

LA COLONIZACIÓN DE LA TIERRA POR LOS VEGETALES

Margarita Moreno Sanz

Dpto. Biología Vegetal I. Facultad de Biología.
Universidad Complutense. 28040 Madrid

RESUMEN. Uno de los temas más fascinantes de la Biología es el que se refiere al modo en que las formas de vida fueron capaces de colonizar las tierras emergidas. Las primeras que lo consiguieron fueron las plantas, acompañadas al menos de hongos y bacterias. La presencia vegetal sobre la tierra firme permitió el advenimiento posterior de los animales y la génesis de ecosistemas progresivamente más complejos. Sin su presencia nuestra evolución no hubiese sido posible. Las plantas pioneras se enfrentaron a las adversas condiciones ambientales que reinaban en los continentes: sequedad (al menos ocasional), insolación y exceso de radiación UV, oscilación térmica brusca, viento, etc. y fueron capaces de superar el reto mediante cambios evolutivos de su morfología, fisiología y reproducción.

PALABRAS CLAVE. Plantas fósiles, conquista, tierra emergida, evolución, Ordovícico, Silúrico, Devónico.

ABSTRACT. One of the more fascinating topics in Biology is the one that refers to about the forms of life that were able to conquest the land surface. The first organisms capable of this feat were the plants, accompanied by fungi and bacteria. The presence of vegetation on land made it possible for the animals to follow suit, providing the mean for increasingly more complex ecosystems to be generated. With no plants our own evolution would have been impossible. The pioneer plants dared to face adverse environmental conditions which abound on the continents: dryness (at least occasional), sunstroke and an excess of UV radiation, brusque thermal oscillation, wind, etc. and they were able to overcome this challenge by evolutionary changes in their morphology, physiology and reproduction.

KEY WORDS. Fossil plants, conquest, land surface, evolution, Ordovician, Silurian, Devonian.

INTRODUCCIÓN

Las tierras emergidas tardaron mucho tiempo en ser portadoras de vida ya que ésta no se instaló sobre los continentes hasta hace solamente c. 500 millones de años (Ma) según informa el registro fósil aceptado como seguro. Los más recientes relojes moleculares proporcionan una cifra anterior, en torno a los 700 Ma (HECKMAN *et al.*, 2001) pero, de ser cierta, aún se trata de tiempos relativamente 'recientes' si se compara con la totalidad de la edad del Planeta. A la tierra firme primero llegaron las plantas y luego los animales que encontraron en aquellas refugio y alimento.

Pero ¿por qué se colonizó tan tarde la tierra firme?, ¿quiénes fueron los antepasados de las plantas pioneras?, ¿cómo eran y cómo evolucionaron aquellas?, ¿qué problemas debieron 'aprender a solucionar' en el nuevo ambiente?...

UN TIEMPO PARA LA VIDA ACUÁTICA Y OTRO PARA LA CONTINENTAL

Se considera que el planeta Tierra se formó hace c. 4.600 Ma y que la vida celular surgió relativamente pronto, reconociéndose fósiles bacterianos de hace c. 3.500 Ma. (MOJZSIS *et*

al.,1996). También pronto, una estirpe bacteriana (Fig. 1): las cianobacterias, mediante su metabolismo basado en la fotosíntesis oxigénica, comenzó a expulsar oxígeno a la atmósfera, iniciándose un lento cambio en la composición de ésta.

Se desconoce el momento de origen de los eucariontes que algunos relojes moleculares ubican en torno a hace unos 2.000 Ma. mientras otras evidencias (p. ej. lípidos fósiles) los llevan hasta los c. 2.700 Ma. (FENG *et al.*, 1997).

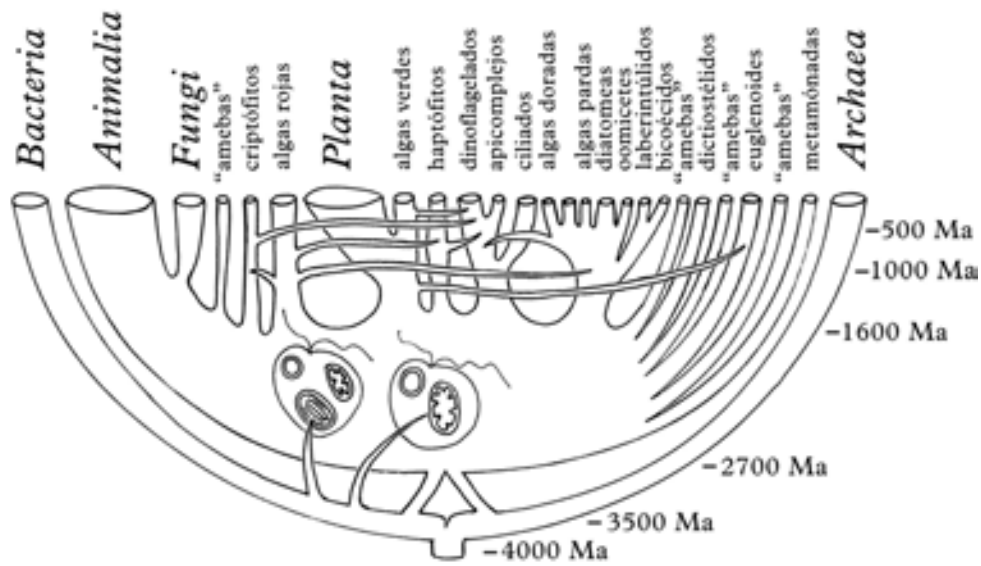


FIGURA 1. Esquema del árbol general de la vida. Las extensiones que parten de algunas ramas indican la incorporación endosimbiótica de alguno de sus miembros en organismos de otra rama.

Hace no menos de 1.600 Ma, se calcula que sucedió la incorporación endosimbiótica de una cianobacteria al interior de una célula eucariótica (KNOLL, 1992; FITCH & AYALA, 1994) transformándose aquella en el primer plasto (primario o de origen bacteriano) y ésta en la primera estirpe algina (ancestro de algas rojas y verdes). Posteriores endosimbiosis, ahora de eucariontes con plasto en eucariontes sin él, transformándose los primeros en plastos (secundarios o de origen eucariótico) de los segundos, dieron lugar a la diversidad de 'algas' que conocemos (GIBBS, 1981; MORENO, 2002): nuevos elementos incorporando oxígeno a la atmósfera (Fig. 1 y 2).

Tras la explosión cámbrica, la vida animal bullía en los mares mientras la tierra firme

permanecía desierta; y lo atribuimos a que el oxígeno atmosférico, suficiente para permitir la expansión de los tipos animales en el agua, no era todavía bastante como para formar una gruesa capa de ozono que detuviera el exceso de radiación ultravioleta (UV) que resultaría letal en la superficie; solemos considerar que debió ser éste el factor limitante que impidió la colonización de la tierra firme con anterioridad al Ordovícico (BERKNER & MARSHALL, 1965).

No obstante, si fuera cierta la cifra de c. 700 Ma para el origen de las plantas terrestres, habría que suponer que la atmósfera de aquel tiempo ya contaba con una suficiente capa protectora de ozono o bien que las primeras plantas poseían una inusitada resistencia a la radiación solar. Pero además supondría que

aquellas plantas precámbricas habrían sido responsables de un rápido incremento del oxígeno atmosférico y por ello, en último

término, responsables también, de la explosión animal en las aguas cámbricas (HECKMAN *et al.*, 2001).

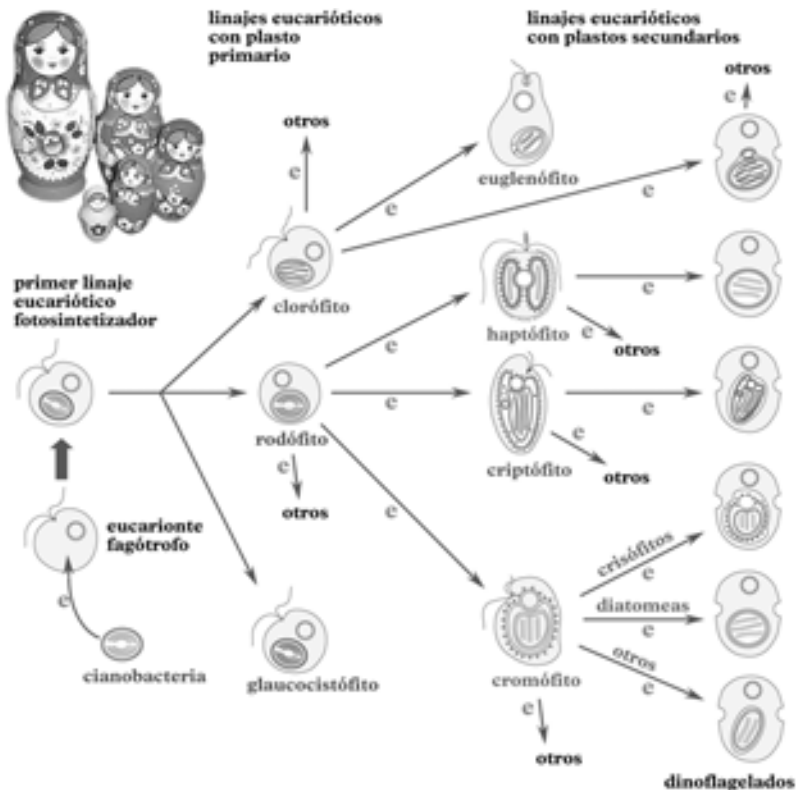


FIGURA 2. Como las muñecas rusas, unas dentro de otras: células fotosintetizadoras se incorporan al interior de otras células; las primeras se transforman en ‘plastos’ de las segundas. e = endosimbiosis.

BUSCANDO UN ANCESTRO PARA LAS PLANTAS TERRESTRES

Mucho se discutió en el pasado siglo si todas las plantas terrestres (embriófitos) descendían de un único ancestro (monofilia) o si eran producto de varias colonizaciones protagonizadas por diferentes líneas algales (polifilia). Actualmente, sobre la base de un aluvión de pruebas moleculares, citológicas, anatómicas, etc. se puede afirmar que son grupo monofilético enraizado en las algas verdes carofíceas, compartiendo ancestro inmediato con *Charales-Coleochaetales*, siendo quizá *Charales* su grupo hermano más

probable (KAROL *et al.*, 2001; KAROL *et al.*, 2002).

El principal problema para aceptar esta hipótesis (que se remonta a los primeros años del siglo XX con BOWER, 1908) residía en que las plantas terrestres desarrollan ciclos biológicos alternantes, con gametófito (n) y esporófito (2n), mientras que *Chara* y *Coleochaete* carecen de fase esporofítica: tras la fecundación, el cigoto (única fase 2n) mediante meiosis producirá esporas (n) que germinarán para dar un nuevo gametófito (n) (Fig. 3).

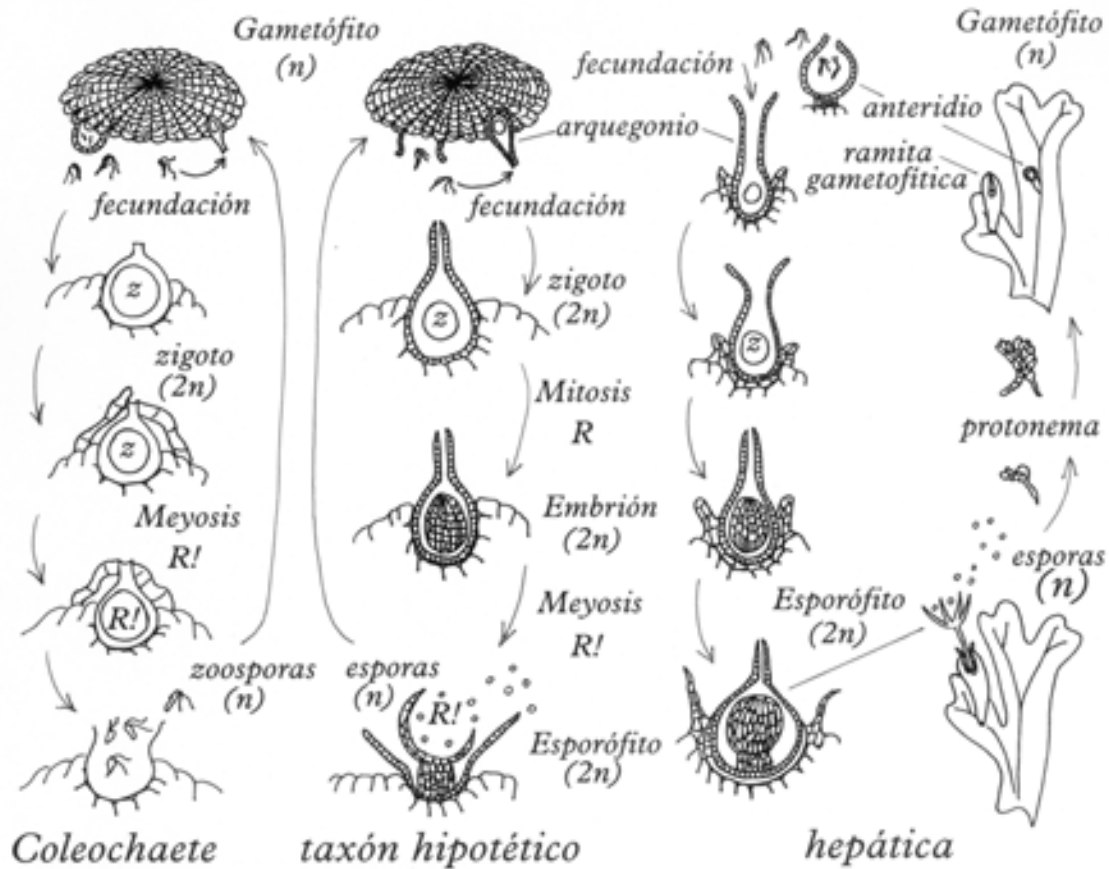


FIGURA 3. Esquema de ciclo biológico en *Coleochaete*, hepáticas y un taxón hipotético. Explicación en el texto.

No obstante, cabe pensar que un ‘tipo *Coleochaete*’, parenquimatoso y con anteridios pluricelulares (como algunas especies recientes de este género) tuvo la capacidad de formar arquegonios también pluricelulares, de modelo análogo a los órganos femeninos de *Chara*. Tras la fecundación, el cigoto quedaría retenido sobre el gametófito, protegido y nutrido por aquél (como sucede en algunas especies actuales de *Coleochaete*, en hepáticas y en musgos) y no formaría esporas directamente sino que, mediante simples mitosis, originaría primero un embrión que se desarrollaría como un pequeño esporófito multicelular y $2n$ (GRAHAM, 1985; GRAHAM & WILCOX, 1983) (Fig. 3).

En el ambiente terrestre, comparativamente seco, las plantas pioneras pudieron encontrar dificultades para la fecundación (los gametos masculinos son flagelados nadadores) consiguiendo un número escaso de embriones; en este contexto el esporófito, aunque minúsculo al principio (como lo es aún en las hepáticas) funcionaría como un multiplicador, ya que cada uno originaría miríadas de esporas (SEARLES, 1980).

Los esporófitos, más adelante, no necesitando vivir a ras de suelo como los gametófitos (que dependen del agua para la fecundación) pudieron alcanzar mayor estatura, captando mejor la luz y diseminando más lejos sus esporas, llegando a ser lo que consideramos la fase dominante en el ciclo de las plantas.

Paralelamente los gametófitos se irían simplificando y reduciendo (GRAHAM *et al.*, 2000).

UN LUGAR Y UN AMBIENTE PARA LAS PIONERAS TERRESTRES

El ambiente terrestre (pre)ordovícico debía ser poco confortable, con un exceso de radiación UV y gran sequedad ambiental ocasionadas por la insolación y la libre circulación de los vientos, que no se verían atenuadas por un tapiz vegetal que no existía. El enfriamiento nocturno debía ser rápido y la oscilación térmica entre el día y la noche muy violenta. Los sustratos serían la dura roca madre desnuda o los blandos pero inestables y poco consolidados sedimentos de arrastre de los ríos: unos u otros no facilitarían el anclaje de los vegetales (EDWARDS & FANNING, 1985; GRAY & SHEAR, 1992).

Se desconoce el lugar en el que las plantas pioneras comenzaron su andadura pero se postula alguno de clima cálido, quizá con lluvias estacionales que provocarían inundaciones periódicas. Los hábitats más probables para su establecimiento serían bahías o esteros, lagunas o planicies costeras, cursos bajos o desembocaduras de ríos: lugares donde las aguas dulces se mezclan con las marinas, donde son poco profundas y suelen estar sometidas a fluctuaciones de nivel e incluso a desecaciones temporales; lugares desde los que se puede comenzar una historia cada vez más genuinamente terrestre. Estos mismos ambientes fueron ganados también por bacterias, protistas (incluyendo ciertas 'algas') y hongos (CHAPMAN *et al.*, 2002); sólo más

tarde harían su aparición los animales terrestres.

¿QUÉ CUENTAN LOS FÓSILES DEL ASPECTO DE LAS PLANTAS PIONERAS?

Confirmar la hipótesis de los c. 700 Ma para el origen de las plantas supone la localización de fósiles incontrovertibles del grupo anteriores al Ordovícico y el reexamen crítico de los existentes; uno de éstos es, por ejemplo, *Longfengshania* (Fig. 4) del Precámbrico de China, un organismo parenquimatoso portador de lo que parecen esporangios, que es interpretado como hepática por unos y como alga por otros (TAYLOR & TAYLOR, 1993).

Las posibilidades de que las primeras plantas terrestres se conserven completas son extremadamente bajas ya que debían ser pequeñas, blandas, postradas y parenquimatosas; así, el registro fósil Ordovícico-Silúrico temprano proporciona sobre todo fragmentos o microfósiles (esporas, tubos, membranas...) que demuestran, no obstante, la existencia de multitud de 'experimentos evolutivos' (GRAY, 1993): tal diversidad permite considerar que no es imposible un origen anterior al Ordovícico para las plantas.

Las primeras **esporas** ordovícicas aparecen en tétradas y con membrana perisporial (como las de las hepáticas y musgos actuales) lo que sugiere ya la presencia de éstos o al menos de sus ancestros; esporas 'tipo hepática' se han hallado del Silúrico inferior (TAYLOR, 1995) y megafósiles no seguros del tardío e incontrovertibles del Devónico.

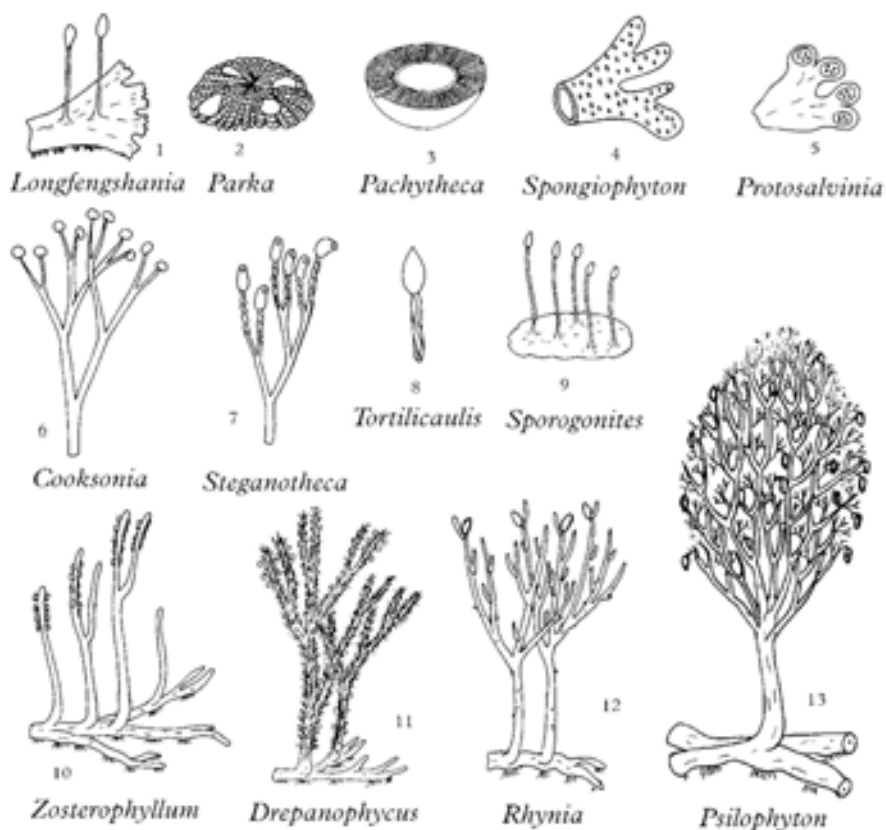


FIGURA 4. Esquemas de algunas plantas pioneras. 1 a 5: formas parenquimatosas. 6 a 9: posibles cooksonioides. 10: zosterófito. 11: lycopodiófito herbáceo. 12: riniófito. 13: trimerófito.

Las floras ordovícicas debían estar dominadas por las formas parenquimatosas que constituirían alfombras verdes sobre los sustratos húmedos o encharcados. Del Ordovícico tardío son las primeras esporas triletas sueltas cuya diversidad se incrementa notablemente a lo largo del Silúrico: aperturadas o no, lisas u ornamentadas, tamaños y formas variados; se considera que estas esporas corresponden a plantas erguidas ya vasculares y su presencia pone en evidencia que éstas no sólo hicieron temprano su aparición en el reparto sino que además se diversificaron con celeridad. Hacia el Silúrico medio aún debían dominar las pioneras parenquimatosas pero ya compartiendo el

espacio con las vasculares que habrían dejado de ser raras. Los **tubos** son también variados: más y menos estrechos, con o sin refuerzos (anulados, helicados) funcionalmente equivalentes a hidroides (sin lignina) o a traqueidas (ya con lignina). Las **cutículas** eran asimismo diversas: con o sin poros u otros ornamentos.

Los viejos tipos desaparecieron en su mayor parte al final del Silúrico, momento del que se conoce *Parka*, de ‘tipo *Coleochaete*’, con estructuras que parecen esporangios pero cuyas ‘esporas’ no aparecen en tétradas aunque su ultraestructura es de ‘tipo hepática’; o *Pachythecca*, esférica, con parénquima de tipo

'*Coleochaete*'; unos pocos se desarrollaron en el Devónico, como *Spongiophyton*, tubular-dicótoma, con cutícula gruesa y porada, de afinidad desconocida para unos y líquénica para otros; o *Protosalvinia*, otra forma de imposible comparación con las actuales, de cuerpo circular o con expansiones dicótomas y esporas triletas en tétradas, grandes y de pared gruesa (Fig. 4).

Los macrorrestos del Silúrico proporcionan evidencia de que las plantas vasculares ya estaban muy diversificadas por este tiempo, presentando gran riqueza de formas; entre las no lignificadas se encuentra *Cooksonia*, con cutículas desarrolladas y estomas; o *Torticaulis*, ejes retorcidos portadores de esporangios, de afinidad musgoide o cooksonioide; así como *Steganotheca* o *Sporogonites*, éste ya del Devónico inferior (Fig. 4). Los esporófitos de estos **cooksonioides** eran plantas pequeñas (1-10 cm) formadas por tallos erguidos dicótomos y afilos acabados en esporangios y cuyas partes basales serían asimismo ejes postrados o cuerpos parenquimatosos portadores de rizoides minúsculos. Algunos autores consideran al conjunto cooksonioide como grupo hermano de los musgos: aquél se extinguió en el Devónico, éstos han llegado a nuestros días.

De otro lado, el suceso más importante en la evolución de las plantas, la aparición de refuerzos de lignina en los elementos conductores (KENRICK & CRANE, 1997; KEVIN *et al.*, 2001), también se supone que sucedió en algún cooksonioide o afín: éste se transformaría en la primera planta vascular lignificada (euvascular o eutraqueófito) la cual, inmediatamente, dió lugar al menos a las estirpes que agrupamos en **zosterófitos** del mismo modo que alguno de éstos,

rapidísimamente, originó los primeros licopodiófitos: es lo que parece deducirse de la presencia, también en este tiempo, de **licopodiófitos herbáceos** como *Drepanophycus* (Fig. 4) o *Baragwanathia*.

El grupo de los zosterófitos aparece abundante y diversificado en algunas floras del Silúrico superior (KOTYK *et al.*, 2002). Se trata de plantas constituidas por ejes dicótomos postrados de los que surgen los erguidos (10-20 cm, excepcionalmente hasta 90 cm) también afilos pero algunos con emergencias espinosas o expansiones aladas; se aprecia en ellos cierta tendencia a la bilateralidad, con sus esporangios globosos o en forma de castañuela dispuestos lateralmente sobre los tallos (Fig. 4). Los primeros licopodiófitos, herbáceos, eran parecidos a los zosterófitos, pero se diferencian de éstos en que desarrollaron un modelo de hojas (Fig. 4).

Hacia el Silúrico medio y superior, la abundancia creciente de las estirpes vasculares, configuraría paisajes vegetales en los que, además de las costras verdosas, habría densas praderas más o menos monoespecíficas, con aspecto de juncal, que se desarrollarían en torno a los cursos de agua o áreas de inundación temporal. Los primeros artrópodos terrestres (miriápodos, arácnidos, colémbolos, ácaros...) corretearían entre ellas.

El Devónico es un periodo crucial en el que se produjo la explosión de los tipos mayores de las plantas terrestres por medio de tres oleadas sucesivas: durante la primera (Devónico inferior) se produce una expansión-renovación de cooksonioides, zosterófitos y licopodiófitos herbáceos; pero también a la surgencia y extensión de una nueva estirpe: la de los **riniófitos** seguida inmediatamente de otra,

posiblemente descendiente o hermana suya: la de los **trimerófitos** (Fig. 4).

Los riniófitos fueron plantas de aspecto semejante al de los cooksonioides, con ejes postrados portadores de rizoides y micorrizas y ejes erguidos afilos, dicótomos, provistos de estomas y terminados en esporangios; como los cooksonioides, poseían un grueso córtex protegido por fuerte cutícula, pero se diferencian de aquellos en que este grupo desarrolla el aerénquima y, sobre todo, refuerzos de lignina en su sistema conductor.

Por su parte, los trimerófitos, desarrollaron un conjunto de innovaciones fundamentales que posibilitaron la evolución ulterior de la flora vascular: en primer lugar el porte monopodial acopado, de manera que de los ejes postrados surgían los erguidos, a modo de arbolillos, provistos de grueso córtex reforzado con colénquima, y poseedores ya de un xilema más grueso que ocupaba hasta la cuarta parte del diámetro del eje. Este modelo de crecimiento permite el desarrollo de plantas más altas (50 cm hasta 3 m) aunque sus raíces (caulógenas) seguían siendo de dimensiones ridículas. En segundo lugar desarrollaron ramificación extensa, lateral (y derivadas: dística, trística, tetrística). En tercer lugar se aprecia en ellos lo que podríamos considerar como prehojas: las ramitas últimas, en algún caso algo aplanadas, son de crecimiento limitado. En cuarto lugar sus estomas presentan cámara subestomática bien desarrollada.

Los paisajes se van haciendo más complejos y variados con, al menos, un estrato 'herbáceo' y un pequeño 'dosel' formado por los arbolillos del grupo trimerófito (BATEMAN *et al.*, 1998). Entran en escena los primeros insectos, aún no alados.

La tipólisis masiva de estas estirpes se produce a finales del Devónico, tomando el relevo sus descendientes (CLEAL, 1993), surgidos en una segunda oleada diversificadora que tuvo lugar en la mitad de este periodo. Aparecieron nuevos **licopodiófitos** herbáceos pero sobre todo se originaron las estirpes **arborescentes** de este grupo (lepidodendros y afines, Fig. 5); las formas devónicas fueron menos altas que las del Carbonífero, momento en que algunas alcanzaron estaturas gigantescas (30-50 m y hasta 1-5 m de diámetro en la base). Carentes de raíces fuertes, poseían varios enormes tallos (rizóforos) dicótomos, tendidos a modo de peanas, que penetraban sólo superficialmente en el sustrato, desde los que se elevaba el tronco; éste desarrolló crecimiento secundario en grosor y fibras de refuerzo en su grueso córtex, pero escaso tejido vascular para semejante porte. Las hojas se disponían en penachos y carecían de parénquima en empalizada.

Junto a los licopodiófitos renovados surgieron, también durante la segunda oleada explosiva del Devónico medio, varias líneas descendientes quizá de los trimerófitos (CLEAL, 1993): las **progimnospermas** y los 'helechoides', antepasados, a su vez, las primeras, de las **plantas con semilla** y, los segundos, de los **equisetos** y **helechos**; unas y otros originados en el Devónico superior durante la tercera oleada de diversificación (Fig. 5).

Encontramos en las progimnospermas nuevas innovaciones de gran importancia como el desarrollo de verdaderas raíces primarias (de origen embrionario) fuertes y profundas; o la adquisición (en paralelo con otros grupos) de crecimiento secundario en grosor pero que en éstas vino acompañado de un xilema poderoso (madera) y de un ritidoma de súber o corteza

externa protectora constituida de células muertas; también fabricaron (paralelamente) hojas simples o compuestas. De entre ellas, los arqueoptéridos, fueron los verdaderos árboles del Devónico (MEYER-BERTHAUD *et al.*, 1989). Semejante anatomía abría las puertas a la colonización de terrenos más secos como las llanuras interfluviales o las laderas de los montes; no obstante su reproducción seguía siendo mediante esporas.

Las progimnospermas debieron ser muy variadas y se cree que alguna de ellas derivó

hacia las plantas con semilla (TAYLOR & TAYLOR, 1993). La semilla procede del gametófito femenino drásticamente reducido, protegido por tegumentos y creciendo sobre el esporófito en vez de sobre el suelo. Los gametófitos masculinos (aún más reducidos en el interior del grano de polen) serán transportados por el viento hasta alcanzar el ápice del óvulo donde los gametos flagelados (espermatozoides) encontrarán el líquido necesario para nadar hasta los arquegonios; tras la fecundación se desarrollará el embrión, bien protegido por las cubiertas seminales.

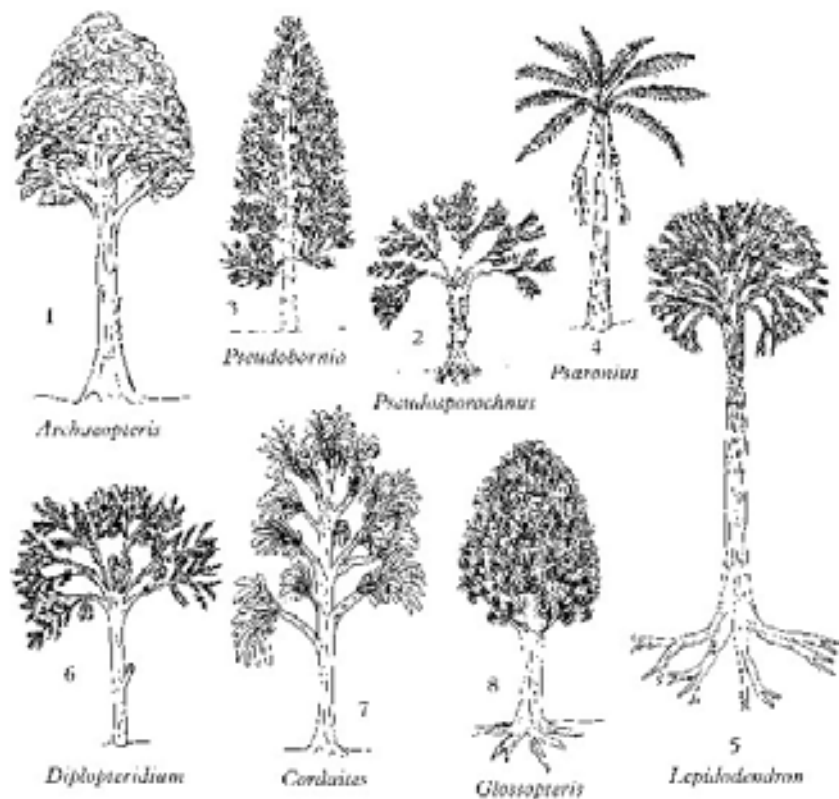


FIGURA 5. Esquema de algunas plantas paleozoicas: 1: progimnosperma. 2: 'helechoide'. 3: equisetófito. 4: filicófito. 5: licopodiófito arbóreo. 6 a 8: plantas con semilla.

Llamamos 'helechoides' a un conjunto de estirpes muy diversas, con aspecto de matas o arbolillos con crecimiento secundario en grosor; se trata de plantas que presentaban tallos rizomatosos de los que surgían otros erectos con prehojas u hojas poco elaboradas.

En los rizomas se formaban también pequeñas raíces caulógenas. Algunos de sus caracteres les asemejan a los trimerófitos, otros a los filicófitos (helechos) y finalmente, otros más son originales y exclusivos de ellos.

Se considera que alguna línea 'helechoide' dió origen a la stirpe de los **equisetófitos**. Éstos desarrollaron formas herbáceas y arborescentes con crecimiento secundario; unas y otras poseedoras de tallos subterráneos y aéreos portadores de ramas y hojas en característica disposición verticilada, con muy marcados nudos y entrenudos (TAYLOR & TAYLOR, 1993).

Igualmente se cree que otra línea 'helechoide' debe estar en la base de la evolución de los **filicófitos** o genuinos helechos. Poseedores también de rizomas de los que surgen penachos de hojas (frondes) o ejes erguidos (en los arborescentes); carecen de crecimiento secundario en grosor, habiendo perdido este rasgo que poseían sus ancestros y, como aquellos, no tienen fuertes raíces; consiguen, sin embargo, un incremento en el diámetro de sus tallos gracias a las bases de las hojas que son persistentes y, sobre todo, al manto de raíces que recorre el tronco desde las bases foliares (donde nace la traza vascular de las raíces) hasta la cercanía del sustrato, en que aquellas salen al exterior.

Encontramos ya en el Devónico tardío bosques complejos, comunidades forestales de alta diversidad, multiestratificadas en vertical y zonadas horizontalmente (BATEMAN *et al.*, 1998): con hierbas, matas y altos doseles arbóreos que proporcionarían ambientes sombreados bajo los que se cobijarían los animales, entre éstos, los primeros anfibios. Con respecto a la zonación horizontal, las stirpes 'helechoides' predominarían en las floras de los pantanos, los lycopodiófitos y equisetófitos en los bordes de los mismos, los helechos (aún escasos) representarían el papel de los primeros matorrales mientras las progimnospermas (verdaderos árboles) formarían bosques en las llanuras interfluviales

y las plantas con semilla, de carácter oportunista, ocuparían ambientes diversos.

Aún más profusos y complicados debieron ser los bosques del Carbonífero, en los que fueron desapareciendo las progimnospermas y algunas de las líneas 'helechoides' pero a los que se incorporaron muy variadas stirpes de plantas con semilla, incluyendo las primeras gimnospermas (cordaítidas), así como de helechos: unas y otros en franca explosión de formas. Por ellos caminaron los primeros reptiles y, en el Carbonífero superior, los insectos alados. El final de este período parece que vino marcado por un enfriamiento global acompañado de sequía que determinó la caída de grandes extensiones boscosas y la reducción general de las áreas pantanosas.

Por el Pérmico aún quedan restos de aquellos bosques de pantano en las reducidas zonas de clima privilegiado, mientras que, de las áreas más áridas, se adueñan diversas stirpes de plantas con semilla que muestran adaptaciones xeromórficas (hojas simplificadas, mayor protección de los óvulos...) y entre ellas las coníferas. La crisis de finales de este periodo redujo drásticamente la diversidad vegetal y acabó con los últimos representantes de la vegetación paleozoica.

De este modo, a partir del Triásico, las stirpes renovadas de lycopodiófitos y equisetófitos, ahora de escaso porte, nunca volvieron a ser importantes en las biotas mesozoicas, quedando como elementos residuales; en aquéllas el papel protagonista lo representarán las nuevas plantas con semilla (*Caytoniales*, *Bennettitales*, *Pentoxylales*, *Gnetales* y otras) pero sobre todo las coníferas, aunque también los ginkgos y las cícadas.

Aún habría que esperar a la base del Cretácico (el fósil *Archaeofructus* que se creyó del Jurásico resultó ser posterior (BARRETT, 2000) para ver la explosión de una nueva estirpe: la de las plantas con flores (angiospermas) que irán ganando terreno, mediante sucesivas oleadas diversificadoras, para presentarse en el Terciario como los elementos dominantes de las biotas terrestres (CRANE *et al.*, 1995; BRENNER, 1996).

ALGUNOS PROBLEMAS RELACIONADOS CON EL HÁBITAT TERRESTRE

Las primeras plantas, en las duras condiciones ambientales que representaban las tierras emergidas, debieron aprender entre otras cosas a protegerse de la radiación UV; a fijarse al sustrato a la vez que obtenían de él el agua y los nutrientes; a evitar la deshidratación; a proteger sus estructuras reproductoras, optimizar los productos zigóticos y a dispersar eficientemente su esporada. El incremento en tamaño vino de la mano de un cambio en la morfología y las plantas evolucionaron hacia biotipos erguidos que debieron aprender a sostener el propio peso; a aprovechar la luz; a defenderse de los herbívoros, de los agentes infecciosos o parásitos; ¿Cómo lo consiguieron?

LAS DIFERENTES SOLUCIONES ADOPTADAS

Protección frente a la radiación U.V. Los animales utilizamos melaninas para protegernos del sol, pero éstas no serían útiles a las plantas pues absorben también la luz visible que es necesaria para la fotosíntesis. Otras moléculas, como flavonoides o taninos, no sólo

son selectivas con respecto a la luz, sino que además protegen de agentes infecciosos y de los animales fitófagos (CALDWELL, 1971; LOWRY *et al.*, 1980). Quizá las primeras plantas las acumulaban en su superficie. La diversificación ulterior de los fenilpropanoides proporcionó los precursores de la lignina, cuya síntesis requiere una atmósfera con buena cantidad de oxígeno como la que ya se habría acumulado hacia el Ordovícico, por lo que la lignina debió producirse a partir de este período. Quizá los precursores de la lignina también se acumulaban en superficie y colaboraban en la protección frente a las radiaciones letales.

Sujeción en sustratos inestables. Por lo que se deduce del registro fósil, los gametófitos parenquimatosos de las primeras plantas se procurarían anclaje al modo de las hepáticas modernas: mediante crecimiento postrado y formación de rizoides; muy posiblemente las micorrizas (hongos asociados) ayudaban en esta función (MALLOCH *et al.*, 1980). Sus esporófitos, diminutos y de corta vida, se formarían sobre los gametófitos.

Las primeras vasculares poseerían gametófitos aún bien desarrollados, complejos y ramificados pero de escaso porte (KENRICK & CRANE, 1997); sus esporófitos, más altos que aquellos, podrían tener bases parenquimatosas o ejes postrados con raicillas caulógenas, a la vez que micorrizas; algunos de estos ejes acostados llegaron a alcanzar proporciones enormes, constituyendo gigantescas peanas como en los lepidodendros. Las líneas de helechos y equisetos desarrollaron rizomas subterráneos con sistema radical también de escasa dimensión. Las verdaderas raíces, poderosas, extensas y profundas, hicieron su aparición en el grupo de las progimnospermas y fueron heredadas por las plantas con semilla.

Aprovisionamiento y transporte de agua y nutrientes. Excreción. Las actuales hepáticas se valen de sus rizoides (y micorrizas) para la captación de agua desde el sustrato, pero sobre todo lo adquieren a través de toda la superficie de su cuerpo; poseen escasa capacidad para regular la pérdida de líquido mediante evaporación por lo que se desecan y paralizan su actividad cuando no disponen de agua; sus vacuolas son pequeñas para evitar el colapso celular cuando éstas se vacían, ocupan preferentemente zonas húmedas y no alcanzan gran tamaño. Tal vez las pioneras parenquimatosas funcionaban de igual modo.

Las vasculares tomarían agua fundamentalmente por la actividad de sus órganos de anclaje al suelo, aunque las micorrizas debieron jugar también (parece que juegan aún) un papel importante en este sentido.

En cuanto al transporte de líquido y nutrientes, las parenquimatosas, como las algas, lo realizan célula a célula a través de puentes de citoplasma viviente (plasmodesmos). Este sistema (simplástico) poco eficiente, no sería funcional en plantas erguidas y de mayor talla; éstas debieron desarrollar tejidos especiales de conducción, espacios acuosos fuera de las células vivas, sea formados por separación celular o por lisis del interior celular (modelos apoplásticos). El principal tejido conductor de las plantas vasculares es el xilema, constituido por células muertas, elongadas, unidas por sus extremos formando tubos (traqueidas) en los que el agua se mueve a favor de un gradiente de presión (aspiración) generado por la evaporación producida en las partes elevadas y que debe superar a las fuerzas gravitatorias.

Hoy se cree (evidencia fósil: cooksonioides; evidencia viva: musgos actuales) que las primeras plantas vasculares no tenían sus conductos reforzados con lignina, y que la deposición de este polímero en las paredes de las traqueidas fué un suceso crucial para el desarrollo ulterior de la flora vascular. Quizá los anillos de lignina, a modo de cinturones, evitarían más eficazmente el colapso celular por falta de agua en las partes más elevadas, sometidas a máxima aspiración (RAVEN, 1977).

El floema, tejido transportador de los productos de la fotosíntesis y de los solutos tóxicos para su excreción, está formado por células vivas, simplásticas, especializadas.

La excreción presenta pocos problemas en los ambientes acuáticos donde los productos son eliminados directamente al medio casi desde la misma célula que los produce; pero la vida en la tierra requiere el desarrollo de estructuras especiales encargadas de recogerlos y transportarlos hasta la base de la planta desde donde se expulsan al suelo; más adelante se desarrollarían además, en varias líneas filéticas, glándulas especiales para expulsar ciertos metabolitos.

Regulación de la transpiración y difusión de gases. En los ambientes terrestres se hace necesario tomar el dióxido de carbono de la atmósfera para realizar la fotosíntesis; la epidermis vegetal ha de ser permeable a este gas pero inevitablemente resulta serlo también al agua que se pierde en grandes cantidades por evapotranspiración.

Muchas de las plantas parenquimatosas ya poseían cutículas y cutinas (algunas también poros) pero seguramente reducían o paralizaban su actividad durante los periodos de desecación, al modo en que lo hacen las

hepáticas actuales. Parecido comportamiento, que también tienen los musgos, debieron desplegar las primeras vasculares con sistema conductor no lignificado (cooksonioides), siempre de porte discreto, aunque algunas ya desarrollaron estomas que controlarían las pérdidas de líquido.

Las plantas euvasculares desarrollaron además el aerénquima. Sus estomas permitirían el paso del CO₂ que se acumularía en el espacio aerénquimatoso, de suerte que la fotosíntesis podría continuar aún en el caso de cierre estomático durante el día para evitar las pérdidas de agua; el aerénquima además, distribuiría hormonas volátiles (como el etileno) y proporcionaría un suplemento de oxígeno a rizomas y raíces, detalle que debió ser de gran importancia para las primeras plantas que crecían en suelos encharcados (al menos por temporadas) y en una atmósfera más pobre en oxígeno que la actual.

Sostén del soma y protección frente a daños mecánicos. Los vegetales acuáticos, flotantes, no necesitan soporte para el peso de su propio cuerpo y tampoco es un problema para las formas postradas y de escaso tamaño; pero sí lo es para las plantas erguidas, especialmente para las de mayor porte.

Los esporófitos de algunas hepáticas y musgos actuales presentan su eje retorcido, a modo de muelle, lo que le hace funcionar como si fuese más grueso de lo que realmente es; ciertos fósiles tempranos muestran semejante estrategia obteniendo así un mejor sostén para sus esporangios.

Era paradigma que del sostén del soma se ocuparía el xilema lignificado, que constituiría (además de los elementos de conducción) un tejido de soporte; pero no parece probable: las

primeras plantas vasculares, sin o con lignina (cooksonioides, zosteroides-licopodiófitos y riniófitos) poseían protostelas demasiado finas que proporcionarían escasa rigidez; por el contrario, esta función corría a cargo de los gruesos tejidos corticales, parenquimáticos y turgentes que, además de una reserva de agua, serían poderosos elemento de sostén, a modo de esqueletos hidrostáticos externos, y excelentes protecciones mecánicas.

Los trimerófitos ya contaban con estelas menos endebles y de sus descendientes encontramos estelas poderosas y masivas en las progimnospermas o estelas complicadas, más o menos disectas, en los ‘helechoides’ y descendientes. Algunos equisetófitos poseían tallos huecos, modelo que resulta muy resistente. Para la protección externa, las progimnospermas desarrollaron, ya en el Devónico, el ritidoma o corteza dura, de células muertas suberificadas, mientras que los troncos de los helechos quedaban cubiertos (como los de muchas palmeras actuales) con las bases duras de las hojas muertas.

Aprovechamiento de la luz. Las plantas vasculares competirían mejor por la luz que las postradas. Las primeras (cooksonioides, zosterófitos y riniófitos) estaban constituidas por ejes dicótomos carentes de hojas, por lo que su eficacia fotosintetizadora debía ser limitada aunque algunas poseyeron expansiones epidérmicas que aumentarían la superficie colectora de luz; los trimerófitos desarrollaron la ramificación alterna, dando lugar a modelos de mayor porte con tronco y copa; además sus ejes terminales aplanados constituyeron precursores de hojas (NIKLAS & KERCHNER, 1984). Varias líneas evolutivas ‘inventaron’ paralelamente distintos modelos de hojas: de un lado los licopodiófitos, y de otro, varios descendientes de los trimerófitos

como las progimnospermas, los ‘helechoides’, los equisetófitos y los genuinos helechos.

Protección de las estructuras reproductivas. Mientras en las algas, con pocas excepciones, los gametos y las esporas se forman en cavidades unicelulares (gametocistes y esporocistes) en las plantas lo hacen en estructuras pluricelulares. Los gametos se forman en anteridios (masculinos) y arquegonios (femeninos) que los protegen de la desecación y de daños mecánicos; no obstante, algunas especies actuales de *Coleochaete* forman anteridios pluricelulares (aunque no arquegonios) mientras en *Chara* ambos gametangios son pluricelulares. Igualmente las esporas de las plantas se forman en esporangios pluricelulares; durante su diseminación por el viento, quedan sometidas de nuevo a los peligros de la desecación, protegiéndose de ella mediante gruesas cubiertas resistentes de esporopoleninas.

Dispersión. Las plantas terrestres son oógamas como sus ancestros; el gameto masculino (espermatozoide) tras salir del anteridio, debe alcanzar al femenino ubicado en el interior del arquegonio para fecundarlo; este proceso se vería facilitado en las plantas de **gametófitos** postrados en el caso de que éstos crecieran cercanos unos de otros, de suerte que los espermatozoides podrían aprovechar el agua del suelo (inundación, lluvia, rocío, etc.) para nadar hasta los arquegonios.

Los gametófitos de de las primeras plantas vasculares eran más grandes y complejos, frecuentemente ramosos, terminados en expansiones más o menos acopadas en las que se desarrollaban los anteridios y/o los arquegonios; algo así como en los gametangióforos de algunas hepáticas recientes (p. ej. *Marchantia*) en las que la fecundación se

produce gracias a las salpicaduras de las gotas de lluvia que trasladan a los espermatozoides de una ‘rama acopada’ a otra en la que están los arquegonios. Después los gametófitos de las plantas vasculares evolucionaron hacia formas menores, simples y postradas, algunas casi subterráneas.

Las primeras plantas, necesitadas de crecer muy juntas, no requerirían una diseminación de la esporada a muy larga distancia, por lo que se encontrarían servidas con sus esporófitos diminutos. No obstante, algunas hepáticas desarrollan (tras la fecundación) sus esporófitos sobre los mencionados gametangióforos, de modo que éstos, aunque pequeños, resultan elevados por tales ‘ramitas gametofíticas’ (Fig. 3) y posiblemente muchas de las pioneras terrestres funcionaron de este modo.

Los **esporófitos** erguidos de las plantas vasculares proporcionarían mayor diseminación de la esporada cuanto más elevados fueran y, consecuentemente, se acabaron convirtiendo en la fase predominante, con la ventaja adicional de competir mejor por la luz.

Optimización de los productos zigóticos. El desarrollo evolutivo del esporófito en la línea terrestre pudo estar relacionado con que sus tasas de fertilización se vieron reducidas en los nuevos hábitats, comparativamente más secos. El esporófito optimiza los productos zigóticos (aunque éstos sean escasos) produciendo millones de esporas a partir de cada fecundación.

Con la aparición de la semilla será el embrión (una fase $2n$) la que se disperse, en vez de hacerlo las esporas (fase n). La resistencia del embrión, en el interior de la semilla, está garantizada por el nutrimento que

le proporciona el endosperma y por la protección debida a las fuertes cubiertas seminales.

Protección frente a infecciones, parásitos o fitófagos. La instalación de las plantas (productores primarios) en la superficie terrestre, abrió ésta a la expansión de los descomponedores (bacterias y hongos) así como a la llegada de otros consumidores, comenzándose a constituir los primeros ecosistemas complejos sobre tierra firme.

Probablemente los derivados fenólicos protegerían a las plantas (además de frente a la radiación UV) de bacterias y hongos patógenos y también de los animales fitófagos (LOWRY *et al.*, 1980). Junto a las defensas químicas, otras mecánicas (TAYLOR & TAYLOR, 1993) como las espinas que se aprecian en los ejes de numerosos fósiles, pudieron tener esta función (a la vez que la de aumentar la superficie fotosintetizadora). El porte elevado también protegería a los esporangios, zonas de crecimiento y ejes más jóvenes frente a los primeros artrópodos terrestres, insectos entre ellos, que en principio no eran voladores.

CONCLUSIONES

Solemos considerar a las plantas como organismos menos llamativos y más ‘aburridos’ que los animales. Ello se debe quizá a que las conocemos menos, sin contar con que (aparentemente) no se mueven y con que se trata de estirpes menos cercanas a nosotros, por lo que no despiertan tanto nuestro interés. Pero no debemos olvidar que nuestra presencia en el Planeta no hubiera sido (no es) posible sin su existencia y que fueron las primeras en resolver los problemas derivados de la vida fuera del agua, lo que hicieron con buenas dosis de ‘eficiencia e imaginación’.

BIBLIOGRAFÍA

- BARRETT, P.M. (2000) Evolutionary consequences of dating the Yixian formation. **TREE**, 15: pp. 99-103.
- BATEMAN, R.M., CRANE, P.R., DiMICHELE, W.A., KENRICH, P.R., ROWE, N.P., SPECK, T. & STEIN, W.E. (1998) Early evolution of land plants, phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 29: pp. 263-292.
- BERKNER, L.V. & MARSHALL, L.C. (1965) On origin and rise oxygen concentration in earth atmosphere. **Journ. of the Atmosph. Sci.**, 22(3): pp. 225.
- BOWER, F.O. (1908) **The origin of land flora: a theory based upon the facts of alternation.** Macmillan & Co., London, pp. 727.
- BRENNER, G.J. (1996) Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: A paleoequatorial section from Israel, in TAYLOR, D.W. & HICKEY, L.J. (eds.) **Flowering plant origin, evolution and phylogeny:** pp.91-115. Chapman *et al.*
- CALDWELL, M.M. (1971) Solar UV irradiation and growth an development of higher plants. IN GIESE, A.G. (ed.) **Photophysiology**, 4: pp. 131-177.
- CHAPMAN, R.L., DELWICHE, C.F.& McCOURT, R.M. (2002) Green algae conquest of the land: many conquests, one victory? <http://www.2002.botanyconference.org/sympos8/abstracts/2.shtml>.
- CLEAL, C.J. (1993) Pteridophyta, Gymnospermophyta, in BENTON, M.J. (ed.) **The fossil record**, 2: pp. 778-808. Prentice hall.

- CRANE, P.R., FRIIS, E.M. & PEDERSEN, K.R. (1995) The origin and early diversification of angiosperms. **Nature**, 374: pp. 27-33.
- EDWARDS, D. & FANNING, U. (1985) Evolution and environment in the late Silurian-early Devonian: the rise of the pteridophytes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B309**: pp. 149-165.
- FENG, D.F., CHO, G. & DOOLITTLE, R.F. (1997) Determining divergence times with a protein clock: update and reevaluation. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA**, 94(24): pp. 13028-13033.
- FITCH, W.M. & AYALA, F.J. (1994) Tempo y mode in evolution. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA**, 91(15): pp. 6717-6720.
- GIBBS, S.P. (1981) The chloroplasts of some algal groups may have evolved from endosymbiotic eukaryotic algae. **Ann. N.Y. Acad. Sci.**, 361: pp. 193-207.
- GRAHAM, L.E. (1985) The origin of the life cycle of land plants. **Amer. Scient.**, 73(2): pp. 178-186.
- GRAHAM, L.E., COOK, M.E. & BRUSSE, J.S. (2000) The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA**, 97(9): pp. 4535-4540.
- GRAHAM, L.E. & WILCOX, L.W. (1983) The occurrence and phylogenetic significance of putative placental transfer cells in green alga. **Coleochaete. Amer. J. Bot.**, 70(1): pp. 113-120.
- GRAY, J. (1993) Major paleozoic land plant evolutionary bioevents. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology**, 104(1-4): pp. 153-169.
- GRAY, J. & SHEAR, W. (1992) Early life on land. **Amer. Scient.**, 80: pp. 444-456.
- HECKMAN, D.S., GEISER, D.M., EIDELL, B.R., STAUFER, R.L., KARDOS, N.L. & HEDGES, S.B. (2001) Molecular evidence for the early colonisation of land by fungi and plants. **Science**, 293: pp. 1129-1133.
- KAROL, K.G., MCCOURT, R.M., CIMINO, R.T. & DELWICHE, C.F. (2001) The closest living relatives of land plants. **Science**, 294: pp. 2351-2353.
- KAROL, K.G., MCCOURT, R.M. & DELWICHE, C.F. (2002) Estimating divergence times within the Charophyta: a Bayesian approach using fossil and DNA sequence data. <http://www.botany2000.org/title/shtml>.
- KENRICK, P. & CRANE, P.R. (1997) The origin and early evolution of plants on land. **Nature**, 389: pp. 33-39.
- KEVIN, B.C., KNOLL, A.H., CODY, G.D., FOGEL, M.L. & HAZEN, R.M. (2001) The evolution of tracheids and lignification in early land plants. <http://www.2001.botanyconference.org/section7/abstracts/index.shtml>.
- KNOLL, A.H. (1992) The early evolution of eukaryotes: a geological perspective. **Science**, 256: pp. 622-627.
- KOTYK, M.E., BASINGER, J.F. & GENSEL, P.G. (2002) Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada. **Am. J. Bot.**, 89: pp. 1004-1013.

- LOWRY, B., LEE, D. & HÉBANT, C. (1980) The origin of land plants: a new look at an old problem. **Taxon**, 29: pp. 183-197.
- MALLOCH, D.W., PIROZYNSKI, K.A. & RAVEN, P.H. (1980) Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). **Proc. Nat. Acad. Sci. USA**, 77: pp. 2113-2118.
- MEYER-BERTHAUD, B., SCHECKLER, S.E. & WENDT, J. (1989) Archaeopteris is the earliest known modern tree. **Nature**, 338: pp. 700-701.
- MOJZSIS, S.J., ARRHENIUS, K.D., MCKEEGAN, K.D., HARRISON, T.M., NUTMAN, A.P. & FRIENDS, C.R.L. (1996) Evidence for life on Earth before 3800 million years ago. **Nature**, 384: pp. 55-59.
- MORENO, M. (2002) Botánica y evolución. **Arbor**, 677: pp. 59-99.
- NIKLAS, K.J. & KERCHNER, V. (1984) Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. **Paleobiology**, 10: pp. 79-101.
- RAVEN, J.A. (1977) The evolution of vascular plants in relation to supracellular transport processes. **Adv. Bot. Res.**, 5: pp. 153-219.
- SEARLES, R.B. (1980) The strategy of the red algal life history. **Amer. Natur.**, 115(1): pp. 113-120.
- TAYLOR, T.N. & TAYLOR, E.D. (1993) **The biology and evolution of fossil plants**. Prentice may, pp. 982.
- TAYLOR, W.A. (1995) Spores in earliest land plants. **Nature**, 373: pp. 391-392.