llegan a ser totalmente marinas. Se pueden encontrar en los desiertos, aunque no alcanzan un desarrollo exuberante (dado que los factores limitantes, en este caso, son el agua y



**Figura VI.2.4.**

Esporofito en Bryophyta.

Tomado de Simpson (2006).

las altas temperaturas, experimentan adaptaciones muy significativas, como la presencia de papilas, pelos foliares, mecanismos de reparación de los sistemas de membranas celulares y vida efímera, entre otras).

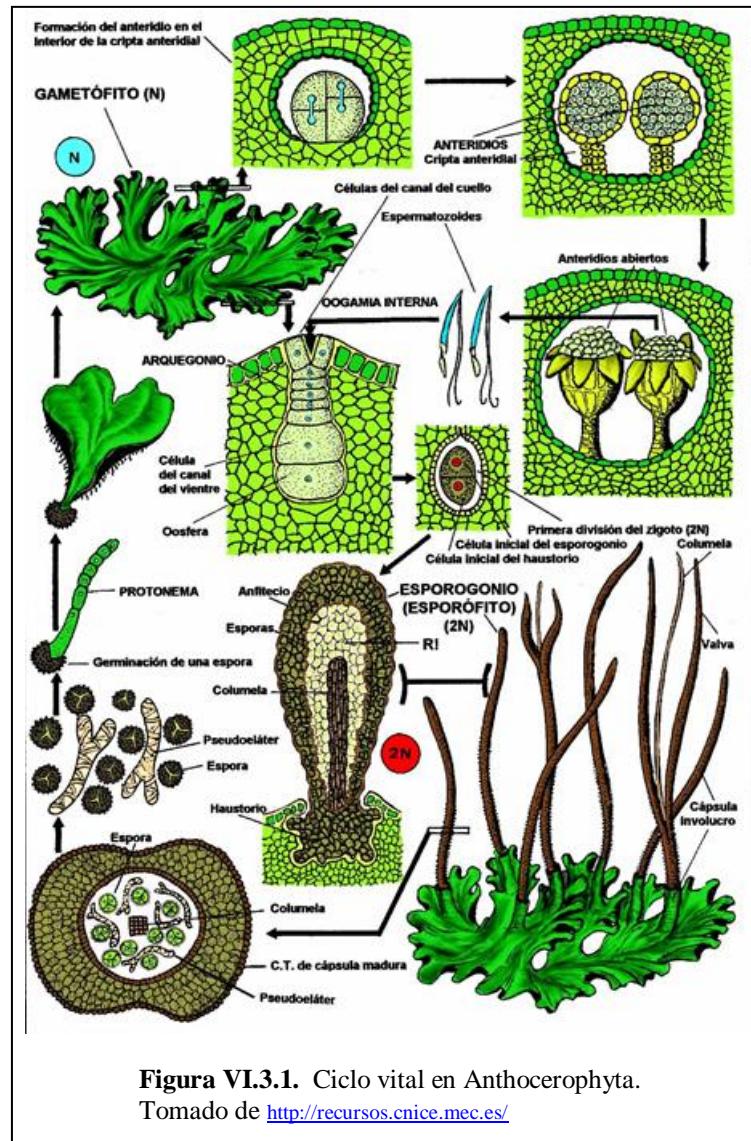
Muchas especies de estos grupos muestran preferencias por determinados tipos de substratos, como el caso de las rocas calcáreas, troncos de los árboles o madera en descomposición. Pueden existir algunos representantes que sean tolerantes a altas concentraciones de minerales en el substrato y se les considera como bioindicadores.

Son organismos pioneros, denominación que reciben por ser los primeros colonizadores, junto a las algas y líquenes, de sitios recién perturbados o que crecen sobre los árboles o rocas de los bosques.

### VI.3. División Anthocerotophyta.

Este grupo ha sido frecuentemente tratado como un orden dentro de Hepaticophyta, por su parecido a las hepáticas talosas, sin embargo las diferencias en su morfología y ontogenia se utilizan actualmente como argumento para considerarla una división independiente.

Los antocerotes se caracterizan por tener un gametofito taloide, dorsiventral, lobulado, con márgenes enteros, sinuosos o crispados, por lo general multiestratificados. La mayoría de sus células tienen pared delgada, con un cloroplasto grande y laminar, oleocuerpos (cuerpos grasos) ausentes. El tejido interno tiene usualmente grandes cavidades donde generalmente se encuentran colonias simbióticas de *Nostoc* (cianobacteria), visibles como



**Figura VI.3.1.** Ciclo vital en Anthocerophyta.  
Tomado de <http://recursos.cnice.mec.es/>

manchas oscuras. Los rizoides son unicelulares y lisos. Los gametangios están inmersos en el talo; los anteridios, de forma esferoidal, se disponen individual o colectivamente dentro de cavidades; los arqueonios aparecen siempre solitarios.

Los esporofitos se proyectan a partir de la superficie del talo son de color verde (negruzcos después de la dehiscencia). Constan solamente de pie y cápsula. Esta última es angosta, de cilíndrica a filiforme y contiene esporas, pseudoeláteres (células estériles alargadas, que contribuyen

inicialmente a la nutrición de las esporas y, en la madurez, a su dispersión, pues al secarse se distienden como resortes y las esparcen al aire) y columela (ausente en *Notothylas*, Notothyladaceae); su dehiscencia se produce por medio de dos valvas. La maduración de las esporas es asincrónica (no simultánea), excepto en *Notothylas*. Para la identificación de los géneros y especies de esta división se requiere, por lo general, conocer las principales características del esporofito.

La mayoría de los antocerotes son terrestres, sin embargo los géneros *Dendroceros* (Dendrocerotaceae) y *Nothoceros* (Dendrocerotaceae) son epífitos (presentes en el archipiélago nacional).

*Anthocerophyta* es la más pequeña de las tres divisiones que conforman el grupo de las plantas terrestres no vasculares, con 9 géneros y menos de 100 especie en el mundo, de los cuales se estima que 7 géneros y 30 especies son neotropicales. En Cuba se encuentran representada una clase (Anthocerotopsida) y tres ordenes y tres familias: Anthocerotales (Anthocerotaceae), Dendrocerotales (Dendrocerotaceae) y Notothyladales (Notothyladaceae). En total se presentan 5 géneros y 9 especies.

El orden con mayor frecuencia es Notothyladales y su familia Notothyladaceae, representados por los géneros *Notothylas* y *Phaeoceros*. Este último, el más diverso con 5 especies, se

caracteriza por su talo verde claro, aplanado, lobulado, sin nervadura media, que crece formando rosetas sin cavidades mucilaginosas; las esporas son amarillas. La especie más abundante es *Phaeoceros carolinianus* (ver figura VI.3.3).

*Anthoceros* (ver figura VI.3.2) se caracteriza por su talo verde claro, aplanado, lobulado, sin nervadura media, que crece usualmente formando rosetas e internamente cuenta con grandes cavidades mucilaginosas y con abundantes colonias de *Nostoc* (cianobacteria).

Los géneros *Anthoceros* (Anthocerotaceae), *Dendroceros* y *Nothoceros* (Dendrocerotaceae), están representados por una sola especie.



**Figura VI.3.2.**  
*Anthoceros laevis*.  
Tomado de  
<http://contenidos.educarex.es/>



**Figura VI.3.3.** *Phaeoceros carolinianus*  
Tomado de <http://fernzenmosses.com/>

### VI.3 División Hepaticophyta.

Una parte de las hepáticas son taloides (el cuerpo, lobulado, semeja al de las algas), como los antocerotes, pero adiferencia de aquellos, otra parte significativa de ellas son foliosas o cormoides (tienen el cuerpo dividido en caudíos, filíos y rizíos). En ambos casos el gametofito es dorsiventral (tiene un único plano de simetría, según lo cual se diferencia una parte ventral y otra dorsal), razón por la cual se diferencia de los musgos. Las esporas al germinar, dan lugar directamente al esporofito, sin pasar por la etapa de protonema (ver figura VI.3.1). El crecimiento es apical y su tamaño, en general, reducido (no superan los 30 cm).

Esta división incluye mundialmente alrededor de 8 500 especies, 300 géneros y 50 familias; cerca de un cuarto de las especies son neotropicales. Cuba cuenta con unas 490 agrupadas en 100

## La especies en peligro de extinción

A partir de este capítulo, dedicado al estudio de las plantas terrestres no vasculares, se ofrecen en esta obra datos referentes a la cantidad de especies consideradas en peligro de extinción, en los diferentes grupos taxonómicos. Se necesita, por tanto, de una explicación general al respecto.

Las especies surgen en la naturaleza como resultado de la evolución, se desarrollan y se extinguieren en un proceso que normalmente dura millones de años y que puede ser provocado por cambios climáticos, catástrofes naturales, invasión de nuevas especies, etc. En la historia evolutiva del planeta se han conocido cinco grandes extinciones masivas, que han tenido lugar: 1) entre el Ordovícico y el Silúrico, 2) a finales del Devónico donde se extinguieron aproximadamente el 90 % de las formas vivientes, 3) en el tránsito del Pérmico al Triásico, 4) en el tránsito del Triásico al Jurásico, y 5) la más famosa, la de finales del Cretácico, donde se extinguieron los dinosaurios. Actualmente la actividad del hombre en el planeta está provocando una aceleración preocupaante de esta tendencia, al extremo de que algunas fuentes hablan de que, en cada hora que transcurre, desaparece al menos una especie. Dado que el rango sistemático con probabilidad de extinguirse puede ser muy variado, se utiliza genéricamente el término 'taxón', para designar toda unidad taxonómica que esté amenazada.

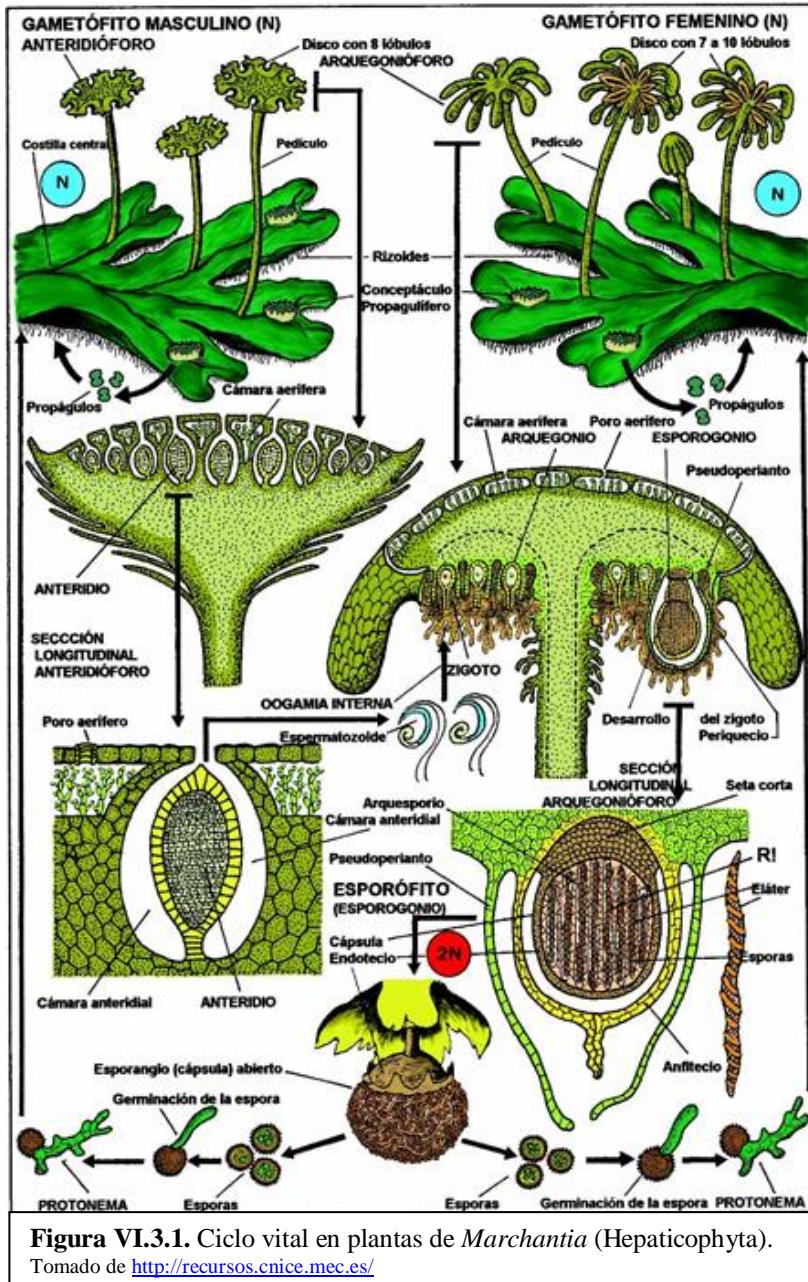
La principal autoridad mundial para determinar las especies que caen en esta condición, es la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), institución que trabaja con grupos de expertos en los distintos países para elaborar lo que se conoce como Lista Roja de Especies Amenazadas (también denominada, en algunas ocasiones, como el Libro Rojo). Este documento, que es actualizado cada año desde 1963, constituye el inventario más completo del estado de conservación de especies de animales y plantas a nivel mundial.

Los taxones evaluados se agrupan en categorías de amenaza, las cuales han sido sistematizadas por la IUCN de la siguiente forma (las siglas se toman del nombre en inglés):

Evaluados	Taxón Extinto (EX). Cuando no queda duda alguna que el último individuo existente ha muerto.	
	Amenazado	Taxón Extinto en el Estado Silvestre (EW). Cuando sólo sobrevive en cultivo, cría o como población (es) naturalizadas, completamente fuera de la distribución original. Debe estar confirmado porque levantamientos exhaustivos en sus hábitat conocidos y (o) esperados, en los momentos apropiados al ciclo y formas de vida, a lo largo de su distribución histórica, han fracasado en detectar un individuo.
	Amenazado	Taxón en Peligro Crítico (CR). Cuando enfrenta un riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre, en el futuro inmediato. Puede tratarse de una reducción de la población en más del 90 % en los últimos 10 años o tres generaciones; que se conozca sólo de una localidad; que la extensión de presencia (área contenida en la figura geométrica que se forma al unir en el mapa los puntos ocupados por las poblaciones ubicadas en puntos extremos) sea menor de 100 km <sup>2</sup> y esté severamente fragmentada; que el área de ocupación (la ocupada por la especie, esencial para su sobrevivencia) sea menor de 10 km <sup>2</sup> , se encuentre fragmentada y en reducción continua; que el tamaño de la población sea menor de 50 individuos maduros (capaces de reproducirse) o de hasta 250, pero que se encuentren en disminución continua.
	Amenazado	Taxón en Peligro (EN). Cuando está enfrentando un riesgo muy alto de extinción en estado silvestre en el futuro cercano. Puede tratarse de una reducción del tamaño de la población entre el 50 y el 70 % (o más) en los últimos 10 años o tres generaciones; que la extensión de presencia sea menor de 5 000 km <sup>2</sup> y esté severamente fragmentada; que el área de ocupación sea menor de 500 km <sup>2</sup> , se encuentre fragmentada y en reducción continua; que el tamaño de la población sea menor de 250 individuos maduros o de hasta 2 500, pero que se encuentre en disminución continua.
	Amenazado	Taxón Vulnerable (VU). Cuando enfrenta un alto riesgo de extinción en estado silvestre a mediano plazo. Puede tratarse de una reducción del tamaño la población entre el 30 y el 50 % (o más) en los últimos 10 años o tres generaciones; que la extensión de presencia sea menor de 20 000 km <sup>2</sup> y esté severamente fragmentada; que el área de ocupación sea menor de 2 000 km <sup>2</sup> , se encuentre fragmentada y en reducción continua; que el tamaño de la población sea menor de 1 000 individuos maduros o de hasta 10 000, pero que se encuentre en disminución continua.
Datos Insuficientes (DD) taxón sobre el cual la información de que se dispone es inadecuada para hacer una evaluación, directa o indirecta, de su riesgo de extinción sobre la base a la distribución y (o) condición de la población. No es una categoría de amenaza, pero se reconoce la posibilidad de que investigaciones futuras permitan clasificarla en cualquiera de las restantes.		
Taxones no Evaluadas (NE) cuando no han sido clasificadas aún sobre la base de estos criterios.		

Condensado por Isidro E. Méndez Santos de IUCN (2001).

géneros y 28 familias. Estas plantas, aunque pueden encontrarse en cualquier tipo de habitat (excepto los marinos), crecen con mayor profusión en lugares húmedos y sombríos.



**Figura VI.3.1.** Ciclo vital en plantas de *Marchantia* (Hepaticophyta).  
Tomado de <http://recursos.cnice.mec.es/>

pueden encontrarse cubiertos por un involucro o sumergidos en cámaras especiales en la superficie dorsal del gametofito. En algunos géneros se presentan prolongaciones del talo que están formadas por un pedúnculo perpendicular y un receptáculo generalmente de forma discoidal que contiene los órganos sexuales. En tales casos, las prolongaciones que sostienen los arqueonios se conocen con el nombre de arqueonióforo y las que sostienen los anteridios con el de anteridióforo. Generalmente se encuentran separados y la fecundación ocurre antes que los pedúnculos se alarguen.

Las hepáticas talosas se caracterizan por presentar un gametofito aplanado, usualmente con ramificación dicotómica, bilobulado en el ápice. Cuentan con una gran diversidad anatómica, que va desde los compuestos por una sola capa de células en las formas más simples, a otros en que la parte media del cuerpo está formada por varias capas de células y los extremos por una sola. En Metzgeriales, los talos son uniestratificados a ambos lados de un eje cilíndrico en la línea media. En Marchantiales, el talo presenta una estructura interna diferenciada, incluyendo un parénquima clorofílico, uno de reserva y numerosos poros que comunican con cámaras aéreas. En la parte ventral se encuentran siempre los rizoides que pueden ser unicelulares, lisos o tuberculados (por engrosamientos en las paredes internas). Algunas veces se presentan escamas laminares pluricelulares dispuestas en una o más hileras, incoloras o púrpuras (*Marchantia*).

Los órganos sexuales, anteridios y arqueonios,

El esporofito está formado por el pie, una seta usualmente hialina (transparente o translúcida como el vidrio) y una cápsula donde se producen las esporas. Esta última está cubierta por la caliptra hasta su madurez y generalmente aparece rodeadas de estructuras protectoras, lo cual constituye un involucro o seudoperianto. La dehiscencia de la cápsula ocurre usualmente mediante cuatro valvas. La maduración de las esporas sincronica.

Existen también mecanismos de reproducción asexual, pues bajo condiciones adversas casi todas las células exteriores del talo pueden producir una diáspora vegetativa y sobre los márgenes del talo se diferencian, a veces, yemas contenidas en recipientes especializados (conceptáculos).

Las hepáticas talosas presentes en Cuba se agrupan en 4 órdenes, 10 familias y 12 géneros.

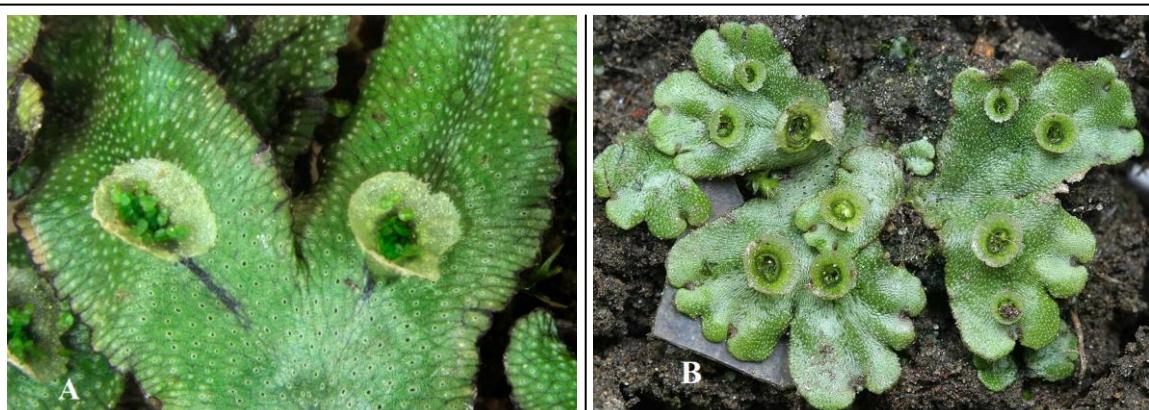
Orden Marchantiales. Familias: Aytoniaceae, Cyathodiaceae, Dumortieraceae, Marchantiaceae, Monocleaceae y Ricciaceae.

Orden Metzgeriales. Familias: Aneuraceae Metzgeriaceae,

Orden Pallaviciniales. Familias: Moerckiaceae y Pallaciinaceae

Orden Fosombroniaceae. Familias: Fosombroniaceae

El orden Marchantiales se caracteriza porque el gametofito crece pegado a al sustrato y emite rizoides a todo lo largo de su cuerpo, así como por la presencia de órganos sexuales en la superficie, inmersos en ella, o soportados por pedúnculos. El esporofito es pequeño y en él, la pared de la cápsula está formada por una capa única de células estériles. Comprende 6 familias, 25 géneros y alrededor de 420 especies.



**Figura VI.3.2.** A. *Marchantia chenopoda*. B. *M. polymorpha*.

Tomado de: A. De <http://4.bp.blogspot.com/>. B. <http://www.uni-graz.at/>.

La familia Marchantiaceae está representada por 3 géneros en el mundo, uno de los cuales están en la América Tropical: *Marchantia*. El gametofito se caracteriza por el talo de tamaño medio grande (5 -12 mm de ancho), con poros en la superficie dorsal (compuestos, en forma de barril), las escamas ventrales agrupadas en 2 - 6 hileras; órganos sexuales en receptáculos pedicelados (anteridióforo y arquegonióforo) que surgen del ápice del talo (los femeninos en forma de palmera), los gametangios a veces en conceptáculos, los arquegonios dispuestos en hileras hacia el lado ventral del arquegonióforo, los anteridios ubicados en la cara dorsal del anteridióforo. Reproducción asexual por yemas ubicadas en los conceptáculos. El esporofito se caracteriza por la

escasa longitud de la seta y por la apertura de la cápsula en valvas irregulares. Se trata de plantas terrestres o saxícolas. En Cuba se encuentran el género *Marchantia*.



**Figura VI.3.3.** *Dumortiera hirsuta*.

Tomado de <http://www.digital-museum.hiroshima-u.ac.jp/>

El género *Marchantia* se distingue por la existencia de conceptáculos en forma de copa sobre la superficie dorsal del gametofito, donde se desarrollan yemas grandes discoidales y por sus poros compuestos. En Cuba cuenta con 5 especies, entre las cuales, las más abundantes: *M. chenopoda* y *M. polymorpha* (ver figura VI.3.2), ambas comunes sobre suelos y rocas húmedas, en taludes o laderas de alta pendiente, a menudo en hábitats perturbados o creados por el hombre y que a veces llegan a ser consideradas como intrusas en jardines y plantaciones.

El género *Dumortiera* (Dumortieraceae) se reconoce por su gametofito verde oscuro, con numerosos pelos en los márgenes de los receptáculos y rizoides largos y tuberculados en la superficie ventral del talo, radiando hacia los márgenes. En Cuba se reporta la especie *D. hirsuta* (ver figura VI.3.3), abundante en bosques pluviales montanos, en suelos o rocas húmedas, a menudo cerca de corrientes de agua.

En la familia Aytoniaceae el talo es también de tamaño medio a grande (5 -12 mm de ancho), opaco, con poros poco conspicuos y cámaras aéreas en varias capas. Cuenta con 4 géneros y alrededor de 80 especies (en Cuba está representado uno con dos especies).

El género *Asterella* presenta escamas ventrales en dos hileras, una a cada lado del nervio medio y por lo general de color púrpura, las cámaras aéreas en dos capas verticales; órganos sexuales en receptáculos, por lo general verrugosos. Cuenta con unas con 80 especies en el Neotrópico, de las cuales dos están presentes en Cuba (ver figura V.3.4).

El orden Metzgeriales se caracteriza gametofito taloso, simple, que puede presentar o no engrosamiento hacia la región central (nervio central) y láminas uniestratificadas. Su ciclo vital es de escasa duración. Comprende 3 familias, 11 géneros y cerca de 550 especies..



**Figura VI.3.4.** *Asterella bolanderi*

Tomado de <http://bryophytes.plant.siu.edu/>



**Figura VI.3.5.** *Metzgeria conjugata*.  
Tomado de <http://rbg-web2.rbge.org.uk/>

En la familia Metzgeriaceae el gametofito es simple, ramoso; las ramas son acintadas, planas, nerviadas, con alas anchas a ambos lados, conformadas por una sola capa de células; anteridios y arquegonios sobre ramas ventrales cortas; esporangios envueltos hasta la madurez en una cofia grande y carnosa; la cápsula ovoidea. Comprende 4 géneros y cerca de 100 especies a nivel mundial.

En América Tropical, incluida Cuba, está representada por dos géneros. El más abundante es *Metzgeria*, de hábitat mayormente epífito, el cual se caracteriza por su gametofito pequeño de color verde amarillento, delgado, bifurcado, con un nervio medio delgado, numerosos pelos en el margen y los gametangios en posición ventral. Cuenta con 50 especies en el Neotrópico, de ellas

16 están representadas en Cuba (ver figura VI.3.5).

La familia Pallaviciniaceae se caracteriza por la presencia de una vena media bien visible en las láminas del gametofito y porque todas sus especies son dioicas, entre otros caracteres. Cuenta con 9 géneros y 35 especies, de los cuales 8 están representadas en Cuba.

El género *Pallavicinia* se distingue por sus talos delicados (uniestratificados excepto en la base), de superficie ondulada o crispada y la vena media de color verde pálida. Cuenta 8 géneros y cerca de 35 especies a nivel mundial, de los cuales 2 géneros y 10 especies están representados en Cuba (ver figura VI.3.6).

La familia Aneuraceae se caracteriza por su talo simple o escasamente ramificado, con apenas 2 - 8 mm de ancho, márgenes ondulados o crespados, la presencia de más de 6 oleocuerpos por célula y de ramas masculinas con anteridios en 2 - 6 filas. Cuenta con 5 géneros y cerca de 181 especies a nivel mundial, de los cuales, 2 géneros y 8 especies están representadas en Cuba.

El género *Aneura* se caracteriza tener talos ascendentes, procumbentes o postrados, a veces translúcidos, nervio medio más o menos diferenciado; anteridios y arquegonios sobre ramas laterales cortas (se trata de plantas dioicas); esporofito con cápsula elipsoidal. Cuenta con 3 o 4 especies en el Neotrópico de las cuales 2 están en Cuba (ver figura VI.3.7).

El género *Riccardia* presenta el talo frágil, pinnado, palmeado o irregularmente ramificado, emarginado o truncado en el ápice, nervadura central ausente o apenas visible; oleocuerpos efímeros o inexistentes; rizoides en la cara ventral y a menudo creciendo también en los bordes; individuos



**Figura VI.3.6.** *Pallavicinia husnotii*.  
Tomado de <http://www.hiddenforest.co.nz/>

monoicos o dioicos; gametangios en ramas pequeñas, laterales; cápsula elipsoidal. Incluye unas 40 especies en el Neotrópico y cerca de 10 están representadas en Cuba (ver figura VI.3.8).



**Figura VI.3.7. *Aneura pinguis*.**  
Tomado de <http://www.biolib.cz/>

En las hepáticas foliosas el gametofito está formado por un eje principal (caulidio), en el cual se insertan diagonalmente dos hileras de filidos dorsales y una tercera hilera de hojas ventrales (también denominado anfigastrios), usualmente reducidas en tamaño o ausentes. Los filidos tienen generalmente sólo una capa de células en su sección transversal, carecen de nervadura media, se presentan enteros o lobulados, con células generalmente hexagonales o redondeadas, en las cuales se aprecian numerosos cloroplastos, usualmente oleocuerpos, y paredes celulares frecuentemente con trígonos. Los rizoides son unicelulares. Los gametangios se localizan en ramas laterales cortas o sobre el caulidio principal; anteridios esféricos, con frecuencia en las axilas de las hojas perigonales reducidas y los arquegonios rodeados por un perianto formado por la fusión de hojas. El esporofito es semejante al de las hepáticas talosas, así como la dehiscencia de la cápsula y la maduración de las esporas. Se reproducen vegetativamente por yemas que se encuentran, por lo general, en los márgenes de las hojas.

Todas las hepáticas foliosas presentes en Cuba se agrupan en el Orden Jungermanniales (18 familias y 79 géneros), que es el grupo más numeroso no solo en el territorio nacional sino también en todo el Neotrópico. Se caracteriza por tener delgadas hojas a ambos lados del vástago.

Entre los caracteres con valor diagnóstico utilizados para la diferenciación de las familias se encuentra el tipo de ramificación, la disposición de los filidos en el caulidio: íncubas (en series longitudinales a lo largo del caulidio, de manera que cada uno tiene el borde superior sobre el inferior del anterior), súcubas (en igual condición, cuando cada uno tiene el borde inferior sobre el superior del siguiente), o transversales (no superpuestos), la forma de los filidos (enteros o divididos), la presencia o no de filidos ventrales, la forma de los cuerpos grasos y disposición de los rizoides.

Entre los integrantes de Jungermanniales se destacan, por su abundancia en Cuba, las familias Lejeuneaceae, Jubulaceae, Herbertaceae y Plagiochilaceae.

La familia Lejeuneaceae es la más abundante y numerosa. La mayoría de sus especies son epífitas y crecen sobre raíces, cortezas, ramas y hojas, en los bosques húmedos. El crecimiento sobre hojas vivas es una característica especial de esta familia, la mayoría de las plantas no vasculares epífitas



**Figura VI.3.8. *Riccardia multifida*.**  
Tomado de <http://www.korseby.net/>

(que crecen sobre hojas u órganos foliaceos) son miembros de este grupo y se caracterizan por: el gametofito con filidios íncubos, divididos en un lobo dorsal grande y un lóbulo ventral pequeño (unida al lóbulo a lo largo de una quilla o parte que sobresale), por la presencia de rizidios ventrales (salvo excepciones) y la presencia de arquegonio individuales (aislados). Cuenta cerca de 90 géneros y cientos de especies en América Tropical, de los cuales 40 géneros y 212 especies se encuentran en Cuba.

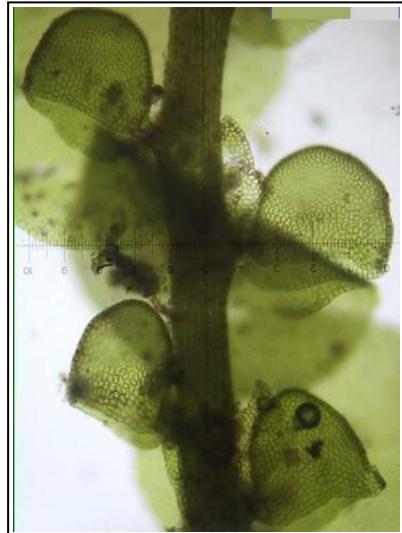


**Figura VI.3.9. *Lejeunea flava***

Tomado de <http://www.drehwald.info/>

femeninos sobre ramas cortas. Cuenta 40 especies, de las cuales 33 están representadas en el territorio nacional (ver figura VI.3.9).

La familia Frullaniaceae, representada en Cuba por el género *Frullania*, se caracteriza por el gametofito con filidios íncubos, bilobulados; el lóbulo ventral transformado en saco de agua; gametangios sobre ramas cortas, las masculinas espiciformes, las



**Figura VI.3.10. *Frullania* sp.**

Tomado de: <http://www.drehwald.info/>



**Figura VI.3.11. *Herbertus* sp.**

Tomado de <http://www.drehwald.info/>

caulidio. Cuenta con 1 género y 8 especies reportadas en el territorio nacional (ver figura VI.3.11).

Plagiochilaceae se caracteriza por sus filidios súcubos, asimétricos, raramente bilobulados, con márgenes dorsales reflexos y bases decurrentes y generalmente dentados o ciliados (especialmente en el ápice). Agrupa entre 500 y 1300 especies, mayormente tropicales. Es una de las familias más abundante en Cuba, representada por *Plagiochila*, que es el más grande de los géneros de hepáticas con cerca de 150 especies en América Tropical. Muy común desde las zonas bajas a las montañas. Sus individuos son dioicos, pero raramente se encuentran fértiles. Cuenta con 61 especies reportadas en el territorio nacional (ver figura VI.3.12).



Figura VI.3.5. *Plagiochila* sp.  
Tomado de <http://www.drehwald.info/>

#### VI.4. División Bryophyta.

Normalmente se denomina con el nombre común de musgos a los representantes de las clases, Bryopsida, Polytrichopsida y Sphagnopsida. Todas tienen en común que su gametofito es

cormoide, con rizidios pluricelulares (cuando están presentes) y pigmentados de color pardo. El caudílio raramente presenta pequeños grupos de células especializadas. Los filidios aparecen dispuestos en espiral (ver figura VI.4.1) sobre el caudílio y pueden tener forma muy variadas; lámina constituida normalmente por sólo una capa de células de espesor (a veces se presenta pluriestratificada o con engrosamientos en los bordes); con o sin nervadura central o costa (en ocasiones esta es

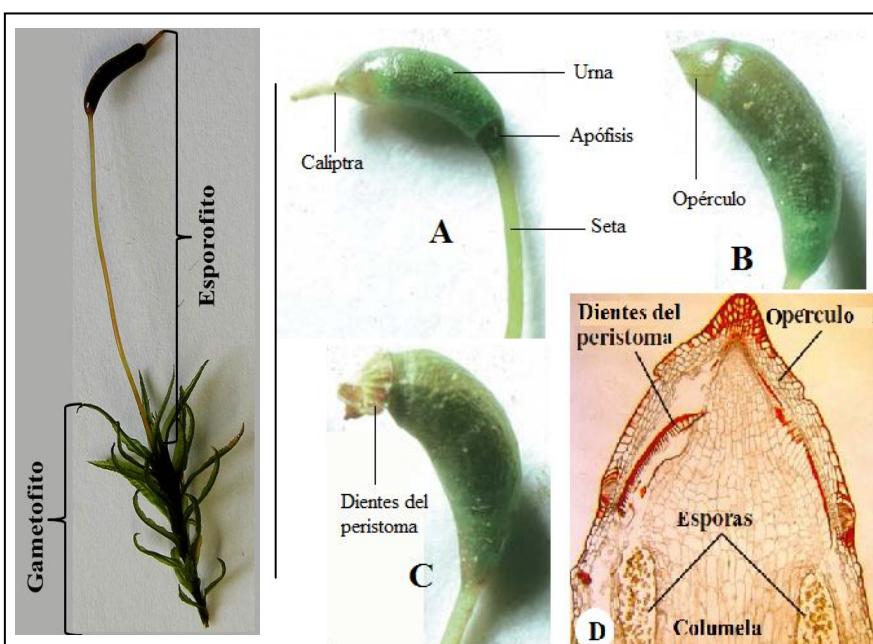


Figura VI.4.1. Morfología y anatomía de los musgos. A la izquierda, las dos generaciones que alternan en el ciclo vital. A la derecha, A - D, morfología y anatomía de la cápsula del esporofito.  
Tomado de Simpson (2006).

doble); margen frecuentemente dentado, con células de diferentes formas y ornamentación.

Existen especies dioicas y monoicas, pudiendo estar en este último caso, los gametangios entremezclados o en ramas separadas. Los anteridios tienen forma globosa, se encuentran

protegidos por los paráfisis y, por lo general, están rodeados por filidios especiales, que en su conjunto forman el perigonio. Los arquegonios también se encuentran protegidos por los paráfisis y aparecen rodeados por hojas especiales llamada periquecio

Después de la fecundación se forma un embrión y posteriormente un esporofito joven, en forma de huso, con una región meristemática en la base y otra en el ápice. El extremo basal crece hacia abajo y penetra en el gametofito formando el pie, cuya función es fijar el esporofito al gametofito y como vía de paso al agua, sales minerales y azúcares hacia el esporofito en crecimiento. El extremo apical del esporofito joven crece hacia arriba formando la seta y la cápsula (ver figura VI.4.1.A). La pared del arqueonio forma la caliptra que cubre la cápsula hasta que ésta madura.

La cápsula es un órgano muy complejo diferenciada en: A) Apófisis o hipófisis (parte basal unida a la seta). B) La urna (porción media), que puede ser de forma cilíndrica, ovoide, esférica o prismática, en cuyo interior se encuentra un cilindro central de tejido estéril (columela), rodeado por el tejido esporógeno (ver figura VI.4.1.D). C) El opérculo que cubre la boca (ver figura VI.4.1.B) y está unido a ella por una o varias hileras de células que forman el anillo o annulus. Al caer el opérculo, deja al descubierto los dientes y segmentos que, en su conjunto, forman el peristoma (ver figura VI.4.1.C), que es quien regula la salida de las esporas al abrir y cerrar la boca de la cápsula.

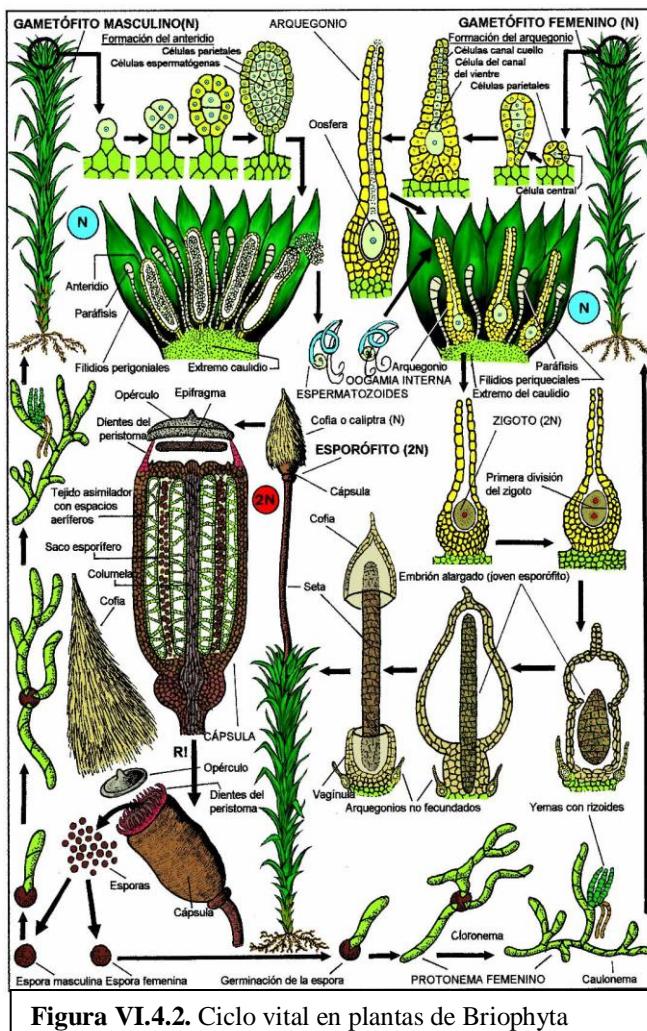


Figura VI.4.2. Ciclo vital en plantas de Briofita

Tomado de <http://recursos.cnice.mec.es/>

longitudinal. A partir del clorónema se forman nuevas células que tienen menos cloroplastos y las paredes transversales diagonales, las cuales constituyen el caulónema. En este último se desarrollan primero células iniciales en ramas laterales que forman brotes y originan a los gametofitos (ver figura VI.4.2).

Las yemas como elementos asexuales de reproducción son frecuentes en los musgos. Se trata de estructuras pequeñas de formas y tamaños variables, que fácilmente son transportadas por el viento y el aire. Se localizan en los ápices de los filidios, superficie de la lámina, sobre la costa y en los caulidios.

Esta división incluye mundialmente alrededor de 13 000 especies, agrupadas en 911 géneros, 113 familias y 29 ordenes. Estas plantas crecen en áreas frías y húmedas de todas las latitudes, especialmente en bosques pluviales y en las márgenes de los cursos de agua. Pueden crecer en las grietas de las construcciones humanas, incluso dentro de las ciudades (donde pueden encontrarse especies que no crecen en otros lugares). Algunas habitan los pantanos y canales de bajo caudal y otras son enteramente acuáticas (por lo general más grandes que las restantes).

Cuba cuenta con 408 especies (422 taxones infraespecíficos, si se consideran también las subespecies y variedades), pertenecientes a 167 géneros y 48 familias. Es importante resaltar que 18 de esos taxones infragenéricos son consideradas endemismos del archipiélago nacional y que 227 (54 %) se encuentran amenazados de extinción. Crecen sobre raíces expuestas, troncos, ramas y hojas de árboles y arbustos, sobre rocas húmedas o expuestas pero con algo de humedad, sobre tierra y en el talud de caminos y sobre materia orgánica en descomposición (madera podrida u hojarasca). Cuando los niveles de humedad son muy elevados se pueden encontrar sobre cualquier cosa: hojas, zapatos viejos, concreto y cáscara de frutos, entre otras.

Los musgos se explotan económicamente con objetivos estéticos, energéticos y medicinales, entre otros. Frecuentemente se utilizan para complementar estéticamente los trabajos con plantas ornamentales (acompañando a los bonsái, por ejemplo) y también para la decoración casera (especialmente en navidad). Aportan abundante materia orgánica a la formación de turba, que se extrae para ser usada como combustible (en ocasiones con el valor agregado de ahumar alimentos y bebidas) y como agregado al suelo en busca de fertilidad. Las propiedades antibacterianas y absorbentes de algunas especies han llevado a que se les utilice en la medicina, especialmente para prestar los primeros auxilios en caso de heridas. También se utilizan para la extinguir incendios, lanzando sobre las llamas grandes conglomerados de estas plantas embebidas en agua y para proteger materiales frágiles que necesitan ser empaquetados.

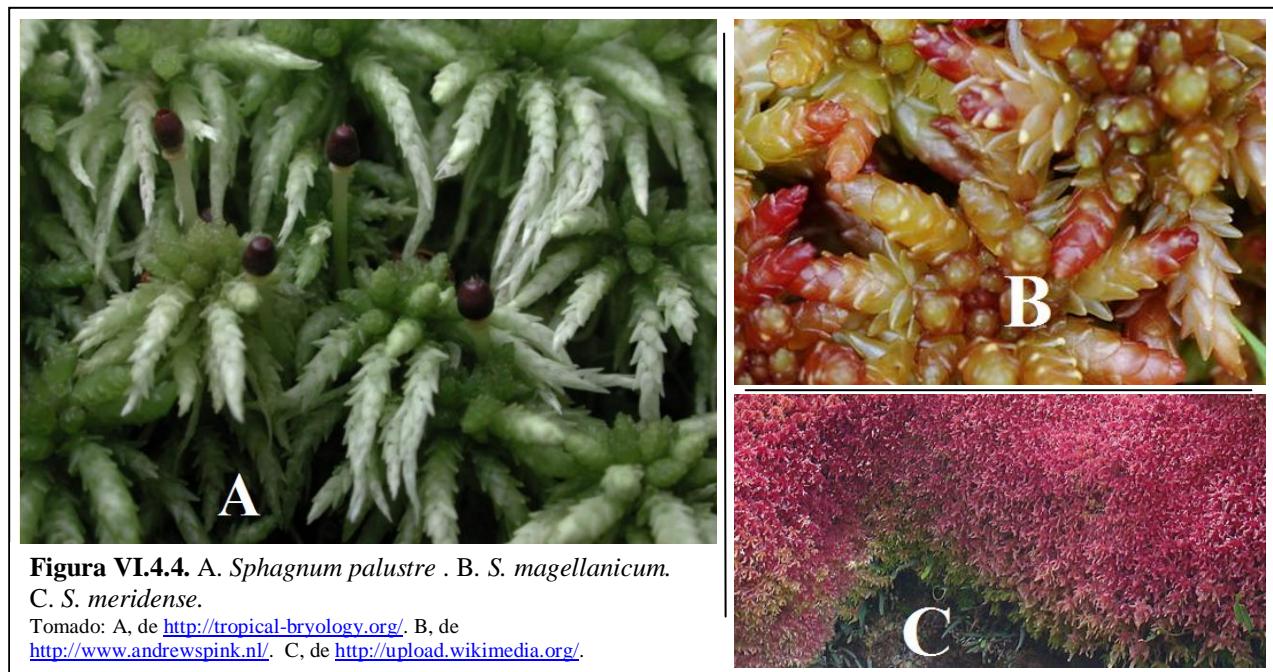
Todo lo expresado en el párrafo anterior explica la existencia de un importante mercado de musgos en todo el mundo. Pero este descansa en recolección de plantas silvestres (el cultivo solo se practica, hasta ahora, con fines ornamentales), lo cual, cuando se hace de manera indiscriminada, causa un creciente daño ambiental en los ecosistemas de donde son tomados. Las especies de este grupo desempeñan una importante función ecológica, al retener la humedad del suelo y evitar su degradación y por constituir un importante refugio para pequeños invertebrados.

La clase Sphagnopsida tiene un único orden, Sphagnales, representado por la familia Sphagnaceae, y un solo género, *Sphagnum*. Posee más de 200 especies distribuidas por todo el planeta en regiones húmedas, templadas y boreales. Todos sus representantes necesitan gran acidez en el medio donde viven (las mínimas concentraciones de calcio inhiben su desarrollo) y crecen en ciénagas, pantanos y lugares muy húmedos.



**Figura VI4.3.**  
Esporofito de  
*Sphagnum*.  
Tomado de <http://es.wikipedia.org/>

Presenta gametofitos verde pálido a blancuzcos que tienen, a menudo, un tinte rojizo o rosado. Carecen de rizidios, por lo que toman el agua absorbiéndola directamente. Los caudíos tienen diferenciado internamente un cilindro central. Las ramas se disponen en fascículos agrupados en el ápice del caudío. Los filidios del caudío principal y de las ramas diferenciadas son ecostadas, tienen lámina uniestratificada en la que alternan células hialinas porosas (leucocistos) y células



**Figura VI.4.4.** A. *Sphagnum palustre* . B. *S. magellanicum*.  
C. *S. meridense*.

Tomado: A, de <http://tropical-bryology.org/>. B, de <http://www.andrewspink.nl/>. C, de <http://upload.wikimedia.org/>.

clorofilosas (clorocistos). En ocasiones, los leucocistos pueden presentar poros y reforzamientos (fibrillas).

En Cuba estas plantas nunca se han visto con esporofito maduro (ver figura VI.4.3), ya que la formación de anteridios y arquegonios no es frecuente. La cápsula es globosa, aperistomada, con un corto o largo pseudopodio (diferenciación de la porción apical del gametofito).

El género está representado en Cuba por 10 especies, todas consideradas en peligro de extinción (ver figura VI.4.4). Se les pueden encontrar en las zonas de arenas blancas de Pinar del Río e Isla de la Juventud y partes más altas y húmedas de la Gran Piedra, Sierra de Nipe, Alto de Iberia y Moa.

A los representantes de este género se les atribuyen propiedades antitumorales y anticancerígenas; por su gran poder de absorción y efecto antibiótico se ha utilizado en la fabricación de vendajes e hilos quirúrgicos, y como medio para hacer germinar y transportar plantas vivas.

La clase Polytrichopsida está representada mundialmente por el orden Polytrichales, al cual pertenecen las familias Polytrichaceae y Dawsoniaceae, con más de 370 especies. En el Neotrópico se presenta únicamente la primera, la cual presenta una amplia distribución por todo el mundo.

Son plantas con gametofito de formas cespitosas, tamaño muy variable (desde 0.5 a 30 cm o más de altura).



**Figura VI.4.5.** *Polytrichum juniperinum*.

Tomado de <http://www.visoflora.com/>

Los caudíos polísticos (en varias hileras) con isofilia, tienen rastros foliares e hidroídes en la haz central. Filidios generalmente con lamelas (escrecencias) en la superficie ventral. La cápsula del esporofito es actinomorfa (con varios planos de simetría), con peristoma constituido por gran número de estratos formados por células oblicuamente articuladas, formados sólo en la parte basal del la zona marginal del anfitecio opercular, de manera que quedan reunidos en dientes celulares que, a su vez, se unen por las puntas con el epifragma. Muchos miembros de esta

familia son los primeros colonizadores de sitios perturbados, como deslizamientos, laderas expuestas y caminos cortados. Esta familia está integrada por 20 géneros y más de 300 especies, de los cuales 3 géneros y 9 especies se encuentran en Cuba.

El género *Polytrichum* está integrado por plantas con gametofitos erectos, rígidos; filidios foliosos arriba y reducidas a escamas debajo; los filidios son erectos, lanceolados, con base envainadora, enteros o dentados, con costa ancha arriba, dientes cerca de la punta y abundantes lamelas en la superficie ventral; la seta es larga y rígida, cápsula prismática, a veces 4-angular, el peristoma formado por 64 dientes, la caliptra pilosa. Incluye unas 12 especies en el Neotrópico. En Cuba crece sólo una especie, *P. juniperinum* (ver figura VI.4.5), que está distribuida únicamente en la Sierra Maestra, sobre tierra y en los taludes de los caminos a partir de los 600 m.s.n.m.



**Figura VI.4.6.** *Pogonatum pensylvanicum*

Tomado de 3 <http://www.stikphotos.com/>



**Figura VI.4.7. *Atrichum angustatum***  
Tomado de 3 <http://www.oswego.edu/>

superficie ventral; puede desarrollar una o varias setas en el caudílio, la cápsula es algo inclinada y cilíndrica, el peristoma tiene entre 32 y 64 dientes. Incluye unas 5 especies en el Neotrópico. Está representado en Cuba por 4 especies, todas amenazadas de extinción. *A. androgynum* y *A. angustatum* (ver figura VI.4.7) crecen en la Sierra Maestra y en la sierra de Nipe - Sagua - Baracoa.

La clase Bryopsida agrupa a la mayoría de los musgos, con más de 15 000 especies. Está constituida por plantas de una alta variabilidad fenotípica y distribución cosmopolita. En Cuba está representada por 10 órdenes, 47 familias, 166 géneros y 407 especies. Sólo se describirán algunos de sus integrantes más significativos.

En el orden Fissidentales (para algunos autores incluido en Dicranales), la familia Fissidentaceae está constituida por plantas de tamaño pequeño que presenta caudílios foliosos; los filidos distribuidos en dos rangos o dísticos, diferenciados diferenciados en una lámina dorsal, una lámina ventral y dos láminas vaginantes que abrazan al caudílio, la costa simple o ausente, termina bajo o fuera del ápice del filido; el esporofito terminal, lateral o basal, la seta alargada, erecta y flexuosa, la cápsula erecta o inclinada, el peristoma simple, la calíptera cuculada, lisa o papilosa. Cuenta con 1 género (*Fissidens*) y unas 93 especies neotropicales. Está representada en Cuba se reconocen más de 39 especies (5 de las cuales se consideran amenazadas de extinción), que

*Pogonatum* tiene filidos torcidos al secarse, con lamelas en la superficie ventral, la costa termina en el ápice o fuera de él; la seta es larga y lisa, la cápsula cilíndrica, el peristoma tiene de 32 a 64 dientes. Comprende 10 especies en el Neotrópico. En Cuba se concen 5 especies, entre las cuales, *P. pensylvanicum* (amenazada de extinción, ver figura VI.4.6) y *P. comosum* crecen en montañas del este de la Isla y *P. tortile* en las montañas orientales y la Sierra del Escambray.

*Atrichum* tiene filidos con células alargadas en los bordes y ondulaciones transversales, crespos al secarse, con dientes simples o dobles sobre el margen, la costa estrecha, terminando cerca o en el mismo ápice, con pocas lamelas en la

pueden vivir sobre suelo, la corteza de los árboles, en sitios secos, húmedos y mojados. Entre las especies ampliamente distribuidas por todo el país y más abundantes se encuentran *F. bryoides* (ver figura VI.4.8), *F. elegans*, *F. polypodioides* y *F. zollingeri*.

El orden Dicrañales, se caracteriza por el crecimiento longitudinal del caudílio dada la actividad de una célula apical tetraédica; filidios dispuestos en varias hileras, mayormente alargados, estrechados hacia el ápice y terminados en punta; esporangio creciendo en el extremo del caudílio. En Cuba están presentes 8 familias, 25 géneros y 120 especies. Merecen destacarse las familias Leucobryaceae y Calymperaceae (para algunos autores Fissidentaceae también forma parte de este grupo).

Leucobryaceae se reconoce fácilmente por la apariencia blanquecina de los gametofitos, la costa aparentemente ausente, así como por la presencia de leucocistos (células hialinas) y clorocistos (células clorofílicas) en la sección transversal de la hoja. Incluye 8 géneros y cerca de 150 especies en el Neotrópico. Cuenta en Cuba con 4 géneros y 21 especies (8 de ellas y 1 variedad amenazadas de extinción).

*Leucobryum* es sin dudas el género más representativo de esta familia. Se caracteriza por los gametofitos blancos, grisáceos o verde azulados; filidios carnosos, formados casi íntegramente por el nervio medio, frágiles o caducos cuando secos, que frecuentemente sirven para la dispersión. Está integrado por unas 80 especies, distribuidas por todo el mundo. Cuenta en Cuba con 6 especies (ver figura VI.4.9).



**Figura VI.4.9.** *Leucobryum albidum*.  
Tomado de <http://www.insectimages.org/>

26 especies y 4 variedades, de las cuales 7 y 2 (respectivamente), se consideran amenazadas de extinción.



**Figura VI.4.8.** *Fissidens bryoides*.  
Tomado de <http://www.cisfbr.org.uk/>

La familia Calymperaceae se distingue por los filidios erectos a patentes, de base ancha, conspicuamente envainante; seta erecta, más o menos alargada, 8 – 16 dientes en el peristoma. Incluye 8 géneros y cerca de 150 especies distribuidas en los trópicos de todos los continentes. Cuenta en Cuba con 4 géneros y

El género más frecuente en Cuba es *Octoblepharum*. Incluye plantas blanquecinas de filidos apretados, carnosos y frágiles, la costa ancha forma la parte distal, en sección transversal presenta una hilera media de clorocistos rodeados por varias capas de leucocistos; la seta es larga y erecta, la cápsula exerta, cilíndrica u ovoide, el peristoma posee entre 8 y 16 dientes, la caliptra es cuculada. Muy abundante por todas las provincias del país, crece sobre corteza, en la base de las palmas y de otros árboles, se puede encontrar desde del nivel del mar hasta altas latitudes. Está integrado por unas 15 especies, distribuidas en América, África, Asia, Australia y Oceanía. En Cuba están presentes 4 especies: *O. albidum* (ver figura VI.4.10), *O. cucuiense*, *O. erectifolium* y *O. pulvinatum*.

El orden Pottiales se caracteriza por sus caudíos erectos, filidos en varias hileras; esporofito que crece a partir del ápice del caudíos; la cápsula por lo general erecta y lisa. Incluye 3 familias, 55 géneros y 361 especies para el Neotrópico.

La familia Pottiaceae está integrada por plantas pequeñas a medianas, raramente grandes; caudíos erectos, poco ramificados; filidos generalmente agrupados, lanceolados o ligulados, costa simple y fuerte, en corte transversal con 1 ó 2 bandas de estereidas; seta larga, lisa y retorcida en espiral, la cápsula es exerta, erecta, la urna cilíndrica, con o sin peristoma (de existir tiene 16 dientes, generalmente divididos hasta cerca de la base, o 32 erectos o enrollados en espiral), caliptra cuculada (acapullonado). Está integrado 77 géneros y 1 457 especies ampliamente distribuidas en todo el mundo. En Cuba tiene 20 géneros y 30 especies, de las cuales 21 se consideran amenazadas de extinción.



**Figura VI.4.10.** *Octoblepharum albidum*.

Tomado de <http://homepage1.nifty.com/>



**Figura VI.4.\*** *Barbula indica*.

Tomado de <http://plantidx.com/>

*Barbula* es uno de los géneros más representativos dentro de la familia. Se caracteriza por su pequeño tamaño, caudíos erectos, filidos ovados a ovado-lanceolados, costa simple, con células papilosas o lisas, en corte transversal presenta una banda dorsal de estereidas bien desarrollada y una banda ventral débilmente diferenciada; seta larga retorcida, cápsula erecta, urna corta a largo - cilíndrica, con

estomas en la base, peristoma débil a fuertemente espiralado, con 16 dientes divididos en 32 filamentos, caliptra cuculada. Está integrado por más de 20 especies en el Neotrópico. En Cuba existen 4 especies, 2 de las cuales se consideran amenazadas de extinción. *Barbula indica* está ampliamente distribuida por todo el país y crece en sitios perturbados o antropizados, sobre el suelo o las rocas (es probablemente el musgo más frecuente en el país).

### **Lecturas recomendadas para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- Casas C., Brugués, M., Cros, R., Sergio, C. e Infante, M. (2009). *Handbook of liverworts and hornworts of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands*. Barcelona. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques.
- Delgadillo M. & Cárdenas, A. (1990). *Manual de Brio fitas*. Cuaderno 8. Instituto de Biología. Universidad Autónoma de México. México.
- Duarte, P. P. (1995). *De musci cubensis notulae (in floram novan cubensem studia intendentia)*. Fontqueria 42: 117-118.
- Frey, W. and Stech, M. (2005). *A morpho-molecular classification of the Anthocerotophyta (hornworts)*. Nova Hedwigia **80** (3-4): 541 - 545.
- Judd, W. et al. (2008). *Plant Systematics. A phylogenetic approach*. Massachussets. Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Gradstein, S; Churchill, S. & Salazar, N. (2001). *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. Mem. New York Bot. Gard. Vol. 86.
- Qiu, Y et al. (2006). *The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence*. Proc. Natl. acad. Sci. USA 103, p. 15511 – 15516.
- Schofield, W. (1985). *Introduction to the Bryology*. Macmillan, New York.
- Silvester, W., et al. (1999). *Plant structure*. University of Waikato, New Zealand: Multimedia.
- Simpson, M. (2006). *Plant Systematics*. Canadá. Elsevier Academic Press..
- Stotler, Raymond E.; Crandall-Stotler, B. (2005). *A revised classification of the Anthocerotophyta and a checklist of the hornworts of North America, north of Mexico*. The Bryologist 108 (1): 16 - 26.
- Strasburguer, E. et al. (1974). *Tratado de Botánica*. 6ta. edición en español. Barcelona. Editorial Marín.

### **Sitios web recomendados para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- <http://es.wikipedia.org/>
- <http://www.uh.cu/centros/>
- <http://www.naturefg.com/>
- <http://www.briolat.org/>
- <http://www.bryophyta.pflanzenliebe.de/>
- <http://www.eeb.uconn.edu/>

## Actividades de sistematización recomendadas.

-Elabore un cuadro resumen referente a los diferentes grupos de plantas terrestres no vasculares estudiados, en el que precise los siguientes datos:

	<b>Anthocerophyta</b>	<b>Hepaticophyta</b>	<b>Bryophyta</b>
Desarrollo del gametofito.			
Desarrollo del esporofito.			
Presencia de estomas.			
Ciclo vital.			
Estructuras reproductoras.			
Embrión.			

-Elabore un cuadro resumen referente a la taxonomía de las plantas terrestres no vasculares pertenecientes a Anthocerophyta, Hepaticophyta y Bryophyta, en el cual se incluyan los siguientes datos:

<b>Reino</b>	<b>División</b>	<b>Subdivisión</b>	<b>Clase</b>	<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Género</b>

-Investigue con relación a alguna (s) especie (s) de plantas terrestres no vasculares a las que se hace referencia en obras de la literatura universal. Resuma la información que acopie al respecto, en una cuartilla.

-Investigue y resuma en una cuartilla, la explotación que se hace en Cuba de especies de plantas terrestres no vasculares.

-Investigue con relación a sitios aquellos sitios más cercanos a su lugar de residencia, que se destanquen por su reigueza en especies de plantas terrestres no vasculares. Precise si se han realizado allí estudios al respecto, si se conocen taxones que se encuentren en peligro de extinción y que acciones se realizan para su conservación.



## VII

# Diferenciación del cormo

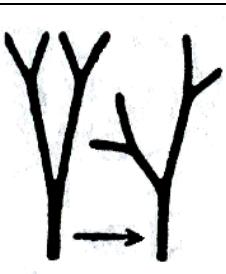
### VII.1. Diferenciación general del cormo.

La organización del esporofito en los cormófitos vasculares evolucionó hacia la diferenciación de un órgano asimilador orientado a la luz, provisto de superficies planas del mayor tamaño posible y de un órgano que fije la planta a la superficie o al interior del substrato y que se encargue, a su vez, de la absorción de agua. Esta tendencia condujo a la aparición de los tallos, hojas y raíces, que caracterizan a la inmensa mayoría de las plantas terrestres.

Sin embargo, las primeras plantas vasculares eran aún talófitos que, a excepción de una cierta especialización en el trabajo de los tejidos, diferían poco de algunas feofítas actuales de organización superior. El cuerpo vegetativo estaba compuesto, únicamente, por ramas equivalentes entre sí, ramificadas dicotómicamente. Los términos morfológicos que se aplican a los órganos diferenciados de las plantas superiores, no pueden ser aplicados a estos primeros cormófitos, en los cuales no es posible reconocer ninguna división del trabajo entre sus partes. Por eso se utiliza el término teloma o proteloma, para designar a cada una de sus ramas.

Walter Zimmerman presentó a debate en el Congreso de Botánica de Estocolmo, una teoría según la cual, la configuración de los comófitos típicos, se originó por la diferenciación de esos telomas originales, mediante una serie de procesos elementales sencillos (teoría telomática).

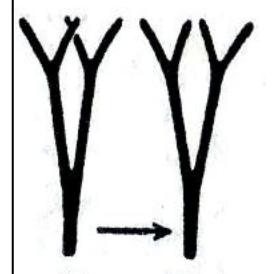
Según Zimmerman, sólo 5 cambios filogenéticos dieron lugar a toda la riqueza de cormófitos actuales (ver figuras VII.1.1 - VII.1.5, A - O):



**Figura VII.1.1.**

Teoría telomática; culminación.

Tomado de Strasburger et al. (1974).



**Figura VII.1.2.**

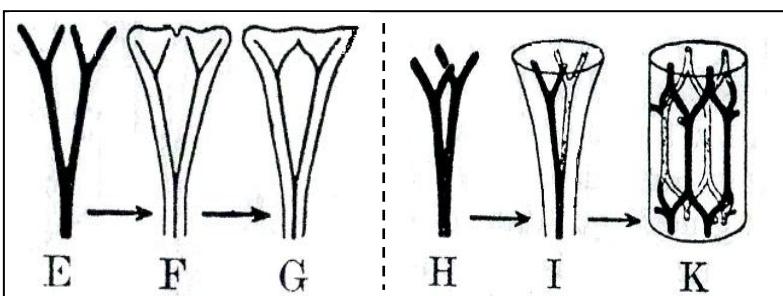
Teoría telomática; planación.

Tomado de Strasburger et al. (1974).

-Culminación. Ocurre cuando un teloma mantiene un mayor impulso de crecimiento que los demás, lo cual le permite convertirse en rama principal (culminate), mientras que las ramas menores y todas las que de ellas derivan, pasan a ocupar una posición lateral a modo de apéndice (ver figura VII.1.1). Se logra cuando el crecimiento se concreta en meristemos apicales pluricelulares que de tiempo en tiempo se bifurcan de manera dicótoma.

-Planación. Se denomina así al desplazamiento de los telomas hasta quedar reunidos en un solo plano (ver figura VII.1.2). Ocurrió fundamentalmente en ramas que ya ocupaban posición lateral.

-Concrescencia. Proceso mediante el cual los telomas quedaron unidos congénitamente, por la formación de un tejido parenquimático (ver figura VII.1.3). Si ocurrió en telomas laterales y aplanados, se originó una estructura foliar (ver figura VII.1.3. E – G), pero si se produjo en telomas tridimensionales, dio lugar a una estela, con varios haces conductores a una misma altura de la sección transversal del tallo (ver figura VII.1.3. H – K).

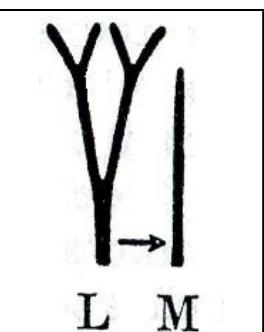


**Figura VII.1.3.** Teoría telomática; concrescencia. E - G. En telomas aplanados. H – K. En telomas no aplanados.  
Tomado de Strasburger et al. (1974).

- Reducción. Simplificación que puede conducir hasta la completa atrofia de los telomas (ver figura VII.1.4). Reconocer la existencia de este proceso en la filogenia, implica aceptar que fosfoenolpiruvato la conformación de las estructuras que aparecen en los cormófitos actuales y extinguidos, no en todos los casos puede ser explicada por complejización gradual de otras que le

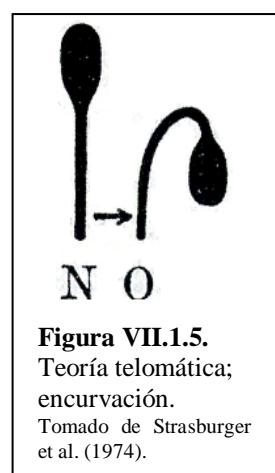
antecedieron. En determinados casos se evidencia exactamente lo contrario.

-Incurvación. Torción de telomas por crecimiento desigual de los lados opuestos. Desempeño un importante papel en la conformación de los órganos reproductores, pues gracias a procesos de este tipo, los esporangios fueron quedando cada vez más protegidos (ver figura VII.1.5).

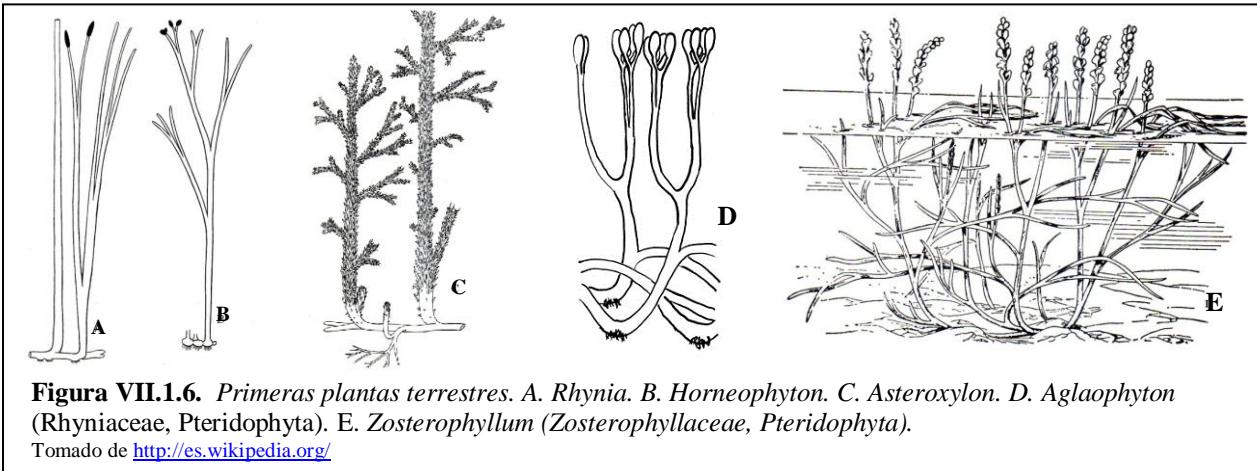


**Figura VII.1.4.**  
Teoría telomática;  
reducción.  
Tomado de Strasburger et al. (1974).

Las primeras plantas vasculares sólo mostraban los síntomas iniciales de una evolución futura hacia el tallo aéreo y las raíces subterráneas. Algunos crecían hacia arriba, como órganos asimiladores y portadores de las estructuras reproductoras, mientras que, otros lo hacían en dirección más o menos horizontal (excepcionalmente hacia abajo), y al entrar en contacto con el suelo, emitían rizoides que servían para la toma de agua y nutrientes, así como para la fijación (ver figura VII.1.6).



**Figura VII.1.5.**  
Teoría telomática;  
encurvación.  
Tomado de Strasburger et al. (1974).



Con posterioridad, el perfeccionamiento del cormo se produjo en dos escenarios fundamentales, probablemente simultáneos. Por una parte se produjo la diferenciación entre raíz y brote y, por otra, se produjo la diferenciación del brote en tallo y hojas (ver figura VII.1.7). El cuerpo diferenciado en raíz tallo y hoja caracteriza a la inmensa mayoría de las plantas terrestres actuales.

## II.2. Perfeccionamiento del sistema de sostén.

En las plantas con este grado de diferenciación, la función de sostén es compartida por la raíz (que se encarga de la fijación al substrato) y el tallo (quién sostiene los restantes órganos, resiste la flexión y la tracción, etc.). Estas funciones son garantizadas por una unidad morfológico-funcional situada en la zona central del tallo y de la raíz, denominada estela.

Entre las primeras plantas vasculares que habitaron en zonas pantanosas, la principal función de la estela fue el sostén, pero posteriormente asumió también la conducción de sustancias, como parte del proceso de adaptación a las nuevas condiciones. El perfeccionamiento de ambas funciones constituye una tendencia evolutiva que se manifiesta en todas las líneas filogenéticas.

La teoría estélica sostiene que el aumento de la resistencia a la flexión se logró a expensas de un acercamiento a la periferia de los elementos mecánicos y de sostén. Por tanto, las diferentes formas de organización del cilindro central, derivan del existente en las primeras plantas vasculares (por ejemplo en el género *Rhynia*), constituido por una columna de traqueidas en posición central, a la que se le ha dado el nombre de protostela (ver figura VII.2.1. A).

La forma más simple de caracterizar los distintos tipos de estela, consiste en precisar la posición y ontogenia del

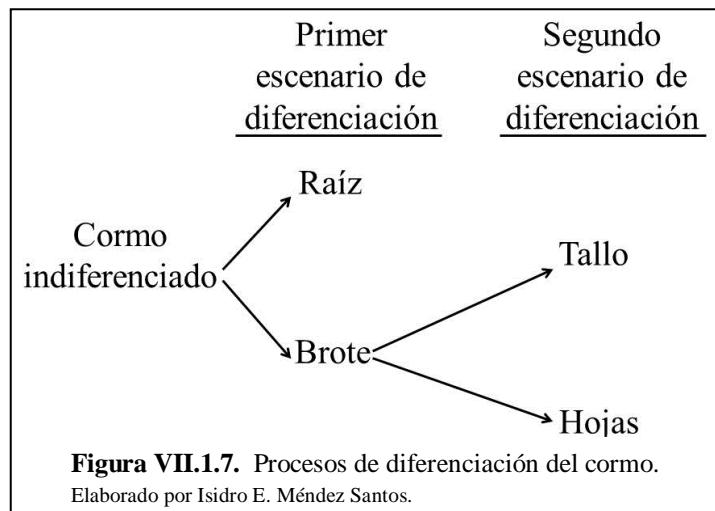
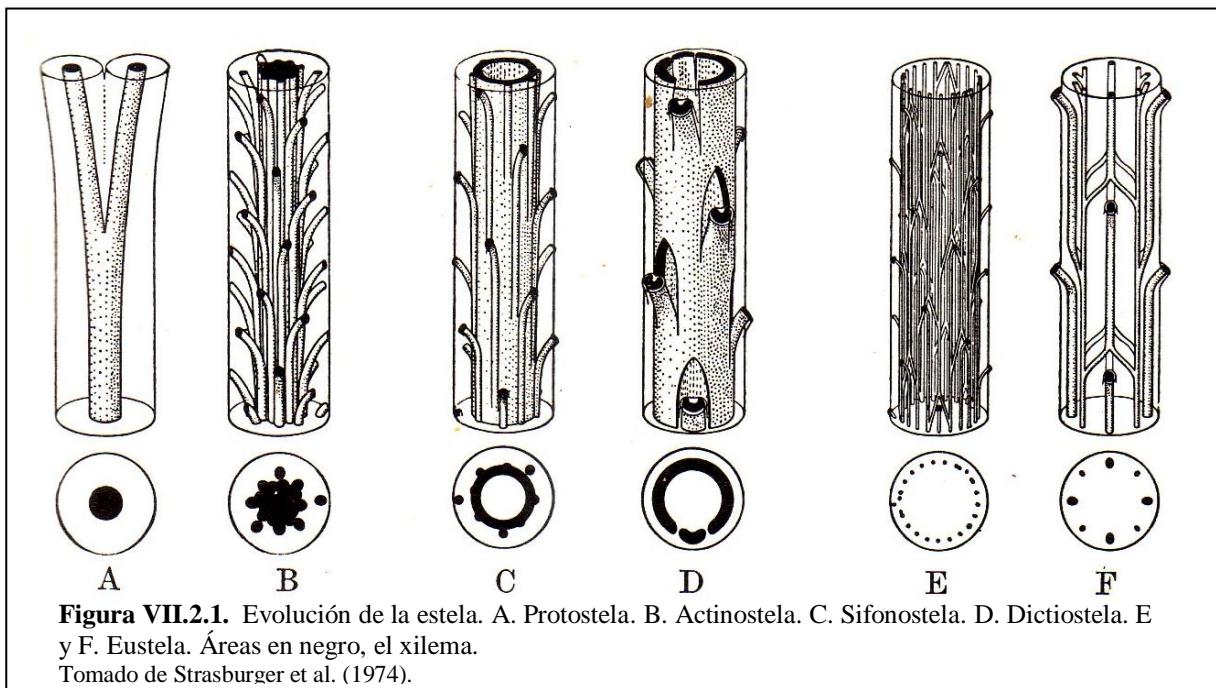


Figura VII.1.7. Procesos de diferenciación del cormo.  
Elaborado por Isidro E. Méndez Santos.

xilema. Su ontogenia transcurre en dos etapas y las masas tejido que surgen en cada una de ellas se conocen como leño o xilema primario (si se diferencia directamente del procambium) y leño o xilema secundario (si surge a partir de un meristemo secundario). En el leño primario, al primer grupo de células que se diferencian se les denomina protoxilema y a las que lo hacen posteriormente metaxilema. Producto de la concrescencia congénita de telomas laterales con el eje principal o por separación basípeta de las ramificaciones, pudo haberse originado:



**Figura VII.2.1.** Evolución de la estela. A. Protostela. B. Actinostela. C. Sifonostela. D. Dictiostela. E y F. Eustela. Áreas en negro, el xilema.  
Tomado de Strasburger et al. (1974).

-La actinostela (ver figura VII.2.1.B), de forma más o menos estrellada (puede apreciarse, por ejemplo, en el género *Psilotum*, Psilotaceae, Pteridophyta).

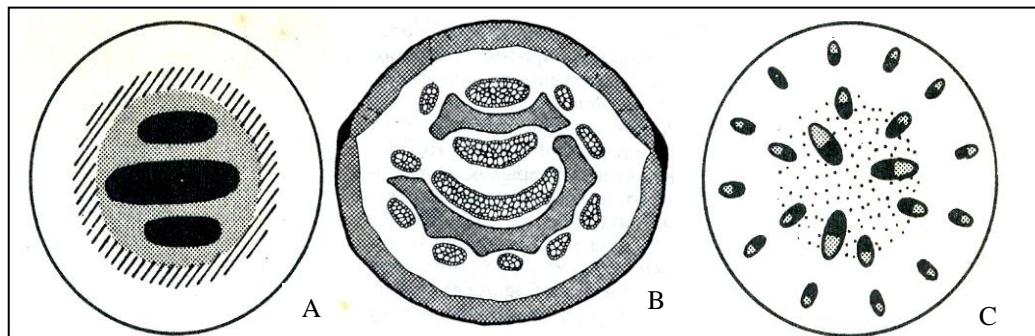
-La plectostela (ver figura VII.2.2.A), donde este proceso alcanza formas extremas, llegando a formar bandas de xilema rodeados por la medula (por ejemplo, en el género *Lycopodium*, Lycopodiaceae, Pteridophyta).

También constituye una manifestación del desplazamiento de los elementos de la estela hacia la periferia, la disposición de los tejidos conductores y de sostén, formando un círculo que envuelve a una medula parenquimática. Existen diferentes variantes de este modelo, al cual se le ha dado el nombre genérico de sifonostela (ver figura VII.2.1.C, por ejemplo en el género fósil *Lepidodendrum*, Lepidodendraceae, Pteridophyta). La salida de cordones conductores hacia las hojas (rastros foliares), deja generalmente intersticios en la estela, que se llenan con prolongaciones de la medula (radios medulares). Algunas de sus variantes son las siguientes:

-La poliestela, donde se aprecian cordones conductores aislados (haces caulinares), esparcidos en toda la sección transversal (ver figura VII.2.2.B, por ejemplo, en los helechos del género *Pteridium*, Pteridaceae, Pteridophyta).

-La eustela (ver figura VII.2.1.D y E), puede ser interpretada como el grado máximo de perforación en retículo. Se distingue por la presencia de un tejido meristemático secundario

(cambium) que separa al xilema y el floema en cada haz conductor (haces abiertos) y que provoca



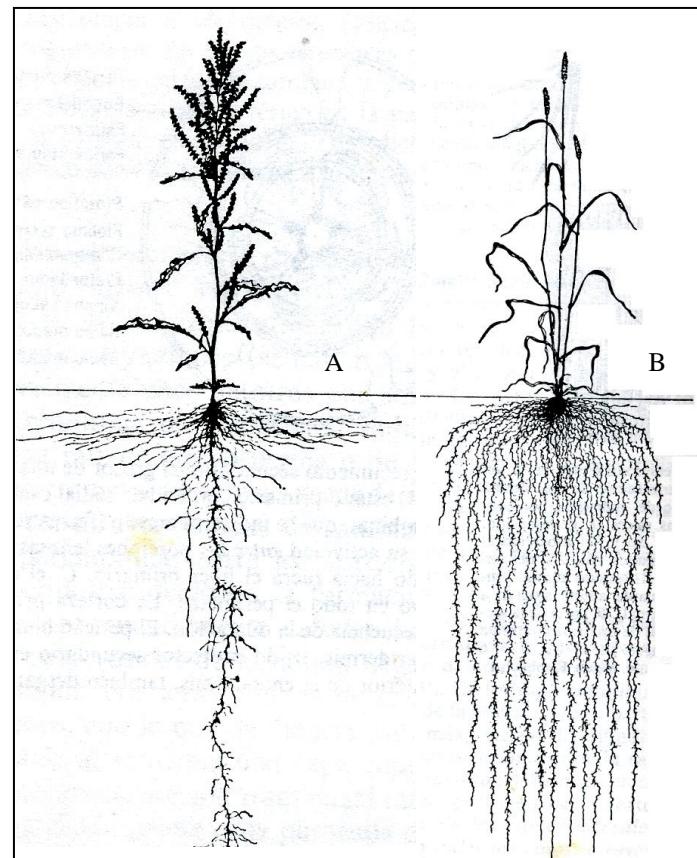
**Figura VII.2.2.** Otras variantes estélicas. A. Plectostela. B. Poliestela. C. Atactostela. En A y C: las áreas en negro, xilema; áreas en gris, floema; áreas punteadas, medula (parénquima); áreas rayadas, periciclo (parénquima); áreas en blanco, corteza (parénquima). En B: áreas en negro, epidermis; áreas grises, esclerénquima; áreas con círculos, haces conductores; áreas en blanco, parénquima.  
A y C, tomado de Weisz y Fuller (1974); B, tomado de Strasburger et al. (1974).

un crecimiento secundario en grosor. Se encuentra presente en la mayoría de las dicotiledóneas y gimnospermas.

-La dictiostela (ver figura VII.2.1.D), donde el tubo de conformado por el cordón conductor aparece perforado encima de los rastros foliares que se curvan lateralmente y se forman los intersticios foliares con tejido parenquimático (por ejemplo en el género *Osmunda*, Osmundaceae, Pteridophyta).

-En atactostela (ver figura VII.2.2.C) se ha perdido la formación circular de los elementos estélicos y los cordones de rastros foliares se encuentran espaciados regularmente por toda la sección transversal. En este caso, el xilema y el floema no están separados por el cambium (haces conductores cerrados), por lo que no se produce un crecimiento secundario en grosor. Se presenta en las monocotiledóneas (Liliopsida, Magnoliophyta).

La disposición de los elementos mecánicos y conductores en gimnospermas y angiospermas muestra las formas estélicas más evolucionadas, especialmente en las monocotiledóneas.

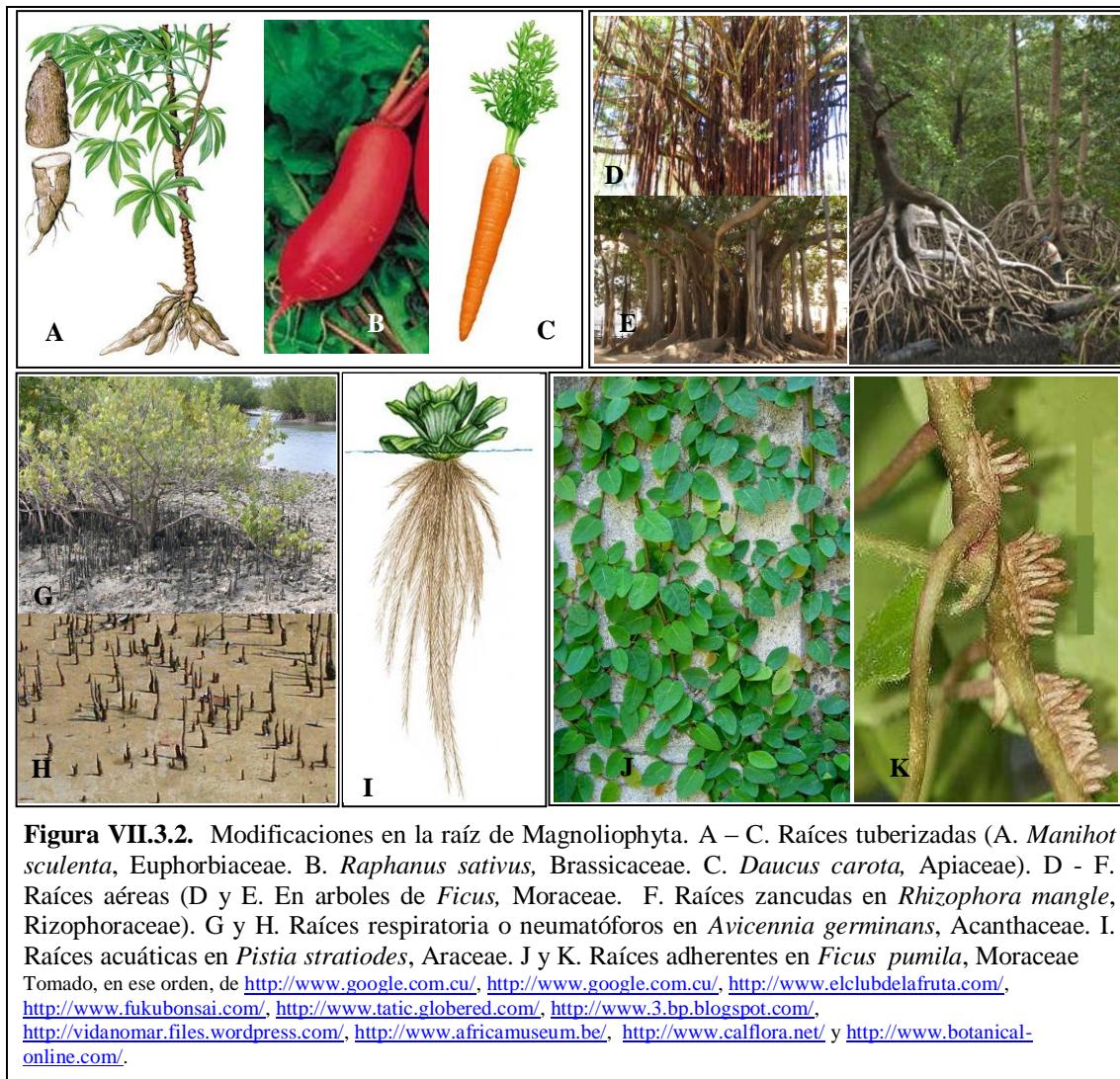


**Figura VII.3.1.** Tipos de sistemas radicales. A. típico o pivotante. B. Fibroso.  
Tomado de Weisz y Fuller (1974).

### VII.3. Raíz.

La raíz constituye el órgano encargado de la fijación al substrato y de la absorción del agua y las sustancias necesarias para la planta. Puede también tener función reservante. Salvo excepciones, crece en dirección contraria a la luz (geotropismo positivo o fototropismo negativo).

El conjunto de raíces y sus ramificaciones es conocido con el nombre de sistema radical. Si existe una raíz principal, a partir de la cual derivan jerárquicamente todas las demás (raíces secundarias, terciarias, etc.), estamos en presencia de un sistema radical típico pivotante. Si por el contrario, la raíz principal desaparece durante los primeros estadios de vida de la planta y es sustituido por un conjunto de raíces que derivan directamente del tallo, se denomina entonces sistema radicular fibroso (ver figura VII.3.1).



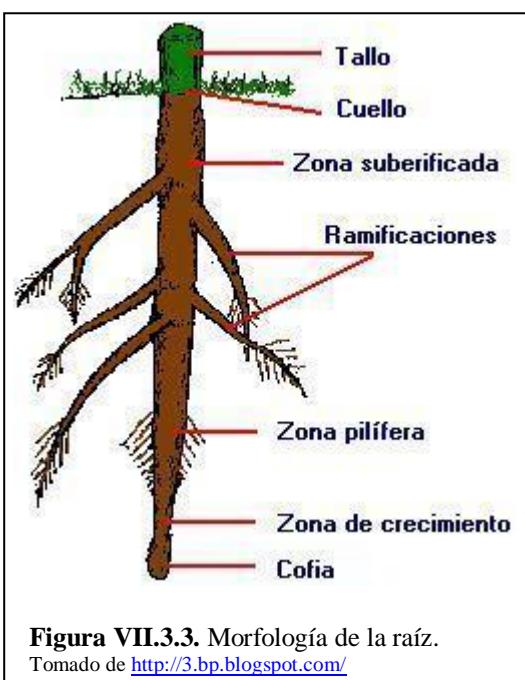
**Figura VII.3.2.** Modificaciones en la raíz de Magnoliophyta. A – C. Raíces tuberizadas (A. *Manihot sculenta*, Euphorbiaceae. B. *Raphanus sativus*, Brassicaceae. C. *Daucus carota*, Apiaceae). D - F. Raíces aéreas (D y E. En arboles de *Ficus*, Moraceae. F. Raíces zancudas en *Rhizophora mangle*, Rizophoraceae). G y H. Raíces respiratoria o neumatóforos en *Avicennia germinans*, Acanthaceae. I. Raíces acuáticas en *Pistia stratiotes*, Araceae. J y K. Raíces adherentes en *Ficus pumila*, Moraceae. Tomado, en ese orden, de <http://www.google.com.cu/>, <http://www.google.com.cu/>, <http://www.elclubdelafruta.com/>, <http://www.fukubonsai.com/>, <http://www.tatic.globered.com/>, <http://www.3.bp.blogspot.com/>, <http://vidanomar.files.wordpress.com/>, <http://www.africamuseum.be/>, <http://www.calfiora.net/> y <http://www.botanical-online.com/>.

Las raíces pueden presentarse a veces con determinadas modificaciones (ver figura VII.3.2). A modo de ejemplo pueden citarse las siguientes: 1) Tuberizadas, o sea, engrosadas y especializadas en el almacenamiento de sustancias (ver cuadro texto con información adicional al respecto en las páginas que siguen), como sucede, entre otros casos, con la yuca (*Manihot*

*sculenta*, Euphorbiaceae, Magnoliophyta). 2) Creciendo en la parte aérea de la planta, conocidas entonces como raíces aéreas. Es el caso de varios representantes del género *Ficus* (Moraceae, Magnoliophyta). 3) Con geotropismo negativo, gracias a lo cual pueden crecer hacia la luz y captar el dioxígeno cuando las plantas viven en lugares inundados o fangosos. Esta variante se conoce como raíces respiratoria o neumatóforos, entre las cuales el representante más conocido es, sin dudas, el mangle prieto (*Avicennia germinans*, Acanthaceae, Magnoliophyta). 4) En las plantas parásitas, se especializan en extraer las sustancias del cuerpo de sus huéspedes y se les identifica con el término haustorios. En Cuba existen varios grupos con esta forma de vida, entre los cuales merecen ser citados los representantes de la familia Loranthaceae (Magnoliophyta).

Vista longitudinalmente, en la raíz se distinguen 2 zonas fáciles de diferenciar morfológica y anatómicamente, así como por el grado de desarrollo ontogenético: zona de crecimiento y zona adulta (ver figura VII.3.3). En la primera, avanzando desde el ápice hacia la base se observan a su vez en cuatro partes: cofia, zona de multiplicación, zona de alargamiento y zona de diferenciación. La cofia, también conocida como caliptra o piloriza, es una zona de tejido

parenquimático con consistencia mucilaginosa, destinada a atenuar los daños mecánicos que sufriría el tejido meristemático por el crecimiento dentro del suelo (sus células externas se desprenden constantemente por efecto de la fricción y son reemplazadas por otras producidas en el meristemo). La zona de multiplicación está ocupada por un tejido meristemático en constante división. En la zona de alargamiento se produce un estiramiento producto de la turgencia que se logra con la absorción de grandes cantidades de agua. En la zona de diferenciación se forman los tejidos adultos primarios y normalmente se le denomina también zona pilífera, dada la presencia de los denominados pelos absorbentes o radicales, modificaciones de las células epidérmicas, encargados, durante su corta existencia, de la absorción de agua y sustancias. En la zona adulta ocurre el denominado crecimiento secundario, en aquellos grupos en que este se produce.



**Figura VII.3.3.** Morfología de la raíz.  
Tomado de <http://3.bp.blogspot.com/>

La estructura interna varía en las diferentes líneas filogenéticas y, en algunas de ellas, a lo largo del desarrollo ontogenético. En general no existen diferencias anatómicas en la zona de crecimiento, donde se podrá observar siempre las estructuras ya descritas en las diferentes partes que la componen. En la zona adulta pueden distinguirse siempre tres zonas de tejidos, vistos desde la superficie hacia dentro: tejido de protección, corteza y cilindro central, pero se aprecian grandes variaciones en los diferencias grupos taxonómicos y en dependencia de si ha ocurrido o no el crecimiento secundario. En los grupos en que no se produce en crecimiento secundario (en algunas helechos y monocotiledóneas), no se producen cambios anatómicos en la zona adulta de la raíz, a lo largo del desarrollo ontogenético, pero cuando este está presente (en Pinophyta y Magnoliopsida), hay que hablar de una estructura interna primaria y otra secundaria.

### Raíces tuberosas y tubérculos

No siempre resulta fácil diferenciar raíces tuberosas (engrosadas para almacenar sustancias de reserva), como la yuca (*Manihot squelenta*), por ejemplo y tubérculos (porción del tallo, generalmente subterránea, con estructura y fines similares), al estilo del boniato (*Ipomoea batatas*) o la papa (*Solanum tuberosum*), por solo citar dos de los casos más conocidos. La clave para hacerlo está en el hecho de que, en cualquier parte de la superficie de los segundos, suelen verse catafilos (hojas modificadas, según se explica en el epígrafe VII.5.1) y yemas, que sólo se presentan sobre prolongaciones caulinares y nunca en ejes radiculares. Si se ejercita la memoria, se podrá recordar la ausencia de tales elementos en la zanahoria (*Daucus carota*) y el rábano (*Raphanus sativus*), mientras que, por el contrario, habrán sido vistos en la malanga (*Xanthosoma sagittifolium*) y el ñame (*Dioscorea alata*), lo cual revela la condición de cada uno. Esa forma de proceder puede ser generalizada, aunque deberá adecuarse siempre al contexto en que se aplique.

Condensado por Isidro E. Méndez Santos de Font Quer (1975).

Como tejido de protección aparece siempre en un primer momento la epidermis, originada directamente a partir de la protodermis del meristemo apical, pero esta desaparece con los pelos radicales y es reemplazada por la exodermis, la cual caracteriza en definitiva a las partes adultas.

La corteza se origina a partir del meristemo fundamental y está constituida por una masa de parénquima cortical, con función fundamentalmente reservante, que puede presentarse en forma radial o estratificada. En muchas plantas, la capa más interna de la corteza muestra un determinado grado de diferenciación, fundamentalmente en las paredes. Esta capa es conocida con el nombre de endodermis y lo más característico en ella es que sus paredes transversales están fuertemente impregnadas en sustancias de composición aún no precisada, constituyendo así la denominada banda de Caspary, la cual desempeña un importante papel en la absorción radicular, como explicaremos más adelante. En las plantas que experimentan un crecimiento secundario, la corteza es poco diferenciada y se desprende cuando se produce dicho proceso, pero en aquellas que conservan la estructura primaria, aparece desde temprano abundante tejido de sostén (esclerénquima) y sufren posteriormente modificaciones en la endodermis.

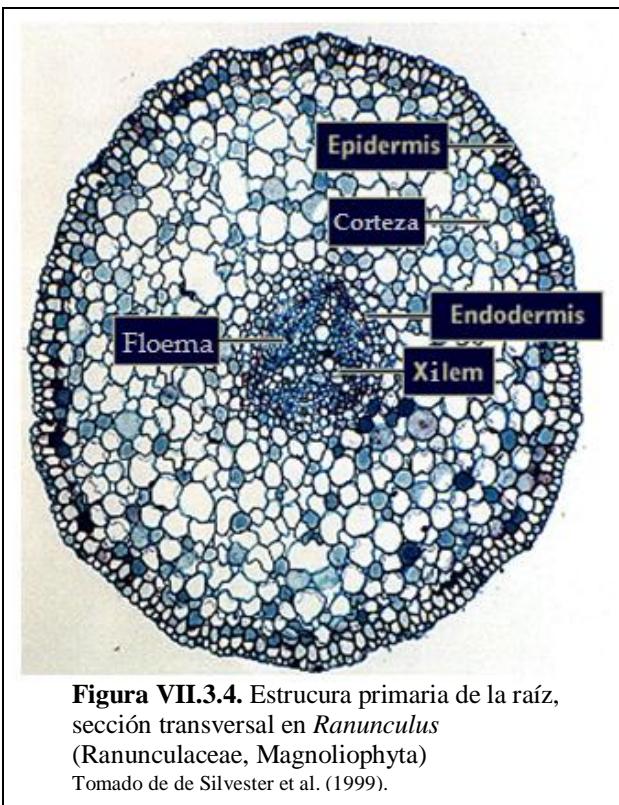
El cilindro central se origina a partir del procambium y está formado por el denominado sistema vascular (con ambos tipos de tejidos conductores) y de sostén, (fundamentalmente esclerénquima) y por parénquima. En la parte más externa se encuentra siempre una capa de parénquima que recibe el nombre de periciclo. La variada

disposición de los restantes tejidos conforma los diferentes tipos de estela ya estudiados.

En las plantas que experimentan crecimiento secundario en grosor (gimnospermas y dicotiledóneaas), la estructura de la raíz es de tipo actinostélico (ver figura VII.3.4), o sea, sin parénquima central, con el xilema dispuesto de forma radiada y ocupando la parte media del cilindro central, el floema distribuido en pequeños paquetes entre los radios del xilema y una pequeña capa de parénquima conocida como cambium primario separando ambos tejidos conductores. Cuando se produce el crecimiento secundario en grosor (ver figura VII.3.5), tanto el procambium como algunos tramos del periciclo se desdiferencian y se convierten en un meristemo secundario (el cambium vascular), capaz de producir nuevas células xilemáticas hacia adentro (xilema secundario o metaxilema) y de floemáticas hacia fuera (floema secundario o metafloema), mientras que la capa más externa del periciclo se transforma en felógeno, otro meristemo secundario encargado de generar un nuevo tejido de protección.

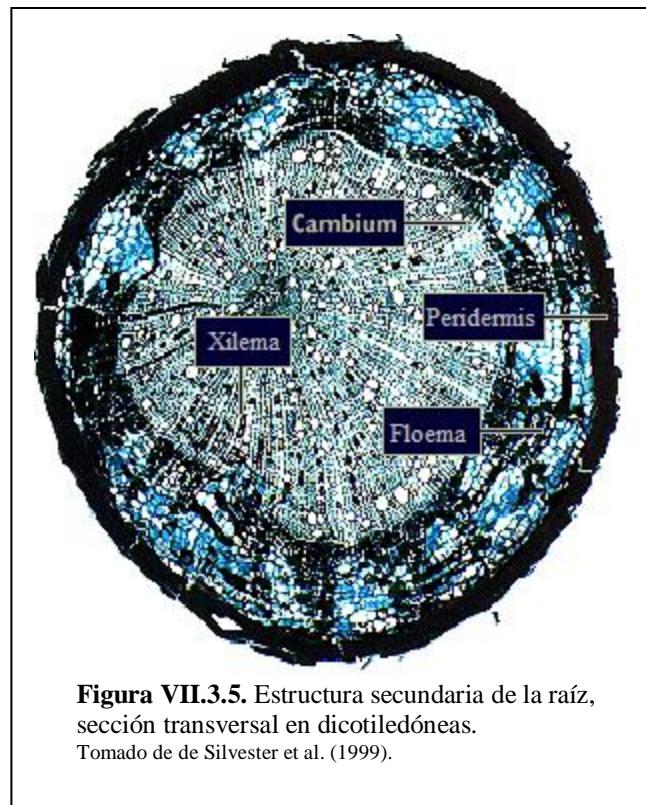
En las plantas que conservan la estructura primaria (ver figura VII.3.6), la raíz presenta distintas variantes estélicas, pues el xilema puede disponerse en bandas que alternan con el floema

(plectostela), de forma estrellada en el centro (actinostela), como ocurre en diferentes grupos de Pteridophyta o formando haces, con el floema dispuesto hacia la periferia del cilindro central y envuelto todo en masas de parénquima (medula), en el caso de las Liliopsida (atactostela). En ambos casos no existe ni el procambium, ni el cambium, ni el felógeno.



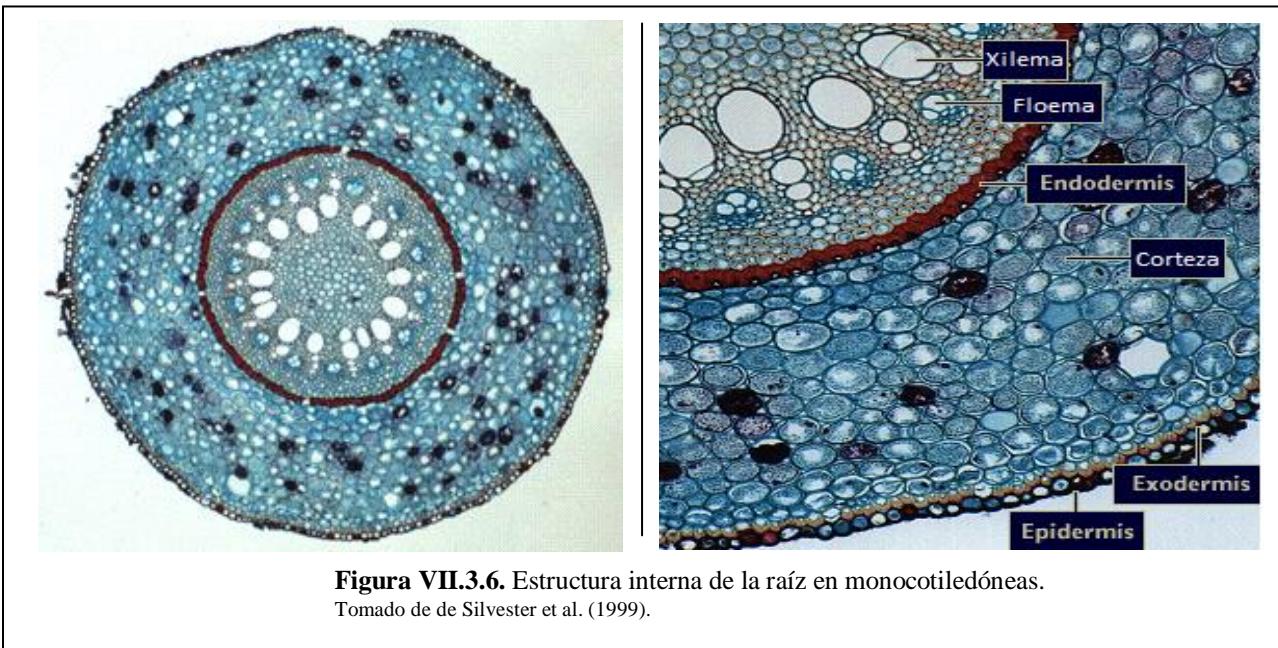
**Figura VII.3.4.** Estructura primaria de la raíz, sección transversal en *Ranunculus* (Ranunculaceae, Magnoliophyta)

Tomado de de Silvester et al. (1999).



**Figura VII.3.5.** Estructura secundaria de la raíz, sección transversal en dicotiledóneas.

Tomado de de Silvester et al. (1999).



**Figura VII.3.6.** Estructura interna de la raíz en monocotiledóneas.

Tomado de de Silvester et al. (1999).

### **VII.3.1. Absorción radicular.**

La absorción de agua constituye una de las funciones más importantes que realiza la raíz. Para comprender cabalmente el servicio que prestan a la planta es necesario valorar las condiciones en que se encuentra esta sustancia en el suelo y el grado de dificultad que entraña obtenerla en ese contexto.

En el ambiente acuático, el talo intercambia libremente sustancias con el medio por toda su superficie, pero al pasar al ambiente terrestre, la toma del agua, y con ella de los nutrientes que la planta necesita, solo puede realizarse a partir del suelo, lo cual entraña múltiples dificultades para adaptarse a dichas condiciones. Resulta entonces necesario estudiar en detalle los mecanismos que los vegetales han desarrollado para obtener cuanto necesitan en tan adversas condiciones.

Para entender por qué los vegetales terrestres no mueren por desecación, resulta necesario considerar al sistema suelo - planta - atmósfera, como una continuidad en el flujo general del agua en el medio ambiente. Las plantas terrestres constituyen un elemento intermedio entre el agua contenida en el suelo, de donde la incorporan a través en el proceso de absorción y la contenida en la atmósfera, a la cual la transfieren como resultado de la transpiración. De igual manera, se debe asumir que son las propiedades de esta sustancia, de conjunto con las características estructurales de las células y los tejidos de conducción, los que posibilitan su movimiento hacia y por el interior del organismo, a la vez que pueda ser regulada la cuantía que este retiene. La cantidad existente en un momento determinado dentro del cuerpo, está en dependencia a los potenciales existentes en el suelo y la atmósfera, así como de la translocación interna que se ha logrado, ya sea a corta o a larga distancia.

El agua contenida en el suelo tiene diferentes interacciones con las partículas de este último y no siempre posibilita que la misma sea adquirida por la planta. Generalmente se reconocen cuatro estados distintos en estas relaciones.

-El agua gravitacional. Es fácil observar que cuando llueve mucho, en los espacios libres del suelo todo el aire es desplazado, de manera que este último queda saturado de humedad. Sin embargo, toda esa agua se pierde por infiltración (acción de la gravedad), en un periodo que oscila entre uno y tres días, en dependencia del tipo de terreno. Dado el corto tiempo en que este tipo de agua permanece al alcance de la planta, no resulta importante en la dinámica hídrica de esta última.

-El agua capilar. Es la que el suelo logra retener, después que se produce el drenaje de la gravitacional. Se mantiene allí en contra la fuerza de gravedad, dada la adhesión que se alcanza entre las moléculas de agua y las partículas del terreno (superficies y fuerzas capilares). Es la fracción más importante para la dinámica hídrica de la planta.

-El agua higroscópica o de imbibición. Es la retenida por la acción de los coloides del suelo y resulta de poca importancia para la vida de la planta, dada las escasas posibilidades que tiene de absorberla.

-El agua de constitución. Es la que forma parte de, los coloides y partículas de arcilla del suelo. No puede ser absorbida por la planta porque se encuentra combinada químicamente.

-El agua en forma de vapor. Es la que en estado gaseoso, formando parte del aire, ocupa los espacios entre las partículas del suelo. Tampoco resulta importante para la vida de la planta.

Para que la planta pueda mantenerse en equilibrio hídrico y que este repercuta en su normal crecimiento y desarrollo, es necesario mantener los niveles de agua disponible en valores óptimos, el cual se ubica en un rango que está entre la capacidad de campo y el denominado punto de marchitez permanente.

Se entiende por capacidad de campo al contenido de agua que queda en el suelo después que ha drenado libremente a partir de su saturación (perdida el agua gravitacional). Como punto de marchitez permanente se conoce al contenido de esta sustancia existente en el suelo al momento en que las hojas se marchitan en grado tal, que no pueden recuperarse aun cuando sean colocadas en una atmósfera saturada de humedad y solo pueda revertirse esa situación agregando agua al suelo.

En la práctica estos valores se corresponden con el agua capilar del suelo. Por supuesto, todos los terrenos no tienen las mismas características en sus partículas, pues los ricos en arcilla y humus, retienen más humedad que los que clasifican como arenosos. Hay que considerar que si la arcilla es muy densa, la penetración de las raíces puede quedar restringida y que, además, la cantidad de dioxígeno disponible será menor, lo que obstaculiza el crecimiento y desarrollo del sistema radicular y, por ende, de la absorción, a pesar de las cantidades disponibles.

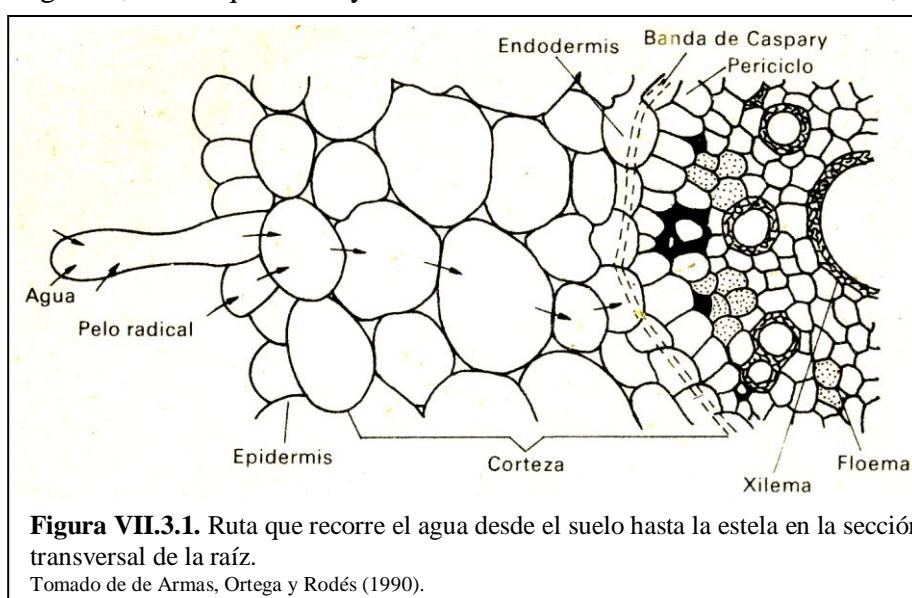
Estos aspectos resultan de mucho interés en los planes agrícolas, pues la labor de riego tiene que ofrecer las posibilidades de mantener los valores de agua disponible que necesitan los diferentes tipos de plantas.

El contenido de agua de un suelo queda expresada por la fórmula:  $S = m + o + p + g$ , donde:  $S$  = potencial de agua en el suelo;  $m$  = potencial matricial;  $o$  = potencial osmótico;  $p$  = potencial de presión y  $g$  = potencial gravitacional.

El potencial matricial (o mátrico) representa el componente de atracción que sobre el agua ejercen las partículas del suelo, por la fuerza de adsorción y de la capilaridad (su valor es negativo para la planta). El potencial osmótico expresa la cantidad de agua que es retenida en el suelo por las sustancias iónica y no iónicas existentes en la solución (su valor también es negativo, dado que a mayor concentración de soluto en el suelo, menor contenido de agua disponible para el vegetal).

Cuando el potencial de agua (potencial hídrico) en el suelo es muy bajo, se reduce en gran medida la absorción de agua por la planta. La humedad contenida en el suelo puede perderse también al ser extraída de él por temperaturas elevadas que provocan la evaporación del agua.

La raíz constituye el



**Figura VII.3.1.** Ruta que recorre el agua desde el suelo hasta la estela en la sección transversal de la raíz.

Tomado de de Armas, Ortega y Rodés (1990).

órgano de la planta especializado en la función de absorción de agua y nutrientes minerales contenidos en el suelo. Se considera que dado el grado de ramificación de las raíces, la superficie global de estas suele ser superior a la de la parte aérea de la misma planta.

La zona de máxima absorción de agua se localiza en la zona pilífera, donde se incrementa notablemente la superficie de la raíz en contacto con el suelo. Los pelos radicales constituyen modificaciones de las células epidérmicas y presentan paredes finas que permiten el paso del agua. Se conoce que no están presentes en todas las especies y que algunas no los desarrollan en suelos húmedos, pero si en los secos, como el caso de los cítricos (*Citrus*, Rutaceae).

La máxima absorción de agua se corresponde también con la zona en que el xilema está completamente diferenciado pero que, dado que la suberificación y lignificación no han avanzado lo suficiente, no se ha reducido la permeabilidad. Por encima de la región de los pelos radicales, los valores de absorción disminuyen progresivamente pues, al estar suberificado y lignificado los tejidos protectores, la permeabilidad se reduce.

Para comprender mejor el movimiento del agua en la raíz analizaremos sus posibilidades desde el punto de vista estructural y de su comportamiento osmométrico.

Desde la epidermis hasta la endodermis, a través de la corteza el agua se desplaza sin impedimento (difusión libre), pero la endodermis constituye una barrera semipermeable determinada por la banda de Caspary que impide el contacto directo con la estela, donde se encuentran los elementos conductores.

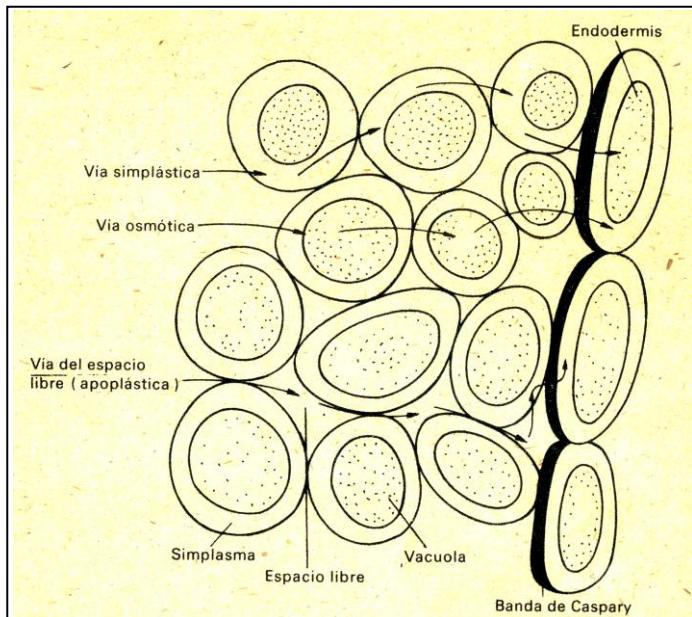
Cuando el agua alcanza la superficie de la raíz, debe seguir un flujo radial desde la corteza hasta el cilindro central, donde están los conductos xilemáticos (ver figura VII.3.1.1). El movimiento libre en la corteza puede llevarse a cabo a través de los espacios intercelulares y los espacios de las paredes celulares (a lo que se ha dado en llamar espacio libre aparente), pero está demostrado que no sigue sólo esta vía, sino varias (ver figura VII.3.1.2):

**Vía apoplástica.** Transporte a través del espacio libre (espacio libre de las paredes celulares y espacios intercelulares)

**Vía simplástica.** Transporte a través del citoplasma de las células, donde juegan un importante papel los plasmodesmos,

**Vía vacuolar.** Transporte de una vacuola otra en células contiguas.

Por la vía simplástica es por donde se transportan los mayores volúmenes de agua, pues el movimiento por los espacios libres se ve limitado al llegar a la banda de Caspary situada en la



**Figura VII.3.2.** Vías del movimiento del agua desde el suelo hasta la estela.

Tomado de de Armas, Ortega y Rodés (1990).

endodermis y por las fuerzas matriciales que realizan una resistencia considerable al paso por los espacios libres. El paso a través de la endodermis se produce por la existencia de algunas células sin banda de Caspary (las llamadas células de paso). O sea, que el agua penetra por la epidermis y a continuación se desplaza con libertad a través de las células corticales, tanto de un protoplasto a otro como por las paredes celulares y los espacios intercelulares, pero para atravesar la banda de Caspary debe entonces pasar a las células y mediante los plasmodesmos llegar hasta el cilindro central.

Indiscutiblemente, el movimiento del agua desde el exterior hasta su incorporación a los elementos conductores está dado por las diferencias en el potencial hídrico entre las distintas zonas de la raíz y sólo se produce cuando el potencial hídrico de las células de la raíz es más bajo que el del suelo. Cuando los potenciales hídricos del suelo y la raíz son iguales, cesa la absorción de agua.

Al analizar las causas del establecimiento de los gradientes de potencial hídrico, los fisiólogos analizan también el comportamiento de la parte aérea de la planta, pues producto de la transpiración se produce una pérdida del agua contenida en las hojas y tallos, lo cual favorece el incremento del gradiente de potenciales de agua y, a través de los vasos xilemáticos, este se va trasmitiendo hasta las raíces.

De acuerdo con la velocidad de la transpiración los cormófitos vasculares se dividen en dos grandes grupos: plantas que transpiran lentamente y las que transpiran con rapidez. En este último caso, la perdida de agua en la parte aérea garantiza el gradiente adecuado para que se produzca una intensa absorción radicular, por lo que se puede afirmar que la causa primaria de la absorción no está en las raíces sino en los órganos aéreos.

Cuando la transpiración es lenta, la causa primaria de la absorción hay que buscarla en las raíces, pues interviene también lo que ha dado en llamarse presión radicular, evidenciado por la presencia de un exudado al seccionar un tallo al nivel del suelo. Como ya se ha dicho, el agua penetra a las raíces por los espacios de libre difusión (apoplasto) y alcanza la endodermis (que constituye una barrera semipermeable), de allí penetra en la estela. La diferencia de concentración osmótica entre el apoplasto y la estela, se debe a la existencia de una concentración mayor de dioxígeno en la parte externa de la endodermis, que decrece del espacio libre al interior de las células (del apoplasto al simplasto). Todo ello provoca que esa parte ceda los iones al xilema, lo cual provoca un incremento del potencial y, por ende, disminuye el potencial de agua dentro de la raíz por debajo de los valores del existente en el suelo. O sea, que el potencial osmótico en las células depende del metabolismo, pero debe aclararse que su efecto en la absorción del agua es indirecto, pues genera el potencial osmótico que provoca las diferencias en el potencial de agua entre células y medio exterior o agua del suelo, lo que constituye, en definitiva, la causa de la absorción en este tipo de plantas.

Entre los factores que tienen mayor incidencia sobre los valores que alcanza la absorción del agua están: la extensión y permeabilidad de las raíces, la disponibilidad de agua en el suelo y su movimiento hasta la raíz, la temperatura del suelo y la concentración en la solución del suelo. Todos ellos actúan interrelacionados entre sí pero, con independencia de que resulte un tanto difícil separar, de forma absoluta uno de otra, un análisis de este tipo debe realizarse por partes.

Las especies difieren con respecto al desarrollo del conjunto de raíces, el que puede alcanzar grandes profundidades como en el caso de las plantas leñosas o quedar limitado

superficialmente, como sucede con algunas hierbas. En tal sentido, es importante también la extensión horizontal y el grado de ramificación que este alcance, ya que en la medida en que el volumen de suelo ocupado por las raíces sea mayor, también lo serán las posibilidades de obtener agua que tendrá la planta. Por eso, las especies con sistema radicular profundo pueden sobrevivir a sequías prolongadas, no así las que lo tienen superficial.

En párrafos anteriores se analizaron las zonas de absorción de las raíces y quedó claro que indiscutiblemente, cuando se sustituye el tejido epidérmico por el suberoso, disminuye la permeabilidad. En general, las raíces jóvenes aún sin suberificar, tienen un papel decisivo en la absorción del agua.

La disposición del agua en el suelo afecta su potencial y su conductividad hidráulica, en lo que influye el tamaño de las partículas del suelo (arcilloso a arenoso). En el sistema suelo - planta - atmósfera, el agua se mueve desde el suelo a la planta debido a los gradientes de potenciales químicos, por lo que plantas sembradas en suelos salinos no solo les resulta a veces imposible incorporar agua, sino y pueden morir por perdida de esta sustancia.

Se ha comprobado también que los suelos poco aireados retardan la absorción, lo que está asociado a la necesidad del dioxígeno para que las células radiculares realicen su metabolismo e incorporen los iones minerales del suelo. Por supuesto, al incrementar el potencial osmótico en las células radiculares se produce la diferencia de potencial que hace posible la entrada de agua a las mismas.

El exceso de humedad en el suelo es muy dañino para las plantas no adaptadas a soportarlo; en tales condiciones la aireación del suelo es mala, por lo que las raíces no disponen del dioxígeno suficiente para la respiración, lo que provoca una disminución en su crecimiento y también de las partes aéreas.

Si la temperatura del suelo es muy baja, el agua se hace más viscosa y se reduce su movilidad. Por otra parte, el protoplasma es menos permeable a bajas temperaturas y se inhibe el crecimiento de las raíces. Las altas temperaturas pueden provocar también la pérdida de agua por evaporación de la superficie del suelo, lo que contribuye a que disminuya la cantidad disponible.

### **VII.3.2. Regulación hormonal del desarrollo de la raíz.**

Los procesos de crecimiento y diferenciación del sistema radical en las plantas están influenciados esencialmente por las auxinas y las citoquininas. A continuación se analizan los efectos producidos por cada una de ellas en el desarrollo de la raíz.

Las auxinas:

-Inducen alargamiento en las células de los meristemos primarios del ápice radical y por consiguiente, el crecimiento en longitud. En las raíces de las plantas con crecimiento secundario, la inducción se produce tanto en los meristemos primarios, como en los secundarios, de modo que las auxinas provocan el crecimiento de la raíz tanto en longitud como en grosor.

-Estimulan la formación de nuevas raíces. Esta propiedad de las auxinas ha sido eficazmente utilizada en la agricultura para provocar la formación de raíces en los esquejes de las plantas, mediante la aplicación exógena de ácido indolacético (AIA). La formación de esbozos radicales está en dependencia de la proporción existente entre el ácido indolacético y la cinetina. Cuando el

equilibrio se inclina a favor del A.I.A., se producen raíces, en cambio, si predomina la cinetina se inhibe la formación de raíces y se desarrollan brotes foliares.

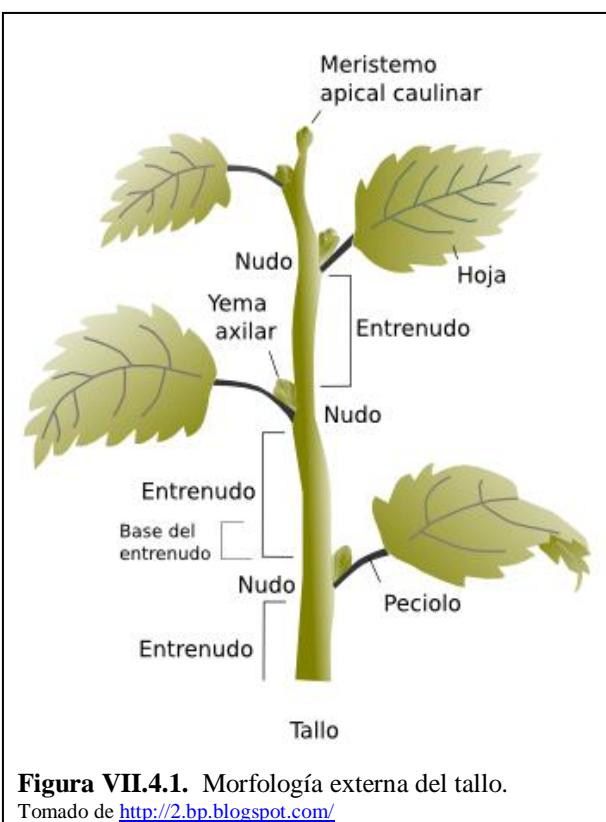
-Incrementan la respiración. Se ha demostrado que existe relación entre el incremento de la concentración de auxinas y el aumento de la respiración. Este efecto es apreciable no sólo en los tejidos de la raíz, sino en todos. Cuando se produce el crecimiento, aumenta de la respiración debido a la gran cantidad de energía requerida por el intenso proceso de síntesis que se lleva a cabo durante el proceso.

Las auxinas estimulan la respiración por dos vías diferentes:

- Aumentan el suministro de ADP, estimulando con ello la producción de ATP que es utilizado rápidamente por el tejido en crecimiento.
- Influyen sobre la síntesis de ARNm y la formación de nuevas proteínas, lo que requiere de un gasto de energía procedente del proceso respiratorio.

-Provocan en la raíz el geotropismo positivo. Se trata de la respuesta o curvatura del órgano en dirección contraria al campo gravitacional de la tierra; cuando la respuesta es en contra de la fuerza de gravedad, el geotropismo es negativo, en cambio cuando es a favor, como ocurre en la raíz, el geotropismo es positivo.

Las raíces, a diferencia de los tallos, resultan inhibidas en su crecimiento al aplicárseles auxinas. Cuando por alguna razón (lluvia, fuertes vientos, entre otros), la planta se inclina sin quebrarse y la raíz queda en posición más o menos horizontal, por efecto de la gravedad se produce una redistribución asimétrica (desigual) de auxinas, quedando en mayor concentración en la parte inferior, como efecto de lo cual se inhibe el crecimiento en ese lado, mientras que la parte superior crece más rápido por contar con una menor concentración. Se produce entonces una curvatura geotrópica positiva (en el sentido de la fuerza de gravedad).



-Regulan el proceso de división celular, acción que comparten con las citoquininas. Se atribuye a las auxinas un efecto en la duplicación de ADN durante la mitosis, lo cual, al igual que la inducción del alargamiento celular, no ocurre exclusivamente en la raíz, sino que se produce en cualquier tejido u órganos de la planta.

Las citoquininas:

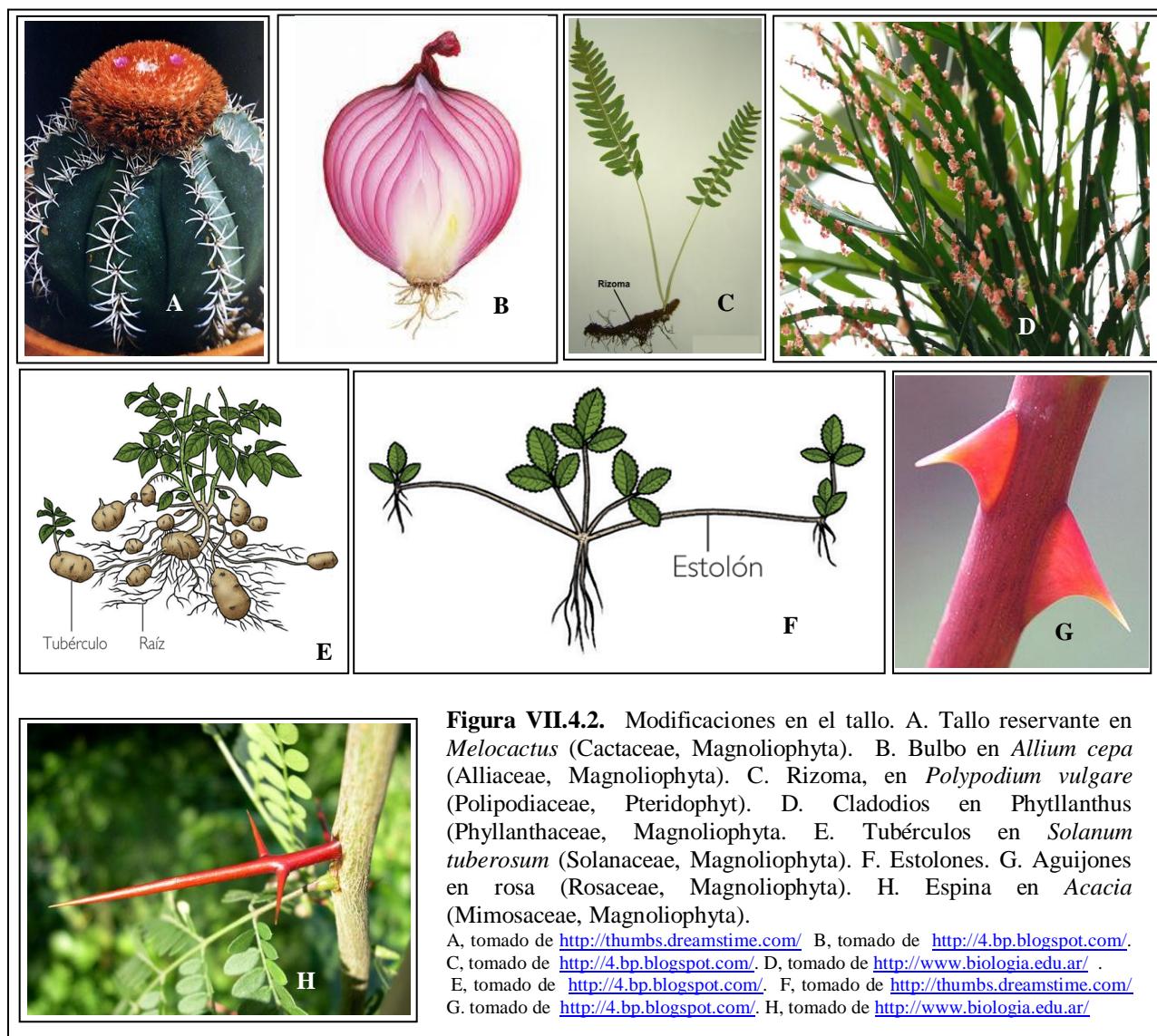
-Promueven la división y el alargamiento celular. Como ya se ha mencionado, conjuntamente con las auxinas y no exclusivamente en la raíz. Si bien el ácido indolacético actúa en la duplicación del ADN durante la mitosis, las citoquininas lo hacen sobre la citocinesis; es decir, actúan sobre la división del citoplasma para formar dos células

hijas. Que se produzca un división normal de la célula resulta de gran importancia para un adecuado equilibrio entre las dos hormonas. Se ha comprobado, además, que las citoquininas (cinetina) también inducen alargamiento celular.

#### VII.4. El tallo.

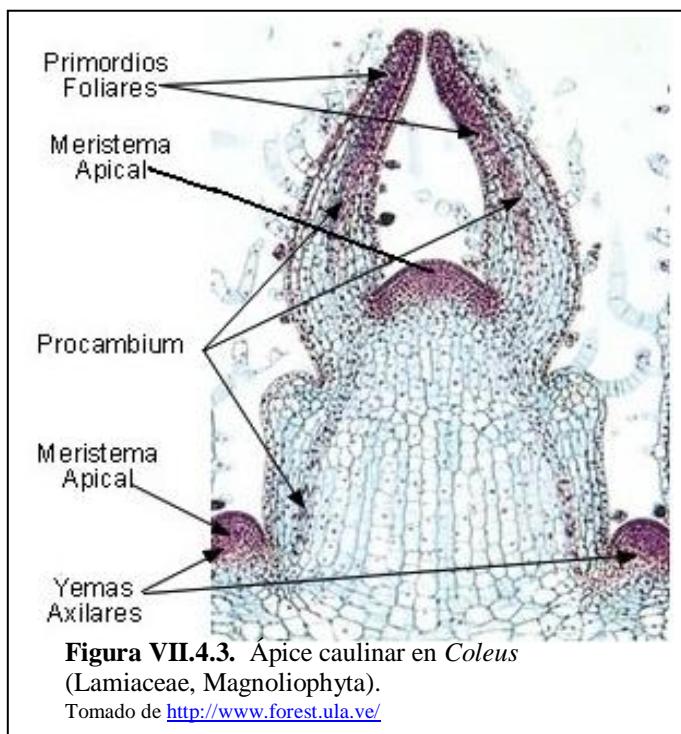
En aquellos grupos vegetales que han alcanzado la diferenciación del brote en tallo y hojas, el primero constituye el órgano encargado del sostén de las restantes partes aéreas de la planta y de la conducción de las sustancias necesarias. Puede también tener función reservante. Crece en dirección a la luz (fototropismo positivo) y en contra de la fuerza de gravedad de la tierra (geotropismo negativo).

El tallo aparece siempre dividido en nudos (puntos en los que se insertan las hojas) y entrenudos (ver figura VII.4.1). A lo largo de la ontogenia, los entrenudos se hacen más largos y los nudos se distinguen menos, llegando a desaparecer, en apariencia, esa diferenciación en las partes



adultas.

Pero en determinadas especies el tallo presenta significativas modificaciones que lo alejan considerablemente del modelo tradicional (ver figura VII.4.2). Ese es el caso de: los tubérculos (subterráneos, engrosados, que acumulan sustancias de reserva), como por ejemplo la papa (*Solanum tuberosum*, Solanaceae, Magnoliophyta) y el boniato (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae, Magnoliophyta); de los rizomas (también subterráneos y reservantes, pero generalmente alargados horizontalmente), entre los que pudieran citarse a la mariposa (*Hedychium coronarium*, Zingiberaceae, Magnoliophyta), el jengibre (*Zingiber officinale*, Zingiberaceae, Magnoliophyta) y algunas gramíneas (Poaceae); los bulbos (subterráneos protegidos por hojas carnosas reservantes, como en la cebolla (*Allium cepa*, Alliaceae, Magnoliophyta) y la brujita (*Zephyranthes spp.*, Alliaceae, Magnoliophyta), por ejemplo; los estolones (rastreros y sinuosos, enraizados en cada nudo), al estilo del paraná (*Panicum purpurascens*, Poaceae, Magnoliophyta) y otras gramíneas; y, finalmente, los cladodios (aplanados y especializados en el almacenamiento de agua), como sucede con algunas cactáceas (véase cuadro texto con



multiplicación, alargamiento y diferenciación, aunque en este caso resultan más difíciles de

### Espinas y agujones

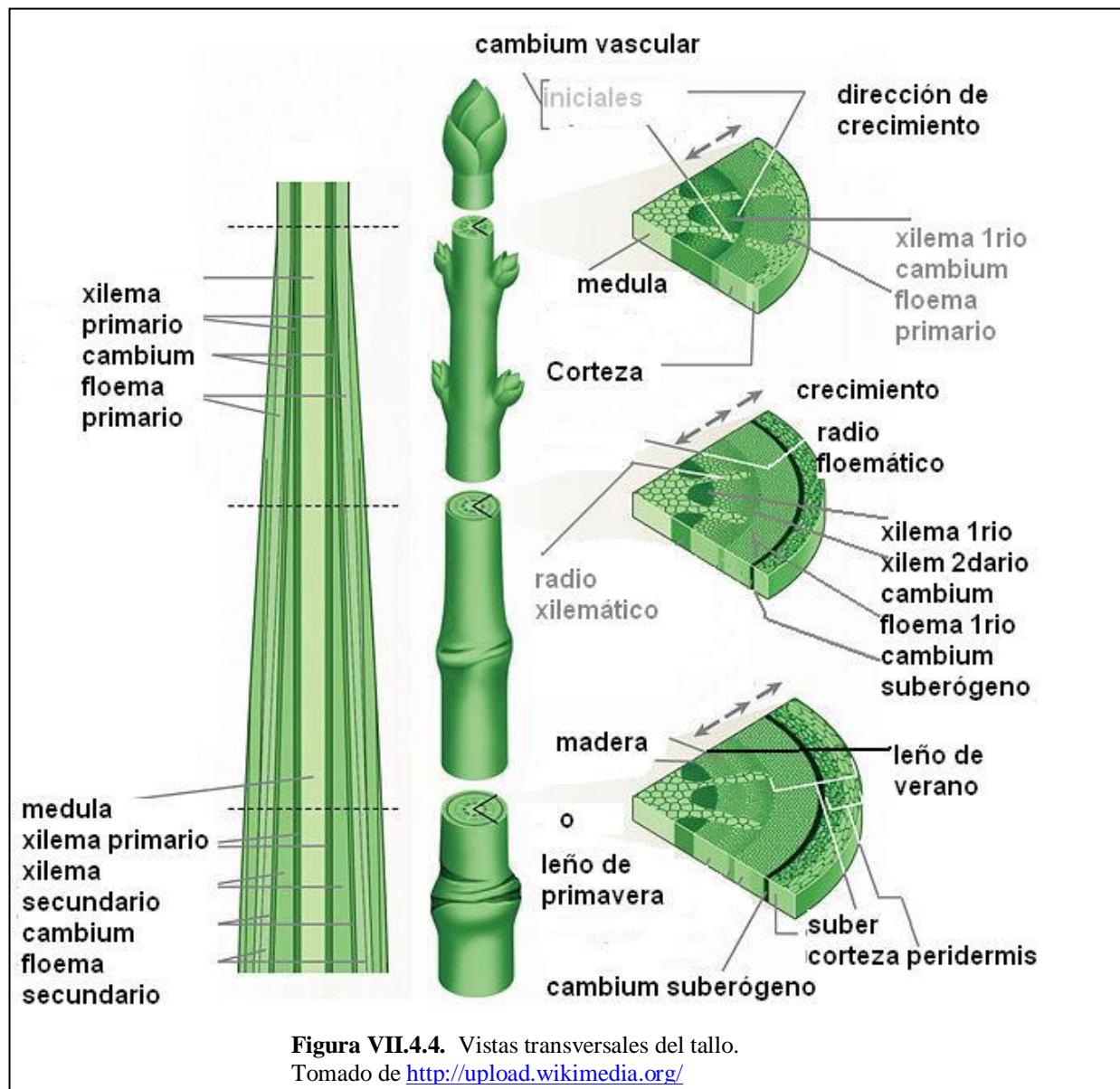
Se denomina espinas a aquellos órganos o parte de ellos que se presentan endurecidos y punteagudos, a veces ramificados. Puede tratarse de modificaciones en la raíz (como por ejemplo, en palmas del género *Acanthorrhiza*), en el tallo (cómo es el caso del marabú, *Dichrostachys cinerea*) o en la hoja (según puede verse en la pendejera, *Solanum torbium*). Tales estructuras se confunden a veces con los agujones, también punsantes (véase en la *Rosa*, seguramente próxima a todos). La clave para diferenciarlos está en su consistencia. Los segundos son de origen superficial y pueden ser separados del cuerpo de la planta con facilidad, sin destruir ni el apéndice ni la parte que lo sostiene. Por su parte, los primeros están lignificados y poseen tejidos vasculares, por lo que no es posible desprenderlos sin producir desgarraduras en los tejidos subyacentes (compruébelo en el marabú, ya mencionado). Esa forma de proceder puede ser generalizada, aunque deberá adecuarse siempre al contexto en que se aplique. La presencia de ambos se interpreta como un recurso que, entre otras repercusiones, deviene en defensa contra la acción de animales herbívoros.

Condensado por Isidro E. Méndez Santos de Font Quer (1975).

información adicional sobre otras modificaciones del tallo en esta propia página).

Visto longitudinalmente, pueden hablarse de dos partes generales en el tallo: el ápice caulinar (ver figuras VII.4.3 y VII.4.4) y la parte adulta. En el ápice caulinar se presentan las tres zonas de crecimiento que se estudiaron en el ápice radicular:

distinguir. La zona de crecimiento tiene también los tres meristemos especializados: protodermis, meristemo fundamental y procambium. Se aprecian además los primordios foliares y las yemas axilares.

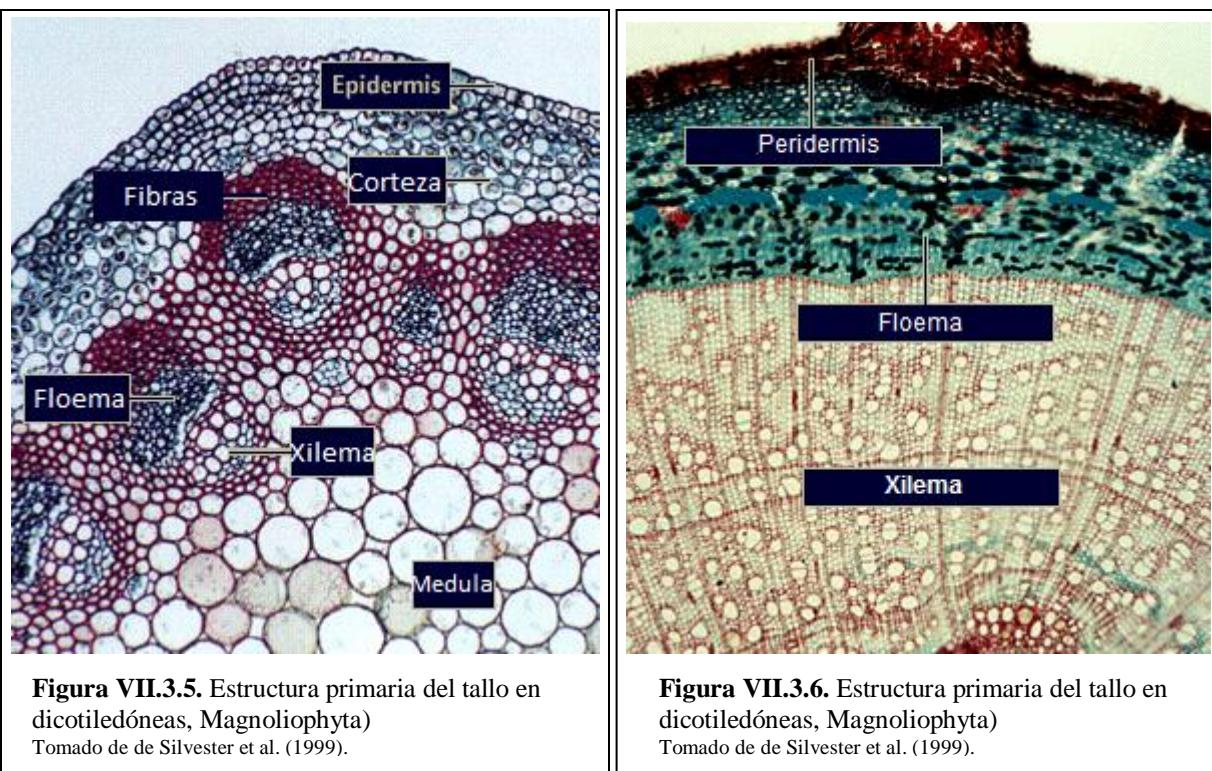


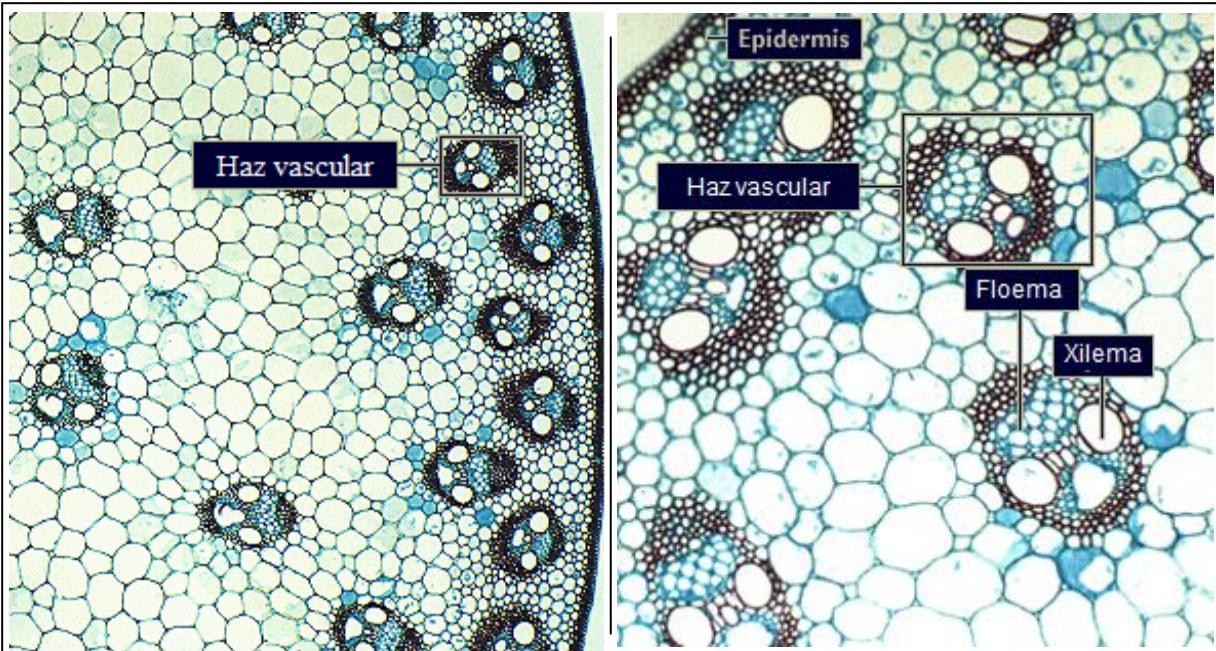
Para estudiar la anatomía interna del tallo depende de la línea filogenética a la que pertenece la especie en cuestión (se presentan todos los tipos de estela ya estudiados) y es necesario tener en cuenta, ante todo, si se trata de plantas que conservan de manera indefinida la estructura primaria (algunas Pteridophyta y Liliopsida dentro de Magnoliophyta) o si experimentan un crecimiento secundario en grosor (Pinophyta y Magnoliopsida dentro de Magnoliophyta). De forma general se distinguen, al igual que en la raíz, tres zonas en la sección transversal del tallo: tejido de protección, corteza y cilindro central. La epidermis está siempre presente en la estructura primaria y es sustituida por la peridermis, bien sea al ocurrir el crecimiento secundario o cuando

esa zona del tallo, aun conservando la estructura primaria, alcanza la adultez. La corteza, como es lógico, está constituida fundamentalmente por parénquima, pero en este caso abundan los tejidos de sostén, especialmente en los tallos herbáceos.

Es en el cilindro central o estela donde se encuentra la mayor diversidad de formas. Como ya se ha dicho, en algunas Pteridophyta se presenta un masa de xilema ocupando toda la parte central, ya sea tomando una forma cilíndrica (protostela), estrellada (actinostela) o separado en bandas más o menos paralelas (plectostela). El tipo sifonostélico, caracterizado por la existencia de una medula parenquimática central, es bastante generalizado, pero también diverso pues puede aparecer (sobre todo en helechos) un tubo xilemático compacto, sólo interrumpido por las perforaciones en retículo que deja la separación de los rastros foliares (dictiostela) o descompuesto en haces abiertos y organizados de forma circular (eustela), como es característico en *Pinophyta* y *Magnoliopsida* (ver figura VII.4.). Finalmente, en *Liliopsida* el leño dividido en haces aislados que se hallan esparcidos regularmente en toda la sección transversal del tallo y que se corresponden con los cordones de los rastros foliares (plectostela). Estudiaremos las variantes que caracterizan los grupos taxonómico más numerosos: la eustela y la plectostela.

En la estructura primaria de *Pinophyta*, el xilema y el floema se encuentran formando haces o paquetes conductores colaterales abiertos, y dispuestos de forma circular. Se dice que son abiertos porque presentan con una pequeña capa de células meristemáticas primarias separando ambos tejidos conductores (cambium primario o cambium fascicular). Al centro se encuentra una medula parenquimática de forma estrellada, cuyos radios se extienden al espacio que separa los haces.





**Figura VII.3.7.** Estructura del tallo en monocotiledóneas, Magnoliophyta)  
Tomado de de Silvester et al. (1999).

Cuando ocurre el crecimiento secundario (ver figura VII.3.6), se produce una desdiferenciación del procambium de cada haz y de una estrecha hilera de células en el radio medular, de manera tal que surge un meristemo secundario continuo en forma de anillo (cambium vascular) que producirá indefinidamente nuevas capas de floema hacia fuera (floema secundario o metafloema) y de xilema hacia adentro (xilema secundario o metaxilema). En el tallo la corteza no se desprende (como sucede en la raíz), y su capa más externa se desdiferencia para convertirse en el felógeno, meristema secundario que da lugar a la peridermis con su capa de súber externa (tejido de protección que sustituye a la epidermis) y a la endodermis. En la estructura secundaria de algunas plantas se mantiene la separación entre los haces conductores, pero en otras, en la medida en que se producen nuevas capas de xilema y floema secundario se van reduciendo los radios medulares hasta desaparecer por completo. En muchos representantes leñosos y perennes, la medula experimenta un proceso de deposición de distintos productos (taninos, resinas, etc.) que le confieren una coloración y dureza características, que hacen que esta se diferencie poco del leño (de conjunto conforman el duramen).

Las monocotiledóneas (ver figura VII.3.7) tienen haces colaterales cerrados (sin cambium primario), distribuidos por toda la sección transversal del tallo (atactostela) y rodeados de parénquima de relleno (carecen de medula al estilo de las dicotiledóneas). En tales casos, la corteza es delgada y tiene abundante tejido de sostén. Estas plantas alcanzan el diámetro definitivo desde los primeros momentos del crecimiento y conservan durante toda su vida la estructura primaria. A pesar de ello, su sistema estélico es el que logra una mayor resistencia a la flexión.

#### VII.4.1. Regulación hormonal del crecimiento del tallo.

El crecimiento de la raíz y el tallo están muy relacionados, probablemente debido a sus mutuas dependencias nutricionales, ya que el segundo suministran a la primera compuestos que esta no pueden sintetizar, pero a la vez recibe de ella el agua y las sales minerales, a las que no tiene acceso directamente. Veamos no obstante, las peculiaridades de la regulación del crecimiento de este último.

Las auxinas:

-Intervienen en la división y alargamiento celular. Su efecto es el mismo que ya se explicó en la raíz.

-Determinan la dominancia apical. Recibe este nombre un curioso fenómeno, consistente en que las yemas laterales que están cercanas a las apicales, permanezcan latentes y sólo entren en actividad una vez que, a consecuencia del crecimiento en longitud, las porciones apicales se han alejado lo suficiente.

El hecho de que las yemas laterales permanezcan inactivas mientras estén cerca la porción apical, se debe a la alta concentración de auxina (A.I.A.) existente en esa región, pues dicha fitohormona, que es producida por la yema apical, tiene un efecto inhibitorio sobre las yemas laterales. Esto ha sido probado sustituyendo la yema apical por un bloque de agar que contenga A.I.A. a concentraciones elevadas. En muchos casos se ha logrado la inhibición del crecimiento en yemas laterales activas al suministrar A.I.A. adicional.

El fenómeno de la dominancia apical no es otra cosa que el resultado de la regulación hormonal del crecimiento y diferenciación de los brotes laterales del tallo. En la dominancia apical, además de las auxinas, interviene la cinetina, citoquinina cuyo efecto en este proceso ha sido bien estudiado en plantas de chícharo (*Pisum sativum*, Fabaceae, Magnoliophyta). Los experimentos realizados demuestran que el desarrollo de las yemas laterales depende de la proporción existente entre el A.I.A. y la cinetina. Cuando la concentración de A.I.A. es superior a la de cinetina, las yemas laterales permanecen inhibidas. En cambio, cuando se corta la yema apical (productora de A.I.A.), se reduce la concentración de A.I.A., se establece la proporción adecuada de A.I.A.-cinetina en las yemas laterales y estas comienzan su desarrollo.

Muchos jardineros, sin conocimiento de causa, utilizan la dominancia apical para dar a las plantas ornamentales el tamaño y la forma deseada. Ellos saben que al cortar (podando) las yemas apicales, se detiene el crecimiento en longitud de la planta y aumenta el número de ramas a consecuencia del desarrollo de las yemas laterales.

-Inducen el geotropismo negativo. La curvatura o movimiento del tallo en sentido contrario a la atracción gravitacional, es también una consecuencia de la acción de las auxinas en la regulación del crecimiento en las plantas. Cuando por un determinado efecto (lluvia, vientos, etc.), el tallo pierde su posición erecta y se inclina hasta quedar más o menos horizontal al terreno, el efecto de la gravedad hace que aumente la concentración de esta hormona en la mitad inferior de su sección transversal. A diferencia de lo que ocurre en la raíz, tan altas concentraciones de auxinas en los tejidos del tallo, inducen un marcado crecimiento de esa parte y, en consecuencia, la mitad inferior crece más que la superior, provocando la curvatura en sentido contrario a la gravedad.

-Inducen el fototropismo positivo. El fototropismo es la curvatura que se produce en la planta como respuesta a la incidencia de la luz. Cuando se ilumina a una planta por uno de sus laterales,

durante un tiempo más o menos prolongado, esta se va inclinando paulatinamente en la dirección de donde procede la luz. Los estudios realizados demuestran que el lado del tallo que recibe la iluminación contiene menor concentración de auxina que el lado no iluminado. En consecuencia la parte sombreada crecerá con mayor intensidad provocando la inclinación de la planta hacia la fuente de luz.

Existen dos teorías que explican el fototropismo: la del transporte lateral de auxina y la de la fotooxidación o fotoactivación auxínica. Ambas, han sido experimentalmente comprobadas y no se contradicen en su esencia, por lo que son aceptadas para explicar dicho fenómeno. A continuación analiza cada una por separado:

La teoría del transporte lateral explica que la reducción de la concentración de auxinas en el lado iluminado es debida a un transporte lateral de la hormona, que se traslada progresivamente y se concentra en la parte sombreada. Para que se realice este transporte es necesario un consumo de energía y la participación de un pigmento receptor capaz de absorber dicha energía. Se cree que este pigmento es la riboflavina.

La teoría de la fotoactivación auxínica está basada en la fotooxidación que ocurre al producirse la oxidación de una flavoproteína (se cree que sea la riboflavina) en presencia de luz. Al oxidarse la flavoproteína, se produce la formación de peróxido, con la consiguiente oxidación del A.I.A., quien pasa a indolaldehido, sustancia que no tiene ninguna acción sobre el crecimiento. Se cree que otro efecto de la radiación luminosa, sobre el metabolismo del AIA sea la acción destructora de esta sobre el sistema enzimático que convierte el triptófano en A.I.A., razón por la cual la cantidad de auxina formada en el lado iluminado es mucho menor que la que se sintetiza en la porción sombreada y en consecuencia la planta se inclina hacia la fuente de luz.

-Estimulan la respiración, al igual que en la raíz, a consecuencia de su efecto inductivo sobre el crecimiento.

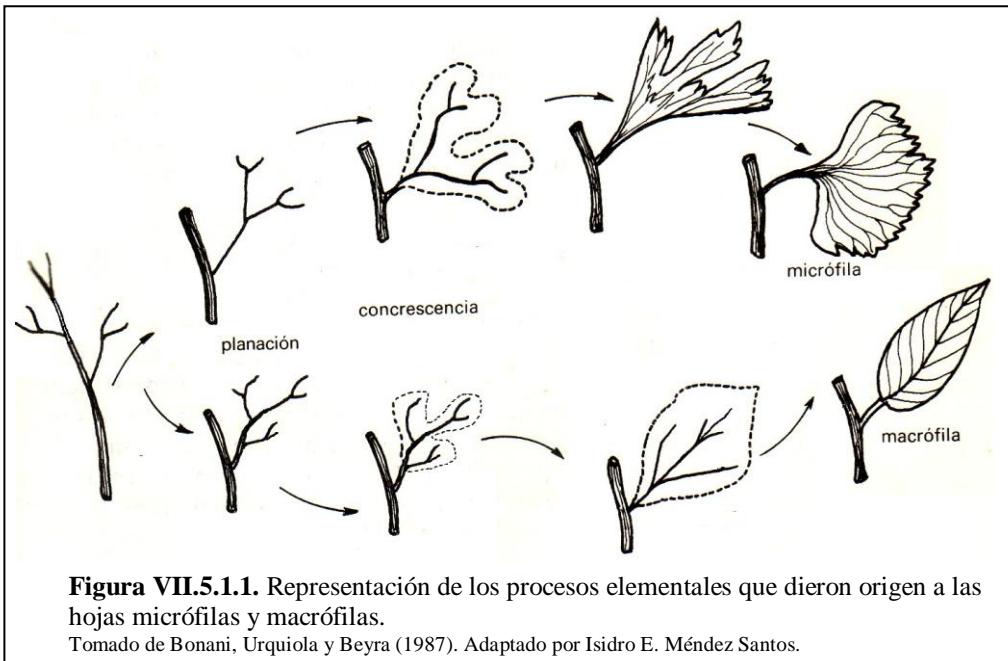
Las giberelinas:

-Inducen el espigamiento en plantas con flores. Este término se utiliza para identificar un proceso de crecimiento rápido que se aprecia en el tallo de las especies de este grupo antes de la floración, especialmente de aquellas que crecen en roseta (enanas).

Las plantas en roseta son fotoperiódicas y responden a un período de bajas temperaturas seguido de un fotoperíodo de días largos, para producir la floración. Si a este tipo de plantas se les aplica giberelina en condiciones de días cortos y sin que hayan pasado por un tratamiento de bajas temperaturas, se logra inducir en ellas el espigamiento. Este resultado indica que la causa de que una planta conserve su roseta o que, por el contrario, espigue y florezca, está relacionado con la concentración de giberelina endógena que presente. La influencia de la giberelina sobre el espigamiento se produce mediante la estimulación de la división y alargamiento celular. Muchas plantas responden a la aplicación de giberelina con un marcado incremento de la longitud del tallo.

Las citoquininas:

-Inducen el crecimiento, actuando sobre la división celular. Recuérdese que a las citoquininas se debe la duplicación del citoplasma para formar dos células hijas durante el proceso de mitosis, acción que está íntimamente ligada al crecimiento de los tejidos y de la planta como un todo, pues



hacer referencia a la acción de las auxinas sobre la dominancia apical, este es un proceso en el que intervienen también las citoquininas. El desarrollo o la latencia de las yemas laterales, depende de la proporción existente entre las concentraciones de auxinas y citoquininas. En esencia, las citoquininas inducen el desarrollo de las yemas laterales, pero sólo cuando su concentración es superior a la de las auxinas, de modo que contrarrestan la dominancia apical inducida por estas últimas al eliminar el reposo de las yemas laterales.

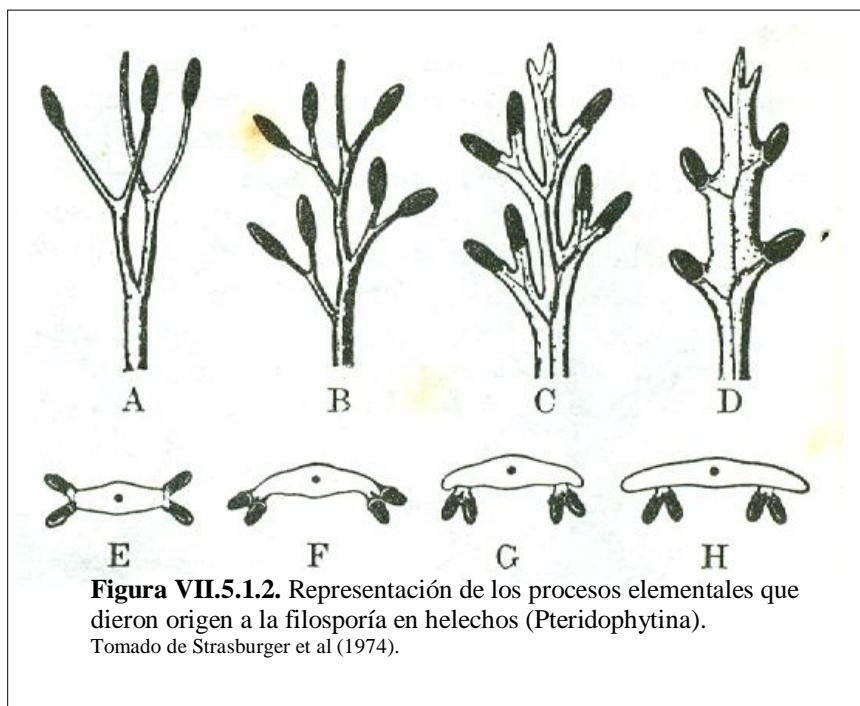
El ácido abscísico (A.B.A.):

-Inhibe el crecimiento de los coleóptilos inducido por el ácido indolacético. Si bien las fitohormonas promotoras inducen el crecimiento y diferenciación en diversos tejidos, los inhibidores como el ácido abscísico lo contrarrestan. Está demostrado que este

una de las formas de lograr el crecimiento es con el aumento del número de células.

Además, influyen en el alargamiento celular conjuntamente con el A.I.A. y las giberelinas.

-Contrarrestan la dominancia apical inducida por las auxinas. Como se había explicado al

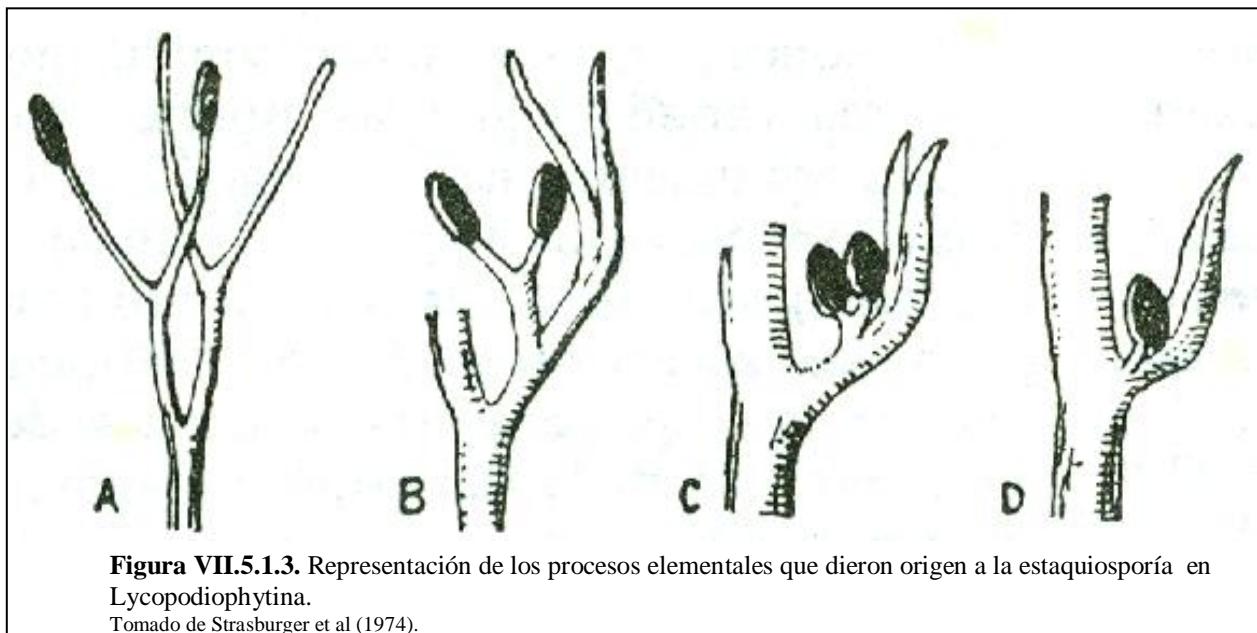


último, también conocido como abscisina II, inhibe el crecimiento de los coleóptilos inducido por el A.I.A.

## VII.5. La hoja.

### VII.5.1. Proceso evolutivo que condujo a la aparición de la hoja.

Para la diferenciación del brote en tallo y hojas, debieron ocurrir, primeramente, procesos de culminación, mediante los cuales se perdió la ramificación dicotómica en las ramas principales, para diferenciar los vástagos (con función de soporte) de los órganos laterales destinados a la asimilación. En determinadas líneas evolutivas, la culminación se extendió a las ramas laterales y se perdió también en ellas la ramificación dicotómica.

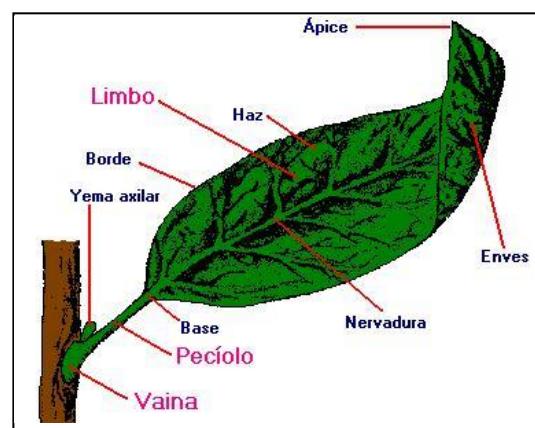


**Figura VII.5.1.3.** Representación de los procesos elementales que dieron origen a la estaquiosporía en Lycopodiophytina.

Tomado de Strasburger et al (1974).

La formación de la hoja concluyó cuando en esos telomas laterales, ocurrieron procesos de planación y concrescencia congénita. Si habían conservado la ramificación dicotómica, dieron lugar a hojas con nervios dicotómicos, que han sido denominadas micrófilas. De lo contrario, la venación resultante es pinnada (con uno o varios nervios principales y los restantes derivados de estos en orden jerárquico) y a las hojas de este tipo se le ha dado el nombre de macrófilas (ver figura VII.5.1.1).

En aquellas líneas evolutivas donde no hubo una diferenciación temprana entre ramas asimiladoras y reproductoras, los procesos de planación y concrescencia involucraron telomas fértiles (portadores de esporangios apicales), por lo que los esporangios aparecen situados sobre las hojas (por

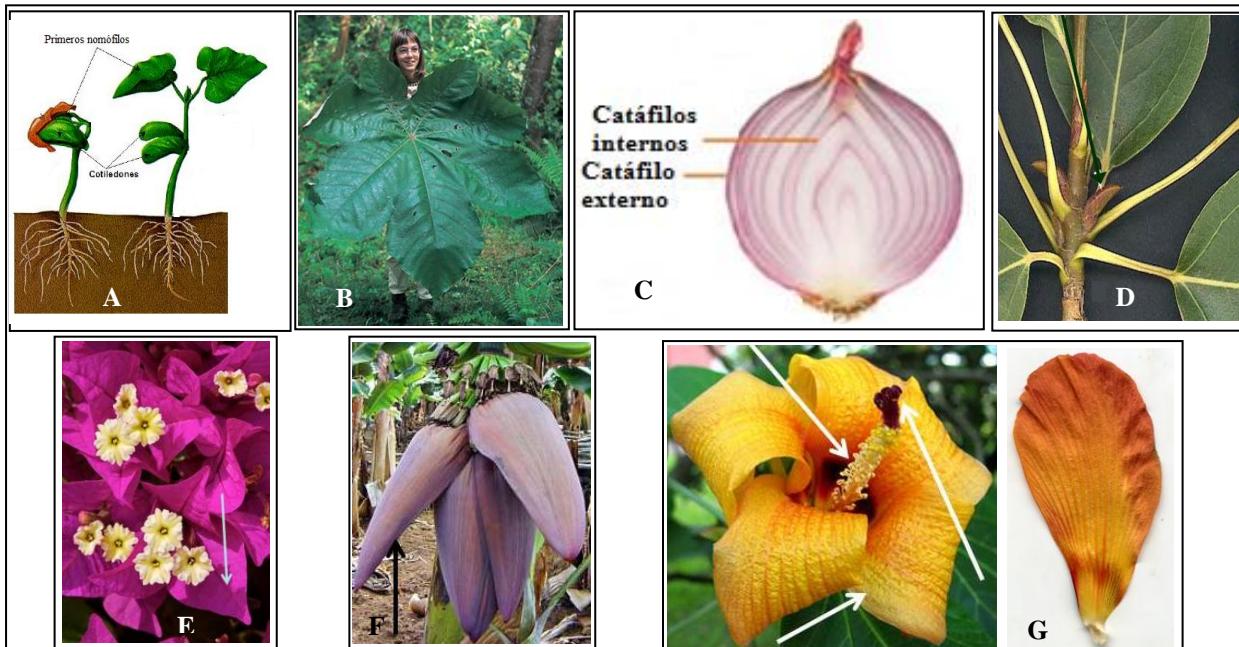


**Figura VII.5.2.1.** Morfología externa de la hoja típica.

Tomado de <http://www.geocities.ws/>.

ejemplo en los helechos) o estructuras homólogas a estas (por ejemplo, en Cycadophytina, Pinophyta, donde aparecen ubicados sobre hojas carpelares abiertas y en Magnoliophyta, en que se observan sobre carpelos cerrados). Se dice en este caso, que tales grupos son filospóreos o que los esporangios están situados en posición filospórea (ver figura VII.5.1.2).

En otras líneas evolutivas, gracias a una diferenciación temprana entre ramas asimiladoras y reproductoras, la formación de la hoja sólo involucró a telomas estériles. La evolución por separado de los telomas fértiles y estériles determinó una clara diferenciación entre hojas exclusivamente asimiladoras (al menos inicialmente) y ejes portadores de esporangios, que por lo general no están relacionados directamente con la asimilación. A los grupos de plantas con estas



**Figura VII.5.2.2.** Sucesión foliar de los tallos en diferentes especies de Magnoliophyta. A. Cotiledones u hojas embrionarias en *Phaseolus* (Fabaceae). B. Nomófilos en Araliaceae. C y D. Catáfilos (C. En *Allium cepa*, Alliaceae. D. en *Ficus*, Moraceae). E. y F. Hipsófilos (E. En *Bougainvillea spectabilis*, Nyctaginaceae. F. En *Musa*, Musaceae). G. Antófilos, en *Tiliparitis elatus*, Malvaceae.

características, se les denomina estaquiospóreos, o se dice que tienen sus esporangios situados en posición estaquiospórea (ver figura VII.5.1.3).

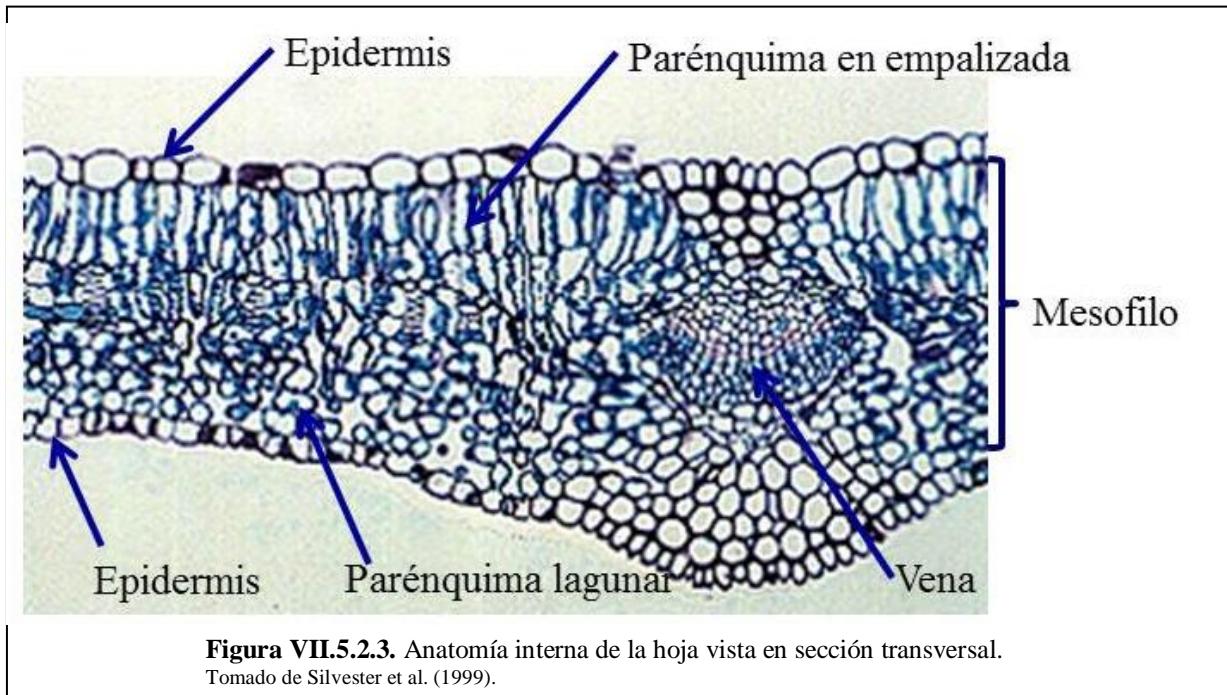
### VII.5.2. Estructura y anatomía de la hoja.

Las hojas son órganos láminares, surgidos a partir de la concrescencia de telomas laterales aplanados, involucradas en funciones de asimilación (fotosíntesis), transpiración, protección, almacenamiento y eliminación de sustancias de desecho.

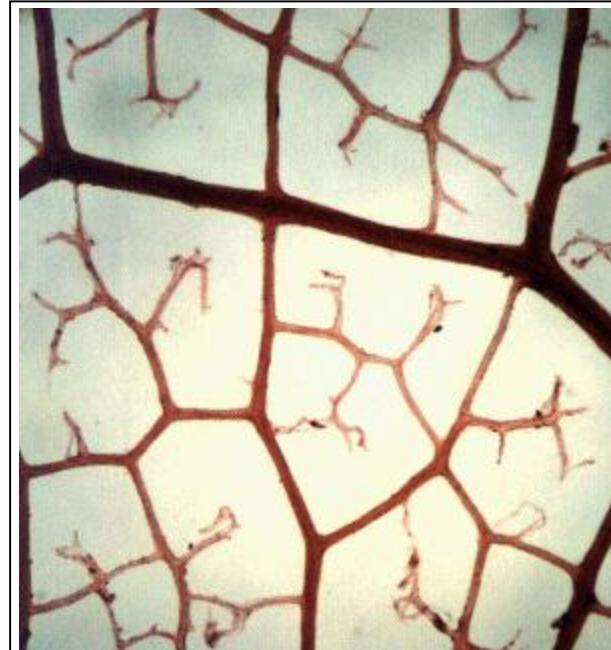
En la morfología externa de la hoja típica existió desde un inicio un peciolo y un limbo, en el cual se distingue: ápice, base, borde y lámina; esta última con nervios que pueden ser visibles por la haz y el envés (ver figura VII.5.2.1).

Sin embargo, en muchos grupos vegetales algunas de sus hojas han evolucionado para realizar funciones específicas y aparecen profundamente ramificadas. A este proceso se le ha dado el

nombre de sucesión foliar, y se utiliza el término filoma para designar a la hoja en su sentido más amplio, con independencia de las transformaciones que sufra.

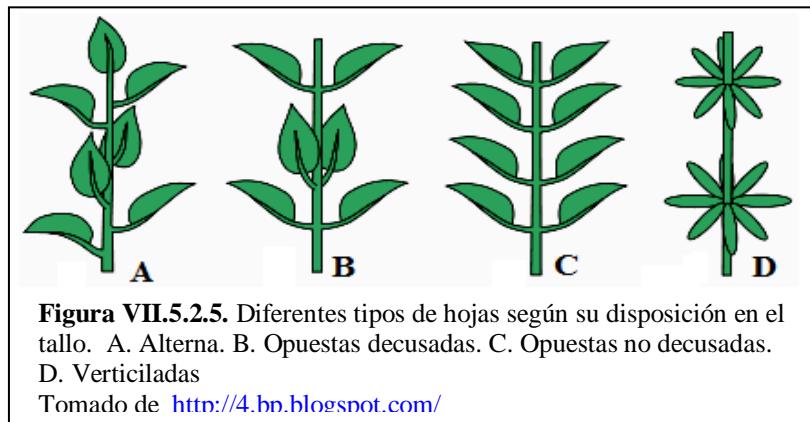


En la ontogenia, la sucesión foliar se inicia con los cotiledones u hojas embrionarias. Se denomina nomófilo a la hoja propiamente dicha o normal, que realiza función asimiladora. Se habla de catafilos en aquellos casos en que las modificaciones han estado dirigidas a perfeccionar la función protectora y que resultan a menudo estructuras escuamiformes, de consistencia membranosa o coriácea y frecuentemente carecen de clorofila u otros pigmentos que les confieran colores llamativos. El término hipsófilos, por su parte, se utiliza para designar filomas también protectores, pero en este caso de nomófilos y grupo florales, como es el caso de las estípulas, escamas, brácteas, bractéolas, espatas e involucros, que suelen presentarse con colores conspicuos y atractivos. Finalmente, se maneja el vocablo antófilos, para hacer referencia a hojas profundamente transformadas que forman parte de la flor (sépalos, pétalos, estambres y carpelos) y que se presentan con una gran variedad de colores (ver figura VII.5.2.2). En la presente obra,



**Figura VII.5.2.4.** Venación reticulada, areolas y venas libres (al centro).  
Tomado de Silvester et al. (1999).

cuando se habla de hoja, se hace referencia a los nomófilos, a no ser que se trate de excepciones donde se hace la aclaración necesaria.



presenta a lo largo de toda la ontogenia y por ambas caras presentarse uni o multi estratificada, y en ella abundan modificaciones celulares para formar estomas, pelos o tricomas y células silicificadas, entre otras. Por lo general las paredes aparecen impregnadas en cutina, sobre todo en su cara externa, lo que genera una cutícula en toda la superficie del órgano. En algunos grupos como en las gramíneas (Poaceae, Magnoliophyta) y afines, se produce también acumulación de sílice sobre las membranas.

El mesofilo está formado por parénquima, del que normalmente se distinguen variantes. El parénquima

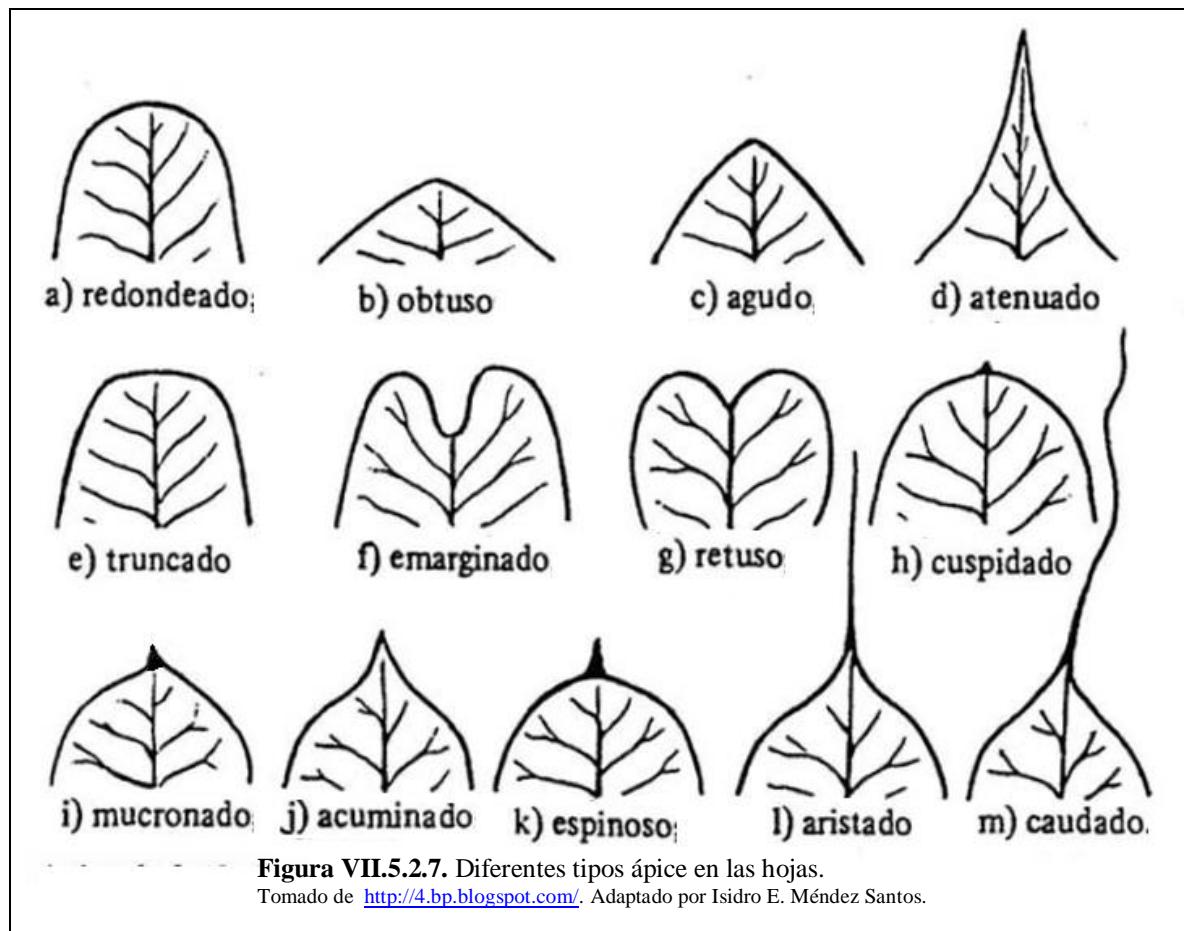
En la anatomía interna de la hoja, vista en sección transversal aparece un tejido de protección por ambas caras y un espacio intermedio que se conoce como mesofilo. Intercalados en este último se encuentran los haces conductores (ver figura VII.5.2.3).

El tejido de protección que se es la epidermis. Esta puede



clorofílico en empalizada (del que pueden presentarse una o más capas), se encuentra ubicado más próximo a la haz, por donde inciden directamente los rayos solares que se necesitan en su función asimiladora. El parénquima esponjoso o lagunar, se localiza en la parte adyacente al envés (ver epígrafe V.2.2.2), cara donde por lo general existe mayor abundancia de estomas y es más intenso en intercambio de gases con la atmósfera, función en la que desempeñan un papel trascendente los grandes espacios intercelulares que caracterizan a este tejido. La proporción entre la cantidad de uno u otro tipo depende del grupo taxonómico en cuestión y del hábitat en que se desarrolla la planta.

Cada haz conductor en la lámina foliar recibe el nombre de vena y el conjunto se conoce como venación. Puede presentarse una única vena (hojas uninervias, como por ejemplo en *Pinus*, Pinaceae, Pinophyta) o varias (hojas plurinervias, muy generalizada en los diferentes grupos). En este último caso, la venación puede ser dicotómica, si todos los nervios son del mismo calibre y en cada uno, las ramificaciones se producen sucesivamente por divisiones que dan origen a dos ramas equivalentes o pinnada, si producto de un proceso de culminación se diferencian uno o más nervios principales, a partir de los cuales se producen numerosas ramificaciones en orden jerárquico (ver figura VII.5.1.1).

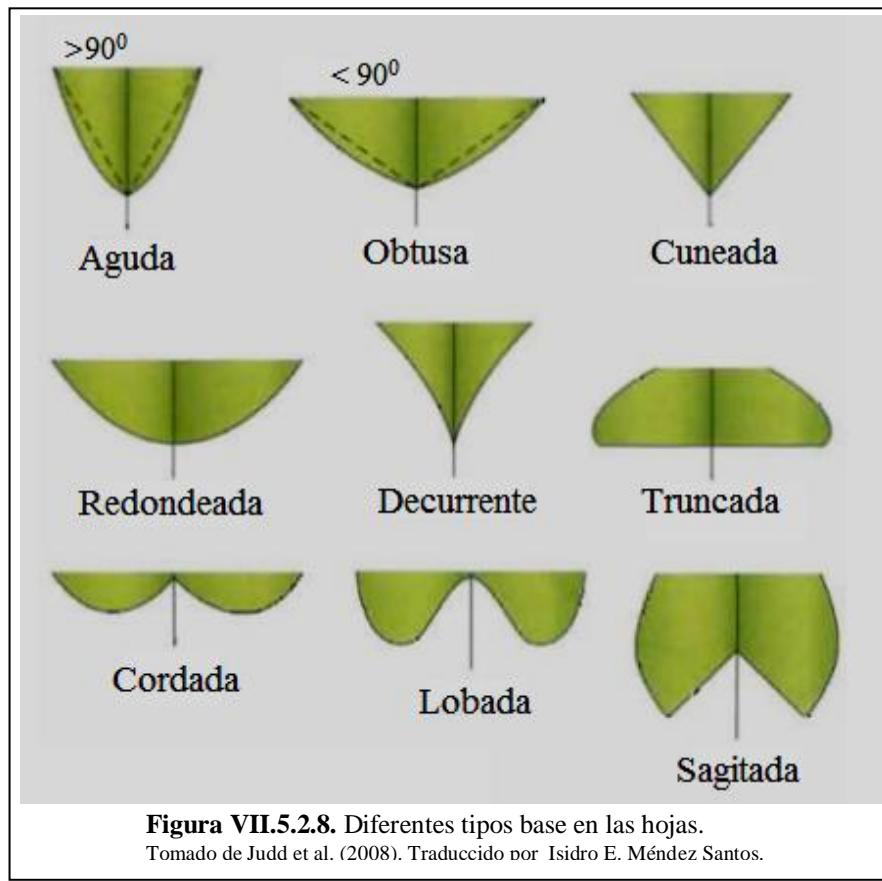


En la venación pinnada se distinguen dos variantes. Se denomina penninervia, cuando existe un único nervio principal, con ramificaciones a ambos lados, a la mera en que se disponen los dientes en un peine (está presente en Pteridophyta, Cycadophytina y las dicotiledóneas, dentro de

Magnoliophyta). En estos casos, las ramificaciones de último orden suelen anastomosarse para formar un retículo y al área de tejido delimitado por los nervios recibe el nombre de areola (ver figura VII.5.2.4). Se dice que es paralelinervia, cuando existen varios nervios principales, dispuestos de forma más o menos paralela (está presente en las monocotiledóneas, Magnoliophyta).

Los venas están conectadas a los denominados haces colaterales del tallo. En la hoja se disponen de manera tal que el xilema ocupa siempre la parte superior y el floema en la inferior. Ambos suelen estar acompañados de tejido de sostén.

La diversidad morfológica de la hoja se utiliza como sustento para múltiples clasificaciones, entre las cuales las más utilizadas con fines taxonómicos es la que se establece teniendo en cuenta la disposición en el tallo (ver figura VII.5.2.5), forma de la lámina (ver figura VII.5.2.6), forma del ápice (ver figura VII.5.2.7), forma de la base (ver figura



**Figura VII.5.2.8.** Diferentes tipos base en las hojas.

Tomado de Judd et al. (2008). Traducido por Isidro E. Méndez Santos.

VII.5.2.8), forma del borde (ver figura VII.5.2.9), o la que obedece a la complejidad general del nomófilo (ver figura VII.5.2.10).

### VII.5.3. Latencia en yemas y su regulación.

Las yemas de muchas plantas, antes de iniciar el crecimiento vegetativo o reproductor, experimentan un período de reposo (letargo), al que se le denomina dormancia o latencia gemular. Este es un fenómeno típico del crecimiento de muchos árboles propios de las regiones templadas, cuyas yemas entran generalmente en estado de letargo al comenzar el invierno y reanudan su crecimiento en la primavera siguiente, para dar lugar a nuevas hojas y flores (en el caso de los espermatofitos).

La latencia, tal y como se manifiesta en las semillas y yemas de una gran variedad de especies vegetales, constituye un mecanismo de resistencia a las condiciones desfavorables del medio. Se trata pues de un fenómeno ligado a la protección de los delicados meristemos, que permite que estos sobrevivan a las bajas temperaturas invernales sin sufrir daños de consideración. La

iniciación del período de latencia en las yemas es una respuesta fotoperiódica al acortamiento de los días.

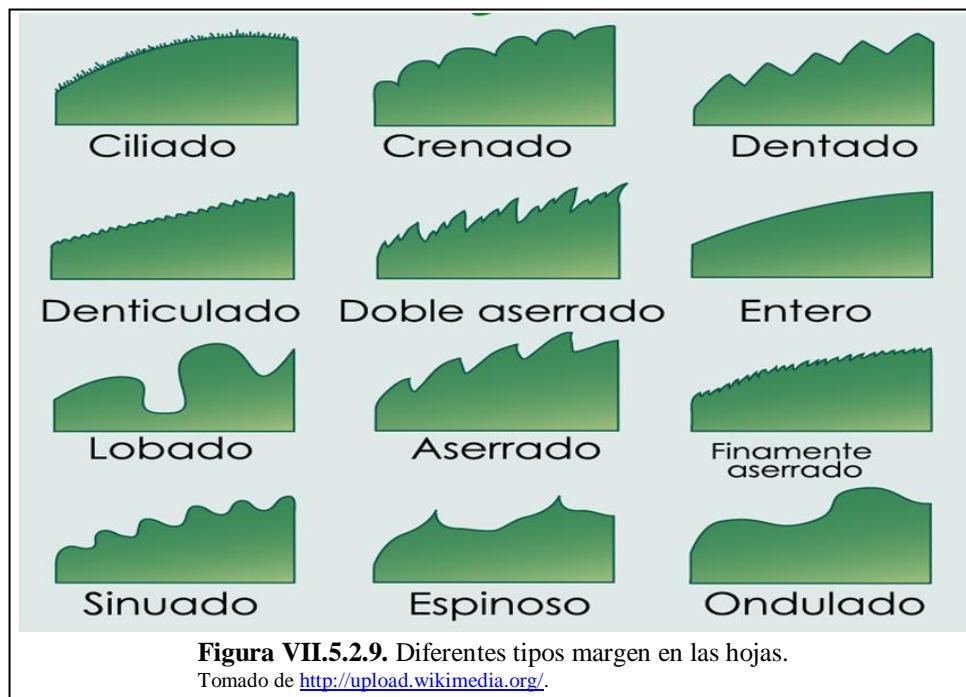
El acortamiento de la longitud del día como consecuencia de la proximidad del otoño y del invierno es el factor que provoca el reposo vegetativo de muchas especies leñosas. Ya en 1954 Wareing había demostrado que el reposo de las yemas es un fenómeno fotoperiódico causado por los días cortos.

Puesto que el reposo se inicia una vez recibido el estímulo fotoperiódico, resulta razonable suponer que la percepción de dicho estímulo, provoca una serie de cambios conducentes a la síntesis de una fitohormona inductora del reposo o lo que es lo mismo, a la síntesis de una fitohormona capaz de inhibir el crecimiento de los tejidos meristemáticas gemulares.

No fue hasta principios de la década de 1970 que Eagles y Wareing lograron aislar la hormona inductora del reposo, a la cual se le denominó dormina.

Posteriormente, Cornforth y otros encontraron que las propiedades físicas y químicas de la dormina eran idénticas a las de la abscisina II, por lo que en la actualidad la gran mayoría de

los fisiólogos aceptan que la abscisina II y la dormina corresponden a una misma sustancia.



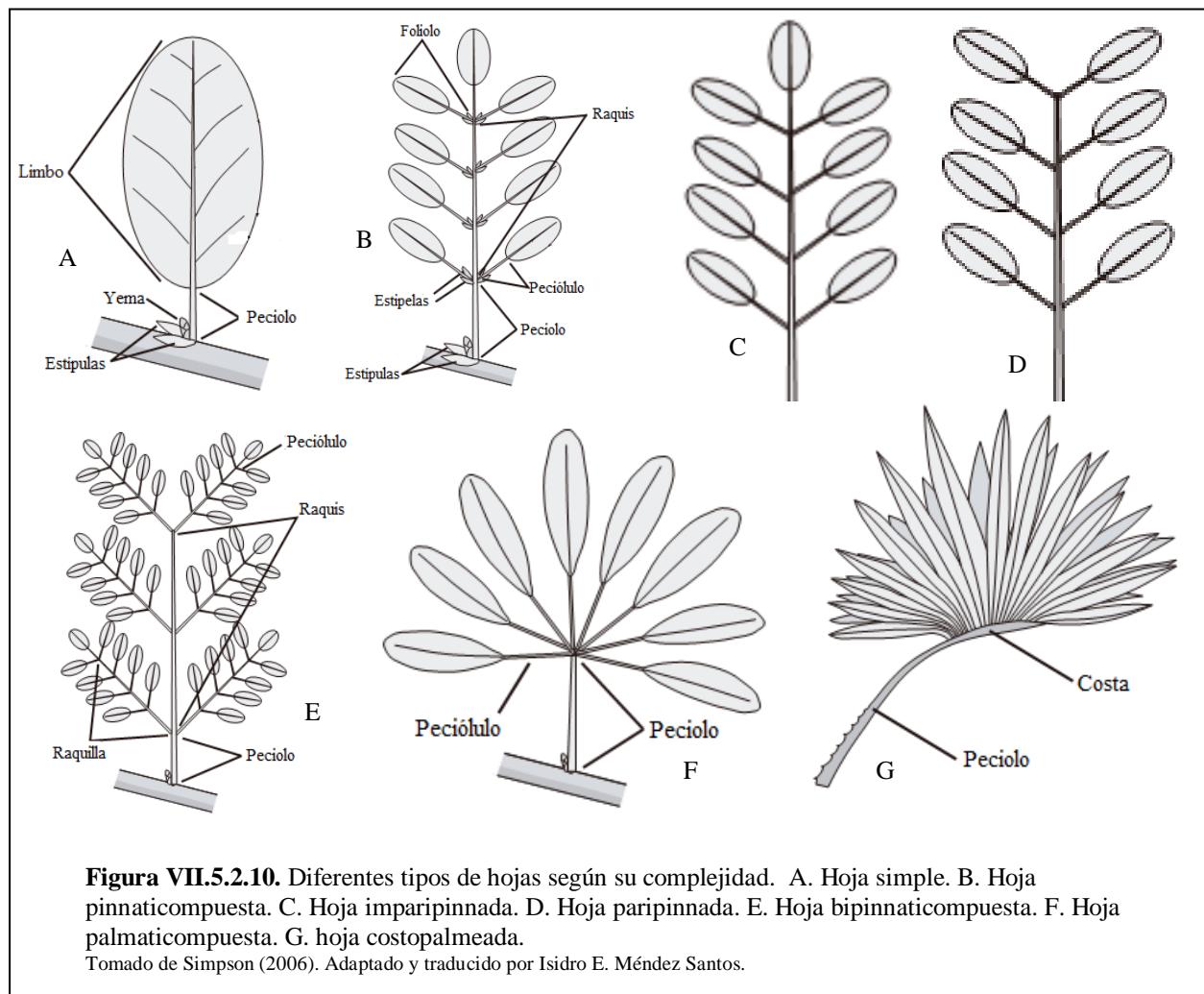
**Figura VII.5.2.9.** Diferentes tipos margen en las hojas.  
Tomado de <http://upload.wikimedia.org/>.

Aunque generalmente, cuando se hace referencia a la regulación del reposo gemular, se plantea que este tiene lugar bajo la acción de la abscisina II o dormina, en realidad se trata de un equilibrio entre esta y la giberelina. Lo anterior tiene su respaldo en el hecho de que, en condiciones de días largos y altas temperaturas, se produce un aumento de la concentración de giberelina en el tejido meristemático de las yemas, lo cual induce el crecimiento, evitando así que entren en estado de reposo. Por el contrario, los días cortos reducen la concentración de esta hormona, a la vez que provocan el incremento de la abscisina II que estimula el reposo y, conjuntamente con él, la caída de las hojas y estructuras reproductoras (frutos en los grupos más evolucionados). Todo parece indicar que, cuando la proporción giberelina-abscisina II favorece a la giberelina, se produce el crecimiento de las yemas, mientras que si favorece a la abscisina II, se inhibe el crecimiento y las yemas entran en estado de reposo o latencia.

Podemos concluir que, el hecho de que la planta mantenga un activo crecimiento o entre en estado de reposo vegetativo, depende de la proporción que se establezca entre la giberelina y la abscisina II. Tal proporción depende a su vez de la duración del día.

Una vez que las yemas entran en estado de reposo, su reactivación para reiniciar el crecimiento depende también de la influencia de determinados factores ambientales. En este caso se trata del alargamiento de los días y de las bajas temperaturas.

Es importante aclarar que el efecto de los días largos en la interrupción del reposo de las yemas, sólo es efectivo para las plantas que pueden recibir el estímulo fotoperódico. Sin embargo,



**Figura VII.5.2.10.** Diferentes tipos de hojas según su complejidad. A. Hoja simple. B. Hoja pinnaticompuesta. C. Hoja imparipinnada. D. Hoja paripinnada. E. Hoja bipinnaticompuesta. F. Hoja palmaticompuesta. G. hoja costopalmeada.

Tomado de Simpson (2006). Adaptado y traducido por Isidro E. Méndez Santos.

aquellas que únicamente reciben dicho estímulo mediante las hojas, no pueden salir del letargo por el efecto de los días largos, pues en este período carecen de estas últimas. En este caso, la interrupción del letargo se logra por el efecto que ejercen sobre las yemas, las bajas temperaturas del período invernal.

Por lo que hasta ahora se sabe, el mecanismo de acción de la giberelina para provocar la interrupción del reposo de las yemas, debe efectuarse mediante la des-represión de determinados genes que regulan el crecimiento de los meristemos gemulares. En el caso de la papa (*Solanum*

*tuberosum*, Solanaceae, Magnoliphyta), se ha demostrado que el genoma de sus yemas en reposo (sometidas a los efectos de una proporción de abscisina II superior a la de giberelina), está casi completamente reprimido, por lo que carece de capacidad para la síntesis de ARN a partir de su ADN. En cambio, las yemas que se encuentran activas (aquellas en las que la proporción de giberelina supera a la de abscisina), son sede de una intensa síntesis de ARN sobre la matriz del ADN. Esto indica que bajo la acción des-represora de la giberelina, se sintetiza ARN y proteínas que desencadenan el crecimiento de los meristemos gemulares. Aunque aún no se cuenta con pruebas concretas sobre el mecanismo de acción de la abscisina II para inducir el reposo de las yemas, es probable que, de alguna forma, esta fitohormona active el proceso que conlleva a la represión de los genes en las yemas y, en consecuencia, provoque una inhibición en el crecimiento de los meristemos, que conduce al reposo vegetativo.

#### VII.5.3. Ascenso del agua

El ascenso del agua absorbida por las raíces, se lleva a cabo por los conductos xilemáticos, quienes forman un sistema continuo partiendo desde la estela de las raíces y se continúan por el tallo hasta alcanzar las hojas.

En el epígrafe V.2.2.4 se describió la estructura del xilema, tejido complejo constituido por elementos traqueales, parénquima y fibras. Los elementos traqueales, por donde se transporta el agua y sales minerales incorporadas a la planta por la absorción de las raíces, son células muertas, con engrosamientos desiguales que evitan que el vaso se colapse y además soporte grandes tensiones. Estas características son fundamentales para poder realizar la función de transporte de agua. No todos los elementos conductores (traqueas y vasos) participan al mismo tiempo en el transporte de agua, depende de la edad de la planta (albura y duramen). Los elementos más jóvenes de la albura son funcionalmente los más importantes en la conducción del agua y las sales.

La comprensión de la anatomía del xilema resulta de vital importancia para poder explicar el mecanismo por el que asciende el agua y las sales minerales. Según los puntos de vistas más actuales, los postulados de las teorías de la presión radicular y la de la cohesión – tensión, son los que más se acercan a lo que realmente ocurre en las plantas, por lo que serán expuestos en los párrafos que siguen.

Es tradicional el hacer mención al hecho de que en un tronco de una planta leñosa acabado de cortar o en una planta herbácea cercenada a ras del suelo, se presenta siempre un exudado sobre la parte que permanece fija al suelo. Si se pretende demostrar los efectos de esa presión,

#### Órganos apócrifos

En las plantas, los órganos se presentan a veces aparentando algo que en realidad no es. Ese es el caso, por ejemplo, de los cladodios (ver figura VII.4.2.D), que simulan la apariencia externa de una hoja, cuando en realidad constituyen tallos modificados (aplanados hasta constituir a veces una lámina, con lo cual amplían la superficie expuesta a la luz solar que les resulta necesaria para la realización de la fotosíntesis, función que asumen en sustitución de las primeras). La evidencia categórica de su condición caulinar, viene dada por la presencia en ellos de flores; órganos que nunca crecen sobre estructuras de origen foliar. En situación similar se presentan algunos frutos de la familia Cactaceae, en los cuales pueden apreciarse hojas creciendo sobre la superficie externa. Si como ya se ha dicho, estas últimas se desarrollan normalmente sobre los tallos; ¿cómo entender su posición en este caso? En realidad se trata de una estructura que recibe el nombre de hipanto o hipantio (ver capítulo XI), conformada por invaginaciones del tallo, a manera de copa, dentro de las cuales se desarrollan los frutos. Dado que la parte más externa corresponde al tallo modificado, no es raro que en ella crezcan hojas. A la hora de analizar estos casos, debe recordarse que sólo sobre el tallo se desarrollan las hojas, las flores y los frutos.

Condensado por Isidro E. Méndez Santos de Font Quer (1975).

puede lograrse colocando un tubo de vidrio unido por una goma de caucho al tronco.

La explicación de ese fenómeno puede estar en que la raíz puede operar como un sistema osmométrico, que origina una presión hidrostática o presión radicular. Stocking, en 1956, definió la presión de raíz como aquella que es desarrollada en los vasos xilemáticos, resultante de la actividad metabólica. Se absorben sales que elevan el potencial de soluto y, por ende, entra agua provocando una presión radicular que empuja el agua hacia arriba. La fuerza impulsora está dada por la presión hidrostática originada en la raíz.

La presión radicular presenta cambios a lo largo del día, según las condiciones fisiológicas de la planta, el estado del ambiente y las estaciones del año. Se puede plantear que, durante el día, el xilema se encuentra bajo tensión por efectos de la transpiración y, por la noche, con el descenso de esta última, opera la presión radicular.

La presión radicular juega un importante papel en el movimiento del agua por el xilema, antes que se desarrolle la función de las hojas en los brotes jóvenes y, por supuesto, todavía no tiene lugar el mecanismo de flujo de la transpiración.

Los valores registrados en la presión radicular, explican la fuerza impulsora del agua por el xilema en la mayoría de las plantas herbáceas, pero resultan insuficientes para explicar el ascenso del agua en las plantas leñosas de gran altura. Además, en muchos casos, no se ha podido comprobar la existencia de una presión positiva, por lo que se plantea que esta alternativa no resulta el mecanismo principal para explicar el ascenso del agua por el xilema, aunque llega a alcanzar un determinado grado de significación en dependencia de las condiciones del medio ambiente y la economía hídrica de la planta.

Por otra parte, para tener una mejor comprensión de esta teoría de la cohesión – tensión, es necesario analizar, primero, los resultados de un experimento físico elemental. Se coloca un tubo fino de vidrio, con uno de sus extremos sumergido en un recipiente con agua, por el lado opuesto se sitúa una esponja o un algodón embebido en esa sustancia, con una fuente de calor o de aire para aumentar la evaporación y se garantiza que no existan espacios vacíos a lo largo del conducto. Podrá observarse como, al cabo del tiempo, disminuye el volumen ocupado en la vasija y se mantiene la continuidad de la columna líquida.

---

La teoría de la cohesión - tensión se sustenta en la conexión ininterrumpida entre el suelo – planta - atmósfera. Es conocido que generalmente existe un gradiente de potencial hídrico entre la planta y la atmósfera, tendiente a que en la atmósfera se presenten valores menores de potencial de agua que los presentes en la hoja. Esto hace posible que se produzca una pérdida de agua de las hojas a partir de las células del mesofilo y los espacios intercelulares, como resultado del proceso de transpiración, de manera que se presenta un déficit hídrico en las células más externas del tejido de la hoja. Como consecuencia, el agua se desplaza a favor del gradiente de potencial, desde las células vecinas que tienen en ese momento mayor disponibilidad de esa sustancia. Esto ocurre sucesivamente y de manera escalonada entre células vecinas, trasladando el déficit hídrico hasta llegar a los conductos xilemáticos que son de naturaleza capilar.

Como es conocido el agua tiene las propiedades de cohesión y adhesión entre sus moléculas, por lo que el déficit hídrico en el vaso genera una tensión (presión negativa) que se transmite por la columna líquida desde el extremo superior próximo al área foliar, hasta en extremo inferior en contacto con las raíces. El xilema funciona como el tubo de vidrio en el ensayo físico descrito en

párrafos anteriores, la transpiración produce el mismo efecto que la evaporación estimulada en la esponja o el algodón y la entrada de agua a las raíces ocurre por causas idénticas a que explican su traslado desde el recipiente al conducto de cristal.

Existen objeciones a esta teoría, dadas por la condición de que dicha explicación no admite la existencia de roturas y espacios abiertos en el sistema, que no todos los vasos son funcionales de conjunto y que los más grandes y largos aparecen a veces interrumpidos. Para resolver estos cuestionamientos es necesario admitir que el agua puede avanzar en espiral, zigzagueando de vaso a vaso o de traqueida a traqueida. Por otra parte, se han medido tensiones similares a las esperadas en tallos, lo que permite admitir que se pueda formar la columna líquida que garantice el proceso.

Para seguir profundizando en el funcionamiento del sistema descrito hay que describir la transpiración como el mecanismo por el cual se produce la pérdida del agua en forma de vapor por la planta. Dicha sustancia es la que más abunda en los tejidos vegetales, aún en las plantas terrestres que solo retienen una pequeña porción de la que absorben, pero suficiente para los diferentes procesos de crecimiento y desarrollo.

La mayor cantidad de agua incorporada a la planta se pierde de dos maneras diferentes: de forma líquida a través de procesos como la gutación y la lacrimación y como vapor a través de la transpiración por la cutícula, los estomas y las lenticelas.

Uno de los procesos más comunes es la gutación, que se presenta en plantas que crecen en suelos cálidos y ricos en agua y con atmósferas relativamente húmedas. En estas condiciones no es propicia la transpiración y la absorción de agua supera la transpiración. Se observa, sobre todo al anochecer o en horas tempranas de la mañana, como unas gotas suspendidas en los ápices y borde foliares, semejantes a las que se produce para acumulación del rocío. Solo se produce en pequeñas cantidades y no se trata de agua pura, sino una disolución de sales, azúcares, y otras sustancias.

Por secreción de los nectarios florales puede producirse también pérdida de agua líquida, pero los valores que se alcanzan son insignificantes y no tiene relación con la regulación hídrica.

La pérdida fundamental de agua en las plantas se lleva a cabo mediante el proceso de transpiración, que consiste en la salida de agua en forma de vapor a partir de las superficies del vegetal y como consecuencia del establecimiento de gradientes de potenciales entre las superficies y la atmósfera. Puede ser de tipo lenticular, cuticular o estomática, según las estructuras que intervienen para que se concrete, entre las cuales la última adquiere la mayor importancia.

La relación transpiración - fotosíntesis se mide por la cantidad de agua que se pierde por cada gramo de materia seca que se produce. Ese valor depende de las características de las plantas y las condiciones ambientales. Por supuesto, los vegetales adaptados a ambientes secos, como es el caso de las xerófitas que desarrollan cutículas gruesas, pierden menores cantidades que las mesófitas, propias de lugares húmedos.

Como valor medio diurno de transpiración, una planta puede perder entre 0,5 y 1 gramo de agua cada hora por cada decímetro cuadrado de superficie foliar. O sea, una hoja puede perder como promedio entre el 25 – 50 % de su propia masa fresca, cantidades que pueden disminuir o incrementarse, según las condiciones ambientales.

En la mayoría de las plantas cultivadas se necesitan entre 100 - 500 gramos de agua para producir 1 gramo de materia seca.

Desde el punto de vista físico, la transpiración es un proceso complejo que no solo implica una simple evaporación, sino el desplazamiento por difusión del agua en estado de vapor por los espacios aéreos del interior al exterior de la planta.

Desde la hoja, el agua puede salir a la atmósfera por dos vías: la cuticular y la estomática. En la primera, el agua se mueve por el mesofilo hasta la epidermis, para salir a la atmósfera a través de la cutícula. Tanto uno como otro tejido ejercen una resistencia a la salida de la mencionada sustancia. En el caso de la segunda dada por su naturaleza lípidica, la cual varía en dependencia de la especie, y alcanza los máximos valores de oposición en el caso de las especies xerófitas.

Por la vía estomática, el agua pasa al estado de vapor en los espacios intercelulares del mesofilo, se desplaza hasta las cámaras subestomáticas, para salir al exterior por los poros de los estomas. También estos últimos ejercen una resistencia, la que varía en magnitud en dependencia de varios factores: forma y tamaño de la cavidad subestomática y del estoma, así como la apertura del poro.

Las características distintivas de las células oclusivas con respecto al resto de las células epidérmicas, explican su funcionamiento. Al parecer, las células oclusivas tienen pocos o ningún plasmodesmo que las comunique con sus vecinas y los fenómenos de transporte entre ellas y las accesorias, evidencian ser controlados por mecanismos a nivel de membranas, por lo que el estado hídrico y el contenido de soluto puede ser diferente al resto de las células epidérmicas. Por otra parte, presenta gránulos de almidón y puede acumular grandes cantidades de potasio, especialmente cuando los estomas están abiertos.

Otro aspecto tiene que ver con la anatomía sub - microscópica de la pared. Las microfibrillas de celulosa o micelas, se disponen alrededor de la circunferencia de las células oclusivas elongadas, a ello se le llama micelación radial y es lo que permite que, al expandirse producto de la absorción de agua, no pueda aumentarse mucho su diámetro. Las microfibrillas no pueden estirarse mucho en longitud, pero si pueden aumentar sus paredes externas, o sea, opuestas al ostiolo, haciendo que se abra el estoma.

Las células oclusivas presentan engrosamiento desigual de las paredes, de manera que la más gruesas se ubica a lo largo del lado cóncavo. Por diferentes razones pueden ganar o perder agua, lo que hace que aumenten o disminuyan su volumen. Si la absorben e incrementa la turgencia se abre el poro y en caso contrario se cierra, de manera que se controla por esta vía el intercambio gaseoso (vapor de agua,  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$ ).

Es evidente que si los potenciales osmóticos de los protoplastos de las células oclusivas se hacen más negativos que los de las células que las rodean, el agua se desplazará hacia el interior de las primeras. Es necesario analizar entonces la causa que provoca que los potenciales osmóticos varíen provocando la entrada de agua.

A partir del almidón u otros carbohidratos almacenados en las células oclusivas, se forman ácidos orgánicos (se ha visto que el almidón disminuye al abrirse el estoma, pero no ha podido demostrarse que aparezcan azúcares), como el malato. Se ha sugerido que, estimulado por la luz, el almidón se degrada a fosfoenolpiruvato, y que el PEP se combina con  $\text{CO}_2$ , para producir ácido oxláctico (de cuatro carbonos), que posteriormente se transforman en ácido málico.

La disociación del ácido málico en malato<sup>-</sup> y H<sup>+</sup>, posibilita el intercambio de H<sup>+</sup> de las células oclusivas por el K<sup>+</sup> de las contiguas. Se da, por tanto, una disminución de sustancias osmóticamente inactivas y un incremento de las activas, por lo que se produce la entrada de agua a la célula. Como puede suponerse, varias etapas del mecanismo descrito pueden requerir de energía: la entrada de malato a la vacuola, la salida de protones de la célula oclusiva y la entrada de K<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup>.

La apertura estomática y, por ende, también los valores de la transpiración, varía según las condiciones ambientales, en especial por los cambios de iluminación, la temperatura, el suministro de agua, la concentración de CO<sub>2</sub> y la velocidad del viento.

Al estudiar los factores que influyen sobre la intensidad de la transpiración, deben considerarse los factores internos y los externos. Entre los primeros se encuentra el área foliar y el sistema radical, entre los segundos, la luz, la temperatura, el viento y la disponibilidad de agua.

Generalmente, mientras mayor sea el área foliar, se produce una mayor transpiración. Hay que analizar que las plantas con área foliar desarrollada tienen una gran cantidad de hojas que quedan a la sombra y no reciben el sol directamente, lo cual no ocurre así en las especies herbáceas, donde todas están sometida a la luz solar. Las plantas pequeñas suelen transpirar a menor velocidad que las plantas de gran porte.

La estructura foliar que presentan los diferentes tipos de plantas determina el comportamiento de los valores transpiracionales. Así, las plantas xeromorfas presentan un bajo porcentaje de estomas y, además, estos se encuentran hundidos en la superficie de las hojas y se presentan abundantes pelos, todo lo cual contribuye a estabilizar una capa atmosférica húmeda adyacente al ostiolo. También estos organismos cuentan con una cutícula gruesa y, en ocasiones las hojas se enrollan para reducir la superficie de transpiración. Hay una tendencia a la reducción de la relación superficie / volumen.

En las plantas suculentas, los estomas se cierran de día y se abren de noche, lo que implica cambios adaptativos en el metabolismo fotosintético.

La relación entre la raíz y la parte aérea está dada en que se evidencia una relación entre el agua absorbida y la transpirada. De la eficiencia con que el sistema radicular suple el agua transpirada, depende que la planta no se marchite a determinados valores de intensidad de transpiración.

Entre los factores ambientales que tienen una posición predominante en la transpiración está la luz. La mayoría de las plantas abren los estomas a la luz del día y los cierran de noche. La apertura producto del estímulo lumínico, requiere de una hora aproximadamente y la ausencia de luz los cierra más rápidamente, se plantea que dado a que no puede fotosintetizar por la ausencia de luz, no es necesario el CO<sub>2</sub> y se cierra el estoma para evitar la pérdida de agua.

A lo largo del día, los valores de la apertura de los estomas y de la transpiración varían. Las diferentes longitudes de onda que resultan más eficaces en el proceso de la fotosíntesis, lo son también en la apertura estomática (al incrementar la fotosíntesis disminuye el CO<sub>2</sub> y se abre el estoma).

Si se considera que la atmósfera interior de la hoja está saturada de agua y la exterior no, se comprenderá que existe un gradiente de presión de vapor entre el ambiente y la hoja. Si la humedad relativa en la atmósfera disminuye por el incremento de temperatura, se incrementa la

difusión de vapor de agua contenida en la cámara sub - estomática. Cuanto mayor sea ese gradiente, con mayor velocidad se transpirará.

Los estomas suelen cerrarse cuando la temperatura se acerca a los valores próximos a 0°C centígrados y, por otra parte, un incremento entre 0 - 30°C favorece la apertura estomática y superior a este último valor, favorece el cierre. En estas condiciones se estimulan los procesos respiratorios y, si producto de ello aumenta el CO<sub>2</sub> se produce el cierre de los estomas.

En las horas del mediodía, cuando se producen valores elevados de temperatura, también se produce el cierre estomático, por lo que se evita la pérdida excesiva de agua por parte de la planta.

El agua que se pierde por transpiración es necesario reemplazarla por la que se absorbe, por lo que resulta fácil deducir que si no existe disponibilidad de esta sustancia en el suelo, los valores de transpiración se verán afectados.

El agua absorbida por las raíces juega un papel determinante en la turgencia de las células oclusivas que garantiza la apertura del estoma. Si se produce un déficit hídrico en las hojas, disminuye la turgencia y se producen el cierre estomático. La deficiencia de agua en la hoja obstaculiza cualquier otro estímulo de apertura.

El efecto de la velocidad del viento afecta el gradiente de humedad en la superficie de la hoja y afecta la transpiración, pues arrastra el vapor de agua concentrado en las proximidades y estimula la salida de agua. Inicialmente los valores se incrementan rápidamente y después hay una disminución lenta de este incremento. A velocidades extremas, se pueden cerrar los estomas.

#### **VII.5.4. Regulación del crecimiento y diferenciación de la hoja.**

Las hojas, a diferencia de otros órganos de la planta, se renuevan cada determinado período de tiempo, de modo que pasan por fases de surgimiento, desarrollo, envejecimiento y, finalmente, se produce la abscisión o desprendimiento (caída) natural.

La diferenciación de un brote foliar está influida por la proporción existente en el tejido entre el A.I.A. y una citoquinina conocida como cinetina. Cuando la concentración de cinetina es superior a la de A.I.A. se diferencia en un brote foliar, que más tarde dará lugar a una hoja adulta.

Después que se produce la diferenciación de un brote foliar, su crecimiento posterior se produce por un proceso continuo de división, alargamiento y maduración celular. La actividad meristemática deriva de la protodermis (que da lugar a la epidermis superior e inferior), el meristemo fundamental (de donde surge el parénquima clorofílico y lagunar) y del procambium (que genera los haces conductores).

La abscisión o caída de las hojas se produce siempre por una parte específica, conocida como zona de abscisión. El proceso está precedido generalmente de una serie de modificaciones que se producen en dicho lugar, como parte de las cuales, en algunos casos, se disuelve la lámina media y se mantienen intactas las paredes primarias de las células, mientras que en otros, se disuelve tanto la lámina media como la pared primaria y, en pocas ocasiones, se disuelven todas las células.

Existen varias pruebas a favor de la acción del A.I.A en la abscisión de las hojas y demás órganos de la planta. La aplicación de este ácido, disuelto en pasta de lanolina, a las regiones proximal (parte más inmediata a la zona de abscisión) o distal (limbo foliar), ejerce un marcado efecto sobre

el fenómeno de abscisión. Su aplicación en la zona proximal, acelera el proceso, mientras que la aplicación en la zona distal, lo retarda.

El contenido de ácido indolacético en los limbos foliares es elevado durante el período de crecimiento de las hojas, pero va disminuyendo en la medida que estas envejecen, hasta alcanzar un nivel semejante en el limbo y en el pecíolo. Al llegar a este equilibrio, las hojas se tornan amarillas y caen.

Dado que el limbo foliar es un importante centro de producción de auxinas, su posterior transporte, pasando por la zona de abscisión, constituye uno de los factores más importantes que regulan la caída de las hojas. Si la concentración de auxinas es elevada en la parte más distante de la zona de abscisión (distal) y viaja a la región proximal, la hoja permanece en la planta. Sin embargo, si sucede a la inversa y la concentración de auxina es mayor en la región proximal, la hoja se separa de la planta.

El incremento de auxina en la zona de abscisión, provoca la ruptura de los puentes de calcio y, por tanto, se produce el ablandamiento de las paredes celulares, las cuales, al perder resistencia, no son capaces de sostener la hoja.

### **Lecturas recomendadas para conocer más sobre los temas tratados en este capítulo.**

- Armas, R. de, Ortega, E. y Rodés, R. (1988). *Fisiología vegetal*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- González, S. (1986). *Botánica I*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- Judd, W; Campell, C; Kellogg, E; Steven, P. and Donoghue, M. *Plant systematics. A phylogenetic approach*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Massachussets. 2008.
- Silvester, W., et al. (1999). *Plant structure*. University of Waikato, New Zealand: Multimedia.
- Simpson, M. (2006). *Plant Systematics*. Elsevier Academic Press. Canadá.
- Vázquez, E. y Torres, S. (1995). *Fisiología vegetal*. Editorial Pueblo y Educación. La Habana.

### **Páginas Web a visitar:**

- <http://es.wikipedia.org/>
- <http://cmap.uclv.edu.cu/>
- <http://www.biologia.edu.ar/>
- <http://www.uh.cu/centros/>
- <http://web.educastur.princast.es/>

## Actividades de sistematización recomendadas.

-Elabore un cuadro resumen referente a la anatomía interna de la raíz, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Estruc- tura general	Cuando se conserva la estructura primaria		Cuando aparece una estructura secundaria	
	Raíz joven	Raíz adulta	Estr. primaria	Estr. secund.
Tejido de protección.				
Corteza.				
Cilindro central.				

-Elabore un cuadro resumen referente a la anatomía interna del tallo, en el cual se incluyan los siguientes datos:

Estruc- tura general	Cuando se conserva la estructura primaria		Cuando aparece una estructura secundaria	
	Tallo joven	Tallo adulto	Estr. primaria	Estr. secund.
Tejido de protección.				
Corteza.				
Cilindro central.				

-Investigue y resuma en una cuartilla, la explotación que se hace en Cuba de raíces, tubérculos y bulbos de interés económico.

-Investigue y haga una relación de las principales plantas que se explotan económicamente en Cuba para beneficio directo del hombre, en las cuales el órgano utilizado lo constituye fundamentalmente la hoja.

-Investigue por qué algunas plantas muestran síntomas de marchitez cuando el suelo sobre el cual crecen permanece anegado en agua. Resuma la información que acopie al respecto, en una cuartilla.

## Bibliografía

- Armas, R. de, Ortega, E. y Rodés, R. (1988). *Fisiología vegetal*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- Ávalos, G. y Sánchez, E. (2009). *Atlas digital de Botánica*. Ciudad de la Investigación (Costa Rica). Escuela de Biología.
- Bonani, G; Urquiola, A. y Beyra, A. (1987). *Botánica; plantas superiores*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- Cavalier-Smith, T. (2002). *The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa*. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 52, 297–354.
- Cavalier-Smith, T. (2004). *Only six kingdoms of life*. In: Proc. The Royal Society. Vol. 27, p. 1251-1262.
- Comas, A. (2009). *Catálogo de las algas y cianoprocariontas dulciacuícolas de Cuba*. Cienfuegos. Editorial Universo Sur.
- Casas C., Brugués, M., Cros, R., Sergio, C. e Infante, M. (2009). *Handbook of liverworts and hornworts of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands*. Barcelona. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques.
- Delgadillo M. & Cárdenas, A. (1990). *Manual de Briositas*. Cuaderno 8. Instituto de Biología. Universidad Autónoma de México. México.
- Delwiche, C; Andersen, R; Bhattacharya, D; Mishler, B. and McCourt, R. (2004). *Algal evolution and the early radiation of green plants*. In Assembling the Tree of Life, J. Cracraft and M. Donoghue (eds.), 121 – 137. New York. Oxford University Press.
- Dickinson, W. (2000). *Integrative Plant Anatomy*. San Diego, California. Academic Press.
- Duarte, P. P. (1995). *De musci cubensis notulae (in floram novan cubensem studia intendentia)*. Fontqueria 42: 117-118.
- Esau, K. (1978). *Anatomía Vegetal*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- Evert, R. (2006). *Esau's Plant Anatomy*. Thirt edition. Madison. John Wiley & Sons, Inc., Publication.
- Font Quer, P. (1970). *Diccionario de Botánica*. La Habana. Edición Revolucionaria.
- Frey, Wolfgang; Stech, Michael (2005). *A morpho-molecular classification of the Anthocerotophyta (hornworts)*. Nova Hedwigia **80** (3-4): 541 - 545.
- Gradstein, S; Churchill, S. & Salazar, N. (2001). *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. Mem. New York Bot. Gard. Vol. 86.
- González, S. (1986). *Botánica I*. La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- IUCN (2001). *Categorías y criterios de la Lista Roja*. Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la IUCN, Gland, Suiza y Cambridge, UK.

- Judd, W. et al. (2008). *Plant Systematics. A phylogenetic approach.* Massachussets. Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Karol, K; McCourt, R; Camino, M. and Delwiche, C. (2001). *The closest living relatives of land plants.* Science 294: 2351-2353.
- Lehninger, A. (2009). *Principios de Bioquímica.* Quinta Edición. España. Ediciones Omega.
- Litter, D., Litter, M. (2000). *Caribbean reef plants: an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico.* Washington D.C. Offshore Graphics.
- Litter, D., Litter, M. and Hanisak, D. (2008). *Submersed plants of the indian river lagoon; a floristic inventory and field guide.* Washington D.C. Offshore Graphics.
- Motito, A. (2012). *Estado actual de la flora de musgos de Cuba.* En: Memorias del XIII Encuentro de Botánica “Johannes Bisse in Memoriam”. Camaguey. Sello Editorial Educación Cubana, CDROM, ISBN 978-959-18-0813-4.
- Qiu, Y. et al. (2006). *The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, p. 15511 – 15516.
- Schnek, A. & Massarini, A. (2008). *Curtis, Biología.* Séptima Edición. Buenos Aires. Editorial Médica Panamericana.
- Schofield, W. (1985). *Introduction to the Bryology.* Macmillan, New York.
- Schooley, J. (1997). *Introduction to Botany.* Boston. Delmar Publisher.
- Silvester, W., et al. (1999). *Plant structure.* New Zeland. University of Waikato: Multimedia.
- Simpson, M. (2006). *Plant Systematics.* Canadá. Elsevier Academic Press..
- Stotler, Raymond E.; Crandall-Stotler, Barbara (2005). *A revised classification of the Anthocerotophyta and a checklist of the hornworts of North America, north of Mexico.* The Bryologist 108 (1): 16 - 26.
- Suarez, A. (2005). *Lista de las macroalgas marinas cubanas.* Rev. Invest. Mar. 26 (2): 93 – 148.
- Strasburguer, E. et al. (1974). *Tratado de Botánica.* 6ta. edición en español. Barcelona. Editorial Marín.
- Vales, M., Álvarez, A., Montes, L., & Ávila, A. (1998). *Estudio Nacional sobre la diversidad biológica en la República de Cuba.* Madrid: CESYTA.
- Vázquez, E. y Torres, S. (1995). *Fisiología vegetal.* Editorial Pueblo y Educación. La Habana.
- Weiskz, P. (1973). *Tratado de Botánica.* La Habana. Editorial Pueblo y Educación.
- Whittaker, H. *Nuevos conceptos de la clasificación de los organismos en reinos.* Science 10. Vol. 163, no. 3863.
- Yoon, Hwan Su, K. M. Müller, R. G. Sheath, F. D. Ott, y D. Bhattacharya. (2006). *Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta).* J. Phycol. 42: 482 – 492.
- Zimmermann, W. (1979). *Evolución Vegetal.* Barcelona. Ediciones Omega S. A.

## Índice alfabético

- Abies*, 177  
Absorción, 57  
-radicular, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218  
Abscicina, 103  
*Acacia*, 220  
Acanthaceae, 210  
Aceptores primarios, 53  
*Acetabularia*, 91, 150  
*Achras sapota*, 177  
Ácido abscísico (A.B.A), 102, 103, 226  
-ascóbico, 105  
-ADN, 6, 16, 17, 21, 32, 35, 43  
-indolacético, (A.I.A), 100, 240, 241  
-jasmónico, 103, 104  
-nicotínico, 105  
-pantotémico, 104, 105  
-pirúvico, 74  
*Acrochaetium*, 133  
Actatostela, 209, 212, 222  
Actinochrysophyceae, 117, 119  
Actinomorfa, 199  
Actinostela, 208, 221  
Adenina, 102, 103  
Agar, 131  
*Aglaothamnion*, 136  
Agrostología, 2  
Agua  
-absorción de, 98, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218  
-ascenso del, 235  
-capilar, 214  
-componentes de atracción sobre el suelo del, 214  
-de constitución, 214  
-en forma de vapor, 214  
-evaporación, 215  
-fotólisis del, 53, 57, 60  
-gravitacional, 214  
-hidratación, 98  
-higroscópica o de imbibición, 214  
-movimiento desde el suelo hasta la estela del, 216, 217  
-tipos de interacciones con el suelo, 214  
-transpiración, 214, 217, 237, 238, 239, 240  
Aguarrás, 177  
Aizoaceae, 68  
Alargamiento celular, 96, 226  
Albura, 235  
Alfa taxonomía, 16  
Algas, 1, 18, 20, 30, 33, 35, 40, 47, 52, 108, 111, 112, 113, 114, 115, 117, 128  
-azules o cianóficeas, 111  
-importancia y actualidad de las, 115  
-pardas, 43, 51, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128  
-rojas, 43, 44, 114, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140  
-verdeazuladas, 111  
-verdes, 51, 91, 110, 113, 114, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 1456, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153  
-verdes marinas, 43  
Alginas, 121  
Alginatos, 121  
Alternancia, 94, 128, 130  
-de fases nucleares, 96  
-de generaciones, 96, 184  
Allinaceae, 221  
*Allium cepa*, 220, 221  
Ámbar, 177  
Ambiente, 21  
-acuático, 213  
-terrestre, 181, 182  
Amiloplastos, 35, 46  
Amoníaco, 66  
*Amphiroa*, 134  
Análisis estequiométrico, 66  
Anatomía Vegetal, 2, 3  
*Aneura pinguis*, 192, 193  
Anillo, 196  
Anisogamia, 141  
APG, 17  
APG I, 17  
APG II, 17  
Aneuraceae, 192  
Anfigastrios, 193

- Angiospermas, 16, 17, 47  
 Animáculos, 28  
 Animales, 30, 41  
     -hervíboros, 36  
 Animalia, 16, 110  
 Annulus, 196  
 Antena, 56  
 Anteridiófono, 189  
 Anteridios, 182, 185  
 Anterozoides, 185  
 Anthoceraceae, 183, 184  
 Anthocerophyta, 185, 186, 187  
*Anthoceros*, 185, 186, 187  
 Antocerotes, 185, 186, 187  
 Antófilos, 229  
 Aparato de Golgi, 30, 34  
     -fotosintético, 57  
     -mitótico, 30  
 Apertura estomática, 239  
 Apiaceae, 210  
 Ápice caulinar, 161, 221  
     -radicular, 161  
*Aplanochytrium*, 116  
 Apófisis, 196  
 Apoplastos, 217  
 Árbol de la vida, 109  
     -genealógico, 14  
 Árboles, 25  
     -terebintos, 176, 178  
*Archeopteris*, 19  
 Araceae, 168, 210  
 Areola, 231  
 Arquegoníforo, 189  
 Arquegonios, 182, 184, 185  
 Asimilación del dióxido de carbono, 66  
 Asociación Internacional de Taxonomía Vegetal, 18  
 Asparogosis, 136  
 Astereaceae, 168  
*Asterella*, 191  
 Astroesclereidas foliares, 42  
*Atrichum*, 200  
 Auxinas (A.I.A), 38, 41, 102, 218, 222, 223, 240, 241  
*Avicennia germinans*, 211  
*Avrainvillea*, 148, 149  
 Aytonaceae, 191  
*Azotobacter*, 67  
 Azufre, 100  
 Bacillariophyceae, 118  
 Bacterias, 18, 35, 67, 112  
 Bálamos, 177  
 Banda de Caspary, 212, 216  
 Bangiophyceae, 132  
*Barbula*, 202  
 Betacianinas, 39  
 Bilibionta, 111  
*Bigyrophytina*, 117  
 Biogénesis, 29  
 Bioindicadores, 186  
 Biología, 11, 16  
     -molecular, 6  
 Bioquímica, 5  
 Biota, 21  
 Biotecnología Vegetal, 3, 6  
 Bipartición, 94  
 Bolsas de secreción, 175  
 Bonnedomaisonales, 135  
 Boro, 101  
 Bosques, 127  
 Botánica, 1, 3, 5, 6, 8, 10, 11, 15, 17, 19, 111, 112  
     -Agrícola, 2  
     -Aplicada, 2, 8  
     -Especial, 2  
     -Estructural, 2  
     -Farmacéutica, 2  
     -figuras relevantes de la, 4, 7, 9,  
     -General, 2, 20  
     -moderna, 16  
     -pura, 2  
     -Sistemática, 2, 13, 14, 20  
 Botánicos relevantes, 4, 7  
 Brassicaceae, 210  
 Briofitos, 183  
 Briología, 2, 4, 5  
 Bromeliaceas, 69  
 Bryophyta, 158, 182, 185, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203

- Bryopsis*, 147, 149  
*Bryothamnion*, 136  
 Bulbos, 220, 221  
 Cabeza de porfirina, 48  
 Cactaceae, 68, 220  
 Calcio, 100  
*Caliptra*, 185, 190, 196  
*Caloglossa*, 138  
 Calymperaceae, 201  
 Cambios filogenéticos, 206  
 Cambium fascicular, 222  
 -primario, 212, 222  
 -secundario, 162, 212  
 -súber o corcho, 162  
 -suberogénero o felógeno, 162  
 -vascular, 162, 171, 212, 222, 224  
 Capacidad de campo, 214  
*Capsicum*, 177  
 Cápsula, 185  
 -ovoidea, 192, 195  
 Carboxilación, 53, 61, 62, 68  
 Cariogamia, 155  
 Carotenoides, 50  
 Carotenos, 50  
 Carpelos, 17  
 Carrageenina, 131  
*Castilla elástica*, 177  
 Catáfilos, 228  
 Catálogos florísticos especializados, 24  
 Categorías inferiores a nivel de género, 20  
*Catenella*, 138  
 Categorías taxonómicas, 15  
 Caucho, 177  
*Caulerpa*, 147, 148  
 Caulidios, 184, 193  
 -polísticos, 199  
 Caulonema, 197  
 Cavidades lisígenas, 175, 176  
 Célula, 3, 5, 26, 28, 29, 35, 36, 37, 40, 67, 89, 91  
 -animal, 28, 40  
 -apical, 92  
 -basal, 92  
 -características de la, 30, 31  
 -cinemáticas, 212  
 -clorofilosa, 198  
 -clorocistes, 198  
 -de corcho, 166, 167  
 -de paso, 216  
 -diferencias de la, 31  
 -derivadas, 161  
 -epidérmicas, 165  
 -estériles alargadas, 185  
 -estructura de la, 32  
 -eucariota, 28, 29, 30, 31, 33, 44, 110  
 -floemática, 212  
 -hialinica porosa, 198  
 -inicial, 161  
 -leucocistes, 198  
 -meristemática, 161  
 -occlusiva, 165, 238  
 -parénquimatica, 173, 174  
 -procariotas, 28, 30, 110  
 -senescente, 98  
 -vegetal, 28, 31, 32, 39, 40, 51, 89  
 Celulosa, 36, 38  
 Ceramiales, 136  
*Ceramium*, 131,  
 Ceras, 37  
*Chaetomorpha*, 151, 152  
*Charophyta*, 113  
*Chlamydomonas*, 89, 143  
*Chlorarachniophyta*, 43  
*Chlorella*, 89, 97, 142, 143  
 Chlorobionta, 111  
*Chlorococcum*, 144, 145  
*Chlorophyta*, 89, 90, 113, 142, 152, 158, 181  
*Chorokibus*, 152  
 Chorokybophyceae, 152  
*Chromistas*, 30, 43, 110, 116, 112, 113, 115  
 Chorophyceae, 154  
 Chrysophyceae, 118, 142, 143, 154  
 Cianelas, 43  
 Cianobacterias, 52, 111, 186  
 Ciclo de Hatch-Slack, 67  
 -de Kalvin, 61, 62, 63, 64, 66  
 -diplobióntico, 95  
 -diplóntico, 94, 114, 120, 145  
 -haplodiplofásico, 95

- haplodiplántico, 95, 97, 119, 120, 145, 184
- haplóntico, 94, 145
- trigenético, 129
- vital de alternancia de generaciones heterofásicas, 95
- Ciencias Biológicas, 15
- Cigoto, 185
- Cilindro central, 212, 221
- Cinetina, 224, 240
- Cistolitos, 42
- Citocinesis, 219
- Citocromos, 59, 75
- Citoesqueleto, 32, 33
- Citología Vegetal, 2
- Citoplasma, 29, 30, 31, 32
- Citoquínina, 102, 103, 219, 224, 226
- Citosol, 32, 40, 41
- Citrus*, 174, 215
- Cladística, 6, 16, 17
- Cladodios, 220, 221
- Cladophora*, 151, 152
- Cladosiphon*, 125
- Clase, 19, 20
- Claves analíticas, 24, 25
  - dicotómicas, 25
- Cloro, 100
- Clorofila, 49, 50, 55
  - especial, 56
- Cloronema, 196
- Cloroplasto, 1, 17, 30, 33, 35, 46, 47, 48, 50, 51, 55, 68, 113, 120
- Clostridium*, 67
- Cobre, 101
- Código de Botánica, 18.
  - Internacional de Nomenclatura Botánica, 18.
  - Internacional de Nomenclatura de Bacterias, 18.
  - Internacional de Nomenclatura de Plantas Cultivadas, 18.
  - Internacional de Nomenclatura de Procariotas, 18.
  - Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas, 18, 19, 114
- Codium*, 149, 158
- Coelastrum*, 140, 144, 145
- Coenzima, 105
- Colecciones botánicas, 21, 23
- Colecta, 22
- Colénquima, 169
- Colofonia, 177
- Colonias celulares, 91
- Columela, 183
- Complejo de Golgi, 30, 34, 38
- Complejos antena, 50
  - de captación de luz, 49
  - enzimáticos, 30, 48
- Compsopogonaceae, 132
- Compuestos inorgánicos, 39
  - orgánicos, 39
- Conceptáculos, 190
- Concrescencia, 206
- Conductos
  - óleo resiníferos, 176
  - laticíferos, 178
  - mucilaginíferos y gumíferos, 176
  - oleíferos, 176
  - xilemáticos, 216, 235
- Conglomerados, 121, 127
- Conservación, 20, 21,
  - de la energía, 76
- Consorcios de agregación, 90
- Convulvulaceae, 168, 211
- Cormo, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241
  - procesos de diferenciación del, 207
- Corteza, 221, 224
- Corallinales, 133, 134
- Correlación, 97
- Crassulacean Acidic Metabolism (CAM), 68
- Crasuláceas, 68
- Crecimiento celular, 41, 96
  - secundario, 212
- Criphopyta*, 116
- Criptogamia, 2, 4, 5
- Cristales vegetales, 40, 41, 42
- Cristalizaciones, 41

- Cromistas, 42  
 Cromoplastos, 35, 46  
*Cryptomonas marssonii*, 115  
 Cuello, 185  
 Culminación, 206  
 Cultivos, 18  
 Curadoría, 23  
 Curvatura geotrópica positiva, 219  
 Cutina, 37  
 Cutinización, 164  
*Cyadiophytina*, 131  
 Cyanidioschyceae, 130  
*Cyclotella*, 117  
*Cymopolia*, 150, 151  
 Dasicladales, 150  
*Dasya*, 136  
 Datos, 22  
 Dentrocerotaceae, 187  
*Dendroceros*, 186, 187  
 Desarrollo, 96,  
     -vegetativo, 98  
 Descarboxilación, 53  
 Desdiferenciación, 97  
 Desecación, 158  
 Deshidratación, 22  
 Diáspora, 97  
 Diatomeas, 43  
 Dictiosomas, 35,41  
 Dictiostela, 209,221  
*Dictyosphaeria*, 151  
 Diferenciación, 96  
 Difosfato, 64, 65  
 Dióxido de carbono, 99  
 Dioxigeno, 99  
 Distribución natural, 21  
 División Celular, 5, 20, 30  
 Dominancia apical, 222, 223, 224, 225  
 Donadores primarios, 53,60  
 Dormancia, 234  
 Dormina, 234  
 Dotación cromosómica, 94  
 Drusas, 41,42  
 Duramen, 222  
*Durmortiera*, 190, 191  
*Dycrostachys cinerea*, 21  
*Dyctyota*, 122  
*Dynobrium*, 117  
*Dytiopteris*, 93  
 Ecología Vegetal, 2  
 Ecosistemas complejos, 115  
*Ectocarpus*, 124  
*Eichhornia*, 42  
 Elaioplastos, 46  
 Elastinas, 41  
 Embriofita, 182, 183  
 Embrión, 180,182  
 Endodermis, 212, 216, 222  
 Endomembranas, 30  
 Endosimbiontes, 44  
 Endosimbiosis, 42, 45  
 Energía libre, 84, 86  
 Ensanchamiento basal, 185  
*Enteromorpha*, 146,147  
 Envenenamiento, 22  
 Enzimas, 30, 32, 34, 35, 36, 38, 39, 47, 48,  
     65, 73  
 Epidermis, 209, 221, 230  
     - foliar, 163, 164  
 Epífitos, 186  
 Esclereidas, 171  
 Escrecencias, 199  
 Esclerénquima, 170, 209, 212  
 Espacio libre aparente, 216  
 Especies, 3, 4, 5, 6, 13, 15, 16, 17, 18, 19,  
     20, 21, 25, 62  
     -aspecto de las, 21  
     -concepción topológica de las, 16  
     -en peligro de extinción, 188  
     -formación de las, 22  
 Especímenes, 15,16, 21, 22, 23, 25, 26  
     -exóticos, 15 ,21  
     -intercambio de, 16  
 Espectro luminoso, 51  
 Espina, 220  
 Esporangios, 21, 180, 183  
 Esporas, 21, 95, 185, 190, 196  
 Esporofito, 95, 184, 185, 187, 190, 195, 196,  
     197  
     -diploide, 185  
 Esporogénesis, 95

- Esquizógenos, 175  
 Estaquiosporía, 227, 228, 229,  
 Estatolitos, 46  
 Estela, 183, 206, 207, 208, 221  
     -evolución de la, 208, 209  
 Estequiometría, 66  
 Estiloides, 41, 42  
 Estípite, 148  
 Estolones, 220, 221  
 Estomas, 60, 164, 165, 181, 184, 240  
 Estroma, 47, 48, 60  
 Estructuras secretoras, 174, 176  
 Estudios florísticos, 21  
 Etileno, 102, 103  
 Etioplastos, 46  
 Etnobotánica, 3, 6  
 Eubacterias, 30  
 Eucariogénesis, 44  
 Eucariontes, 50  
 Eucariotas fotosintetizadores, 50, 112  
*Euglenophyta*, 113  
 Euphorbiaceae, 68, 168, 210  
 Eustela, 221  
*Eustigmatos magnus*, 118  
 Evolución, 2, 14, 89, 95, 109, 188  
 Excitones, 53, 57  
 Excreción, 174  
 Expansinas, 41  
 Exploración botánica, 15  
 Exudados, 177  
 Fabaceae, 168, 224  
 Fagotrofia, 44  
 Faja, 194  
 Falsos hongos, 43  
 Fascículos, 193  
 Fase luminosa, 56  
 Fecundación, 94, 114  
*Feldmannia*, 125  
 Felodermis, 162  
 Felógeno, 212, 222  
 Fenómenos biológicos, 15  
 Fenotipo, 19  
 Fibras, 170, 172, 173, 174  
 Ficobilinas 50,  
 Ficocoloides, 131  
 Ficología, 2, 4, 5  
*Ficus sp*, 42, 211  
 Fijación del carbono, 60, 62  
     -del nitrógeno, 67  
 Filamentos, 33, 92, 184  
 Filidios, 184, 194, 195  
     -íncubas, 193  
     -súcubas, 193  
     -transversales, 193  
 Filogenia, 14, 15, 95, 110, 180, 182, 183  
 Filoma, 229  
 Filosporía, 226  
 Fisiología vegetal, 2, 3, 4, 5  
 Fisonomía, 21  
*Fissidens*, 201  
 Fitogeografía, 2, 4, 5  
 Fitohormonas, 101, 104, 226  
     -conocidas, 101  
     -inductora, 234  
     -inhibidoras, 101  
     -probables, 101  
 Fitomeladioma, 106  
 Fitopatología, 2  
 Fitoplancton, 116  
 Flagelo, 115  
 Floema, 171, 173, 174, 179, 209  
     -primario, 224  
     -secundario, 222, 224  
 Flora, 6, 7, 10, 16, 21  
     -de Cuba, 8  
 Flores, 21  
*Florodophyceae*, 132  
 Fluidos extracelulares, 40  
 Flujo osmótico, 40  
 Fluorescencia, 53  
 Formas biológicas, 21  
 Foseta acuífera, 177  
 Fosforilación oxidativa, 73, 75, 76  
     -quimio - osmótica, 75  
 Fósforo, 100  
 Fotofosforilación, 57, 58, 61, 105  
     -acíclica, 59, 60  
     -cíclica, 58  
     -fotosintética, 106  
 Fotólisis del agua, 60

- Fotón, 53  
 Fotoquímica, 56  
 Fotorrespiración, 69, 70, 71  
 Fotosíntesis, 35, 48, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 67, 79, 80, 81, 83, 88  
   -elementos básicos para comprender la, 53  
   -funciones de la, 51  
 Fotosistemas, 56, 58  
 Fototropismo positivo, 225  
 Fragmoplasto, 38  
*Frullania*, 194  
 Frullaniaceae, 194  
 Frutos, 21, 47  
 Fungi, 110, 117  
*Funoris*, 131  
*Galaxaura*, 135  
 Gamentangios, 21, 158, 180, 185  
 Gameto heteroconto, 116  
   -masculino, 185  
 Gametofito, 95, 184, 197  
   -dorsiventral, 187  
*Gelidiella*, 135  
*Gelidiopsis*, 139  
 Generación celular, 29  
 Genética, 5  
   -vegetal, 2  
 Geobotánica, 2, 4, 5  
 Geotropismo, 104  
   -negativo, 219, 225  
   -positivo, 219  
 Germinación, 97  
 Giberelinas, 102, 103, 225, 226  
 Gimnospermas, 47  
 Glaucocistófitos, 42  
 Glaucomyta, 113  
 Glicoproteínas, 116  
 Glucólisis, 32, 72, 73, 75,  
   -reacciones de la, 73  
 Glucosa, 36  
*Glycine max*, 168  
 Gomorresina, 177  
*Gracilaria*, 138  
 Grana, 48  
*Grateloupia*, 139  
 Grupos taxonómicos, 5, 6, 19, 25  
 Gutación, 237  
 Gutapercha, 177  
 Hábito de vida, 21  
 Haces conductores, 209, 222  
 Halimeda, 148  
*Halymenia*, 139  
*Haptopyta*, 116  
*Hebea brasiliensis*, 177  
 Hebertaceae, 194  
*Hedychium coronarium*, 220  
 Helechos, 47, 226  
*Helianthus annuus*, 168  
 Hepáticas, 18, 187, 189  
   -foliosas, 193  
   -talosas, 190, 191, 192, 193, 194, 195  
 Hepaticophyta, 189, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194  
 Herbarios, 16, 19, 23  
   -de Cuba, 23  
   -del mundo, 23  
   -manejo de colecciones de, 22  
*Herbertus*, 194  
 Herborización, 22  
   -procedimientos para la, 22  
*Heterokonthophyta*, 116, 117  
 Hidátodos, 176  
   -epidérmicos, 178  
   -epítémicos, 178  
   -tricomáticos, 178  
 Hierro, 100  
*Hincksia*, 125  
 Hipertónico, 86  
 Hipodermis, 41  
 Hipófisis, 196  
 Hipótesis quimio - osmótica, 76  
 Hipsófilos, 229  
 Histología vegetal, 2, 159  
 Historia Natural, 11  
 Hoja, 21, 191  
   -anatomía interna, 229  
   -concrescencia de la, 227, 228  
   -estructura y anatomía de la, 229, 230, 231, 232, 233  
   -latencia en yemas y su regulación en la, 234, 235

- limbo foliar de la, 240
- macrófila, 227, 228
- morfología externa de la, 228
- planación de las, 227, 228
- porte de las, 21
- proceso evolutivo, 226, 227, 228, 229
- regulación del crecimiento y diferenciación de la, 240
- tamaño de la, 21
- tipos de, 230, 231, 232, 233
- Holotipo, 19
- Hongos, 18, 30, 35, 155
- Hordeum vulgare*, 168
- Hormonas vegetales, 100
- Horticultores, 14
- Hule, 177
- Humedad, 99
- Hydrodictyon reticulatum*, 145, 146
- Hydrolithon*, 134
- Hymenaea*, 177
- Hymenomonas roseola*, 116
- Hymnea*, 139
- Incurvación, 206
- Infusorios, 28
- Inhibidor del crecimiento, 103
- Injerto, 18
- Interconversión, 46
- Intersticios foliares, 209
- Invaginación, 41, 44
- Invólucro, 190
- Ipomoea batatas*, 168, 220
- Isogamia, 141, 144
- Isthmochloron lobulatum*, 17
- Jania*, 134
- Jugo celular, 39, 41
- Junguermanniales, 193, 194
- Juniperus*, 177
- Kledsormidium*, 152
- Kledsormiophyceae, 152
- Lacrimación, 237
- Lactoresinas, 177
- Lamelas, 48
- Laminariales, 127
- Lapidodentrum*, 208
- Larix*, 177
- Latencia, 97
- gemelar, 234
- Látex, 177
- extracción del, 178
- Laticíferos, 178
- Laurencia*, 136
- Lectotipo, 19
- Lejeunea*, 194
- Lejeuneaceae, 194
- Lens culinaris*, 168
- Lenticelas, 167
- Leño, 208
- Letargo, 235
- Leucobrium*, 201
- Leucobryaceae, 201
- Leucocistes, 198
- Leucoplastos, 35, 46
- Leyes de Decandolle, 18
- Libro rojo, 188
- Lignina, 37
- Liliopsida*, 209, 221
- Línea sifonada, 91
- Líquenes, 155
  - cubanos, 156
  - fructiculoso, 156
- Lisosomas, 31, 39, 40
- Litocistoso, 42
- Lobophora variegata*, 123
- Luz, 53, 98
- Macroalgas, 113, 114, 128
  - taxonomía y diversidad de las, 115, 116, 117
- Macrocéulas, 36
- Macrocystis*, 127
- Macroelementos, 100
- Macromoléculas, 34, 40
- Magnesio, 100
- Magnoliophyta, 103, 168, 209, 210
- Mallomonas*, 117
- Mammalia*, 16
- Manejo sostenible, 21
- Manganoso, 100
- Manihot sculenta*, 168
- Marchantia*, 190, 191
- Marchantiales, 189, 190, 191

- Marchanticeae, 190  
 Mastigonemas, 116  
 Matriz interna amorfa, 48  
 Medula, 212, 222, 224  
*Megaceros*, 186, 187  
 Meiosis, 44, 94  
*Melobesia*, 92, 93  
*Melocactus*, 220  
 Membrana citoplasmática, 30, 32  
 Meristemo, 93
  - apicales, 161, 162, 221
  - cultivo de los, 162
  - primario, 161
  - promoristemos, 161
  - remanentes, 161, 162
  - secundarios, 161, 162, 212, 222
 Meristemoides, 162  
 Mesófilo foliar, 47  
*Mesostigma viride*, 113  
 Metabolismo, 29, 30, 39, 68, 105
  - ácido de las Crasuláceas, 68
 Metafloema, 222  
 Metaxilema, 208, 212, 222  
 Métodos, 12
  - anatómo-morfológicos, 12
  - biotecnológicos, 13
  - cladísticos, 13
  - creación y manejo de colecciones, 12
  - de identificación y clasificación de organismos vegetales, 24
  - del nivel empírico de conocimiento, 12
  - del nivel teórico, 13
  - descontextualización de procesos, 12
  - descriptivos, 12
  - experimentales, 13
  - experimento en condiciones naturales, 13
  - fenéticos, 13
  - fenológicos, 12
  - fotoquímicos, 12
  - geobotánicas, 12
  - matemático-estadísticos, 13
  - modelación experimental, 13
  - paleobotánicos, 12
  - para el trabajo de campo, 12
  - para la sistemática en específico, 13
 -microscopía, 3, 5, 12, 28  
*Metzgeria conjugata*, 192  
 Metzgeriaceae, 192  
 Metzgeriales, 190, 191  
 Micelación, 238  
 Microalgas, 113  
 Microelementos, 100  
 Microfibrillas, 36, 38, 238  
 Microfilamentos, 33  
 Microscopía, 3, 5, 12, 28  
 Microtúbulos, 33  
 Miera, 177  
 Migración, 57  
 Mimoceaceae, 220  
 Mitocondria, 17, 29, 30, 31, 33, 34, 40, 112
  - estructura de la, 33
 Mitosis, 30  
 Moho azul del tabaco, 117  
 Molibdeno, 101  
 Monocleales, 190  
 Moraceae, 210  
 Morfología, 2, 4, 5, 17
  - del polen, 17
  - vegetal, 2, 4, 5, 17
 Mucílagos, 35, 176  
*Mucus*, 128  
 Muestras, 20, 21, 22  
 Mundo vegetal, 17  
 Musgos, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 201, 202
  - acrocápicos, 196
  - apleurocápicos, 196
  - ciclo vital de los, 195
  - morfología y anatomía de los, 195*Myriophyllum*, 42  
*Myroxylon balsamum*, 177
  - toluifera*, 177*Narcissus*, 17  
 Naturaleza capilar, 236  
 Necatarios, 179  
 Nectarios florales, 237  
 Nemaliales, 134  
*Neogonionolithon*, 134  
*Nereia*, 126

- Niacina, 105  
 Nicotina, 40  
 Nitella, 153  
 Nitrogeno, 100  
 Nivel cormofítico, 158, 159  
 Nombres científicos de las plantas, 17, 18  
 Nomenclatura vegetal, 2, 3, 14, 15, 17, 18, 19  
 Nomófilo, 229  
*Nostoc*, 186  
 Nostocales, 67  
*Notolhyla*, 187  
 Notothyladaceae, 187  
 Núcleo, 5, 30, 32  
 -celular, 29, 31, 32  
 Nucleoide, 30  
 Nucleomorfo, 43  
 Nucleótidos, 16  
 Nutrición, 99, 105, 109  
 Nutrientes minerales, 100  
*Nymphaea*, 42  
*Octoblepharum*, 202  
*Ochromyrtina*, 117  
*Ochtodes*, 139  
 Oleoresina, 177  
 Ontogénesis, 95  
 Oogamia, 141  
*Oomycethophyna*, 117  
 Oosfera, 184, 185  
 Órdenes vegetales, 17, 19, 20  
 Organelo celular, 32, 33, 34  
 Órganos reproductores, 21  
 -sexuales, 16  
 Organismos 28, 47  
 -autótrofos, 47  
 -eucariotas, 112  
 -fotoautótrofos, 35, 52  
 -métodos y medios para la identificación de los, 24, 25  
 -pioneros, 186  
 -unicelulares, 28  
 -vegetales, 14, 16, 17, 21, 23, 24, 28, 29  
 Orgánulos, 30, 31, 32, 38, 40, 42  
 -celulares eucarióticos, 42  
 Orquídeas, 25  
*Oryza sativa*, 168  
 Osmómetro, 86  
 Osmosis, 84, 85  
 Ovocélula, 182  
 Oxidación, 53  
*Padina gymnospora*, 122, 123  
 Palaquium, 177  
 Paleobotánica, 2, 5  
 Palinología, 5  
*Pallavicinia husnotti*, 192  
*Pallicinia*, 192  
 Pallinicinaceae, 194  
*Panicum purpurascens*, 221  
 Paráfisos, 196  
 Pared celular, 31, 35, 36, 37, 38  
 Parénquima, 37, 167, 168, 169, 209  
 Pectina, 37  
*Pediastrum*, 90, 144  
 Pelagophyceae, 119  
 Pelos, 165, 166  
 -glandulares, 178, 179  
 -radicales, 215, 216  
*Penicillus*, 147, 148  
 Penninervia, 231  
 Periciclo, 212  
 Peridermis, 166, 221, 222  
 Perigonio, 196  
 Período florístico, 6  
 Periquecio, 196  
 Peristoma, 196  
*Peronospora hyoscyami* ssp. *tabacina*, 117  
 Pez, 177  
*Phaeophyceae*, 120  
 Phaeothamniophyceae, 118, 119  
*Phaseolus vulgaris*, 168  
 Phyllanthaceae, 220  
*Phyllanthus*, 220  
 Pie, 185, 196  
 Pigmentos, 5, 35, 39, 48, 49, 50  
 -accesorios, 49, 50, 56  
 -antenas, 53  
 -carotenoides, 35  
 -diana, 56  
 -hidrosolubles, 39  
 -fotosintéticos, 48, 49, 51, 53, 56

- vegetales, 5
- verdes, 49
- Pinaceae, 230
- Pinophyta, 222, 230
- Pinus*, 177
- Piridoxina, 106
- Piruvato, 68
- Pirrofitos, 43
- Pisum sativum*, 168, 224
- Plagiochila*, 195
- Plagiochilaceae, 195
- Planación, 206
- Plantae, 107, 110, 111, 112, 129
- Plantas, 1, 2, 3, 6, 9, 13, 14, 16, 17, 18, 30, 31, 35, 38, 41, 42, 43, 47, 54, 61, 67
  - absorción del agua por, 214
  - con flores, 17
  - desarrollo reproductivo de las, 98
  - desarrollo vegetativo de las, 98
  - descendencia de las, 182
  - dicotiledóneas, 212
  - dioicas, 192
  - embriofíticas, 182, 183
  - en roseta, 226
  - espigamiento de las, 226
  - etapas del ciclo vital haplodiplántico de las, 97
  - gimnospermas, 212
  - factores de crecimiento y desarrollo de las, 98
  - floración de las, 226
  - fotoperiódicas, 226
  - herborizadas, 4, 23
  - hidrosolubles, 104
  - liposolubles, 104
  - metabolismo, 217
  - Crassulacean Acidic Metabolism, 69
  - monocotiledóneas, 222
  - prensadas, 16
  - saxícolas, 190
  - secas, 16
  - suculentas, 238
  - súper eficientes, 67
  - superiores, 30, 52
- terrestres, 1, 18, 35, 102, 104, 110, 114, 168, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 207
- no vasculares, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202
- verdes, 129
- xeromorfas, 238
- xilemáticas, 212
- Plasmodesmos, 38, 91, 238
- Plasmólisis, 87
- Plastidios, 35, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47
  - interconvención de los, 47
- Plastidoma, 43
- Plástidos, 42
- Plastoglóbulos, 46
- Plastoma, 43
- Plastorribosomas, 48
- Plastos primarios 42
  - secundarios 43
- Plecténquima, 93
- Plectostela, 208, 209, 212, 221
- Poaceae, 168, 221
- Polygonatum*, 199
- Polaridad, 97
- Polen, 21
- Poliestela, 208, 209
- Polipodiaceae, 220
- Polisacáridos, 129
- Polypodium vulgaris*, 178, 220
- Polysiphonia, 131
- Polytrichaceae, 199
- Polytrichales, 199
- Polytrichum*, 199
- Porphyra, 130
- Potasio, 100
- Potencial de presión, 214
  - gravitacional, 214
  - matricial, 215
  - osmótico, 215
- Pottiaceae, 202
- Pottiales, 202
- Preservación, 20, 22, 23
- Presión hidrostática, 40
  - negativa, 236

- osmótica, 31, 83, 84, 86
- radicular, 236
- Primeras plantas terrestres, 207
- Primordios, 221
- Procambium, 212, 221
- Procesamiento del malato, 68
- Proceso de diferenciación, 163
- Propágulos, 21
- Proplastidios, 35, 44, 45
- Proteínas, 41
- Proteinoplastos, 35
- Protistas, 42, 43
- Protistos, 30
  - fotosintetizadores, 18
- Protonema, 185
- Protoplasma, 32
- Protoplasto, 31, 47
- Protostela, 207, 221
- Protoxilema, 208
- Protozoos, 30, 43, 110
- Psduparénquima, 93
- Pseudomonadales, 67
- Pseudoponio, 198
- Pseutejidos, 93
- Pteridium*, 208
- Pteridología, 2,5
- Punteaduras, 38, 91, 174
- Punto de marchitez permanente, 214
- Pyrenula*, 156
- Rafidios, 41,42
- Raicillas, 184
- Raíz, 207, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219
  - absorción del agua por la, 215
  - caliptra, 211
  - cofia, 211
  - estructura interna de la, 213
  - movimiento del agua en la, 216
  - pilorriza de la, 211
  - presión de la, 236
  - regulación hormonal del desarrollo de la, 218
  - zona adulta de la, 211, 212
  - zona de alargamiento de la, 211.
  - zona de crecimiento de la, 211.
- zona de diferenciación de la, 211.
- zona de multiplicación de la, 211.
- zona pilífera de la, 211
- Ralfsia*, 125
- Ramificación, 92, 93
  - dicotómica, 227
- Rangos superiores, 20
  - sin sufijos, 20
- Ranunculaceae, 213
- Raphidophyceae, 118, 119
- Reacciones metabólicas, 66
  - termoquímicas, 67
- Recuperación, 21
- Reducción, proceso de, 205
- Regeneración de la ribulosa, 63, 64, 65
  - del fosfoenolpiruvato, 68
- Reglas de Nomenclatura Botánica, 18
- Regulación del desarrollo, 101
- Relaciones evolutivas, 13
- Reposo vegetativo, 235
- Reproducción, 21, 44, 45, 131
  - ex situ, 21
  - sexual, 44,45
  - vegetal, 93
- Rescate, 21
- Resinación, 175
- Resinas, 176, 177, 178, 179
- Respiración, 33, 51, 71, 72, 73, 75, 76, 77, 79, 80, 81, 88, 97, 98, 99, 100, 102, 105, 112, 167, 217, 218, 225,
- Retículo endoplasmático, 30, 33, 34, 38
- Rhipocephalus*, 148, 149
- Rhodophytina*, 132
- Rhynia*, 207
- Ribosomas, 17, 40
- Riccardia multifida*, 192, 193
- Ricinos communis*, 168
- Rizidios, 184
- Rizoma, 220
- Rizophoraceae, 210
- Rodophyta, 92, 113, 129, 130,
- Romalina*, 156
- Rosaceae, 220
- Rutaceae, 215
- Sales minerales, 37

- Sargassum*, 128  
*Scenedesmus*, 90, 144, 145  
 Secreción, 174  
 Semillas, 4, 21, 97  
 -inmaduras, 102  
 Senescencia, 98  
*Sensu lato*, 110  
 -strictissimo, 110  
 -stricto, 110  
 Seta hialina, 190, 196  
 Seudoperiánto, 190  
 Sifonostela, 208  
 Sílice, 42  
 Símbiosis, 115  
 Singamia, 182  
 Síntesis de las hexosas primarias, 63  
 Sistema vascular, 212  
 Sistemas radicales, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219  
 -modificaciones de los, 209, 210  
 -tipos de, 209  
 Sistemática vegetal, 4, 5, 13, 14, 15, 16  
*Solanaceae*, 168, 220, 235  
*Solanum tuberosum*, 168, 220, 235  
 Sostén, 207  
*Sphacelaria*, 123  
*Sphagnaceae*, 198  
*Sphagnales*, 198  
*Sphagnum*, 18, 197, 198  
 -*palustre*, 198  
*Spirogyra*, 152, 153  
*Sporochnus*, 125, 126  
*Stytopopodium zonale*, 122  
 Subclase, 20  
 Subdivisión, 20  
 Suberinas, 37  
 Sucesión foliar, 228, 229  
 Suelo, 214  
 -contenido de agua del, 215  
 -potencial de agua del, 215  
 -saturación del, 214  
 Sustancia  
 -de desecho, 39  
 -de reserva, 39  
 -inhibidora del crecimiento, 103  
*Synedra ulna*, 117  
*Synorophyceae*, 119  
 Talo, 90, 91, 122, 123, 124, 125, 126, 213  
 -pluricelulares verdaderos, 91  
 -sifonales polienérgidos, 91  
 Tallo, 207, 219,  
 -ápice caulinar, 221  
 -estructura, 223  
 -haces colaterales del, 231  
 -modificaciones del, 220  
 -morfología externa, 219  
 -partes del, 220  
 -regulación hormonal de crecimiento del, 222  
 Tanques de oxidación, 141  
 Tapiz vegetal, 21  
 Taxa, 19  
 Taxón, 16, 19, 24, 25, 110, 188  
 -grupos por categoría de amenazas del, 188  
 -monofilético, 110  
 -natural, 16, 19, 21  
 Taxonomía 2, 3, 6, 14, 15, 16, 17, 26  
 -moderna, 17  
 -vegetal, 2, 3, 6, 14, 15, 16,  
 Tejidos, 3, 35  
 -colénquima, 169  
 -conductores, 167, 171  
 -cultivo de los, 162  
 -de protección, 163, 164  
 -de sostén, 169  
 -embrionales, 160  
 -espermatógeno, 185  
 -fundamentales, 167, 168  
 -intensidad respiratoria de los, 77  
 -mecánicos, 169, 170  
 -meristemos, 160, 161  
 -parénquimaticos, 37, 167, 168, 169  
 -permanentes, 163  
 -secretores, 174, 175  
 -suberosos, 166  
 -vasculares, 171  
 -vegetales, 158, 160  
 -verdaderos, 93  
 Tlotas estériles, 228  
 -fértils, 228

- Temperatura, 99
- Teoría celular, 4, 5, 28, 29
- cohesión-tensión-traanspiración, 236, 237
  - de la generación espontánea, 29
  - del transporte lateral, 225
  - endosimbiótica, 29
  - estélica, 207
  - evolucionista, 4,5
  - fotoinactivación auxínica, 225
  - telomática, 205, 206
- Termoquímica, 61
- Tiamina, 104
- Tilacoides, 47, 48, 49, 50
- Tonoplasto, 39, 40
- Totipotencia, 97
- Trabajo de campo, 21
- Transpiración, 214, 217, 237, 238, 239, 240
- Transportadores, 53, 57, 75
- de electrones, 56, 57, 61, 75, 76,
- Tráqueas, 172
- Traqueidas, 172, 178
- Trebouxia*, 156
- Trebouxiophyceae, 142
- Trementina, 176
- Trentopholia abietina*, 156
- Tricomas, 165, 166, 179
- glandular peltado, 179
- Triticum aestibun*, 168
- Tropaeolum*, 178
- Tubérculos, 47, 220
- Tubo polínico, 36
- Turbinaria*, 129
- Turgencia, 39,40, 41, 165, 240
- Ubicación taxonómica, 15
- Udotea*, 148, 149
- Uestela, 208
- Ulothrix*, 92, 146, 147
- Ultramicrótramos, 5
- Urna, 196
- Ulva*, 146, 147
- Unión Internacional para la conservación de la naturaleza (UICN), 188
- Urtica*, 179
- Vacuolas, 31, 34, 38, 39, 40, 41
- Valonia*, 150
- Variación natural, 19
- Vasos leñosos, 172, 173
- Vegetación, 21
- Vegetal, 3
- material, 5
  - tapiz, 21
- Vegetales, 36,54, 68, 89, 90, 91, 92, 93
- crecimiento y desarrollo de los, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105,106
  - hormonas, 100
  - organización morfológica de los, 89
  - protofítico, 89
  - regulación del desarrollo, 98
  - transpiración de las hojas, 84
- Venación libres, 230
- pinnada, 231
  - reticulada, 230
- Venenos, 39
- Visitas al campo, 20
- Vitaminas, 104, 105, 106
- A, 104
  - B1, 105
  - B2, 105
  - B3, 105
  - B6, 105
  - C, 105
  - K, 106
- Volonia*, 151
- Volvox*, 91, 143
- Xantofilas, 50
- Xanthophyceae, 113, 118, 119
- Xanthosomas*, 168
- Xilema, 171, 172, 209, 235
- primario, 208, 224
  - secundario, 212, 222, 224
- Yemas, 105, 197, 221, 234, 235,
- axilares, 221
  - crecimiento, 234
- Zhepiranthes ssp*, 221
- Zinc, 101
- Zingiber officinale*, 220
- Zona de abscisión, 240,241
- Zoosporas, 116, 145
- Zygnemales, 153
- Zygnemaphyceae, 152

