

CAPÍTULO 4

Evidencia taxonómica

Estrella Urtubey

Desde los albores de la botánica, la identificación y clasificación de los taxones se ha basado principalmente en caracteres provenientes de la morfología, anatomía, citología, embriología, palinología y paleobotánica. En el pasado siglo, otras ramas de las ciencias, como por ejemplo la química, a partir de la presencia de metabolitos secundarios (pigmentos, propiedades medicinales, entre otros), contribuyeron a la resolución de problemas taxonómicos. Más recientemente, la irrupción del conocimiento de la estructura genética de las plantas, denominada biología molecular vegetal, resultó en un aporte de gran trascendencia para la interpretación de las relaciones entre las plantas.

Morfología

Los datos morfológicos externos se obtienen a partir de la observación directa o mediante microscopio binocular. Estos caracteres, han sido los más utilizados a lo largo de la historia de la botánica, dado que la información que aportan del fenotipo no requiere de técnicas sofisticadas para la preparación de muestras y estas son generalmente de muy bajo costo económico; además, los caracteres morfológicos pueden obtenerse tanto de material vivo como disecado y permiten el uso de información ontogenética y aquella proveniente del registro fósil. De esta manera, y a partir de la determinación de las homologías, se obtienen las semejanzas y diferencias entre los taxones. En tanto sus desventajas están representadas principalmente porque los estados de los caracteres morfológicos muchas veces son ambiguos; los taxones divergentes pueden tener pocos caracteres en común y dado que el efecto ambiental es difícil de verificar en un material disecado puede llevar a confusiones por convergencia adaptativa.

Entre los **caracteres vegetativos**, las hojas, son los órganos más usados para identificación de las plantas y en las descripciones botánicas, se detalla principalmente la forma de la lámina, tipo de ápice y base, venación y consistencia de la hoja (Fig. 20).

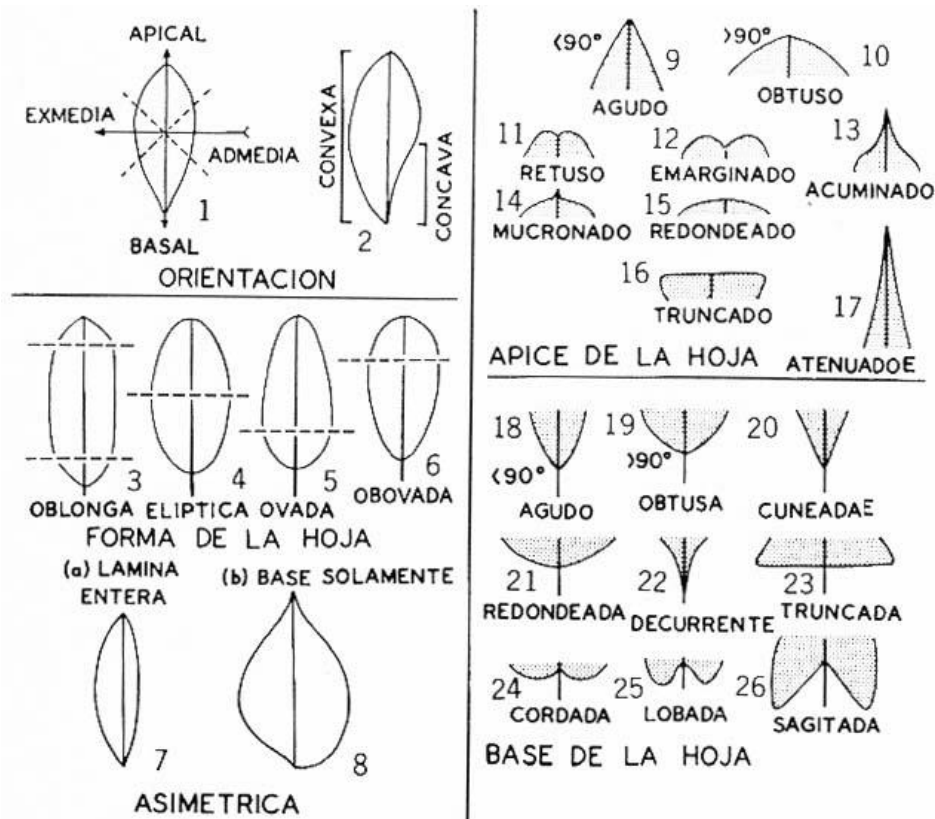


Fig. 20. Caracteres foliares: orientación, forma de la lámina, ápice y base (Hickey 1974).

Otros caracteres vegetativos que presentan diferencias adaptativas relativamente constantes y, consecuentemente representan características de valor taxonómico y evolutivo, son el tipo de hábito, tipos de tallos y sus modificaciones, los anexos foliares y apéndices epidérmicos, por ejemplo, plantas usualmente leñosas en la subclase Hamamelidae; los tallos cuadrangulares en Lamiaceae y Verbenaceae; filocladios en el género *Asparagus*; cladodios en *Opuntia*; las hojas con ocrea en las Polygonaceae; espinas foliares en Cactaceae, espinas caulinares en *Prosopis alpataco* y apéndices epidérmicos espinescentes en algunas Asteraceae (Fig. 21).



Fig. 21. A. Espinas foliares de *Gymnocalycium gibbosum* (Cactaceae); B. Espinas caulinares de *Prosopis alpataco* (Fabaceae); C. Apéndices epidérmicos espinescentes de *Centaurea calcitrapa* (Asteraceae) (Wikimedia Commons).

Sin embargo, los caracteres morfológicos más relevantes para la identificación de las plantas son los **caracteres reproductivos** dado que son más estables e ideales para la delimitación de los grandes grupos taxonómicos. En los Helechos, por ejemplo, se destacan el tipo de esporangio, sus agrupamientos, así como la presencia o ausencia de indusio, que permiten caracterizar las diferentes familias, e.g. soros alargados con indusio lateral en las Aspleniaceae, soros circulares sin indusio en las Polypodiaceae (Fig. 22).



Fig. 22. A. Esporangios libres (Elaphoglossaceae). B. Esporangios agrupados en soros alargados con indusio lateral (Aspleniaceae); C. Esporangios agrupados en soros circulares sin indusio (Polypodiaceae). (Wikipedia).

En las Gimnospermas, el complejo escama ovulífera-bráctea tectriz y el número de óvulos de las estructuras reproductivas o estróbilos femeninos, caracteriza también las diferentes familias del orden Pinales, e.g. escama ovulífera-bráctea tectriz soldadas y 1-ovulada en las Araucariaceae, escama ovulífera-bráctea tectriz libres y 2-ovuladas en las Pinaceae. En el caso de las angiospermas, los caracteres florales como tipo de inflorescencia, simetría de la flor, número de piezas florales, tipo de androceo, posición del ovario, placentación, tipo de fruto, representan importantes características a nivel de familia, e.g. flores cigomorfas en las Violaceae; flores tetrámeras en las Onagraceae; flores epíginas en Cactaceae; placentación laminar en Austrobaileyaceae, marginal en Fabaceae, apical en Calyceraceae, basal en Asteraceae (Fig. 23); inflorescencia de tipo umbela en la familia Apiaceae, capítulo en las Asteraceae, espiguilla en las Poaceae (Fig. 24); androceo tetradínamo en las Brassicaceae, monadelfo en las Malvaceae; fruto legumbre en las Fabaceae, cariopse en las Poaceae, silicua o sílicula en las Brassicaceae; gineceo 1-carpelar en Fabaceae, numerosos carpelos libres en la subfamilia Rosoideae.

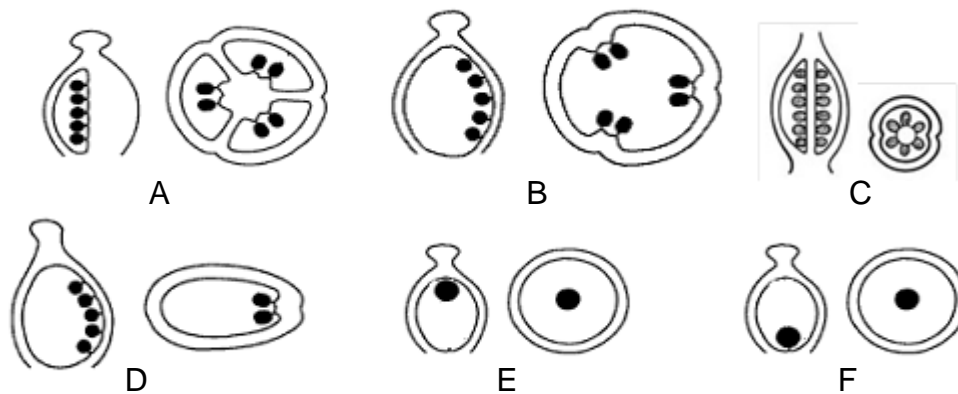


Fig. 23. Tipos de placentación. **A.** Axilar (Theaceae). **B.** Parietal (Cucurbitaceae, Orchidaceae, Violaceae). **C.** Central (Caryophyllaceae). **D.** Marginal (Fabaceae). **E.** Apical (Calyceraceae). **F.** Basal (Asteraceae).



Fig. 24. Tipos de inflorescencias. **A.** Capitulum de *Schlechtendalia* sp. (Asteraceae). **B.** Umbela de *Apium* sp. (Apiaceae); **C.** Espiga de espiguillas de *Triticum* sp. (Poaceae) (B-C, Wikimedia Commons)

Anatomía

Los caracteres morfológicos internos están ligados a la identificación de las estructuras de una planta. Su análisis se basa en las observaciones por medio de microscopio binocular, microscopio óptico para la observación de la ultraestructura y microscopio electrónico de barrido (MEB) y de transmisión (MET) para la observación de la microestructura. El preparado de la muestras tiene diferente grado de complejidad y puede requerir distintas técnicas de cortado. Esta fuente de información está ligada a las distintas categorías taxonómicas. Por ejemplo, **traqueidas y las células cribosas** son características de las Gimnospermas (versus **tráqueas y tubos cribosos con células acompañantes** en las Angiospermas).

La clase Polypodiopsida se caracteriza el **tipo de esporangios**, leptosporangiados (versus eusporangiados en Ophioglossidae, Equisetidae y Marattidae); el tipo de **anillo de dehiscencia** del esporangio, e.g. apical, longitudinal, oblicuo, permite diferenciar las familias de Polypodiopsida.

Un carácter relevante para caracterizar diferentes niveles de taxones entre las Angiospermas, es el **tipo de tricoma**, por ejemplo, a nivel de familia, son característicos los tricomas estrellados en las Malvaceae, los escamosos en las Eleagnaceae, Oleaceae y Turneraceae y mucilaginosos en Martyniaceae; a nivel de subfamilia, los tricomas 2-celulares en Barnadesioideae dentro de las Asteraceae; a nivel de género, son característicos los nidos pilosos formados por tricomas glandulares y no glandulares en *Baccharis*, los tricomas en forma de látigo en *Senecio*, los tricomas vesiculares en *Chenopodium*; a nivel de especie, los tricomas urticantes en *Urtica urens*, los tricomas “shaggy” en *Cirsium vulgare* y en forma de “T” en *Anthemis cotula* (Fig. 25).

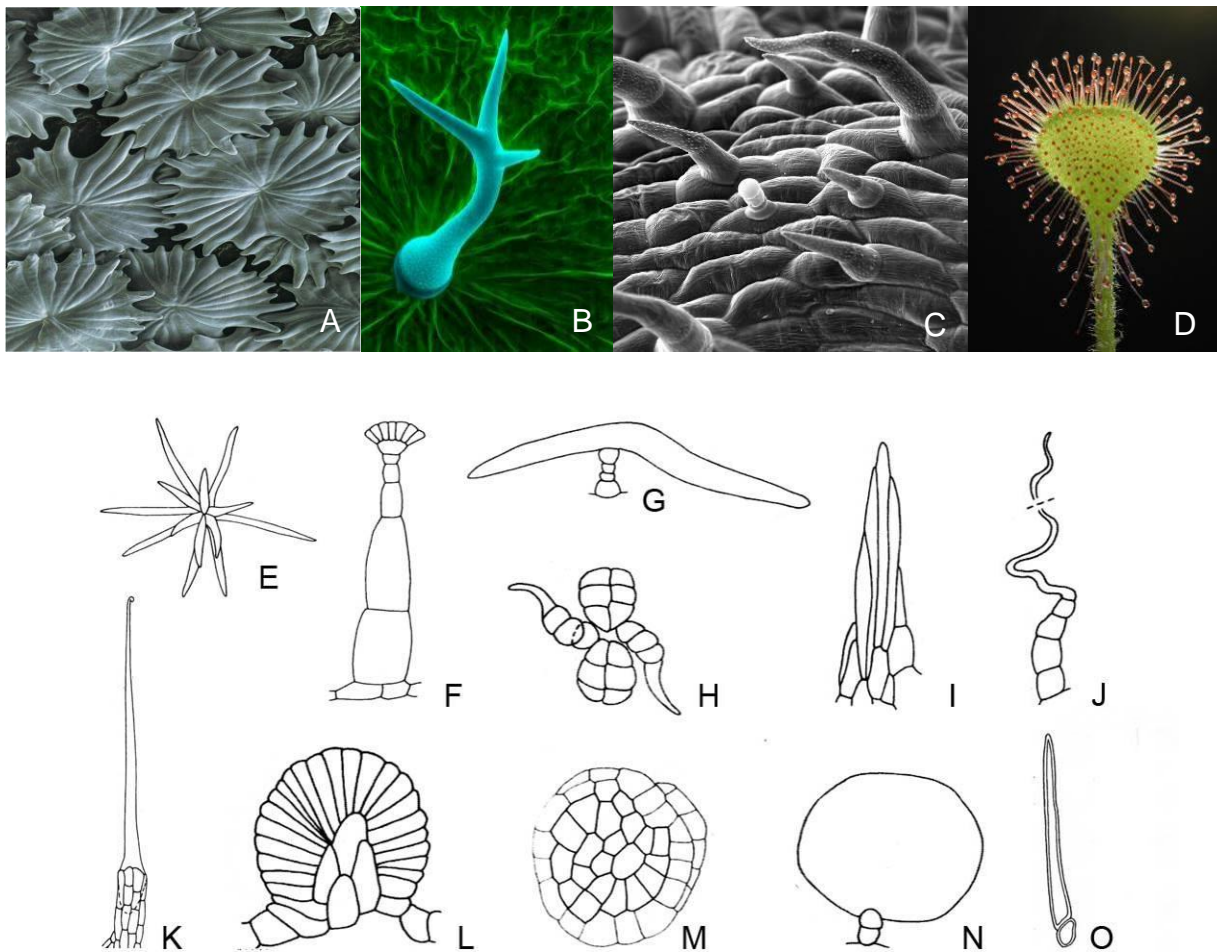


Fig. 25. Tipos de tricoma. **A.** Escamosos en hojas de *Olea europea* (Oleaceae). **B.** 1-celular, ramificado de *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). **C.** Simple, pluricelular de *Coleus* (Lamiaceae). **D.** Hoja de *Drosera rotundifolia* (Droseraceae) con pelos glandulares. **E.** Estrellado de *Sida rhombifolia* (Malvaceae). **F.** Glandular mucilaginoso de *Ibicella lutea* (Martyniaceae). **G.** En forma de “T” de *Anthemis cotula* (Asteraceae). **H.** Nidos pilosos de *Baccharis* (Asteraceae). **I.** “Shaggy” de *Cirsium vulgare* (Asteraceae). **J.** En forma de “látigo” de *Senecio* (Asteraceae). **K.** Urticante de *Urtica urens* (Urticaceae). **L.** Glandular “shaggy” de *Turnera* (Turneraceae). **M.** Escama peltada de *Dodonaea viscosa* (Turneraceae). **N.** Vesicular en *Chenopodium* (Chenopodiaceae). **O.** Pelo bicelular (Barnadesioideae, Asteraceae) (A-D, Fotografías al MEB, Wikimedia Commons; E-M, tomado de Freire et al. 2005).

Otra estructura epidérmica de importancia taxonómica en las Angiospermas son los **estomas**, según el número, tamaño y disposición de las células anexas, por ejemplo, estomas paracíticos en las Rubiaceae; anisocítico en las Brassicaceae y Solanaceae; actinocítico en las Cucurbitaceae; diacítico en Caryophyllaceae (Fig. 26).

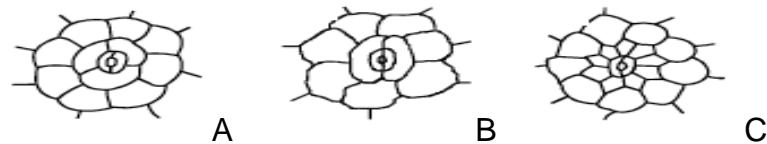


Fig. 26. Tipos de estomas. **A.** Anisocítico (Brassicaceae y Solanaceae). **B.** Paracítico (Rubiaceae). **C.** Actinocítico (Cucurbitaceae).

Embriología

Esta disciplina aporta el conocimiento de los procesos fisiológicos que conducen a la transformación de una sola célula, el cigoto, en un individuo multicelular más complejo, llamado embrión y contenido en la semilla (Sharma 2009; Bhojwani & Soh 2001). Estos estudios suelen requerir un trabajo más minucioso para la preparación de muestras y la visualización de las estructuras. A niveles taxonómicos mayores, por ejemplo la presencia de **saco embrionario** pluricelular o macroprotalo, la **fecundación** simple y las semillas protaladas, distingue a las Gimnospermas de Angiospermas que poseen un saco embrionario con 8 células, fecundación doble y semillas usualmente endospermadas. Entre las Angiospermas, por ejemplo, los **óvulos unitegumentados** caracterizan la subclase Asteridae, el **embrión curvo**, derivado de un óvulo campilótropo, caracteriza a las familias del orden Caryophyllales (e.g. Chenopodiaceae, Amaranthaceae); las **semillas perispermadas**, con reservas $2n$, solo están presentes en las familias del orden Caryophyllales y en las Piperaceae (Fig. 27).

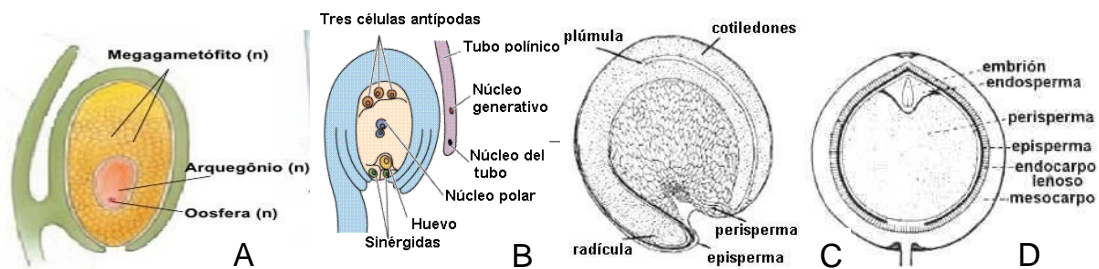


Fig. 27. **A, B:** Sacos embrionarios. **A.** Gimnospermas. **B.** Angiospermas. **C.** Semilla perispermada con embrión curvo de Chenopodiaceae. **D.** Semilla perispermada (C, tomado de Goebel 1930; D, tomado de Strasburger 1994).

Citología

La citología es la disciplina que estudia la célula y resulta en una herramienta muy útil para la Sistemática botánica principalmente en lo referente a los números cromosómicos ya sean meióticos (n) a partir de botones florales o mitóticos ($2n$) a partir del meristema apical de raicillas. El cariotipo, también denominado idiograma o patrón cromosómico, se basa en el conocimiento del tamaño de cada cromosoma, ubicación del centrómero, largo de los brazos del cromosoma, etc. (Fig. 28) y contribuye en muchos casos a la identificación de especies así como a otros niveles taxonómicos (Barker 2013; Murray 2013; Weiss-Schneeweiss & Schneeweiss 2013). Otros aportes importantes de esta rama, son el conocimiento del apareamiento de los cromosomas en la meiosis y la identificación de poliploides.

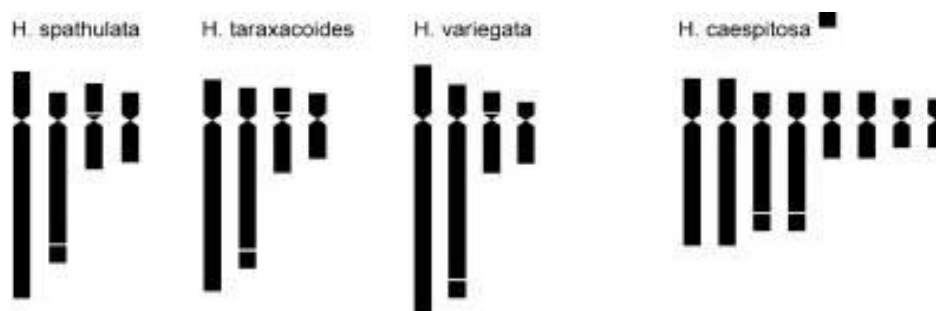


Fig. 28. Cariotipos de cuatro especies de *Hypochaeris* (Asteraceae). (Weiss-Schneeweiss et al. 2007)

Palinología

Se dedica al estudio de las esporas de Briofitas s.l., Licófitas y Helechos y los granos de polen de Gimnospermas y Angiospermas.

Los estudios de las esporas y granos de polen se llevan a cabo con el uso de microscopio óptico tanto para las mediciones y determinación de la forma y simetría de los mismos, así como para el análisis de las aperturas (número, forma y posición); mientras que con el microscopio electrónico se estudia la escultura (MEB), con el microscopio de transmisión (MET) se estudia la estructura. Existe una gran variación en los caracteres palinológicos y tienen un alto valor sistemático si bien, por lo general en gimnospermas y angiospermas se utilizan para identificar a nivel de género (Ferguson & Muller 1976; Blackmore & Crane 1998). De acuerdo al número de aperturas, en las Angiospermas, los granos de polen permiten diferenciar las Eudicotiledóneas con polen 3(-∞)-aperturado de las restantes Angiospermas, i.e. Angiospermas basales, Monocotiledóneas, Ceratophyllales y Magnólicas, todas ellas con granos de polen monoaperturado (Fig. 29 A). En las Angiospermas, excepto en las especies más primitivas, la exina o capa externa del grano de polen, muestra un mayor grado de diferenciación estructural, en la cual se distingue una capa interna (nexina) homogénea y una parte externa esculturada (sexina) formada por un estrato basal y columelas o báculos unidas entre sí por el tectum (Fig. 29 B). En Gimnospermas, las familias Pinaceae y Cupresaceae presentan granos de polen con sacos aéreos que contribuyen a la dispersión de los mismos. (Fig. 29 C). En los Helechos y Licófitas, la forma, tamaño y estructura de la pared y en especial la ornamentación del

exosporio y perisporio de las esporas, es una herramienta muy útil para la identificación de géneros y especies (Morbelli 1980) (Fig. 29 D).

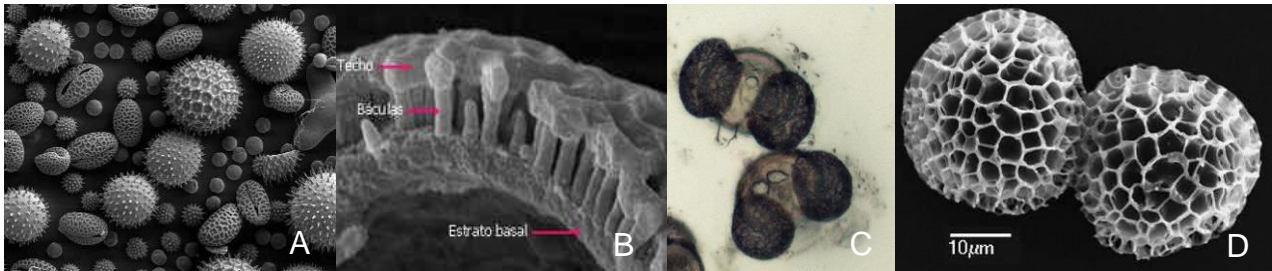


Fig. 29. A. Pólenes de angiospermas mostrando formas y aperturas. B. Corte transversal mostrando la estructura de la pared del grano de polen de una angiosperma con la porción esculpura (sexina) diferenciada en estrato basal, báculas y tectum; C. Granos de polen bisacados de *Pinus sp.* D. Esporas subtetraédricas muricado-reticuladas de *Lycopodium clavatum* (Licófitas). (A-C, Wikimedia Commons; D, <https://aulaestudiolagosanabria.info/deposito-seco-polen/3/>)

Otro carácter taxonómico relevante en las plantas vasculares es la forma de liberación de las esporas y pólenes. En el caso en que se liberan en forma independiente (el más común) se denomina mónades, de a dos díades (*Podostemum sp.*), de a cuatro tétrade (Ericaceae; *Selaginella*), 4-32 políades (Fabaceae), o en un número alto no definido másulas (Orchidaceae y Salviniaceae). También, el polen puede ser liberado en los lóculos de las anteras constituyendo las polinias características de la Asclepiadaceae y Orchidaceae. Las polinias y másulas son los estados más evolucionados para la dispersión de polen y/o esporas. (Fig. 30).

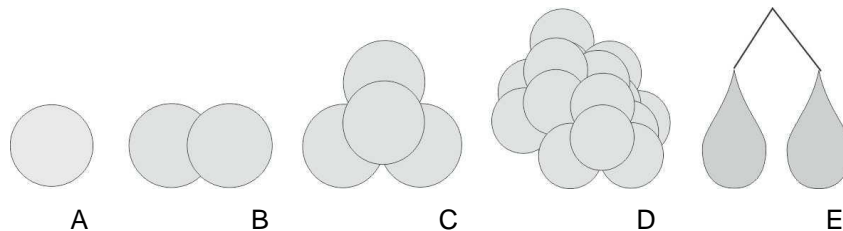


Fig. 30. Unidades de polen y esporas. A. Mónade. B. Díade. C. Tétrade. D. Másula. E. Polinia.

Registros fósiles

La Paleobotánica aporta a la Botánica Sistemática principalmente la información sobre aspectos importantes de las primeras plantas terrestres hasta la historia temprana de las Angiospermas. Los microfósiles están representados por esporas, granos de polen y fragmentos de pequeñas estructuras (e.g. cutículas) y los macrofósiles por estructuras como hojas, flores, tallos, conos, o plantas (Fig. 31).

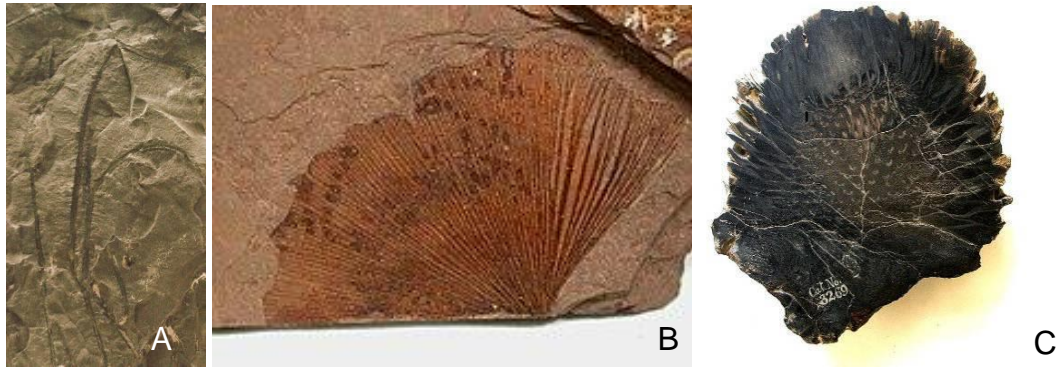


Fig. 31. Registros fósiles. **A.** *Psilophyton dawsonii*, Trimerophyta-Devónico. **B.** Hojas de *Ginkgo* sp. **C.** Estructura reproductiva bisexual "flor" de Cycadeoideales (= Bennettitales), Triásico (A, C, Wikipedia; B, Fotografía de John Cancalosi y Alamy).

Quimiosistemática

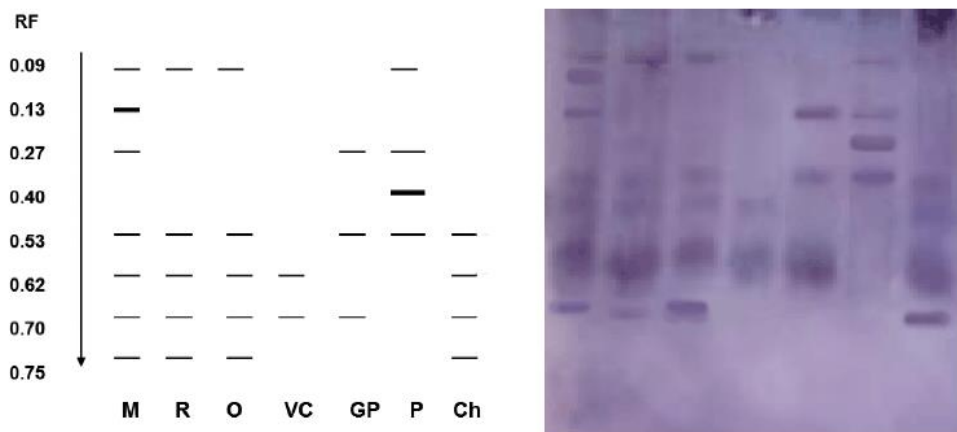
Desde hace mucho tiempo, los caracteres bioquímicos de las plantas (e.g. colores, olores, sabores, características medicinales) han sido usados para su identificación y clasificación. Según Judd et al. (2002), muchos de estos compuestos llamados metabolitos secundarios han actuado como defensa a los predadores y patógenos o como atracción de polinizadores y en la dispersión de los frutos. Entre ellos se pueden reconocer (Fig. 32): 1. **Betalainas**, pigmentos rojos y amarillos que están presentes solamente en las Caryophyllales (excepto en las familias Caryophyllaceae y Molluginaceae) que atraen a los polinizadores y dispersores, entre otras funciones. 2. **Glucosinolatos** como el aceite de mostaza presente en Brassicaceae y algunas Euphorbiaceae. 3. **Glucósidos cianogénicos** con funciones de defensa, presentes en las familias Fabaceae, Sapindaceae y familias de Magnoliales y Laurales; 4. **Poliacetilenos**, con propiedades medicinales, por ejemplo en la familia Loranthaceae usados en la lucha contra el cáncer. 5. **Antocianinas** (pigmentos azul, rojo y violeta) y otros **flavonoides** que actúan como protectores de la radiación ultravioleta, también tienen importancia medicinal y para la atracción de polinizadores, y están presentes en casi todo el resto de las plantas; dentro de los flavonoides, el tanino, presente en las especies nativas como el "Quebracho colorado" (*Schinopsis balansae*), ha sido usado en la curtiembre de pieles para transformarlas en cueros y es también el responsable por ejemplo, del sabor astringente de ciertas plantas como el "Té" (*Camellia sinensis*); 6. **Terpenoides**, son los conocidos como aceites esenciales presentes en el "Limonero" (*Citrus limon*) y el "Naranja" (*Citrus sinensis*) de gran valor industrial, el pineno en los *Pinus* (Pinaceae) y *Artemisia* (Asteraceae) de uso medicinal, y la familia Lamiaceae con aceites aromáticos y los carotenoides importantes pigmentos naturales de valor alimenticio y precursor de la vitamina A, presentes en el "Tomate" (*Lycopersicum esculentum*) y "Zanahoria" (*Daucus carota*); 7. **Alcaloides**, muy comunes en la familia Solanaceae.



Fig. 32. A. Antocianinas en *Acer palmatum* (Aceraceae). B. Betaláinas en *Bouganvillea spectabilis* (Caryophyllales). C. Carotenos en *Daucus carota* (Apiaceae)

Electroforesis

La **electroforesis** es una técnica que permite la separación de moléculas cargadas eléctricamente (positivas, negativas o neutras) dada la capacidad de desplazamiento de las mismas cuando son sometidas en un campo eléctrico. Esta técnica es una herramienta analítica simple, rápida y muy sensible, lo que la convierte en una gran utilidad para la separación y el estudio por ejemplo de proteínas (enzimas). Ésta permite detectar selectivamente enzimas, aloenzimas e isoenzimas, mediante la adición de los substratos de la reacción bioquímica que catalizan y una posterior tinción de los productos resultantes (zimograma) (Fig. 33). Las aloenzimas son variaciones polipeptídicas que representan diferentes alternativas alélicas del mismo locus génico (variantes de un gen en una posición determinada dentro del genoma), mientras que los isoenzimas comprenden todas las formas enzimáticas con función similar producidas por diferentes loci génicos (enzimas con función similar codificadas en diferentes partes del genoma). Las isoenzimas han tenido un rol prominente en los estudios de poblaciones vegetales para determinar variabilidad y estructura genética, en la sistemática y biología evolutiva así como en descripción de germoplasma e identificación de variedades.



M = Misionaria, R = Rabunda, O = Oso Grande, VC = recolectado en la localidad de Villa Clara, GP = recolectado en la localidad de la Gran Piedra, P = Parker, CH. = Chandler, RF = índice de movilidad electroforética en orden creciente

Fig. 33. Zimograma de malato deshidrogenasa para siete cultivares de *Fragaria vesca* (Kessel et al. 2014).

Caracteres moleculares

En las últimas décadas del siglo XX, una nueva revolución se inició en la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de la biota. Éstas se basaron en un nuevo dato químico como fuente de identificación de los taxones, representados por la información molecular principalmente derivada del ADN cloroplástico y nuclear. Esto permitió revelar interrelaciones novedosas en los diferentes niveles jerárquicos de las plantas (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/trees> Si bien estos resultados despertaron muchas controversias, hoy en día han sido superadas (Patterson et al. 1993) ya que los caracteres moleculares al igual que los morfológicos son heredables por lo tanto conceptualmente son los mismos y pueden ser analizados de la misma forma. Estos datos pueden auxiliar cuando la variación morfológica no es evidente y las homologías de los caracteres morfológicos no es clara (Moritz & Hills 1996). Lo importante es como se eligen y registra la variación de los mismos y en esto es fundamental el trabajo de los sistemáticos

Dentro de las **bondades de los datos moleculares** podemos indicar que en éstos no hay efecto ambiental, es material hereditario estrictamente; no son ambiguos por tratarse de las bases nucleicas (ej.: T o G; A o C); el tamaño de la muestra es enorme, una secuencia comprende numerosos datos (toda la información hereditaria está en una secuencia) y las matrices pueden presentar miles de caracteres y existen las herramientas tecnológicas para su análisis (Fig. 34). En muchos casos, para la obtención de la información completa de un taxón basta con un individuo.

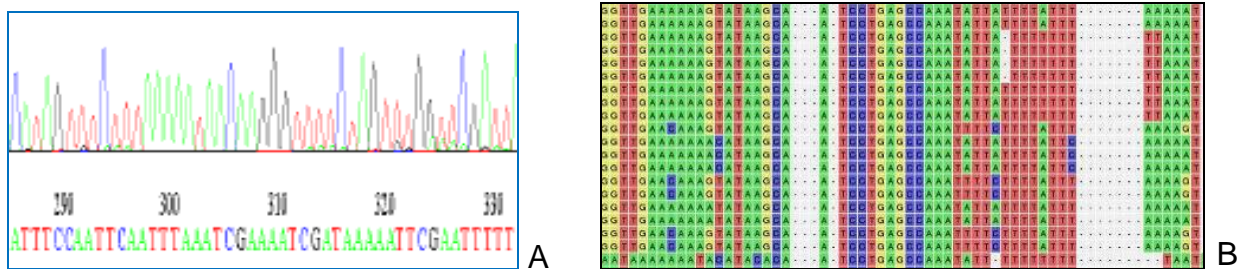


Fig. 34. A. Fragmento de secuencia. B. Fragmento de matriz.

En cuanto a las **desventajas de los caracteres moleculares** cabe destacar el acceso a la muestra dado que se requiere estructuras vivas, y por lo tanto no se puede contar con el registro fósil. Otra desventaja es el procesamiento de la muestra, la infraestructura, la extracción del ADN y la obtención de la secuencia del gen tienen un alto costo económico. También, es difícil el establecimiento de las homologías y para generar filogenias a diferentes niveles taxonómicos deberemos tener en cuenta que existen genes homólogos en todos los taxones y que el genoma presenta regiones con tasa de evolución diferentes que

permiten evaluar los niveles jerárquicos. Esta información se valida en cuanto a la elección del ácido nucleico e identificación de la variación génica.

Hasta el momento, sabemos que ningún dato en sí mismo pudo dar la reconstrucción atinada de los taxones o grupos tratados. Sí sabemos, que un conjunto de datos compatibles podrán dar reconstrucciones más certeras. Cuando los estudios se basen en diferentes fuentes de información (molecular + morfología) se tendrá en cuenta el criterio a aplicar ya sea de congruencia taxonómica para la obtención de hipótesis independientes o de evidencia total para una hipótesis única. También, la determinación del modelo evolutivo de cambios de los caracteres (parsimonia, máxima verosimilitud, análisis bayesiano, etc.) más adecuado al tratamiento.

Actividades

- 1.- ¿Cuáles son algunas de las disciplinas que aportan información a la Sistemática de las Embriófitas?
- 2.- ¿Qué caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos se utilizan principalmente en las descripciones botánicas?
- 3.- Cite al menos dos estados de caracteres morfológicos y dos estados de caracteres anatómicos indicando el rango taxonómico que identifican y nombre
- 4.- Asocie los siguiente caracteres (estados) diagnósticos con el o los principales taxones correspondientes: embrión curvo - androceo tetradínamo - polen bisacado - silicua - semillas perispermadas - tricomas estrellados - espiguilla - androceo monadelfo - cariopse - cladodios.
- 5.- ¿Qué caracteres embriológicos diferencian las Gimnospermas de las Angiospermas? Descríbalos brevemente.
6. Cite un carácter palinológico que permita identificar a una Angiosperma ¿Qué tipo de polen define las Eudicotiledóneas?
- 7.- Describa y ejemplifique el aporte de los caracteres químicos a la clasificación botánica. Asocie los siguiente metabolitos secundarios con al menos un taxón: betalainas - glucosinolatos - glucósidos cianogénicos - poliacetilenos - antocianinas - terpenoides - alcaloides.
- 8.- ¿Qué caracteres moleculares son aplicables a la filogenia de plantas?
- 9.- ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de los caracteres morfológicos?
- 10.- ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de los caracteres moleculares?

Lecturas sugeridas

- Crisci J. V. & Morrone J. J. 1995. Morfología, moléculas y la historia de la vida. *Innovación y Ciencia* 4: 58-63.
- Furness C. A. & Rudall P. J. 2004. Pollen aperture evolution – a crucial factor for eudicot success? *Trends in Plant Science* 9: 154-158.
- Hoyos J. M. 1995. Fósiles, sistemática y evolución. *Innovación y Ciencia* 4: 64-69.