

# HIDROFITAS

## PRINCIPALES CARACTERISTICAS DEL MEDIO ABIÓTICO

Las propiedades del suelo dependen de una serie de factores entre los cuales se destaca el tamaño de sus partículas y la carga de sus superficies. Este último atributo está principalmente condicionado por la fracción de arcillas y materia orgánica que el suelo o sustrato presenten. En los suelos minerales dominan los iones metálicos ( $\text{Ca}^{+2}$ ,  $\text{Mg}^{+2}$  y  $\text{Na}^{+}$ ), en cambio en los orgánicos el  $\text{H}^{+}$ . La inundación modifica drásticamente las propiedades del suelo debido al desplazamiento del aire por el agua en el sistema de poros entre las partículas. Desde que el oxígeno y otros gases difunden  $10^3$ - $10^4$  veces más rápido en el medio aéreo que en el acuático, el oxígeno desaparece rápidamente en los suelos inundados por los procesos de respiración de los microorganismos del suelo y del sistema radicular de las plantas. Los suelos de los humedales tienden a ser deficientes en oxígeno (condición denominada hipoxia) o a presentar ausencia total de este gas (condición denominada anoxia). Los organismos que habitan los humedales presentan tres problemas fundamentales: almacenar oxígeno, evitar la acumulación de gases tóxicos y adaptarse a concentraciones atípicas de iones. Una vez que el suelo se inunda la concentración de oxígeno y nitrato desaparecen en pocos días y gases como el metano y el sulfuro de hidrógeno, así como el amonio se acumulan rápidamente. Por otra parte el hierro al reducirse ( $\text{Fe}^{+2}$ ) se solubiliza. Mientras la mayoría de los suelos aerados presentan un potencial redox de 400 mV, los suelos de humedales pueden variar entre -300 a +350 mV.

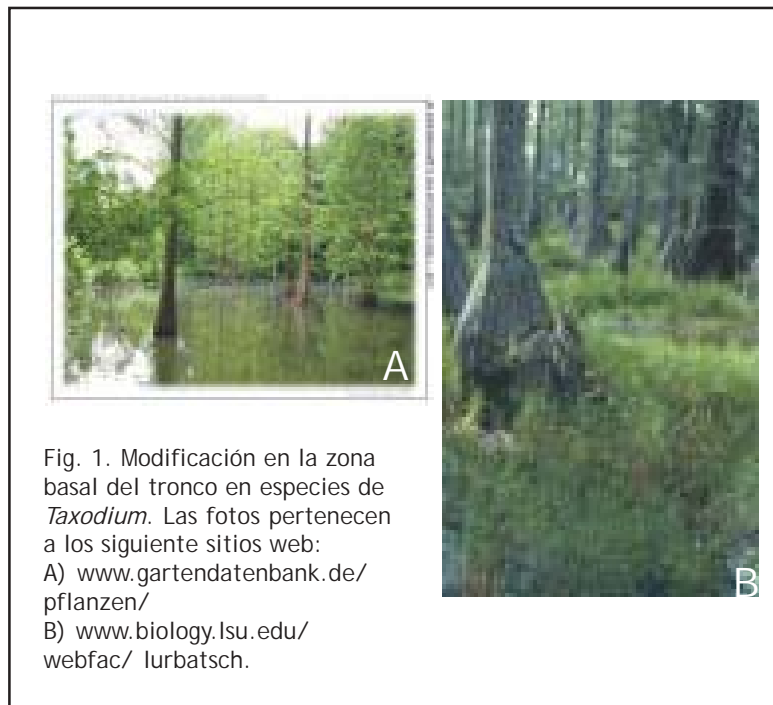
Las plantas enraizadas deben colonizar sustratos donde la intensidad de la luz es solamente el 1 al 4% de la intensidad promedio en la superficie del agua. La profundidad donde se registran los niveles críticos de densidad de flujo fotónico dependen de una serie de factores, del color del agua y en particular de la concentración de materia orgánica disuelta, de la concentración de partículas suspendidas de naturaleza orgánica e inorgánica y de la concentración de fitoplancton. En general, estos niveles críticos se ubican por encima de los 10 metros de profundidad.

La salinidad constituye otro de los factores más importantes en la distribución de las plantas acuáticas. Es un factor ambiental extremadamente complejo ya que cualquier cambio ocasiona importantes alteraciones de conductividad, densidad, presión osmótica, proporción relativa de iones (además del sodio y cloro).

## ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS EN LA VEGETACIÓN ARBOREA

En general las especies de árboles y arbustos de este tipo de ambientes presentan una modificación del tallo que consiste en un notable engrosamiento de su parte basal (Fig. 1).

Esta modificación no responde a la ocurrencia de aerénquima sino a un leño menos denso con células más largas. Un ejemplo claro de esta modificación puede observarse en el ciprés *Taxodium ascendens*. Asimismo varias especies cuentan con secciones basales muy irregulares y divididas que facilitan la fijación en sustratos poco estables. Unas pocas especies desarrollan pneumatoforos en sus raíces, como puede observarse claramente

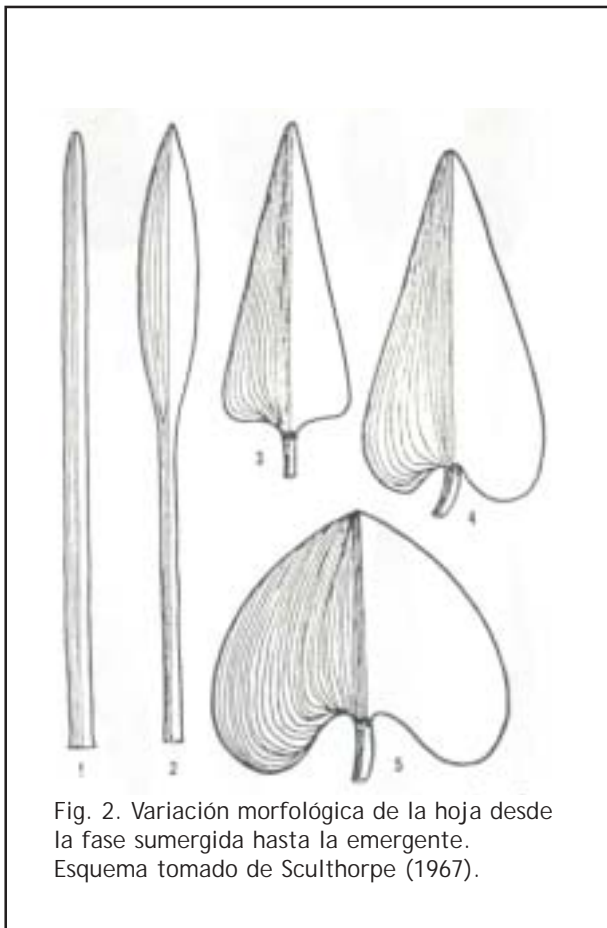


en *Taxodium*. Estas estructuras se originan de las raíces más superficiales donde el aumento de la aeración estimula la actividad del cambium. Los pneumatoforos de algunas especies están cubiertas de lenticelas hipertrofiadas que mejoran sustancialmente la aeración como en los manglares. Estas lenticelas hipertrofiadas también se pueden observar en el tallo.

#### ADAPTACIONES MORFOLOGICAS DE LA VEGETACION EMERGENTE

Los órganos aéreos de las plantas acuáticas no presentan grandes diferencias con los órganos equivalentes de las plantas terrestres, sin embargo presentan algunas adaptaciones particulares al medio acuático. Durante parte de su ciclo de vida estas especies pasan un período sumergidas en el cual no están sujetas a la pérdida de agua por transpiración, y se encuentran en un medio con déficit de oxígeno. Estas nuevas hojas y tallos producidos bajo el agua difiere en estructura en relación a los típicos órganos aéreos, pero estas diferencias son cuantitativas más que cualitativas. En estas circunstancias, se reduce el espesor de la hoja al igual que la frecuencia de estomas y la extensión de la cutícula, la forma de la hoja se altera y el volumen del mesófilo esponjoso se incrementa sustancialmente. Asimismo, desarrollan tejidos secundarios de almacenaje de aire, denominado aerénquima.

Durante la fase del desarrollo bajo el agua, estas especies deben ser capaces de respirar anaeróticamente, por ejemplo las jóvenes hojas de *Typha latifolia* son capaces de tolerar la anaerobiosis por un período limitado de tiempo, suficiente para emerger fuera de la superficie del agua. Un vez que el follaje alcanzó la superficie, comienza el intercambio gaseoso entre la atmósfera y los tejidos internos. Una gran proporción del mesófilo en las hojas emergentes es ocupado por lagunas, las cuales se incrementan de tamaño durante el crecimiento. El extenso sistema de espacios de aire, junto con los espacios intercelulares del mesófilo en empalizada, facilita el intercambio gaseoso entre las células fotosintéticas y la atmósfera. El follaje aéreo es probablemente la principal fuente de oxígeno para los órganos que se encuentran en el sustrato. La disminución de la lignificación esta asociado al sostén del agua en la fase de inmersión.



La cuticularización de la epidermis restringe el escape del vapor de agua hacia los estomas, a pesar de ello la tasa de evaporación de una superficie de agua habitada por hidrófitas emergentes es tres veces superior que la misma superficie de agua desprovista de vegetación.

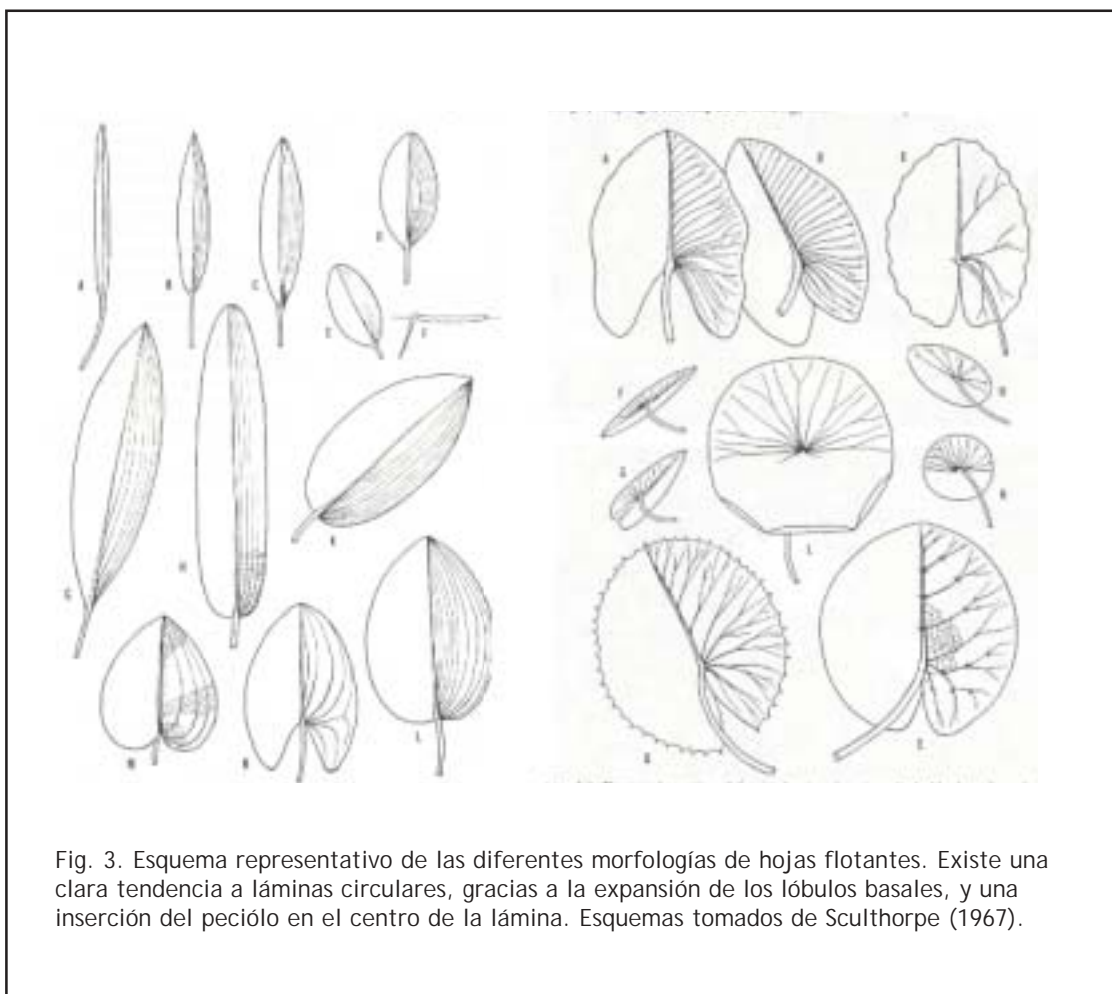
Las diferencias morfológicas inducidas por la inmersión varían considerablemente, en algunas especies sólo se observa diferencias en el grado de lignificación y en otras las diferencias son tan grandes que han sido incluidas en grupos taxonómicos diferentes. En la Fig. 2 se pueden observar las importantes diferencias registradas en *Pontederia cordata*.

#### ADAPTACIONES DE LA VEGETACION FLOTANTE FIJA

Las hojas flotantes presenta una forma y estructura muy conservativa. Esta uniformidad en grupos de hidrófitas no relacionados taxonómicamente es un excelente ejemplo de evolución paralela a un tipo muy particular de hábitat, la superficie del agua. El efecto de hundi-

miento por la acción de olas y la lluvia, al igual que la roturas provocado por estos agentes, favoreció el desarrollo de hojas peltadas de forma circular, con márgen entero, una superficie repelente al agua y con grandes pecíolos. Esta forma ideal tiene marcadas deficiencias mecánicas y por esta razón este tipo de hoja no sobreviven en aguas que no sean calmas y protegidas por el viento.

Las hojas flotantes son únicas al estar expuestas al aire y al agua al mismo tiempo. La expansión horizontal de la lámina se refleja en una marcada organización dorsiventral de las hojas. El dióxido de carbono y el oxígeno son absorbidos a través de los estomas ubicados en la epidermis superior. A pesar de la notoria cutícula y cera, estas plantas presentan una transpiración apreciable. El mesófilo se encuentra diferenciado en un tejido superior empalizada fotosintético y una parte inferior con extensas lagunas. La parte inferior se encuentra limitada por una epidermis en la cual se observan ocasionalmente algunos estomas. Masas localizadas de tejido esponjoso facilitan la flotación y la resistencia esta brindada por el esqueleto formado por elementos vasculares (venas) en conjunto con células del colénquima o esclerénquima.



La evolución morfológica de este tipo de hojas se esquematiza en la Fig. 3. Esta tendencia hacia formas circulares no sólo involucra la expansión horizontal de la lámina, también ocurre una expansión de los lóbulos basales, como resultado de los cuales la inserción del pecíolo se realiza en el centro de la lámina. La inserción en ese punto de la lámina es muy eficiente del punto de vista mecánico. Es evidente que una hoja disectada o fenestrada, presenta un gran número de puntos posibles de rotura en relación a un margen entero. Algunas especies como *Victoria amazonica* o *V. cruziana*, el borde de las hojas se encuentra doblado alcanzando una altura de 2 a 20 cm (Fig. 4). Estas hojas además son extremadamente gruesas y coriáceas. En

estas hojas se puede observar el elegante sostén conformado por costillas que se origina desde el centro de la lámina, así como también costillas tangenciales.

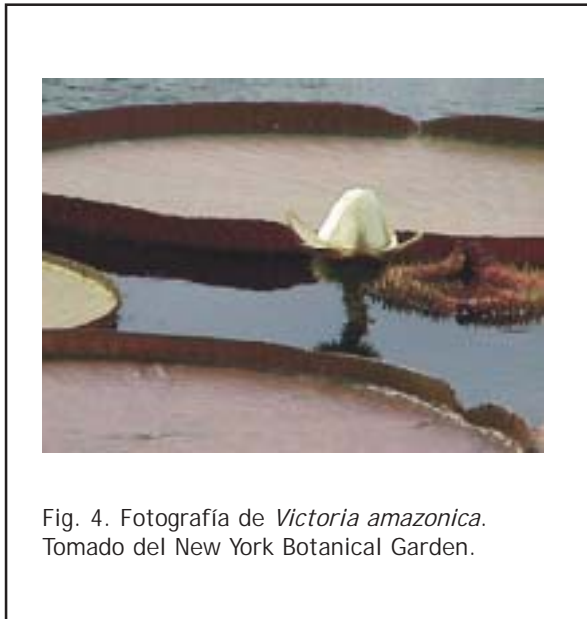


Fig. 4. Fotografía de *Victoria amazonica*. Tomado del New York Botanical Garden.

La rápida elongación del pecíolo es otra característica muy notoria, la cual permite no sólo adecuarse a las fluctuaciones de nivel de agua, sino también acomodar la lámina en compartimentos densos de plantas. En estas condiciones se ha observado la formación de hojas emergentes. Algunas de estos pecíolos pueden alcanzar dos o tres metros de longitud.

Al igual que las especies emergentes, las plantas de hojas flotantes deben sobrevivir en algunas fases de su desarrollo en condiciones de inmersión. En estas fases del ciclo se observan modificaciones similares a las descritas durante el ciclo de vida de las plantas emergente.

#### ADAPTACIONES MORFOLOGICAS DE LA VEGETACION SUMERGIDA

Las hidrófitas sumergidas conforman un grupo homogéneo ya que los órganos vegetativos permanecen de forma continua debajo del agua y presentan un serie de adaptaciones a este ambiente. Ciertos problemas fisiológicos que presentan las plantas terrestres están minimizadas o ausentes en el ambiente acuático. El soporte de los órganos sumergidos esta dado por la propia columna de agua. Los tallos, pecíolos y hojas contiene una pequeña cantidad de lignina en los tejidos vasculares, y el esclerénquima y colénquima generalmente están ausentes. Otras adaptaciones al medio acuático lo constituye la cutícula delgada, el reducido espesor de las hojas, y la presencia de cloroplastos en la epidermis.

La dificultad por obtener un adecuado suministro de oxígeno, es facilitado por la permeabilidad de la fina cutícula y epidermis. El transporte de gases se realiza en toda la superficie de la planta. Los nutrientes minerales también pueden ser absorbidos a través de ciertas áreas de la epidermis, sin embargo la principal ruta de

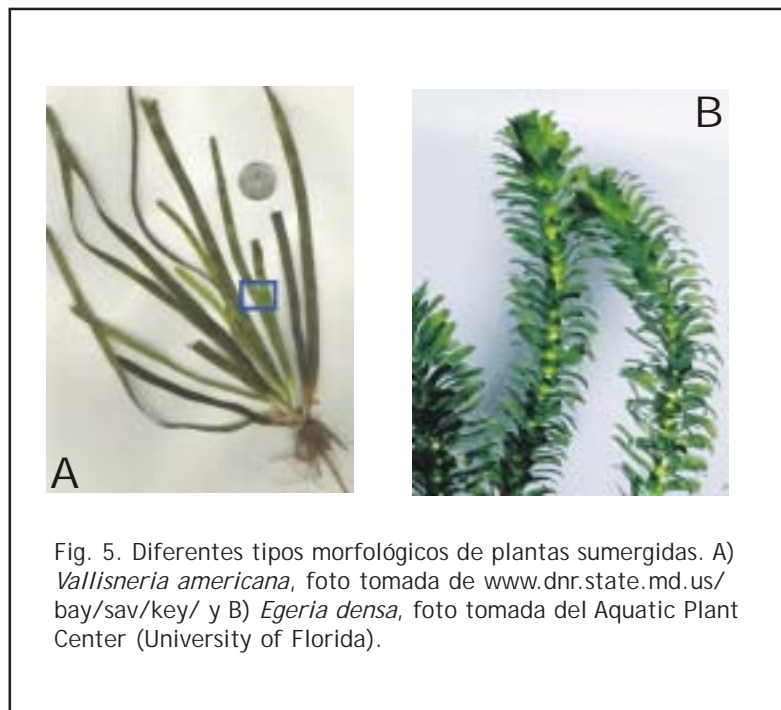
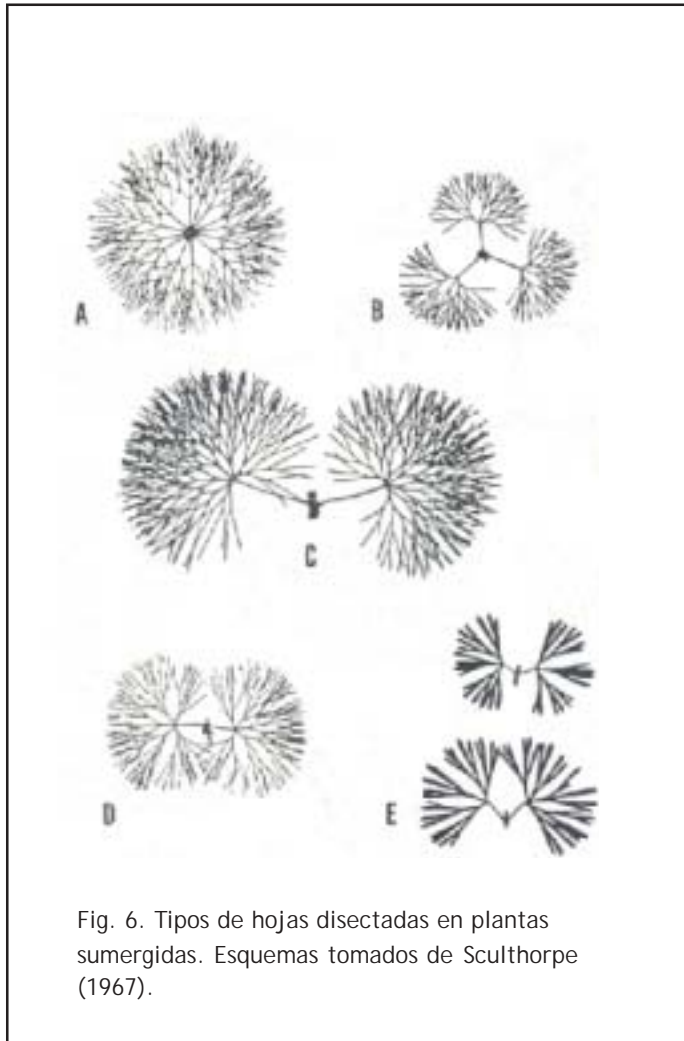


Fig. 5. Diferentes tipos morfológicos de plantas sumergidas. A) *Vallisneria americana*, foto tomada de [www.dnr.state.md.us/bay/sav/key/](http://www.dnr.state.md.us/bay/sav/key/) y B) *Egeria densa*, foto tomada del Aquatic Plant Center (University of Florida).

asimilación de nutrientes tiene lugar en las raíces al igual que en las plantas terrestres. La absorción de sustancias a través de la cutícula, la reducción del sistema vascular, la falta de lignificación del xilema ha llevado a algunos autores a sostener que en el xilema no hay transporte de agua e iones. Sin embargo, la evidencia fisiológica no permite sostener esto.

La mayoría de las hidrófitas sumergidas presentan dos tipos principales de hábito de crecimiento, un eje abreviado con un conjunto de hojas radicales en roseta, o un tallo flexible con raíces y hojas que se distribuyen entre los nudos (Fig. 5). En las plantas sumergidas ocurren tres tipos de hojas, enteras, fenestradas y disectadas. La forma entera es la más común y se encuentra tanto en monocotiledóneas como dicotiledóneas y en todos los tipos de hábitat y zonas climáticas. Las hojas fenestradas ocurren en un género tropical de monocotiledóneas (*Aponogeton*). Las hojas disectadas tienen lugar en un grupo numeroso de dicotiledóneas (Fig. 6). Las hojas disectadas tienen indudablemente un mayor cociente de superficie/volumen que las hojas enteras, lo cual facilita el intercambio gaseoso y la incorporación de energía lumínica.



Existe una familia extremadamente particular de angiospermas acuáticas con grandes adaptaciones a su hábitat, las Podostemaceae (Fig. 7). El cuerpo vegetativo se encuentra reducido a un talo flotante o reptante. Los talos presentan una gran plasticidad probablemente asociado a la capacidad meristemática de la mayoría de sus células.

#### ADAPTACIONES DE LA VEGETACION FLOTANTE LIBRE

Existe una gran diversidad de morfología en las hidrófitas flotantes libres, así como de ambiente que ocupan. Algunas de estas especies, como *Lemna*, *Pistia* y *Salvinia*, son las más ampliamente distribuidas dentro de todas las hidrófitas. En las variantes más elaboradas se han desarrollado un follaje tipo roseta, con un tallo condensado y raíces sumergidas pendulantes como en *Eichhornia crassipes* (Fig. 8). La mayoría de las especies son estoloníferas, formando densas comunidades que se establecen en aguas quietas o corrientes. En todas estas especies, la flotación está dado por una alta proporción de aire en el

follaje (generalmente más de un 70%). Ese tejido esponjoso puede estar presente en la propia hoja como *Limnobium* o en el pecíolo como *Eichhornia*. Algunas de estas especies tienen superficies repelentes al agua como el caso de *Pistia stratiotes*, los pelos silíceos de sus superficie retienen aire y evitan la hidratación. La mayoría de estas especies flotantes presentan una gran cantidad de raíces adventicias. En el caso de *Salvinia* y *Azolla* se observa un tallo flotante horizontal de donde se originan tallos y hojas, y en el caso de *Salvinia* dos tipos de hojas. Las modificaciones extremas se observan en Lemnaceae la cual presenta un talo globoso en donde es difícil distinguir tallo y hoja.

Por último dentro de este grupo se destaca las modificaciones presentes en *Aldrovanda* y *Utricularia* (Fig. 9), dos géneros de dicotiledóneas flotantes libres que generalmente se encuentran inmersas en la columna de agua. Ambos géneros tienen el hábito carnívoro gracias al desarrollo de importantes modificaciones de la hoja como trampas para pequeños



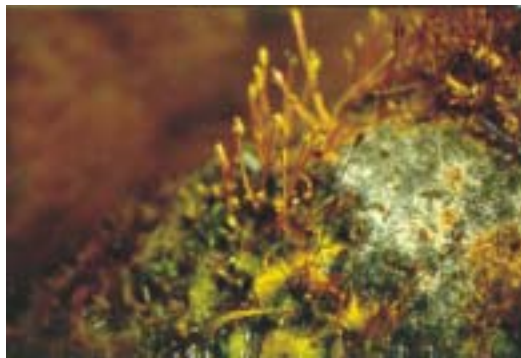


Fig. 7. Hábitat y morfología de especies de Podostemaceae. Fotos pertenecientes a la siguiente página web [www.unh.edu/herbarium/CostaRica](http://www.unh.edu/herbarium/CostaRica).

invertebrados. Las adaptaciones al ambiente acuático es similar al descrito para las plantas sumergidas.

#### POLIMORFISMO VEGETATIVO Y HETEROFILIA.

En sentido estricto, la heterofilia indica la presencia, en un único individuo, de dos o más tipos de hojas. Las diferencias pueden involucrar modificaciones en el hábito, forma y anatomía. Algunas investigaciones han demostrado que la heterofilia corresponde a una secuencia ontogenética. En la mayoría de estos casos, las hojas juveniles son generalmente sumergidas y la adulta es flotante o aérea. En numerosas especies de *Alisma*, *Echinodorus* o *Sagittaria* las hojas sumergidas y flotantes se distinguen de acuerdo a su grado de desarrollo. En algunas especies como *Eichhornia azurea* e *Hydrocleys nymphoides* puede ocurrir un retorno a la forma de la hoja juvenil cuando las hojas adultas quedan sumergidas. Obviamente el desarrollo de la planta aparece condicionado por las condiciones ambientales como concentración de nutrientes, tenores de oxígeno en el agua, disponibilidad de luz, entre otros.



Fig. 8. Esquema de *Eichhornia crassipes* tomado del Aquatic Plant Center (University of Florida).

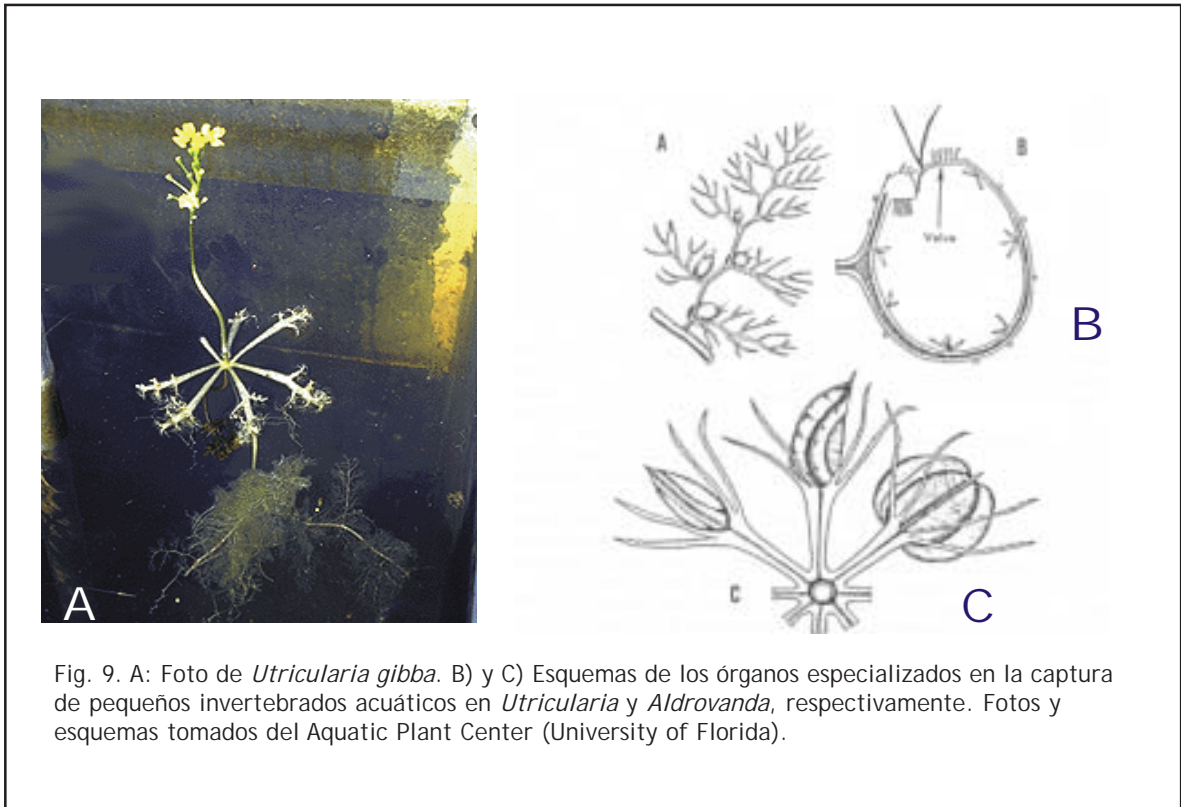


Fig. 9. A: Foto de *Utricularia gibba*. B) y C) Esquemas de los órganos especializados en la captura de pequeños invertebrados acuáticos en *Utricularia* y *Aldrovanda*, respectivamente. Fotos y esquemas tomados del Aquatic Plant Center (University of Florida).

En el primer caso descrito (ontogénica), las especies no tienen una gran variabilidad fenotípica, por lo tanto la diversidad de ambientes y condiciones en las que se pueden establecer están limitadas. Muchas de estas especies, son colonizadores exitosos en un rango confinado de ambientes. Algunas de estas especies compiten directamente con las especies sumergidas y las plántulas de especies emergentes que no presentan heterofilia. Además, este tipo de desarrollo ligado a la ontogenia presenta un gran potencial evolutivo, mediante los mecanismos de neotenia. Este fenómeno, en un sentido amplio, involucra el retardo del desarrollo somático en relación al desarrollo reproductivo. Las nuevas especies que se originan son capaces de reproducirse sexualmente en un cuerpo vegetativo que corresponde a una fase juvenil del ancestro. La relación entre las Lemnaceae y *Pistia stratiotes* es un buen ejemplo.

En contraste con este grupo, aquellas especies que pueden responder libremente a los cambios ambientales, presentan una amplia plasticidad fenotípica que no está asociado a distintas fases de la ontogenia. Por ello cuentan con una mayor capacidad de establecerse en un rango muy amplio de condiciones. Por último, existe un grupo intermedio (combinación de las dos estrategias anteriores) en el cual los cambios fenotípicos son estimulados por el nivel de inmersión o emergencia, con interacción del fotoperíodo o temperatura como un estímulo indirecto. Como resultado de respuestas apropiadas a los cambios del nivel de agua presenta una gran amplitud ecológica.

#### ESTRUCTURA DE LOS ORGANOS SUBTERRANEOS

El supuesto que establece que las raíces de las hidrófitas presentan una reducción de forma y estructura es ampliamente injustificada. Si bien existen una tendencia a la reducción de los tejidos vasculares, la mayoría de las especies presentan raíces y rizomas con pocas modificaciones anatómicas comparadas con las plantas terrestres. La función de sostén en un sustrato gravoso o en arena conllevan un vigoroso sistema de rizomas y raíces adventicias que permiten estabilizar las partículas del sustrato. En otros tipos de sustratos, estos órganos se encuentran habitualmente en ambientes con ausencia de oxígeno, acumulación de metano y

sulfídrico. Mientras estos órganos sobrellevan simultáneamente el déficit de oxígeno deben absorber nutrientes.

El follaje de la mayoría de las especies emergentes y de hojas flotantes se originan de tallos basales, los cuales pueden ser elongados o condensados en un rizoma. La fijación mediante se realiza por fibras adventicias las cuales aparecen muy temprano en el desarrollo. Estas partes subterráneas generalmente representan una proporción importante de la biomasa. En algunas especies de *Phragmites* puede representar hasta un 80% de la biomasa total. Las plantas anfibias y sumergidas que presentan largos tallos flexibles, desarrollan raíces adventicias en variable proporción. Algunas especies como *Egeria* presentan pocas raíces no divididas que se originan en ciertos nudos. Las raíces de varias especies sumergidas como *Elodea* desarrollan abundantes pelos que penetran en el sustrato.

Los rizomas y raíces de muchas especies emergentes y de hojas flotantes cuentan con un importante sistema de lagunas corticales llenas de aire que generalmente se continúan con los que presentan tallos, pecíolos u hojas. Los espacios intercelulares representan una proporción considerable del volumen total del parénquima. Algunos autores han sugerido que el parénquima lacunar tiene una gran importancia mecánica. Este tejido permite que los órganos de cualquier diámetro desarrollen la máxima resistencia como en menor volumen posible. El gran número de intersecciones entre las paredes (septa) de la lagunas aumenta su resistencia.

Algunas especies de *Ludwigia* desarrollan raíces adventicias que crecen erectas y sobresalen sobre el nivel de agua. Estas raíces presentan un importante desarrollo del aerénquima y juegan un rol muy importante en el suministro de aire.

Las raíces de las angiospermas acuáticas recuerdan a sus antecesores terrestres por la posición central de la estela, las modificaciones del tejido vascular, fundamentalmente las sumergidas, es similar a lo observado en los tallos y hojas.

#### REPRODUCCION SEXUAL Y VEGETATIVA EN PLANTAS ACUATICAS.

En su fase reproductiva las hidrófitas presentan las mayores semejanzas con sus ancestros terrestres. Mientras los órganos vegetativos presentan grandes modificaciones en forma y anatomía, los órganos reproductivos son similares en estructura y organización microscópica. Las flores de la mayoría de las angiospermas están adaptadas a la vida aérea, en el cual los insectos y el viento son los principales agentes polinizantes. La gran adaptación al medio acuático fue la formación de flores hidrófilas, como presenta *Ruppia* o *Zannichellia*. La formación de flores aéreas en la mayoría de las angiospermas involucra algunos problemas mecánicos, como elevar la estructura reproductiva por encima de la superficie del agua y evitar el hundimiento por las olas.

El abandono de la entomofilia a favor de la anemofilia, con la concomitante reducción y especialización foliar, ocurrió durante la evolución de las monocotiledóneas independientemente de su adaptación al medio acuático, por ej. Typhaceae. En otros casos como la reducción de las estructuras florales de las dicotiledóneas Podostemaceae y la monocotiledóneas Lemnaceae, la reducción floral está acompañada por una especialización vegetativa.

La cleistogamia ha sido interpretada como una evasión al problema de elevar las flores por encima de la superficie del agua. La yema floral permanece sumergida y nunca se abre, por lo tanto ocurre la autofertilización. Por último, la transición a la hidrofilia fue acompañado por una tendencia desde flores actinomorfas hermafroditas a flores dioicas zigomorfas.



El movimiento del eje floral luego de la fertilización es similar dentro de las hidrófilas aunque no está asociado al hábito acuático. En la mayoría de las especies el pedúnculo se curva hacia abajo y el desarrollo del fruto tiene lugar en el sedimento. Como resultado de la reducción del gineceo, la mayoría de las plantas acuáticas producen frutos indehiscente con una sola semilla. La mayoría de las semillas presenta una prolongada dormancia, facilitando una distribución mayor alejado del o los individuos parentales. Los principales agentes de dispersión son el agua, viento, animales y el propio hombre. El agua tiene especial importancia en la diseminación de las plantas emergentes que presentan frutos y semillas flotantes.

La uniformidad del ambiente acuático facilita el éxito del crecimiento vegetativo. Como ha sido indicado en repetidas ocasiones el excesivo crecimiento vegetativo va en detrimento de la reproducción sexual. Este fenómeno es congruente con el hecho que los órganos florales no están adaptados al medio acuático. La colonización mediante rizomas y estolones es una forma de dispersión muy común. La fragmentación del cuerpo vegetativo y su regeneración es un fenómeno común en las plantas acuáticas. La gemación es otro hecho recurrente que involucra el desarrollo de individuos a partir de yemas vegetativas nacidos en el cuerpo parental. Otro fenómeno asociado y frecuente es la apomixis en el cual los propágulos vegetativos reemplazan las estructuras florales.

Algunas hidrófitas de la zona templada, responden a la disminución de temperatura y nutrientes modificando las estructura vegetativa y formas estructuras de resistencia que sobreviven la estación desfavorable.

#### LECTURA RECOMENDADAS

Cook, Ch. 1990. Aquatic Plant Book. Academic Publishing. The Hague.

Keddy, P. A. 2000. Wetland Ecology. Principles & Conservation. Cambridge University Press, Cambridge.

Sculthorpe, C. 1967. The biology of aquatic vascular plant. Edward Arnold. London.

Tiner, R.W. 1999. Wetland indicators. A guide to wetland, identification, delineation, classification and mapping. Lewis Publisher. Boca Raton.