

ACADEMIA NACIONAL DE CIENCIAS
CORDOBA (República Argentina)

ISSN 0325-3406

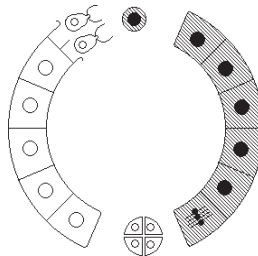


LOS CICLOS BIOLÓGICOS EN EL REINO VEGETAL

Alfredo E. Cocucci y Armando T. Hunziker

Segunda edición aumentada y corregida por

Alfredo E. Cocucci



Córdoba
República Argentina
1994

ACADEMIA NACIONAL DE CIENCIAS

CORDOBA (República Argentina)

Sede: Avda. Vélez Sarsfield 299
Ciudad de Córdoba

Dir. Postal: casilla de correo 36
5000 Córdoba

Comisión Directiva
(1992-1996)

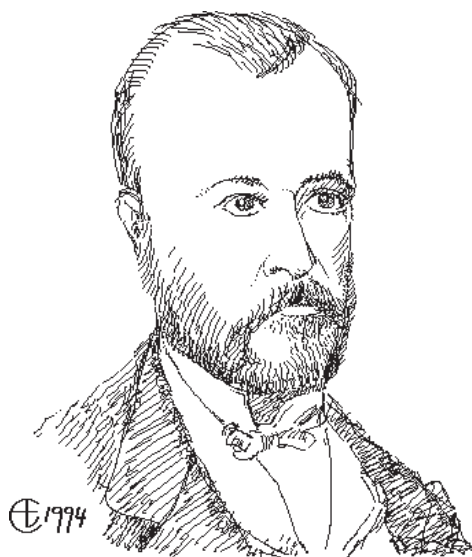
Dr. Alberto Maiztegui
Presidente

Dr. Antonio Blanco
Vicepresidente

Dr. Enrique Bücher
Dr. Alfredo Cocucci
Dr. Victor H. Hamity
Dr. Cristian Sanchez
Dr. Samuel Taleisnik
Dr. Juan Tirao

Comisión de biblioteca y publicaciones

Dr. Mario Hünicken
Dr. Enrique Bücher **Dr. Victor H. Hamity**



Wilhelm Hofmeister
(1824-1877)

**LOS CICLOS BIOLÓGICOS
EN EL
REINO VEGETAL**

CONTENIDO

<i>PRÓLOGO DE LA PRIMERA EDICIÓN</i>	8
<i>PRÓLOGO DE LA SEGUNDA EDICIÓN</i>	9
I. INTRODUCCIÓN	10
1. Reproducción sexual	10
2. Reproducción asexual	10
II. CICLOS BIOLÓGICOS: FASES NUCLEARES Y GENERACIONES	11
1. Los cromosomas y los ciclos biológicos	12
2. El concepto de generación en los ciclos biológicos	13
3. Ciclos con una generación única (Haplobiontes)	15
4. Ciclos con dos generaciones (Diplobiontes)	16
5. Ciclos con tres generaciones (Triplobiontes)	17
6. Los ciclos biológicos de los vegetales asexuados	18
III. LOS PROCESOS DE MORFOGÉNESIS Y LA ALTERNACIÓN DE GENERACIONES	19
IV. NOCIONES SOBRE LA DETERMINACIÓN DEL SEXO Y SUS MECANISMOS	20
V. EJEMPLOS SELECTOS DE CICLOS BIOLÓGICOS SEXUADOS E DIEZ DIVISIONES DEL REINO VEGETAL	21
VI. CONSIDERACIONES FINALES	64
1. Sobre las flores de Angiospermas y la sexualidad	64
2. Sobre el origen de las generaciones y las teorías homóloga y antitética	65
3. Epítome sobre la reproducción en Angiospermas	66
4. Los ciclos biológicos en el contexto de la evolución orgánica	67
5. Distribución de ciclos y taxones	72
VII. BIBLIOGRAFÍA	74
VIII. GLOSARIO	82
IX. INDICE DE NOMBRES LATINOS	88

PRÓLOGO DE LA PRIMERA EDICIÓN

El tema que presentamos seguidamente nos ha preocupado desde hace muchos años. Ya en 1949, uno de nosotros expresó en forma sumaria algunos conceptos, en una disertación que pronunciara en la Universidad Nacional de La Plata, a raíz de integrar una delegación de profesores cordobeses que, por entonces, visitara, en forma oficial, dicha Universidad. Durante el lapso transcurrido, fueron muchas las oportunidades en que discurremos sobre su esencia, aclarando conceptos, uniformando terminología y ampliando su alcance a todo el Reino Vegetal. Sin descartar imperfecciones, suponemos, sin embargo, que en su estado actual, puede ser útil darlo a conocer en forma escrita.

El objetivo que nos guía es brindar una actualización sobre este asunto que, no obstante su gran importancia general, tanto desde el punto de vista científico como didáctico, en la literatura pertinente está desperdigado, o tratado en forma indirecta o tangencial, o hasta contradictoria, no sólo en cuanto concierne a la glosología, sino también en el aspecto conceptual.

PRÓLOGO DE LA SEGUNDA EDICIÓN

La edición original de este opúsculo vió la luz en 1976; la misma se agotó rápidamente, luego se hicieron varias reimpresiones que también se agotaron.

Después de los 18 años transcurridos su contenido no ha perdido vigencia; no obstante, antes de promover una nueva reimpresión, he decidido efectuar una nueva edición, con el objeto de ampliar algunos capítulos, introducir algunas aclaraciones convenientes para una mejor comprensión, y sobre todo, actualizar la nomenclatura referida a la terminología de las generaciones, para lo cual se ha seguido el criterio propuesto por Battaglia (1990).

Las ilustraciones son totalmente nuevas; las mismas fueron efectuadas con el auxilio de un ordenador (PC) provisto de una mesa digitalizadora. El criterio de los diseños esquemáticos es el mismo de la edición original, pero se ha mejorado su estilo y se ha perfeccionado su diagramación siguiendo los dictados de la experiencia recogida.

*Alfredo Elio Cocucci
Córdoba diciembre, 1994.*

I. INTRODUCCIÓN

Todos los seres vivos se reproducen, esto es, engendran en algún momento otros seres semejantes a ellos. El círculo imaginario que traza un organismo, a lo largo de su itinerario vital, desde las estructuras reproductivas con que se inicia hasta el momento en que alcanza su propia madurez para formar nuevas estructuras reproductivas semejantes a las primeras, se denomina **ciclo biológico** o **ciclo vital**.

Si bien hay especies con un mecanismo reproductivo único, muchas otras exhiben, en su ciclo vital, varios de ellos, a pesar de que baste con uno para la conservación de la especie.

En las plantas, los sistemas reproductivos pueden ser de naturaleza sexual o asexual. En cualquiera de los 2 casos, llega un momento en que las células vegetativas-integrantes del cuerpo vegetal-, forman células o estructuras complejas que realizan el fenómeno reproductivo, y que, por ello, son designadas “estructuras reproductivas”.

1. Reproducción sexual

Ocurre mediante el concurso sexual, es decir la fusión de gametos contrasexuados (singamia), que da origen a un cigoto. Con todas sus consecuencias evolutivas, este sistema permite la recombinación de los genes, de modo que los descendientes son genéticamente distintos a sus progenitores. La sexualidad implica que las células vegetativas, nacidas todas de procesos de mitosis, dan origen a células gaméticas; para que ello ocurra, es imprescindible que en algún momento del ciclo se produzca meiosis, de forma que se equilibre la duplicación cromosómica operada durante la singamia original.

2. Reproducción asexual

En este caso la planta da descendencia sin que medien fenómenos sexuales; hay 3 variantes al respecto: esporulación, apomixis y multiplicación vegetativa.

Esporulación.- Se forman esporas, esto es células reproductivas especiales, provistas por lo general de una pared muy resistente. Conforme al origen de las esporas, hay 2 tipos de esporulación. Si aquéllas son el resultado de un proceso meiótico, la descendencia tiene la mitad de los cromosomas que lleva el individuo esporulante; se habla entonces de **esporulación heterofásica**, para contraponerla a la llamada **esporulación homofásica**, donde el número de cromosomas permanece invariable. En este último caso hay 2 posibilidades adicionales, que se tratarán más adelante; se refieren a que las esporas intervinientes den origen a individuos semejantes a los que las engendraron (fenómeno equivalente, en sus resultados, al de la multiplicación vegetativa), o a individuos diferentes, tanto por su forma como por su mecanismo reproductivo (ver homogénesis).

Apomixis.- En sentido estricto, este término se aplica al fenómeno por el cual se forma un embrión, sin que medien procesos sexuales. Cuando el embrión nace de un gameto femenino virgen, el fenómeno apomíctico se denomina **partenogénesis**, para diferenciarlo de la **apogamia**, en donde la célula interviniente es vegetativa. Los embriones así formados poseerán dotaciones cromosómicas idénticas a las células que los originan; en consecuencia, podrán llevar el número zigótico (apomixis no reducida) o el gamético (apomixis reducida). Para mayores detalles véase la figura 48 y su explicación.

Multiplicación vegetativa.- Así se denomina el proceso que caracteriza a muchos vegetales que dan descendencia desprendiendo alguna pequeña parte de su cuerpo (en forma de bulbillos, o propágulos, etc.), la cual crece, hasta adquirir el tamaño y forma de un individuo idéntico al que se reproduce. Como el número cromosómico se mantiene invariable, las sucesivas series de descendientes serán idénticas en su genotipo, y si las características ambientales no varían, también el fenotipo se mantendrá constante.

II. CICLOS BIOLÓGICOS: FASES NUCLEARES Y GENERACIONES

Apenas iniciada la segunda mitad del siglo pasado, Hofmeister (1851) pudo demostrar que algunos vegetales tienen ciclos biológicos muy curiosos; en efecto: individuos sexuados dan descendencia de individuos asexuados que, a su vez, engendran nuevamente seres sexuados. Este descubrimiento de la alternación de generaciones, iluminó el panorama de la biología y evolución vegetales; al poner en

evidencia que en un mismo ciclo biológico existen individuos sexuados y asexuados -cada uno con sus estructuras reproductivas propias-, Hofmeister sentó las bases para interpretar los ciclos biológicos de todos los grupos de plantas. Más tarde, al descubrirse los cromosomas, los procesos de mitosis y meiosis, y comprenderse la esencia del fenómeno singámico, el horizonte quedó definitivamente esclarecido.

1. Los cromosomas y los ciclos biológicos

Fases nucleares.- Al tratar los sistemas reproductivos, se hizo hincapié en la importancia que tiene el número de cromosomas de la descendencia, respecto al que tiene el individuo que se reproduce. Cuando hay sexualidad, todo ciclo biológico presenta una manifiesta alternancia de 2 etapas, caracterizadas por el número cromosómico de las células componentes; tales etapas o períodos del ciclo vital de un organismo son conocidas como fases nucleares. Aquella fase cuyo número de cromosomas es el mismo que llevan las células gaméticas, es denominada haplofase

o fase haploide, en tanto que se habla de diplofase o fase diploide, cuando el número de cromosomas coincide con el que lleva el cigoto. Adviértase que cualquiera de las 2 fases comprende tanto células vegetativas como reproductivas.

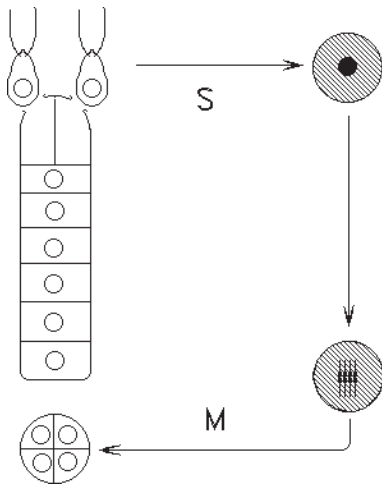


Fig. 1.- Esquema de un supuesto organismo haplonte.

Organismos haplontes, diplontes y haplodiplontes.- Los hitos que en un ciclo vital delimitan las fases nucleares son la meiosis y la singamia. Hay vegetales (Fig. 1) donde ambos procesos están muy próximos: ocurrida la singamia y formados los cigotos, estos sufren meiosis de inmediato, produciendo esporas haploides que, por sucesivas mitosis, dan origen a sendos cuerpos vegetativos haploides; esta fase dominante termina al aparecer los gametos, que cierran el ciclo

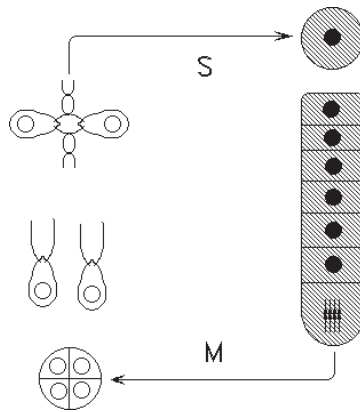


Fig. 2.- Esquema de un supuesto organismo diplonte.

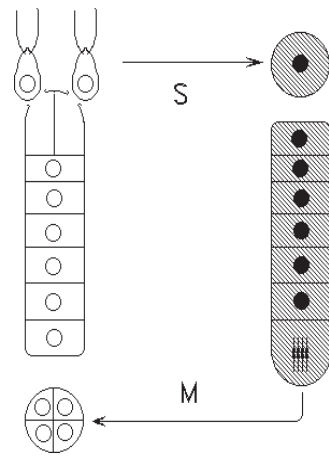


Fig. 3.- Esquema de un supuesto organismo haplodiplonte.

engendrando otra vez cigotos. El dominio de la haplofase sobre la diplofase, reducida a la célula cigótica, caracteriza a estos ciclos biológicos; por ello los organismos que los presentan se denominan **haplontes** (Fig.1), estando la diplofase reducida únicamente a una célula: el cigoto. La figura 2 alude, en cambio, al ciclo de un vegetal **diplonte**; formado el cigoto, este no es asiento de procesos de meiosis, sino de mitosis, que se repiten muchas veces en las células hijas; el cuerpo vegetativo resultante es, por ende, diploide, y, en su momento, diferencia gametos por meiosis, que completan el ciclo, al fusionarse. El dominio de la diplofase es absoluto, pues la haplofase está representada sólo por los gametos. Entre ambos extremos se ubican los ciclos de los **haplodiplontes** (Fig. 3); en estos organismos, la meiosis y la singamia se hallan bien separadas por fases más o menos largas; o sea que éstas no están representadas por sendas células únicas, como se vio para los haplontes y diplontes.

2. El concepto de generación en los ciclos biológico

Definición de generación.- Hasta ahora, los ciclos analizados de los haplontes y los diplontes tienen en común una peculiaridad: en ambos, la fase que no es dominante, está representada solamente por células de naturaleza reproductiva, y carece de células vegetativas¹; en cambio, en los haplodiplontes, ambas fases

¹Como se verá al tratar los diplobiontes, hay también vegetales haplontes y diplontes que presentan, en una única fase nuclear, 2 generaciones

presentan sendos conjuntos de células vegetativas. Pues bien: a tales conjuntos de células vegetativas, nacidas por sucesivas mitosis a partir de una determinada célula reproductiva (espora, o cigoto, o estructuras equivalentes como las yemas adventicias, los propágulos, etc.), se aplica el nombre de **generación**². En muchos casos, por ejemplo en todas las plantas superiores, las generaciones están representadas por individuos pluricelulares; pero cuando se trata de organismos unicelulares, se entiende por generación a todo el conjunto de células libres nacidas, por mitosis sucesivas, a partir de una misma célula reproductiva (Fig. 11). Los organismos de estructura cenocítica son considerados pluricelulares, a diferencia de algunos autores que los consideran unicelulares multinucleados. Existen algunos organismos primitivos donde la aplicación del concepto de generación, según se lo ha definido, merece algunas consideraciones especiales. Se trata de los organismos denominados holocárpicos, representados por algunas especies de Hongos; allí la totalidad de las células que forman el cuerpo vegetativo se convertirán en células reproductivas, sin dejar ningún remanente que conserve aquellas características. En tales casos la generación se identifica con el periodo de desarrollo iniciado a partir de una determinada célula germinativa hasta el momento previo a la diferenciación de las estructuras reproductivas (Fig. 16:1,3,4).

Esporófito y gametófito.- Cuando la generación madura, forma, a su vez, sus propias estructuras reproductivas³; éstas son, precisamente, las que rigen el nombre de las 2 generaciones más comunes en el Reino Vegetal. Si por su naturaleza asexual las estructuras reproductivas son esporos, la generación es llamada **esporófito**; en cambio, si forma gametos se la denomina **gametófito**. En la mayoría de las especies vegetales los gametófitos producen únicamente gametos, pero hay algunas donde, además de gametos, pueden formar esporas como un recurso reproductivo adicional (Figs. 15 y 26); ésta es una gran diferencia con la generación esporofítica, que nunca puede formar estructuras reproductivas de naturaleza sexual.

Sexualidad y esporidad.- Se entiende por **sexualidad** de un organismo a la condición según la cual puede ser distinguido por las células gaméticas que produce. Así se diferencian a los **andrófitos** o gametófitos masculinos por que producen

²En biología, este término **generación** tiene 2 acepciones; la que aquí se sigue es de naturaleza puramente morfológica, y es bien diferente a la que le cabe en genética, donde se aplica al conjunto de individuos de una población que descienden directamente de un antecesor común (Cfr. Rieger et al. 1968: 179).

³Las estructuras reproductivas faltan únicamente en el caso del **xenófito** de Angiospermas (ver pág. 20). De todos modos, importa señalar que los elementos reproductivos quedan excluidos del concepto de **generación**.

gametos masculinos (espermacios, espermios o anterozoides); a los **ginófitos** o sea a los gametófitos femeninos por que producen gametos femeninos (oosfera); y finalmente, distinguimos a los **androginófitos** o sea a los gametófitos hermafroditas, capaces de producir gametos masculinos y femeninos sobre un mismo individuo. Los 2 primeros casos son exponente de la condición de sexos separados que caracteriza a los individuos unisexuales, mientras que el tercer caso es representativo de la condición bisexual que caracteriza a los individuos hermafroditas.

La **esporidad** es la condición de un organismo según la cual se lo puede distinguir por el tipo de esporas que produce. Esto es, si produce un solo tipo de esporas se habla de esporidad isospórica o simplemente **isosporia**, pero si produce 2 tipos diferentes se habla de **heterosporia** u organismos heterospóricos. En los haplodiplontes que poseen esporófitos isospóricos sus esporas producirán gametófitos hermafroditas; en cambio, cuando poseen esporófitos heterospóricos se producirán 2 tipos diferentes de esporas, a saber: las **andrósporas** y las **ginósporas**, las mismas producirán respectivamente **andrófitos** y **ginófitos**. Cuando un mismo individuo produce los 2 tipos de esporas se trata de un **androginosporófito**. Pero cuando las diferentes esporas son producidas en sendos individuos hay 2 esporófitos diferentes, uno, el **androsporófito**, producirá andrúsporas, y el otro, el **ginosporófito** producirá ginósporas.

La heterosporia es un fenómeno que ha surgido repetidamente en el curso de la evolución, en diversas divisiones del Reino Vegetal. Todos los Traqueófitos vivientes, excepto Filicales, Equisetales y Lycopodiales, son heterospóricos.

Los términos andrúsporas y ginósporas corresponden respectivamente a los micrúsporas y megásporas muy difundidos en la literatura corriente en el ámbito de los Traqueófitos; es preferible sin embargo, el empleo de los primeros en lugar de los segundos, puesto que ellos aluden al tipo de gametófito que originarán, esto es: las andrúsporas originarán andrúfitos y las ginósporas darán lugar a ginófitos. Los vocablos micrúspora y megáspora aluden al tamaño relativo de las mismas, lo cual no siempre se corresponde con el tipo de gametófito que producen.

3. Ciclos con una generación única (Haplobiontes)

Si volvemos al caso recién aludido de haplontes y diplontes (Fig. 1 y 2), es evidente que en los ciclos respectivos hay una generación única, que coincide sea con la haplofase, sea con la diplofase. Evidentemente, en tales ciclos, no hay alternancia de generaciones, y sólo se cumple la alternación de fases nucleares; Svedelius (1927) designó a los vegetales con tales características como **haplobiontes**. La única generación que presentan es el gametófito.

4. Ciclos con dos generaciones (Diplobiontes)

En cambio, hay vegetales en cuyo ciclo siempre se verifica la alternancia de 2 generaciones independientes. Son los llamados **diplobiontes**. El caso de los haplodiplontes (Fig. 3), como se explicó antes, es bien claro a este respecto, pues la haplofase coincide con la generación gametofítica, mientras que la diplofase lo hace con la esporofítica. Pero hay diplobiontes que presentan sus 2 generaciones dentro de una misma fase nuclear, que puede ser la haplofase o la diplofase, según se explica seguidamente.

Diplobiontes con dos generaciones en la haplofase.- La figura 4 representa un organismo vegetal cuyo ciclo biológico se inicia con las esporas haploides; éstas, por sucesivas mitosis, originan un conjunto de células vegetativas que, al madurar, se reproduce mediante esporas igualmente haploides. Se trata, pues, de un esporófito. En su momento, dichas esporas germinan, y el resultado de los procesos de mitosis que allí tienen asiento, es otra generación de células vegetativas. Como que éstas originan gametos, se trata de un gametófito; al producirse la singamia con el consiguiente cigoto diploide, ocurre de inmediato un proceso meiótico, de resultas del cual vuelven a aparecer las esporas haploides, completándose el ciclo. Hay, pues, en el mismo, 2 generaciones (una esporofítica, y otra gametofítica), que alternan dentro de la haplofase; la diplofase está reducida apenas al cigoto.

Diplobiontes con dos generaciones en la diplofase.- Si ahora se analiza la figura 5, se advertirá que se trata de un caso opuesto al anterior, pues es dentro de la diplofase que se produce la alternancia de generaciones, esporofítica una y gametofítica la otra, pero ambas diploides.

Alternación homóloga y alternación antitética.- No hay dudas que es bien diferente el ciclo diplobióntico de un haplodiplonte (Fig. 3), respecto de los ciclos diplobiónticos de un haplonte (Fig. 4) o de un diplonte (Fig. 5), recién analizados. Por ello, se habla de alternación antitética de generaciones (o simplemente de antigénesis) en el primer caso (donde dicha alternación ocurre en sendas fases nucleares), y de alternación homóloga de generaciones (o simplemente homogénesis) en el segundo, donde la alternación se produce en una misma fase nuclear.

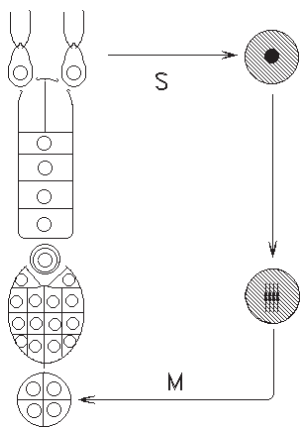


Fig. 4.- Esquema de un supuesto diplobionte haplontico.

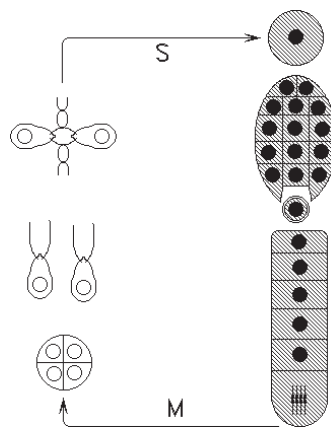


Fig. 5.- Esquema de un supuesto diplobionte diplontico.

5. Ciclos con tres generaciones (Triplobiontes)

No estaría completa esta sinopsis si no se aludiera a los ciclos de vegetales con 3 generaciones. Al respecto existen 2 tipos de ciclos, a saber:

1º) Los ciclos haplodiplontes con homogénesis, donde 2 generaciones se ubican en una fase nuclear, y la tercera en la otra fase. Se trata de una combinación de antígenesis con homogénesis, de modo que esta última puede aparecer tanto en la haplofase como en la diplofase (Fig. 6).

2º) Ciclos trifásicos de las Angiospermas. En la mayoría de las Angiospermas ocurre un fenómeno muy particular: sus ciclos biológicos presentan la alternación de 3 fases nucleares, 2 de ellas (haplofase y diplofase) comunes con el resto de los vegetales, la tercera (triplofase) totalmente novedosa. Mientras las 2 primeras configuran un caso de alter-

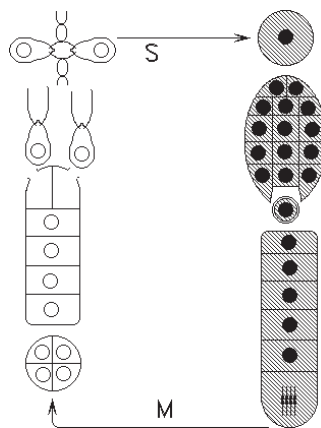


Fig. 6.- Esquema de un supuesto haplodiplonte con alternación homóloga en la diplofase.

nancia antitética, por su correspondencia con el gametófito y el esporófito, la triplofase aparece en relación con el llamado **xenófito**, es decir con el endosperma seminal. Esta última generación es muy particular pues carece de estructuras reproductivas y, por eso, se la interpreta como una generación auxiliar (para más detalles, véase Cocucci, 1969).

6. Los ciclos biológicos de los vegetales asexuados

Es bien sabido que, en numerosos vegetales, el proceso sexual no se cumple por razones diversas (barreras genéticas, adaptación al parasitismo, etc.). La conservación del organismo queda asegurada, en tales casos, por mecanismos reproductivos asexuales, como bulbillos, o propágulos, o esporos especiales, o partenogénesis no reducida, etc. Ello significa que se han interrumpido tanto la alternación de fases nucleares como la de generaciones; la consecuencia más importante, por otro lado, es la desaparición del intercambio de genes, razón por la cual el comportamiento evolutivo de tales plantas es muy diferente al de aquellas donde hay sexualidad.

Estos ciclos biológicos son particularmente comunes entre los Deuteromicetes; a algunos se les conoce la generación sexuada, pero en muchos otros pareciera que ésta desapareció para siempre, debido a adaptaciones extremas en relación con el parasitismo.

Entre las plantas superiores, hay muchas que adolecen de irregularidades graves en la meiosis; por lo tanto, siendo incapaces de formar esporos viables, quedan suprimidas las generaciones gametofíticas, y sólo se perpetúan los esporófitos por vía asexual (bulbillos, o propágulos, o estolones, o embriones adventicios, etc.).

III. LOS PROCESOS DE MORFOGÉNESIS Y LA ALTERNACIÓN DE GENERACIONES

La morfogénesis de una generación, es decir el conjunto de fenómenos relativos a la plasmación de su forma, en una palabra, la realización del fenotipo, está íntimamente ligada a su genoma. En un principio (Svedelius, 1927) se pensó que la dotación cromosómica (haploide o diploide) era el factor más importante en el proceso morfogenético conducente a la diferenciación de un gametófito o de un esporófito. A primera vista, todo parecía concordar perfectamente en los ciclos biológicos sin alternación de generaciones, o en el caso de los haplodiplontes con alternación antitética de generaciones. Pero dicha explicación falla en los casos de homogénesis, donde aparecen diferentes células germinales que, no obstante poseer idéntico genoma, originan en un caso esporófitos, en otro gametófitos (Figs. 4, 5).

Evidencias experimentales recientes (Wetmore et al., 1963), han puesto de relieve que el número haploide o diploide de cromosomas tiene un papel secundario en el proceso morfogenético, y que el medio en el cual las células germinales se diferencian, es decisivo respecto a su comportamiento futuro. Es decir, que el medio, condicionado por la interacción celular y los factores físicos externos, determina una transcripción diferencial de parte del genoma de una especie; éste posee básicamente todas las potencialidades génicas, no importa cuántas veces se repita el complemento haploide, y siempre que se mantenga el balance génico, la diferenciación en uno u otro sentido está determinada por la expresión de sólo una parte del genoma. Los factores del medio que actúan en el momento de la diferenciación de una célula, sobre su desarrollo ulterior, son los que determinan cuál será la porción del genoma que deberá expresarse. La "lectura" de la información genética contenida en el genoma se inicia en un punto preciso, que varía según las condiciones multifactoriales del medio. Una vez desencadenado el proceso, éste toma una dirección determinada, que conduce a la diferenciación en gametófito, o en esporófito.

Pruebas en este sentido son aportadas por la obtención *in vitro* de esporófitos haploides o triploides, a partir de polen (Guha a. Maheshwari, 1964; Bourgin et Nitsch, 1967; Nitsch, 1969, 1970; Sharp et al., 1971), o de endosperma en Angiospermas, o el logro de protalos diploides en Helechos, a partir de trozos de frondas del esporófito; o, a la inversa, la obtención de esporófitos haploides, a partir de protalos, variando únicamente los nutrientes, y proporcionando iluminación de una determinada longitud de onda (Wetmore et al., 1963).

IV. NOCIONES SOBRE LA DETERMINACIÓN DEL SEXO Y SUS MECANISMOS

Los mecanismos que conducen a la diferenciación sexual son muy variados, pudiendo actuar en distintas etapas del ciclo biológico. Debe tenerse muy en cuenta que las más diversas expresiones de sexualidad, ocultan a veces mecanismos de diferenciación sexual muy semejantes; por el contrario, tipos sexuales fenotípicamente similares, pueden provenir de mecanismos muy diferentes.

Hasta ahora se conocen (Hartmann, 1943, 1956; Hammerling & Hartmann, 1954; Bacci, 1965) 2 mecanismos para la determinación del sexo, en los seres vivos, a saber:

1°) *La determinación genotípica o hereditaria*, ocurre en individuos unisexuales; ambos sexos poseen en su genotipo un número variable de cromosomas (autosomas) comunes, pero, además, tienen sus respectivos cromosomas sexuales; éstos son, por supuesto, distintos para uno y otro sexo, y de su interacción con los autosomas resultan los fenotipos sexuales. Aparece en un número comparativamente pequeño de organismos; por ejemplo, en animales, caracteriza a Nematodos, Insectos, algunos otros Artrópodos y los Vertebrados superiores, mientras que, entre los vegetales, es mucho más rara todavía: solamente en unas pocas Angiospermas, y en algunos Briófitos, se habían observado cromosomas sexuales que responderían a algunas variantes del sistema XY.

2°) *La diferenciación sexual fenotípica o no hereditaria* es característica de todas las plantas y animales hermafroditas, como de numerosos organismos unisexuales. Cada uno de sus semejantes posee igual genotipo, manifestándose sexualmente de diversa manera según actúen sobre ellos los factores ambientales o bien los del medio interno surgidos en el curso del desarrollo. La calificación de fenotípica o no hereditaria, para este tipo de diferenciación sexual, no es completamente adecuada, desde que también reconoce un origen génico.

V. EJEMPLOS SELECTOS DE CICLOS BIOLÓGICOS SEXUADOS

EN NUEVE DIVISIONES DEL REINO VEGETAL

En este capítulo se detallan los ciclos biológicos de 41 organismos sexuales, seleccionados especialmente en 9 divisiones del Reino Vegetal, e interpretados de acuerdo con los conceptos antes expuestos. Huelga aclarar que en la selección aludida se trató de reunir una muestra de todos los tipos conocidos de ciclos en vegetales, en forma de configurar un panorama representativo sobre su variada tipología. Cada uno es acompañado por un diagrama, en el cual, las células o tejidos haplofásicos se han delineado con trazo delgado y fondo blanco, reservándose el fondo rayado para la diplofase. Los núcleos diploides en general se han representado en negro pleno, sin embargo en el caso de los hongos se ha empleado la misma simbología para distinguir los núcleos plus de los minus, ambos de naturaleza haploide (Fig. 14, 15, 18, 19, 20, 22, 25, 26, 27, 28, 29). Las letras S y M, por otro lado, indican respectivamente **sigamia** y **meiosis**. En el caso de los Hongos donde hay cariogamia diferida, la **plasmogamia** y la **cariogamia** son señaladas mediante las letras P y C. Por fin, en las descripciones de cada ciclo biológico se insertan números entre paréntesis, que también aparecen en la figura respectiva, a fin de facilitar su comprensión.

Una advertencia final: tales esquemas han sido concebidos sobre la base de una simplificación extrema de las estructuras pertinentes, por obvias razones de naturaleza didáctica; por otro lado, con el objeto de llamar la atención sobre detalles de especial interés, se acudió al arbitrio de exagerar el tamaño de muchas estructuras reproductivas, a la par que otras, de naturaleza vegetativa, fueron achicadas. Este proceso de simplificación y la falta de escala llevan, a menudo, a una suerte de representación caricaturesca de los organismos tratados. En consecuencia, el lector debe tener bien presente lo antedicho para evitar problemas de interpretación. Tampoco debe olvidarse que si un esquema bien logrado supera con holgura a páginas de texto, nunca puede suplantar al análisis del material vivo que, sin dudas, es el recurso insustituible para dar respuesta a cualquier interrogante.

El glosario inserto al final servirá, así se espera, para despejar dudas sobre el alcance y significación de los términos empleados.

1. MYXOMYCOTA

Stemonitis sp.⁴ (*Stemonitales*) (Fig. 7)

Antes de la germinación, en las esporas diploides (3) ocurre meiosis, formándose mixamebas haploides (7), que eventualmente pueden metamorfosearse en células biflageladas (9); tanto unas como otras son capaces de dividirse por mitosis, de modo que aparecen sendas generaciones de mixamebas o de individuos flagelados. Las mixamebas pueden pasar períodos de reposo en circunstancias adversas, en

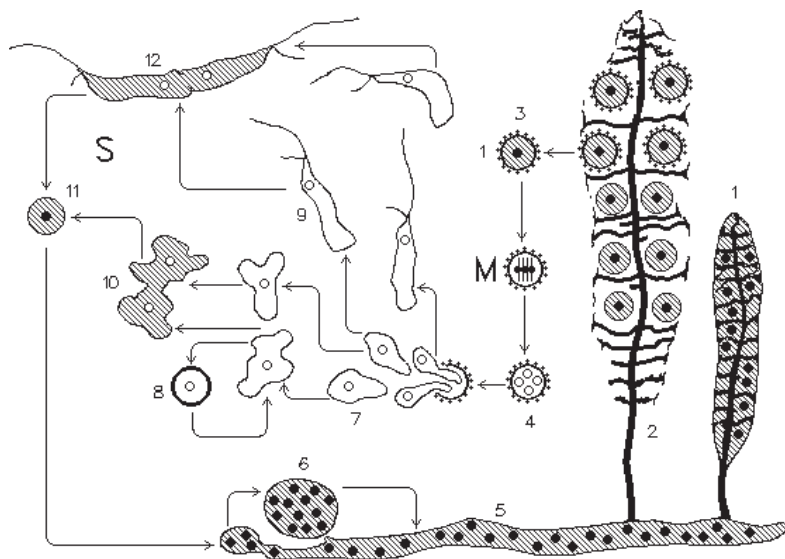


Fig. 7.- *Stemonitis* sp. (*Myxomycota*, *Stemonitales*).

forma

de microcistos provistos de una pared resistente. Ambos tipos de células, con o sin flagelos, pueden experimentar singamia (10, 12), de lo que resulta un mixamebozigoto (11), el cual, por cariocinesis mitóticas sucesivas, engendra un plasmodio (5); por fin,

⁴Basado en Aldrich a. Mims. 1970.

sobre éste aparecen esporangios (1), que contienen esporas diploides. Queda cerrado así el ciclo biológico, que responde a las características de un haplodiplonte con alternación de generaciones antitética. El plasmodio puede además multiplicarse vegetativamente mediante la formación de esclerocios o macrocistos (6).

Haplofase: generación de individuos flagelados o de mixamebas + gametos.

Diplofase: plasmodio esporofítico + mixamebozigoto + esporas diploides + esclerocio.

***Plasmodiophora brassicae* Woron⁵**
(*Plasmodiophorales*) (Fig. 8)

Las zoósporas biflageladas haploides (1), nadan en el agua del suelo, hasta tomar contacto con un pelo radical, al que penetran, perforando su pared. En su interior pierden los flagelos, y experimentan sucesivas cariocinesis mitóticas que resultan en la formación de un plasmodio (2). Cuando éste alcanza su madurez, se

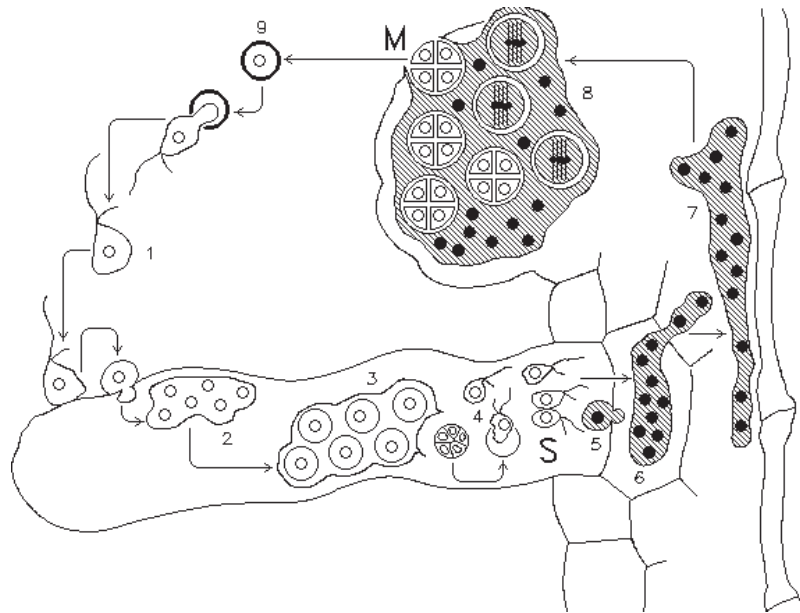


Fig. 8.- *Plasmodiophora brassicae* (Myxomycota, Plasmodiophorales).

⁵Basado en Karling, 1942.

produce la citocinesis, a consecuencia de la cual aparecen numerosas células de la pared gruesa (3) (gametangios) que, más tarde, siempre dentro del mismo pelo radical, germinan. El resultado de este proceso son pequeños gametos biflagelados (4), entre los que ocurre singamia; aparecen entonces cigotos ameboidales (5) que pasan a establecerse en células corticales. Allí experimentan sucesivas cariocinesis mitóticas, que engendran sendos plasmodios diploides (6); éstos migran primero a la zona floemática (7), pero más tarde retornan a la corteza, donde, por meiosis, dan aplanósporas haploides (8, 9) contenidas en el interior de grandes tumores del hospedante, que, al abrirse, liberan a aquéllas en el suelo. Allí las aplanósporas germinan, cuando hay agua suficiente, originando zoósporas biflageladas (1) que cierran el ciclo biológico. Se habrá advertido que éste corresponde a un haplodiplonte con alternación de generaciones antitética.

Haplofase: plasmodio haploide (gametófito) + gametos + aplanósporas + zoósporas.

Diplofase: plasmodio diploide (esporófito) + cigoto.

2. CHYSOPHYTA

Botrydium sp.

(*Heterosiphonales*) (Fig. 9)

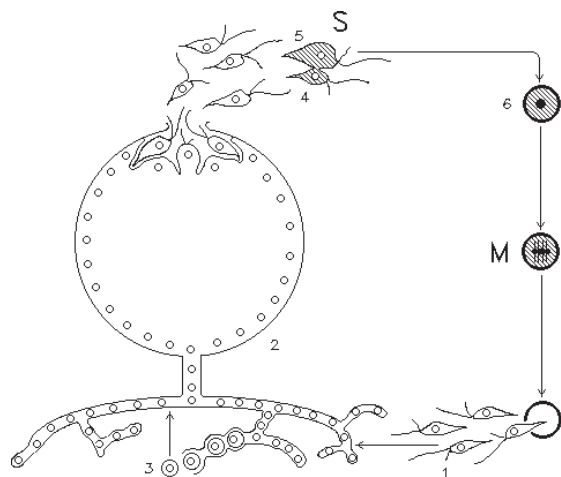


Fig. 9.- *Botrydium sp.* (*Chrysophyta, Heterosiphonales*).

Zoósporas biflageladas (1) mediante una serie ininterrumpida de cariocinesis mitóticas, producen el cuerpo vegetativo cenocítico, globoso y con rizoides, de la generación gametofítica (2). En dichos rizoides pueden diferenciarse aplanósporas (3), capaces de multiplicar vegetativamente la misma generación.

Por otro lado, en la parte globosa del cenocito pueden aparecer (4 y 5) gametos biflagelados (ansiógametos) que, por singamia, forman una cigóspora (6). Esta cigóspora

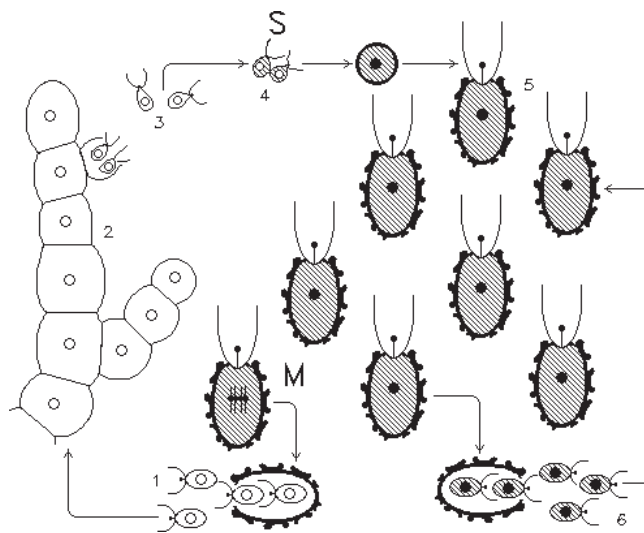
por meiosis, da, por fin, zoósporas biflageladas haploides (1) que completan el ciclo biológico. Se trata, pues, de un organismo haplonte, de naturaleza haplobióntica, pues carece de alternación de generaciones.

Haplofase: gametófito + gametos biflagelados + zoósporas biflageladas + aplanósporas.

Diplofase: zigóspora.

*Syracosphaera sp.*⁶
(*Chrysomonadales*) (Fig. 10)

Al germinar cada zoóspora (1) es generado el cuerpo vegetativo haploide del gametófito (2). Sobre éste se diferencian gametangios uniloculares productores de isogametos biflagelados (3); ocurrida entre éstos la correspondiente singamia, aparece un cigoto (4). Tal cigoto, por sucesivas mitosis, engendra un esporófito de numerosos individuos unicelulares libres y biflagelados (5) los cuales se reproducirán asexualmente de 2 maneras: por esporulación homofásica -mediante zoósporas diploides (6) que perpetúan la misma generación-, y por esporulación heterofásica,



al sufrir meiosis y formar zoósporas haploides. Con este último proceso el ciclo biológico termina, siendo evidente su naturaleza diplobióntica, haplodiplóntica y antitética.

Haplofase: talo filamentososo de la generación gametofítica + gametos + zoósporas haploides.

Diplofase: generación esporofítica compuesta por nu-

Fig. 10.- *Syracosphaera sp.* (*Chrysophyta*, *Chrysomonadales*)

⁶Basado en Ettl et al., 1967.

merosos individuos unicelulares libres + zoósporas diploides + cigoto.

Pennales (fig. 11)

Una vez que la auxóspora (1) completa su desarrollo y aparece un nuevo frústulo, la célula inicia una serie prolongada de mitosis, cuyo resultado es la generación diploide integrada por numerosas células libres (2). Como se sabe, un buen número de éstas va reduciendo progresivamente su tamaño, debido a que las células hijas heredan una sola tecla del frústulo original y siempre regeneran la tecla interna; o sea que la hipoteca original pasa a ser epiteca, con la consiguiente reducción del correspondiente individuo. Llega un momento en que las células más

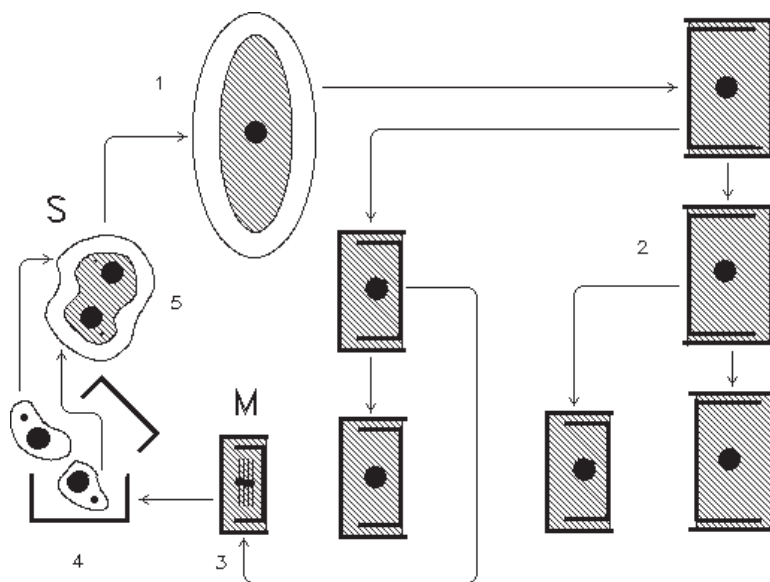


Fig. 11.- *Especie de Diatomeas del orden Pennales (Chrysophyta).*
pequeñas (3) de esta generación suelen

dividirse por meiosis, formando 2 células haploides (4), cada una con 2 núcleos: uno normal, y otro abortivo. Tales células abandonan el frústulo, y funcionando como gametos, por singamia, engendran cigotos (5); éstos (1) se rodean de una pared mucilaginosa y elástica (auxóspora), que les permite crecer hasta readquirir el tamaño mayor de los individuos de la especie. El ciclo biológico así completado responde a las características de un diplonte haplobióntico.

Haplofase: gametos.

Diplofase: generación diploide de individuos unicelulares + auxóspora o cigoto.

3. EUMYCOTA

*Rhizophidium sp.*⁷

(*Mastigomycotina-Chytridiomycetes, Chytridiales*) (Fig. 12)

Estos hongos parasitan a varias especies de *Spirogyra* (Chlorophyta); sus zoósporas uniflageladas (1) atraviesan las paredes de dichas algas, desarrollando

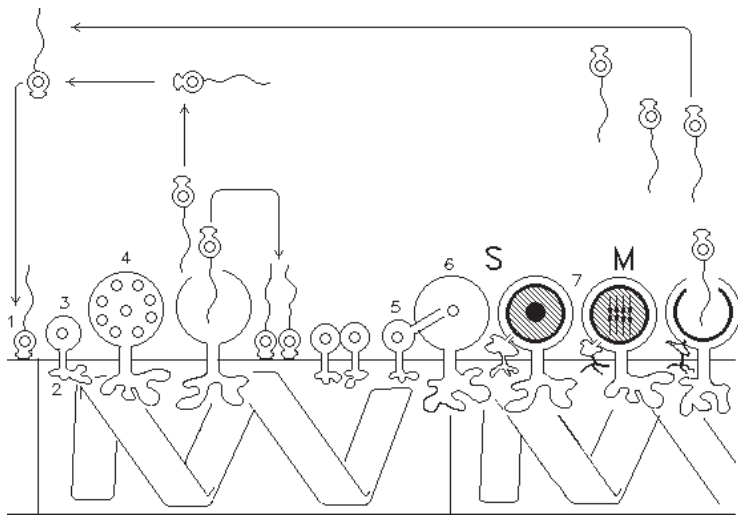


Fig. 12.- *Rhizophidium sp.* (*Mastigomycotina, Chytridiales*).

hacia adentro un haustorio (2), y hacia afuera una vesícula esférica (3) que contiene el núcleo. Cuando dicha célula alcanza su mayor desarrollo, sufre una serie ininterrumpida de cariocinesis mitóticas, y engendra una estructura cenocítica (4). Este cenocito representa la generación haploide, sobre la cual ocurre, por fin, la citocinesis, que desemboca en la formación de numerosas zoósporas uniflageladas. Tales diseminulos pueden comportarse de 2 maneras distintas: o infectan a otra célula del alga hospedadora (1), para originar un talo vesiculoso similar al anterior, o se reúnen de a pares sobre una célula del hospedador formando sendos cuerpos vesiculosos, pero en este caso uno es de tamaño reducido, y el otro grande. La vesícula pequeña representa el gametangio masculino (5) y la grande el femenino (6). La singamia ocurre a través de un tubo copulador, que emerge del gametangio masculino; el cigoto resultante, con una pared

⁷Basado en Sparrow, 1933 a.

gruesa, constituye una “zigóspora de resistencia” (7). Allí, meiosis de por medio, nacen zoósporas haploides (1) que, al ser liberadas, constituyen la última etapa del ciclo. Este responde, pues, al esquema de un haplonte haplobióntico.

Haplofase: generación cenocítica + zoósporas + gametos.

Diplofase: zigóspora.

Monoblepharis polymorpha Cornu⁸

(*Mastigomycotina-Chytridiomycetes, Monoblepharidales*) (Fig. 13)

Cuando un anterozoide uniflagelado (1) se pone en contacto con la papila receptiva de la oosfera (2), contenida en el oogonio, ocurre plasmogamia, y el cigoto abandona el oogonio, formando una zigóspora (3). En esta zigóspora, llamada también oóspora, ocurre cariogamia y a continuación meiosis; adviene entonces su

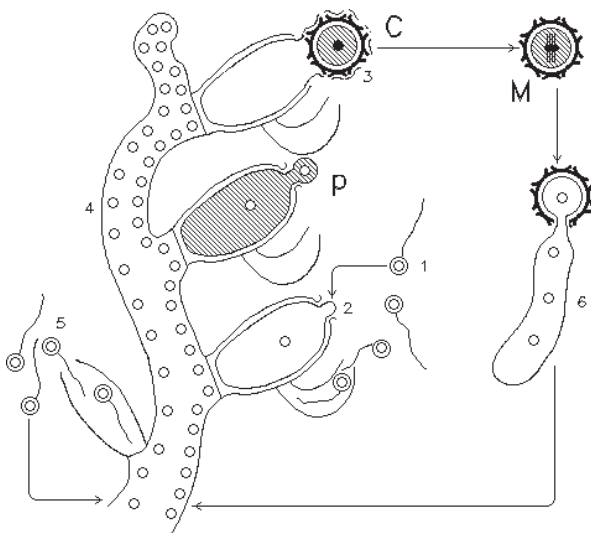


Fig. 13.- *Monoblepharis polymorpha* (*Mastigomycotina, Monoblepharidales*).

germinación, y, por una serie continua de cariocinesis mitóticas, se forma un micelio cenocítico (4); éste es el gametófito, pues en breve aparecen los gametangios femeninos y masculinos. Pero dicha generación también diferencia, por esporulación homofásica, zoosporangios con zoósporas uniflageladas (5), que la reproducen asexualmente. Queda así cerrado el ciclo biológico, que responde a las características

⁸Basado en Sparrow, 1933 b.

de un haplonte sin alternación de generaciones.

Haplofase: micelio cenocítico del gametófito + zoósporas + gametos.

Diplofase: zigóspora u oóspora.

*Lagenidium sp.*⁹

(*Mastigomycotina-Oomycetes, Lagenidiales*) (Fig. 14)

Zoósporas biflageladas (1) se ponen en contacto con una célula de algas filamentosas (representada en el esquema con líneas quebradas), atravesando su pared, y alimentándose de su contenido. Allí, por sucesivas cariocinesis mitóticas, engendran sendos cuerpos cenocíticos (2); al poco tiempo, cada uno de éstos origina

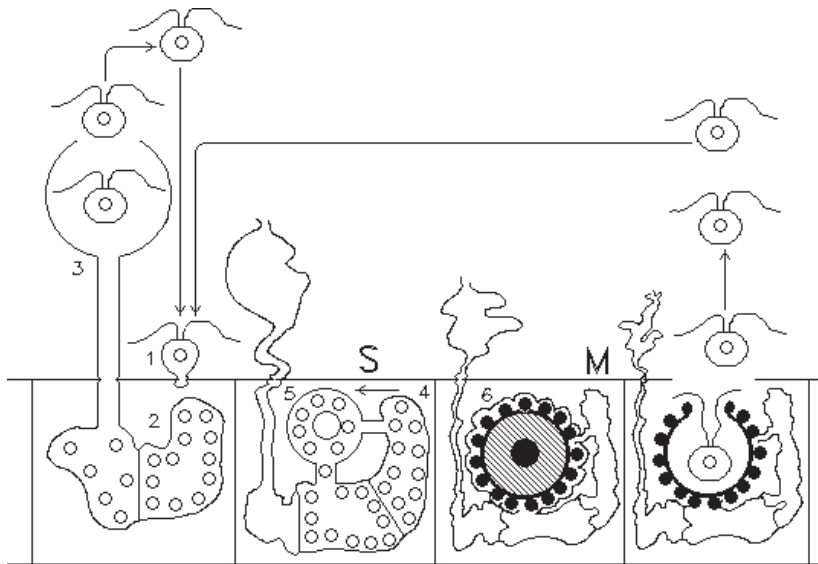


Fig. 14.- *Lagenidium sp.* (*Mastigomycotina, Lagenidiales*).

un esporangio (3) provisto de un pedicelo, que asoma al exterior del hospedante. Dicho esporangio alberga zoósporas biflageladas, que al ser liberadas infectarán otras plantas. Ya vacío, el esporangio se desintegra, pero el resto del micelio cenocítico continúa su desarrollo, hasta que remata con la formación de gametangios masculinos (4) y femeninos (5); en un principio estos gametangios son plurinuclea-

⁹Basado en Cook, 1935.

dos, pero luego quedan con un solo núcleo funcional, ya que los restantes degeneran. La singamia ocurre luego del desplazamiento del gameto masculino a través de un tubo especial, que lo conecta con el gameto femenino. La cigota resultante (6), munida de una gruesa pared ornamentada (zigóspora de resistencia), puede atravesar por un período de reposo, a cuyo término, por meiosis, forma 4 zoósporas biflageladas haploides (1). De este modo se cierra el ciclo biológico, típico de un haplonte sin alternación de generaciones.

Haplofase: micelio cenocítico del gametófito + gametos + zoósporas biflageladas haploides.

Diplofase: zigóspora.

***Plasmopara viticola* (Berk. et Curt.) Berl. et De Toni¹⁰**
(*Mastigomycotina* -*Oomycetes*, *Peronosporales*) (Fig. 15)

Las zoósporas (1) nadan sobre la superficie húmeda de las hojas de la vid y

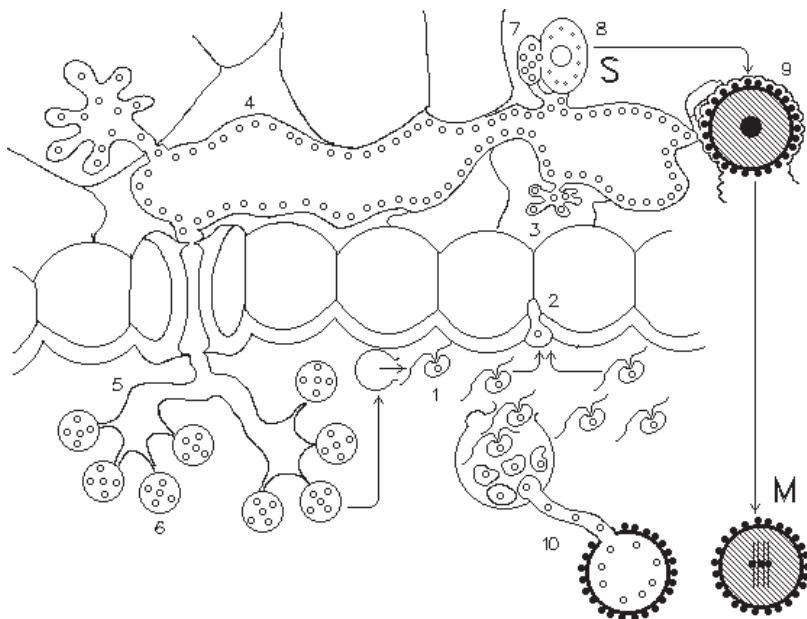


Fig. 15.- *Plasmopara viticola* (*Mastigomycotina*, *Peronosporales*).

¹⁰Basado en Schröter, 1897.

germinan por un tubo (2), que se introduce en los tejidos foliares. Allí produce haustorios (3) mediante los cuales crece, y, por cariocinesis mitóticas continuadas, surge un micelio cenocítico (4) en los espacios intercelulares. Este gametófito se va a reproducir de 2 maneras. Una, asexual, por esporulación homofásica, da origen a esporangióforos ramificados (5) (“conidióforos” de algunos autores), que soportan esporangios (6) (“conidios” de algunos autores) emergentes por la epidermis foliar; estos esporangios, al desprenderse y dispersarse por la acción del viento u otros factores germinan en épocas de humedad, y producen zoósporas responsables de nuevas infecciones. La otra vía reproductiva del cenocito es la que le compete a su naturaleza gametofítica; por lo tanto, en el interior del mesofilo diferencia gametangios masculinos y femeninos; en un principio éstos son cenocíticos, pero, cuando maduros, poseen un único núcleo funcional. Como los gametangios heterospolares se diferencian uno al lado del otro (7, 8), la singamia se ve facilitada, resultando una zigóspora de resistencia (9); tras un período de reposo, ésta germina sufriendo meiosis, y diferencia un tubo, que luego se transforma en una vesícula o zoosporangio. De ésta escapan, por fin, zoósporas biflageladas reniformes (1). Así cumplido, el ciclo es el de un haplonte sin alternación de generaciones.

Haplofase: micelio cenocítico del gametófito + zoósporas biflageladas reniformes + gametos.

Diplofase: zigóspora.

*Entomophthora sp.*¹¹

(*Zygomycotina-Zygomycetes, Entomophthorales*) (Fig. 16)

La germinación de los conidios (1; 1') de polaridad “plus” (+) y “minus” (-) y su penetración dentro del insecto parasitado, da lugar a los cuerpos hifales cenocíticos (2 y 2'), por sucesivas cariocinesis mitóticas. Estos cuerpos haplofásicos pueden originar conidióforos (3 y 3'), que asomando fuera del cuerpo de la víctima, descargan, con gran violencia, conidios, responsables de nuevas infecciones. Pero, por otra parte, si 2 cuerpos hifales de diferente polaridad entran en contacto, se forman sendos tubos copuladores (4 y 4'); hacia allí se dirigen, para aparearse, sendos núcleos de cada cuerpo hifal, de cuya singamia resulta una zigóspora dicariótica (5). La misma crece consumiendo los aludidos cuerpos hifales, cuando llega a su madurez, ocurre cariogamia seguida de meiosis e inmediatamente después, se

¹¹Basado en Rees (1932), Riddle (1907).

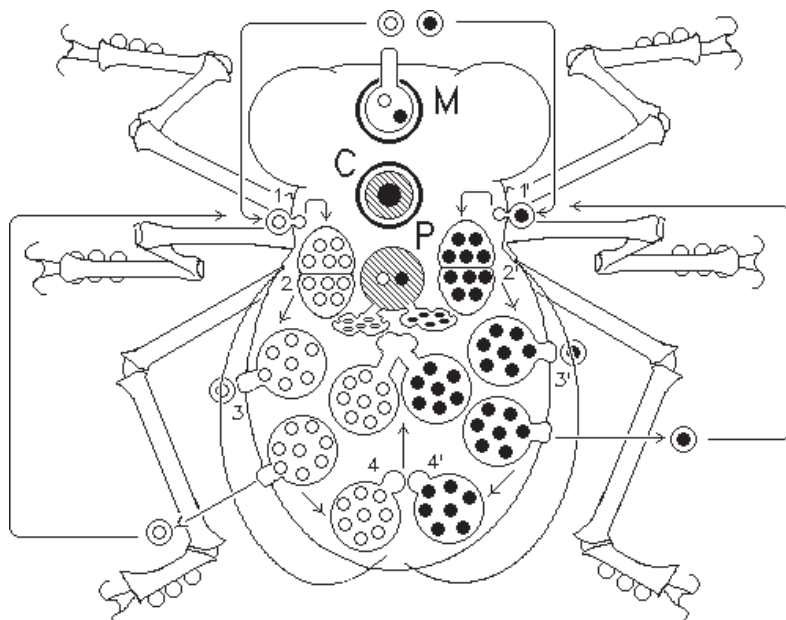


Fig. 14.- *Entomophthora* sp. (Zygomycotina, Entomophthorales).

produce su germinación. Aparece entonces un conidióforo, que despidе conidiósporas haploides de 2 polaridades distintas (1 y 1'). Este ciclo constituye otro caso de un haplonte haplobióntico.

Haplofase: cuerpos hifales de la generación gametofítica + conidiósporas.

Diplofase: zigóspora.

Mucor sp.¹²

(Zygomycotina-Zygomycetes, Mucorales) (Fig. 17)

Esporas haploides (1 y 1') de polaridades "plus" (+) y "minus" (-) germinan y, por repetidas cariocinesis mitóticas aparecen sendas hifas de estructura cenocítica (2 y 2'). Por un lado, estos gametófitos se reproducen asexualmente mediante

¹²Basado en Cutter, 1942.

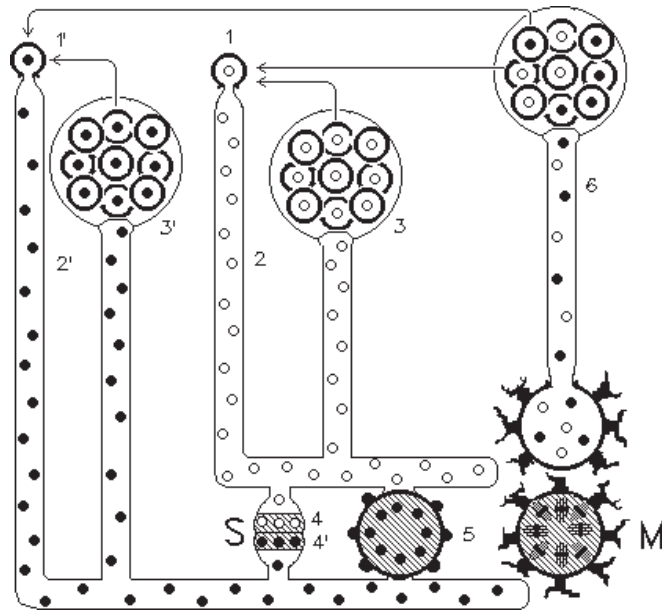


Fig. 17.- *Mucor sp.* (Zygomycotina, Mucorales).

esporangios

(3 y 3') que albergan esporos de su misma polaridad; pero, además, rematan con la formación de gametangios "plus" y "minus" (4 y 4'). Cada gametangio contiene un gameto, igualmente cenocítico, que recibe el nombre de cenogameto.

Los gametangios "plus" se ponen en contacto con los de hifas "minus", de modo que, por disolución de las respectivas paredes limitantes ocurre el fenómeno singámico que conduce a la formación de una cenozigota (5). Esta cenozigota revestida con una pared muy gruesa y resistente (cenozigóspora) atraviesa usualmente por un período de reposo. Sus núcleos experimentan meiosis, durante la germinación o antes de ella, y los de naturaleza "plus" vuelven a separarse de los de polaridad "minus"; el proceso culmina con un esporangio (6), que lleva esporos de una y otra polaridad. Se trata, por lo tanto, de otro ejemplo de un organismo haplonte haplobióntico.

Haplofase: micelio cenocítico de la generación gametofítica + cenogametos + esporas haploides.

Diplofase: cenozigóspora.

Saccharomyces ludwigii Hansen¹³
(*Ascomycotina, Endomycetales*) (Fig. 18)

Las ascósporas (1 y 1') contenidas en el ascó actúan directamente como gametos, ocurriendo primero plasmogamia y luego cariogamia. El cigoto resultante

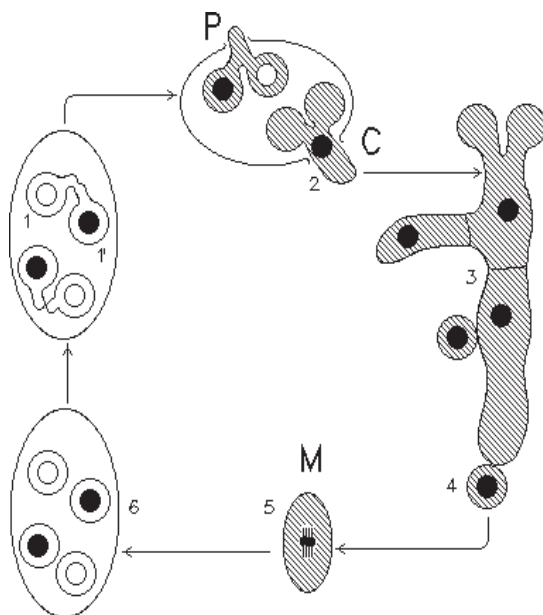


Fig. 18.- *Saccharomyces ludwigii* (*Ascomycotina, Saccharomycetales*).

(2), por sucesivos procesos de mitosis, origina un micelio (3), del cual se desprenden brotes que funcionan como células ascógenas (4) asientos de la meiosis. Se trata de un ciclo biológico muy breve, que coincide con el de los diplontes haplobiónticos.

Haplofase: ascósporas que actúan como gametos.

Diplofase: micelio diploide del gametófito, cuyos gametangios son los ascos.

Nota: Respecto a las llamadas ascósporas, no hay duda que se les aplica un término sino inexacto, por lo menos poco feliz, ya que son células con polaridad sexual. Empero, no hay otra alternativa glosológica, ya que la célula madre que las origina es la única estructura homóloga del

¹³Basado en Guilliermond, 1940.

asco en este ciclo vital. En efecto: la extrema simplificación de la haplofase lleva a la supresión total de la generación haploide que caracteriza a casi todos los demás Ascomycetes, lo que conduce al hecho paradójico de que los ascos, o sea los típicos esporangios de esta clase de Hongos, pasan a ser gametangios.

***Schizosaccharomyces octosporus* Beijer¹⁴**
(Ascomycotina, Endomycetales) (Fig. 19)

Por divisiones mitóticas, luego de la germinación de las ascósporas (1 - y 1+),

aparecen numerosas células haploides con polaridad “plus” (2) o con polaridad “minus” (2); pertenecen a la generación gametofítica y, por ello, algunas experimentan singamia (3). Los zigotos que resultan (4), son el asiento de procesos meióticos (5), diferenciándose, en consecuencia, ascos (4) que, con sus respectivas ascósporas (6) dan término al ciclo biológico. Se trata, por lo visto, de un haplonte sin alternación de generaciones.

Haplofase: generación de células libres + gametos + ascósporas.

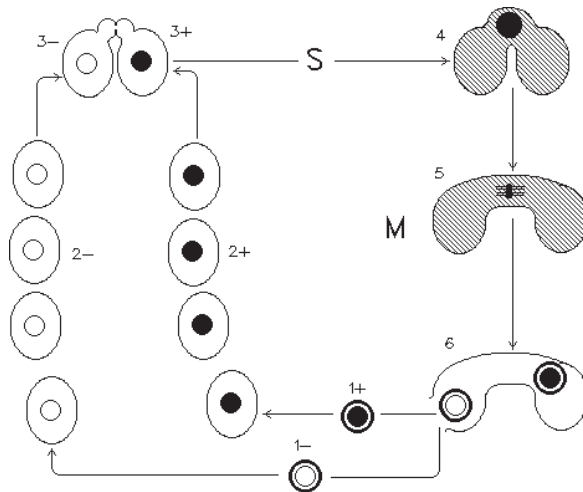


Fig. 19.- *Schizosaccharomyces octosporus* (Ascomycotina, Endomycetales).

¹⁴Basado en Guilliermond, 1940.

Diplofase: cigoto.

*Saccharomyces sp.*¹⁵
(*Ascomycotina, Endomycetales*) (Fig. 20)

Cuando germinan las ascósporas (1 y 1') de esta levadura, nace por sucesivas mitosis, una generación de células libres (2 y 2'); la misma culmina con la

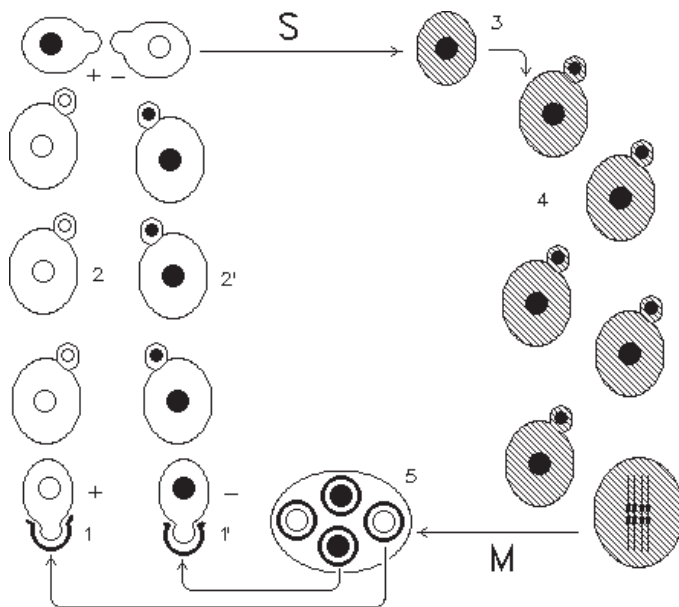


Fig. 20.- *Saccharomyces sp.* (*Ascomycotina, Endomycetales*).

diferenciación de gametos que, por singamia, dan un cigoto (3). De éste arranca la diplofase, cuyas células diploides (4) rematan con la formación meiótica de ascósporas haploides (5). Este ciclo biológico constituye, por lo tanto, un claro ejemplo de un haplodiplonte con antigénesis.

Haplofase: generación haploide + gametos + ascósporas.

¹⁵Basado en Guilliermond, 1940.

Diplofase: cigoto + generación diploide.

Dipodascus uninucleatus Briggs¹⁶
(Ascomycotina, Endomycetales) (Fig. 21)

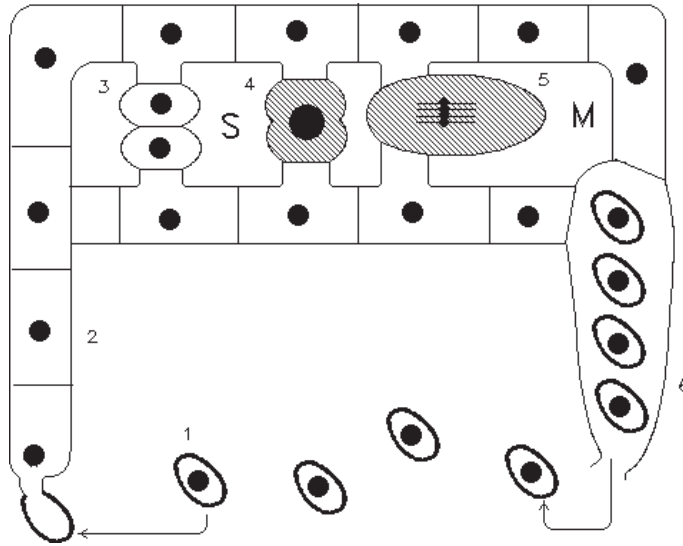


Fig. 21.- *Dipodascus uninucleatus* (Ascomycotina, Endomycetales).

La germinación de las ascósporas (1) da origen, mediante una serie continua de procesos mitóticos, a hifas haploides (2), sobre las que se diferencian gametangios "plus" (3) y gametangios "minus" (4); como producto de la fusión de estas estructuras reproductivas, aparecen cigotos (5), que actúan como células ascógenas; éstas, por meiosis, se transforman en ascos (6) con 8 ascósporas (1), que cierran así este típico ciclo biológico de un haplonte sin alternación de generaciones.

Haplofase: micelio gametofítico + gametos + ascósporas.

¹⁶Basado en Biggs, 1937.

Diplofase: cigoto (célula ascógena).

*Peziza sp.*¹⁷
(Ascomycotina, Pezizales) (Fig. 22)

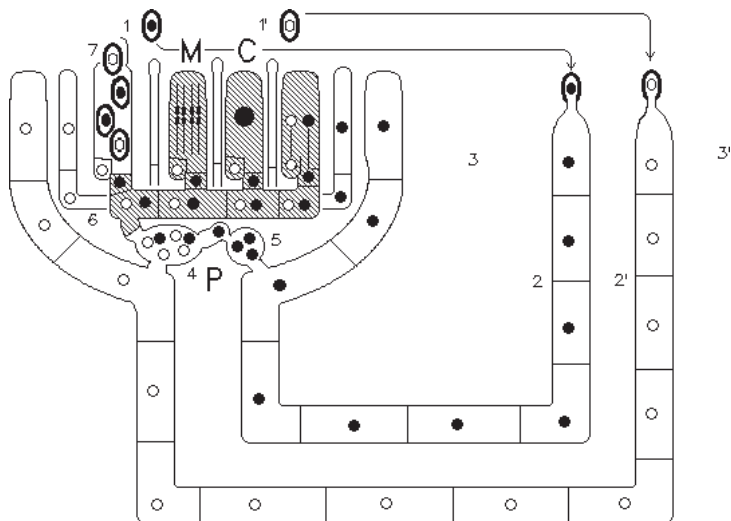


Fig. 22.- *Peziza sp.* (Ascomycotina, Pezizales).

Por germinación de las ascósporas (1 y 1') nacen hifas gametofíticas (2 y 2'), sobre las que se diferencian 2 tipos de estructuras reproductivas; por un lado conidios homofásicos (3 y 3'), y, por otro, ascogonios (4) y anteridios (5). El proceso sexual ocurre cuando un anteridio se pone en contacto con el tricógino del ascogonio, y, a su través, pasan los núcleos masculinos al cuerpo de este último; se produce así el apareamiento de núcleos heteropolares y la plasmogamia. Aparecen después, a raíz de sucesivas divisiones conjugadas de dichos pares de núcleos las hifas dicarióticas (6), que constituyen el micelio esporofítico; en efecto, en el extremo de aquéllas se

¹⁷Basado en Corner, 1929.

produce la cariogamia y, de inmediato sigue un proceso de meiosis, que conduce a la diferenciación de los ascos y sus ascósporas (7). Así terminado el ciclo, queda en claro su naturaleza haplodiplóntica, con alternación antitética de generaciones, entre las cuales el gametófito predomina en el espacio y en el tiempo.

Haplofase: micelio de la generación gametofítica + gametos + ascósporas + conidios.

Diplofase: micelio dicariótico de la generación esporofítica + célula ascógena (zigoto).

***Stigmatomyces sp.*¹⁸**
(*Aschomycotina, Laboulbeniales*) (Fig. 23)

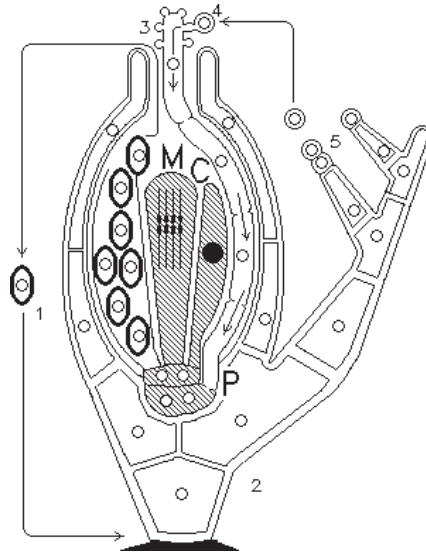


Fig. 23.- *Stigmatomyces sp.* (*Ascomycotina, Laboulbeniales*).

Las ascósporas (1) germinan sobre el exosqueleto quitinoso de insectos; allí, por mitosis sucesivas se forma un micelio gametofítico haploide (2), de pocas células, que adquiere la forma de un peritecio; en su interior se diferencia el ascogonio, cuyo largo tricógino (3) lleva papilas receptoras y emerge por el ostíolo. Sobre dichas

¹⁸Basado en Thaxter, 1896

papilas se adhieren los espermacios (4) provenientes de anteridios (5) diferenciados sobre una corta hifa lateral del gametófito. Los núcleos masculinos atraviesan las células que forman el tricógino y, ya en el ascogonio, se aparean con los núcleos femeninos, formándose, por divisiones conjugadas de los núcleos, unas pocas células dicarióticas que representan una reducidísima generación esporofítica. Algunas de estas células funcionan como células ascógenas; por lo tanto, son el asiento de un proceso de cariogamia seguido de meiosis, tras lo cual se diferencian los ascos con sus ascósporas (1), que dan fin al ciclo biológico. No obstante la extrema simplificación del micelio dicariótico, se trata de un haplodiplonte con alternación antitética de generaciones.

Haplofase: gametófito + gametos + ascósporas.

Diplofase: células ascógenas + brevísimo micelio dicariótico (esporófito).

***Taphrina deformans* (Berk.) Tulasne¹⁹**
(Ascomycotina, Taphrinales) (Fig. 24)

Las ascósporas (1) en contacto con la superficie cuticular del hospedante, germinan y, por una serie ininterrumpida de cariocinesis mitóticas, forman

blastósporas haploides uninucleadas (2), que constituyen la generación gametofítica de aspecto levaduroide. De este sustrato derivan las células dicarióticas (3), casi siempre por simple división del núcleo, que no va acompañada de la respectiva citocinesis, si bien en raras ocasiones las células dicarióticas se originan por plasmogamia entre 2 células. Tales células dicarióticas, por divisiones conjugadas de sus núcleos, engendran el micelio dicariótico (4); éste invade tejidos más profundos, donde se alimenta, y se extiende también entre las células epidérmicas,

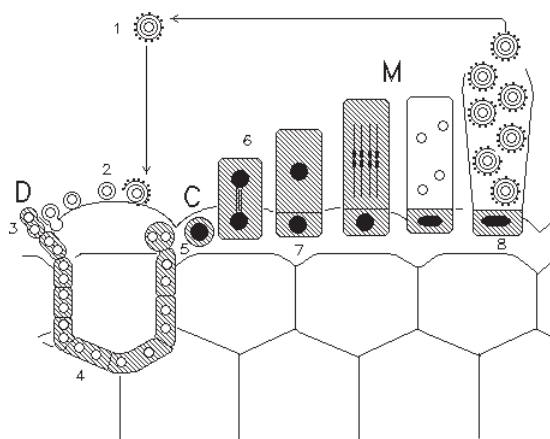


Fig. 24.- *Taphrina deformans* (Ascomycotina, Taphrinales).

¹⁹Basado en Martin, 1940.

dejando células ascógenas (5) bajo la cutícula. En las células ascógenas (denominadas “clamidósporas” por algunos autores) ocurre cariogamia y luego una mitosis; se forma así una célula basal que degenera, y otra célula adjunta hacia arriba, que engendrará el asco (6,7). En el asco (8), producida la meiosis, aparecen las ascósporas, poniendo término al ciclo biológico que, en consecuencia, responde a las particularidades de un haplodiplonte con antigénesis.

Haplofase: generación de blastósporas (gametófito) + ascósporas.

Diplofase: micelio dicariótico + célula ascógena + célula basal.

Nota: Las llamadas blastósporas son, por su origen y destino, las células vegetativas de la generación gametofítica. Todas ellas pueden originar potencialmente el micelio dicariótico, como es el caso de los organismos holocárpicos. En éstos, como se sabe, se interpreta como generación al conjunto de células originadas por repetidas mitosis, hasta el momento en que aquéllas se convierten en estructuras reproductivas (*Cfr. supra*, pág. 14).

Agaricus sp.
(Basidiomycotina, Agaricales) (Fig. 25)

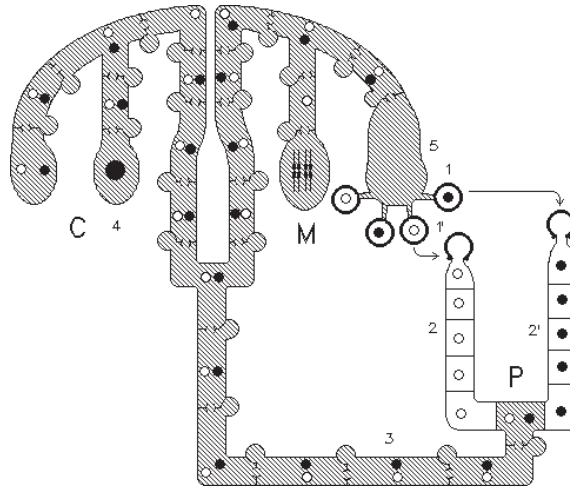


Fig. 25.- *Agaricus sp.* (Basidiomycotina, Agaricales).

Basidiósporas (1 y 1') de polaridad "plus" (+) y "minus" (-), al germinar, dan sendas hifas, capaces de multiplicarse vegetativamente por medio de conidios, constituyendo el micelio monocariótico haploide de la generación gametofítica (2 y 2'). Cuando entran en contacto células de micelios de polaridad opuesta, puede ocurrir plasmogamia (somatogamia) cuyo resultado es una célula dicariótica. Por cariocinesis conjugada de esta célula dicariótica aparece el micelio dicariótico perenne de la generación esporofítica (3). En las estaciones propicias, el micelio dicariótico forma los cuerpos de fructificación (basidiocarpos), donde ocurre cariogamia (4) seguida de meiosis; así nacen los basidios (5) con sus basidiósporas (1 y 1'), poniendo término al ciclo biológico de este haplodiplonte con antigénesis.

Haplofase: micelio de la generación gametofítica + gametos + basidiósporas + conidios.

Diplofase: micelio dicariótico de la generación esporofítica + células basidiógenas.

***Volvariella volvacea* (Bull. ex Fries) Singer²⁰**
(Basidiomycotina, Agaricales) (Fig. 26)

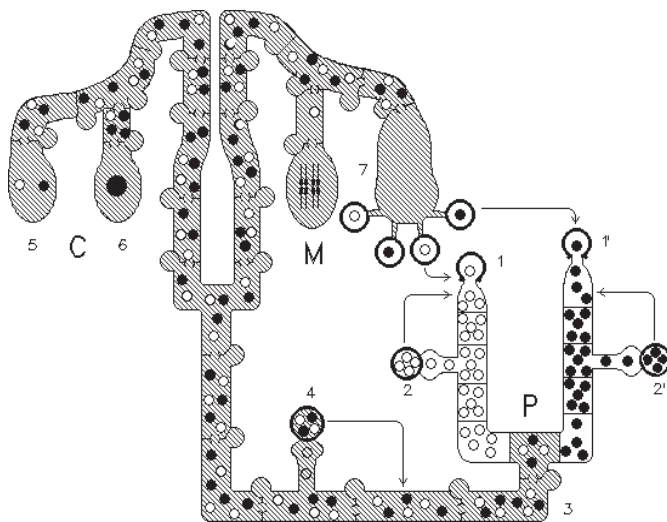


Fig. 26.- *Volvariella volvacea* (Basidiomycotina, Agaricales).

²⁰Basado en Chang a. Yau, 1971.

Cuando las basidiósporas (1 y 1') "plus" (+) y "minus" (-) germinan, nacen hifas tabicadas con numerosos núcleos haploides en cada compartimento. Esta estructura citológica es completamente aberrante en Agaricales; tales hifas constituyen el gametófito, y son capaces de producir clamidiósporas (2 y 2') cenocíticas, que forman nuevos individuos de la misma generación; pero, por otra parte, pueden fusionarse por somatogamia (plasmogamia), con otras hifas de distinta polaridad, para iniciar un micelio, también tabicado, con numerosos núcleos en cada compartimento (pero, en este caso, con una mezcla de núcleos "plus" y "minus"). Este micelio que representa a la generación esporofítica (3) puede, por un lado, multiplicarse vegetativamente mediante clamidiósporas (4), de estructura también cenocítica, con núcleos de ambas polaridades. Pero, además, puede reproducirse por vía sexual, diferenciando basidiocarpos, cuyas células basidiógenas (5) contienen curiosamente sólo 2 núcleos de distinta polaridad. Estos núcleos experimentan cariogamia (6) e inmediatamente meiosis, resultando un basidio normal (7), con sus 4 basidiósporas haploides y uninucleadas (1 y 1'). Este ciclo responde, en un todo, al de un haplodiplonte con alternación de generaciones antitética.

Haplofase: generación gametofítica + basidiósporas + gametos + clamidiósporas cenocíticas "plus", y clamidiósporas cenocíticas "minus".

Diplofase: generación esporofítica + clamidiósporas cenocíticas con núcleos "plus" y "minus" + células basidiógenas.

*Tilletia sp.*²¹

(*Basidiomycotina, Ustilaginales*) (Fig. 27)

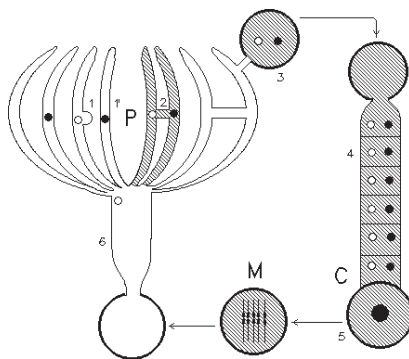


Fig. 27.- *Tilletia sp.*

Las basidiósporas haploides (1 y 1') funcionan como gametos (ver nota en *Saccharomyces ludwigii*, pág. 34); puestos en contacto mediante un tubo copulador, dan origen a una célula dicariótica en forma de H llamada "esporidio" (2); de su germinación resulta una espora binucleada (3) capaz de infectar Gramíneas. En el seno del vegetal parasitado, por una serie de repetidas mitosis conjugadas, aparece un micelio dicariótico (4) que culmina con la formación de clamidiósporas

²¹Basado en Gäumann, 1952.

(5), homólogas de teleutósporas; tales células -en cuyo seno se produce la cariogamia-, tienen una gruesa pared negra y constituyen los probasidios; durante su germinación se producen fenómenos meióticos, que conducen a la diferenciación de sendos basidios (6), cuyas así llamadas “esporas” (1 y 1') pasan a ser gametos, ya que, como se explicó al principio, se fusionan entre ellos, rematando el ciclo biológico. Este, por carecer de un micelio haploide monocariótico participa de los caracteres de un diplonte haplobióntico.

Haplofase: basidiósporas (gametos).

Diplofase: esporidios H + espóra dicariótica + micelio dicariótico de la generación esporofítica + clamidóspora (teleutóspora).

*Ustilago sp.*²²
(*Basidiomycotina, Ustilaginales*) (Fig. 28)

Cuando las condiciones del suelo son favorables, las basidiósporas (1 y 1') “plus” (+) y “minus” (-) comienzan a dividirse por sucesivas mitosis, dando origen a sendos micelios gametofíticos de aspecto levaduroide (2 y 2'). Algunas células de tales micelios heterospolares experimentan plasmogamia, y así aparecen células dicarióticas (3) capaces de infectar especies de Gramíneas;

en el seno de sus hospedantes, desarrollan entonces hifas dicarióticas (4) mediante series ininterrumpidas de cariocinesis mitóticas. Tales micelios dicarióticos son esporófitos, que alcanzan su climax formando clamidiósporas (5), homólogas de teleutósporas; en éstas se produce cariogamia, y luego meiosis, resultando entonces un basidio (6) con sus respectivas basidiósporas. El ciclo biológico así reseñado es el de un haplodiplonte con alterna-

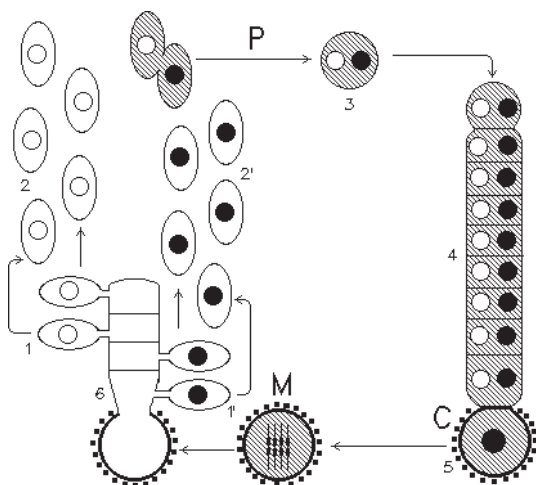


Fig. 28.- *Ustilago sp.* (*Basidiomycotina, Ustilaginales*).

²²Basado en Gäuman, 1952.

ción de generaciones antitética.

Haplofase: micelio levaduroide haploide del gametófito + gametos + basidiósporas.

Diplofase: micelio dicariótico del esporófito + clamidóspora (= teleutóspora).

***Puccinia sp.*²³**
(*Basidiomycotina, Uredinales*) (Fig. 29)

Por mitosis sucesivas a partir de las basidiósporas haploides “plus” y “minus” (1 y 1') -que germinan sobre hospedantes del género *Berberis*, se forman sendos micelios (2 y 2'), cada uno de los cuales produce espermacios e hifas receptoras de éstos (estado 0); por lo tanto, si se ponen en contacto, se produce la entrada del gameto masculino (espermacio) a una hifa receptiva de polaridad contraria. Dicho gameto va migrando, de célula a célula, a través de perforaciones de los septos respectivos, hasta establecerse en una célula determinada. Allí ocurre, entonces, una serie ininterrumpida de procesos mitóticos conjugados. Su resultado es un micelio dicariótico de naturaleza esporofítica; como éste produce finalmente ecidiósporas dicarióticas (estado 1) (3) se lo denomina **ecidiosporófito**. Tales ecidiósporas difunden la enfermedad, al crecer sobre otros hospedantes, y forman, mediante sucesivas mitosis, nuevos micelios dicarióticos llamados “teleutosporófitos”, (4), los cuales se reproducen diferenciando 2 tipos de esporas; unas, las uredósporas (5) son dicarióticas (estado 2), presentan una pared gruesa y resistente, y por infecciones adicionales, reproducen el micelio dicariótico; otras, las teleutósporas o probasidios (6), son bicelulares (estado 3), y

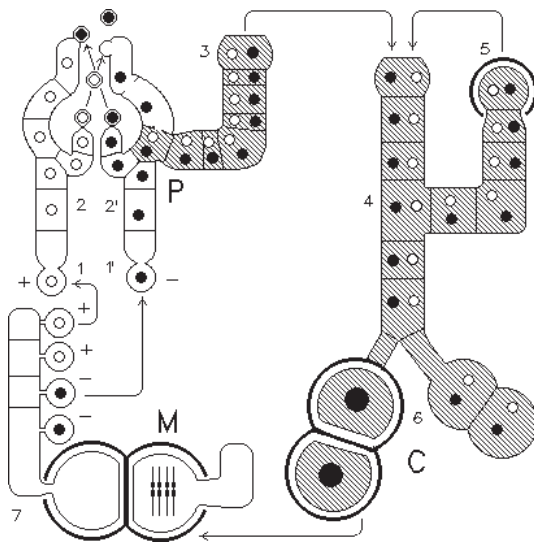


Fig. 29.- *Puccinia sp.* (*Basidiomycotina, Uredinales*).

²³Basado en Alexopoulos, 1966.

en su interior acontece la cariogamia. Estos probasidios pasan la estación desfavorable en estado de vida latente (de allí el nombre de “probasidios de invernación”, con que también se los designa), hasta que, al retornar las condiciones propicias, sufren meiosis, y completan el ciclo, engendrando su estado 4, representado por sendos basidios (7) con sus basidiósporas (1 y 1'). Este complejo haplodiplonte combina, en la diplofase, la homogénesis con la antigénesis; en efecto, sus 3 generaciones (gametófito, ecidiosporófito, y teleutosporófito) son homólogas a las que presentan respectivamente (gametófito, carposporófito y tetrasporófito) los ciclos de ciertos Rodófitos (*Polysiphonia*).

Haplofase: micelio haploide de la generación gametofítica + espermacios + gametos femeninos + basidiósporas.

Diplofase: micelio dicariótico del ecidiosporófito + ecidiósporas + micelio dicariótico del teleutosporófito + clamidóspora + teleutóspora + uredóspora.

4. PHAEOPHYTA

Cutleria sp. (*Cutleriales*) (Fig. 30)

Las zoósporas haploides, biflageladas y reniformes (1) -luego de establecerse

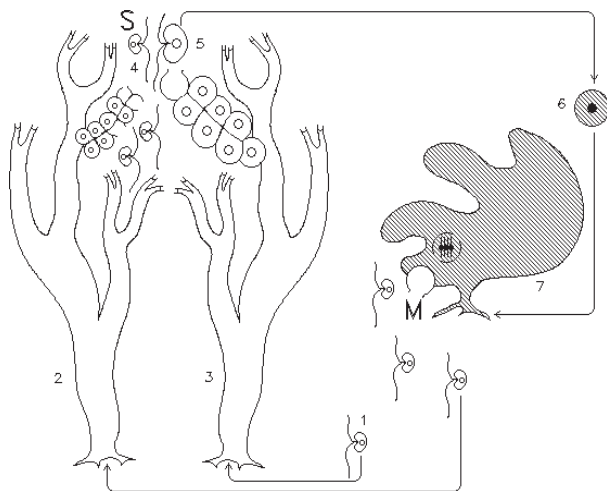


Fig. 30.- *Cutleria* sp. (*Phaeophyta*, *Cutleriales*).

sobre un sustrato adecuado-, germinan mediante una serie continuada de mitosis, de donde resulta una generación gametofítica con sendos talos masculinos, andrófitos (2), y femeninos, ginófitos (3); éstos llevan sus respectivos gametangios, que contienen gametos biflagelados reniformes (4 y 5), siendo más grandes los femeninos. Por cada fenómeno de singamia, aparece un cigoto (6) que, por mitosis, origina el talo

diploide de la generación esporofítica (7), morfológicamente muy distinta a los talos gametofíticos; por fin, este esporófito diferencia, por meiosis, las zoósporas haploides (1), que completan el ciclo. Trátase de un haplodiplonte con alternación de generaciones antitética (y, además, heteromórfica, en razón de la distinta apariencia morfológica de gametófito y esporófito).

Haplofase: generaciones gametofíticas (andrófito (2) y ginófito (3)) + gametos + zoósporas.

Diplofase: generación esporofítica + cigoto.

Macrocystis sp. (Laminariales) (Fig. 31)

Por repetidas mitosis sucesivas, a partir de zoósporas biflageladas reniformes (1), nacen microscópicos talos gametofíticos masculinos (2) y femeninos (3), que producen, respectivamente, gametos reniformes biflagelados (4) y aplanogametos (5).

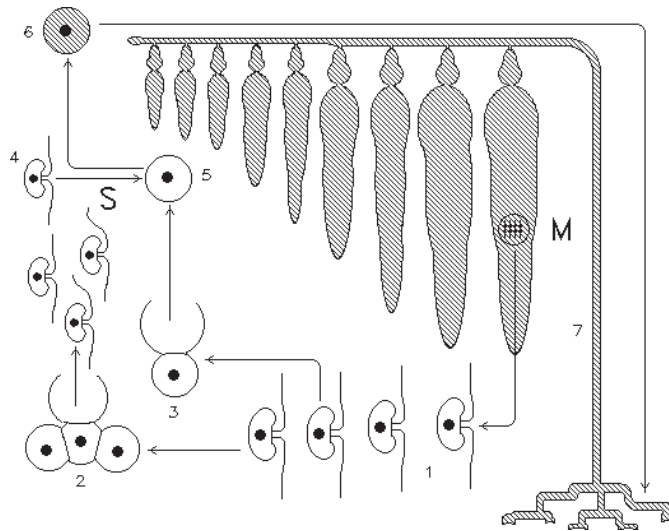


Fig. 31.- *Macrocystis sp.* (Phaeophyta, Laminariales).

Ocurrida la singamia, se forma un cigoto (6) que, tras una serie de procesos mitóticos, engendra el enorme talo pluricelular de la generación esporofítica (7); allí se diferencian esporangios que, por meiosis, dan las zoósporas haploides (1) aludidas al

principio. El ciclo biológico es, por lo tanto, el de un haplodiplonte con alternación de generaciones antitética y heteromórfica.

Haplofase: talo microscópico de la generación gametofítica + gametos + zoósporas.

Diplofase: talo gigantesco de la generación esporofítica + cigoto.

5. RHODOPHYTA

Liagora sp. (Nemalionales) (Fig. 32)

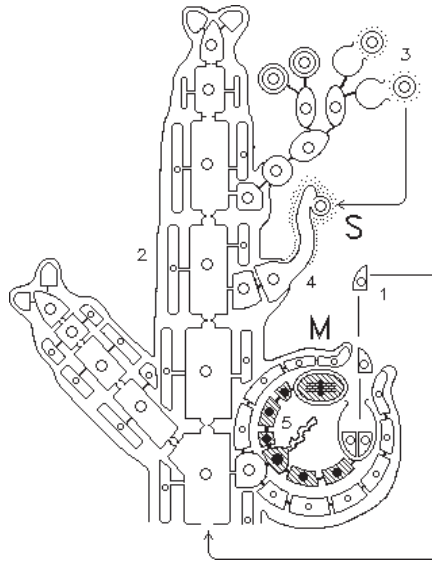


Fig. 32.- *Liagora* sp. (Rhodophyta, Nemalionales).

Por mitosis sucesivas de las carpósporas haploides (1) aparece la generación gametofítica (2) que lleva los gametangios femeninos o carpogonios (4) y masculinos o espermatangios (3). De los espermatangios nacen los espermacios (aplanogametos masculinos) que, al ser dispersados, en forma pasiva, por el movimiento del agua, pueden tomar contacto eventual con el tricógino del carpogonio, con el que se adhieren. Al ingresar el citoplasma y el núcleo de un espermacio al carpogonio, ocurre

la singamia, y se forma un cigoto (5). Sucesivas divisiones mitóticas a partir de este cigoto, resultan en la generación esporofítica, constituida por los filamentos gonimoblásticos diploides (6). En las células terminales de dichos filamentos ocurre meiosis, originándose así 4 tetrásporas o carpósporas haploides (1). Queda cerrado así este ciclo biológico de un haplodiplonte con antigénesis, cuyo esporófito (o carposporófito) es parásito del gametófito.

Haplofase: generación gametofítica + gametos + carpósporas.

Diplofase: generación carposporofítica + cigoto.

Polysiphonia sp.
(*Ceramiales*)(Fig. 33)

El proceso se inicia en una tetráspora haploide (1), sobre la cual ocurren

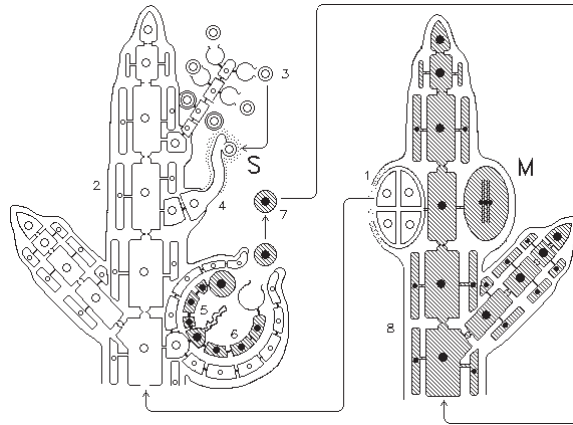


Fig. 33.- *Polysiphonia sp.* (Rhodophyta, Ceramiales).

sucesivas mitosis; así nace la generación gametofítica (2) que, en su momento, diferencia los gametangios femeninos o carpogonios (4) y los masculinos o espermatangios (3). La singamia se produce cuando un gameto masculino (espermacio) pasivamente movido por el agua, se pone en contacto con el tricógino del carpogonio, por donde penetra luego para formar un cigoto (5). Este se divide por vía mitótica repetidas veces, y aparecen los filamentos gonimoblásticos (6), es decir la generación carposporofítica, así llamada por la formación mitótica de carpósporas diploides (7). Dichas carpósporas, siempre por sucesivas mitosis, engendran la generación tetrasporofítica (8), que culmina al sufrir meiosis, y diferencian las tetrásporas

haploides (1) que iniciaron el ciclo. Se trata de un haplodiplonte donde se combinan antigénesis y homogénesis en la diplofase; al respecto, llama la atención que el carposporófito de la diplofase sea parásito del gametófito, mientras que la otra generación diplofásica (el tetrasporófito) tenga vida independiente.

Haplofase: generación gametofítica + gametos + tetrásporas.

Diplofase: generación carposporofítica + generación tetrasporofítica + carpósporas + cigoto.

6. CHLOROPHYTA

*Hydrodictyon sp.*²⁴ (*Chlorococcales*) (Fig. 34)

El ciclo se inicia cuando las zoósporas biflageladas haploides (1) retraen sus flagelos, adquieren forma poliédrica (2) y, sufriendo primero sucesivas divisiones

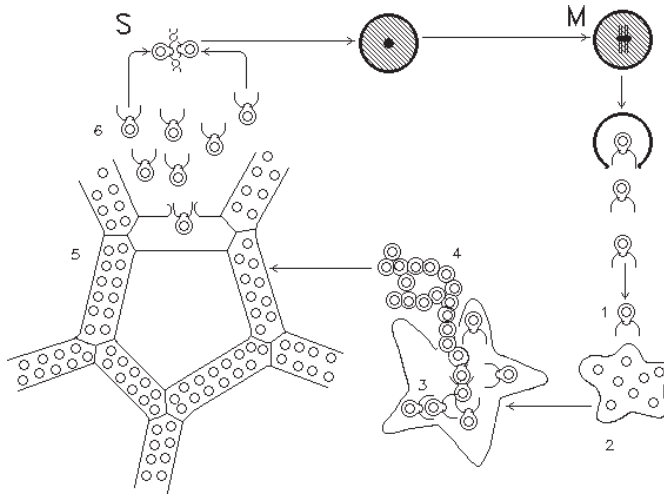


Fig. 34.- *Hydrodictyon sp.* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*).

nucleares de carácter mitótico, complementadas luego por el clivaje citoplásmico,

²⁴Basado en Tilden, 1935.

forman pequeñas zoósporas (3); antes de abandonar la célula madre, éstas se agregan, retraen sus flagelos, y constituyen una pequeña red (4). Una vez que este talo reticulado se independiza de la pared de la célula original, cada una de las células que lo integran forman cenocitos (5) mediante sucesivas mitosis. Algunos de estos cenocitos se transforman al sufrir citocinesis, y así aparecen, en su lugar, isogametos biflagelados (6); la singamia subsiguiente engendra zigósporas (7). Luego, por meiosis, se forman las zoósporas haploides aludidas al comienzo. En suma, se trata de un organismo haplonte haplobióntico.

Haplofase: talo reticulado cenocítico de la generación gametofítica + gametos + zoósporas + poliedro.

Diplofase: zigóspora.

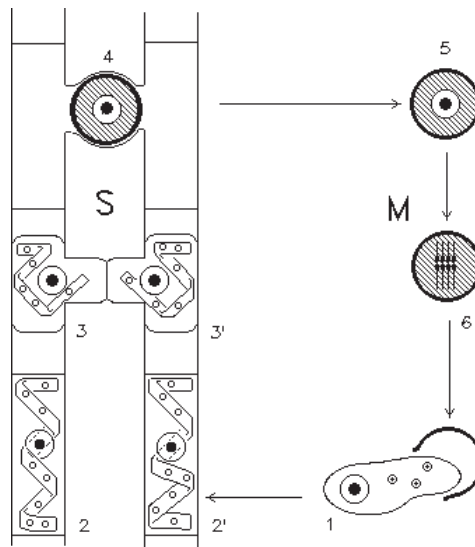


Fig. 35.- Spirogyra sp. (Chlorophyta, Zygnematales).

***Spirogyra* sp.**
(Zygnematales) (Fig. 35)

A partir de una espora haploide (1), nacen, por sucesivas mitosis, los filamentos de la generación gametofítica (2 y 2'). Algunas células de estos filamentos pueden actuar como aplanogametos (3 y 3'), fusionándose con otras similares de filamentos

vecinos, a través de un tubo de conjugación especialmente formado. Se origina así un cigoto que, por su gruesa pared, constituye una zigóspora. Luego de un período de reposo, la zigóspora experimenta cariocinesis meiótica, resultando 4 núcleos haploides, de los cuales uno solo es viable, degenerando los 3 restantes; dicha célula haploide (1) cierra el ciclo biológico de este vegetal haplontico, que carece de alternación de generaciones.

Haplofase: filamentos haploides de la generación gametofítica + gametos +espora haploide.

Diplofase: zigóspora.

Oedogonium sp.
(*Oedogoniales*) (Fig. 36)

Se trata de una especie nanándrica. Sus zoósporas multiflageladas (1) sufren

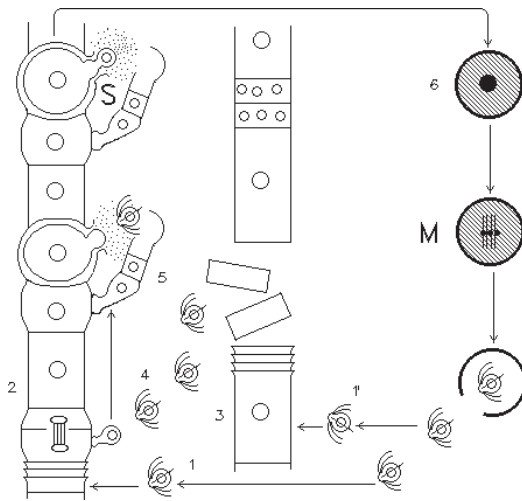


Fig.36.- *Oedogonium sp.*
(*Chlorophyta, Oedogoniales*)

sucesivas mitosis, y originan, por un lado, los filamentos uniseriados del gametofito femenino (2) y, por otro, los filamentos esporofíticos (3), también uniseriados, que producen las andrósporas (4). Tales andrósporas se dirigen hacia una célula especial del gametofito femenino, donde se establecen e inician su desarrollo; así, mediante sucesivas mitosis dan un breve filamento masculino (5), al par que se induce la diferenciación y maduración del gametangio femenino (6). El filamento masculino enano (gametofito masculino) culmina con la formación de gametos masculinos multiflagelados (7) que, al

ser liberados, se dirigen a la papila receptiva del gameto femenino; ocurrida la singamia, el cigoto (8) resultante diferencia una pared resistente (oóspora), y luego de un período de reposo, por meiosis, da 4 zoósporas multiflageladas haploides (1).

El ciclo así terminado responde en un todo a las características de un haplonte con homógenes, es decir hay alternación homóloga entre las generaciones gametofíticas (masculina enana, y femenina normal) y el androsporófito.

Haplofase: generaciones gametofíticas masculina y femenina + generación androsporofítica + gametos + zoósporas + andrósporas.

Diplofase: zigóspora.

Acetabularia sp.
(*Dasycladales*) (Fig. 37)

El proceso sexual es isogámico y ocurre por conjugación de 2 gametos biflagelados (1). El cigoto resultante (2) germina y desarrolla un cuerpo vegetativo unicelular (3), con acentuada polaridad, diferenciándose en una zona rizoidal corres-

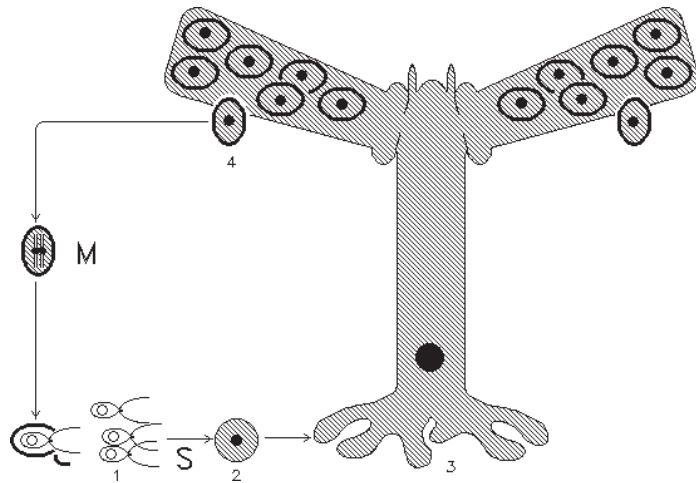


Fig. 37.- *Acetabularia sp.* (*Chlorophyta, Dasycladales*).

pondiente al polo basal, y un eje erecto, que remata en una corona o “copa”, en el polo apical. El núcleo, situado en la base, por sucesivas cariocinesis mitóticas, origina numerosos núcleos que migran hacia la corona. Allí ocurre citocinesis, resultado de la cual aparecen numerosas células diploides; éstas se rodean de una pared calcificada

y constituyen gametangios, llamados cistos (4). Estos cistos son liberados al ambiente, donde, por meiosis, producen isogametos biflagelados (1), que recién abandonan el gametangio, al abrirse el opérculo. Están así en condiciones de fusionarse, o sea que el ciclo vital se ha completado, y responde al de un diplonte sin alternación de generaciones.

Haplofase: gametos.

Diplofase: generación gametofítica + cisto + cigoto.

7. CHAROPHYTA

Chara sp.

(Charales) (Fig. 38)

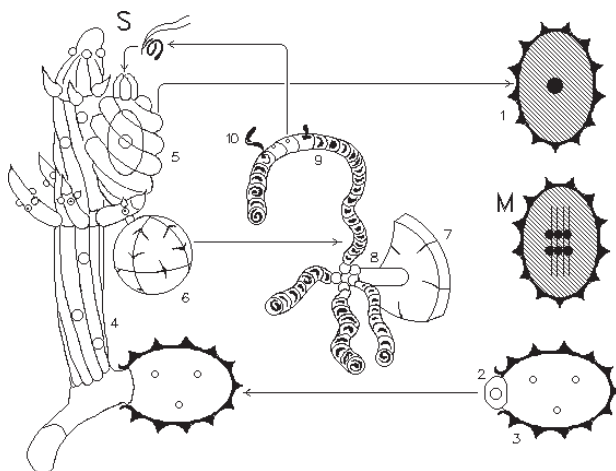


Fig. 38.- *Chara sp.* (Charophyta, Charales).

Por cariocinesis meiótica, la zigóspora (1) origina 4 núcleos haploides, y luego, por citocinesis, se forman 2 compartimentos: uno uninucleado (2) y el otro con 3 núcleos (3); éste último, de carácter cenocítico, será consumido por el desarrollo del primero, que constituye la célula germinal viable. Esta, mediante una serie continua de mitosis, origina el talo gametofítico (4), donde se observan los gametangios femeninos u oogonios (5), y los masculinos, o anteridios o glóbulos (6). Los gametos espiralados y con 2 flagelos -que nacen dentro de estos últimos-, nadan hasta

penetrar por la corónula del oogonio; producida la singamia, la zigóspora resultante (1), a veces llamada núcula, cierra el ciclo biológico. Caso muy evidente de un haplonte sin alternación de generaciones.

Haplofase: generación gametofítica + gametos + célula germinal haploide + cenocito nutricional.

Diplofase: zigóspora o núcula.

8. BRYOPHYTA

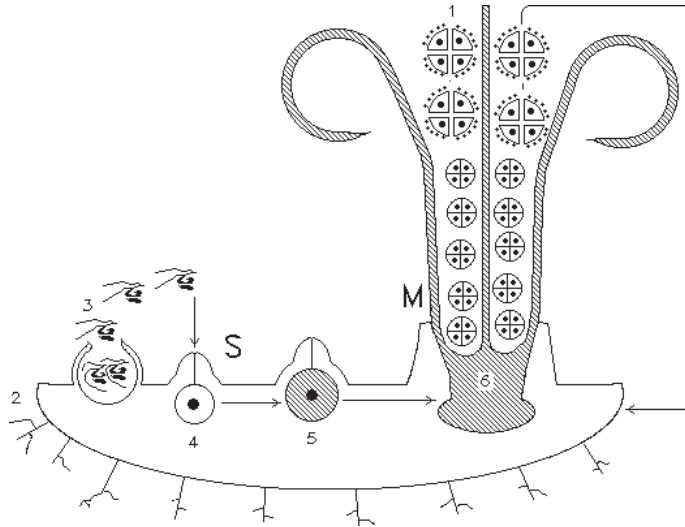


Fig. 39.- *Anthoceros* sp. (Bryophyta, Anthocerotales).

Anthoceros sp.

(*Anthocerotales*) (Fig. 39)

Al germinar los esporos haploides (1), por mitosis sucesivas originan la generación gametofítica (2), que lleva 2 tipos de gametangios: los arquegonios (4), donde se diferencia el gameto femenino, y los anteridios, donde se forman los gametos masculinos (3), biflagelados, y con su cuerpo espiralado. La singamia ocurre cuando los gametos masculinos ingresan al arquegonio, y uno de ellos se fusiona con la

oosfera. Del cigoto resultante (5), por sucesivas mitosis, crece la generación esporofítica (6), donde se diferencia un tejido esporógeno; allí, por meiosis, nacen las esporas haploides (1), que inician este ciclo típico de un haplodiplonte con alternación antitética de generaciones.

Haplofase: gametófito + gametos + esporas.

Diplofase: esporófito + cigoto.

Marchantia sp.

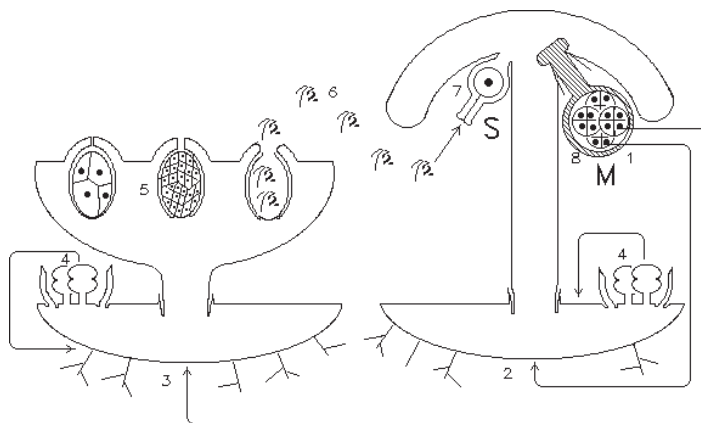


Fig. 40.- *Marchantia sp.* (Bryophyta, Marchantiales)

(*Marchantiales*) (Fig. 40)

El proceso comienza con las esporas haploides (1) que, por repetidos procesos mitóticos, forman las generaciones igualmente haploides de los gametófitos femeninos (2) y masculinos (3); éstos son capaces de multiplicarse vegetativamente mediante propágulos (4). Pero, además, sobre sus talos se diferencian los gametangióforos, que llevan los respectivos gametangios femeninos o arquegonios (7) y masculinos o anteridios (5). Los gametos masculinos espiralados y con 2 flagelos, nadan hacia el cuello del arquegonio, y se internan por su canal hasta que uno alcanza el gameto femenino. Ocurrida la singamia, el cigoto resultante sufre una serie de

mitosis sucesivas, que terminan formando un cuerpo pluricelular; se trata de la generación esporofítica (8), constituida apenas por un pie y la cápsula. En el interior de esta última las células esporógenas experimentan meiosis, y el ciclo se completa al aparecer las consabidas esporas (1). Caso indudable de un haplodiplonte con antigénesis.

Haplofase: generación gametofítica + gametos + esporas.

Diplofase: generación esporofítica + cigoto.

Funaria sp.
(Bryales) (Fig. 41)

A partir de las esporas haploides (1), y por sucesivas mitosis, se diferencian las generaciones haploides de los gametófitos contrasexuados (2 y 3); sobre éstos aparecen gametangios femeninos (4) y masculinos (5), llamados arquegonios y anteridios respectivamente. Cuando los gametos masculinos (anterozoides) llegan

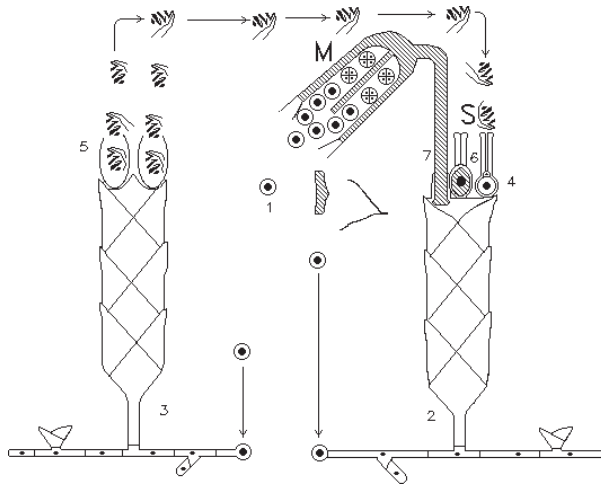


Fig. 41.- *Funaria sp.* (Bryophyta, Bryales).

nadando hacia el arquegonio, penetran por su cuello y alcanzan el gameto femenino (ovocélula), con el cual uno de ellos se fusiona. El cigoto (6) inicia una serie de mitosis

sucesivas, que desemboca en la formación del cuerpo pluricelular de la generación esporofítica (7), reducido a un eje filamentososo (seta), y a una cápsula o esporangio; es en el seno de ésta donde, por meiosis, se forman las esporas haploides (1) que ponen fin al ciclo biológico. Una vez más, este es el ciclo de un haplodiplonte con alternación de generaciones antitética, pero con la particularidad de que la generación gametofítica domina en espacio y tiempo sobre la esporofítica, siendo esta última parásita de la primera.

Haplofase: generación gametofítica + gametos + esporas.

Diplofase: generación esporofítica + cigoto.

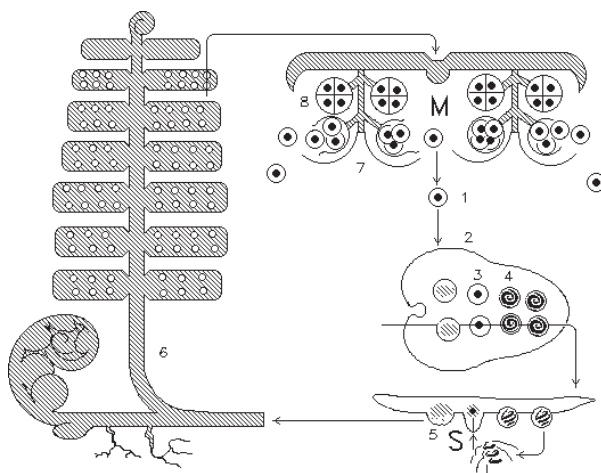


Fig. 42.- *Polypodium* sp. (Tracheophyta, Filicales).

9. TRACHEOPHYTA

Polypodium sp.

(*Filicales*) (Fig. 42)

Iniciado el proceso con las esporas haploides (1), éstas se reproducen por mitosis, y tras una serie ininterrumpida de divisiones, queda formado el cuerpo pluricelular cordiforme de la generación gametofítica (2); luego se diferencian allí los

gametangios femeninos (arquegonios)(3) y masculinos (anteridios)(4). Los gametos masculinos (multiflagelados y espiralados) que contienen estos últimos, se dirigen a los arquegonios y, penetrando por el cuello alcanzan la oosfera (gameto femenino), ocurriendo entonces singamia. Tras las necesarias y sucesivas mitosis del cigoto resultante, queda diferenciado el complejo cuerpo vegetativo de la generación esporofítica, compuesto de tallo, raíces y frondas (6); sobre estas últimas aparecen los esporangios, agrupados en soros (7). La etapa final del ciclo consiste en la producción de esporas haploides, a raíz de las divisiones meióticas que tienen asiento en las células madres albergadas por aquellos esporangios. En este haplodiplonte la alternación de generaciones es antitética, pero a diferencia de lo visto en *Bryales*, la generación dominante es la esporofítica.

Haplofase: protalo cordiforme de la generación gametofítica + gametos + esporas.

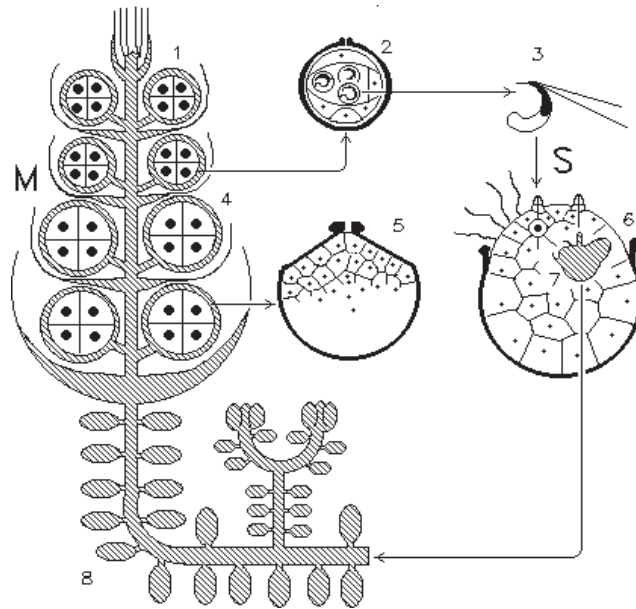


Fig. 43.- *Selaginella* (Tracheophyta)

Diplofase: generación esporofítica + cigoto.

Selaginella sp.

(*Selaginellales*) (Fig. 43)

Las andrósperas (1) y ginósperas (4) haploides originadas por meiosis en los respectivos esporangios generan, por repetidas mitosis talos gametofíticos haploides que se desarrollan en el ámbito de la espora original. Dichos gametófitos, el andrófito (2) por un lado, y el ginófito (5) por otro, diferencian sus células gaméticas. Los anterozooides flagelados (3) nadan hasta fecundar la oosfera contenida en los arquegonios (6). El cigoto resultante inicia el desarrollo del esporófito (7) que, meiosis de por medio, culmina en la formación de sus propias estructuras reproductivas, esto es andrósperas y ginósperas.

Haplofase: andrósperas + andrófito + anterozooides+ ginósperas + ginófito + oosfera.

Diplofase: cigoto + esporófito (androginosporófito).

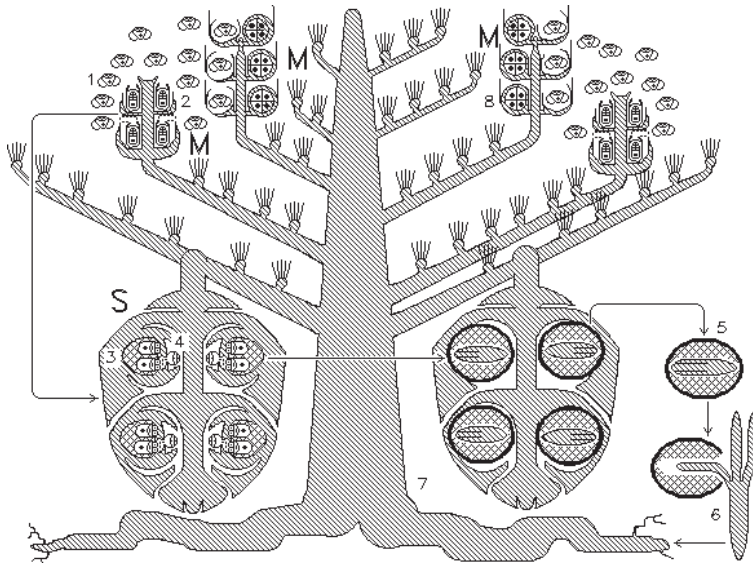


Fig. 44.- *Pinus sp.* (Tracheophyta)

Pinus sp.
(Tracheophyta, Gymnospermae) (Fig. 44)

Las andrósporas vesiculadas haploides (1) inician el desarrollo del andrófito dentro del esporangio. Producida la dehiscencia, empleando como vehículo el aire, son transportadas pasivamente hasta hacer contacto con la nucela de los óvulos donde el andrófito completa su desarrollo, en forma parásita. En la nucela de los óvulos (ginosporangio) ocurre meiosis de la cual resultan 4 ginósporas siendo de ellas una sola viable (2). Esta ginóspora es el punto de partida de una serie de procesos mitóticos que resulta en la formación del ginófito, planta sexuada femenina que se desarrollará en el ámbito del ginosporangio, en forma parásita, lo mismo que el andrófito. Al producirse la diferenciación de los órganos sexuales y la maduración de las células gaméticas, las condiciones fisiológicas están dadas para que ocurra la fecundación; en efecto los andrófitos desarrollados en el seno de la nucela ya están en contacto con el ginófito (3). Luego de la fertilización (4) el ginófito, también llamado protalo, acumula reservas que serán empleadas por el embrión esporofítico (5). El conjunto de los restos del óvulo transformado más el protalo y el embrión constituyen las así llamadas semillas protálicas que caracterizan a las Gimnospermas. Al germinar las semillas (6) se desarrolla el embrión formando el androginosporófito adulto (7).

Haplofase: andrósporas + andrófito + espermios + ginósporas + ginófito + oosfera.

Diplofase: cigoto + androginosporófito.

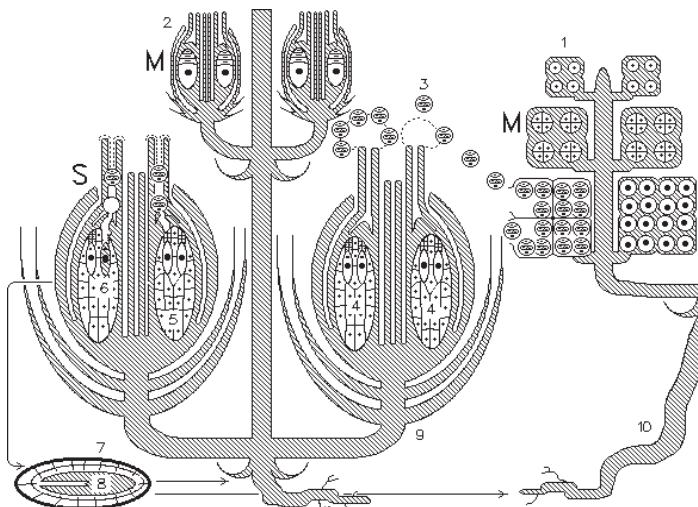


Fig. 45.- *Ephedra* sp. (Tracheophyta, Gnetales)

***Ephedra* sp.**
(*Gnetales*) (Fig. 45)

Los embriones de las semillas protálicas de *Ephedra* (8), al crecer, se convierten en androsporófitos (10) y ginosporófitos (9); llegados a su madurez, producen flores, que contienen androsporangios (sacos polínicos) en los androsporófitos, y ginosporangios (óvulos) en los ginosporófitos. Las células madres contenidas en unos y otros, por meiosis, originan a las andrósporas (1) y ginósporas (2) respectivamente. Las ginósporas nunca abandonan el esporangio (óvulo) y allí, mediante repetidas mitosis, forman los ginófitos (4), llamados también protalos; éstos constituyen la generación sexuada femenina, puesto que en ellos se diferencian los arquegonios (gametangios femeninos). Cuando estos protalos, parásitos sobre el esporófito, están maduros, un grupo de células nucleares del extremo micropilar se lisa, y segrega un zumo azucarado; éste llena el tubo micropilar, y rebasando su orificio de salida, engendra la llamada “gota de fertilización”. Los gametófitos masculinos, formados mediante varias mitosis, y contenidos todavía en el esporoderma de las micrósporas originales, se adhieren a dicha “gota de fertilización” (3); más tarde, ésta es reabsorbida, de modo que tales gametófitos masculinos, retenidos en su superficie, son introducidos por el tubo micropilar, y alcanzan la cámara polínica; es allí donde se desarrolla el tubo polínico (5) y, como consecuencia, más tarde ocurre la fertilización (6). Entre el cigoto que resulta de este último proceso, y el embrión diferenciado se interpone una buena cantidad de mitosis continuadas; por su parte, las células protálicas del gametófito femenino pasan a actuar como tejido reservante; por fin, los tegumentos del óvulo forman el episperma, con lo que llega a término la maduración de la semilla. En suma, se trata de un ciclo diplobióntico haplodiplóntico y antitético, con la particularidad de que el protalo o gametófito perdura en la semilla, como tejido reservante para un nuevo esporófito.

Haplofase: andrósporas + andrófito + gametos masculinos; ginósporas + ginófito + oosferas.

Diplofase: cigotos + androsporófito y ginosporófito.

Angiospermae, Dicotyledoneae
(Fig. 46, 47)

Cuando las semillas (9) germinan, abandonando su estado de latencia, se inicia

una serie de mitosis sucesivas, cuyo resultado es la formación de las generaciones esporofíticas. Según el tipo de esporas que producen se distinguen 3 tipos de esporófitos, a saber: androsporófitos cuando solo producen andrósporas, ginósporófitos cuando solo ginósporas son producidas (especies dioicas, Fig. 47 (10),

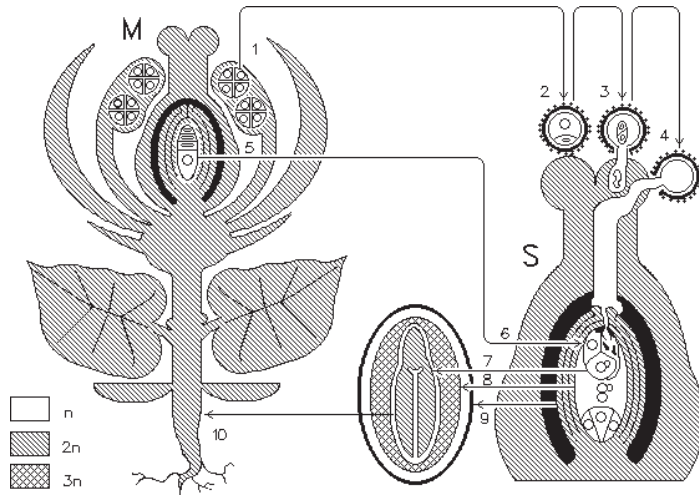


Fig. 46.- Especie monoica de Angiospermas (Tracheophyta).

11))y finalmente, androginósporófito cuando un mismo individuo produce los 2 tipos de esporas (especies monoicas, Fig. 46 (10)).

En el caso de las especies dioicas uno de los individuos da flores con estambres, es decir con androsporangios que contienen andrósporas (polen) (1); las flores de otro individuo, en cambio, tienen carpelos, o sea llevan ginósporangios que producen ginósporas (5). Por sucesivas mitosis a partir de andrósporas y ginósporas se originan las generaciones gametofíticas masculina (2,3,4) y femenina (6), andrófito y ginófito respectivamente. Ambas son endosporicas; la femenina se desarrolla dentro del esporangio que le dio nacimiento a la ginóspora originaria, actuando como parásito de la generación esporofítica. El gametófito masculino completa su desarrollo sobre el estigma y el estilo del gineceo que alberga los gametófitos femeninos (2, 3). Allí forma el tubo polínico (4), que transporta los 2 gametos masculinos; mientras

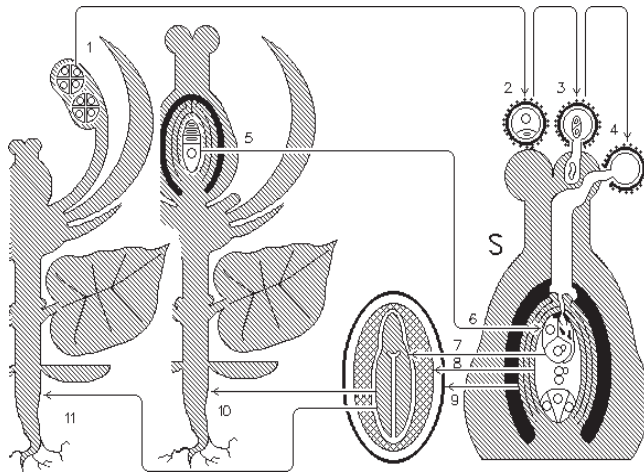


Fig. 47.- Especie dioica de Angiospermas .

uno de éstos se fusionará con la oosfera, el otro lo hará con la célula media, originándose el embrión (7), por un lado , y el endosperma o xenófito (8) por otro.

El embrión, el endosperma y el óvulo transformado después de la fertilización, en su conjunto, constituyen la semilla (9), órgano multigeneracional que cierra el ciclo biológico; éste representa así a un organismo haplodiplonte, cuya alternación de generaciones tiene carácter antitético en lo que se refiere a gametófitos y esporófitos, pero a la cual se agrega la generación auxiliar del xenófito, no integrada al ciclo como generación alternante. De tal manera el ciclo vital configura un caso muy particular de triplobionte.

Haplofase: andrósporas + andrófito + gametos masculinos; ginósporas + ginófito + oosferas.

Diplofase: zigotos + androsporófito y ginosporófito.

VI. CONSIDERACIONES FINALES

1. Sobre las flores de Angiospermas y la sexualidad

Algunos autores, Resende (1967) por ejemplo, -en su afán de convencer que, en Angiospermas, las flores son los órganos sexuales por excelencia-, llegan al extremo de interpretar a los esporangios y sus esporas como estructuras y células sexuales; de ese modo, tanto los estambres como los óvulos entrarían en la categoría de órganos sexuales. Este punto de vista se basa en un razonamiento un tanto artificioso. En efecto, la meiosis es considerada como un fenómeno sexual, sobre la base de que el apareamiento cromosómico, durante la sinapsis, constituye una fusión de cromosomas, denominada “cromosomogamia”. El proceso sexual comprendería, así, plasmogamia, cariogamia y cromosomogamia; las 3 etapas pueden desarrollarse independientemente, muy separadas en el espacio y en el tiempo, mediando entre ellas más de una generación. Por lo tanto, como para que se formen las andrósporas y las ginoásporas es imprescindible la ocurrencia de meiosis, las estructuras esporangiales donde se lleva a cabo dicho proceso, son consideradas de naturaleza sexual.

Esta argumentación, a nuestro juicio muy rebuscada y endeble, adolece de errores conceptuales. En primer lugar, el proceso sináptico de la meiosis dista mucho de ser una fusión de cromosomas: es sabido que allí se produce un intercambio de segmentos de las cromátidas, a nivel de los quiasmas, de manera que, en rigor de verdad no puede hablarse de cromosomogamia o fusión de cromosomas. En segundo lugar, se asigna a las esporas naturaleza sexual; empero, éstas nunca experimentan fusión, requisito “sine qua non” de la sexualidad.

Para explicar la íntima relación de los órganos florales con el proceso sexual, creemos mucho más adecuado apelar a las modificaciones sufridas por el esporófito, en el curso de la evolución, como consecuencia del parasitismo que aquél sufre por parte del gametófito femenino, desarrollado dentro de la megáspora y contenida ésta, a su vez, en el megasporangio (nucela del óvulo). Consecuentemente, el esporófito resulta una generación asexual y los gametófitos las generaciones sexuales.

2. Sobre el origen de las generaciones y las teorías homóloga y antitética

A fin de evitar confusiones, es muy importante aclarar que los términos alternación “homóloga” y alternación “antitética” empleados en este opúsculo, nada tienen que ver, por su significado, con la “teoría homóloga” y la “teoría antitética” sobre el origen de las generaciones esporofítica y gametofítica (cfr. Bower, 1908, 1934; Lang, 1909; etc.). Estas teorías fueron desarrolladas en el campo de la Morfología Vegetal, a fines del siglo pasado y principios del actual. Según la “teoría homóloga”, propuesta por Pringsheim (1877), ambas generaciones tuvieron un origen similar o común, y la

alternación respectiva “se originó en una modificación posterior ocurrida sobre una organización preexistente e independiente” (Bower, 1908: 47). Los adherentes a la “teoría antitética” de Celakovsky (1874), por el contrario, opinan que la generación sexuada es anterior, y que, por amplificación de la cigota surgió una nueva estructura; en otras palabras, el esporófito no ha sido el resultado de un cambio sufrido por una organización preexistente, sino que se habría interpolado en el ciclo vital. De todos modos, este asunto de las teorías aludidas constituye un problema diferente al que hemos desarrollado aquí, si bien sus vinculaciones recíprocas son obvias. Huelga decir, por fin, que a la luz del estado actual de nuestros conocimientos sobre los procesos de morfogénesis, estas teorías han perdido vigencia.

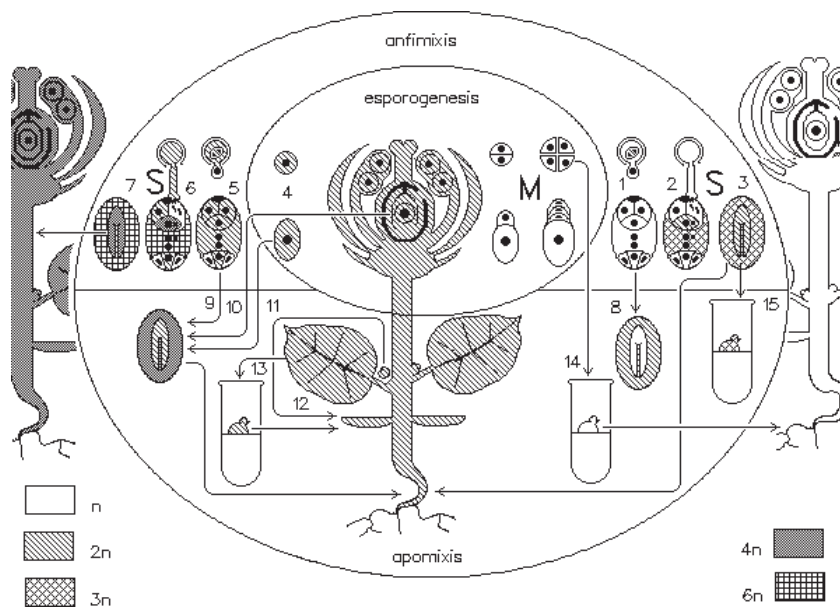


Fig. 48.- Esquema diagramático sobre todos los sistemas de reproducción posibles en una especie de Dicotiledóneas (explicación en el texto). Significado de los números: 1, gametófitos masculino y femenino normales (haploides); 2, fertilización (entre gametófitos haploides); 3, semillas con embrión diploide y endosperma triploide; 4, arqueósporas no reducidas que actúan como andrósporas o ginósporas; 5, gametófitos masculinos y femenino no reducidos (diploides); 6, fertilización (entre gametófitos diploides); 7, semilla con embrión tetraploide y endosperma hexaploide; 8, partenogénesis y apogamia haploides; 9, partenogénesis y apogamia diploides; 11, aposporia gonial; 10, aposporia somática; 12, multiplicación vegetativa mediante propágulos (o sus equivalentes: bulbillos, estolones, etc.); 13, formación de embrioides *in vitro*, inducidos de tejidos somáticos; 14, formación de embrioides *in vitro*, originados de andrósporas haploides; 15, formación de embrioides *in vitro* a partir de tejido endospermico triploide.

3. Epítome sobre la reproducción en Angiospermas

Esta discusión quedará completada con la figura 48, que alude, en forma general, a las Angiospermas, y donde se han coordinado todos los sistemas de reproducción posibles en la naturaleza, junto con otros conocidos únicamente por vía experimental, en el laboratorio, aplicando las técnicas sobre cultivos de tejidos. El círculo central abarca los procesos de esporogénesis: la mitad derecha corresponde a la esporogénesis normal (eusporia) que, meiosis de por medio, da por resultado andrósporas y ginósporas haploides; la mitad izquierda se refiere a casos de aposporia, o sea, cuando por fallas en la meiosis, o por supresión de ésta, aparecen micrósporas y megásporas diploides. El círculo externo delimita, en la mitad superior, los casos de anfimixis en gametófitos normales (derecha), y los de anfimixis en otros no reducidos (izquierda); en la mitad inferior se tratan los casos de apomixis en sentido amplio, tanto aquellos de ocurrencia natural, como los inducidos *in vitro*.

4. Los ciclos biológicos en el contexto de la evolución orgánica

Las primeras manifestaciones de la vida vegetal en el planeta tierra tuvieron lugar en ambientes acuáticos.

El poder de absorción del agua sobre la radiación luminosa determinó la existencia de niveles selectivos en función de la profundidad o de otros factores que pudieran actuar como filtros. Dichos niveles constituyen ambientes particulares, que actuaron como factores de presión selectiva, permitiendo el desarrollo de sistemas fotosintéticos adaptados a esas condiciones. Tales sistemas pueden resumirse en 3 grandes grupos, a saber: 1.- Con pigmentos rojo-azules (ficobilinas y clorofila a); 2.- Con pigmentos amarillentos y rojizos (carotinoides y clorofila a); 3.- Con pigmentos verdes (clorofila a y b).

En los organismos procarióticos ya se encontraban presentes esos 3 sistemas fotosintéticos. Descendientes de esos 3 troncos han llegado a nuestros días, evolucionando paralelamente y diversificándose en otras formas de vida según el ambiente terrestre fue cambiando. Entre los factores responsables de tales modificaciones se hallan aquellas impuestas por la actividad vital misma. En efecto la producción de oxígeno como resultado de la fotosíntesis y el aumento de compuestos nitrogenados resultante de la degradación de la materia viva influyeron decisivamente en la composición de la atmósfera y del contenido salino de las aguas.

Los Bacterios fotosintéticos, los Cianófitos y los representantes del género *Prochloron* son organismos procarióticos actuales descendientes directos de los 3 troncos primigenios. Cada uno de esos 3 troncos evolucionó hacia formas eucarióticas las cuales alcanzaron crecientes grados de complejidad como seres autotróficos, o bien perdieron sus sistemas fotosintético cuando evolucionaron hacia formas saprófitas o parásitas.

La aparición en escena de la sexualidad y la meiosis, constituyen los fenómenos más importantes para acelerar la evolución orgánica y consecuentemente el desarrollo de los distintos tipos de ciclos biológicos. En efecto, en un ciclo biológico la mayor o menor distancia entre aquellos 2 fenómenos establece las diferencias entre los ciclos haplonticos y diplonticos con los ciclos haplodiplonticos. Dicha distancia esta expresada por el desarrollo de generaciones de naturaleza esporofítica alternantes con las generaciones gametofíticas.

En lo que sigue se tratará de esbozar las distintas derivaciones de los 3 principales troncos integrando los asuntos antes mencionados con otros de carácter citológico.

1.- Tronco rojo-azul: Los Cianófitos constituyen una división de plantas procarióticas cuyo sistema fotosintético se caracteriza por la acción de la clorofila a en conjunción con pigmentos ficobilínicos. La clorofila a se ubica en tilacoides de estructura continua, no organizados en granos; sobre dichos tilacoides se apoyan los ficobilisomas, estructuras elipsoidales asiento de los pigmentos ficobilínicos.

Los Cianófitos evolucionaron hacia formas eucarióticas conservando intacto su sistema fotosintético, pero dentro de compartimentos celulares especiales, los plástidos. Los Rodófitos son organismos con esas características que se encadenan en una continuidad evolutiva con aquellos. Merece destacarse como una característica adicional, común a todos los representantes de este tronco, la total ausencia de células flageladas.

Los ciclos biológicos presentes en los Rodófitos son haplodiplontes de alternancia antitética, con expresiones diplobiónticas en sus representantes más primitivos (*Liagora*) y triplobiónticas en formas más avanzadas como *Polysiphonia*.

En este último caso se combinan antigénesis con homogénesis, allí alternan gametofito con carposporofito y tetrasporofito (Fig. 33). Este tipo de ciclo biológico también caracteriza a algunos *Basidiomycotina* como *Puccinia graminis* (Fig. 29), donde las generaciones que se suceden son gametofito, ecidiosporofito y teleosporofito. Dichas generaciones se corresponden, en el mismo orden con las de *Polysiphonia*. Estas semejanzas en los ciclos vitales ha servido para suponer una vinculación filogenética entre algas rojas y hongos superiores, circunstancia ésta que viene reforzada por similitudes en la estructura de los respectivos talos y la ausencia de células flageladas. En efecto, las unidades estructurales de los cuerpos

vegetativos de unos y otros se componen de filamentos uniseriados comunicados mediante poros simples o doliiformes. Los cuerpos de fructificación de los Rodófitos, donde se desarrolla la generación carposporofítica parásita del gametófito, es conceptualmente idéntica a los peritecios o apotecios de los *Ascomycetes*. En ambos casos se integran tejidos haploides del gametófito con los provenientes de la generación esporofítica parásita (Fig. 22, 23).

2.- Tronco amarillo: El tronco de las algas amarillas, cuya base la constituyen los Cromobacterios, abarca las divisiones de los Crisófitos y los Feófitos. Su sistema fotosintético, basado en clorofila a y carotinoides se complementa con características citológicas tales como la presencia de 2 flagelos, uno plumulado y otro carente de mastigonemas. Los ciclos biológicos primitivamente haplobiónticos haplontes (*Botrydium*) han evolucionado hacia formas haplodiplontes diplobiónticas (*Syracosphaera*) o bien hacia diplontes haplobiónticos (Diatomeas). La culminación evolutiva de este tronco lo constituyen las Algas Pardas (Feófitos) caracterizadas por ciclos haplodiplontes diplobiónticos con neta dominancia espacial y temporal de los esporófitos (Fig. 31). Dominancia que halla su máxima expresión en Fucales convertidos en diplontes haplobiónticos por supresión de la generación haploide. La pérdida de la capacidad fotosintética en representantes de Chrysophyceae habría derivado en representante de Biflagellatae dentro de los *Phycomycetes*. Asimismo formas como *Chlorarachnion* pueden vincularse con *Mixomycetes* por su estructura plasmodial, por la organización ultraestructural de sus células flageladas y por las tendencias saprofiticas.

3.- Tronco verde: El sistema fotosintético basado en clorofilas a y b que caracteriza a los representantes del así llamado tronco verde, tiene en su base a representantes de *Prochloron*, algas procarióticas que fueran incluidas en el pasado en los Cianófitos (*Cynechocystis*). Este tronco se continúa con los Clorófitos, los Briófitos y los Traqueófitos. Los ciclos biológicos más primitivos responden al tipo haplonte haplobióntico habiéndose diversificado hacia haplodiplontes diplobiónticos y excepcionalmente hacia diplontes haplobiónticos como *Acetabularia* (*Dasycladales*). Dentro de los Clorófitos abundan los ciclos haplontes sin alternancia de generaciones, pero ya han avanzado hacia ciclos haplodiplontes con alternancia antitética con igual dominancia de esporófito y gametófito. La condición de haplodiplontes con alternancia antitética es característica de Briófitos y Traqueófitos pero aquí se manifiesta una creciente dominancia del esporófito sobre el gametófito, al punto que en Gimnospermas y Angiospermas los gametófitos son muy reducidos pudiendo alcanzar dimensiones microscópicas en éstas últimas, pasando a ser parásitos del esporófito.

La estrategia de un esporófito adaptado a la dispersión de las esporas por el aire y el de un gametófito acuático, para favorecer el desplazamiento de los anterozoides, fue el tipo de ciclo que permitió la colonización de la tierra. La capacidad de los gametófitos de convertirse en parásitos del esporófito, puede decirse que constituye el fenómeno crucial que permitió a las plantas avanzar hacia zonas alejadas de los cursos más o menos permanentes de agua tal el caso de Gimno- y Angio-spermas.

Con la asociación de gametófito y esporófito, nacen las semillas; estos diseminulos continúan especializándose y modificándose hasta alcanzar la expresión más compleja con el desarrollo de la generación auxiliar del endosperma, característica de todas las Angiospermas. Se configura de esta manera un ciclo biológico con 3 generaciones esto es triplobióntico. Solo 2 de estas generaciones, los gametófitos y los esporófitos, serán alternantes, ya que el xenófito no producirá estructuras reproductivas propias, siendo consumido durante la germinación del embrión esporofítico, razón por la cual se lo considera una generación auxiliar fuera del ciclo reproductivo.

Cada uno de los 3 troncos (troncos rojo-azul, amarillo y verde) ha evolucionado paralelamente lo cual se ha reflejado en sus ciclos biológicos. La condición más primitiva es la de haplontes sin alternancia de generaciones; de ellos habrían surgido los ciclos haplodiplontes con alternancia antitética, de los cuales se derivarían a su vez otros 3 tipos: en primer lugar, los diplontes sin alternancia de generaciones; en segundo lugar los ciclos haplodiplontes donde se combina antigénesis con homogénesis; y en tercer lugar los haplodiplontes con alternancia antitética más una generación auxiliar. Estos 2 últimos casos se hallan enmarcados dentro de los ciclos triplobiónticos.

Llegado a este punto estimo de interés realizar un análisis comparativo de las estrategias evolutivas que operaron sobre los ciclos biológicos para la conquista del ambiente terrestre.

Después de haber estudiado el estimulante artículo de M.F. Willson (1981) "On the evolution of complex life cycles in plants" me atrevo a lanzar las ideas que expongo seguidamente, con la esperanza de que ellas puedan servir para mejor comprender cómo la materia viva se ha acomodado para conquistar el ambiente terrestre. Para ello, por efecto de las presiones ambientales, los seres vivos han ejercido una asombrosa plasticidad, manifiesta en diferentes sectores de diversos ciclos biológicos, lo cual ha desembocado en resultados diferentes pero en cierto modo equivalentes.

Este análisis comparativo se efectuará considerando, por un lado las plantas representantes del Tronco Verde, y por otro a los Vertebrados. Tanto unos como otros evolucionaron desde formas relativamente simples hacia otras más complejas iniciándose en ambientes acuáticos y conquistando más tarde el ambiente terrestre.

Esta transición se efectuó siguiendo estrategias diferentes, dependiendo de las características de los ciclos biológicos de las especies que fueron punto de partida.

Por ejemplo en Vertebrados los ciclos biológicos corresponden al tipo haplobión-tico diplóntico, esto es, se trata de especies con una sola generación en el ciclo; dicha generación es de naturaleza diploide y es productora de células gaméticas por meiosis.

En el caso de los representantes del Tronco Verde se trata de seres cuyos ciclos biológicos corresponden al tipo diplobión-tico haplodiplóntico, esto es, ciclos que abarcan 2 generaciones, una gametofítica de naturaleza haploide que produce gametas por mitosis, y otra esporofítica de carácter diploide que genera esporas por meiosis.

En los Vertebrados la transición de la vida acuática a la terrestre se efectuó mediante cambios en el proceso de fecundación y en adaptaciones de la etapa embrionaria. Es decir que el proceso evolutivo de transición actuó sobre la única generación que sus ciclos biológicos exhiben. En efecto si establecemos una serie muy simplificada tal como: Peces, Anfibios y Vertebrados terrestres (Reptiles, Aves y Mamíferos); encontramos que, en general, Peces y Anfibios poseen fecundación externa y también lo son el desarrollo del embrión hasta su adultez, todo lo cual se efectúa en ambiente acuático, aunque los adultos de los anfibios participan de vida terrestre (Fig. 49).

En los Vertebrados terrestres la fecundación evoluciona hacia una forma interna, en un ambiente equivalente al acuático, por cuanto se exige un medio fluido para el desplazamiento de los espermatozoides. En los Vertebrados ovíparos (Fig. 49G) parte del desarrollo embrionario ocurre *in utero* y parte en el ambiente externo; mientras que en los Mamíferos (Fig. 49H) el estado embrionario y parte del juvenil temprano se desarrolla *in utero*. Los marsupiales cuyos fetos nacen en estado muy rudimentario y completan su desarrollo en el marsupio, pero los Mamíferos placentarios nacen en estadios comparativamente más avanzados completando su desarrollo en el exterior sin el auxilio del marsupio.

Los vegetales del Tronco Verde evolucionaron a partir de especies haplodiplontes con ciclos diplobión-ticos, donde ambas generaciones son acuáticas y de fecundación externa (Fig. 49A). La formación de esporos de resistencia en los esporangios del esporófito, puede considerarse la primera característica que crea condiciones favorables para la exposición de las mismas al ambiente aéreo, esto es, a ambientes secos. La especialización hacia esporófitos adaptados a la dispersión de las esporas por el aire, como es el caso de los Briófitos (Fig. 49B), significó un avance muy importante; puesto que el ambiente acuático queda establecido como el ámbito característico de los gametófitos, mientras que el aéreo-terrestre lo es para el esporófito. Existe aquí una diferencia importante con el caso de los Vertebrados ya que en solo una parte de la generación (etapa embrionaria y juvenil temprana) es restringida al ambiente acuático; en lugar de afectar a una generación completa como es el caso de las plantas del Tronco Verde. Esta situación puede parangonarse con el caso de los

Anfibios donde la fecundación y el estado larval acuáticos se corresponden con la generación gametofítica íntegra de Briófitos y Pteridófitos (Fig. 49B, F).

Otro avance importante lo constituye la adaptación al parasitismo de los gametófitos sobre los esporófitos de la misma especie. Tal situación permitirá el desarrollo de las semillas. La fecundación se conserva externa en Cycadales y Ginkgoales pero pasa a ser interna cuando se desarrolla el sistema de copulación entre andrófito y ginófito en las restantes Gimnospermas y Angiospermas. De tal forma todas las Angiospermas y casi todas la Gimnospermas, a este respecto, pueden parangonarse a los Reptiles, Aves y Mamíferos.

Puede advertirse claramente que el camino evolutivo para la colonización de la tierra es semejante, empero en vertebrados ha afectado desigualmente la única generación de su ciclo biológico. En efecto, han quedado restringidas al ámbito acuático la fecundación, los estadios larvales y los juveniles tempranos mientras que los estadios juveniles tardíos y el adulto se adaptaron al medio aéreo-terrestre .

Los vegetales del Tronco Verde por su parte se vieron afectados de diversa manera debido a que sus ciclos biológicos poseen dos generaciones. Aquí en gametófito por entero conservó las características adaptativas del medio acuático, mientras que el esporófito se adaptó al medio aire-tierra.

La presencia de 2 generaciones alternantes en los ciclos biológicos determina la existencia de 2 procesos diferentes de embriogenia (Wardlaw 1955), a saber: la embriogenia gametofítica y la embriogenia esporofítica. Las mismas fueron afectadas de distinta manera en el curso de la evolución. Así, por ejemplo, en las algas haplodiplontes ambos procesos embriogénicos son de naturaleza externa (Fig. 49A); en Briófitos y Pteridófitos la embriogenia gametofítica se conserva externa, pero la esporofítica pasa a ser interna, intragametofítica (Fig. 49B); en Cycadales y Ginkgoales los procesos embriogénicos de ambas generaciones son internos, intrasporofítico el del gametófito e intragametofítico el del esporófito (Fig. 49C), nueva circunstancia que hace posible la aparición de las semillas. Esta situación se mantiene en las restantes Gimnospermas y en las Angiospermas.

5. Distribución de ciclos y taxones

En la figura 50 los distintos tipos de ciclos biológicos se han agrupado considerando en primer lugar el numero de generaciones en el ciclo (haplobiontes, diplobiontes y triplobiontes) luego, dentro de cada una de esas categorías se han considerado las fases nucleares donde se desarrollan las generaciones (haplontes diplontes o haplodiplontes). Asimismo para cada una de estas últimas categorías se

HAPLOBIONTES	DIPLOBIONTES	TRIPLOBIONTES
<p>Haplontes</p> <p><i>Botrydium sp.</i> <i>Lagenidium sp.</i> <i>Plasmopara viticola</i> <i>Entomophthora sp.</i> <i>Mucor sp.</i> <i>Rhizophyidium sp.</i> <i>Monoblepharis sp.</i> <i>Schizosaccharomyces sp.</i> <i>Dipodascus sp.</i> <i>Hydrodictyon sp.</i> <i>Spirogyra sp.</i> <i>Oedogonium sp.</i> <i>Chara sp.</i></p>	<p>Haplontes</p> <p><i>Oedogonium especies nan</i> <i>Endricas con homogonesis</i></p>	<p>Haplontes</p>
<p>Diplontes</p> <p><i>Saccharomyces ludwigii</i> <i>Taphryna deformans</i> <i>Tilletia sp.</i> <i>Acetabularia sp.</i></p>	<p>Diplontes</p>	<p>Diplontes</p>
<p>Haplodiplontes</p>	<p>Haplodiplontes</p> <p><i>Stemonitis sp.</i> <i>Plasmodiophora brasicae</i> <i>Syracosphaera sp.</i> <i>Saccharomyces sp.</i> <i>Peziza sp.</i> <i>Stigmatomyces sp.</i> <i>Agaricus sp.</i> <i>Volvariella volvacea</i> <i>Ustilago sp.</i> <i>Cutleria sp.</i> <i>Macrocystis sp.</i> <i>Liagora sp.</i> <i>Anthoceros sp.</i> <i>Marchantia sp.</i> <i>Funaria sp.</i> <i>Polypodium sp.</i> <i>Selaginella sp.</i> <i>Gymnospermae</i></p>	<p>Haplodiplontes</p> <p><i>Puccinia graminis</i> <i>Polysiphonia sp. ambas especies con homogonesis en la diplofase</i> <i>Angiospermae con generacion auxiliar en la triplofase (por excepci n en fases con otros complementos cromos micos)</i></p>

Fig.- 50

han incluido los taxones considerados en el texto.

VII. BIBLIOGRAFÍA

Aldrich, H. a. Ch. Mims. 1970. Synaptonemal complexes and meiosis in Myxomycetes. *Am. Jour. Bot.* 57 (8): 935-941.

Alexopoulos, C. J. 1966. Introducción a la micología. I-XX, 1-615, f. 1-194. Traducción al castellano de la edición en inglés de 1964, por A. P. L. Digilio. Eudeba, Buenos Aires.

Bacci, R. 1965. Sex determination. I-VII, 1-306 y fig. Pergamon Press, London.

Battaglia, E. 1982. Embryological questions: 4 Gynogonium versus archeogonium and the generalization of the prefixes andro- gyno- in plant reproduction. *Ann. Bot. (Roma)* 40: 1-7.

Biggs, R. 1967. *Dipodascus uninucleatus*. *Mycologia* 29: 34-44, f. 1-50.

Blackman, V. H. 1909. Alternation of generation and ontogeny. *New Phytol.* 8 (4): 207-218.

Boillot, A. 1972. Le cycle de *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kuetzing (Rhodophycée, Gigarfinale). *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 175-292, f. 1-6, lám. 1.

Bonnet, J. 1914. Reproduction sexuel et alternance des générations chez les Algues. *Progr. bei Botan.* 5 (1): 1-126, fig.

Bourgin, J. P. a. J. P. Nitsch. 1937. Obtention de *Nicotiana* haploides à partir d'étamines cultivées in vitro. *Ann. Physiol. Vég.* 9: 377-382.

Bower, F. O. 1908. The origin of a land flora. A theory based upon the facts of

alternation. I-XI, 1-727, f. 1-36. Mac Millan a. Co., London.

___ 1934. Fortpflanzung der Gewächse: Farne. Handwörterbuch der Naturwissensch. 4: 340-353, f. 1-11. Verlag von G. Fischer, Jena.

Caram, B. 1972. Le cycle de reproduction des Phéophycées-Phéosporées et ses modifications. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 151-160, f. 1-2.

Celakovsky, L. 1874. Ueber die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generations-Wechsels der Pflanzen. Sitzungsber. königl. böhm. Gesells. Wissens. 1874: 21-61. Prag. (No visto; dato obtenido de Svedelus, 1927: 353).

___ 1877. Ueber den dreifachen Generationswechsel im Pflanzenreiche. Zweite Abteilung. Ibidem (Sitz. der mathem.-naturw. Classe am 23 März 1877). 1-36. Prag.

Cocucci, A. E. 1969. El proceso sexual en Angiospermas. Kurtziana 5: 407-423, f. 1-6.

Codomier, L. 1972. Le cycle du Neurocaulon reniforme (P. et R.) Zanardini (Rhodophycée, Gigartinales). Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 293-310, f. 1-12.

Cook, W. R. L. 1935. Arch. Protistenk. 86: 58-89. (Obra no vista; dato tomado de Alexopoulos, 1966: 134-135, f. 48).

Corner, E. J. H. 1929. Studies in the morphology of Discomycetes II. The structure and development of the ascocarp. Trans. British Mycol. Soc. 14: 263-291. (Obra no vista; dato tomado de Gäumann, 1952).

Cutter (jr.), V. M. 1942. Nuclear behavior in the Mucorales. I. The Mucor pattern. Bull. Torrey Club 69: 480-508, f. 60. II. The Rhizopus, Phycomyces and Sporodinia patterns, *ibid.*: 592-616, f. 1-2.

Czurda, V. 1932. Ueber einige Grundbegriffe der Sexualitätstheorie. Beih. Bot. Centr. 50 (1^{ste}. Abt.; ¹): 196-210.

Chadefaud, M. 1972. Les cycles des Champignons comparés à ceux des algues. Soc. Bot. France, Mémoires 1972. 333-368, f. 1-18.

Chang, S. a. C. A. Yau. 1971. *Volvariella volvacea* and its life history. *Am. Jour. Bot.* 58(6): 552-561, f. 1-8.

Chapman, D. J. a. V. J. Chapman. 1961. Life histories in the Algae. *Ann. Bot. NS.* 25: 547-561.

Chihara, M. 1972. Germination of carpospores of *Pikea californica* and *Schimmelmanna plumosa* as found in Japan with special reference to their life history. *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 313-322, f. 1-3.

Darlington, C. D. 1956. *Chromosome botany*. I-XII, 1-186, f. 1-35. G. Allen & Unwin Ltd. London.

Dixon, P. S. 1963. Terminology and Algae life histories with particular reference to the Rhodophyta. *Ann. Bot.* 27 (106): 353-355.

___ 1972. Life history studies in genera of the Cryptonemiales. *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 323-332.

Drew, K. M. 1955. Life histories in the Algae with special reference to the Chlorophyta, Phaeophyta and Rhodophyta. *Biol. Rev.* 30: 343-390.

Dubois-Tylski, Th. 1972. Le cycle de *Closterium moniliferum* "in vitro". *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 183-200, f. 1-2, lám. 1-2.

Engler, A. 1889. Embryophyta siphonogama. Engler u. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 2 (1): 1-5. Verlag von W. Engelmann, Leipzig.

Ernst, A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. I-XIV, 1-665, f. 1-172. Taf. 1-2. Verlag von G. Fischer, Jena.

Ettl, H., D. G. Müller, K. Neumann, H. A. v. Stosch and W. Weber. 1967. Vegetative Fortpflanzung. Partenogenese und Apogamie bei Algen, in W. Ruthland, *Encyclopedia of plant physiology* 28: 597-776, f. 1-110. Springer-Verlag, Heidelberg.

Feldmann, J. 1972. Les problèmes actuels de l'alternance de générations chez les

Algues. Soc. Bot. France, Mémoires 1972. 7-38, f. 1-7. Paris.

Gäumann, E. A. 1952. The fungi. 1-420, f. 1-440. (Traducción del alemán al inglés por F. L. Wynd). Hafner Publ. Co., New York, London.

Gayral, P. et al. 1972. Alternance morphologique de générations et alternance de phases chez les Chrysophycées. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 215-230, tab. 1-3.

Guha, S. a. S. C. Maheshwari. 1964. "In vitro" production of embryos from anthers of *Datura*. *Nature* 204: 497.

Guilliermond, A. 1940. Sexuality, developmental cycle and phylogeny of yeasts. *Bot. Rev.* 6 (1): 1-24.

Hammerling, J. a. M. Hartmann, 1954. Riproduzione e sessualità nelle piante e negli animali. I-VII, 1-283, f. 1-149. (Trad. C. Barigozzi). Hoepli, Milano.

Hartmann, M. 1934. Fortpflanzung der Tiere. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften* (2^a Aufl.) 4: 461-504, f. 1-44. G. Fischer, Jena.

___ 1956. Die sexualität. I-XV, 1-463, f. 1-288. Gustav Fischer, Verlag, Stuttgart.

Hauke, R. L. 1971. The effect of light quality and intensity on sexual expression in *Equisetum* gametophytes. *Am. Jour. Bot.* 58 (5): 373-377.

Hofmeister, W. 1851 (1862). On the germination, development and fructification of Higher Cryptogamia and on the fructification of Coniferae (English translation by F. Curry from the 1851 german edition). London.

Janet, Ch. 1914. L'alternance sporophyto-gametophytique de générations chez les Algues. 1-108. Limoges.

Karling, J. 1942. The Plasmodiophorales. 1-144, pl. 1-17. Published by the author, New York.

Knaggs, F. W. 1972. Cultivation techniques and their application to the study of

Rhodophycean life-histories. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 237-246.

Lang, W. H. 1898. A theory of alternations in archegoniate plant based upon the ontogeny. *New Phytol.* 8: 1-12.

Lang, W. H. Bower et al. 1909. Discussion on alternation of generations at the Linnean Society of London. *New Phytol.* 8: 104-116.

Loiseaux, S. 1972. Variations des cycles chez les Myrionématacées et leur signification phylogénétique. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 105-116, f. 1-5.

Magne, F. 1972. Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 247-268, f. 1-18.

Martens, M. P. 1953. Evolution et cycles de développement chez les Champignons. *Revue Gén. Bot.* 61: 5-15.

Martin, E. M. 1940. The morphology and cytology of *Taphrina deformans*. *Am. Jour. Bot.* 27: 743-751.

Müller, D. G. 1972. Studies on reproduction in *Ectocarpus siliculosus*. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 87-98, f. 1-10.

Nitsch, J. P. 1969. Experimental androgenesis in *Nicotiana*. *Phytomorphology* 19 (4): 389-404, f. 1-24.

Nitsch, J. P. et C. Nitsch. 1970. Obtention de plantes haploïdes à partir de pollen. *Bull. Soc. Bot. France* 117 (7-8): 339-360, f. 1-16, tab. 1-3.

Perrot, Y. 1972. Les *Ulothrix* marines de Roscoff et le problème de leur cycle de reproduction. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 67-74, f. 1-3.

Pincher, H. C. 1937. A genetical interpretation of alternation of generations. *New Phytol.* 36 (2): 179-183.

Pringsheim, N. 1877. Ueber den Generationswechsel der Thallophyten un seinen Anschluss an den Generationswechsel der Moose. Monatsber. königl. Ak. Wissens. Berlin vom Dezember 1876. (No visto; dato tomado de Celakovsky 1877: 3).

___ 1878. Ueber die Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Jahrb. Wissens. Bot. 11: 1. (No visto; dato tomado de Bower 1934: 353).

Ramón y Cajal, S. 1946. Cuentos de vacaciones. 3^a. ed. 1-238. Espasa-Calpe Argentina, Colección Austral, Buenos Aires.

Rees, O. L. 1932. The morphology and development of *Entomophthora fumosa*. Am. Jour. Bot. 19: 205-217.

Resende, F. 1967. General principles of sexual and asexual reproduction and life cycles (Ed. W. Ruthland). Handbuch der Pflanzenphysiologie 18: 257-281.

Riddle, L. W. 1907. On the cytology of the Entomophthoraceae. Proc. Am. Acad. 42: 177-200.

Rieger, R., A. Michaelis a. M. M. Green. 1968. A glossary of genetics and cytogenetics classical and molecular. 3rd. ed. 1-506, f. 1-89. Springer Verlag, Berlin, etc.

Roberts, M. a. F. M. Ring. 1972. Preliminary investigations into conditions affecting the growth of the microscopic phase of *Scytosiphon lomentarius* (Lyngbye) Link. Soc. Bot. France, Mémoires 1972: 117-128.

Schröter, J. 1897. Peronosporineae. Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien 1 (1): 108-119. Verlag von W. Engelmann, Leipzig.

Sharp, L. W. 1934. Introduction to cytology. I-XIV, 1-567, f. 1-230. Mac Graw-Hill Book Co. New York.

Sharp, W. R., D. R. Dougall a. E. F. Paddock. 1971. Haploid plantelets and callus from immature pollen grains of *Nicotiana* and *Lycopersicon*. Bull., Torrey Club 98 (4): 219-222.

Sparrow (jr.), F. K. 1993 a. Inoperculate chytridiaceous organisms collected in the vicinity of Ithaca. N. Y., with notes on the other aquatic fungi. *Micologia* 25: 513-535, f. 1-24.

___ 1933 b. The Monoblepharidales. *Ann. Bot.* 47:517-542.

___ 1931. Nuclear phases and alternation in the Rhodophyceae. *Beih. Bot. Centr.* 48(1): 38-59, f. 1-5.

Svedelius, N. 1927. Alternation of generations in relation to reduction division. *Bot. Gaz.* 83:362-384.

Tansley, A. G. 1912. Meiosis and alternation of generations. *New Phytol.* 11 (5-6): 213-216.

Thaxter, R. 1896. Contributions toward a monograph of the Laboulbeniaceae I. *Mem. Am. Acad.* 12: 195-492. The University of Minnesota Press, Minnesota.

Tilden, E. 1935. The algae and their life relations. *Fundamentals of phycology*. 2nd. ed. I-XII, 1-550, f. 1-257. The University of Minnesota Press, Minneapolis.

Van Den Hoek, C. et al. 1972. L'interprétation des données obtenues, par des cultures unialgales, sur les cycles évolutifs des algues. Quelques exemples tirés des recherches conduites au laboratoire Groningue. *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 45-66, f. 1-14.

Von Denffer, D. 1972. Essai d'une unification de la nomenclature relative aux éléments reproducteurs chez les végétaux. *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 39-44.

Von Stosch, H. A. 1972. Le signification cytologique de la "cyclosa nucléaire" dans le cycle de vie des Dinoflagellés. *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 201-212, f. 1-8, Tab. 1.

Wardlaw, C. W. 1955. *Embryogenesis in plants* : 1-381. Mrthuen, London.

Westergaard, M. 1958. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. *Adv. Genet.* 9: 217-281, f. 2. Academic Press Inc. New York.

Wetmore, R. H., A. E. Demaggio a. G. Morel. 1963. A morphogenetic look at the alternation of generations. *Jour. Ind. Bot. Soc.* 42 (A): 306-319.

Widder, F. J. 1967. Die Generationswechsel der Spermatophyten. *Aquilo, Ser. Bot.* 6: 273-296, f. 1-6.

Willson, M. 1981. On the evolution of complex life cycles in plants. *Ann, Missouri Bot. Gard.* 68: 275-300.

Winkler, H. 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreiche. I-VI, 1-231. Verlag von G. Fischer, Jena.

___ 1934. Fortpflanzung der Gewächse: Apomixis. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften* 4: 451-461, f. 1-9. Verlag von G. Fischer, Jena.

Wynne, M. 1972. Culture studies of pacific coast Phaeophyceae. *Soc. Bot. France, Mémoires* 1972: 129-144, f. 1-27.

Zimmermann, W. 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Ueberblick über Tatsachen und Probleme. I-XI, 1-452, f. 1-250. Verlag von G. Fischer, Jena.

__ 1932. Phylogenie. En Fr. Verdoorn (ed.). *Manual of Bryology*: 433-464, f. 1-8. M. Nijhoff, The Hague.

___ 1955. Phylogenie der Archegoniaten-Generationswechsel. *Fedde Repert.* 58

(1-3):283-307.

VIII. GLOSARIO

Alternación antitética. Ver Antigénesis.

Alternación homóloga. Ver Homogénesis.

Andrófito. Planta sexuada masculina, gametófito masculino, microgametófito.

Andróspora. Espora que, al germinar, origina un gametófito masculino, o sea un andrófito.

Androsporangio. Esporangio que produce andrósporas, saco polínico de los estambres.

Androsporófito. Esporófito que produce andrósporas.

Androginosporófito. Esporófito portador de andro- y ginosporangios, esporófito monoico.

Anfimixis. Mezcla o unión íntima, referida a la fusión de gametos en el momento de la fecundación.

Anteridio. Gametangio donde se originan los gametos masculinos.

Anterozoide. Gameto masculino móvil; sinónimo de espermatozoide, pero más adecuado cuando se refiere al Reino Vegetal.

Antigénesis. La alternación de generaciones y de fases nucleares están coordinadas de modo tal, que hay una concordancia en el tiempo y el espacio de la generación esporofítica con la diplofase, y de la generación gametofítica con la haplofase; en otras palabras, haplofase y diplofase están representadas por sendas generaciones.

Aplanogameto. Gameto sin aparato locomotor, es decir sin flagelos.

Aplanóspora. Espora inmóvil, sin flagelos, provista de una pared especial.

Apogamia. Formación de un embrión, sin previa fecundación, a partir de cualquier célula del gametófito excepto la oosfera.

Apomixis. Formación de un embrión sin previa fecundación, a partir de células del gametófito como del esporófito.

Aposporia. Formación de esporas, que usualmente son engendradas, por meiosis, sin que ocurra este proceso de reducción.

Arquegonio. Gametangio femenino de estructura compleja, característico de Briófitos y Traqueófitos. Su complejidad radica en que las células fértiles están encerradas dentro de una estructura de células estériles (pared gametangial). Por lo común, salvo adaptaciones muy especiales, tiene forma de balón, diferenciado en

cuello y vientre. Usualmente sólo es viable una de las células protegidas por la pared gametangial, pues las restantes (células del canal del cuello y del vientre) se consumen en la formación de mucílago, para facilitar el acceso de los anterozooides.

Ascogonio. Gametangio femenino de los Ascomycetes; su estructura es a menudo cenocítica, y está provisto de un tricógino, que funciona como órgano receptivo, de manera semejante al tricógino de los carpogonios de los Rodófitos.

Autosoma. Cualquier cromosoma con excepción de los cromosomas sexuales.

Cariocinesis. Etapa de la división celular en la cual ocurre la segmentación del núcleo, se mantenga o no en los núcleos hijos el número cromosómico inicial; junto con la citocinesis, completa el proceso de la reproducción celular (Sharp 1934; 105). Algunos autores (Rieger, Michaelis a. Green 1968: 256) restringen el uso de este término, aplicándolo únicamente a aquellas divisiones nucleares en que se mantiene invariable el número cromosómico, siendo entonces sinónimo de mitosis.

Cariogamia. Fusión de 2 núcleos de distinta polaridad. Suele ocurrir inmediatamente después de la plasmogamia, pero en Basidiomycetes y Ascomycetes la cariogamia es demorada, y se produce mucho después de la plasmogamia. Aparece, en consecuencia, un micelio dicariótico, donde la cariogamia recién se produce en las células madres de ascos y basidios.

Carpogonio. Gametangio femenino de los Rodófitos, equivalente a un oogonio; la única célula que lo integra tiene una porción alargada a modo de pelo, llamado tricógino, y que actúa como órgano receptivo de los espermacios.

Carposporófito. Generación que resulta del carpogonio fecundado; se compone de breves filamentos llamados gonimoblastos, en cuyos extremos se originan las carpósporas.

Célula germinal. En sentido amplio equivalente a célula reproductiva. Engler (1889: 5) usa este término en sentido restringido, aludiendo solamente a las esporas de Briófitos, Pteridófitos y Antófitos.

Célula germinativa. Célula que al germinar, inicia, por mitosis sucesivas, una generación. En este sentido, casi todas las esporas y muchos cigotos encajan en este concepto; pero quedan excluidos del mismo, los gametos y aquellas esporas (p. ej. en Mixófitos) y cigotos donde ocurre meiosis para luego dar esporas.

Célula reproductiva. Toda suerte de célula por medio de la cual puede reproducirse un organismo, ora por simple división (ej. esporas y cigotos) ora por conjugación con otra célula (ej. gametos).

Célula sexual. Gameto.

Citocinesis. Etapa de la división celular en la cual ocurre la segmentación del citoplasma; en correspondencia con los resultados de la cariocinesis, completa la

producción de las células hijas.

Contrasexuado. De sexo opuesto (Ramón y Cajal, 1946: 102).

Cromosoma sexual. Cromosoma que interviene en la determinación del sexo.

Diplofase. Parte del ciclo vital de un organismo, en la cual las células poseen un número diploide de cromosomas. Comprende tanto células reproductivas como vegetativas.

Diploide. Alude al número cromosómico cuando corresponde al número somático o zigótico ($2n$). Se aplica a los organismos, a la fase de sus ciclos biológicos y a cada una de las células comprendidas en aquélla, cuando éstas llevan dicho complemento cromosómico.

Diplobionte. Organismo con 2 generaciones en su ciclo biológico, ya se trate de homogénesis o antigénesis.

Diplonte. Organismo en cuyo ciclo vital domina la diplofase (compuesta por 1 o por 2 generaciones), estando la haplofase representada únicamente por los gametos.

Embriogenia. Génesis del embrión y curso de su desarrollo. En el sentido de Wardlaw (1955) comprende los estadios iniciales de cualquier generación sea gametofítica como esporofítica.

Especie. Concepto harto difícil de definir; desde el punto de vista práctico, es empleado para referirse a “clase de organismos”. O sea: las especies biológicas son grupos diferentes de plantas o animales, que constituyen unidades naturales; éstas se caracterizan por una morfología definida, por habitar un área propia, y por hallarse con frecuencia aisladas reproductivamente de otras unidades similares. Las evidentes dificultades para definir el concepto de especie, quizás justifiquen recordar aquí la cínica afirmación de un botánico inglés: “Una especie es un organismo o un agregado de organismos al cual se aplica un nombre binomial”.

Esporangio. Estructura que contiene las esporas. Los esporangios de las Algas y de los Hongos están constituidos por la pared de la célula madre de los esporos pero, en Briófitos y Traqueófitos, los esporangios tienen una estructura compleja, pues un número variable de células vegetativas estériles integran la pared esporangial.

Esporidad. Condición según la cual un organismo se lo puede distinguir por el tipo de esporos que produce.

Esporófito. Generación productora de esporas.

Esporulación heterofásica. Fenómeno asexual en virtud del cual un organismo produce esporas, que engendran una fase nuclear distinta a la fase a que él pertenece; su ocurrencia presupone siempre una meiosis previa.

Esporulación homofásica. Fenómeno por el cual se reproducen esporas que

engendran la misma fase nuclear a que pertenece el individuo esporulante; siempre son el resultado de procesos mitóticos.

Fase. Parte del ciclo vital de un organismo caracterizada por un número determinado de cromosomas (Fase haploide: ver Haplofase; Fase diploide: ver Diplofase). Dicha fase tiene un significado distinto al aplicado a los micelios fúngicos; se refiere al número de núcleos de sus células (micelios mono- y dicarióticos).

Fenótipo. Aplícase, en un individuo, al conjunto de sus caracteres apreciables directamente por nuestros sentidos; en otros términos, es la expresión sensible del genótipo.

Gametangio. Estructura dentro de la cual se diferencian los gametos. Los gametangios de las Algas (excepto Carófitos) y de los Hongos, están constituidos por las paredes celulares de las células madres de los gametos. Pero en Carófitos, Briófitos y Traqueófitos, los gametangios son estructuras más complejas, pues un número variable de células vegetativas estériles integra la pared gametangial.

Gameto. Célula diferenciada sexualmente, cuyo destino es fusionarse con otra de polaridad opuesta.

Gametófito. Generación productora de gametos; según la sexualidad de éstos, los gametófitos pueden ser masculinos o femeninos o hermafroditas.

Gen. Unidad genética elemental contenida en lugares determinados de los cromosomas.

Generación. Período de desarrollo, dentro del ciclo biológico de un organismo, cuyo origen es una serie de mitosis sucesivas a partir de un determinado tipo de célula germinativa; resulta, así, un cuerpo vegetativo pluricelular (con mayor o menor grado de organización, según las especies) o numerosas células libres, en el caso de los organismos unicelulares. Quedan excluidos del concepto de generación todas las células reproductivas. (Véase la “nota al pie de página” en pág. 14, para la otra acepción con que se emplea este término en biología).

Generación carposporofítica. Ver Carposporófito.

Genoma. Juego de cromosomas característico de un organismo.

Genótipo. Constitución genética de un organismo; comprende el conjunto de caracteres de éste, tanto aquellos que se expresan fenotípicamente, como los latentes o potenciales.

Ginófito. Planta sexuada femenina, gametófito femenino, megagametófito.

Ginóspora. Espora generadora del ginófito.

Ginosporangio. Esporangio que produce ginósporas. En Gimno- y Angiospermas se lo identifica con la nucela de los óvulos.

Ginosporófito. Esporófito portador de ginosporangios exclusivamente.

Haplobionte. Organismo con una sola generación en su ciclo biológico.

Haplodiplonte. Organismo con 2 fases nucleares más o menos prolongadas; es decir que la haplofase no está representada únicamente por las gametas, y que la diplofase no queda reducida a la cigota. Por lo tanto, el respectivo ciclo vital siempre tiene alternación antitética de generaciones.

Haplofase. Parte del ciclo vital de un organismo caracterizada porque sus células poseen un número haploide de cromosomas; comprende tanto células vegetativas como reproductivas.

Haploide. Aplicado a una célula, cuando tiene el complemento gamético de cromosomas; por extensión, su uso se aplica a las fases nucleares, a las generaciones, y a los organismos.

Haplonte. Organismo en cuyo ciclo vital domina la haplofase (diferenciada en 1 o en 2 generaciones); la diplofase se reduce a la cigota.

Heterogameto. Gameto notoriamente diferenciado de su contrasexuado.

Holocárpico. Aplícase a los organismos en que todas sus células componentes, luego de pasar por un estado vegetativo, se transforman en células reproductivas.

Homogénesis. Alternancia de 2 generaciones dentro de una misma fase nuclear del ciclo biológico; es decir, éste se compone de 2 generaciones haploides, o bien de 2 diploides.

Individuo. En cualquier especie biológica, cada uno de los seres organizados que la componen. Ejemplo: en Traqueófitos heterosporados son individuos cada uno de los gametófitos masculinos y femeninos, así como los esporófitos. En Angiospermas, además, el xenófito es asimismo un individuo.

Isogameto. Gameto morfológicamente semejante a su contrasexuado.

Mitosis. División nuclear mediante la cual se mantiene constante el número cromosómico en los núcleos hijos. Por extensión, se aplica a todo el proceso de división celular, es decir incluyendo la citocinesis (Darlington 1956: 1). Este término ha sido sinonimizado con cariocinesis, pero con distinto alcance; para unos (Sharp 1934: 105, 252, f. 149) ambos términos aluden a divisiones nucleares sin tener en cuenta la dotación cromosómica de los núcleos hijos; por ello, estos autores distinguen los casos de mitosis somática (cuando el número cromosómico se conserva), de los de mitosis meiótica (cuando el número cromosómico se reduce); para otros (Rieger, Michaelis a. Green 1968: 292), en cambio, mitosis y cariocinesis se refieren exclusivamente al caso en que el número cromosómico se mantiene invariable.

Meiosis. Divisiones nucleares por las que se forman 4 núcleos hijos con número reducido de cromosomas, como resultado del apareamiento de los mismos durante la sinapsis. En una meiosis normal se distinguen 2 etapas denominadas respectivamen-

te: primera división meiótica (meiosis I) y segunda división meiótica (meiosis II). Por extensión, este término se aplica también a las divisiones celulares completas, es decir incluyendo también las respectivas citocinesis, pero siempre con las características nucleares antes anotadas (Frey-Wyssling a. Muhlethaler 1965: 375; Darlington 1956: 6).

Nanándrica. Aplícase a las Edogoniáceas con gametófitos masculinos enanos, para diferenciarlas de las especies macrándricas, que poseen gametófitos masculinos normales.

Oosfera. Gameto femenino inmóvil, sin flagelos.

Oogonio. Gametangio femenino que produce gametos inmóviles u oosferas; las mismas pueden ser fecundadas “in situ”, o bien después de liberadas.

Organismo. Término usado alternativamente con el mismo alcance que el de especie, o a veces con el de individuo.

Planogameto. Gameto flagelado, por ende móvil.

Plasmogamia. Fusión de los citoplasmas de 2 gametos de distinta polaridad.

Partenogénesis. Formación de un embrión a partir de un gameto femenino no fecundado.

Sexualidad. Condición según la cual un organismo puede ser distinguido por las células gaméticas.

Sifonogamia. Fertilización mediante la formación de un tubo o sifón, como es el caso de la mayoría de las Gimnospermas y de todas las Angiospermas.

Singamia. Unión de 2 gametos para formar un cigoto. Comprende plasmogamia y cariogamia.

Triplobionte. Organismo con 3 generaciones en su ciclo biológico.

Xenófito. Generación auxiliar de las Angiospermas, originada por el concurso sexual entre un gameto masculino y la “célula media” del gametófito femenino (que contiene el llamado “núcleo secundario”). No se integra al ciclo reproductivo puesto que no produce estructuras reproductivas propias, actuando a menudo como un tejido reservante dentro de la semilla. Comúnmente se lo denomina “endosperma”, y, a veces, “albumen”.

Zigóspora. Cigoto provisto de una pared especial, que le confiere gran resistencia.

Zigoto o Zigota. Célula resultante de la conjugación de 2 gametos.

Zoidiogamia. Fertilización de un gameto femenino inmóvil por un gameto masculino flagelado y que, por ello, se desplaza por sí mismo.

Zoóspora. Célula flagelada, móvil, que, por mitosis sucesivas, origina una generación.

IX. INDICE DE NOMBRES LATINOS

A

Acetabularia 53, 69
 Agaricales 41, 42, 43
 Agaricus 41
 Angiospermae 62
 Anthoceros 55
 Anthocerotales 55
 Ascomycetes 35, 68
 Ascomycotina 34, 35, 36, 37, 38, 40

B

Basidiomycetes 68
 Basidiomycotina 41, 42, 43, 44, 68
 Berberis 45
 Botrydium 24, 69
 Bryales 57, 59
 Bryophyta 55, 56

C

Ceramiales 49
 Cutleria 46
 Cutleriales 46
 Chara 54
 Charales 54
 CHAROPHYTA 54
 Charophyta 54
 Chlorococcales 50
 CHLOROPHYTA 50
 Chlorophyta 27, 50, 51, 52, 53
 Chryomonadales 25
 Chytridiales 27

D

Dasycladales 53, 69
 Dicotyledonae 62

E

Endomycetales 35, 36, 37
 Entomophthora 31
 Entomophthorales 31
 Ephedra 61
 Eumycota 27

F

Filicales 15, 58
 Funaria 57

G

Gnetales 61

H

Heterosiphonales 24
 Hydrodictyon 50

L

Laboulbeniales 39
 Lagenidiales 29
 Lagenidium 29
 Laminariales 47
 Liagora 48, 68

M

Macrocystis 47
 Marchantia 56
 Marchantiales 56
 Mastigomycotina 27, 28, 29, 30
 Monoblepharidales 28
 Monoblepharis 28
 Mucor 32
 Mucorales 32
 Myxomycota 21

N

Nemaloniales 48

O

Oedogoniales 52

Oedogonium 52

P

Pennales 26

Peronosporales 30

Peziza 38

Pezizales 38

PHAEOPHYTA 46

Plasmodiophora 23

Plasmodiophorales 23

Plasmopara 30

Polypodium 58

Polysiphonia 46, 49, 68

R

Rhizophidium 27

RHODOPHYTA 48

T

Tracheophyta 58

U

Uredinales 45

Ustilaginales 43, 44

Ustilago 44

V

Volvariella 42

