

## ALGUNOS ASPECTOS DE LOS PROCESOS REPRODUCTIVOS Y CICLOS DE VIDA EN LAS ALGAS

Claudia Ibarra-Vázquez \*  
Marco Antonio Hernández-Muñoz \*\*

\* Laboratorio de Fisiología, Facultad de Ciencias, UNAM

\*\* Herbario FEZA, FES Zaragoza, UNAM

### RESUMEN

Los procesos reproductivos, comunes a todos los seres vivos, adquieren interesantes modificaciones, particularmente en las algas que se reproducen de manera sexual (lo que les confiere una necesaria dualidad biológica: constancia y variabilidad genética) y asexual. En el primer caso se reconocen cuatro tipos de ciclos de vida: cigótico, gamético, espórico (o alternancia de generaciones) y somático, esta delimitación responde a la relación existente entre la fecundación y la meiosis. La reproducción asexual se encuentra ligada a la naturaleza celular del organismo (procariota, eucariota) y a su nivel de organización ya que de esto dependerán los mecanismos que permitan la repartición del genoma y el tipo de reproducción vegetativa (fisión binaria, clonación, esporulación, y fragmentación).

**Palabras clave:** ciclo de vida, sexual, asexual, alga.

### ABSTRACT

The reproductive processes common to every living being acquire interesting modifications particularly the algae, which reproduce both sexually (by means of which they have a necessary biological duality, i.e. genetic constancy and variability) and asexually. In the case of sexual reproduction, four types of life cycles are recognizable: zygotic, gametic, sporadic (or alternation of generations) and somatic. This delimitation is derived from the relationship between singamy and meiosis. Asexual reproduction is linked to the cellular nature of an organism (i.e. prokaryotic or eukaryotic) and its level of organization which in turn will determine the genome division mechanisms as well as the type of vegetative reproduction (binary fission, cloning, sporulation and fragmentation).

**Key words:** life cycles, sexual, asexual, algae.

### INTRODUCCIÓN

**L**os procesos de autoperpetuación de los seres vivos a través del tiempo, han dado como resultado la biodiversidad que compone nuestro planeta. Desde el momento de su aparición, hasta nuestros días, la historia para cada grupo ha sido diferente debido a su interacción tanto con otros organismos como con su ambiente, es así que el potencial reproductivo provee a los seres vivos de dos características evolutivas básicas y complementarias: la permanencia y la modificación de sus generaciones.

Dentro de esa gran diversidad, tomaremos al grupo de las algas, que por la riqueza de especies que lo componen, poseen una gran potencialidad reproductiva que permite explicar este proceso y sus relaciones e implicaciones ecológico-evolutivas en un contexto general.

El conjunto de las algas, comprende organismos tanto procariotas (cianofitas y proclorofitas) como eucariotas (rodofitas, clorofitas, feofitas, crisofitas, bacilarofitas, xantofitas y pirrofitas por citar algunos) y en él quedan bien representados los dos tipos básicos de reproducción: asexual y sexual. No obstante sus ciclos de vida son diversos tienen patrones básicos que se pueden aplicar casi a cualquier otro organismo y permiten tener las bases necesarias para entender modificaciones particulares.

Una vez planteada la terminología empleada y los lineamientos generales de la reproducción y ciclos de vida en el desarrollo del presente escrito, se les ubicará y relacionará de manera general con los grupos vegetales (tendencias evolutivas y líneas filogenéticas), y se considerarán sus particularidades reproductivas, las cuales han sido un gran elemento de

para ubicar a las algas como un grupo que evolutivamente no comparten al mismo ancestro.

### REPRODUCCIÓN

Reproducción es un vocablo que proviene de la raíz latina ***producere***: producir y la preposición ***re*** que implica repetición, literalmente es volver a producir o engendrar. En Biología significa producir otra vez un organismo a partir de un ser que alcanzó la madurez, lo que establece un ciclo de vida. Asexual, del latín ***asexualis*** significa que no tiene sexo, o que se verifica sin el concurso de los sexos; y la palabra sexo procede del latín ***sexus***, y ésta probablemente de ***secare***: cortar, dividir, y se aplica a las especies que están diferenciadas en dos sexos (masculino y femenino) (Font Quer, 1982).

### REPRODUCCIÓN ASEXUAL

La reproducción asexual es también llamada reproducción vegetativa, en esta modalidad la unidad reproductora puede originarse del organismo parental completo, o sólo de una porción de éste. Es una secuencia gradual de acontecimientos donde un organismo origina a otro sin que se presenten cambios genéticos, cualitativos o cuantitativos, excepto si se presenta una mutación, en cuyo caso el cambio se transmite íntegramente a la siguiente generación; o por algunos fenómenos especiales que se abordarán posteriormente. Este proceso se encuentra ligado a la naturaleza celular del organismo (procariota o eucariota) y su nivel de organización, ya que de esto dependerán los mecanismos que permitan la repartición del genoma y el tipo de reproducción asexual.

En los organismos de naturaleza procariota el material genético (DNA) se encuentra como una sola hebra a nivel citoplasmático y "sólo requiere" **replicarse** y repartirse equitativamente en las células hijas, ya sea para multiplicarse o simplemente crecer, es decir, si son unicelulares al dividirse la célula se multiplican los individuos pero si el nivel de organización es más complejo, entonces el individuo puede crecer por medio de la división de sus células.

En las células eucariotas la reproducción asexual adquiere un nivel de complejidad distinto debido a que el DNA está rodeado por una doble membrana (la membrana nuclear) y asociado a proteínas (histonas) para formar los cromosomas. En este caso en particular interviene un complejo mecanismo en la repartición del material genético: la **mitosis**, que consiste en una serie de eventos que implican una replicación del genoma; la alineación de los cromosomas; formación del aparato microfibrilar (huso acromático); la división del núcleo o cariocinesis y, por último, la división de la célula o citocinesis. Sin entrar en detalles del proceso mitótico hay que considerar que durante éste la información genética es repartida de manera equitativa de la misma forma que en los procariotas pero por medio de un mecanismo diferente. El organismo puede multiplicarse y/o crecer mediante este proceso en función de su nivel de organización. Los diversos tipos de

reproducción asexual en algas se resumen en el cuadro I (ver página siguiente).

En la esporulación las características morfológicas o del lugar de su formación (Bold y Wynne, 1978; Lobban y Harrison, 1994; Scagel *et al.*, 1991; South y Whittick 1987) permiten subdividirlas en: zoosporas (si presentan flagelos); aplanosporas (si carecen de flagelos); endosporas (formadas dentro de la célula); exosporas (formadas fuera de las células); monosporas o bisporas (esporas formadas por vía asexual, son características del grupo de las rodofitas) y paraspores (masas irregulares de monosporas que se presentan en el grupo de las clorofitas) como lo señalan Bold y Wynne, 1978; Lee, 1989 y Lobban y Harrison, 1994. Los tipos de reproducción asexual pueden presentarse tanto en procariotas como en eucariotas bajo su particular mecanismo.

### REPRODUCCIÓN SEXUAL

La sexualidad es una polaridad quimiofisiológica de células especializadas para la reproducción en individuos de la misma especie y sólo la presentan los eucariotas. Dicha polaridad implica la existencia de dos extremos opuestos y esto se traduce en la separación sexual: femenino y masculino o bien factores + y - (figura 1) cuando no es posible una diferenciación morfológica. Si ambos sexos se encuentran en un mismo individuo se le denomina monoico (figuras 2 y 3) y si existen sexos separados, es decir, individuos femeninos y masculinos entonces son dioicos (figuras 1, 4).

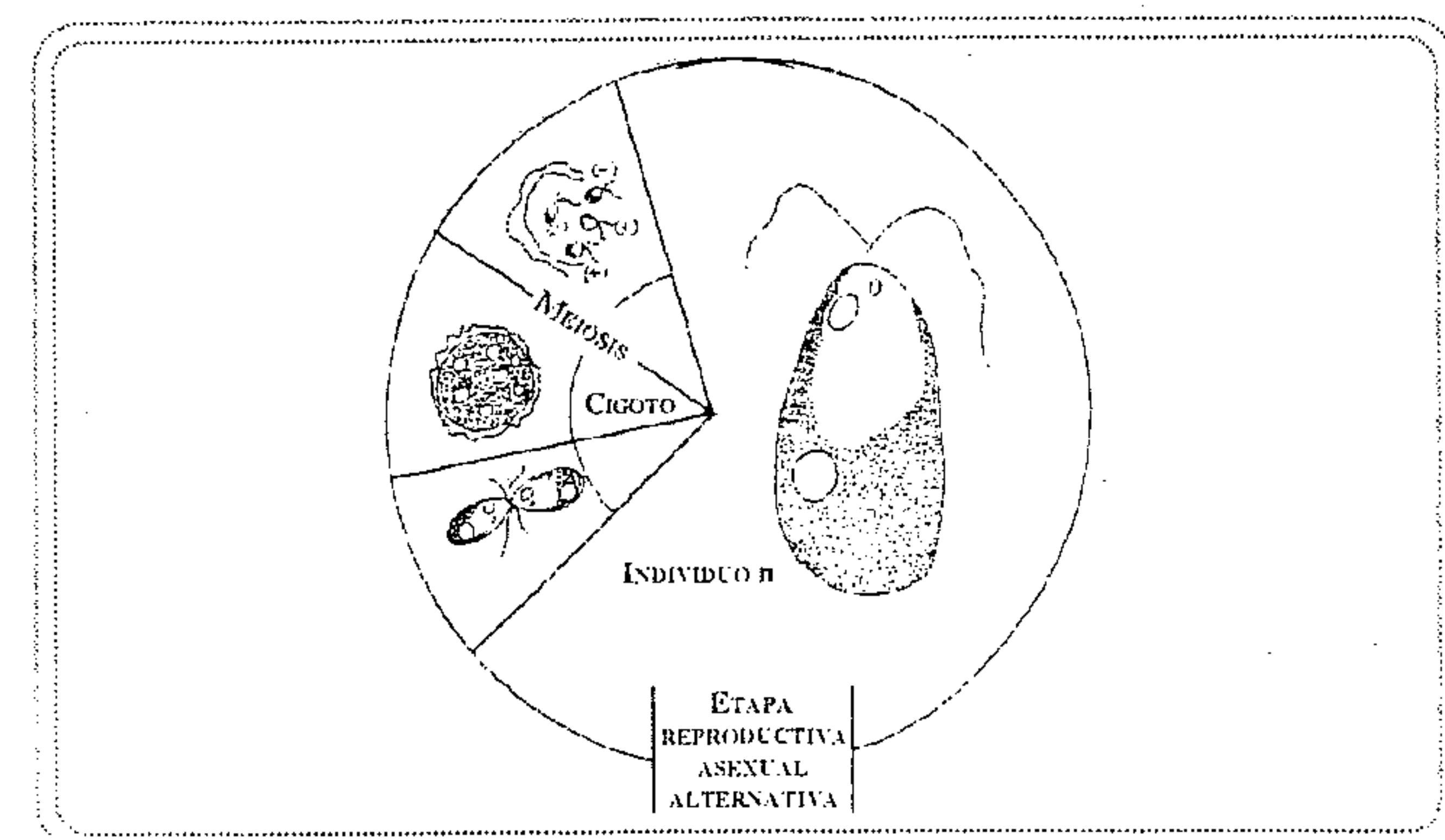


Figura 1. *Chlamydomonas*, reproducción sexual. Un individuo completo puede funcionar como un gameto para resaltar sus diferencias fisiológicas se les denomina como (+) y (-); por ésto puede considerárseles dioicos.

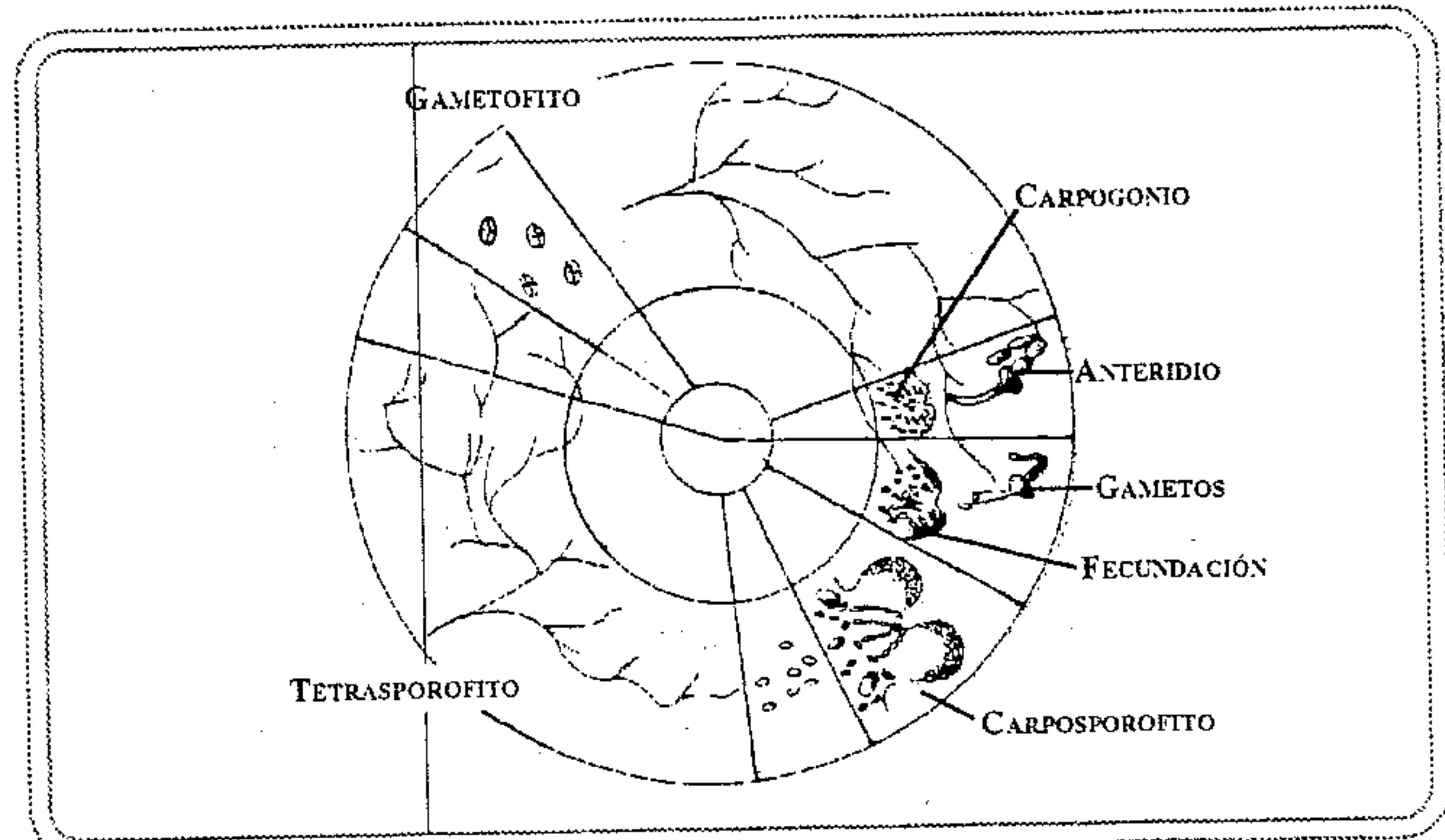
Dentro del orden biológico una de las reglas genéticas es que el número cromosómico de una especie se conserve constante. Este número no se ve afectado en los procesos de reproducción asexual puesto que la célula duplica y reparte su información genética a la siguiente generación celular de manera equitativa mediante el proceso mitótico. Pero de existir sexualidad se implican dos cosas:

1. Fusión de gametos (fecundación), mediante dos eventos: la unión de citoplasmas, denominada plasmogamia,

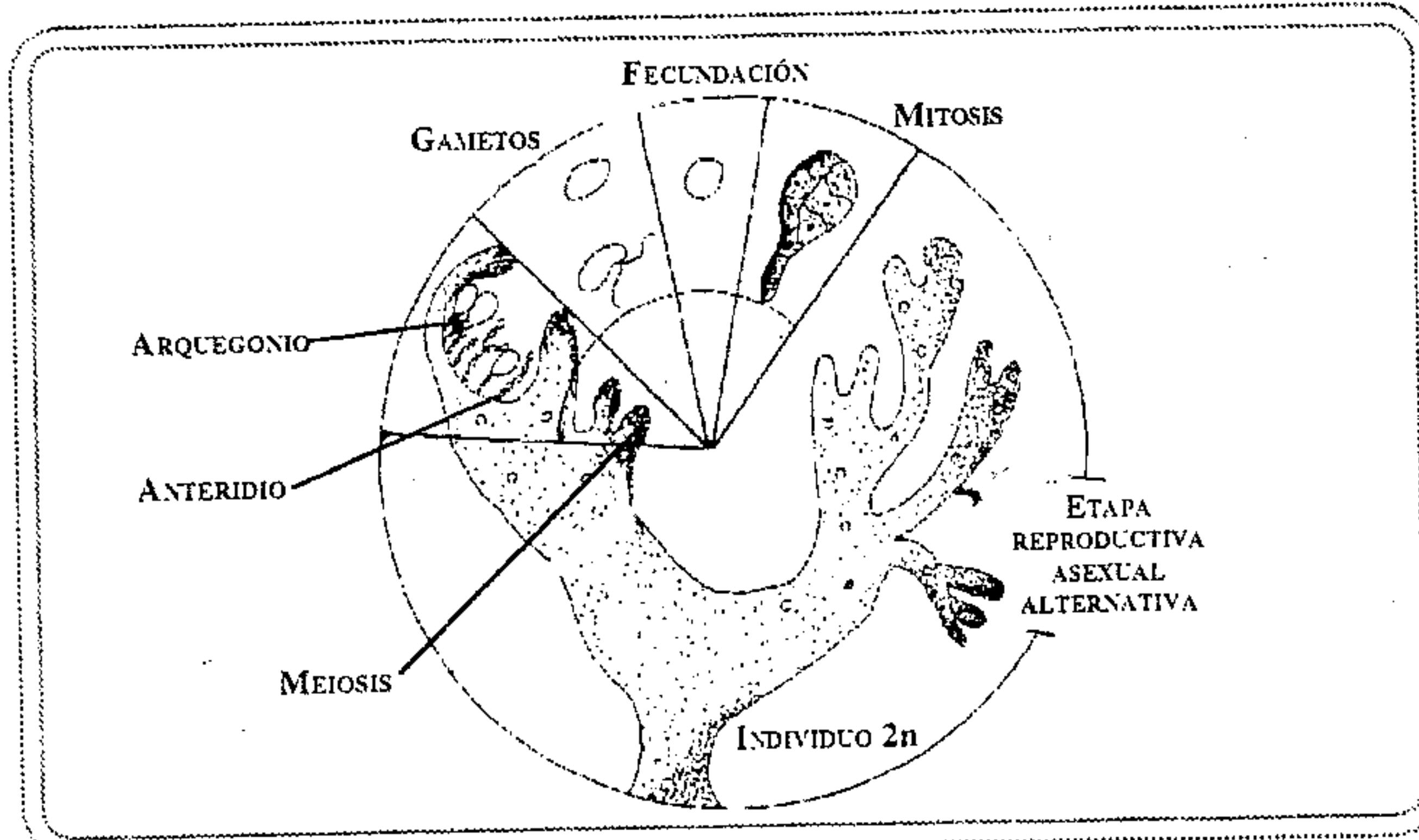
TIPO DE REPRODUCCIÓN ASEXUAL	NIVEL CELULAR			
	PROCARIOTAS CIANOFITAS Y PROCLOROFITAS	EUCARIOTAS		
<b>Fisión binaria</b> Un individuo unicelular se divide en dos partes generalmente iguales mediante la formación de un septo.	Por replicación del DNA y elongación-separación celular. <i>Chroococcus</i> (cianofita unicelular) <i>Prochloron</i> (proclorofita unicelular)	División en células iguales por medio de mitosis. <i>Chlamydomonas</i> (clorofita)		
<b>Gemación</b> Algunos autores como Lee, 1989; South y Whittick, 1987 consideran a las esporas de algunas cianofitas como yemas, particularmente de los órdenes Chamaesiphonales y Pleurocapsales.	Formadas por divisiones internas del protoplasto quedan como resultado una masa irregular de esporas. Las exesporas se desarrollan por el clivaje apical de la célula vegetativa; las endesporas se forman por la fisión de células vegetativas ( <i>Dermocarpa</i> y <i>Chamaesiphon</i> , ambas cianofitas unicelulares).	No presente en algas eucariotas		
<b>Fragmentación</b> El individuo se separa en 2 o más partes, ya sea por acción mecánica o por la formación de estructuras especializadas. Cada fragmento puede desarrollarse hasta convertirse en un organismo completo.	Ruptura mecánica  Propágulos <sup>1</sup> (hormogonios)	Proclorofita: <i>Prochlorothrix</i> (filamento) Cianofitas: <i>Merismopedia</i> (cenobio) <i>Nostoc</i> (filamento) <i>Stigonema</i> (filamento ramificado multiseriado; parenquimatoide) <i>Lyngbya</i> (filamento) <i>Oscillatoria</i> (filamento) (Bourrelly, 1972)	Colonias Ruptura mecánica: Filamento Seudoparénquimas Propágulos (estructuras especializadas)	Clorofitas: <i>Pandorina</i> <i>Ulothrix</i> Rodofita: <i>Ralfsia</i> Feofitas: <i>Fucus</i> <i>Sphaerelaria</i> (ramas especializadas) Clorofita: <i>Chara</i> (bulbilos) (Bold y Wynne, 1978; Lee, 1989; Scagel, et al., 1991; South y Whittick, 1987).
<b>Esporulación</b> El núcleo se divide repetidamente y luego el citoplasma se subdivide a su vez, de manera que rodea cada uno de los núcleos hijos y se recubren de una pared. La gemación de acuerdo con la mayoría de los autores no es sino una esporulación (externa o interna) e incluso puede considerarse una fisión asimétrica, por lo que los ejemplos anotados pueden situarse en este rubro.	Producto de la replicación del DNA y recubrimiento de paquetes de citoplasma por paredes gruesas.  Se consideran a veces a los acinetos como células especializadas <i>Gloeotrichia</i> (cianofita).		Por mitosis (mitosporas) y pueden ser haploides o diploides, móviles (zoosporas) o no (aplanosporas). <i>Vaucheria</i> . Filamento; zoosporas con corona de flagelos (xantofita). <i>Oedogonium</i> . Filamento; zoosporas con corona de flagelos (clorofita). <i>Ulva</i> . Parénquima; zoosporas biflageladas (clorofita). <i>Gracilaria</i> . Pseudoparénquima; aplanosporas (tanto las carposporas como las tetrasporas; rodofita).	
<b>Clonación</b> Se aplica a organismos que pueden o no estar físicamente conectados, por algún tipo de estructura como los estolones desarrollados por algunas clorofitas. En el caso de los organismos sin conexiones entre si, el término puede aplicarse al producto de cualquier tipo de reproducción asexual dado que los organismos resultantes tienen un origen genético común (Oinonen, 1967 y Vasek, 1980 citados en Cook, 1983). Esto puede aplicarse al caso de la fragmentación.	No existen procariotas con conexión física.  Aplicable a cualquier tipo de organismos sin conexión física.	Organismos con conexión física: en algunas especies algales cenocíticas como <i>Caulerpa</i> (clorofita), el talo multinucleado carece de septos celulares por lo que existe una continuidad interna. La forma del talo, aunque variada, presenta varios talos ramificados que surgen de una estructura continua denominada estolón la cual está en contacto con el sustrato por medio de rizoides. Cada 24 horas surgen nuevas estructuras de fijación y nuevos talos ramificados a partir del estolón sin que haya existido alguno de los tipos anteriores de reproducción asexual (Jacobs, 1994). Aplicable a cualquier tipo de organismos sin conexión física.		

Cuadro I. Tipos de reproducción asexual o vegetativa

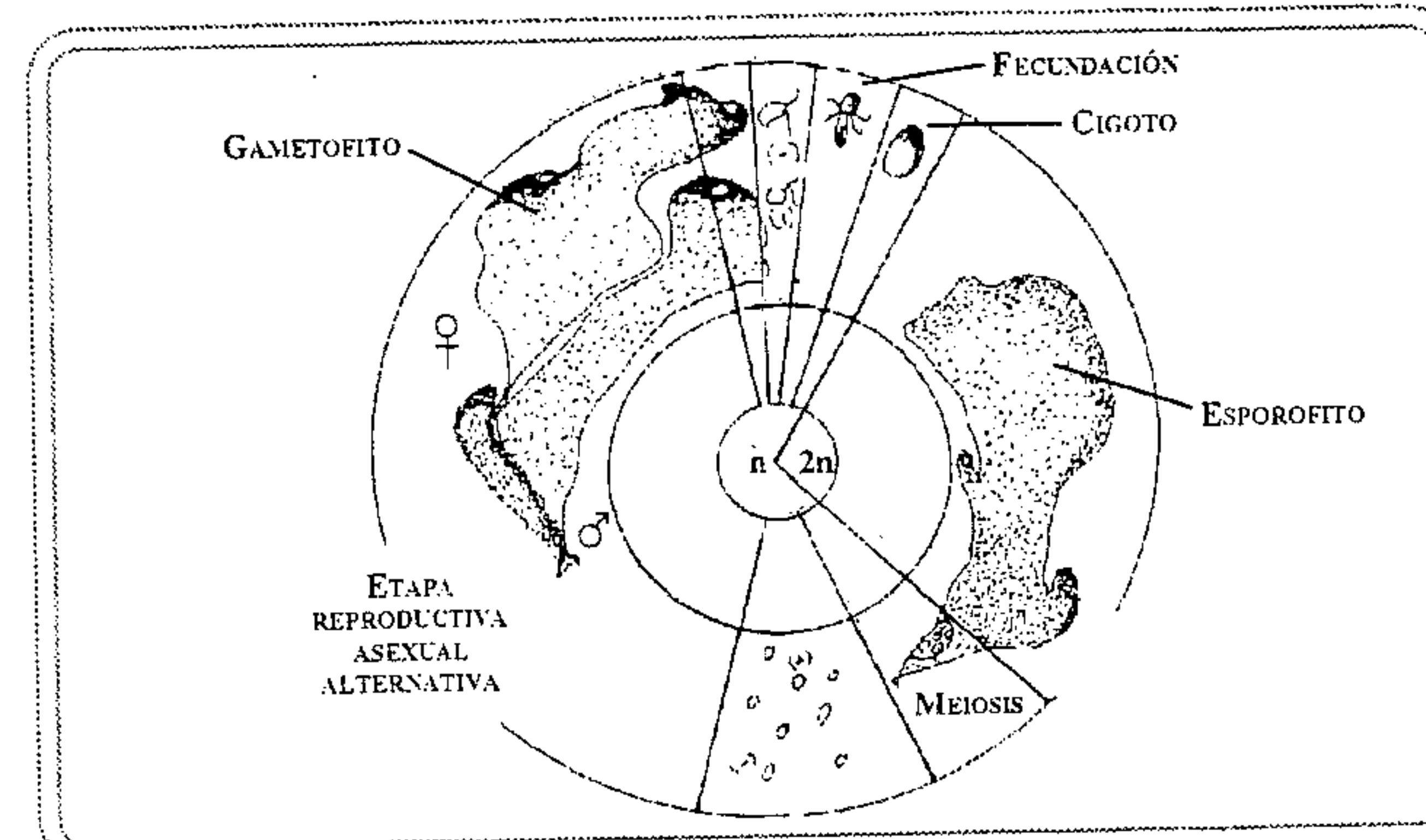
<sup>1</sup>Muchos autores designan como propágulo a cualquier estructura uni o pluricelular que de manera asexual o vegetativa origine un organismo completo, por lo tanto puede ser considerado como tal, una yema, una espora o un fragmento sea este especializado o no (Bold y Wynne, 1978; Bold et al., 1989; Scagel et al., 1991).



**Figura 2.** Representación del ciclo de vida de *Gracilaria* (alga roja parenquimatosa). Se trata de un ciclo gamético (H-d), el talo es monoico.



**Figura 3.** Representación del ciclo de vida monoico de *Fucus* (alga parda parenquimatoide).



**Figura 4.** Ciclo espórico o alternancia de generaciones isomórfica de *Ulva* (clorofita parenquimatosa dioica).

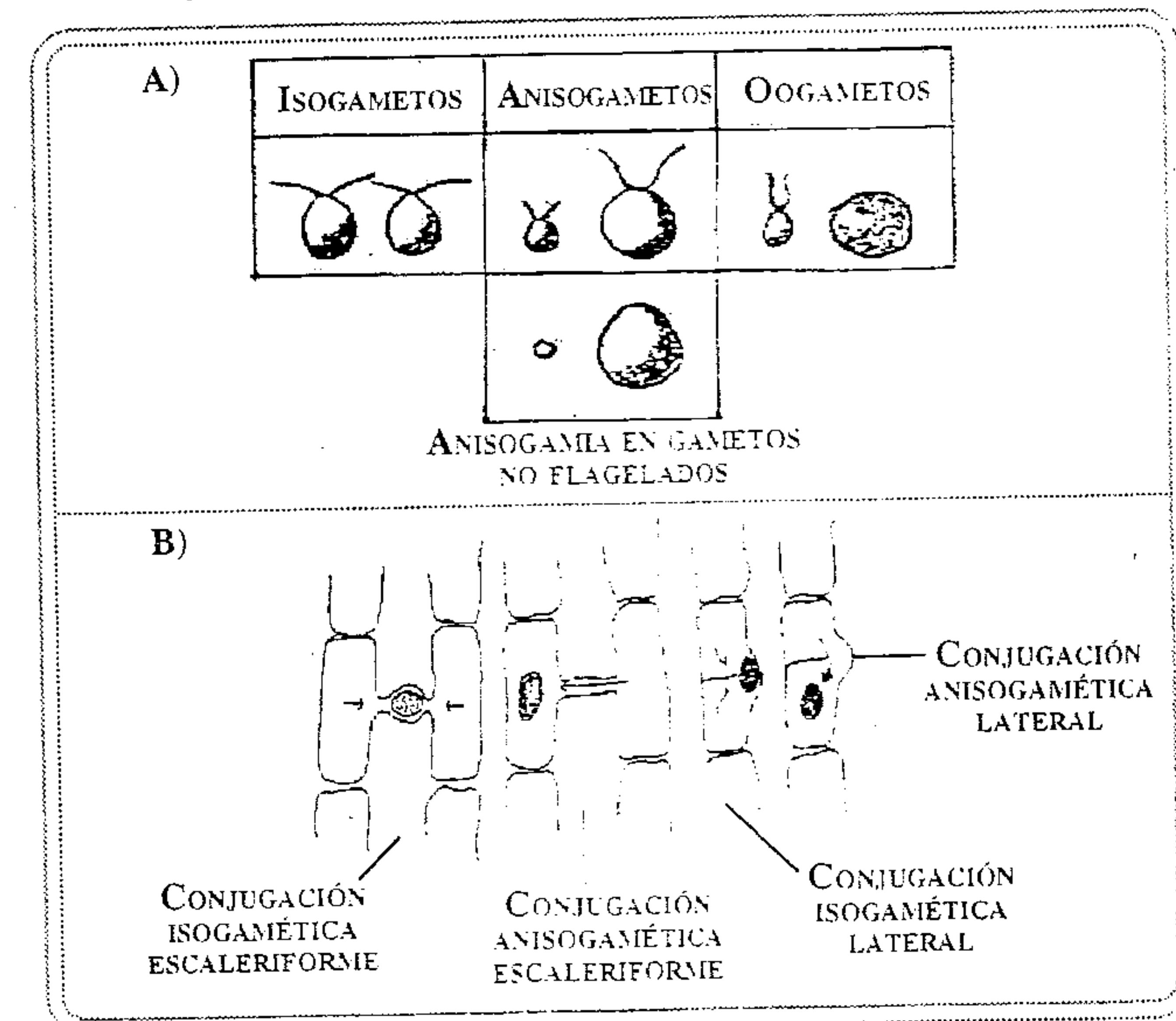
seguida por la unión de los núcleos que permite el contacto entre los genomas conocido como cariogamia (Avers, 1983; Bold y Wynne, 1978; Curtis, 1986; Lobban y Harrison, 1994; Scagel *et al.*, 1991; South y Whittick, 1987).

- División reduccional del juego cromosómico diploide, en donde ocurre además un intercambio de la información genética: la meiosis (Avers, 1983; Bold y Wynne, 1978; Curtis, 1986; Lobban y Harrison, 1994; Scagel *et al.*, 1991; South y Whittick, 1987).

La fecundación se lleva a cabo mediante la intervención de gametos flagelados (clorofitas, feofitas, crisofitas) o no (rodofitas) y en el caso las carofitas existe un grupo (*Zygnematales sensu* Lee, 1989) en el cual existe conjugación, en éstas los "gametos" no flagelados son núcleos móviles (uno o ambos) que entran en contacto por la formación de un puente de conjugación entre dos filamentos (Bold y Wynne, 1978; Lee, 1989; Scagel *et al.*, 1991; South y Whittick, 1987).

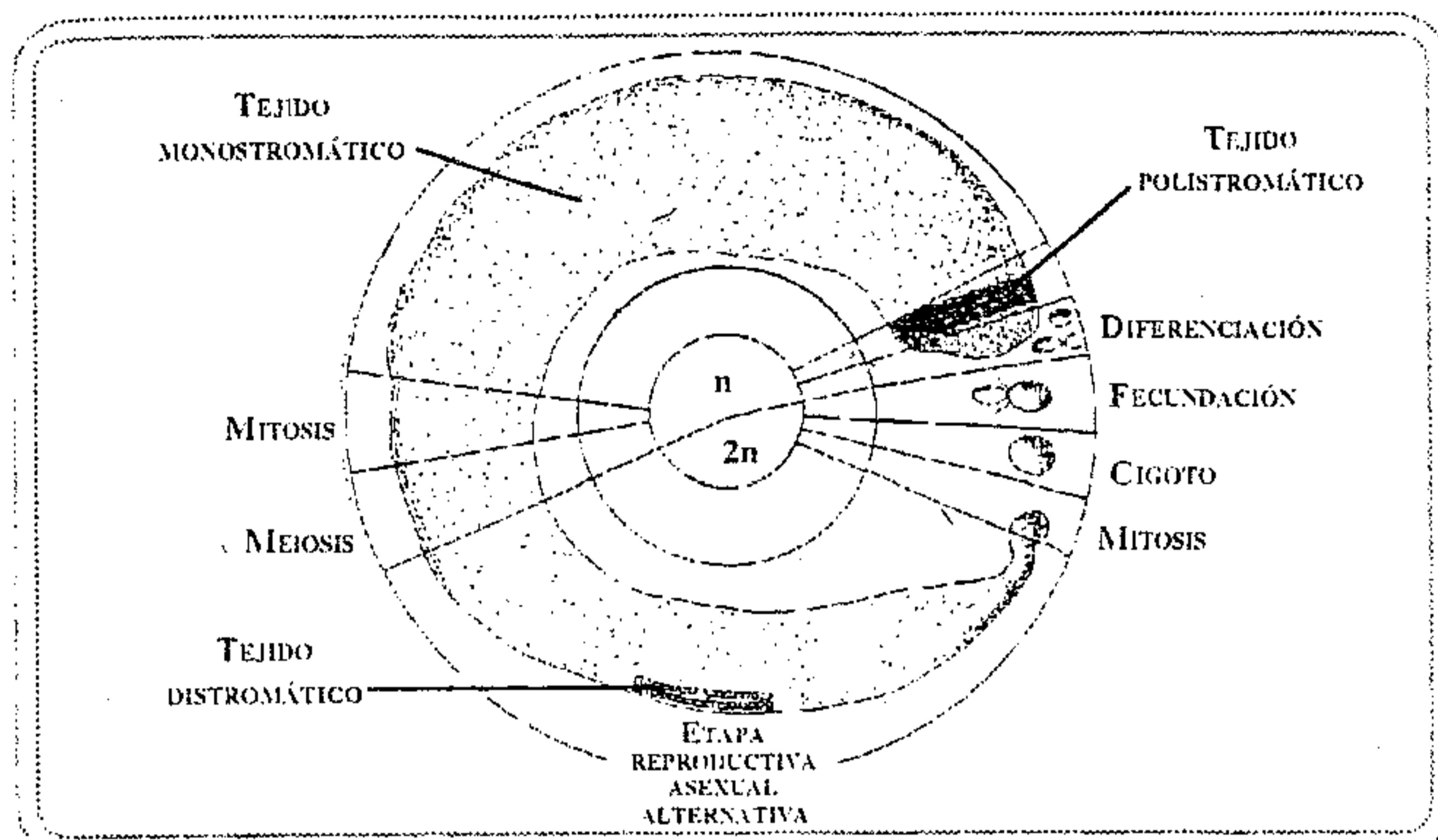
Los gametos pueden clasificarse con base en su morfología de la siguiente manera (ver figura 5 a y b):

- Isogametos: son de igual forma, tamaño y ambos son móviles (flagelados).
- Anisogametos: iguales en forma, ambos móviles pero con diferente tamaño; en este caso los gametos femeninos son más grandes.
- Oogametos: el gameto masculino es muy pequeño y móvil, mientras que el femenino es grande y no tiene flagelos (figura 6).



**Figura 5.** A) Tipos de gametos presentes en algas (modificado de Scagel *et al.*, 1991) y B) Estrategias de conjugación de *Zygnematales* (After Esser, 1982 citado por South y Whittick, 1987)

Para el caso de las conjugales, son isógamas escaleriformes aquellas especies en las que ambos núcleos migran hacia el puente o tubo de conjugación y ahí se forma el cigoto. La anisogamia escaleriforme se caracteriza porque sólo uno de los núcleos se desplaza al filamento vecino a través del puente de conjugación. Si la conjugación es lateral se produce un cigoto entre el septo y la pared de ambas células; si la migración nuclear es simultánea se le denomina isógama lateral pero si



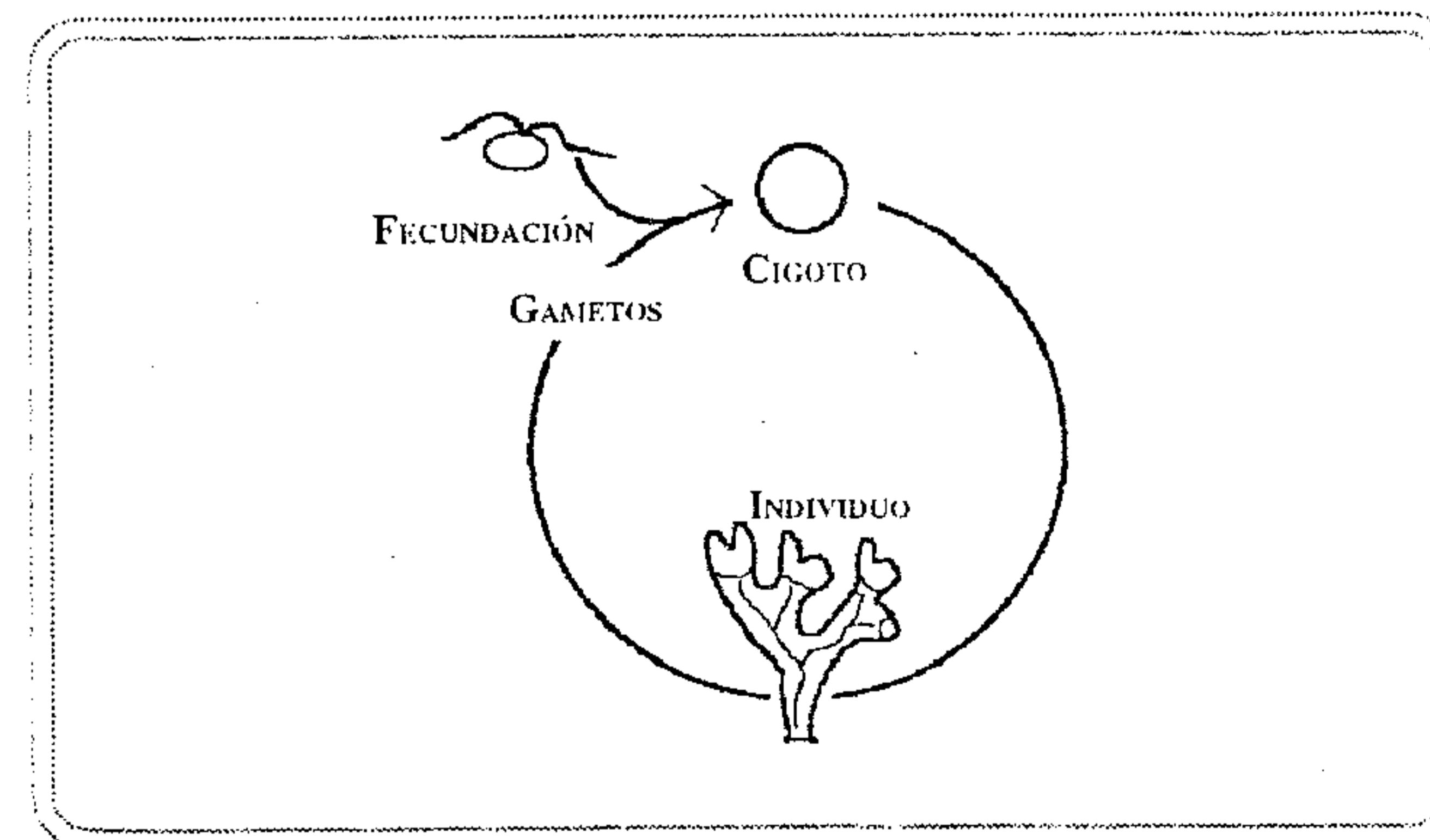
**Figura 6. Ciclo somático de *Prasiola stipitata*. La meiosis da lugar al tejido somático.**

sólo un núcleo se mueve entonces se trata de una conjugación anisogama lateral (South y Whittick, 1987).

Los gametos tienen la mitad del número cromosómico de la especie ya que de lo contrario por cada fecundación la información genética se incrementaría al doble; por ejemplo, si una especie tuviera 4 cromosomas, en la primera fecundación su número cromosómico sería de 8, para la segunda sería de 16, la tercera de 32, etc., lo cual podría producir trastornos serios en la especie. Esto se soluciona por medio de la reducción del número cromosómico provocado por el mecanismo de meiosis; pero la importancia de la meiosis va más allá de una división reduccional, existe también una recombinación en donde el aporte genético de las células participantes origina una nueva combinación de los caracteres que identifican a la especie, lo cual constituye en sí su potencial de variabilidad.

### EL CICLO DE VIDA

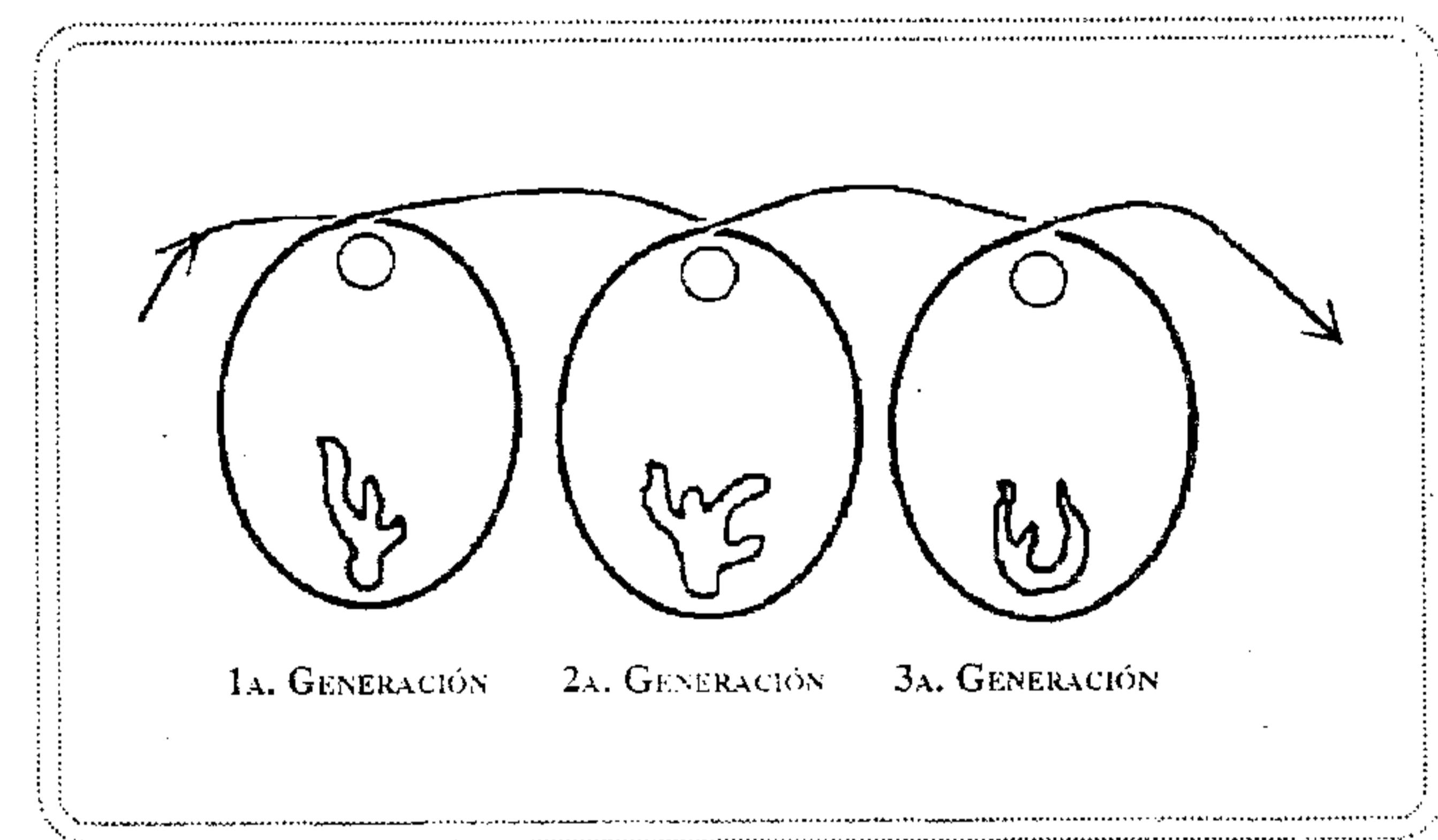
Una definición de ciclo de vida fue propuesta en 1955 por Drew y dice: "...es la secuencia recurrente de fases somáticas y nucleares ..." (Dawes, 1986), desde un punto de vista más general, un ciclo de vida es la representación gráfica-conceptual de la serie de eventos consecutivos que tienen lugar en el desarrollo de un organismo y enfatiza particularmente los relacionados con la reproducción (sexual y/o asexual) (figura 7).



**Figura 7. Representación de un ciclo de vida**

Comúnmente se representa de manera circular, inicia en un punto arbitrario (cualquiera de las etapas), recorre sus etapas más representativas y culmina en el punto de partida. De esta forma se cierra la abstracción de lo que en realidad es una historia de vida, la cual no puede ser circular, puesto que en ella se ubica a las generaciones en el tiempo, con todas sus modificaciones, provocadas por su continua interacción con el ambiente, es decir, sus relaciones bióticas y abióticas. Un ejemplo de la magnitud de la influencia del medio sobre los organismos está bien representado en algunas especies de *Ulva* (clorofita) en las que, con la disminución de las concentraciones de nitrógeno, se induce la gametogénesis. En otros casos la temperatura puede determinar el desarrollo de estados haploides en algunas algas pardas o inducir la sexualidad en clorofitas (Brawley y Johnson, 1992).

Desde el punto de vista evolutivo, una historia de vida se representa mejor como una espiral, misma que nos permite ubicar a las generaciones sucesivas, con todas sus modificaciones (figura 8).



**Figura 8. Representación de un ciclo de vida.**

Para el grupo de las algas se definen cuatro tipos de ciclos de vida: cigótico, gamético, espórico y somático; esta delimitación responde a la relación existente entre la fecundación y la meiosis (Bold y Wynne, 1978; South y Whittick, 1987) (figura 9).

Antes de explicar cada uno de los ciclos, es necesario hacer algunas consideraciones acerca de la terminología que vamos a emplear y con esto estipular el significado de algunos términos para ser consistentes en su uso.

**Fase:** en los organismos con reproducción sexual es la parte con el total del número cromosómico de la especie o la mitad de éste, por lo tanto manejaremos fase como una referencia de la dotación cromosómica del individuo.

**Etapa:** cada uno de los sucesivos eventos que conforman un ciclo de vida completo.

En cualquier ciclo pueden distinguirse dos fases y varias etapas. Las fases se caracterizan por la dotación cromosómica de las células, que puede ser sencilla (haploide =  $n$ ) o doble

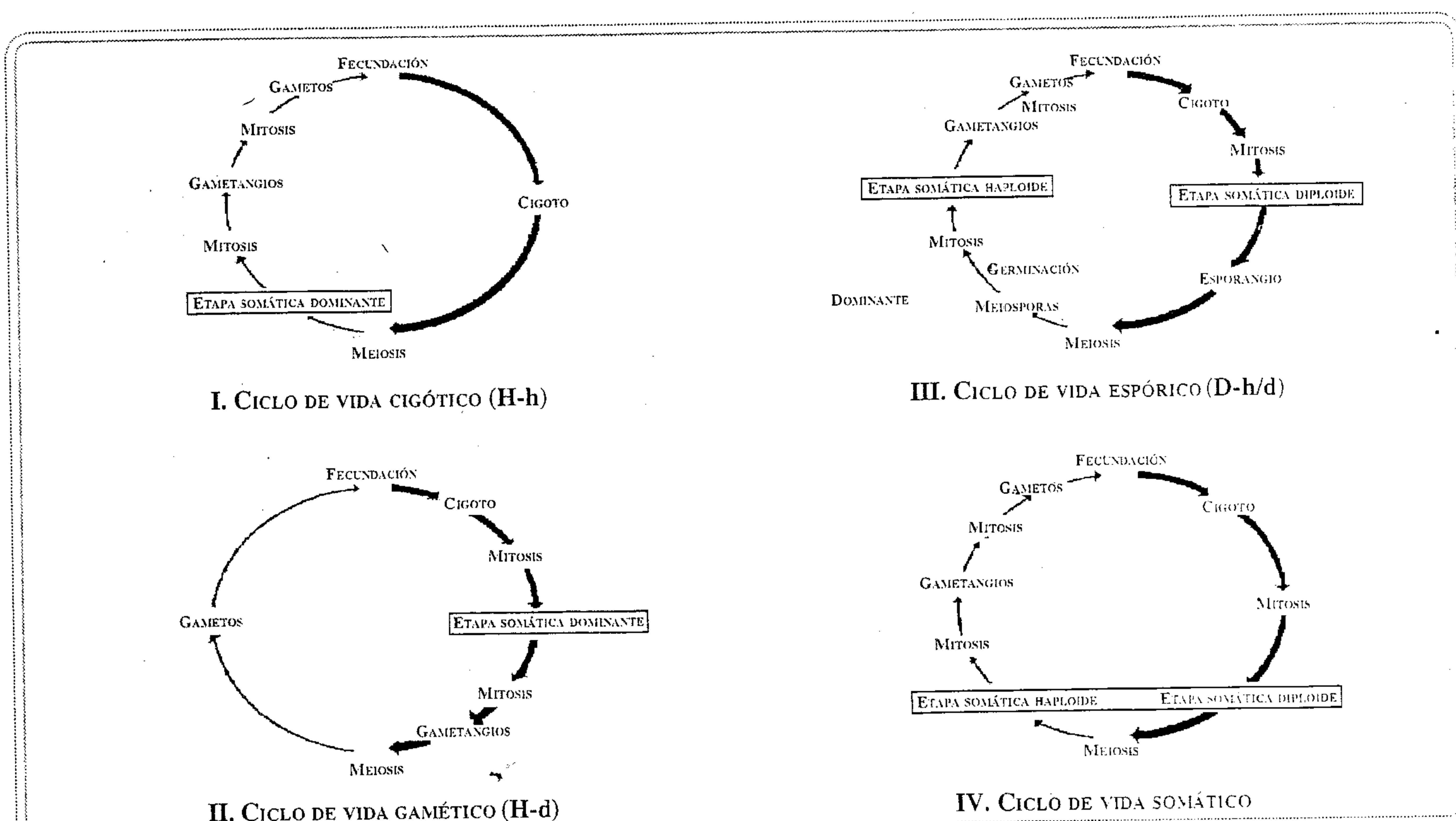


Figura 9. Tipos de ciclos de vida en las algas. La etapa dominante I y II puede ser uni o pluricelular, las líneas delgadas representan la fase haploide y las gruesas la fase diploide.

(diploide =  $2n$ ) y, siempre que existe sexualidad, se complementan de diversas maneras en función del tipo de ciclo de vida. Las fases y las etapas pueden ser sucesivas o bien estar separadas por su momento de aparición (es posible que esto suceda más de una vez); delimitaremos las siguientes etapas, para facilitar el análisis:

- La etapa somática es el individuo propio de la especie, el que lo caracteriza morfológicamente, es decir, el que nace, se desarrolla, tiene descendencia y muere. La fase que caracteriza a esta etapa puede ser  $n$  ó  $2n$ .
- La etapa citológica de desarrollo abarca la diferenciación celular y el crecimiento. La diferenciación celular está presente en organismos unicelulares y pluricelulares, mediante este fenómeno pueden formarse diversas estructuras, por ejemplo, de fijación, meristemos, esporangios y gametangios. El crecimiento en el caso de los organismos unicelulares es por aumento del contenido celular y la pared mientras que en los organismos pluricelulares se lleva a cabo por medio de divisiones mitóticas, cuyo número varía en función de su nivel de organización.
- La etapa reproductiva permite al organismo propagarse de manera asexual y/o presentar sexualidad, con las implicaciones cromosómicas respectivas. En el caso de la reproducción sexual algunos autores (Becker y Deamer,

1991) delimitan una etapa germinal exclusivamente representada por las células sexuales (gametos).

#### CICLO CIGÓTICO

En este ciclo existe una sola etapa somática (un solo individuo) cuya fase nuclear es haploide; la fase diploide sólo se presenta con la fecundación, es decir, al formarse el cigoto, pero no dura mucho tiempo ya que luego en éste se presenta la meiosis. El resultado, una vez restablecida la condición haploide, es la etapa somática; debido a su lugar, la meiosis es cigótica y da nombre al ciclo.

Si el organismo es unicelular, por diferenciación adquiere su madurez y aquí se cierra el ciclo, pero si es pluricelular, entonces después de formarse el cigoto y efectuarse la meiosis inicia la etapa citológica de desarrollo, por medio de la cual acabará de formarse el organismo mediante repetidas divisiones mitóticas (Ayala y Kiger, 1984). Se debe apuntar que los gametos en este caso se forman en la etapa reproductiva sexual por diferenciación celular y no por meiosis puesto que esta etapa ya es haploide.

En organismos unicelulares una vez que los gametos se forman, pueden existir como el organismo *per se* entonces la célula completa funciona como gameto cuando se den las condiciones necesarias para esta diferenciación, como es el caso de la clorofita *Chlamydomonas*. En el caso de los pluricelulares

dicha diferenciación se lleva a cabo en células especializadas denominadas gametangios.

El ciclo cigótico también puede ser llamado Haplo-haploide (H-h), donde se indica que es un ciclo sencillo (con un solo individuo haplonte), con una sola etapa somática dominante haploide, por lo que también se le denomina ciclo monofásico.

### CICLO GAMÉTICO

En este caso la única etapa somática que existe tiene fase nuclear diploide y la fase haploide se restringe a la etapa germinal, es decir los gametos. La etapa citológica de desarrollo, en el caso de organismos unicelulares como las diatomeas, se encuentra en el cigoto, que por diferenciación formará la etapa somática. Por otro lado, los organismos pluricelulares (por ejemplo, la feofita *Fucus*) a partir del cigoto, crecen por múltiples divisiones mitóticas para generar la etapa somática. Al llegar a la etapa reproductiva sexual formará gametos por meiosis (meiosis gamética), es por esto que al ciclo se le conoce como gamético. En este caso se le denomina también como Haplo-diploide (H-d) o monofásico por ser un ciclo sencillo cuya etapa somática dominante es diploide (figura 3).

La etapa reproductiva asexual tanto para el ciclo cigótico como para el gamético, en función del nivel de organización del individuo, puede generar más individuos por fisión binaria, fragmentos o esporangios que producen esporas mitóticas (mitosporas), flageladas o no.

### CICLO ESPÓRICO O ALTERNANCIA DE GENERACIONES

Para comprender esto, primero debemos comparar los ciclos cigótico y gamético (monofásicos) donde sólo existe una etapa somática desarrollada e independiente, es decir, el individuo en sí. En el ciclo cigótico (H-h) el individuo tiene una dotación cromosómica haploide mientras que la diploide constituye una parte restringida al cigoto, sin ser éste el individuo autónomo, sino sólo una de sus etapas. En el caso del ciclo gamético, los individuos son diploides, la etapa somática se constituye por el desarrollo citológico de la fase nuclear  $2n$ ; como parte de su desarrollo forman gametos ( $n$ ), pero de ningún modo éstos son individuos haploides.

Ahora bien, en el caso del ciclo espórico o alternancia de generaciones, hay dos etapas somáticas “independientes entre sí”, con diferente fase nuclear, una es haploide y la otra diploide, por lo que también se le denomina ciclo bifásico. Son individuos complementarios por lo que respecta al ciclo sexual y además cada uno de éstos tiene la potencialidad de reproducirse asexualmente.

*Generalmente se ha considerado a la alternancia de generaciones como la presencia de reproducción sexual y asexual en un mismo ciclo de vida, con la consecución de estos eventos, y esto es totalmente erróneo. Por medio del*

*análisis de las figuras 10 y 11, podemos comprobar que la alternancia de generaciones es un ciclo modificado que cumple con los requisitos de la reproducción sexual y por lo tanto nada tiene que ver la reproducción asexual en su definición y caracterización.*

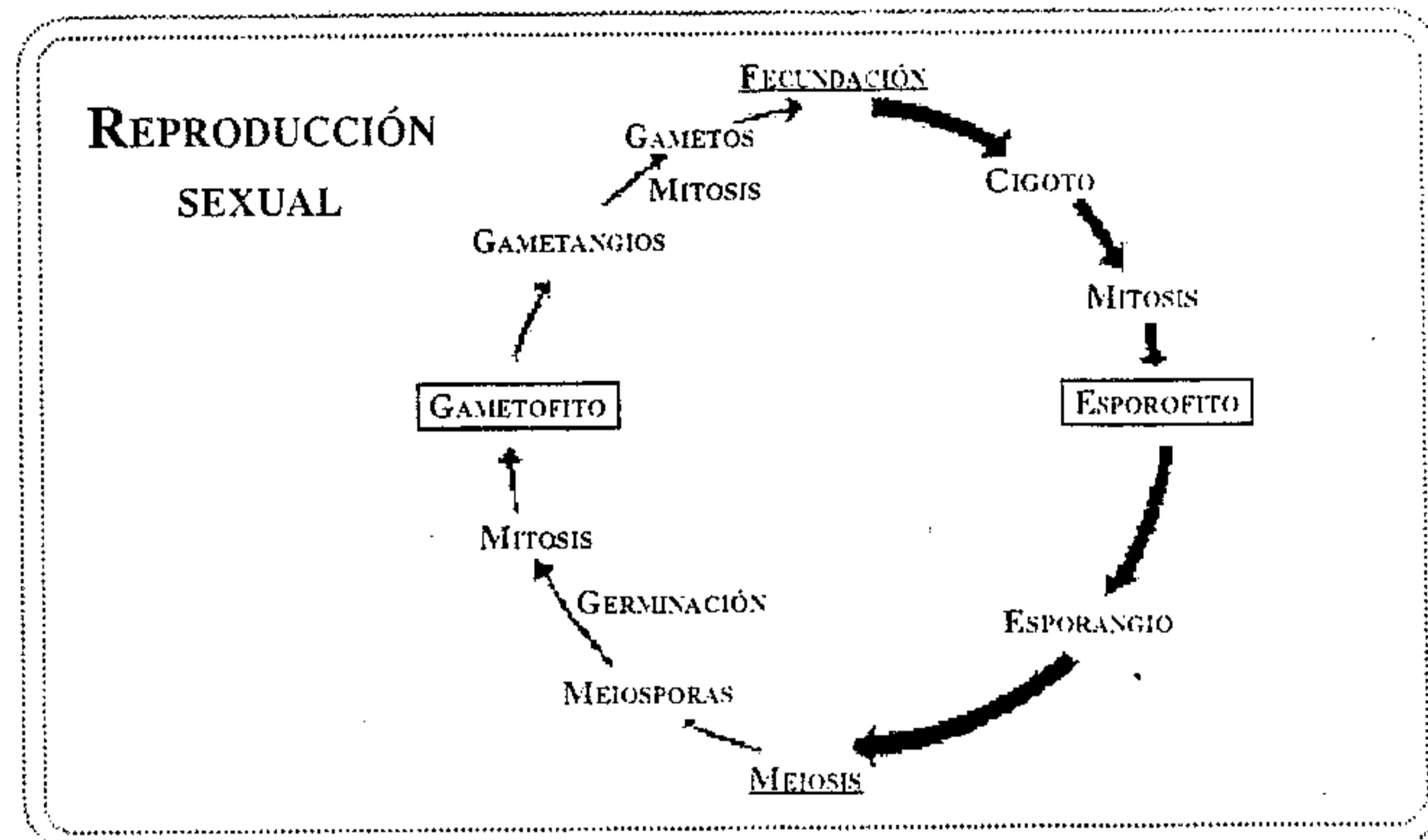


Figura 10. Alternancia de generaciones.

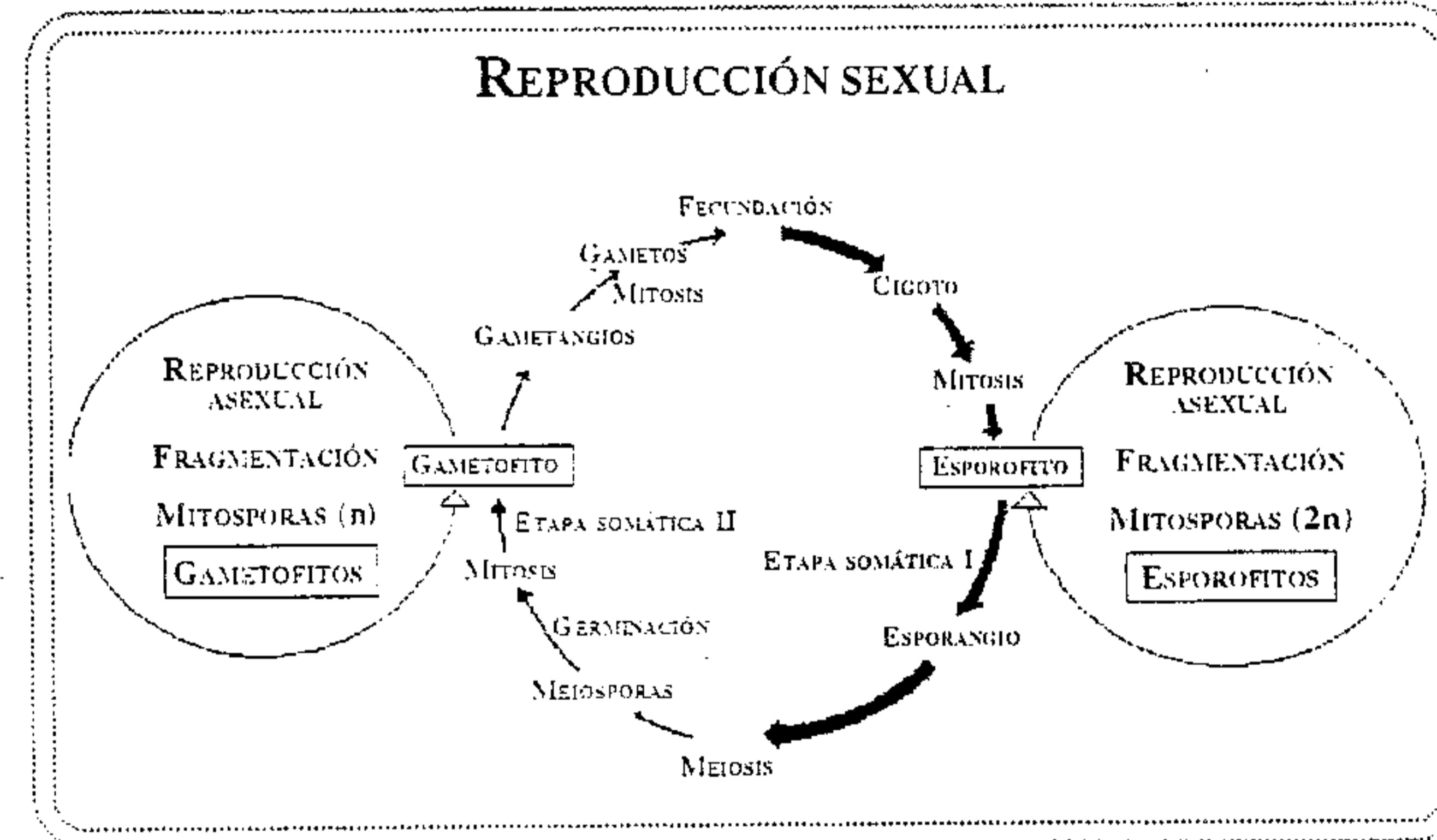


Figura 11. Alternancia de generaciones que muestra las opciones de reproducción asexual de sus individuos.

Si comenzamos el ciclo espórico en su etapa reproductiva con la fecundación, se forma el cigoto que desarrollará (etapa citológica) un individuo (etapa somática diploide) y la denominaremos etapa-I; una vez maduro, se continúa la etapa reproductiva a través de la formación de esporas meióticas (meiosporas). Al germinar y desarrollarse las esporas (etapa citológica) generan otro individuo (etapa somática haploide) al que nos referiremos como etapa-II que en su momento producirá gametos por diferenciación, que al fecundarse originarán otro individuo del tipo de la etapa-I. Por lo tanto es fácilmente apreciable que en esta parte del ciclo sólo hay eventos de sexualidad (fecundación y meiosis) y se carece por completo de reproducción asexual, no obstante hay esporulación, ésta se da por meiosis.

En el caso de las algas y las plantas, la etapa-I (etapa somática diploide) recibe el nombre de **esporofito** porque forma esporas, y la etapa-II (etapa somática haploide) es conocida como **gametofito** porque en ella se forman los gametos. La complementación entre ambas etapas radica en el restablecimiento de las fases y sus respectivos individuos: la

fecundación da origen a esporofitos ( $2n$ ) y la meiosis por medio de las esporas genera gametofitos ( $n$ ).

El lugar que ocupa la reproducción asexual en el ciclo es una alternativa tanto del gametofito como del esporofito para propagarse mediante fragmentación, clonación o esporulación. En este último caso las esporas son producto de la mitosis (mitosporas), el gametofito forma mitosporas haploides y el esporofito produce mitosporas diploides y se debe diferenciar del tipo de esporulación sexual que da por resultado meiosporas (figura 11).

Las esporas y gametos son generadas dentro de estructuras especializadas denominadas esporangios y gametangios, respectivamente. Es necesario enfatizar que el esporofito forma dos tipos de esporas: meiosporas en la etapa reproductiva sexual y mitosporas en la asexual.

La alternancia de generaciones puede presentar algunas variaciones morfológicas entre sus etapas, esto es, si el esporofito y el gametofito no presentan diferencias, pudiéndose confundir uno con otro se le denomina alternancia de generaciones isomórfica; si por el contrario, existen diferencias morfológicas entre una etapa y otra se llama heteromórfica (figura 12) y normalmente se les codifica de la siguiente forma: Alternancia de generaciones isomórfica D-h/d; alternancia de generaciones heteromórfica D-H/d o D-h/D en función de la etapa somática-fase que domine, es decir, la más conspicua<sup>2</sup>. Si bien la alternancia de generaciones heteromórficas presenta, como su nombre lo dice, dos etapas somáticas de diferente forma, no se debe confundir con las variaciones morfológicas presentadas por una especie (pleiomorfismo) ya que en este caso los talos tienen idéntico contenido cromosómico sexual (Bold y Wynne, 1978; South y Whittick, 1987).

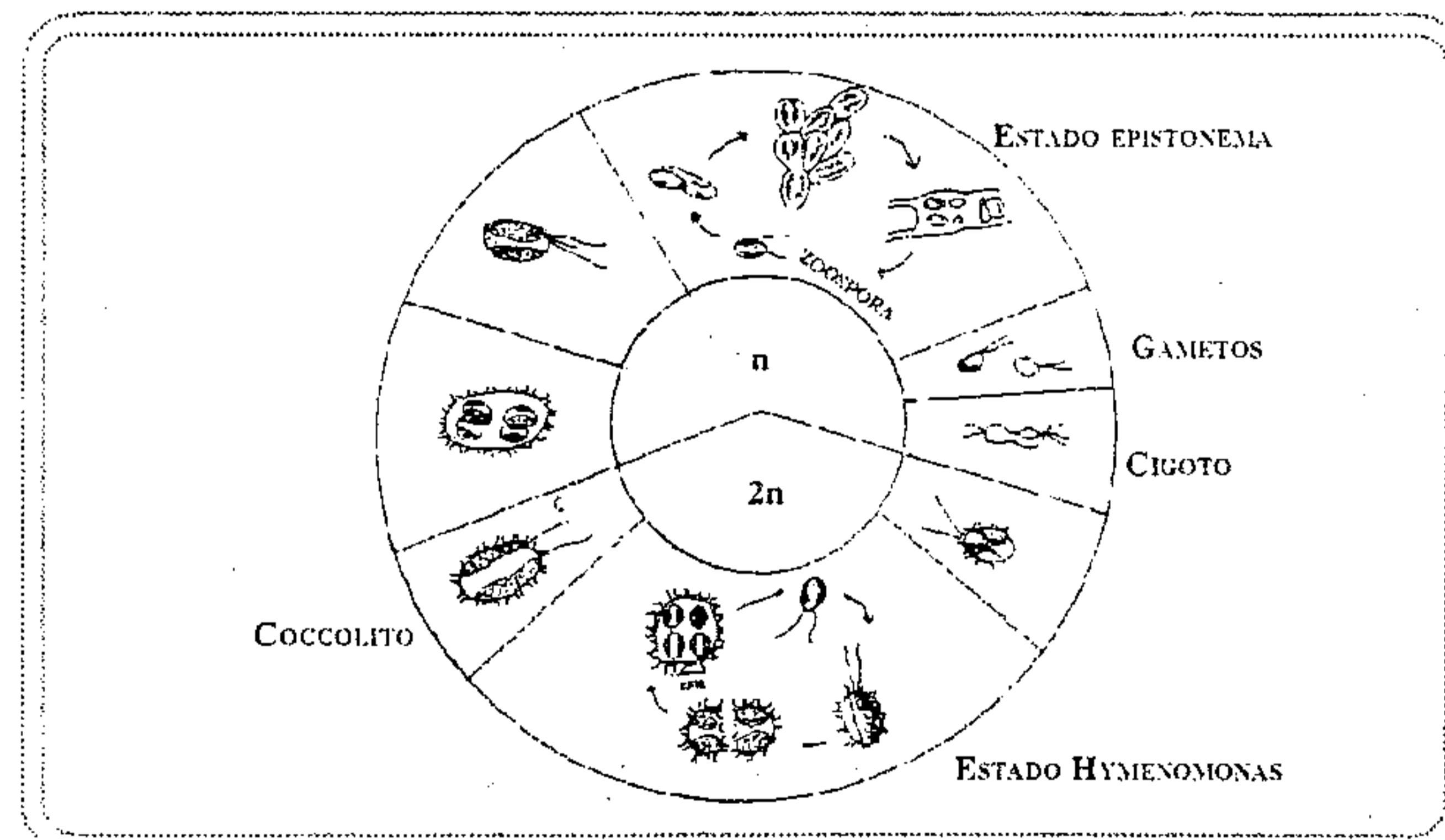


Figura 12. Alternancia de generaciones heteromórfica de *Hymenomonas carterae*. Nótese la diferencia morfológica en cada una de las fases.

<sup>2</sup> En ocasiones las diferencias pueden ser solamente químicas, como entre las etapas isomórficas de *Chondrus* (rodofita), en donde difieren las formas de carragenina de sus paredes (South y Whittick, 1987).

### CICLO ESPÓRICO TRIFÁSICO

En las rodofitas existe una modificación (exclusiva de este grupo) del ciclo espórico, en el cual se presentan dos etapas somáticas: una gametofítica y una esporofítica, ambas de vida libre, pero el esporofito es originado por un subproducto del cigoto que en términos generales son directamente esporas o células que a su vez se diferencian en esporangios y producen esporas diploides. Esta modificación del cigoto ha sido considerada como una tercera generación por lo que al ciclo se le ha denominado trifásico (figura 13).

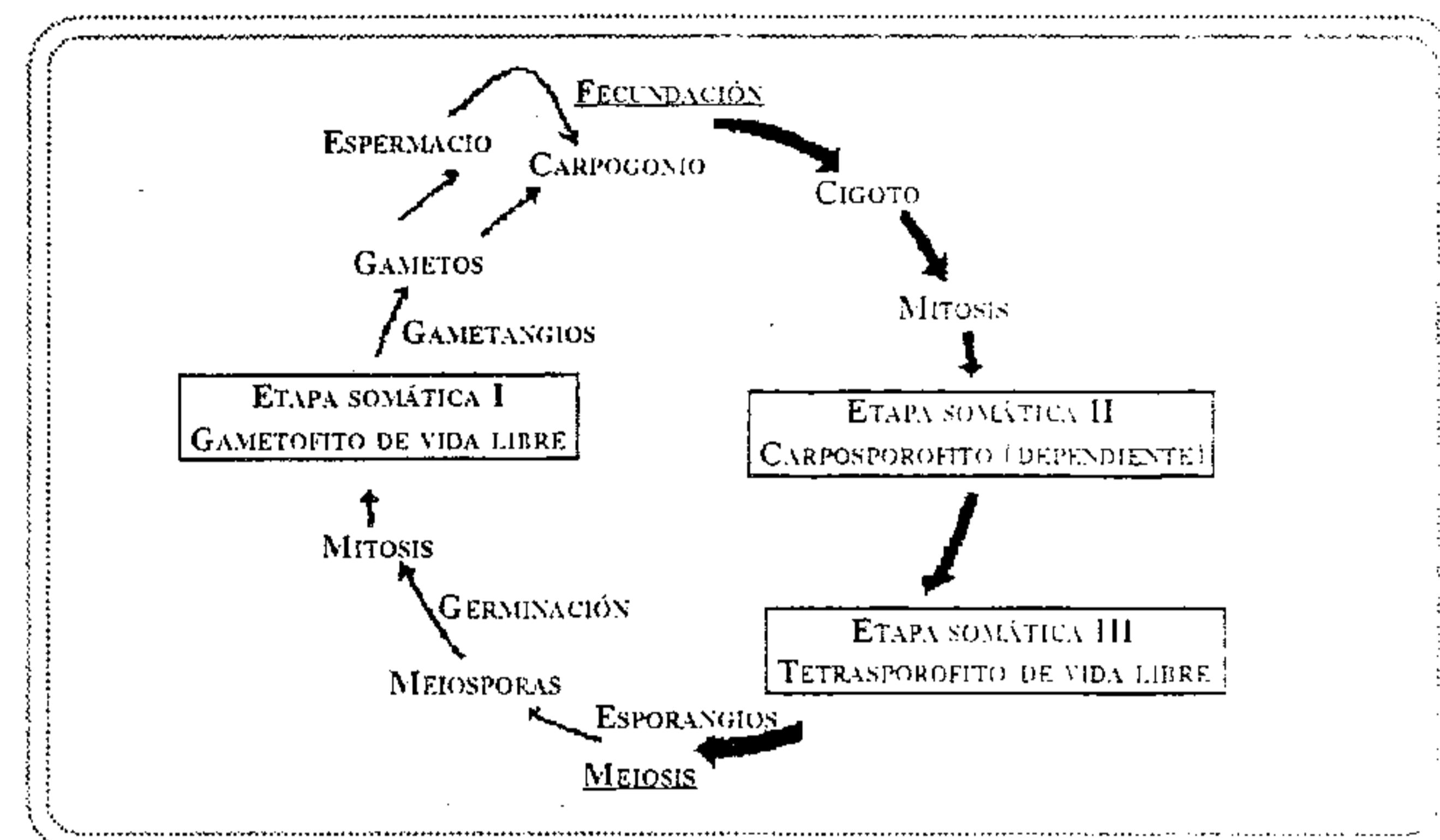


Figura 13. Diagrama del ciclo espórico trifásico de rodofitas.

De esta manera el ciclo de vida trifásico, podemos representarlo con el género *Gracilaria* (figura 2); si comenzamos en la primera etapa somática se observa en el gametofito la formación monoica de los gametangios masculino y femenino (espermatangios y carpogonios, respectivamente), de los cuales surgen los gametos que darán origen al cigoto de condición  $2n$ . los gametos masculinos no tienen flagelos por lo que son conocidos como espermacios, los gametos femeninos tampoco presentan flagelos y son llamados carpogonios y ambos representan una condición oogámica; el cigoto por múltiples divisiones mitóticas origina células que forman esporangios en cadena; a esta etapa es a la que se ha llamado carposporofítica y es dependiente completamente del gametofito. Las esporas formadas por el carposporofito reciben el nombre de carsporas y son el inicio de la segunda etapa somática conocida como tetrasporofito que origina esporas meióticas en paquetes de 4, por lo que se les ha denominado tetrasporas. Al germinar las tetrasporas, darán origen a un nuevo gametofito.

Este esquema no puede tomarse como general debido a toda una serie de modificaciones del esquema planteado y que han dado como resultado un mayor conocimiento de la dinámica de este ciclo y una reagrupación taxonómica dentro de las rodofitas. Sin entrar en detalles particulares, podemos citar las siguientes:

- 1) La división del núcleo del cigoto produce directa o indirectamente, un carposporangio que a su vez producirá carsporas diploides por lo que algunas especies sólo presentan la alternancia bifásica sencilla y heteromórfica mientras que en

otras los carposporangios pueden aparecer sobre filamentos denominados gonimoblásticos (el carposporofito), en este caso el ciclo es bifásico pero con la modificación señalada, que es exclusiva del grupo; 2) el transporte o ubicación del núcleo diploide producto de la fecundación así como la participación de diversas células y filamentos especializados; 3) la diferenciación del carposporofito por lo que respecta al número de células que lo forman; 4) el tetrasporofito puede ser isomórfico o heteromórfico; 5) la formación del carposporofito puede suprimirse, entonces el cigoto da lugar a un tetrasporofito pustuloso (tetrasporoblasto) semi-dependiente del gametofito (Bold y Wynne, 1978; Guiry, 1987; Lee, 1989; Lobban y Harrison, 1994; Masuda, Kogame y Guiry, 1996; Scagel *et al.*, 1991).

El carposporofito depende siempre del gametofito y por el hecho de no ser de vida libre, es común que se le denomine erróneamente epífito y/o parásito, pero debe quedar claro que el carposporofito es una etapa del ciclo, y no una entidad extraña de la especie.

Lobban y Harrison (1994), mencionan que al carposporofito se le ha considerado de muchas formas, desde una fase diploide diminuta adicional que forma mitosporas hasta simplemente como una masa de esporas diploides producto de los "cigotosporangios". En este sentido, Scagel *et al.* (1991) apunta que según estudios ultraestructurales las células generadoras del carposporofito tienen características que hacen más apropiado interpretarlo como un cigoto multicelular y se prefiere emplear el término gonimoblasto para referirse a esta etapa diploide.

La distinción que la mayoría de los autores hacen a este ciclo de vida llamándolo trifásico es porque morfológicamente se presentan, como ya se ha descrito, tres entidades distintas (gametofito, carposporofito y tetrasporofito), pero siendo consistentes con nuestra definición, este ciclo quedaría ubicado como bifásico, por existir una fase haploide representada por el gametofito y una diploide representada por los dos esporofitos (carposporofito y tetrasporofito). Bajo este mismo matiz, en realidad estaríamos hablando de un ciclo con dos fases y tres etapas, dos de ellas somáticas y una que en función de la terminología empleada podemos considerarla como citológica, que inicia con el cigoto y cuya diferenciación da origen a una serie de células que a su vez forman mitosporas ( $2n$ ). De esta forma, si ordenamos las fases y las etapas conforme al ejemplo tenemos: etapa I-gametofito ( $n$ ); etapa II-carposporofito ( $2n$ ) y la etapa III-tetrasporofito ( $2n$ ), en donde son etapas somáticas la I y III mientras que la etapa citológica corresponde a la etapa II.

El hecho de que los espermacios no sean flagelados constituye una restricción morfológica que disminuye la probabilidad de que se lleve a cabo la fecundación, esta limitante, es

contrarrestada a través de la formación de esporas a partir del cigoto, lo que amplifica el resultado de la fecundación por lo que se piensa que es una estrategia adaptativa (Guiry, 1987; Lobban y Harrison, 1994).

Bajo la idea planteada para la historia de vida, podemos apreciar que en los ciclos monofásicos (cigótico y gamético) con cada vuelta de la espiral surge una nueva generación pero en el caso del ciclo bifásico o alternancia de generaciones la dinámica cambia, y la aplicación del término generación se puede cuestionar puesto que en el mismo ciclo se forman dos etapas somáticas complementarias. Esto queda ejemplificado en la figura 14 donde se observa que por cada vuelta de la espiral habrá un esporofito y un gametofito y será hasta la siguiente vuelta en que surja una nueva generación de esporofito/gametofito, los cuales son complementarios.

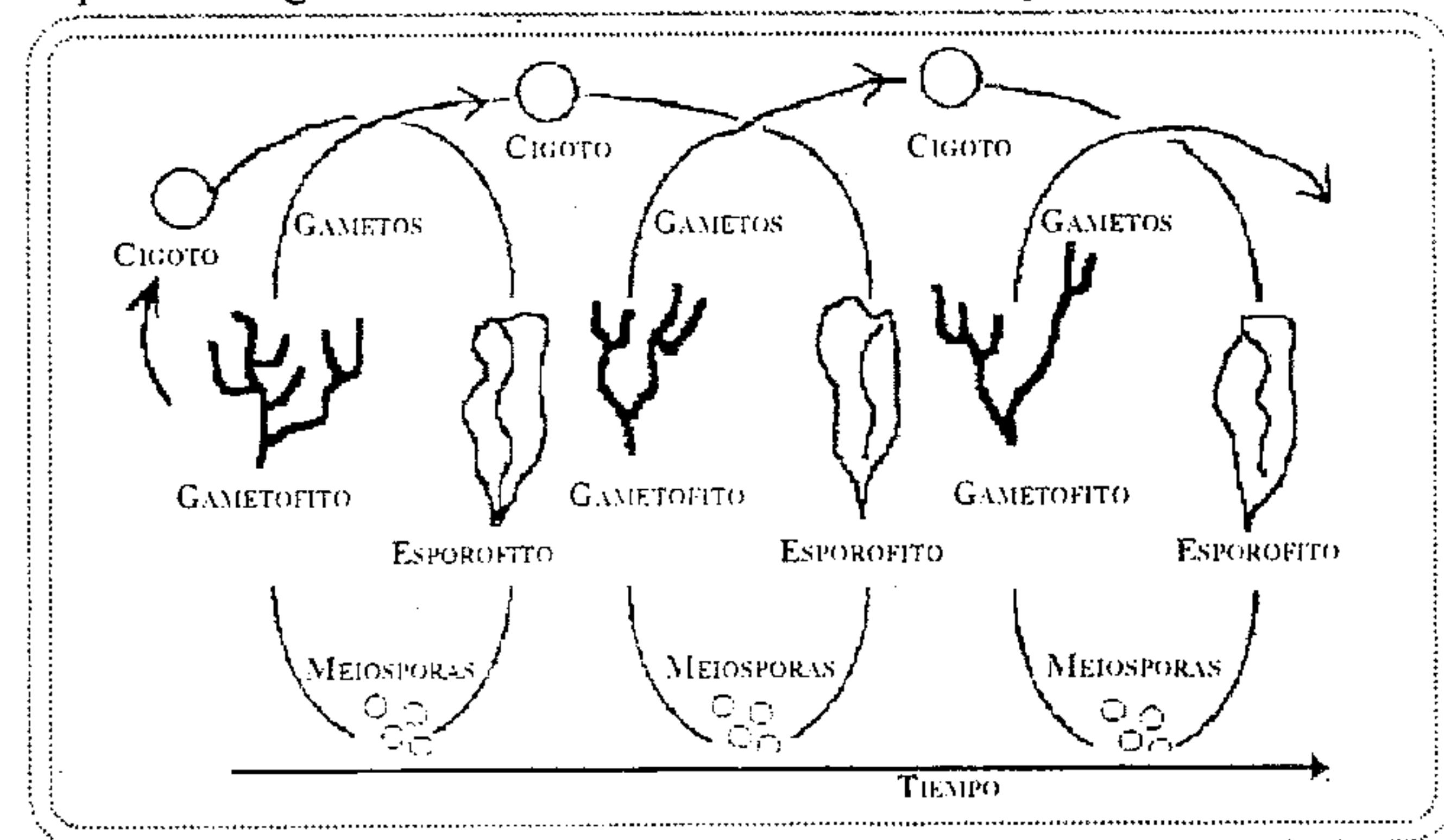


Figura 14. Historia de vida en una alternancia de generaciones heteromórfica. Cada generación como tal consta de dos individuos (ver texto).

### CICLO SOMÁTICO

Existe un cuarto tipo de ciclo de vida muy especial, en el cual existen dos fases y una sola etapa somática. El talo de vida libre es diploide y cuando se presenta la meiosis ésta no es seguida por la formación de esporas o gametos sino que tiene lugar una etapa citológica que continúa con el crecimiento del mismo talo pero ahora con el desarrollo de tejido haploide. Esto da por resultado una sola etapa somática con dos partes: una diploide y otra haploide que posteriormente dará origen a los gametos que al fecundarse iniciarán otro esporofito de vida libre; este tipo lo presentan algunas rodofitas y clorofitas de los órdenes Batrachospermales y Prasiolales respectivamente. La terminología que recibe la parte diploide y haploide es la misma que para la alternancia de generaciones: esporofito y gametofito respectivamente, pero ahora el gametofito es dependiente del esporofito y por lo que respecta a la reproducción asexual, sólo la presenta el esporofito, el gametofito no tiene esta potencialidad.

En el caso de *Prasiola*, clorofita parenquimatosa y laminar, existe una diferenciación en cuanto a las capas celulares del talo: el esporofito es monostromático (una sola capa de células de grosor) pero al entrar a la etapa reproductora existe un

incremento de capas en función del tipo de reproducción. Si el esporofito se propaga asexualmente, el área del tejido esporógeno es distromático (dos capas) y las mitosporas formadas originarán nuevos talos diploides. Si el esporofito presenta sexualidad, entonces el tejido que origina los gametangios y por lo tanto los gametos, es polistromático (varias capas) (South y Whittick, 1987). Este tipo de ciclo se representa en la figura 5, y es necesario hacer una importante aclaración: en la figura se representan sobre el

mismo talo los cambios de grosor de la lámina parenquimatosa (mono, di y polistromático), pero esto no sucede así, los esporofitos se reproducen asexualmente y forman mitosporas o sexualmente y en este caso forman la parte gametofítica (sin la intervención de meiosporas) que formará los gametos.

Podemos hacer una recapitulación de los ciclos cigótico, gamético, espórico y somático mediante el siguiente cuadro:

	TIPOS DE CICLO SEXUAL			
	CICLO CIGÓTICO (HAPLO-HAPLOIDE O HAPLONTE)	CICLO GAMÉTICO (HAPLO-DIPLOIDE O DIPLONTE)	CICLO ESPÓRICO (ALTERNANCIA DE GENERACIONES)	CICLO SOMÁTICO
	REPRODUCCIÓN SEXUAL		MODIFICACIÓN DE LA REPRODUCCIÓN SEXUAL	REPRODUCCIÓN SEXUAL
Etapa somática	Sólo una haploide	Sólo una diploide	Son dos: una haploide (gametofito) y otra diploide (esporofito). <b>En rodofitas:</b> son dos, una haploide, el gametofito y una diploide (esporofítica) de vida libre, el tetrasporofito que se origina del cigoto, que tiene una etapa citológica que desarrolla una etapa diploide modificada, reducida y dependiente del gametofito (carposporofito).	Sólo una, que es diploide y haploide.
Fase haploide	Es el individuo	Los gametos	El gametofito, sus gametos y las meiosporas del esporofito. <b>En rodofitas:</b> el gametofito, sus carpogonios y espermacios; también las tetrasporas del tetrasporofito.	La mitad del talo (media superior).
Fase diploide	Cigoto	Es el individuo	El cigoto y el esporofito. <b>En rodofitas:</b> el cigoto, el carposporofito y sus carposporas y el tetrasporofito.	La mitad del talo (media inferior).
Fase dominante	Haploide (n)	Diploide (2n)	El gametofito (n). El esporofito (2n) <b>En rodofitas:</b> El gametofito (n). El esporofito (2n). <i>En ambos casos depende de que sean isomórficas o heteromórficas.</i>	Ambas, diploide y haploide.
Restitución del número cromosómico de la especie	Por meiosis	Por fecundación de los gametos	El gametofito se genera a partir de las meiosporas del esporofito y éste se forma a partir de la fusión de los gametos producidos por el gametofito. <b>En rodofitas:</b> El gametofito lo forman las tetrasporas; el tetrasporofito lo generan las carposporas; el carposporofito es producto de la fecundación.	La parte diploide por fecundación, la parte haploide por meiosis.
Lugar donde se lleva a cabo la meiosis	En el cigoto	En las células germinales	En el esporofito, para formar meiosporas. <b>En rodofitas:</b> En el tetrasporofito para formar tetrasporas.	En el tejido diploide.
Etapa citológica de desarrollo (para formar un organismo)	Unicelulares: por diferenciación Pluricelulares: por mitosis	Unicelulares: por diferenciación Pluricelulares por mitosis	Por mitosis. Gametofito: por germinación de meiosporas. Esporofito: por la fecundación de los gametos. <b>En rodofitas:</b> gametofito por germinación de las tetrasporas; tetrasporofito por germinación de las carposporas. NOTA: En el caso del carposporofito éste no constituye un individuo, sino que es el resultado del desarrollo del cigoto por mitosis.	El cigoto desarrolla el talo diploide, mientras que las células producto de la meiosis forman la parte haploide.
Reproducción asexual alternativa	Fisión binaria, fragmentación, clonación y esporulación	Fisión binaria, fragmentación, clonación y esporulación	Presente en cada una de las etapas somáticas: fragmentación, clonación y esporulación. (meiosporas 2n del esporofito y n en el gametofito). <b>En rodofitas:</b> meiosporas del gametofito y tetrasporofito.	Presentes fragmentación y esporulación (sólo la parte diploide).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La importancia de los procesos reproductivos y los ciclos de vida de los seres vivos tienen una enorme repercusión como procesos naturales y dentro del ámbito conceptual en el estudio de la Biología.

El surgimiento del potencial reproductivo podemos ubicarlo en el momento de la aparición de los sistemas autopoyéticos, es decir, entidades muy sencillas pero que debieron de cubrir dos requisitos básicos según Margulis y Guerrero (1986): auto-estructuración y auto-mantenimiento, todo esto dentro del marco de la evolución prebiológica (Chávez y Casanueva, 1983; Dickerson, 1982; Schopf, 1982), es decir, en los albores del surgimiento de la vida.

Al construirse y conservarse de manera autónoma se debió además transgredir el factor espacial y temporal mediante la autoperpetuación a través de sucesivas generaciones. Esta transmisión de caracteres (protoherencia) debió residir en genomas sencillos constituidos por diversas moléculas autocatalíticas sencillas y diferentes al DNA (RNA polimerasa y diversos compuestos) cuya replicación, transcripción y repartición cubría esa autopoyesis (Lazcano-Araujo, 1986; Margulis y Guerrero, 1986). Desde su inicio y a medida que transcurría el tiempo, la evolución de esos sistemas (cuyos conjuntos o poblaciones debieron haber sido sumamente variados) estuvo inmersa en una competencia por los recursos que les permitían subsistir como sistemas estables (espacio, compuestos, luz etc.); de manera que se puede emplear aquí el concepto de protoselección natural postulada por Oparin (Chávez y Casanueva, 1983).

Hasta este momento, toda característica - o "seme" (Margulis y Guerrero, 1986) - que dotara de alguna ventaja sobre los demás sistemas en competencia sería seleccionada si y sólo si se contara con la capacidad de heredarla a la descendencia. En este punto debemos considerar la agrupación de estos sistemas en grandes comunidades existentes en diferentes espacios y momentos.

La acumulación de estos "semes", derivaría a un momento decisivo: fijar al DNA como molécula portadora en un genoma más complejo, ahora de cadena doble; todo esto aunado a una complejidad estructural y metabólica de donde surgirían las primeras células. En este intervalo podemos ubicar el "progenote" propuesto por Woese (1981), solamente que tenemos que "multiplicar" la idea y considerar comunidades de "progenotes".

Así, la vida en nuestro planeta se desarrolla a partir del prototipo procariota, y esto nos lleva a considerar, por la estructura celular, que fueron organismos de tipo bacteriano, según lo indican diversas evidencias micro y macro-paleontológicas (Dickerson, 1982; Margulis, 1986; Schopf, 1982).

La repercusión del desarrollo de las diferentes poblaciones procariotas los convierte tanto en directores como en protagonistas del escenario evolutivo, por lo que se vieron diferencialmente probados y a la vez influyeron en:

- 1) Las condiciones ambientales, que en un principio fueron anaerobias y posteriormente dramáticamente transformadas por la aparición del oxígeno, producto de la fotosíntesis procariota de organismos de tipo cianofíceo.
- 2) Condiciones altamente competitivas por obtención de alimento y espacio; este filtro no es otro que la selección natural - en el estricto sentido darwiniano - de la cual surgen airoso todos aquellos organismos "más aptos" y esta aptitud no es otra cosa que el logro de seguirse reproduciendo. Esta reproducción diferencial de las especies en juego implica que pueden nacer, alimentarse y crecer (entre otras cosas) para enfrentarse a condiciones ambientales similares o estar preparados para los cambios.

A nivel procariota, la multiplicación estaba dada por procesos sencillos como son la replicación del genoma y su repartición en nuevos organismos (fisión binaria o fragmentación) o estructuras especializadas como las esporas<sup>3</sup>; las modificaciones de los patrones genéticos se debieron a la aparición de mutaciones producidas interna o externamente por diversos factores. El grado de contundencia abarca desde la eliminación de los portadores hasta modificaciones afortunadas en mayor o menor nivel con respecto a su entorno (hasta dar lugar a los modernos grupos que conforman el reino Monera: las arqueobacterias, eubacterias, cianofitas y prochlorofitas).

Por lo tanto, las presiones de selección son tanto abioticas como bióticas y dentro de éstas últimas, el cambio atmosférico por la producción de oxígeno, propicia y prepara el momento de aparición de los eucariotas (Dickerson, 1982; Lazcano-Araujo, 1983; Margulis, 1986; Margulis y Guerrero, 1986; Schopf, 1982). El surgimiento de organelos de doble membrana (núcleo, mitocondrias, cloroplastos) exige requerimientos energéticos y mecanismos celulares mucho más elaborados y eslabonados

<sup>3</sup> La parasexualidad que consiste en el traspaso de material genético a través de los flagelos, o la absorción e inserción de DNA extraño (de bacterias que mueren), son fenómenos que están referidos comúnmente a condiciones de laboratorio y no a poblaciones de vida libre, es por ello que no se consideran en esta parte.

No obstante el potencial de la reproducción sexual, una importante consideración acerca de la reproducción procariota en el caso de las cianofitas es que desde su aparición hace más de  $3.5 \times 10^9$  años, existen aún múltiples representantes actuales, lo que indica que su tasa de variabilidad también es muy grande debido a mutaciones y seguramente a los mecanismos (cuya naturaleza no se ha comprendido del todo) de transformación y transducción (com. pers. M. en C. Gustavo Montejano Z.).

que los procariotas. Ya no es suficiente el replicar material genético, ahora se necesita organizar un genoma más largo y con mayor información; con la aparición de la mitosis empieza a resolverse el problema. La condición haplonte existente casi con seguridad en estas primeras etapas, pudo reforzar su efecto fenotípico duplicándose, esta nueva condición diploide se presentó como materia prima más enriquecida ante la selección natural. La aparición de la sexualidad marca un cambio radical en la evolución, porque provee una mayor variabilidad genética al ser producto de dos progenitores. Esto implicó el desarrollo de mecanismos para la fusión de células gaméticas y estabilización del número cromosómico (meiosis) que por muy diversos caminos dieron origen a los diferentes ciclos de vida.

Conceptualmente, bajo el esquema planteado, estamos apoyando la idea del origen polifilético del DNA, es decir, que surge más de una vez por diversos caminos. Esto es bastante factible si consideramos la mecánica molecular en la llamada sopa primigenia: todos los elementos implicados en la conformación de moléculas ya estaban formados e interactuaban según su particular estructura bajo las reglas químicas conocidas. Los tipos y cantidades de éstos seguramente fueron muy fluctuantes pero no es inconcebible que más de una vez se hayan formado en más de un lugar de nuestro planeta ya que diversos experimentos han probado la relativa facilidad de síntesis por muy diferentes vías (Dickerson, 1982; Lazcano-Araujo, 1983; Schopf, 1982).

Pero el origen de la reproducción y los ciclos de vida son puntos polémicos, y en general sólo se apoyan en el origen monofilético (Cavalier-Smith, 1995; Scagel *et al.*, 1991) y esta aparente necesidad de tener un ancestro común llega a extremos que sólo son abstracciones convenientes para abordar su estudio, pero sus implicaciones filogenéticas son forzadas e incluso absurdas. Claros ejemplos de esto abarcan la clasificación en cinco reinos (Margulis y Schwartz, 1988) o al interior mismo de los protocistos (Margulis *et al.*, 1990).

Si seguimos el esquema monofilético de los eventos reproductivos mostrado por Scagel *et al.* (1991) plantea que los ciclos gamético y espórico sean dos patrones que evolucionaron separadamente a partir de un patrón cigótico por un retraso en la meiosis; el patrón dicariótico (característico de los hongos ascomicetos y basidiomicetos) es otra rama aparte. Por lo que respecta al ciclo espórico, se desprende por un lado al isomórfico (presente en algunos grupos algales) y por el otro al heteromórfico del cual derivan otras líneas algales y la(s) de las plantas.

Cavalier-Smith (1995) mantiene una posición monofilética pero con un punto de vista muy interesante al respecto del origen de la meiosis: "... no se puede pensar en el origen de la meiosis y la singamia en términos puramente genéticos; es un problema concerniente a la biología celular. Las moléculas no son dictadoras de todo lo que sucede en la célula, sino que

interactúan y son manipuladas por una comunidad de moléculas propias de la célula". De la misma forma las interacciones en los diferentes momentos evolutivos no es posible circunscribirlos en términos de una sola línea de descendencia, ya que las combinaciones y posibilidades fueron múltiples. Podemos sustentar esta idea a partir de las evidencias actuales que indican toda una serie de divergencias y convergencias entre los distintos linajes algales y de éstos a su vez con los hongos, protozoos, plantas y animales.

No es posible el circunscribir, por ejemplo, a la mitosis solamente a un momento de aparición ya que se conocen diversos tipos de ésta en rodofitas, muchos de ellos semejantes al tipo fúngico en cuanto morfología y estructuras accesorias (Cole, 1990; Barr, 1983; Demoulin, 1985). En las clorofitas existen al menos tres tipos de división celular y la presencia de estructuras mitóticas accesorias como el ficoplasto y el fragmoplasto, que en un principio parecieron caracteres taxonómicos consistentes, en la actualidad se han encontrado con una amplia distribución entre clorofitas muy alejadas filogenéticamente, al punto de considerarse el gran grupo de algas verdes como polifilético, a partir de diversos ancestros flagelados de los cuales se derivarían los linajes vegetales (Dawes, 1986; Lee, 1989; Mattox y Stewart, 1984; Round, 1984; Russell y Buchheim, 1992; Dra. Rosa Luz Tavera y M. en C. Eberto Novelo com. pers.).

El todavía oscuro origen de la meiosis parece empezar a dilucidarse a partir de modificaciones del patrón mitótico puesto que se ha evidenciado un tipo de mitosis recombinante que no altera el número cromosómico pero sí el tipo de información en rodofitas (Lobban y Harrison, 1994); e incluso la condición dicariótica (presencia de dos tipos diferentes de núcleos haploides en una célula) presente en ascomicetos y basidiomicetos y que se creía exclusiva de éstos se ha evidenciado también en la clorofita *Derbesia marina* (Lobban y Harrison, 1994).

También llama la atención morfología tan parecida entre algunas algas y ciertos hongos, estas convergencias guiaron hace tiempo a muchos investigadores a generar hipótesis filogenéticas (en la actualidad rechazadas) entre xantofitas y zigomicetos o la ancestría rodofítica de los hongos del tipo laboulbeniales por lo que respecta a su nivel de organización y estructuras reproductivas (Barr, 1983; Demoulin, 1985; M. en C. Margarita Villegas com. pers.). Estas analogías nos indican la presencia de determinadas instrucciones en sus genotipos para expresarse fenotípicamente de manera similar pero por rutas evolutivas diferentes.

Otras interesantes analogías que indican la presencia de secuencias génicas similares de diverso origen las encontramos en la vascularización (presente en plantas) ya esbozada en la formación de los tubos cribosos para la conducción de los productos fotosintéticos en macroalgas de tipo *Laminaria*



(feofita) (Lobban y Harrison, 1994; M. en C. Gustavo Montejano com. pers.; Scagel *et al.*, 1991) o la secreción de quitina por algunas especies de diatomeas y que es un compuesto presente también en las paredes de insectos y hongos (Demoulin, 1985; Lee, 1989).

Todas estas evidencias pueden explicar de manera satisfactoria el problema del Reino Protoctista (Margulis, 1981; Margulis y Schwartz, 1988; Margulis *et al.*, 1990) si se interpretan como el producto de muy variadas rutas evolutivas seguidas por diferentes poblaciones eucariotas originadas a su vez por la interacción de otras tantas y diversas poblaciones procariotas. De esta forma no es extraño que exista la condición heterotrófica en los dinoflagelados, diatomeas o euglenoides (Bold y Wynne, 1978; Dawes, 1986; Lee, 1989; Scagel *et al.*, 1991).

Otra cuestión interesante de los ciclos de vida de algunos grupos algales son las modificaciones y rutas alternas como la heterosporia funcional, la partenogénesis, aposporia, apogamia y la poliploidía, cuyo patrón además comparten con diferentes grupos (protozoos, insectos y plantas entre otros) (Bold y Wynne, 1978; Dawes, 1986; Lee, 1989; Scagel *et al.*, 1991; M. en C. Eberto Novelo y M. en C. Gustavo Montejano, com. pers.).

Por último, es necesario resaltar la importancia del ciclo espórico o alternancia de generaciones al duplicar la actuación ante la selección natural, debido a la presencia de las etapas gametofítica y esporofítica. Este potencial hace que la especie sea capaz de explotar sus fenotipos en varios ambientes porque pueden existir en distintos tiempos y espacios (aunque éstos sean ecológicamente diferentes) y su repercusión fue tan grande que formó parte fundamental del esquema evolutivo de todas las plantas.

#### AGRADECIMIENTOS

La culminación de este escrito no hubiera sido posible sin la cuidadosa revisión, valiosas observaciones y comentarios de los siguientes investigadores: M. en C. Eberto Novelo M., Dra. Rosaluz Tavera Sierra, M. en C. Enrique Cantoral U., M. en C. Javier Carmona J., Biól. Dalila Fragoso T., Dra. Deni Rodríguez V., M. en C. Gustavo Montejano Z., M. en C. Margarita Villegas R., M. en C. Guadalupe Vidal (de la Facultad de Ciencias, UNAM); M. en C. Alejandrina Ávila Ortiz, M. en C. Eloy Solano Camacho, y a todos los revisores de la obra para la Revista TIP de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.

#### REFERENCIAS

- Avers, J. (1983). Biología celular. Grupo Editorial Iberoamérica. México. 532 pp.
- Ayala, F.J. y J.A. Kiger (1984). Genética moderna. Fondo Educativo Interamericano, Omega. Barcelona, España. 836 pp.
- Barr, M. E. (1983). The ascomycete connection. *Mycologia*. 75 (1): 1-13.
- Becker, M.W. and D.W. Deamer (1991). The world of the cell. Second Edition. Redwood City, California. 886 pp.
- Bold, H. C. and M.J. Wynne (1978). Introduction to the algae: structure and reproduction. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, N.Y. 706 pp.
- Bold, H. C.; C. J. Alexopoulos y T. Delevoryas (1989). Morfología de las plantas y los hongos. Omega. Barcelona, España. 911 pp.
- Bourrelly, P. (1972). Les algues d'eau douce. Initiation à la systématische. Tome I: Les Algues Vertes. Paris, Francia. 512 pp.
- Brawley, H.S. and L.E. Johnson (1992). Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *Br. Phycol. J.* 27:233-252.
- Cavalier-Smith, T. (1995). Cell cycles, diplokaryosis and the archezoan origin of sex. *Arch. Protistenkd.* 145:189-207.
- Chávez, N. y M. Casanueva (1983). Evolución prebiológica: de la sopa primitiva a las primeras comunidades biológicas. En: Artís, M.; M. Casanueva y N. Chávez (comps.). "Homenaje a Oparin". UAM Iztapalapa, México. pp: 107-109.
- Cole, K. M. and R. G. Sheath (1990). Biology of the red algae. Cambridge University Press. Cambridge. 512 pp.
- Cook, R. E. (1983). Clonal plant populations. *Am. Sci.* 71: 244-253.
- Curtis, H. (1986). Biología. 4a ed. Panamericana. Buenos Aires, Argentina. 1255 pp.
- Dawes, C. J. (1986). Botánica marina. Limusa. México. 673 pp.
- Demoulin, V. (1985). The red algal-higher fungi phylogenetic link: the last ten years. *Biosystems* 18: 347-356.
- Dickerson, R. C. (1982). La evolución química y el origen de la vida. En: Evolución, Libros de Investigación y Ciencia (Scientific American). 2a. ed. Número especial. Labor. Barcelona, España. pp: 29-48.
- Edwards, J. (1984). Spacial pattern and clone structure of the perennial herb *Aralia nudicaulis* L. (Araliaceae). *Bull. Torr. Bot. C.* 3 (1): 28-33.
- Font Quer, P. (1982). Diccionario de Botánica. Labor. Barcelona, España. 1244 pp.
- Guiry, M.D. (1987). The evolution of life history types in the Rhodophyta: an appraisal. *Cryptogamie algologie*. 8 (1): 1-12.
- Jacobs, W.P. (1994). Caulerpa. *Sci. Am.* 12: 66-71.
- Lazcano-Araujo, A. (1983). El origen de la vida. Evolución química y biológica. Área histórica. (Serie concepciones). Trillas. México. 106 pp.
- Lazcano-Araujo, A. (1986). Prebiotic evolution and the origin of cells. *Treb. Soc. Cat. Biol.* 39: 73-103.
- Lee, R.E. (1989). Phycology. 2nd. ed. Cambridge University Press. Cambridge, N.Y. 645 pp.
- Lipps, J.H. (ed). (1993). Fossil prokaryotes and protists. Blackwell Scientific Publications, Cambridge Massachusetts. 323 pp.
- Lobban, Ch. S. and P.J. Harrison (1994). Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press. N.Y. 366 pp.
- Margulis, L. (1981). How many kingdoms? Current views of biological classification. *The American Biology Teacher*. 39 (9): 482-489.

- Margulis, L. (1986). El origen de la célula. Reverté. Barcelona, España. 140 pp.
- Margulis, L. and R. Guerrero (1986). Not "origins of life" but "evolution in microbes". *Treb. Soc. Cat. Biol.* 39: 105-112.
- Margulis, L. and K. V. Schwartz (1988). Five kingdoms. An illustrated guide to the phyla of life on Earth. 2a. ed. W. H. Freeman, Co. N. Y. 335 pp.
- Margulis, L.; J. O. Corliss; M. Melkonian and D. J. Chapman (eds) (1990). Handbook of Protoctista: the structure, cultivation, habitats and life histories of the eukaryotic microorganisms and their descendant exclusive of animals, plants and fungi. Jones and Barlett. Boston. 837 pp.
- Masuda M., K. Kogame and M. D. Guiry (1996). *Gymnogonrus griffithsiae* (Phyllophoraceae, Gigartinales) from Ireland: implications for life history interpretation in the rhodophyta. *Phycologia* 35 (5): 421-434.
- Mattox, K. R. and K. D. Stewart (1984). Classification of the green algae; a concept based on comparative cytology. *Systematics of the green algae. Systematics Association (special volume)* 27: 29-72.
- Round, F. E. (1984). The systematics of the Chlorophyta: an historical review leading to some concepts. In: Irvine D.E.G. y D.M. John (eds). *Systematics of the green algae. Systematics Association (special volume)* 27: 29-72.
- Russell L.Ch. and M.A. Buchheim (1992). Green algae and the evolution of land plants: inferences from nuclear-encoded rRNA gene sequences. *Biosystems*. 28: 127-137.
- Scagel, R.F.; R.J., Bandoni; J.R., Maze; G.E., Rouse; W.V. Schofield and J.R., Stein. (1991). Non vascular plants. Omega. Barcelona, España. 548 pp.
- Schopf, J. W. (1982). La evolución de las células primitivas. En: Piel, G. et al. (compils.). *Evolución. Libros de Investigación y Ciencia* (edición en español de Scientific American). 2a. ed. Número especial. Labor. Barcelona, España. pp: 49-68.
- South, G.R. and A. Whittick (1987). *Introduction to phycology. Reproduction and life cycles*. Blackwell Scientific Oxford. pp: 120-162.
- Woese, C. R. (1981). Archibacterias. *Investigación y Ciencia*. (59): 48-61.