

BOTÁNICA

Vegetales inferiores

H. Des Abbayes \ M. Chadefaut
J. Feldmann \ Y. De Ferré \ H. Gausson
P. -P. Grassé \ A. R. Prévot

EDITORIAL REVERTÉ

BOTÁNICA

Vegetales inferiores

BOTÁNICA

Vegetales inferiores

H. Des Abbayes†
Professeur à l'Université
de Rennes

M. Chadefaud
Professeur
à la Faculté des Sciences
de Paris

J. Feldmann
Professeur
à la Faculté des Sciences
de Paris

Y. De Ferré
Professeur
à la Faculté des Sciences
de Toulouse

H. Gausson
Correspondant de l'Institut
Professeur Honoraire
à la Faculté des Sciences
de Toulouse

P. -P. Grassé
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
à la Faculté des Sciences
de Paris

A. R. Prévot
Membre de l'Institut et de l'Académie de Médecine
Chef de Service Honoraire à l'Institut Pasteur



EDITORIAL
REVERTÉ

Barcelona · Bogotá · Buenos Aires · Caracas · México

Título de la obra original:

Précis de Botanique – I: Végétaux Inférieurs, 2.^a Edition

Edición original en lengua francesa publicada por:

Masson Editeur, Paris, France

Copyright © Masson Editeur, Paris

Edición en papel:

© Editorial Reverté, S. A., Barcelona, 1989

ISBN 978-84-291-1813-1

Edición e-book (PDF):

© Editorial Reverté, S. A., Barcelona, 2021

ISBN 978-84-291-9003-8

Propiedad de:

EDITORIAL REVERTÉ, S. A.

Loreto, 13-15. Local B

08029 Barcelona. ESPAÑA

Tel: (34) 93 419 33 36

reverte@reverte.com

www.reverte.com

Reservados todos los derechos. La reproducción total o parcial de esta obra, por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático, y la distribución de ejemplares de ella mediante alquiler o préstamo públicos, queda rigurosamente prohibida sin la autorización escrita de los titulares del copyright, bajo las sanciones establecidas por las leyes.

ÍNDICE ANALÍTICO

Introducción	1
Las Bacterias (Esquizomicetos) por A.R. Prévot.....	3
Citología general de las Bacterias	5
El citoplasma y sus inclusiones.....	5
Aparato nuclear	11
Cubiertas bacterianas.....	15
Órganos facultativos	18
Fisiología general de las Bacterias	25
Respiración	25
Nutrición	29
Crecimiento bacteriano	33
Reproducción y sexualidad. Ciclos	34
Variabilidad y glosario	37
Formas de vida — Ciclos	43
Bacterias del suelo.....	44
Saprófitas obligadas, no patógenas	52
Saprófitas facultativas que pueden pasar a ser patógenas.....	52
Parásitos obligados, patógenos o no	52
Bacterias con ciclos multifásicos.....	53
Poder patógeno de las Bacterias.....	53
Grupos naturales de Bacterias	55
Tipo Esquizomicetos.....	56
Subtipo I. — <i>Eubacteria</i>	56
Clase I. — Asporulales	57
Clase II. — Sporulales	61
Subtipo II — <i>Mycobacteria</i>	62
Clase I. — Actinomicetales.....	62
Clase II. — Myxobacteriales.....	63
Subtipo III. — <i>Algobacteria</i>	64
Clase I. — Siderobacteriales	64
Clase II. — Thiobacteriales	65
Subtipo IV. — <i>Protozoobacteria</i>	67
Clase única: Spirochaetales.....	67
Grupos de posición sistemática incierta.....	68

<i>Cianofíceas</i> por P.P. Grassé.....	69
La "Célula" de las Cianofíceas	71
<i>La pared</i>	71
<i>Cromatoplasma</i>	72
<i>Centroplasma o nucleoplasma</i>	76
<i>La reproducción</i>	77
<i>La división celular</i>	77
<i>La multiplicación celular propiamente dicha</i>	77
<i>Movilidad</i>	80
<i>Formas de nutrición de las cianofíceas</i>	80
<i>Ecología</i>	81
<i>Especies de aguas estancadas y corrientes, saladas y dulces</i>	81
<i>Especies planctónicas</i>	82
<i>Especies de tierra húmeda y de roquedos o aerofitos</i>	82
<i>Especies incrustantes</i>	83
<i>Especies simbióticas</i>	83
<i>Especies parásitas</i>	85
<i>Especies productoras de rocas</i>	86
<i>Sistemática</i>	88
<i>Las Algas</i> por J. Feldmann.....	97
Caracteres generales	99
Citología	103
<i>Pared celular</i>	104
<i>Núcleo</i>	106
<i>Aparato cinético</i>	109
<i>Otros constituyentes celulares</i>	113
<i>Los plastos de las algas</i>	113
<i>Ultraestructura del aparato plastidial</i>	115
<i>Morfología y evolución de los plastos</i>	122
<i>Vacuolas y otras inclusiones</i>	125
Bioquímica	129
<i>Pigmentos de los plastos</i>	129
<i>Productos del metabolismo</i>	130
Morfología	133
La reproducción	139
<i>Algunos ejemplos de reproducción y ciclos sexuales</i>	139
<i>Diferentes tipos de reproducción sexual</i>	145
<i>Los ciclos de las algas</i>	146
<i>Alternancia morfológica de generaciones</i>	147
<i>Alternancia citológica de fases</i>	148
<i>La reproducción asexual y vegetativa en las algas</i>	152
Clasificación de las algas	155
<i>Filum Rodofitas</i>	157
<i>División Rodoficofitas</i>	157
Clase I. — Rodofíceas.....	157
Subclase I. — Bangioficidas.....	158
Clasificación de las Bangioficidas.....	161
Afinidades de las Bangioficidas.....	162
Subclase II. — Florideofíceas o Florídeas.....	162

Algunos ejemplos de Florideofíceas	163
Morfología del aparato vegetativo de las Florideas	172
Reproducción de las Florideas	174
Clasificación de las Florideas	188
Las Florideas parásitas	193
Afinidades de las Florideas	194
<i>Filum de las Cromofitas</i>	196
<i>División Pirrofícofitas</i>	197
Clase I. — Dinofíceas (o Peridíneas)	197
Clasificación de las Dinofíceas	199
Subclase I. — Desmofícidas	199
Subclase II. — Dinofícidas	199
Afinidades de las Dinofíceas	204
Clase II. — Criptofíceas (o Criptomonadinas)	205
Clase III. — Euglenofíceas	205
Clasificación y biología de las Euglenofíceas	207
Afinidades de las Euglenofíceas	208
<i>División Crisofícofitas</i>	208
Clase I. — Crisofíceas	208
Clasificación de las Crisofíceas	209
Afinidades de las Crisofíceas	213
Clase II. — Xantofíceas	213
Clasificación de las Xantofíceas	214
Afinidades de las Xantofíceas	218
Clase III. — Rafidofíceas (o Cloromonadinas)	219
Clase IV. — Diatomofíceas (o Basilariofíceas)	219
Clasificación de las Diatomofíceas	227
Subclase I. — Centrofícidas (Diatomeas céntricas)	227
Subclase II. — Pennatofícidas (Diatomeas pinnadas)	227
Afinidades de las Diatomofíceas	227
<i>División Feofícofitas</i>	228
Clase I. — Feofíceas	228
Algunos ejemplos de Feofíceas	229
Morfología del aparato vegetativo de las Feofíceas	239
Reproducción de las Feofíceas	241
Clasificación de las Feofíceas	244
Subclase I. — Feospóreas	245
Subclase II. — Ciclospóreas	255
Afinidades de las Feofíceas	257
<i>Filum Clorofitas</i>	257
<i>División Clorofícofitas</i>	257
Clase I. — Prasinofíceas	258
Clase II. — Clorofíceas	259
Clasificación de las Clorofíceas	259
Subclase I. — Monadofícidas	262
Subclase II. — Cocofícidas	266
Subclase III. — Septofícidas	270
Subclase IV. — Sifonofícidas	283
Clase III. — Zigofíceas	296
Clasificación	296
Reproducción	297
Clase IV. — Carofíceas	300
Afinidades de las Clorofícofitas	306
<i>Ecología de las algas</i>	307
Ecología de las algas marinas	307
Las algas bénticas	308
El fitoplancton marino	320

Repartición geográfica de las algas marinas	321
Ecología de las algas continentales	321
Algas de agua dulce	321
Algas aéreas	324
Repartición geográfica de las algas continentales	324
Bibliografía.....	324
Los Hongos por M. Chadeffaud	325
Caracteres generales	327
El talo de los Hongos	331
La estructura del talo en los Hongos.....	331
Caracteres citológicos del talo de los Hongos	333
Nutrición y modos de vida	335
Heterotrofías de los Hongos	335
Modos de vida impuestos a los Hongos por sus heterotrofías	336
Papel de los Hongos en la naturaleza.....	340
La reproducción de los Hongos	345
Esporas de los Hongos.....	345
Los gametos, la conjugación y el ciclo sexual de los Hongos.....	348
Clasificación de los Hongos	353
Hongos con zooides	353
Clase I. — Ficomicetos <i>lato sensu</i>	353
Ejemplos de Ficomicetos con talo no o poco reducido: órdenes Blastocla-	
diales, Monoblefaridales, Saprolegniales y Peronosporales	356
Ejemplos de Ficomicetos con talo muy reducido: órdenes Quitridiales y Ol-	
pidiales	372
Clase II. — Mixomicetos	375
Ejemplos de Mixomicetos: órdenes Plasmodioforales, Mixogastrales y Acri-	
siales	376
Clase III. — Tricomicetos.....	384
Ejemplos de Tricomicetos	384
Hongos sin zooides y con zigospora	386
Clase Zigomicetos	386
Ejemplos de Zigomicetos del orden Mucorales	386
Ejemplos de Zigomicetos del orden Entomoftorales	394
Hongos sin zooides y con ascas	396
Clase Ascomicetos	396
Subclase I. — Laboulbeniomicetos (397); Subclases II y III. — Disco y Pi-	
renomicetos (399); Subclase II. — Discomicetos (414); Subclase III. — Pi-	
renomicetos (428); Subclase IV. — Hemiascomicetos (448).	
Hongos sin zooides y con basidios	452
Clase Basidiomicetos	452
Órdenes de Basidiomicetos con carpóforo	473
Hongos parásitos de plantas y de animales, causantes de micosis	493
Hongos parásitos de plantas, causantes de enfermedades criptogámicas de las	
plantas, o fitomicosis	493
A. — Origen de los hongos parásitos de las plantas y grados de parasitismo	
B. — Modos de parasitismo de los Hongos.....	503
C. — Ciclo biológico de los Hongos parásitos de plantas cultivadas.....	508
D. — Acción de los Hongos parásitos de plantas cultivadas y las fitomicosis	
.....	511

Hongos parásitos de los animales, agentes de micosis animales	523
Micosis de vertebrados superiores	523
Micosis de los insectos	525
Líquenes por H. des Abbayes	529
Caracteres generales	531
<i>Anatomía de los talos que constituyen los líquenes</i>	531
Producciones especiales de los talos: isidios, soredios y cefalodios	535
<i>Órganos reproductores</i>	537
<i>Composición química y productos elaborados</i>	542
Composición química	542
Productos excretados al exterior de las células	543
Nutrición	547
El agua	547
Nutrición carbonada e intercambios gaseosos	548
Nutrición mineral	549
Reproducción y desarrollo	551
Origen y desarrollo de los ascocarpos	551
Desarrollo del talo	553
Velocidad de crecimiento y duración	555
Cultivos experimentales	555
Cultivos puros de Algas-gonidios	556
Cultivos puros de los Hongos de los Líquenes	556
Síntesis de los Líquenes	557
Relaciones Alga-Hongo, naturaleza de la simbiosis	558
Reacciones recíprocas de los simbioses	558
Relaciones alimentarias entre simbioses	559
Formas inferiores de la simbiosis	560
Teorías de la simbiosis	560
Crítica y conclusiones	561
Sistemática	563
A. — <i>Ascolíquenes</i>	563
Serie I: Pirenolíquenes	564
Serie II: Discolíquenes	565
Subserie I: Coniocarpíneos	565
Subserie II: Grafidíneos	565
Subserie III: Ciclocarpíneos	566
B. — <i>Basidiolíquenes</i>	568
La evolución de los vegetales por H. Gaussen	569
Introducción al estudio de las plantas con arqueogonios y su evolución por H. Gaussen	573
Generalidades	575
Leyes de evolución obtenidas del estudio de la paleontología	579
Lo que los seres actuales enseñan sobre la evolución, los pseudociclos	581
Embrión, formas juveniles y evolución	581
Ejemplos que confirman estas reglas en los animales	582
Ejemplos de evolución pseudocíclica en los vegetales	585
Evolución policíclica	593
Aparato vascular	594
Senilidad de los megafilum	600

Desarreglos	604
Fenómenos de aceleración evolutiva	604
Neotenia.....	607
Concrescencias y divisiones.....	607
<i>Comportamiento de los caracteres</i>	608
Fijación progresiva e independencia de caracteres.....	608
Heterocronía	609
Caracteres “durmientes” y caracteres “despiertos”	610
Sentido de la evolución	611
Causas de la evolución. Adaptación	613
<i>Briofitas por Y. de Ferré</i>	615
<i>Generalidades</i>	617
Musgos.....	625
Clasificación y evolución de los musgos	635
Hepáticas	636
Clasificación y evolución de las hepáticas.....	645
Antocerotas.....	646
Afinidades de las antocerotas	648
<i>Clasificación y evolución de las Briofitas</i>	648
<i>Pteridofitas Por Y. de Ferré</i>	651
<i>Generalidades</i>	653
<i>Clasificación</i>	665
Psilofitíneas.....	666
Clasificación y evolución de las Psilofitíneas.....	672
Licopodíneas.....	673
Clasificación y evolución de las Licopodíneas.....	683
Equisetíneas	683
Clasificación y evolución de las Equisetíneas	691
Filicíneas.....	691
A. — Primofilicíneas	692
B. — Filicíneas Eusporangiadas	695
C. — Filicíneas Leptosporangiadas	697
Clasificación y evolución de las Filicíneas.....	711
Clasificación y evolución de las Pteridofitas	711
<i>Índice alfabético</i>	713

INTRODUCCIÓN

La Botánica, al igual que otras ciencias biológicas, realiza grandes y rápidos progresos. Por este motivo, esta obra de Botánica ha sido ampliada y dividida en dos tomos.

En el primero se incluye el conjunto de vegetales calificados, acertadamente o no, de inferiores: Bacterias y Cianofíceas, Algas, Hongos, Líquenes, Briofitas y Pteridofitas o Helechos.

La redacción de los capítulos que corresponden a los grandes grupos citados ha sido confiada a un especialista internacionalmente aceptado como tal.

El capítulo relativo a las Bacterias (A. R. PRÉVOT) ha sido considerablemente ampliado y modernizado; se le han incorporado los nuevos avances realizados en biología molecular; el colibacilo es, con el maíz y la drosófila, el ser vivo cuya dotación genética se conoce mejor.

El capítulo dedicado a las Algas (J. FELDMANN), inmenso grupo evolutivo, ha sido muy ampliado; comprende, sobre todo, una iniciación a la ecología de las algas marinas. Destaca por la actualidad y la precisión de su información.

El capítulo relativo a los Hongos (M. CHADEFAUD) ha sido nuevamente redactado y puesto al día.

Una descripción de la evolución de los vegetales (H. GAUSSEN) precede a los capítulos que tratan Briofitas y Pteridofitas.

Los dos capítulos referidos a Briofitas y Pteridofitas (Y. DE FERRÉ) han sido revisados y ampliados.

Esta Botánica está destinada a un público ya iniciado; estudiantes, biólogos, farmacéuticos y agrónomos. Esperamos que bajo su nuevo formato será acogida con igual éxito que su primera edición.

LAS BACTERIAS

(ESQUIZOMICETOS)

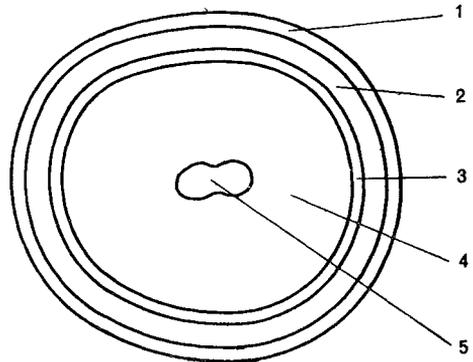
POR

ANDRÉ ROMAIN PRÉVOT

Jefe de Servicio honorario del Instituto Pasteur.
Miembro del Instituto y de la Academia de Medicina.
(París)

Definición. — Las Bacterias son organismos unicelulares microscópicos que se distinguen de los otros Protistos por un cierto número de caracteres citofisiológicos esenciales: ausencia de mitocondrias intracitoplasmáticas, diferencias en el aparato nuclear tanto en su estructura (sin membrana nuclear) como en su fisiología (sin mitosis); presencia en la pared celular de ácido diaminopimélico, que falta en las plantas y en los animales (excepto en las Cianofíceas); mucopolisacáridos parietales diferentes, ausencia de celulosa (excepto en *Acetobacter xylinum*) y de quitina. La célula bacteriana presenta siempre citoplasma con inclusiones; aparato nuclear; membrana citoplasmática; pared y, facultativamente, espora termo-resistente; cilios; cápsulas; y, en ciertos grupos, orgánulos de reproducción, como conidios, microcistos y corpúsculos reproductores.

Fig. 1. — Corte transversal esquemático de una bacteria: 1 cápsula; 2 pared; 3 membrana citoplasmática; 4 citoplasma; 5 aparato nuclear.



Los Esquizomicetos o Bacterias son considerados por ciertos autores como plantas y, como tales, se estudian en Botánica. Los datos recientes que se refieren a su citología tales como ausencia de membrana nuclear, división directa del núcleo según leyes diferentes a las de la cariocinesis, presencia en las esporas y en la pared celular de cuerpos desconocidos en los vegetales (ácidos dipicolínicos, ácidos teicoicos, ausencia de esteroides en el citoplasma, etc.) hacen que muchos autores los consideren como parte de un grupo autónomo, al que le dan la jerarquía de División o, incluso, Reino.

CITOLOGÍA GENERAL DE LAS BACTERIAS

EL CITOPLASMA Y SUS INCLUSIONES

El citoplasma de las Bacterias está constituido, esencialmente, por ácido ribonucleico, complejos ribonucleoproteicos, lípidos y fosfolípidos, generalmente contenidos en alveolos; granulaciones metacromáticas, integradas por complejos de volutina y metafosfatos; proteínas; complejos lípido-glúcido-proteicos; metales ligados a uno u otro de estos constituyentes, en particular Mg, bajo la forma de ribonucleato.

El citoplasma se tiñe con los colorantes ácidos. Al microscopio electrónico, tiene aspecto esponjoso. Las inclusiones que presenta son numerosas y diversas, y varían mucho según los grupos naturales de Bacterias. Ciertas especies almacenan glucógeno; otras almidón o complejos amiláceos. Las Tiobacteriales almacenan azufre (que proviene de la oxidación de SH_2), bajo la forma de pequeñas gotas coloidales. Finalmente, numerosas Bacterias presentan en su citoplasma pigmentos de naturaleza diversa, unos con función respiratoria (bacterioclorofila, citocromos, carotenoides), otros con función vitamínica (naftoquinonas), y otros como protectores de radiaciones bactericidas (fenacinas, pirilmeteno, etc.). Estos pigmentos pueden encontrarse difusos en el citoplasma, o localizados en cromatóforos.

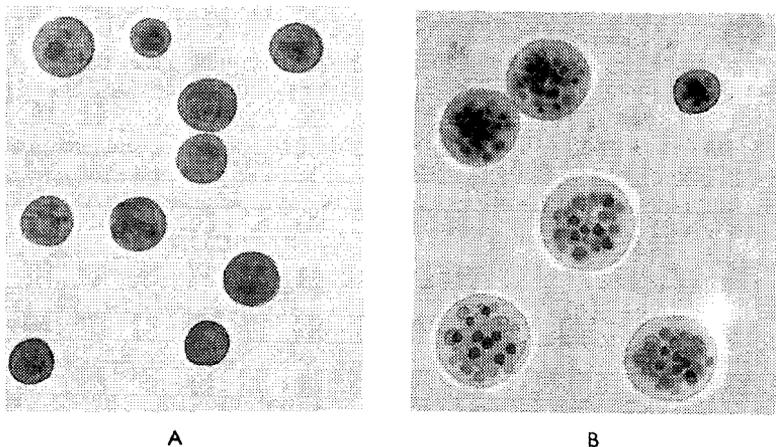


Fig. 2. — *Protoplastos de Bacillus megaterium* —
A, antes de ser incubados; B, después de ser incubados (de WEIBULL).

El citoplasma comprende numerosas inclusiones, denominadas de manera muy general *microsomos*, que Hausteín, en 1880, definía como “partículas citoplasmáticas de diversos tamaños que se encuentran en el límite del poder de resolución del microscopio fotónico” y de las que Palade y Sickevitz, en 1955, y Hodge, en 1957, precisaban que “son constituyentes del citoplasma aislables por centrifugación a 100 000-250 000 g durante 60 a 120 min. Consisten en ribosomas, fragmentos del retículo citoplasmático, y en partículas libres de naturaleza diversa”.

Estas partículas reciben distintos nombres, pero particularmente “orgánulos”, entre los que podemos citar retículo citoplasmático, ribosomas, esferosomas, plasmagen, membrana citoplasmática, episomas, polisomas, etc.

Membrana citoplasmática. — Es un sistema polifásico coloidal heterogéneo que comprende cadenas macromoleculares largas, agregados moleculares, enzimas, reservas metabólicas con sus precursores solubles.

Ribosomas. — Roberts, en 1958, los definió como partículas citoplasmáticas de 140 a 230 Å, constituidas por un 40 a 60 % de RNA ribosómico (rRNA) y de diversas proteínas ligadas al rRNA por uniones covalentes, que permiten la unión con el RNA mensajero (mRNA) y el RNA de transferencia (tRNA). Su función es representar el lugar primario de la polimerización de los aminoácidos en la síntesis proteica. Estos son, pues, los catalizadores no específicos de la síntesis de las cadenas polipeptídicas. Se distinguen dos formas: los polisomas y los monosomas. Estos últimos están ligados al mRNA. En las bacterias están constituidos por dos subunidades, según sus constantes de sedimentación cuyos valores son 50 S y 30 S.

En los procesos de síntesis de proteínas, el mRNA está ligado a la subunidad más pequeña 30 S, mientras que el tRNA está ligado a la más grande 50 S, por un lugar de unión. Una de ellas está unida al polipéptido en formación. Así, cada ribosoma tiene dos puntos de unión con el tRNA; uno por el aminoacil tRNA, y otro por la cadena polipeptídica en formación.

Polirribosomas. — Definidos por Werner, Riche y Hall, en 1962, como una estructura ribosómica que representa una alineación de ribosomas unidos por el mRNA.

rRNA, mRNA, tRNA. — Estas tres formas de RNA se han descubierto recientemente en las Bacterias y merecen definiciones precisas. El RNA es clásicamente conocido en todas las células, tanto animales como vegetales, y remitimos a los lectores al “Tratado de Biología” de esta misma colección. Recordemos, simplemente, en este cuadro su constitución.

	Bases púricas o pirimídicas	Pentosa	Nucleósidos	Nucleótidos
RNA	Citosina (py) Uracilo (py) Adenina (pu) Guanina (pu)	D-ribosa D-ribosa D-ribosa D-ribosa	Citidina Uridina Adenosina Guanosina	ac. 5' citidílico ac. 5' uridílico ac. 5' adenílico ac. 5' guanílico

RNA ribosómico. — Definido por Kurland en 1970 como el RNA de los ribosomas: RNA_r.

RNA mensajero. — Definido por Jacob y Monod en 1961: el mRNA se constituye de grandes moléculas de distinto tamaño sintetizadas durante la transcripción genética del RNA, siguiendo un modelo de síntesis de proteínas. Se distinguen, según su destino, en mRNA de información, mRNA de modelo, mRNA inestable y mRNA complementario.

RNA de transferencia. — RNA de PM 25 000 y constante de sedimentación 4S, cuya función es la transferencia de aminoácidos tRNA, o de adaptación aRNA, con variedad soluble sRNA.

Mesosomas. — Fitz James, en 1960, definió también algunas estructuras membranosas intracitoplasmáticas de las Bacterias, que derivan de la membrana citoplasmática por invaginación y posterior liberación por estrangulamiento, formando estructuras tubulares y agregados de membranas dobles: los *mesosomas*. Estos orgánulos contienen enzimas respiratorios (citocromos y otros); su papel es capital en las Bacterias aerobias. Se ha supuesto que paliar la falta de mitocondrias. Su desarrollo es muy grande en las Bacterias con pigmentos dotados de acción fotoquímica; forman conjuntos más o menos coherentes denominados tilacoides, que algunos biólogos asimilan a cromatóforos.

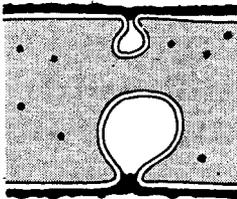


Fig. 3. — Sección de una Bacteria mostrando dos mesosomas relacionados con la membrana citoplasmática. En el citoplasma, algunos ribosomas esparcidos.

Plasmagen. — Ledesberg los definió en 1952 como determinantes hereditarios extracromosómicos que existen en estado autónomo y se transfieren con independencia del cromosoma. Se sabe, después de su descubrimiento, que desempeñan un papel esencial en la resistencia bacteriana a los antibacterianos y, en particular, a los antibióticos.

Protoplastos. — Se ha puesto en evidencia una nueva estructura citoplasmática después de la disolución de la pared mediante lisozima: los protoplastos, en general, esféricos, a veces poligonales.

Los protoplastos libres pueden mantenerse varias horas vivos con posibilidades de crecer y dividirse, incorporar elementos marcados y realizar diversas biosíntesis, en particular de la araboquinasa y la de varios enzimas adaptativos (β -galactosidasa). Pueden también formar anticuerpos y acabar la formación de esporas viables si éstas están ya esbozadas antes de la liberación de los protoplastos.



Fig. 4. — Formación de protoplastos en *Bacillus anthracis*.

Esferoplastos. — Definidos por Weibull: Forma esferooidal tomada por una Bacteria cuya pared ha sido alterada y modificada (pero no totalmente destruida), bien sea por la acción de un enzima, bien por inhibición de la biosíntesis de constituyentes de la pared. Los esferoplastos son capaces de metabolizar y de replicar, con retorno a la forma normal. Es posible que los esferoides descritos por Prévot en las *Sphaerophoraceae* y ciertas *Actinobacteriaceae*, bien descritas por Morris, sean variedades de esferoplastos (ver más adelante).

Vacuolas. — Muy difíciles de observar en las Bacterias de pequeño tamaño, se las puede colorear con la técnica de Da Fano (impregnación con sales de plata). En las Bacterias de gran tamaño se las puede colorear vitalmente con rojo neutro.

Inclusiones lipídicas. — Diversos lípidos, muchos de ellos específicos, se encuentran en alveolos. Estas inclusiones son fáciles de evidenciar tratando bacterias fijadas en un porta con disolventes lipídicos. Aparecen entonces en tonos claros sobre el fondo colorado del citoplasma; su tamaño, forma y número es muy diverso

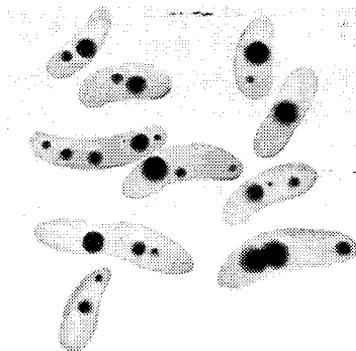


Fig. 5. — Alveolos con lípidos en un *Vibrio*.

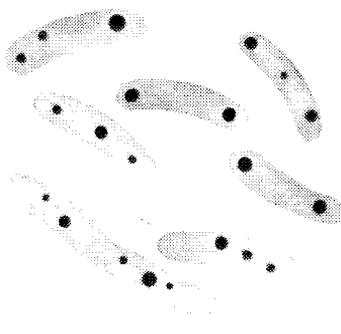


Fig. 6. — Granulaciones metacromáticas de un *Vibrio*.

Los lípidos bacterianos se caracterizan por su pobre contenido de glicéridos y la falta (o la muy escasa proporción) de esterol, que contrasta con una alta proporción de ácidos grasos libres. Estos son ramificados; su cadena es muy larga y el número de átomos de C oscila entre 32 y 88. Difieren de los lípidos vegetales en que éstos no presentan más de un solo azúcar, galactosa, mientras que en los lípidos bacterianos se encuentra un alto contenido de trehalosa y de polisacáridos más complejos.

Algunos son específicos, como las polimixinas que caracterizan a *Clostridium polymyxa*; el leprosol, al bacilo de Stephansky; el ácido tuberculoesteárico y los ácidos ptiocicos, al bacilo de la tuberculosis; el ácido lactobacílico, al *Lactobacillus arabinosus* y *L. casei*; el ácido

fitomónico al *Agrobacterium tumefaciens*; el ácido corinomicólico, al bacilo diftérico. Uno de ellos, el ácido micólico, tiene una notable propiedad: la resistencia al ácido que confiere a las Micobacterias.

Fosfátidos. — Los fosfátidos bacterianos difieren de los fosfátidos vegetales en que no tienen colina ni colamina, pero sí polisacáridos.

Glucógeno. — Algunas Bacterias acumulan glucógeno, en forma difusa o en forma de gránulos coloreables con yodo. Algunos *Clostridium* acumulan una sustancia próxima al glucógeno, coloreable de rojo púrpura por el yodo, intermedia entre la amilosa y la amilopectina.

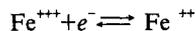
Granulaciones metacromáticas. — Muchas Bacterias presentan en su citoplasma uno o muchos corpúsculos que se colorean de rojo sobre fondo azul con el colorante de Giemsa. Se disponen en cadena axial o en posición polar o parapolar. Están constituidos por un complejo de volutina y de metafosfatos ligados al ácido ribonucleico.

Mitocondrias. — La cuestión de las mitocondrias de las Bacterias es una de las más discutidas de la bacteriología. Algunos investigadores pretenden haber evidenciado mitocondrias esféricas en el citoplasma mediante métodos clásicos (reducción del tetrazolium en formozan, coloración por verde-Janus y el reactivo de Nadi). Serían la sede de los fenómenos de oxidorreducción y el soporte de los enzimas. Otros investigadores, por el contrario, niegan la existencia de mitocondrias intracitoplasmáticas y las sitúan condensadas en la membrana citoplasmática (ver más adelante). Esta situación sería uno de los caracteres más importantes para diferenciar, las Bacterias de los vegetales.

Pigmentos. — Numerosas Bacterias presentan pigmentos. Estos pigmentos difieren en composición química y en su función. Pueden distinguirse:

a) Pigmentos con función respiratoria. — Son las bacterioclorofilas y los citocromos. Las bacterioclorofilas están muy próximas a las clorofilas y funcionan como ellas: transforman la energía luminosa en energía química, con asimilación reductora de CO₂; es decir, que son patrimonio de las bacterias fotosintéticas (ver más adelante).

Los citocromos, por el contrario, pueden también existir en las Bacterias no fotosintéticas; son de varios tipos (*a*, *b* y *c*) pero el tipo *c* es el más frecuente; la apoenzima es una proteína específica (PM=13 000) y la coenzima es un núcleo porfírico que asegura la oxidorreducción por transferencia de electrones según la fórmula clásica:



Cada uno de estos grupos frecuentemente se encuentra acompañado de pigmentos accesorios: los carotenoides y las bacteriopurpurinas acompañan a menudo a las bacterioclorofilas y las bacterioviridinas acompañan con frecuencia a los citocromos.

b) Pigmentos con función protectora. — Algunos carotenoides protegen a las Bacterias que los sintetizan contra la acción bactericida de ciertas radiaciones (UV en particular). Éste es el caso de la licoxantina, de la criptoxantina y de la espiriloxantina, que protegen a *Corynebacterium poinsettiae* de la luz ultravioleta y de las radiaciones visibles bactericidas.

c) **Pigmentos con función vitamínica.** — Algunos pigmentos bacterianos, como las naftoquinonas 1-4 con grupos alcoholes en 2, presentan una actividad vitamínica K. La forma que se encuentra, sobre todo, en las Bacterias es la K₂. Por otra parte, al pigmento rosado de *Pseudomonas cattleya* color tiene una acción vitamínica B₁ muy clara: este pigmento puede, por otra parte, actuar como factor de crecimiento frente a *Phycomyces blakesleanus*.

d) **Pigmentos con función enzimática.** — Aparte de los pigmentos respiratorios, se encuentran en las Bacterias pigmentos con función enzimática: son, por ejemplo, las flavoproteínas.

e) **Pigmentos con función antibiótica.** - La clororrafina, la piocianina, la iodinina y otros pigmentos bacterianos, tienen una acción antibiótica muy clara sobre otras bacterias.

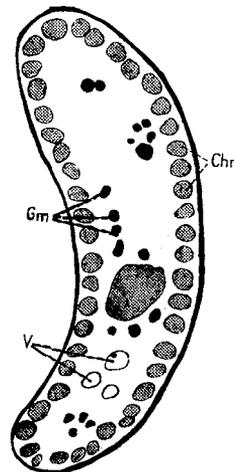
f) **Pigmentos con acción tóxica.** — Este es el caso de la toxoflavina, elaborada por *Flavobacterium cocovenenans*, que mata rápidamente al hombre y a los animales que la han ingerido, ya que bloquea la glucogénesis a nivel del hígado.

g) Aparte de estos pigmentos de función conocida, existe un gran número de ellos cuyas funciones desconocemos. Se los clasifica en derivados pirrólicos liposolubles: carotenoides, naftoquinonas y fenacinas. La constitución química de muchos de ellos se conoce muy bien, la de otros, se conocerá muy pronto.

Desde el punto de vista taxonómico muchos pigmentos se manifiestan como específicos: así, la piocianina caracteriza a *Pseudomonas aeruginosa*, la violaceína, a *Chromobacterium violaceum*; la rubixantina: *Staphylococcus aureus*; la prodigionina: *Serratia marcescens*; el leproteno: *Mycobacterium phlei*; la rodoviolaceína y la flavocodina: los *Rhodovibrio*; la espiriloxantina: los *Thyocystis*; la sarcinaxantina: las sarcinas; las bacteriorruberinas α y β : *Bacterium halobium*.

Algunos pigmentos se encuentran difusos, otros localizados en cromatóforos (Fig. 7); unos son hidrosolubles y pasan al medio, coloreándolo; otros son insolubles en el agua y

Fig. 7. — Cromatóforos de *Rhodospirillum rubrum*. — chr. "cromatóforos"; gm, granulaciones metacromáticas; v, vacuolas.



permanecen como inclusiones en el cuerpo microbiano, siendo preciso extraerlos mediante disolventes específicos (éter, cloroformo, benceno, ácidos o bases, etc.).

Entre las funciones desconocidas de numerosos pigmentos bacterianos no podemos descartar que algunos tengan función ornamental, como muchos pigmentos de los reinos vegetal y animal.

Finalmente, es posible que algunos de ellos sean metabolitos, o sustancias de deshecho, como la melanina, pigmento negro de muchas bacterias (por ejemplo, *Micrococcus niger*) que aparece como residuo del metabolismo de la tirosina.

APARATO NUCLEAR

Los métodos capaces de poner de manifiesto el ácido desoxirribonucleico (métodos de Feulgen y sus derivados —Piekarsky, Robinow— etc., que utilizan la hidrólisis clorhídrica; método de Boivin, que utiliza ribonucleasa; método directo de Piéchaud), pueden evidenciar un elemento figurado situado en el citoplasma y que equivale a un aparato nuclear que no es idéntico al núcleo de células más superiores (Protozoos y Protofitas) y no funciona exactamente igual a éste.

La constitución química y la estructura espacial del DNA son demasiado conocidas para ser expuestas aquí. La doble hélice de Crick y Watson figura en todos los libros de biología. Recordaremos simplemente, bajo la forma de un pequeño cuadro, la constitución del DNA:

En efecto, las Bacterias no poseen verdaderos cromosomas, ni núcleo delimitado por una membrana atravesada por poros; estos dos tipos de estructuras son características de la célula de los animales y de las plantas, sean uni o pluricelulares. Las Bacterias calificadas de acariotas o de procariotas se oponen a los eucariotas o células nucleadas.

Pero acariotas y eucariotas tienen en común el poseer el mismo compuesto químico que constituye el código genético de la especie, el ácido desoxirribonucleico o DNA (Fig. 8).

<i>Bases púricas o pirimídicas</i>	<i>Pentosa</i>	<i>Nucleósidos desoxirribósidos</i>	<i>Nucléotidos</i>
Citosina (pir)	2'-desoxi- D-ribosa	Citidina	ác. 5' citidílico
Timina (pir)	2'-desoxi- D-ribosa	Timidina	ác. 5' timidílico
Adenina (pur)	2'-desoxi- D-ribosa	Adenosina	ác. 5' adenílico
Guanina (pur)	2'-desoxi- D-ribosa	Guanosina	ác. 5' guanílico

En el RNA, la pentosa es la D-ribosa y el uracilo reemplaza a la timina (ver más atrás).

Gracias a la reacción de Feulgen (detección de glúcidos con función aldehídica) algunos investigadores habían detectado el DNA de las Bacterias. En la actualidad, se observa al microscopio electrónico y se le puede aislar. No parece, pues, que en las Bacterias el DNA esté asociado a proteínas, en especial a histonas. Dicho de otro modo, estos organismos no contienen cromosomas, que son orgánulos complejos cuya estructura a escala molecular no está perfectamente conocida.

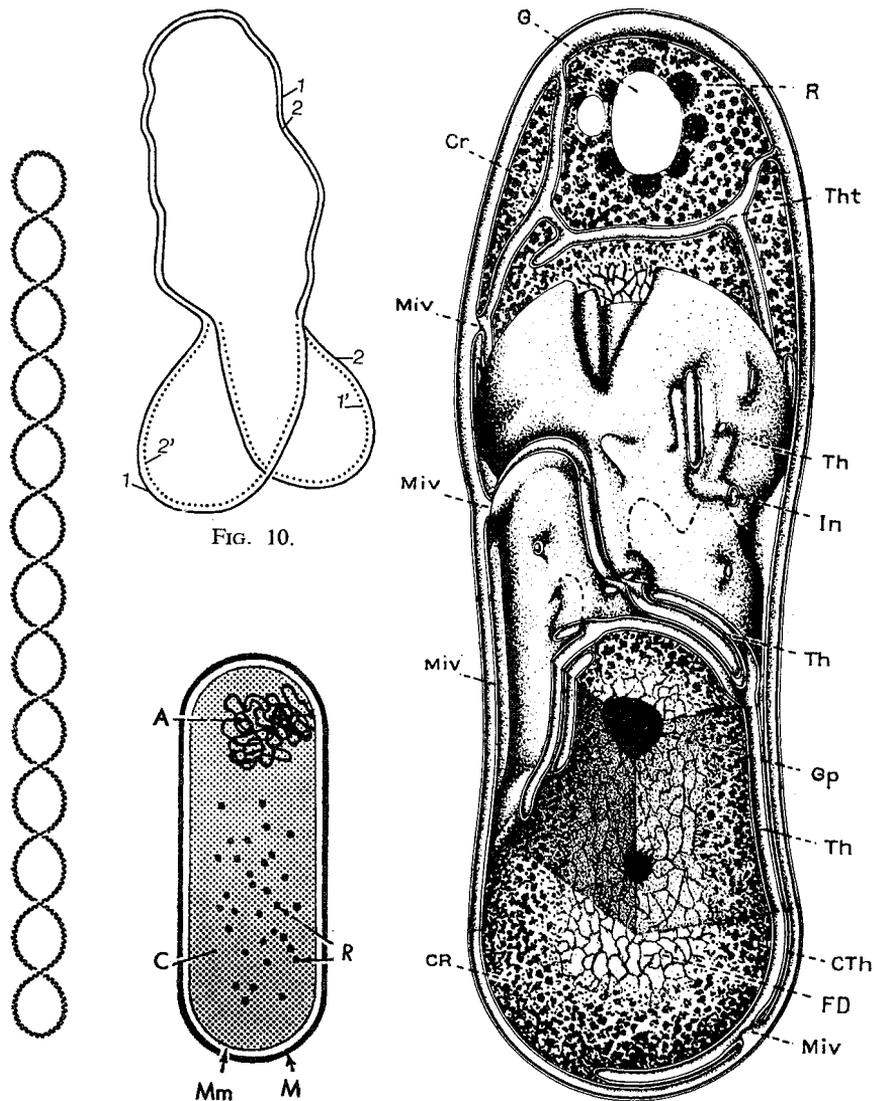


FIG. 9.

FIG. 8.

FIG. 11.

Fig. 8. — Esquema de una Bacteria. *A*, molécula de DNA apelotonada; *C*, citoplasma; *M*, membrana externa; *Mn*, membrana citoplasmática; *R*, ribosomas. — Fig. 9. — Molécula de DNA bacteriano cerrada sobre sí misma y torcida en 8. — Fig. 10. — Diagrama de una molécula de DNA bacteriano, en proceso de replicación: 1 y 2, fibras parentales; 1' y 2'; nuevas fibras formadas. — Fig. 11. — Representación esquemática de una Tiobacteria (Bacteria sulfurosa) del género *Rhodospseudomonas*, supuestamente abierta a diversos niveles. *Cr*, citoplasma rico en ribosomas; *Cth*, zona de contacto del tilacoide con la membrana citoplasmática; *FD*, filamento de DNA en el citoplasma (el citoplasma que lo contiene es conocido, en muchas ocasiones, como nucleoplasma); *Gr*, gránulos de ácido polihidroxi-butírico; *Grp*, gránulos de polifosfato; *In*, pequeña invaginación de la membrana; *Miv*, invaginaciones de la membrana; *R*, ribosomas; *Th*, tilacoide; *Tht*, tilacoide transversal. El *tilacoide* es un sistema de membranas invaginadas que provienen de la membrana citoplasmática y corresponden a los mesosomas de otras Bacterias según varios autores, in Gr. Drews).

La molécula de DNA bacteriano se cierra sobre sí misma soldándose, uno al otro, sus dos extremos. A veces, se retuerce sobre sí misma, a modo de 8, describiendo sucesivos y múltiples bucles (Fig. 9). En el colibacilo (*Escherichia coli*), muy estudiado por los microbiólogos, la molécula estirada de DNA mide 1 mm de largo, longitud que corresponde a 10^7 pares de nucleótidos. Con frecuencia se enrolla sobre sí misma, probablemente bajo la acción de ciertos reactivos; precisamente bajo este aspecto fue observada por los primeros citólogos.

La replicación del DNA se hace escindiéndose longitudinalmente la molécula, que se abre a modo de cremallera; cada mitad se une a una nueva mitad exactamente complementaria, tomando nucleótidos libres en el citoplasma (Fig. 12.).

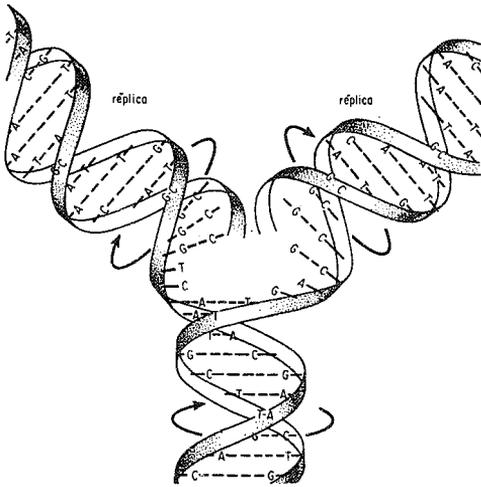


Fig. 12. — Diagrama de la molécula de DNA en proceso de replicación. Las letras designan las bases de nucleótidos. Se ve claramente que las fibras replicadas han adquirido los nucleótidos complementarios que les faltaban. (Según G. S. STENT).

La molécula de DNA bacteriano representa el código genético de la especie. Los genes son segmentos de DNA. La posición de numerosos genes, en la molécula de DNA, ha sido determinada en el Colibacilo y alguna otra bacteria. La genética del Colibacilo es en la actualidad la mejor conocida, superando incluso, en precisión, a la de la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*). La genética de las Bacterias, que tiene como sujeto de experimentación más frecuente al Colibacilo, ha conseguido en el transcurso de los últimos treinta años enormes progresos que han esclarecido muchos fenómenos vitales, fundamentalmente y especialmente aquellos relacionados con el mantenimiento y la transmisión de la información.

Las Bacterias, como todas las Esquizofitas, se multiplican por división binaria. Cada Bacteria hija recibe una molécula entera de DNA, es decir un código genético completo.

Subunidades nucleares. — Los enormes progresos de la genética bacteriana (ver más adelante) han permitido describir nuevas funciones del aparato nuclear de las Bacterias, respondiendo cada una a formas de DNA que llamaremos subunidades nucleares. He aquí las definiciones, muchas de ellas muy antiguas, que provienen de la genética de los seres superiores, apenas modificadas para las Bacterias.

Genes. — El concepto de gen definido por Johanssen en 1909 ha sido adoptado por los bacteriólogos y completado con nuevas precisiones. Recordémoslas para situar enseguida estas precisiones debidas a los genétistas-bacteriólogos.

“material genético localizado en el cromosoma que a su vez puede ser:

1º la unidad última de diferencia fenotípica de la herencia, en la que las subdivisiones ulteriores se hacen, ya sea por recombinación genética, o bien por reordenación estructural cromosómica.

2º la unidad última de diferencia fenotípica asociada a una función primaria simple.

3º la unidad última de mutación o gen de mutación ”

A esta definición los bacteriólogos han añadido otras de genes funcionales de las Bacterias:

Gen estructural: determina la secuencia primaria de los aminoácidos del polipéptido que forma la proteína.

Gen regulador: controla la naturaleza del sistema de síntesis; se le llama aún operón o regulón.

Gen de arquitectura: es responsable de la integración de las proteínas en la estructura celular.

Gen temporal: controla el tiempo y el lugar de actuación de los tres precedentes. La Escuela francesa de genética bacteriana ha precisado su definición y su papel del modo siguiente: Jacob y Monod, en 1959, han mostrado que el gen estructural, que determina la estructura primaria de la secuencia de aminoácidos de un polipéptido, procede por transcripción o por traslación genética del código contenido en su secuencia de nucleótidos. El producto primario del gen estructural es el mRNA. Los mismos autores, en 1961, han establecido que el gen regulador es un gen dominante, cuya función primaria es la de determinar si el gen estructural de un operón es activo o inactivo en la formación del enzima correspondiente por transcripción o traducción genética.

Jacob, Perrin, Sánchez y Monod, en 1956, han precisado que el operón es una colección de nucleótidos adyacentes que representan uno o muchos genes que codifican el mRNA y se comporta como una unidad de transcripción o de regulación genética (regulón).

Genoma. — La definición de Winkler (1920) ha sido modificada como sigue para las Bacterias: grupo de genes responsables de una información genética. Los nucleótidos están dispuestos en orden lineal y según su función se distinguen: los *cistrones*, responsables de la transcripción genética de secuencias de nucleótidos; los *replicones* unidades de réplica que consisten en una serie de operones, siendo éstos, como ya se ha dicho, las unidades de transcripción de DNA o mRNA; los *polarones*, unidades de posición.

Episomas. — La definición de episomas de Thomson, 1931, ha sido adaptada a las Bacterias por Jacob y Wollmann en 1958. Estos son elementos genéticos de naturaleza DNA, constituyentes accesorios no esenciales de la célula, que existen en dos estados alternativos: 1º, estado integrado en el cual el elemento está asociado a un punto o a una pequeña región del cromosoma, y se reproduce sincrónicamente con él; 2º, estado autónomo en el que se reproduce con independencia del cromosoma y, probablemente, más deprisa que la célula.

Los episomas son frecuentes en las Bacterias y se los puede clasificar, como material genético del fago templado o como factores de transferencia, pudiendo pasar de una célula a

otra durante la conjugación (ver genética bacteriana). Las propiedades conferidas a la célula hospedadora por los episomas dependen parcialmente del hecho de que el episoma en cuestión sea integrado o autónomo.

Una variedad de episoma designado episoma F es un factor de fertilidad cuya presencia o ausencia determina el sexo de la Bacteria. La célula F^+ posee el factor F; la célula F^- no lo posee (ver sexualidad de las Bacterias).

Merozigoto. — Wollmann, Jacob y Hayes, en 1956, han definido al merozigoto como un cigoto bacteriano incompleto formado por un mecanismo parasexual de transferencia genética, que puede ser diploide en una parte y haploide en el resto. Dichos autores denominaron meromixia al proceso de formación de merozigotos.

CUBIERTAS BACTERIANAS

Membrana citoplasmática. — El citoplasma está cubierto de una membrana que desempeña un papel fundamental en la fisiología bacteriana: rica en lípidos y en proteínas (complejados en lipoproteínas), es muy delgada: 40Å de espesor en *Escherichia coli*. En esta membrana se condensa el aparato mitocondrial (?), soporte de los enzimas del redox y de los citocromos. La membrana citoplasmática juega un papel primordial en la permeabilidad celular selectiva; probablemente en ella se encuentran las “permeasas”. Finalmente, contribuye a mantener la presión osmótica interna de la célula.

Pared. — Es la cubierta externa, que asegura:

- 1º El mantenimiento de la forma específica.
- 2º El nivel de presión osmótica interna que, en algunas especies, puede alcanzar 20 atmósferas.
- 3º La permeabilidad selectiva ligada a la membrana citoplasmática.

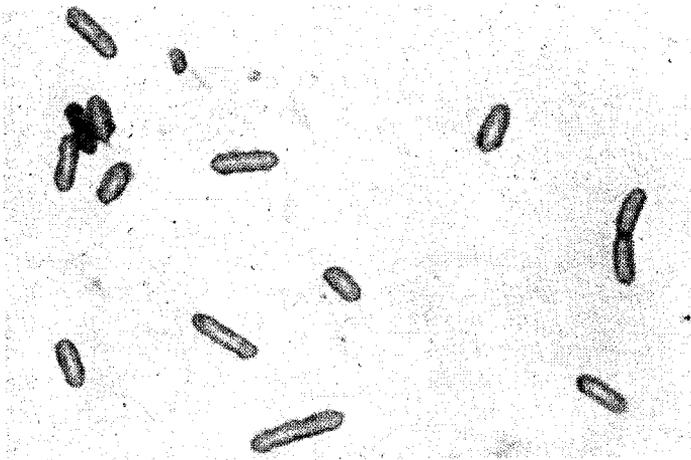


Fig. 13. — Pared celular de *Welchia perfringens* (según A. R. PRÉVOT).

Se la puede también definir como “la membrana que envuelve los protoplastos (ver más arriba) asegurando la forma de la Bacteria en su estado normal y seleccionando la entrada de sustancias nutritivas sólidas”.

Anteriormente hemos visto su papel en la formación de mesosomas. Hay que insistir de nuevo en el papel importante que esta membrana juega en la fisiología de las Bacterias fotosintéticas, donde forma los cromatóforos llamados aún “tilacoides”, locus esencial de la respiración y de la fotosíntesis en las Tiobacteriales.

Su composición química ha sido estudiada después de una plasmolisis, haciendo desaparecer el citoplasma y dejando la pared intacta. Contiene aminoácidos, lípidos, glúcidos, hexosaminas (en particular acetilhexosamina) y mucopolisacáridos diferentes de los de las plantas y animales (salvo el de *Acetobacter xylinum*, que es una celulosa). Su espesor varía entre 10 y 20 $m\mu$. Posee una estructura definida, puesta de manifiesto gracias al microscopio electrónico, que muestra una red de mallas de 100 a 120 Å circunscribiendo alvéolos. En las grandes Bacterias puede incluso verse una estructura en macromoléculas yuxtapuestas. Es sensible a la lisozima, que la disuelve. Juega un importante papel en la fijación de los fagos, que la penetran por su extremidad caudal, se fijan e inyectan en la Bacteria su ácido nucleico.

Uno de los constituyentes indispensables de la pared es el ácido diaminopimélico que es la base de la síntesis de la lisina por descarboxilación: característica fundamental de las Bacterias que las distingue de los otros Protistas (salvo de las Cianofíceas, que tienen también este aminoácido).

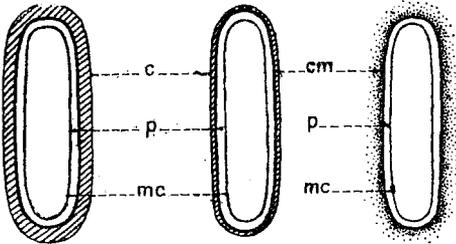


Fig. 14. — Esquemas de las cubiertas de Bacterias; mc, membrana citoplasmática; p, pared; c, cápsula.

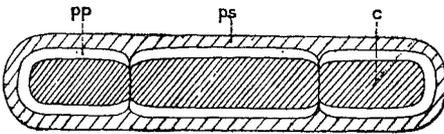


Fig. 15. — Pared de una Bacteria en división; c, citoplasma; pp, pared; ps, cápsula.

Un segundo constituyente obligatorio de la pared es el ácido murámico (3-0- α carboxi-etilhexosamina) que, con el anterior, forma el “mucocomplejo” llamado también “mucopéptido”. Finalmente, de la pared de muchas Bacterias se han aislado una serie de nuevos ácidos: los ácidos teicoicos, altos polímeros de ribitolfosfato o de glicerolfosfato, que son para ellas lo que la celulosa es para las plantas y la quitina para los animales, es decir, el sustrato principal de la rigidez de la pared. “Los ácidos teicoicos” no existen en todas las Bacterias. Se los encuentra, sobre todo, en ciertas Bacterias grampositivas.

Es preciso saber que la pared es el soporte de la reacción de Gram, que permite separar las bacterias en grampositivas y gramnegativas, según que el complejo violeta de genciana

y Lugol, que la impregna, sea insoluble o soluble en alcohol. Los soportes de esta reacción son múltiples (lípidos y aminoácidos) pero uno de ellos es primordial: el ribonucleato de Mg, así como una ribonucleoproteína cuyo grupo prostético contiene Mg.

La pared de ciertas Micobacterias contiene una cera compleja que entre sus constituyentes se encuentra el ácido micólico, que es acidorresistente y transmite esta propiedad a la familia *Mycobacteriaceae*.

Cápsula. — Ciertas Bacterias poseen una cápsula, que representa la parte más externa de su superficie; falta o es rudimentaria en otras. Está constituida por poliósidos gomosos, coherentes, que no se colorean con anilina, con frecuencia acoplados con glucosaminas o polipéptidos. Ha sido determinada la naturaleza química de muchas cápsulas bacterianas. El análisis inmunológico, iniciado por Heidelberg para los neumococos, ha sido seguido por

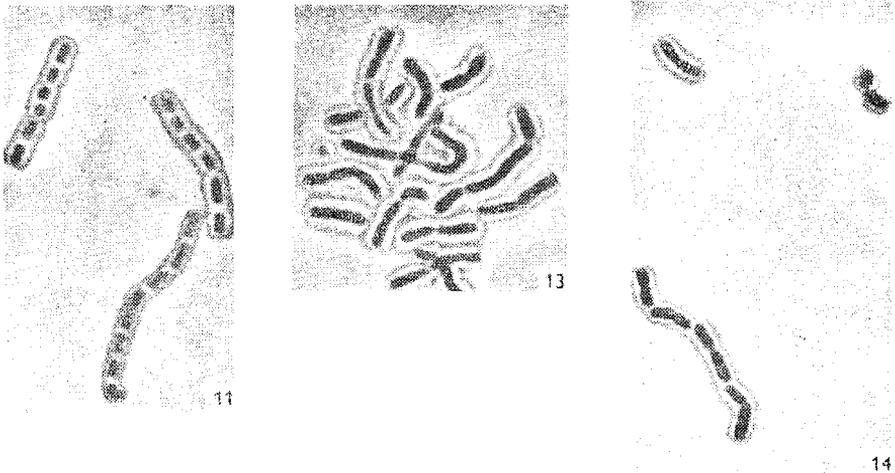


Fig. 16. — Cápsulas bacterianas (según J. TOMCSIK y S. GUEx-HOLGER).

numerosos investigadores, entre ellos Tomcsik, que ha demostrado su compleja estructura: septos transversales y condensaciones polares de naturaleza polisacárida; los espacios libres entre estas estructuras están rellenos homogéneamente de polipéptidos. Pueden citarse algunos ejemplos sobre composición química: el aminoácido de la cápsula de *Bacteridium anthracis* y *Bacillus mesentericus* es un ácido d-glutámico; el polisacárido de *Welchia perfringens* está constituido por un núcleo urónico y dos hexosas: manosa y glucosa; el poliósido del Neumococo III, altamente polimerizado, tiene un PM entre 62 000 y 140 000, según el grado de polimerización y próximo a un polipéptido que le confiere la antigenidad; la fórmula del modelo ha sido dilucidada por Reeves y Goebel. El poliósido de *Azotobacter chroococcum* (que tiene una reacción cruzada con el Neumococo III), tiene un grupo ácido glucosa-glucurónico y un eslabón glucosídico con una comunidad antigénica con el de *Rhizobium leguminosarum* que reside en un resto de ácido aldobiurónico; el poliósido del Estreptococo de

grupo A es a base de ramnosa + glucosamina; el de *Leuconostoc mesenteroides* es un dextrano; el dextrano de *Acetobacter capsulatum* es un alto polímero de D-glucopiranososa; el polisacárido del Bacilo diftérico contiene 2 restos de D-galactosa, 1 de D-manosa, 3 de D-arabinosa y una fracción nitrogenada que combina una glucosamina con el ácido diaminopimélico.

ÓRGANOS FACULTATIVOS

Espora. — Se debe reservar el nombre de espora al órgano termorresistente de las Esporulales (Eubacteriales esporuladas). Es un orgánulo enquistado, esférico o elipsoide, refringente, no coloreable por los métodos habituales y dotado de una alta resistencia al calor, la sequedad, los antisépticos y a otros agentes físicos y químicos bactericidas. Su formación depende de numerosos factores, uno de los cuales ha sido bien estudiado: la privación de un factor limitante del crecimiento en la nutrición. El mecanismo de su formación ha sido

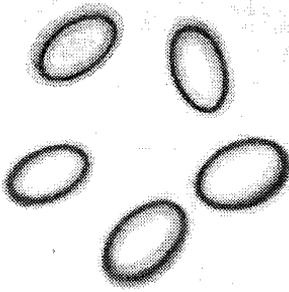


Fig. 17. — Esporas bacterianas libres con sus cubiertas.

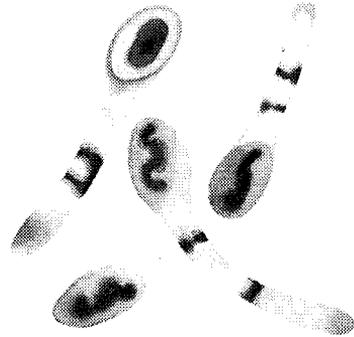


Fig. 18. — Aparato nuclear de la espóra.

igualmente muy estudiado: en *Bacillus mycoides*, la célula madre de la espóra resulta de una fusión autogámica de cuerpos cromáticos; el resultado de esta fusión se escinde en 4 corpúsculos de los cuales 3 degeneran y el cuarto dará lugar al aparato nuclear de la espóra. Habría, pues, eliminación cromática como en la meiosis. En *B. anthracis* aparecen igualmente en la célula, en vías de esporulación, 4 cuerpos cromáticos que se funden en una única masa, que se vuelve a dividir en 4 elementos, de los que 3 degeneran y el cuarto se cubre de una sustancia eosinófila, formándose así la espóra. Los cuerpos cromatinicos originales parecen cromosomas y su fusión sugiere la existencia de una autofecundación. Todas las esporas tienen siempre un alto contenido en ácido desoxirribonucleico.

El análisis químico de la sustancia esporal ha revelado proteínas, lecitinas, lípidos y glúcidos, a veces esteroides. Recientemente, se ha reconocido una proporción muy elevada de ácido dipicolínico, que juega un papel fundamental en la germinación de la espóra.