

La ecología de las algas carofíceas (Charales)¹

Maximiliano Barbosa, David E. Berthold, Forrest W. Lefler y H. Dail Laughinghouse IV²

Resumen

Las carofíceas son un grupo de algas verdes que pertenecen al orden Charales. Estas algas son macroscópicamente parecidas con las plantas vasculares acuáticas y se agrupan generalmente con las macrofitas, considerándose perjudiciales por su crecimiento excesivo. Las carofíceas son ecológicamente importantes en sus ecosistemas ya que ayudan a controlar los ciclos de nutrientes, mejoran la claridad del agua, son importantes fuentes de alimento para las aves acuáticas y los peces y sirven como bioindicadores del estado de los ecosistemas. En Florida, los géneros *Nitella* y *Chara* constituyen la mayor parte de la diversidad de los Charales reconocidos por su importante servicio ecosistémico, así como por ser ocasionalmente perjudiciales. Este documento proporciona una descripción general de la ecología de las carofíceas, los requisitos de hábitat y el estado de las carofíceas en el estado de Florida. También se presentan referencias para la identificación de especies del género *Chara*.

Las carofíceas son un grupo de algas verdes que pertenecen al orden Charales e incluyen a miembros fósiles y actuales del orden, incluyendo miembros de los órdenes extintos Sycidiales y Moellerinales (Schneider et al. 2015). Las carofíceas incluyen macroalgas multicelulares que son morfológicamente similares a las plantas vasculares y que fueron inicialmente descritas como las algas más próximas a las plantas vasculares. No obstante, análisis filogenéticos

y genómicos han determinado que los linajes de agua dulce de las Zygnematophyceae (también conocidas como Desmidiáles o Zygnematales) son el verdadero grupo hermano de las plantas terrestres (Delwiche y Cooper 2015; Jiao et al. 2020).

Las carofíceas son endémicas a los hábitats de agua dulce, con algunas excepciones (García y Chivas 2006). Pueden cubrir el fondo de lagos, ríos y arroyos de flujo lento y están anclados a los sedimentos por los rizoides (Wehr et al. 2015). Dentro de estos hábitats, muchos taxones acumulan incrustaciones de carbonato de calcio en forma de calcita en sus superficies, una característica que les ha dado el nombre común en inglés de “stonewort.” Algunas especies producen olores característicos fuertes y mohosos, por lo que les han dado varios otros nombres como “muskgrass” y “skunkweed.” Las algas carofíceas están bien adaptadas para crecer en sustratos de arena o limo, y en lagos o estanques ricos en sedimentos de marga donde forman extensas “praderas” sumergidas (Figura 1). Estas praderas, dominadas por las algas carofíceas, tienden a tener una baja producción de fitoplancton, lo que generalmente resulta en aguas muy claras (Wehr et al. 2015).

Dentro de estas praderas de algas, las plantas individuales, como la *Chara*, pueden crecer a diferentes alturas dependiendo de la profundidad del agua y la intensidad de la luz; algunos taxones de los Charales pueden alcanzar

1. Este documento, SS-AGR-448-Span, hace parte de una serie de publicaciones del Departamento de Agronomía, Servicio de Extensión Cooperativa de la Florida, Instituto de Alimentos y Ciencias Agrícolas, Universidad de la Florida (UF/IFAS Extension). Fecha de primera publicación: mayo 2021. Visite nuestro sitio web EDIS en <https://edis.ifas.ufl.edu>.
2. Maximiliano Barbosa, asistente de investigación de posgrado, Departamento de Agronomía, UF/IFAS Centro de Investigación y Educación de Ft. Lauderdale; David E. Berthold, científico biológico III, UF/IFAS Centro de Investigación y Educación de Ft. Lauderdale; Forrest W. Lefler, asistente de investigación de posgrado, Programa de Ecología Interdisciplinar, UF/IFAS Centro de Investigación y Educación de Ft. Lauderdale; y H. Dail Laughinghouse IV, profesor, Departamento de Agronomía; UF/IFAS Centro de Investigación y Educación de Ft. Lauderdale, Davie, FL 33314.

longitudes superiores a 1 metro. Utilizando la *Chara* como referencia, la morfología básica de los Charales consiste en un tallo central erecto o “eje” diferenciado por entrenudos largos unicelulares y nodos cortos multicelulares (Figuras 1–3). A lo largo del tallo, los verticilos de las ramificaciones (o ramas) se originan lateralmente a intervalos regulares. El grupo suele tener filamentos ramificados, donde el eje principal (talo) se divide en ápice, nodos y región basal. La región basal consiste en ramas rizoidales incoloras, que se utilizan para adherirse a sustratos fangosos o limosos. Los rizoides de estas algas no absorben nutrientes, sin embargo, estas algas transportan nutrientes de la columna del agua a través de la interfaz entre célula y agua (Pérez et al. 2014).



Figura 1. Imágenes de *Chara* en el campo, incluyendo lechos que crean hábitats subacuáticos para la vida acuática. Credits: E. Becks y D. E. Berthold

Las carofíceas se propagan o se reproducen tanto asexualmente como sexualmente, respectivamente. El crecimiento vegetativo asexual ocurre a través de la fragmentación de plantas y la formación de estrellas de amilo o bulbos. Por ejemplo, la *Chara* también puede reproducirse mediante el desarrollo de nuevos brotes vegetativos de los rizoides. Las plantas sexualmente reproductivas se presentan como individuos monoicos (ambos sexos en una sola planta) o dioicos (sexos en plantas separadas). Como en el caso de las plantas terrestres, las carofíceas tienen estructuras sexuales conspicuas—anteridio (macho), donde se desarrollan los espermatozoides, y oogonio (femenina), cada una de las cuales contiene un solo óvulo (Figura 2) (Wehr et al. 2015).

Los anteridios en las carofíceas son de color naranja brillante cuando maduro y son visibles a simple vista (Figura 2). A medida que se desarrolla el oogonio, se forman células alargadas, conocidas como células tubulares (o células de la vaina) que crecen hacia arriba a lo largo de la superficie del óvulo, siguiendo el ritmo del crecimiento del óvulo. A

medida que el óvulo alcanza la madurez, se forman aberturas entre las células tubulares, que permiten que el esperma fertilice el óvulo (Caisova y Gabka 2009).

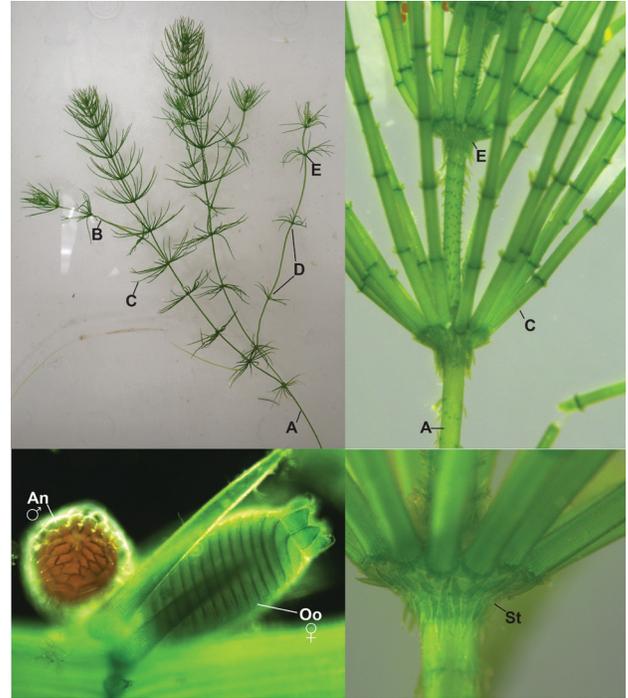


Figura 2. (Arriba de izquierda a derecha) La morfología básica de *Chara* incluyendo el tallo o eje principal (A), las ramas (B), el verticilo de las ramas (C), el entrenudo (D) y los nodos (E). (Abajo de izquierda a derecha) Estructuras reproductivas masculinas y femeninas en *Chara* incluyendo el oogonio femenino (Oo) y el anteridio masculino (An). La morfología de las estípulas (St) es uno de los caracteres utilizados para identificar las especies. Credits: D. E. Berthold

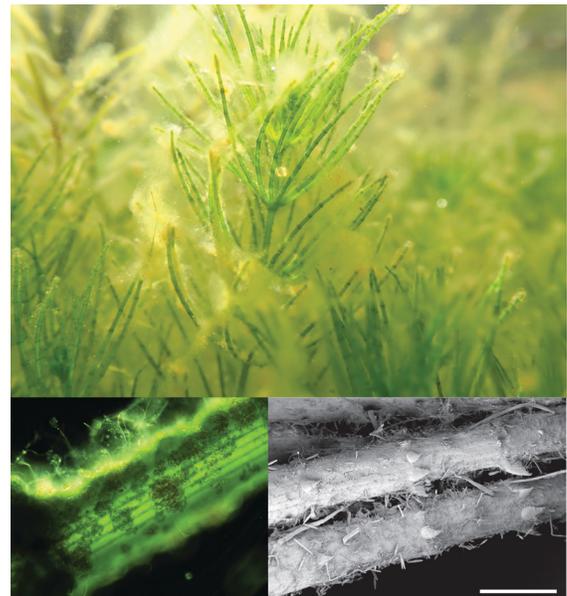


Figura 3. Las plantas de *Chara* en el campo se encuentran generalmente cubiertas de organismos acuáticos epifitos que sólo los métodos de microscopía como la microscopía óptica (abajo a la izquierda) o la microscopía electrónica de barrido pueden revelar (abajo a la derecha). Credits: D. E. Berthold

De los seis géneros de las carofíceas solo tres se encuentran en América del Norte, incluyendo *Chara*, *Nitella* y *Tolypella* (Perez et al. 2014). Scribailo y Alix (2010) citan que en los Estados Unidos se han registrado 12 especies de *Tolypella*, más de 30 especies de *Nitella* y 27 especies de *Chara*. Los géneros *Chara* y *Nitella* se encuentran por todo el estado de Florida. En el campo, *Chara* puede confundirse con *Nitella* o *Ceratophyllum demersum* L., ya que su morfología es superficialmente similar. Aunque dentro del orden, el género *Chara* es el más rico en especies, la diferenciación de las especies es complicada. Esto se debe a que la identificación morfológica se basa en las características del tallo—como la longitud y el número de células de la columna, la longitud de las estípulas (estructuras en forma de aguja) y la corteza—y las estructuras reproductivas, y muchos de estos caracteres se sobrepone entre las especies. Dos especies de *Chara* son abundantes en las aguas del sur de Florida: *Chara haitensis* Turpin y *C. zeylanica* Klein ex Willdenow, y su morfología es muy similar. Las diferencias principales entre ellas son que *C. haitensis* alcanza mayores longitudes y diámetros en el tallo, así como ramas con mayor longitud, en comparación con *C. zeylanica*. Visualmente, *C. haitensis* parece más larga y fina, mientras que *C. zeylanica* parece más corta con ramas más puntiagudas (Figura 4). Debido a que las especies de *Chara* son tan similares morfológicamente, se requieren análisis morfológicos y genéticos simultáneos para una identificación fiable.



Figura 4. Plantas de *Chara*. Izquierda: *Chara zeylanica*. Derecha: *C. haitensis*.

Credits: D. E. Berthold

Las carofíceas se encuentran en todas las profundidades de la zona fótica y principalmente en aguas dulces. Aunque algunos taxones pueden tolerar aguas hipersalinas (por ejemplo, *Lamprothamnium* spp.) (García y Chivas 2004), no están presentes en los ambientes totalmente marinos.

Además, estas macroalgas están presentes en todos los continentes, excepto en la Antártida, incluyendo algunas regiones árticas y de altas montañas, y son encontradas en hábitats lóticos y lénticos, naturales y artificiales (Schneider et al. 2015). Aunque la mayoría de las especies de Charales habitan aguas oligotróficas, algunas especies pueden tolerar condiciones eutróficas de alta productividad (Pennin et al. 2008). La mayoría de las especies de carofíceas no se encuentran en aguas ricas en nutrientes, por lo que son las primeras macroalgas sumergidas que desaparecen durante el proceso de eutrofización. Estas algas también son comunes en los lagos calcáreos poco profundos de aguas ricas en minerales y en condiciones oligotróficas. En condiciones óptimas, algunos lechos de lagos poco profundos pueden alcanzar una biomasa de más de 400 gramos (peso seco) por metro cuadrado (Figuras 1 y 3) en unos pocos meses (Fernández-Alález et al. 2002).

Las carofíceas son ecológicamente importantes ya que pueden producir una gran cantidad de biomasa en lagos y estanques tanto profundos como someros, dependiendo de la claridad del agua. Estos crecimientos masivos son una importante fuente de alimento para las aves acuáticas herbívoras (Schmieder et al. 2006), para la piscicultura, la purificación del agua, alimento para los animales acuáticos y el ganado (Schneider et al. 2015). Estos lechos son áreas importantes de cría para los peces, ya que ofrecen protección contra los depredadores y las corrientes (Figura 1) (Lake et al. 2002).

Los lechos de carofíceas son sensibles a los cambios ambientales, haciéndolos buenos bioindicadores del estado de los ecosistemas. Por ejemplo, *Chara* ocupa un papel importante en los ciclos del carbono y de los nutrientes, especialmente el nitrógeno y fósforo, ya que mejoran la claridad del agua y mantienen las condiciones oligotróficas de los ecosistemas. Las carofíceas pueden absorber nutrientes del agua en la biomasa vegetal, mejorar la sedimentación y reducir la suspensión de sedimentos, lo que ayuda a controlar los ciclos de nutrientes (Vermaat et al. 2000). La biomasa de las carofíceas ha sido utilizada como fertilizante en el pasado: por ejemplo, entre los siglos XVIII y XX, las carofíceas se cosechaban en el Lago de Constanza, en Alemania, y se utilizaban como fertilizante en los campos de hortalizas (Schneider et al. 2015). Muchas especies son perennes y su biomasa se descompone lentamente, lo que permite que el carbono y los nutrientes se almacenen durante largos períodos en los sedimentos del fondo. En los últimos millones de años, estas algas han sido importantes productoras de sedimentos carbonatados en los lagos de agua dulce, ya que pueden tener mayores depósitos de

carbonato de calcio que las plantas vasculares acuáticas (Rodrigo et al. 2014). Aunque las praderas de carofíceas se consideran benéficas para el ecosistema, también se pueden considerar perjudiciales ya que pueden obstruir canales y depósitos si no se controla su crecimiento adecuadamente.

Las algas carofíceas proporcionan una multitud de servicios ecológicos, los cuales pueden catalizar un impacto económico positivo en fincas y comunidades. Estos servicios incluyen la mejora de la calidad del agua, el almacenamiento de carbono y nutrientes, la piscicultura, la alimentación de los animales acuáticos y el ganado, los fertilizantes y mucho más. Por lo tanto, es importante comprender mejor la ecología de este orden de algas para la conservación y la restauración de los ecosistemas acuáticos.

Referencias

- Caisova, L., and M. Gabka. 2009. "Charophytes (*Characeae*, Charophyta) in the Czech Republic: Taxonomy, Autecology and Distribution." *Fottea* 9(1): 1–43. <https://doi.org/10.5507/fot.2009.001>
- Delwiche, C. F., and E. D. Cooper. 2015. "The Evolutionary Origin of Terrestrial Flora." *Current Biology* 25:R899–R910. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.029>
- Fernández-Aláez, M., C. Fernández-Aláez, and S. Rodríguez. 2002. "Seasonal Changes in Biomass of Charophytes in Shallow Lakes in the Northwest of Spain." *Aquatic Botany* 72(3–4): 335–348.
- García, A., and A. R. Chivas. 2004. "Quaternary and Extant Euryhaline *Lamprothamnium* Groves (Charales) from Australia: Gyrogonite Morphology and Paleolimnological Significance." *Journal of Paleolimnology* 31(3): 321–341. <https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000021725.32489.bd>
- Jiao, C., I. Sorensen, X. Sun, H. Sun, H. Behar, S. Alseekh, G. Philippe, K. S. Lopez, L. Sun, R. Reed, S. Jepn, R. Kiyonami, S. Zhang, A. R. Fernie, H. Brumer, D. S. Domozych, Z. Fei, and J. K. C. Rose. 2020. "The *Penium margaritaceum* Genome: Hallmarks of the Origin of Land Plants." *Cell* 181:1097–1111. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2020.04.019>
- Lake, M. D., B. J. Hicks, R. D. S. Wells, and T. M. Dugdale. 2002. "Consumption of Submerged Aquatic Macrophytes by Rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) in New Zealand." *Hydrobiologia* 470:13–22. <https://doi.org/10.1023/A:1015689432289>
- Penning, W. E., M. Mjelde, B. Dudley, S. Hellsten, J. Hanganu, A. Kolada, M. Berg, and F. Ecke. 2008. "Classifying Aquatic Macrophytes as Indicators of Eutrophication in European Lakes." *Aquatic Ecology* 42(2): 237–251. <https://doi.org/10.1007/s10452-008-9182-y>
- Perez, W., J. D. Hall, R. M. McCourt, and K. G. Karol. 2014. "Phylogeny of North American *Tolypella* (Charophyceae, Charophyta) Based on Plastid DNA Sequences with a Description of *Tolypella ramosissima* sp. nov." *Journal of Phycology* 50(5): 776–789. <https://doi.org/10.1111/jpy.12219>
- Rodrigo, M. A., J. L. Alonso-Guillén, and I. Soulié-Märsche. 2010. "Reconstruction of the Former Charophyte Community out of the Fructifications Identified in Albufera de València Lagoon Sediments." *Aquatic Botany* 92(1): 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.09.002>
- Schmieder, K., S. Werner, and H. G. Bauer. 2006. "Submersed Macrophytes as a Food Source for Wintering Waterbirds at Lake Constance." *Aquatic Botany* 84(3): 245–250. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.09.006>
- Schneider, S. C., A. García, C. Martín-Closas, and A. R. Chivas. 2015. "The Role of Charophytes (Charales) in Past and Present Environments: An Overview." *Aquatic Botany* 120:2–6. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.10.001>
- Scribailo, R. W., and M. S. Alix. 2010. "A Checklist of North American *Characeae*." *Charophytes* 2(1): 38–52.
- Vermaat, J. E., L. Santamaria, and P. J. Roos. 2000. "Water Flow across and Sediment Trapping in Submerged Macrophyte Beds of Contrasting Growth Form." *Archiv für Hydrobiologie* 148(4): 549–562. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/148/2000/549>
- Wehr, J. D., R. G. Sheath, and J. P. Kociolek (eds.). 2015. *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*, 2nd edition. London: Elsevier.