Eukarya II: el linaje de las algas verdes y las plantas

Sección 5
La diversidad de la vida

Capítulo 23. La clasificación de los organismos

Capítulo 24. Bacteria y Archaea: los procariontes

Capítulo 25. Eukarya I: los protistas, eucariontes heterogéneos

Capítulo 26. Eukarya II: el linaje de las algas verdes y las plantas

Capítulo 27. Eukarya III: el linaje de los hongos

Capítulo 28. Eukarya IV: el linaje de los animales I

Capítulo 29. Eukarya V: el linaje de los animales II

Lo que en un principio fue una asociación frágil se tornó pronto en una esclavitud progresiva de los endosimbiontes prisioneros de sus hospedadores fagocíticos.

CHRISTIAN DE DUVE

Una simple célula, examinada adecuadamente, puede revelar secretos de un pasado lejano, que se remonta a miles de millones de años atrás, en el que los seres vivos eran bacterias o células que hoy no existen. Como vimos, una hipótesis mayormente aceptada postula que las células eucariontes fotosintéticas surgieron cuando ciertos procariontes pigmentados, que contenían clorofila, se introdujeron en el interior de células eucariontes no fotosintéticas de mayor tamaño, portadoras de núcleo y mitocondrias. Se generó así un nuevo compromiso, un reparto eficiente de funciones. Esta nueva asociación fue altamente exitosa y dio origen a las algas verdes y a todas las plantas terrestres.

Numerosos intentos de clasificación

Los organismos que incluimos en este capítulo han sido agrupados y reagrupados por los biólogos sistemáticos repetidas veces a lo largo de la historia. Como vimos en el capítulo anterior, las algas, no hace tanto tiempo, se consideraban plantas inferiores. Luego, en 1978, Robert H. Whittaker y Lynn Margulis reubicaron a las algas dentro del antiguo grupo de los protistas. La clasificación tradicional de las plantas es el producto de siglos y siglos de trabajo minucioso, en los que diferentes naturalistas intentaron de diferentes modos establecer un orden en el mundo natural.

Como vimos en el capítulo 23, Aristóteles aplicaba un método lógico para clasificar a los seres vivos, incluidas las plantas. Pero los escritos de Aristóteles sobre las plantas nunca se hallaron, por lo que la historia de la **botánica** comienza con uno de sus seguidores, Teofrasto (371-287 a. C.). Teofrasto básicamente clasificaba a las plantas, según su tamaño, en árboles, arbustos y hierbas.

Más tarde, el médico griego Pedanio Dioscórides (*circa,* 40-90 d. C.) adquirió grandes conocimientos sobre las plantas medicinales en sus viajes y criticó los ordenamientos alfabéticos que habían realizado sus predecesores alegando que no aportaban demasiada información.

Fue recién en el siglo XIII que comenzaron a abundar las clasificaciones basadas en las características propias de las plantas, como el tallo y más particularmente las flores y los

FIG. 26-1. UNA HOJA DE HERBARIO, CON ANOTACIONES SOBRE LAS PLANTAS CONSERVADAS.

frutos, y a crearse nuevas escuelas de botánica en las facultades de medicina europeas.

En el siglo XIV se inaugura una nueva era, cuando naturalistas alemanes empiezan a efectuar descripciones de las plantas basadas en observaciones de su hábitat, período de floración y otros aspectos de su ciclo de vida. Este tipo de clasificación intentaba agrupar a las plantas sobre la base de características compartidas. La gran cantidad de especímenes encontrados requería formar grupos mayores, es decir, construir taxa de nivel superior, como el género.

Fue el anatomista y fisiólogo italiano Andrea Cesalpino (1519-1603) quien realizó la primera clasificación sistemática basada en principios aristotélicos de división lógica. Comenzaba con clases reconocibles, como árboles o arbustos, y las dividía a su vez en clases subordinadas con la ayuda de características de diferenciación apropiadas, como el tipo de fruto.

La rápida acumulación de conocimientos en materia de clasificación de plantas fue posible por la invención del herbario, la técnica de secar las plantas entre hojas de papel, en el siglo XVI, y por la creación de los jardines botánicos (fig. 26-1).

En el siglo XVII comenzaron a surgir nuevas ideas sobre cómo denominar la enorme cantidad de especímenes encontrados, las que sentaron las bases para la nomenclatura binomial establecida por Linneo en el siglo XVIII (véase Introducción, La diversidad y la clasificación).

Muchos otros botánicos construyeron grupos de diferente jerarquía, como el orden, la clase y la división, que según el criterio de la época revelaban el orden de la naturaleza. Sin embargo, este tipo de clasificación, si bien resultó útil durante mucho tiempo, no se propone reflejar las relaciones de parentesco entre las plantas.

Una visión cladística para la línea verde

Como vimos en los capítulos anteriores, con Darwin comienza a intentarse una clasificación evolutiva, basada en la genealogía de los seres vivos. En la actualidad, la visión cladística se apoya en la búsqueda de grupos monofiléticos, a partir de las innovaciones o sinapomorfias que fueron apareciendo a lo largo de la historia de la vida (véase cap. 23, El cladismo y el ideal monofilético).

La **línea verde**, que dio origen a las algas verdes y a las plantas, constituye un grupo monofilético y su característica homóloga más sobresaliente es la presencia de cloroplastos (fig. 26-2). Estas organelas, como mencionamos, provienen de una asociación simbiótica entre células procariontes fotosintéticas –que se transformaron en los cloroplastos mismos– y células eucariontes no fotosintéticas.

Además de los cloroplastos, la línea verde tiene otras características derivadas, es decir, otras características que se cree que estaban presentes en el antecesor hipotético:

- Presencia de clorofila *a* y *b* en los cloroplastos y otros pigmentos accesorios adheridos a los tilacoides.
- Tilacoides, separados de manera equidistante unos de otros (véase cap. 6, Fotosíntesis: los cloroplastos y sus tilacoides).
- Almidón como sustancia de reserva en forma de gránulos en el citoplasma.

La ausencia de flagelos se interpreta como una pérdida secundaria a partir de un antecesor flagelado.

Pluricelularidad incipiente y avanzada

A partir de un hipotético antecesor de la línea verde se establecen dos posibles caminos evolutivos: el que dio origen a las algas verdes (clorofitas y ulvofitas) y el que originó a todos los organismos fotosintéticos con tejidos conspicuos, el **parénquima** (fig. 26-3). Análisis moleculares de un grupo intermedio entre esos dos clados, las micromónadas, indican que la multicelularidad posiblemente surgió en forma independiente en cada uno de ellos.

De unicelulares a multicelulares: clorofitas y ulvofitas

Las algas verdes, que se habrían diversificado a partir del Cámbrico (véase cap. 21, cuadro 21-1) interesan particularmente no sólo por sus relaciones con las plantas sino también por su gran variación en complejidad.

ULVA *O LECHUGA DE MAR.*

La característica derivada más destacada de las algas verdes es la persistencia de la membrana nuclear durante la mitosis.

Aunque la mayoría de las especies son acuáticas (marinas y de aguas continentales), algunas aparecen sobre troncos de árboles e incluso sobre la nieve. También viven como simbiontes; algunos grupos de algas verdes se asocian simbióticamente con hongos y forman **líquenes**.

Las hay desde unicelulares muy simples hasta multicelulares de gran complejidad. Una forma intermedia son las colonias, en las que las células individuales preservan un alto grado de independencia. Sin embargo, con frecuencia las células están conectadas por cordones citoplasmáticos que unifican la colonia en un grado tal que pueden considerarse como un solo organismo.

Si se comparan los géneros *Chlamydomonas*, *Gonium*, *Pandorina* y *Volvox*, se puede observar una progresión continua en tamaño y complejidad.

Otro tipo de forma de vida intermedia es la organización cenocítica, en la que muchos núcleos coexisten dentro de un citoplasma común. Este tipo de organización resulta de repetidas divisiones nucleares sin una división correspondiente del citoplasma ni la formación de paredes celulares. Un organismo entero, como *Valonia* (fig. 26-4a), puede parecer unicelular pero, de hecho, tiene un citoplasma común con varios núcleos y, por lo tanto, no es unicelular ni multicelular. Algunas algas verdes cenocíticas, como *Cladophora*, son filamentosas mientras que otras, como *Valonia y Codium magnum*, forman estructuras más masivas.

La multicelularidad verdadera se observa en varias algas verdes como *Spirogyra* y *Ulva* (fig. 26-4b). En estos organismos, luego de la división nuclear ocurre la citocinesis y la formación de paredes celulares, pero las células hijas no se separan. Este tipo de división celular lleva a la formación de filamentos, láminas o cuerpos tridimensionales.

Las algas verdes tienen una variedad de ciclos de vida. *Chlamydomonas* es unicelular haploide y se reproduce en forma asexual. Cada célula sufre dos divisiones mitóticas sucesivas, que originan cuatro células haploides (véase cap. 7, fig. 7-18). Sin embargo, si los nutrientes esenciales son muy escasos, se reproduce en forma sexual. Las células haploides funcionan como gametos, se fusionan y forman un cigoto diploide alrededor del cual se constituye una cubierta protectora. Esta célula, la cigospora, permanece latente hasta que las condiciones sean nuevamente favorables para el crecimiento. Entonces se divide por meiosis y produce cuatro células haploides. En la mayoría de las especies de *Chlamydomonas*, las células haploides que funcionan como gametos se designan como (+) y (−) ya que son de idéntico tamaño y estructura; esta condición se conoce como *isogamia*.

En otras especies de *Chlamydomonas*, ambos gametos son móviles pero uno es más grande que el otro, lo que se conoce como *anisogamia*. Hay aun otras especies en las que uno de los gametos, habitualmente el más grande, no es móvil; esta condición se denomina *oogamia*. Los gametos de mayor tamaño, inmóviles, están especializados en el almacenamiento de nutrientes para el desarrollo del cigoto, mientras que los más pequeños se especializan en la búsqueda de los gametos del primer tipo. Un individuo que produce gametos inmóviles y de mayor tamaño se considera femenino. Todos los diferentes tipos posibles de gametos que pueden existir en las algas (y en otros tipos de organismos también) están presentes en las diversas especies del género *Chlamydomonas*.

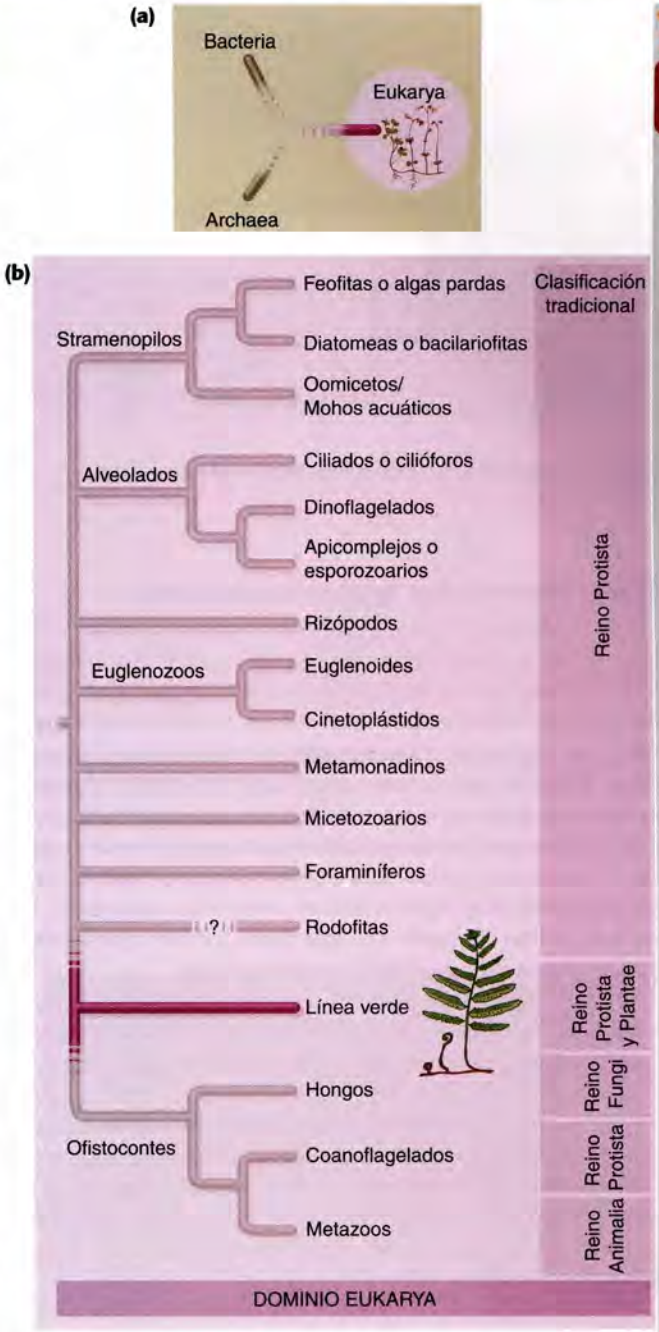


FIG. 26-2. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS. ***(a)*** *Relaciones filogenéticas generales entre los eucariontes y los demás seres vivos.* ***(b)*** *Relaciones filogenéticas hipotéticas entre la línea verde y los otros eucariontes. Este árbol filogenético es sólo uno entre varios árboles posibles.*

Un ciclo de vida más complejo, caracterizado por la alternancia de generaciones (véase cap. 7, La meiosis en organismos con distintos ciclos vitales), se encuentra en algunas algas verdes multicelulares.

En la lechuga de mar *(Ulva)* (fig. 26-5), las dos generaciones son similares, o isomórficas. En otras especies, el esporofito y el gametofito no se asemejan y las generaciones son heteromórficas. En muchos casos, las dos generaciones de un alga son muy diferentes (fig. 26-6).

Galería de imágenes

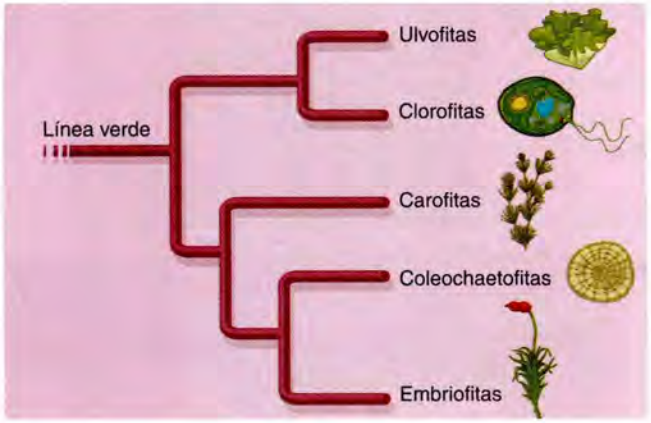


FIG. 26-3. ÁRBOL FILOGENÉTICO HIPOTÉTICO DE LA LÍNEA VERDE.

Tejidos diferenciados: aparece el parénquima

Si transitamos el árbol de la figura 26-3, veremos un segundo linaje de la línea verde que conduce a las carofitas, las coleochaetofitas y las embriofitas. Las novedades evolutivas que distinguen a estos grupos del linaje que acabamos de recorrer, el de las ulvofitas y clorofitas, son numerosas: en carofitas, coleochaetofitas y embriofitas, la mitosis siempre es abierta, es decir, la membrana nuclear se desintegra durante la profase como ocurre en la gran mayoría de los eucariontes; tienen peroxisomas (véase cap. 2, La degradación de ácidos grasos y sustancias tóxicas: los peroxisomas) y sus células están comunicadas a través de conexiones citoplasmáticas –plasmodesmos–, entre otras características. Excepto las carofitas –pequeñas y de agua dulce–, todos los representantes actuales de este clado presentan características como:

- Células asociadas que forman un tejido denominado parénquima.
- Retención del cigoto en el organismo, rodeado de células que facilitan la nutrición, al menos hasta el momento de la esporogénesis.

Estos representantes actuales de la línea verde habrían surgido a partir de un antecesor hipotético que ya tendría las características mencionadas. Así habrían evolucionado las coleochaetofitas (fig. 26-7), consideradas tradicionalmente algas verdes y cuyo cigoto permanece en el talo, y las embriofitas, plantas con órganos reproductores multicelulares bien definidos.

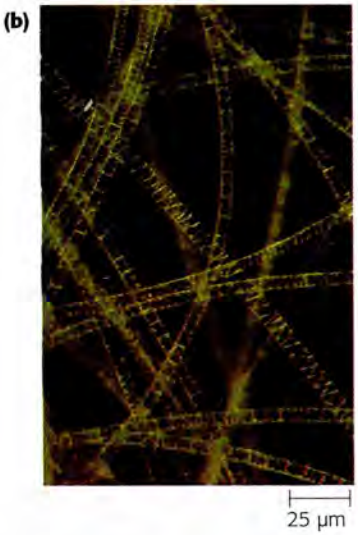


FIG. 26-4. LAS CLOROFITAS INCLUYEN UNA VARIEDAD DE ORGANISMOS MULTINUCLEADOS Y MULTICELULARES. (a) Valonia, *un alga verde cenocítica del tamaño de un huevo de gallina, contiene muchos núcleos en un citoplasma sin particiones. Es común en las aguas tropicales.* ***(b)*** Spirogyra *es un alga de agua dulce en la cual las células se alargan y luego se dividen por paredes transversales, de modo que pueden mantenerse juntas en filamentos largos y finos. Los cloroplastos forman hélices que parecen bandas de cinta verde dentro de cada célula.*

La transición a la tierra

La transición desde el agua a la tierra ocurrió hace aproximadamente unos 500 millones de años, durante el período Ordovícico. El ambiente terrestre ofrece enormes ventajas para los organismos fotosintéticos: la luz es abundante desde el alba hasta el crepúsculo y su paso no se encuentra tan limitado como en los ambientes acuáticos, donde el agua filtra ciertas longitudes de onda. El CO_2, necesario para la fotosíntesis, es abundante en la atmósfera y circula más libremente en el aire que en el agua. Además, en los tiempos en los que las plantas conquistaron la tierra firme, no existían otras formas de vida terrestre que compitieran por los mismos recursos, en particular la luz y el CO_2. Existen evidencias de que los ecosistemas terrestres estaban ya poblados por bacterias, algas, líquenes y hongos, pero estos organismos ocupaban otros nichos (véase cap. 47, El concepto de nicho ecológico).

Las ventajas de la vida terrestre, sin embargo, vinieron acompañadas de dificultades que los organismos fotosintéticos debieron enfrentar. Entre ellas, tal vez la más importante, la de obtener y retener cantidades adecuadas de agua. A diferencia de lo que ocurre en el medio acuático, relativamente uniforme, en el medio terrestre las plantas se enfrentan a las condiciones cambiantes de la atmósfera que circunda sus partes aéreas. El suelo, por su parte, presenta sus propios desafíos; las plantas deben extraer agua y nutrientes esenciales y lograr una fijación que permita su crecimiento. En estas condiciones, la historia de la

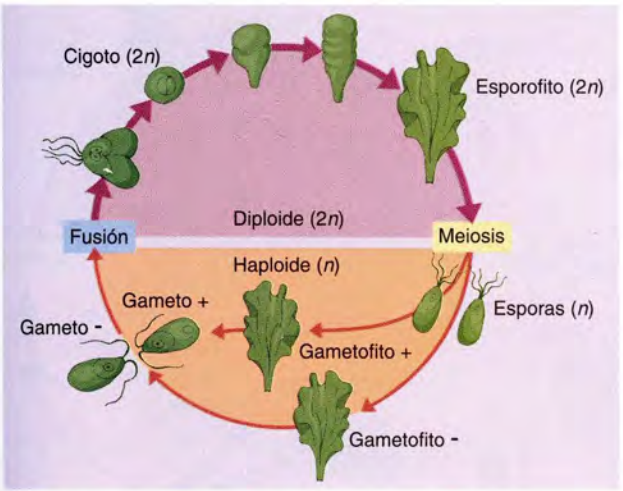


FIG. 26-5. LA LECHUGA DE MAR. *Ulva presenta alternancia de generaciones en su ciclo de vida; en una generación produce esporas y en la otra, gametos. El gametofito haploide (n) produce isogametos haploides que se fusionan y forman el cigoto diploide (2n). El esporofito, cuerpo multinucleado formado por células diploides, se desarrolla a partir del cigoto. Éste produce esporas haploides por meiosis, las cuales producen gametofitos haploides, y el ciclo comienza nuevamente. En algunos casos, si un gameto no se fusiona, se fija sobre un sustrato, pierde los flagelos y produce un nuevo gametofito por medio de sucesivas mitosis.*

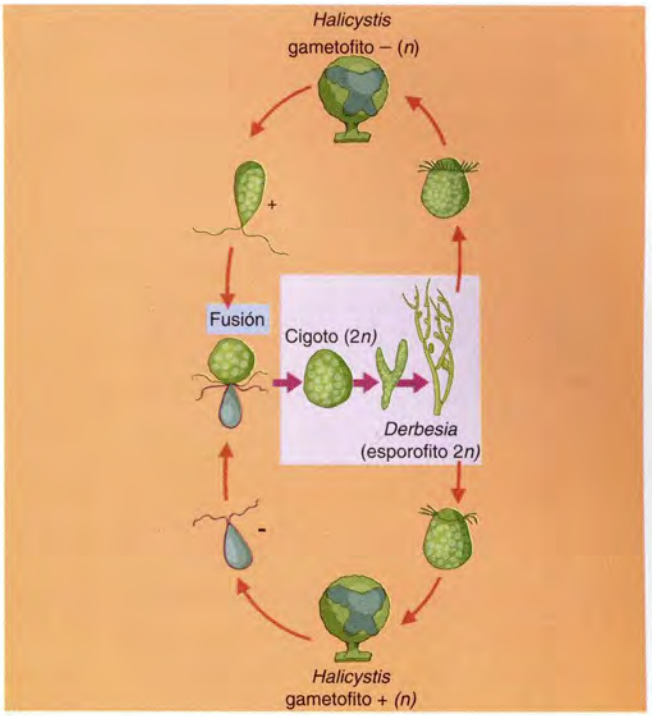
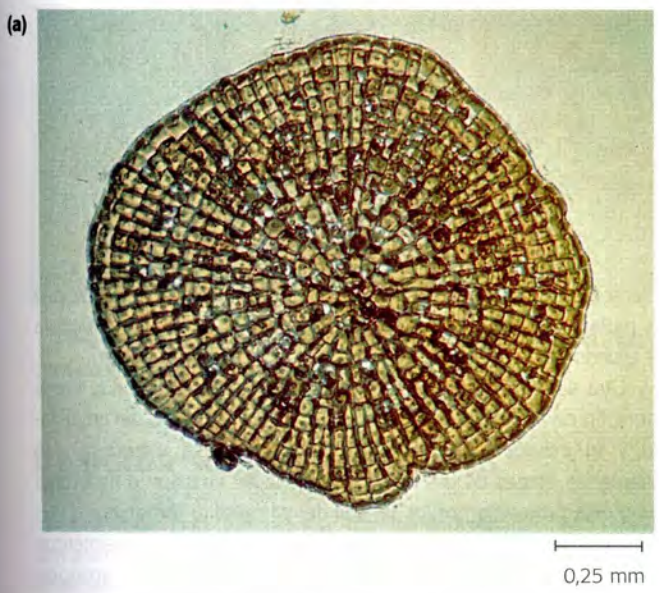


FIG. 26-6. GENERACIONES HETEROMÓRFICAS. *En algunas algas, la forma del esporofito y del gametofito es tan diferente que antes se creía que pertenecían a géneros diferentes. En una época, el gametofito de un alga similar a* Valonia *como la que se ve aquí, fue llamado* Halicystis*, y el esporofito,* Derbesia*. Como puede verse, esta alga exhibe anisogamia.*



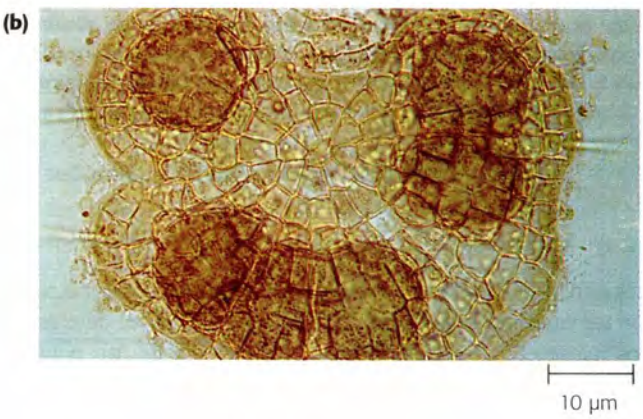


FIG. 26-7. COLEOCHAETOFITAS. ***(a)*** *Coleochaete crece sobre la superficie de plantas de agua dulce sumergida en aguas poco profundas. Es multicelular y tiene forma de disco.* ***(b)*** *Coleochaete es haploide durante la mayor parte de su ciclo de vida. Es oogámica, o sea, sus gametos están claramente diferenciados. Estos gametos se fusionan y forman un cigoto que, posteriormente, experimenta meiosis y origina células haploides a partir de las cuales se desarrollan nuevos individuos. Sin embargo, en* Coleochaete*, la fusión de los gametos no ocurre libremente en el agua sino en la superficie del organismo progenitor. Las células vecinas del progenitor crecen alrededor del cigoto, encerrándolo y protegiéndolo. Antes de la meiosis, ocurren ciclos adicionales de replicación del DNA en el cigoto, lo que resulta en un número de 8 a 32 células haploides finalmente liberadas. Las células grandes y oscuras de esta microfotografía de* Coleochaete *son los cigotos diploides que, como se puede observar, están protegidos por una capa de células haploides más pequeñas del organismo progenitor. Las células con pelos –células pilíferas– que se extienden hacia afuera del disco están rodeadas de una vaina en su base y son las que dan el nombre al organismo:* Coleochaete *significa "pelo con vaina".*

FIG. 26-8. LA TRANSICIÓN A LA TIERRA FIRME. *Las células necesitan agua; de hecho, son 95% de agua. Las plantas terrestres tienen numerosas adaptaciones que les permiten vivir en el suelo árido y desnudo. Las plantas presentan rasgos tales como raíces que las anclan al suelo y que forman un sistema de captación de agua, sistemas de bombeo, órganos fotosintéticos, superficies recubiertas contra la desecación y tejidos reforzados. Estos rasgos son los que permiten que ejemplares como los abetos y tsugas de la fotografía se eleven decenas de metros sobre la superficie y tengan troncos de varios metros de diámetro.*

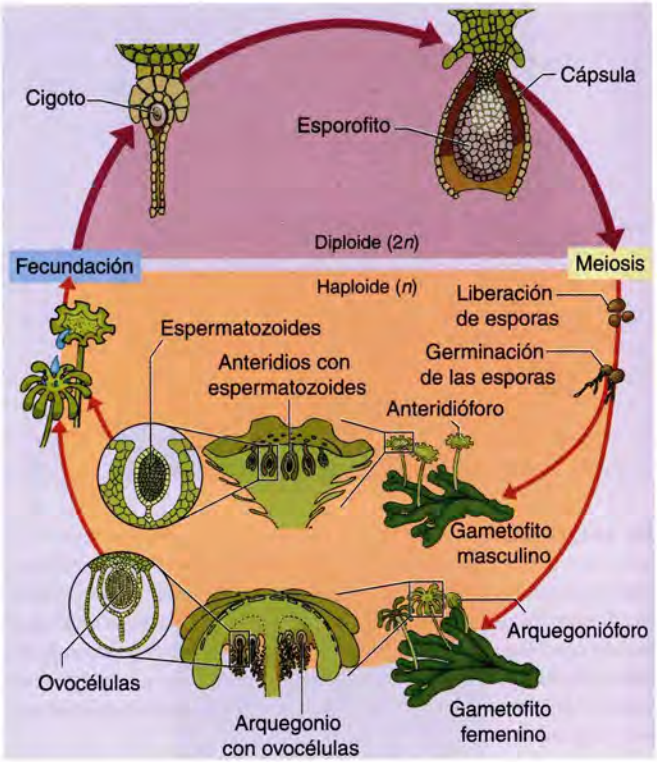


***FIG. 26-9. CICLO DE VIDA DE UNA EMBRIOFITA* (MARCHANTIA).** *En estas plantas, la generación dominante es el gametofito. El gametofito masculino (el talo) porta en la base los gametangios, es decir, anteridios. El talo femenino contiene arquegonios que tienen forma de botella y en cuya base se desarrolla una sola ovocélula. En los anteridios se forman los gametos masculinos que, cuando están maduros, nadan hasta la ovocélula a través del canal del cuello del arquegonio. Después de la fecundación se forma el cigoto que da lugar al esporofito, donde se producen las esporas.*

evolución vegetal en tierra firme se puede interpretar como una sucesión de experimentos naturales, a juzgar por la diversidad de organismos fotosintéticos multicelulares que, colectivamente, han poblado gran parte de la superficie de la Tierra durante varios cientos de millones de años (fig. 26-8).

En la época en que el antecesor inmediato de las plantas colonizó tierra firme desde aguas poco profundas, ya presentaba una alternancia de generaciones heteromórficas bien definida. Una vez en tierra firme, habría adquirido nuevas adaptaciones. La selección de estas adaptaciones debe haber ocurrido temprano en la historia evolutiva, pues la mayoría de las plantas modernas, que son muy diversas, las comparten.

Una de las adaptaciones clave es el desarrollo de órganos reproductores multicelulares, como los gametangios –donde se producen gametos– y los esporangios –donde se producen esporas–. Los gametangios que originan gametos femeninos –las ovocélulas u oosferas– son los **arquegonios** y los que originan gametos masculinos –o espermatozoides– son los **anteridios** (fig. 26-9). Los gametangios de ambos sexos adquirieron una capa de células no reproductoras que los protegen. Este grupo, que veremos a continuación, comprende a las embriofitas.

Otra adaptación importante, relacionada con la anterior, fue la retención de la ovocélula fecundada –el cigoto– dentro del arquegonio y el desarrollo del embrión dentro de esa estructura. Así, durante las etapas críticas de su desarrollo, el embrión o esporofito joven está protegido por los tejidos del gametofito femenino.

Así como la aparición de los primeros organismos fotosintéticos tuvo un efecto decisivo en la historia ulterior de la vida, la aparición de las plantas terrestres afectó enormemente los flujos de energía y nutrientes entre los ecosistemas terrestres y acuáticos, así como la subsecuente evolución de los animales. La aparición de las plantas terrestres fue un factor de gran importancia en la reducción de la concentración atmosférica de CO_2 y, en consecuencia, en el descenso de la temperatura sobre la superficie terrestre. En la figura 26-10 puede observarse el árbol filogenético de las embriofitas (fig. 26-10).

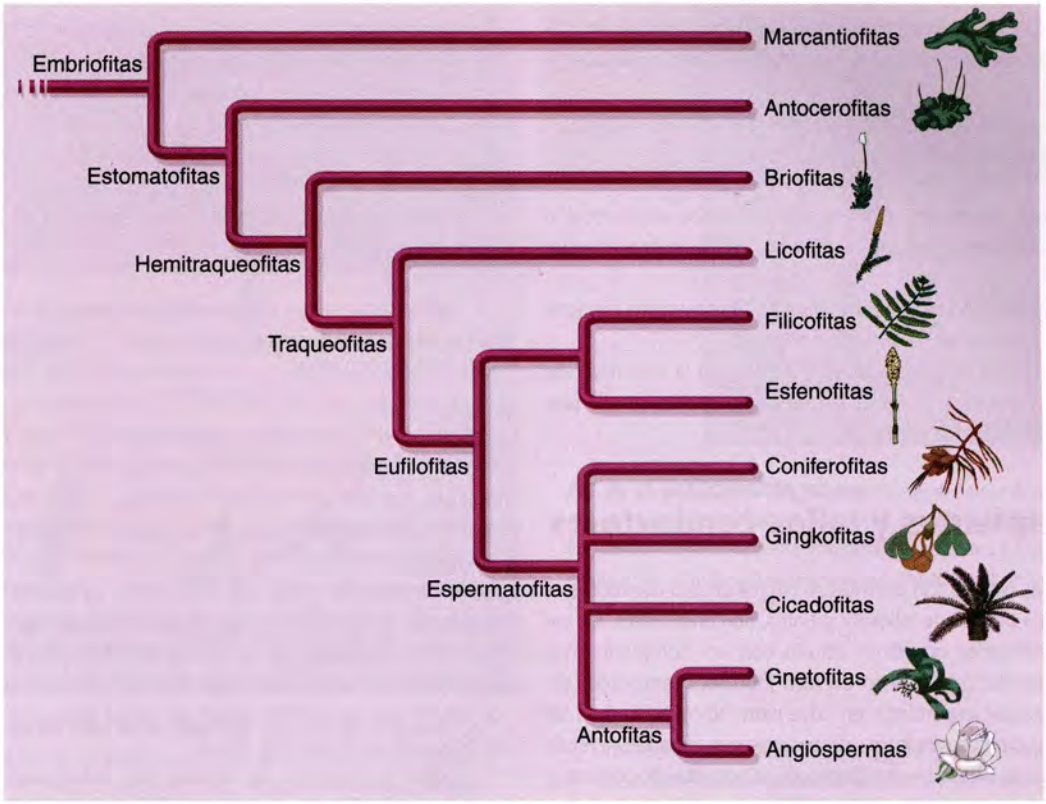


FIG. 26-10. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS ENTRE LAS EMBRIOFITAS.

www
Galería de imágenes

El antecesor de las embriofitas

Algunas características derivadas que habría tenido el antecesor hipotético de las embriofitas son:

- Órganos sexuales femeninos (arquegonios) y masculinos (anteridios).
- Ciclo de vida con una fase diploide multicelular en la que un esporofito diploide depende, al menos en un comienzo, de un gametofito haploide. Las esporas se encuentran en esporangios cuyas paredes están formadas por células.
- Epidermis recubierta por una cutícula.

Algunos grupos actuales adquirieron en forma secundaria la capacidad de vivir en un medio acuático.

De poros simples a estomas

Una de las características más claramente asociadas con la transición a la tierra es la cutícula protectora que reviste las superficies aéreas de las plantas y retarda la pérdida de agua. La cutícula está formada por una sustancia cerosa llamada *cutina*, secretada por las células de la epidermis. Asociados con la cutícula hay poros a través de los cuales se intercambian los gases necesarios para la fotosíntesis. Estos poros son esenciales para la supervivencia de una planta. En el árbol filogenético de la figura 26-10 puede observarse un grupo, las marcantiofitas, que poseen poros simples en su superficie. Todos los otros grupos contienen poros más complejos, denominados estomas (véase cap. 6, Las reacciones que fijan carbono).

Del linaje de las embriofitas emergieron dos grupos principales:

- Las marcantiofitas, con poros simples.
- Las estomatofitas, el resto de las plantas, con verdaderos estomas.

Sin estomas verdaderos: marcantiofitas

Las integrantes de este grupo tradicionalmente se denominaron hepáticas, por la forma particular del gametofito, que se asemeja al hígado.

GAMETOFITO JOVEN DE MARCHANTIA.

La principal característica derivada de las marcantiofitas es la presencia de poros simples que permiten el intercambio de gases con el aire.

También se distinguen por poseer *elaterios*, células alargadas con forma de espiral que diseminan las esporas.

Se desarrollan en medios húmedos, en el suelo, sobre rocas o troncos de árboles. También pueden vivir como epífitas sobre las hojas de otras plantas.

No tienen raíces, sino rizoides unicelulares. El gametofito contiene anteridios o arquegonios en su superficie superior.

Tienen alternancia de generaciones y predomina la fase haploide del ciclo de vida (véase fig. 26-9). La reproducción asexual puede producirse por fragmentación o gemación.

Tallos incipientes y tallos conductores

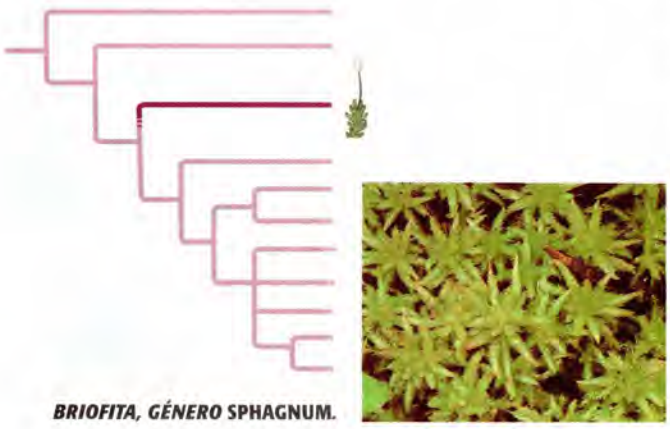
El linaje de las plantas con estomas se bifurca en dos caminos evolutivos. Uno lleva a plantas de tallos incipientes, no conductores, las antocerofitas, caracterizadas por tener células con un cloroplasto muy grande, un gametofito con aspecto de tallo lobulado, ramificado, del cual nacen numerosos esporofitos, en cuya parte apical se forman las esporas. Estos esporofitos con forma de cuernos son erguidos y crecen continuamente hasta alcanzar un máximo de 20 cm de alto, debido a la falta de un sistema de transporte.

El otro camino desemboca en un grupo que adquirió una de las características más relevantes en la evolución de las plantas: sistemas conductores que cada vez se tornaron más eficientes. Se trata de las hemitraqueofitas que reúnen a:

- Las briofitas o musgos, con un sistema de conducción limitado de agua y azúcares.
- Las traqueofitas, o plantas vasculares, con verdaderos vasos conductores (véase fig. 26-10).

Las briofitas o "musgos"

Anteriormente, las briofitas se clasificaban junto con las antocerofitas y las marcantiofitas, pero nuevas evidencias las han colocado más cerca de las traqueofitas. Muchas plantas llamadas vulgarmente musgos, en realidad no lo son, como es el caso de algunas algas y de líquenes.



***BRIOFITA, GÉNERO* SPHAGNUM.**

Las características derivadas más destacadas de las briofitas son:

- Presencia de células transportadoras de azúcares y de células llamadas *hidroides*, posiblemente homólogas de los elementos de transporte de agua de las traqueofitas.
- Gametofito con rizoides multicelulares y pequeñas "hojas" agudas.
- Cápsula donde se forman las esporas, que salen por un opérculo.

Las briofitas crecen exitosamente en zonas cálidas y frías, en parajes húmedos y sombreados, y en ciénagas. El musgo de las turberas del género *Sphagnum* cubre el 1% de la superficie de todo el mundo y se utiliza como sustrato para el cultivo de plantas en maceta, porque pueden retener una cantidad de agua de 20 a 30 veces su peso.

Son relativamente pequeños, por lo habitual de menos de 20 cm de altura. Forman "almohadillas" o tienen un aspecto plumoso con gametofitos ramificados y esporofitos que nacen lateralmente.

Por lo general se fijan al sustrato por medio de rizoides –células individuales alargadas o filamentos celulares– ya que no tienen raíces verdaderas. En las pequeñas hojas del gametofito ocurre la fotosíntesis. Estas estructuras carecen de los tejidos especializados que tienen las hojas "verdaderas" y presentan sólo el grosor de una o unas pocas capas de células. Los esporofitos crecen en forma erguida por divisiones que se producen en el extremo apical.

Como los líquenes, las briofitas son indicadores sensibles de la contaminación del aire.

Reproducción de las briofitas

Las briofitas, como todas las otras plantas, tienen un ciclo de vida con alternancia de generaciones. Sin embargo, se caracterizan por poseer un gametofito haploide que, en general, es de mayor tamaño que el esporofito diploide.

El ciclo de vida de un musgo comienza cuando la espora haploide germina y forma una red de filamentos horizontales conocida como *protonema*, que dará lugar a los gametofitos. Los gametofitos individuales se forman en esta red a modo de ramas. Los anteridios y los arquegonios multicelulares son llevados en el gametofito. Cuando hay suficiente humedad, los espermatozoides biflagelados, también llamados anterozoides, son liberados del anteridio y nadan hacia el arquegonio, al cual son atraídos químicamente. Si los espermatozoides no encuentran agua libre en la que puedan nadar, el ciclo de vida no puede completarse.

La fusión del espermatozoide y la ovocélula ocurre dentro del arquegonio. En su interior, el cigoto se desarrolla en un esporofito, que permanece unido al gametofito y depende de él para su nutrición. El esporofito consiste en un pie, un pedicelo y un solo esporangio grande (o cápsula) que contiene las células madre de las esporas. Allí tienen lugar las divisiones meióticas que generan las esporas que luego se liberan, reanudándose el ciclo (👁 fig. 26-11). La reproducción asexual, que a menudo ocurre por fragmentación, también es común. Muchos musgos producen, además, cuerpos diminutos, conocidos como *propágulos*, que originan nuevos gametofitos.

Vasos conductores: las traqueofitas

Una de las "innovaciones" más importantes de las plantas terrestres fue la adquisición, probablemente en el período Silúrico, de un ci-

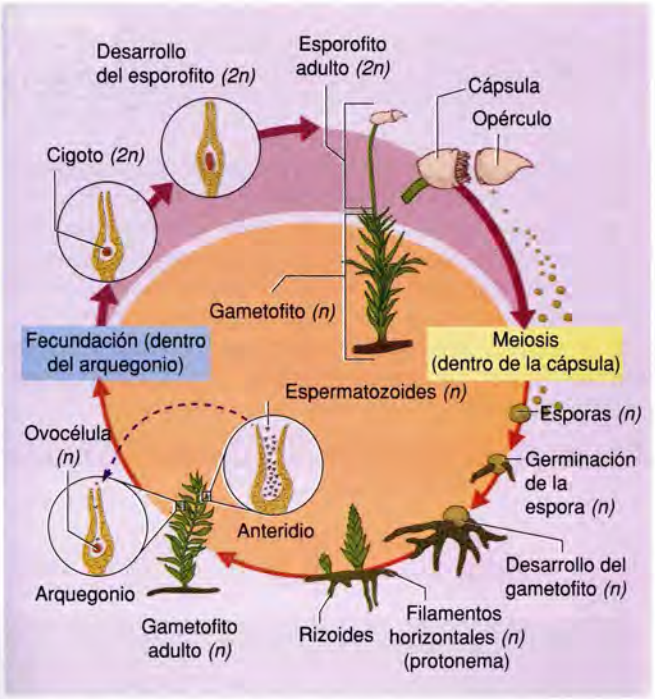


FIG. 26-11. CICLO DE VIDA DE UN MUSGO. *Comienza con la liberación de esporas de la cápsula, que se abre cuando se expulsa una pequeña tapa, el opérculo (arriba a la derecha). La espora germina y produce un protonema filamentoso ramificado, a partir del cual se desarrolla un gametofito foliáceo. Los espermatozoides, expulsados del anteridio maduro, son atraídos al arquegonio donde uno de ellos se fusiona con la ovocélula y produce el cigoto. El cigoto se divide por mitosis y forma el esporofito. Al mismo tiempo, la base del arquegonio se divide y forma la caliptra protectora. El esporofito maduro consiste en una cápsula que puede estar sostenida por un pedicelo –que es también parte del esporofito– y un pie. La meiosis ocurre dentro de la cápsula y da por resultado la formación de esporas haploides. En este musgo, los gametofitos llevan tanto anteridios como arquegonios. En otras especies, un solo gametofito puede llevar anteridios o arquegonios, pero no ambos.*

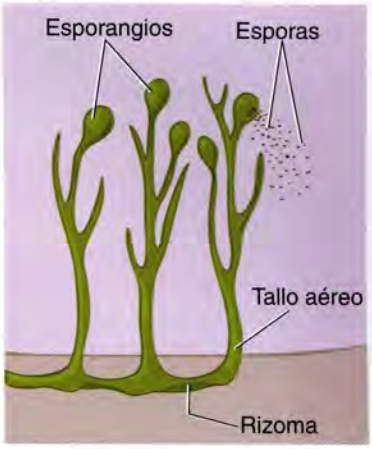


***FIG. 26-12.* AGLAOPHYTON MAJOR.** *Carecía de hojas y de raíces. Sus tallos aéreos, que eran fotosintéticos, estaban unidos a un tallo subterráneo o rizoma y estaban cubiertos con una cutícula interrumpida por estomas. Las estructuras oscuras en los ápices de los tallos son esporangios, que en apariencia liberaban sus esporas al escindirse longitudinalmente.*

lindro central de tejido vascular dentro del tallo, especializado en la conducción de agua y sustancias disueltas hacia la parte superior del cuerpo. Otra innovación temprana fue la raíz, que permitió la fijación de la planta y la absorción de agua y nutrientes esenciales.

El sistema conductor en las traqueofitas modernas es complejo; consta de dos tejidos diferentes: el xilema, que transporta agua e iones de las raíces a las hojas, y el floema, que lleva sacarosa y otros productos de la fotosíntesis disueltos de las hojas a las células no fotosintéticas de la planta. El floema transporta sustancias a través de largas distancias, entre distintas zonas de la planta. Los elementos conductores del xilema son las traqueidas y los vasos. Los elementos conductores del floema son las células cribosas (véase cap. 45, fig. 45-14) asociadas con células acompañantes.

A medida que las plantas terrestres crecen, tienden a competir por la luz. El crecimiento en altura otorga una ventaja adaptativa y se vio favorecido por la aparición de un sistema de transporte que permite distribuir las sustancias necesarias por toda la planta.

Una de las traqueofitas más antiguas que se conocen es *Aglaophyton major* (anteriormente denominada *Rhynia major*), hoy extinguida. Sin embargo, algunos autores opinan que no se trata de una traqueofita sino de una especie muy próxima a los musgos (fig. 26-12). El esporofito es ramificado, con esporangios múltiples (recuadro 26-1, *La alternancia de generaciones*).

Otra novedad en las plantas terrestres fue la aparición de una hoja de estructura compleja, el órgano especializado en la fotosíntesis. Aparecieron dos tipos distintos de hojas:

- El *microfilo*, simple extensión del tallo con un solo cordón de tejido vascular. Está presente en las licofitas, dentro de las cuales algunos autores ubican a *Selaginella*, *Isoetes* y a los licopodios. Estos últimos tienen esporangios en forma de conos, hojas dispuestas en espiral sobre el tallo y raíces que se bifurcan.
- El *megafilo*, presente en el resto de las traqueofitas (véase fig. 26-10), consiste en una lámina con un sistema complejo de nervaduras.

Sin semillas y con semillas

Las plantas con hojas verdaderas dan lugar a dos linajes bien marcados aunque, como todos los estudiados hasta ahora, muy discutidos. Dos caminos evolutivos habrían dado lugar a:

- Los helechos (que pertenecen al grupo de las filicofitas o pteridofitas, según la nomenclatura científica) y las esfenofitas, también llamadas colas de caballo (equisetos) por su forma característica. Ninguno de estos grupos produce semillas.
- Las espermatofitas, las plantas con semilla.

Filicofitas: los helechos

Son el grupo más diverso de plantas sin semillas y es probable que no constituyan un grupo monofilético. Su origen se remonta al período Devónico.

Galería de imágenes

Recuadro 26-1

La alternancia de generaciones

A medida que avanzamos por los clados del árbol filogenético, se observa una reducción en el tamaño del gametofito. En todas las traqueofitas (a diferencia de los grupos analizados anteriormente) el gametofito es más pequeño que el esporofito. En los representantes contemporáneos de las traqueofitas más primitivas, el gametofito está separado y es nutricionalmente independiente del esporofito. En los grupos que han surgido más recientemente, el gametofito se ha reducido a un tamaño microscópico y a una condición de extrema dependencia del esporofito. A medida que los gametofitos redujeron su tamaño, los arquegonios y los anteridios también disminuyeron, hasta desaparecer por completo. El esporofito es el cuerpo mismo de la planta, la parte visible.

Las plantas más primitivas producen sólo un tipo de espora –homosporia– en un tipo de esporangio. Esas esporas dan lugar a un único tipo de gametofito con órganos reproductores femeninos o masculinos. En cambio, posteriormente, evolucionaron en forma independiente plantas con dos tipos de esporas diferentes (heterosporia). La *megaspora* da lugar a un gametofito femenino que produce ovocélulas y la *microspora* da lugar a un gametofito masculino que produce gametos masculinos.

HELECHO REAL.

Las características derivadas más destacadas de los helechos son:

- Hoja compuesta (fronde) con folíolos dispuestos de un lado y otro de un eje central.
- Hojas jóvenes enrolladas en espiral que se desenrollan al crecer.
- Esporangios generalmente dispuestos en la cara inferior de las hojas.
- Gametofitos con rizoides pluricelulares.
- Anteridios que se forman a partir de una célula superficial y tienen una célula apical que actúa como opérculo.

Viven en zonas húmedas. Si bien son típicos de los trópicos, también se encuentran en regiones templadas e incluso áridas. Algunos crecen sobre los árboles como epífitas.

Tienen generalmente un tallo subterráneo, el rizoma. Aunque no poseen crecimiento secundario, que en otros grupos aumenta la circunferencia y forma la corteza y el tejido leñoso, algunos helechos alcanzan una gran altura, como es el caso de los helechos arbóreos. Sus hojas o frondas suelen estar finamente divididas en folíolos o pinnas y tienen una alta relación superficie-volumen, por lo que son colectores de luz muy eficientes. Los helechos están bien adaptados al crecimiento en las condiciones de luz difusa que impera en el suelo de los bosques.

En los helechos, como en todas las traqueofitas vivientes, la generación dominante es el esporofito. El ciclo de vida de un helecho se muestra en la figura 7-19 (cap. 7). Los esporangios de los helechos comúnmente se agrupan en **soros** en el envés de las frondes (fig. 26-13). El gametofito de los helechos homospóricos –que producen un único tipo de esporas– comienza su desarrollo como un pequeño filamento de células análogo al de un alga, en el que cada célula está llena de cloroplastos. Luego, el filamento se achata hasta tener, a menudo, sólo una capa de células de grosor. Aunque es pequeño, el gametofito es independiente para su nutrición y puede asociarse con hongos. Excepto por unos pocos géneros, todos los helechos son homospóricos. Los gametos masculinos requieren agua para transportarse hasta el gameto femenino.

La aparición de la semilla

El óvulo fecundado o semilla es tal vez una de las innovaciones más importantes, posiblemente responsable del enorme éxito de las plantas en tierra firme. La semilla es una estructura compleja que con-

tiene al esporofito joven –o embrión– rodeado de una cubierta externa protectora, la cubierta seminal, y acompañado muchas veces de un tejido de reserva. Esta cubierta deriva de tejidos del esporofito materno y protege al embrión, que puede permanecer latente durante muchos años, hasta que las condiciones sean favorables para su germinación. Las semillas más tempranas que se conocen se fosilizaron en depósitos del Devónico superior, hace unos 360 millones de años. Una de las tendencias evolutivas de los gametos fue la independencia del agua para la reproducción.

Espermatofitas o plantas con semillas

En el húmedo período Carbonífero, que finalizó hace aproximadamente 290 millones de años, se formaron la mayoría de los depósitos de carbón de la Tierra, a partir de la exuberante vegetación que se hundió tan rápido en el suelo caliente y cenagoso que la mayor parte no tuvo oportunidad de descomponerse. Las plantas con semillas existían ya cerca del final de este período.

Algunas características derivadas que habría tenido el antecesor hipotético de las espermatofitas son:

- Tallo con crecimiento secundario.
- Ramificaciones a partir de brotes en las axilas de las hojas.
- Óvulo formado por el gametofito femenino, la sustancia nutritiva y el tegumento. Después de la fecundación, el óvulo se transforma en semilla. El gametofito masculino es muy reducido y consiste en el grano de polen que en general es transportado por el viento o por insectos hasta el óvulo. El grano de polen desarrolla un tubo polínico que crece hasta llegar al gametofito femenino (véase cap. 44, La unión de los gametos: fecundación).

Semillas con protección y sin ella

Como vimos, las semillas fueron una importante novedad evolutiva. Pueden estar libres, como por ejemplo, sobre una escama de una piña, o encerradas y protegidas dentro de un fruto, que se origina a partir del ovario después de la fecundación de los óvulos. El linaje de las

FIG. 26-13. LOS SOROS. *Las esporas de los helechos se desarrollan sobre los esporofitos en los esporangios, que habitualmente se encuentran agrupados formando soros, en la parte inferior de una hoja (esporofilo). Las esporas de los helechos originan gametofitos fotosintéticos pequeños, libres.*

espermatofitas se divide en cuatros clados. Tres de ellos no forman flores y tienen semillas sin protección o desnudas (coniferofitas, gingkofitas y cicadofitas) y el cuarto, con flores y semillas que se forman dentro de un fruto (antofitas).

Tradicionalmente, las plantas con semilla se clasificaron como **gimnospermas** (un grupo parafilético), que corresponde a aquellas que tienen semillas desnudas, y **angiospermas** (grupo monofilético), con semillas protegidas (tradicionalmente denominada división Anthophyta).

Portadoras de conos: coniferofitas

Las coníferas incluyen pinos, abetos, tsugas del Canadá, juníperos, alerces y araucarias de la Argentina, Chile, Brasil y Australia, así como las secuoyas gigantes de California y Oregon. En la clasificación tradicional pertenecen al grupo de las Gimnospermas que incluía Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta y Gnetophyta (recuadro 26-2, *Gingkofitas y cicadofitas*). Sin embargo, los análisis filogenéticos revelan un tipo de relación parafilética entre ellos, como se observa en la figura 26-10.

PINO.

Las características derivadas más destacadas de las coniferofitas son:

- Estructuras reproductoras masculinas y femeninas en conos.
- Óvulos en la cara superior de las escamas que forman un cono femenino.
- Gametos masculinos que son conducidos por el tubo polínico hasta la ovocélula.

Viven en zonas de climas templados y húmedos y en zonas frías, donde representan los árboles dominantes. Los tallos y las raíces crecen en grosor debido al crecimiento secundario. En el caso de los pinos, sus hojas con en forma de aguja están bien adaptadas a largos períodos de humedad escasa, como los que ocurren en regiones con lluvias estacionales o inviernos largos y fríos, y a suelos arenosos, que pierden fácilmente la humedad. Un árbol de pino, que es el esporofito maduro, lleva dos tipos de conos, que producen los dos tipos de esporas. Los conos masculinos se forman en el extremo de los ejes y los conos femeninos son laterales y tienen hojas modificadas en forma de escamas –los esporófilos– portadoras de óvulos. Después de la fecundación de los óvulos, el cono femenino crece y se constituye la "piña" y sus escamas se tornan gruesas y rígidas.

En la figura 26-14 puede observarse su ciclo de vida, en particular la formación de las semillas (fig. 26-14).

Cuando aparece la flor

Las antofitas –del griego *anthos*, flor– aparecen en el registro fósil hace unos 120 millones de años, en el apogeo de los dinosaurios, pero se constituyeron en el grupo dominante de plantas recién en el Cretácico superior o inicio del período Terciario, hace unos 65 millones de años, en coincidencia con la extinción de esos grandes reptiles. El resto fósil más antiguo de una antofita hallado hasta el presente corresponde a una planta que vivió en el noreste de China hace 120-140 millones de años, denominada *Archaefructus* (que significa "antiguo fru-

Recuadro 26-2

Gingkofitas y cicadofitas

Fig. 1. Ginkgo biloba, *la única especie sobreviviente de las ginkgofitas.*

Ginkgo biloba es el único representante actual de un grupo aparentemente común en la era Mesozoica (fig. 1) . La hoja se caracteriza por un tipo de nerviación dicotómica. En un mismo árbol hay dos tipos de ramas: unas son de crecimiento indefinido que llevan hojas separadas por entrenudos y otras tienen crecimiento limitado, con hojas condensadas. Es un árbol dioico, es decir, los órganos sexuales –flores masculinas y femeninas– están en individuos diferentes. Viven en zonas templadas y son especialmente resistentes a la contaminación del aire por lo que es habitual su cultivo en parques urbanos y a lo largo de las calles de la ciudad; *G. biloba* sobrevivió a la explosión nuclear de Hiroshima. La cubierta carnosa de semillas tiene un olor pútrido semejante a la manteca rancia. Sin embargo, la "almendra" interna de la semilla tiene sabor a pescado y es un manjar muy apreciado en el Oriente.

Las cicadofitas (fig. 2) parecen palmeras o helechos arborescentes con un tronco grueso y no ramificado. Son especies dioicas. Los óvulos están en hojas ovulíferas que forman el cono femenino.

Fig. 2. *La mayoría de las cicas son raras. Esta especie,* Encephalartos woodii *procedente de África, se encuentra en peligro de extinción. Los ejemplares que perduraron provienen de rebrotes de una planta progenitora y se encuentran a buen resguardo en varios jardines botánicos del mundo.*

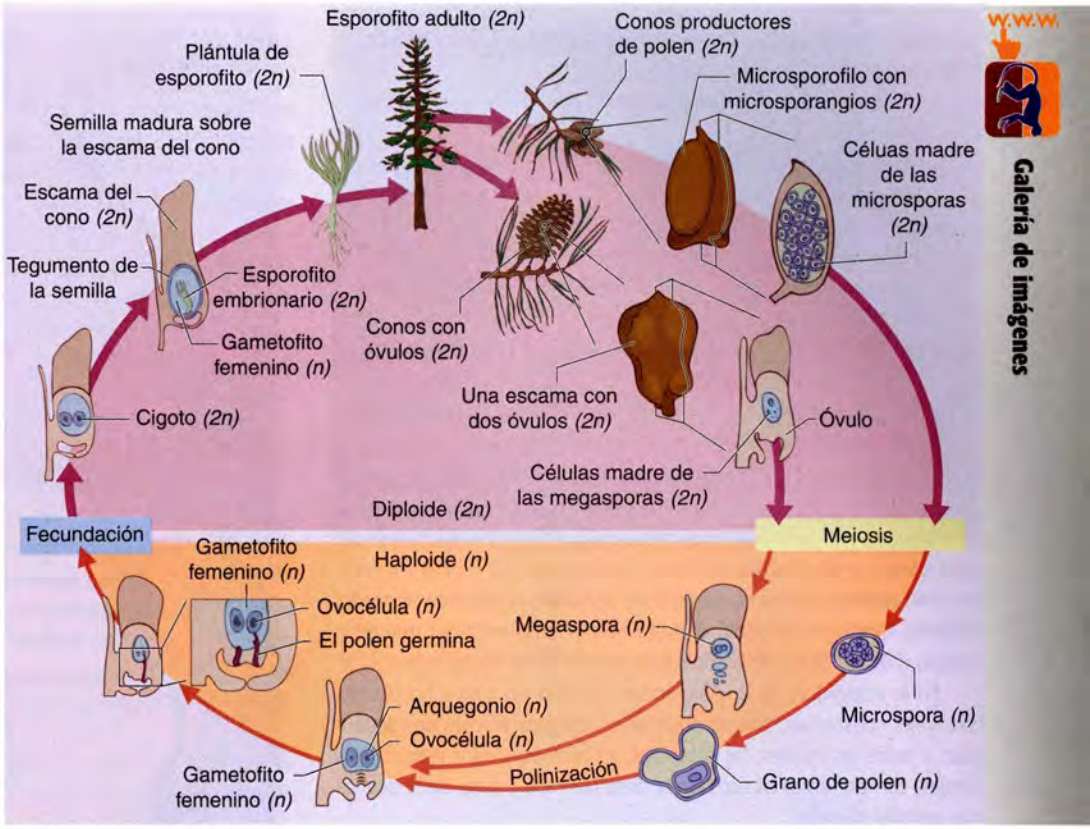


FIG. 26-14. CICLO DE VIDA DEL PINO. *Las estructuras reproductoras son los conos, dentro de los cuales se forman las esporas sobre las escamas. Las microsporas se desarrollan a partir de las células madre de las microsporas, y las megasporas, a partir de las células madre de las megasporas. Las microsporas desarrollan granos de polen, que son gametofitos masculinos inmaduros. Dentro de los óvulos, las megasporas desarrollan un gametofito femenino; cada gametofito femenino contiene varios arquegonios, cada uno con una ovocélula. Aunque más de una ovocélula pueda ser fecundada, habitualmente sólo se desarrolla por completo un embrión en cada gametofito femenino. Los gametos masculinos inmóviles son llevados al arquegonio por el tubo polínico y la ovocélula es fecundada. Después de la fecundación, el óvulo madura y forma la semilla; la semilla consiste en el esporofito embrionario rodeado por el tejido nutritivo del gametofito femenino y una cubierta externa derivada de las capas protectoras (tegumento) del óvulo. Cuando la semilla madura, el cono se abre y libera las semillas aladas que caen al suelo y germinan. Así se produce la plántula. Ambos tipos de conos se desarrollan en el mismo esporofito maduro.*

W.W.W. Galería de imágenes

to"). Sus flores eran pequeñas, sin pétalos, con varios carpelos libres dispuestos en espiral, sin estilos y con varias brácteas en su base.

Las antofitas tienen dos estructuras nuevas interrelacionadas, que las distinguen de todo el resto de las plantas: la flor y el fruto. Ambas participan en la reproducción y en la dispersión de las semillas y se verán con mayor detalle en el capítulo 44.

Por muchos años, estas plantas enormemente diversas se organizaron en dos grandes grupos: las **monocotiledóneas** y las **dicotiledóneas**. Como ocurre en la actualidad con muchos otros grupos, estas denominaciones están en discusión. El término dicotiledóneas de la clasificación tradicional está cayendo lentamente en desuso. Esto se debe, entre otras razones, a que muchas especies consideradas monocotiledóneas presentan también características de dicotiledóneas y viceversa y a que algunos grupos presentan más de dos cotiledones. A pesar de esto, hemos decidido mantener las denominaciones monocotiledóneas y dicotiledóneas hasta que se establezca un consenso más general en los ambientes académicos acerca de cómo denominar a estos grupos de plantas.

Las gnetofitas se postulan como un grupo hermano de las angiospermas por el hecho de compartir varias sinapomorfias; sin embargo, en algunos casos, como la estructura de la flor, su homología es discutida. Por lo tanto, su ubicación en el árbol filogenético no es definitiva.

NYMPHAEA ODORATA, *UNA ANGIOSPERMA ACUÁTICA.*

Las características derivadas más destacadas de las angiospermas son:

- Flores complejas compuestas, por lo general de cuatro series de piezas.
- Óvulo, que se convertirá en semilla, protegido en un carpelo cerrado que formará el fruto.
- Grano de polen (gametofito masculino) reducido con tres células haploides.
- Gametofito femenino también reducido que forma el saco embrionario.
- Doble fecundación particular (véase cap. 44, La unión de los gametos: fecundación).
- Madera compleja con vasos y fibras con células cuya pared gruesa actúa como sostén.
- Floema con células acompañantes que ayudan a la circulación de los azúcares.

Son plantas terrestres, algunas de las cuales retornaron al medio acuático. Dominan las regiones tropicales y templadas del mundo y ocupan más del 90% de la superficie vegetal de la Tierra.

En la actualidad, las angiospermas incluyen no sólo a las plantas con flores conspicuas, sino también a los grandes árboles de madera dura, a todos los frutales, las hortalizas, las hierbas, y a los granos y los forrajes, componentes básicos de la dieta humana y base de la economía agrícola mundial.

Las flores son estructuras reproductivas especializadas en las que se lleva a cabo la reproducción sexual, con la posterior formación de los frutos y las semillas. En la figura 26-15 puede observarse el ciclo de vida (fig. 26-15).

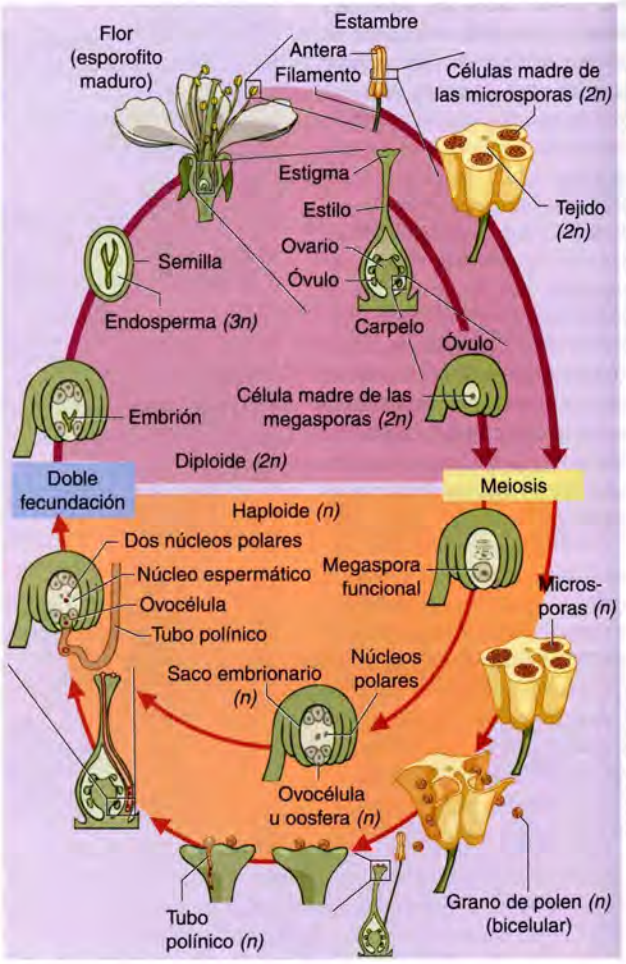


FIG. 26-15. CICLO DE VIDA DE UNA ANGIOSPERMA. *Dentro de la antera de la flor, las células madre de las microsporas se dividen por meiosis originando, cada una, cuatro microsporas haploides. El núcleo de cada microspora se divide luego por mitosis y la microspora desarrolla un grano de polen bicelular, que es un gametofito masculino inmaduro. Una de las células se divide nuevamente, en general después del desarrollo del tubo polínico, lo cual da por resultado tres células haploides por grano de polen: dos gametos masculinos inmóviles y la célula generadora del tubo polínico. Dentro del óvulo, una célula madre de la megaspora se divide por meiosis y forma cuatro megasporas haploides. Tres se desintegran; la cuarta se divide por mitosis y da lugar al saco embrionario –el gametofito femenino–, que consiste en siete células con un total de ocho núcleos haploides (la célula central grande contiene dos núcleos, los núcleos polares). Una de las células más pequeñas, que contiene un solo núcleo haploide es la ovocélula. El polen germina sobre el estigma produciendo un tubo polínico que crece a través del estilo hasta el ovario. El tubo polínico en crecimiento penetra en el óvulo a través de una pequeña abertura, el micrópilo. Los dos gametos masculinos inmóviles pasan a través del tubo al saco embrionario; el núcleo de un gameto masculino fecunda a la ovocélula. El otro se fusiona con los núcleos polares y forma una célula triploide (3n) que se desarrolla en un tejido nutritivo, el endosperma. El embrión pasa por sus primeras etapas de desarrollo mientras aún se encuentra dentro del ovario de la flor; el ovario mismo madura y se transforma en fruto. La semilla, liberada del esporofito materno en estado latente, finalmente germina y forma una plántula.*

Evolución de la flor

Las plantas, en general, son inmóviles. Las antecesoras de las angiospermas probablemente eran polinizadas mediante el viento, como lo hacen las gimnospermas modernas. Y también como en las gimnospermas modernas, es probable que el óvulo exudara gotitas de savia pegajosa en las que quedaban atrapados los granos de polen que luego serían conducidos al gametofito femenino. Los insectos, sobre todo escarabajos, que se alimentan sobre las plantas, deben haberse encontrado con los granos de polen ricos en proteína y las gotitas azucaradas y pegajosas. Cuando comenzaron a depender de estas nuevas reservas alimenticias, también transportaron en forma inadvertida el polen de una planta a otra.

Para algunas especies de plantas, la polinización por insectos, también llamada *entomófila*, debe haber sido más eficiente que la polinización por el viento –*anemófila*–, porque claramente se vieron favorecidas aquellas plantas que tenían insectos como polinizadores. Cuanto más atractivas fuesen las plantas para los insectos, con más frecuencia serían visitadas y polinizadas, y más semillas producirían. Cualquier variación aleatoria que hiciera las visitas más frecuentes o la polinización más eficiente, ofrecería ventajas inmediatas: se producirían más semillas y, de esta forma, más progenie podría sobrevivir. En ese camino adaptativo se originaron los nectarios (estructuras secretoras de néctar) y osmóforos (órganos productores de olores) que tenían la particularidad de atraer a los polinizadores. En muchas plantas surgieron flores blancas o de colores brillantes que funcionan como una señal para los insectos acerca de la presencia de néctar y de otros alimentos. El carpelo, originalmente una estructura foliosa, a través de un plegamiento sobre sí mismo dio lugar a una nueva estructura que encierra y protege al óvulo de polinizadores hambrientos (fig. 26-16). Hacia el comienzo de la era Cenozoica, hace unos 65 millones de años, aparecie-

WWW Galería de imágenes

ron las primeras abejas, avispas, mariposas y polillas. Éstos son insectos para cuyas formas adultas las flores son a menudo la única fuente de alimento. Desde entonces, las flores y ciertos grupos de insectos han tenido una profunda influencia en sus historias mutuas, cada una de las cuales moldeó a la otra durante su evolución conjunta en el curso de procesos característicos de coevolución (véase cap. 19, Interacciones interespecíficas y adaptación: coevolución).

Se cree que las flores primitivas poseían simetría radial y pétalos libres o ausentes. Es posible encontrar cuatro tendencias principales en la evolución de la flor:

1. *Reducción en el número de piezas florales. Las flores más especializadas tienen pocos estambres y pocos carpelos.*
2. *Fusión de piezas florales. Los carpelos y los pétalos, en particular, se han fusionado, a veces de manera intrincada.*
3. *Elevación de las partes florales libres por encima del ovario. En la flor primitiva, las piezas florales surgen en la base del ovario* (◉ fig. 26-17a). *Se dice que estos ovarios son súperos. En las flores más evolucionadas, las porciones libres de las piezas florales están por encima del ovario* (◉ fig. 26-17b); *se dice que estos ovarios son ínferos. Ésta es una adaptación importante, mediante la cual se cree que los óvulos fueron protegidos del ataque de algunos insectos.*
4. *Cambios en la simetría. La simetría radial de la flor primitiva ha dado lugar, en los grupos derivados, a formas con simetría bilateral.*

Muchas de las características distintivas de las flores modernas son adaptaciones especiales que estimulan las visitas regulares de polinizadores particulares. Las variadas formas, colores y olores permiten el reconocimiento sensorial por parte de los polinizadores.

Una flor que atrae sólo a unos pocos tipos de visitantes animales y los atrae con regularidad, aventaja a las flores visitadas por polinizadores más promiscuos: es menos probable que su polen se desperdicie en una planta de otra especie. A su vez, es una ventaja para un animal el tener un depósito "privado" de alimento que sea relativamente inaccesible a especies competidoras.

La evolución del fruto

Un fruto es un ovario maduro de una angiosperma y contiene las semillas. En el curso de la historia de las angiospermas ha surgido una variedad de frutos, adaptados a muchos mecanismos de dispersión diferentes (◉ fig. 26-18). En la mayoría de los casos, el requisito principal es que la semilla sea transportada a alguna distancia de la planta madre, donde es más probable que encuentre terreno libre y luz solar. Algunos frutos carnosos comestibles se vuelven dulces y brillantemente coloreados cuando maduran y atraen la atención de aves y mamíferos, incluidos a nosotros mismos. Las semillas contenidas en los frutos pasan a través del tracto digestivo y horas después son depositadas, a menudo a cierta distancia. En algunas especies, la exposición de la cubierta de la semilla a los jugos digestivos es un requisito previo para la germinación. Las semillas mismas pueden ser amargas o tóxicas, como las de las manzanas, lo cual desalienta su masticación y digestión por los animales.

Evolución bioquímica

Otro factor en el predominio de las plantas provistas de flores fue la evolución de compuestos característicos de "mal sabor" o tóxicos (◉ fig. 26-19). La familia de la mostaza (Brassicaceae), por ejemplo,

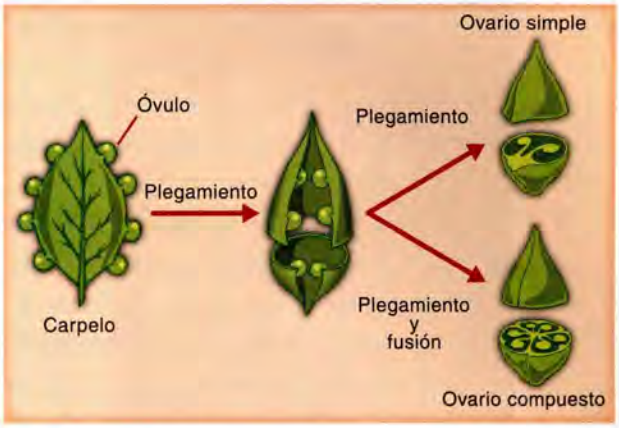


FIG. 26-16. PROBABLE CAMINO EVOLUTIVO POR EL QUE SE DESARROLLARON LOS OVARIOS SIMPLE Y COMPUESTO. *Un carpelo con forma de hoja, con óvulos a lo largo de sus bordes (izquierda), se plegó sobre sí mismo y los bordes se fusionaron y formaron un ovario simple. Los ovarios compuestos se formaron por la fusión de carpelos separados, plegados hacia adentro. Una sola flor puede contener uno o más carpelos, que pueden estar separados, como en las flores de la zarzamora, o fusionados, como en las flores de las plantas de tomate y de manzano.*

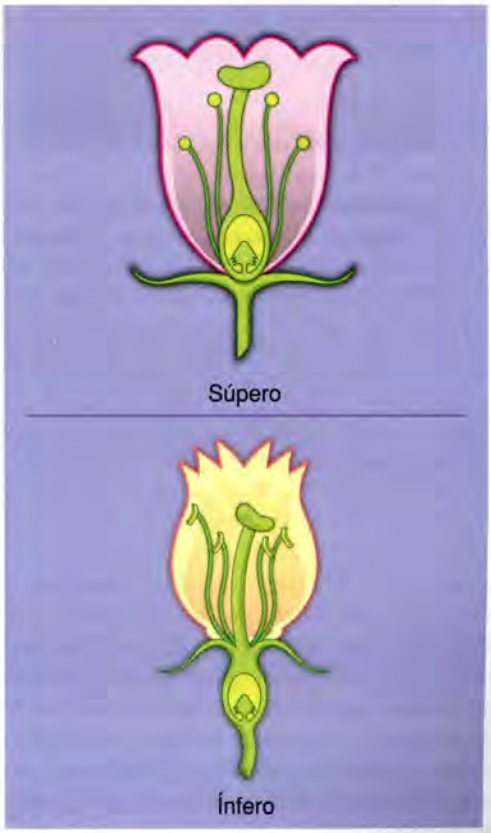


FIG. 26-17. OVARIOS SÚPERO E ÍNFERO. *En las flores con ovarios súperos* ***(a)****, las piezas florales están unidas por debajo de los ovarios. En las flores con ovarios ínferos* ***(b)****, las piezas florales están unidas por encima.*

FIG. 26-18. LAS ANGIOSPERMAS SE CARACTERIZAN POR SUS FRUTOS. *Como veremos en el capítulo 44, el fruto es un ovario maduro que encierra a la o las semillas. Con frecuencia incluye partes accesorias de la flor. El fruto ayuda en la dispersión de las semillas. Algunos frutos son llevados por el viento, otros son transportados de un lugar a otro por los animales, algunos flotan en el agua y otros son fuertemente eyectados por la planta madre.* ***(a)*** *En el cardo almizclero* (Carduus nutans), *el fruto estalla al madurar y libera semillas con mechones de pelos sedosos que ayudan a su dispersión.* ***(b)*** *Las semillas de estas zarzamoras pasarán indemnes a través del tracto digestivo del ratón campestre. Si caen en un ambiente adecuado, germinarán y darán origen a nuevas plantas de zarzamora.*

se caracteriza por el sabor y olor picantes asociados con la col, el rábano y la mostaza. Algunas Asclepiadáceas contienen glucósidos cardíacos, sustancias que actúan como venenos cardíacos en los vertebrados, que son depredadores potenciales de este grupo de plantas. La quinina, de sabor amargo, deriva de árboles y arbustos tropicales del género *Cinchona*. La nicotina y la cafeína son productos vegetales. La mezcalina proviene del cactus peyote; el tetrahidrocannabinol, de *Cannabis sativa*; el opio, de una amapola y la cocaína, de la hoja de coca. Se pensó en algún momento que todas estas sustancias eran sólo subproductos del metabolismo vegetal y se llamaron "sustancias vegetales secundarias". Ahora se sabe que son subproductos de la evolución de las angiospermas ya que constituyen defensas poderosas contra los depredadores animales.

***FIG. 26-19. ORTIGA* URTICA UREAS.** *En sus tricomas produce una sustancia orgánica que causa una erupción irritante en la piel. Se piensa que la capacidad para producir este compuesto ha evolucionado bajo la presión selectiva ejercida por los animales herbívoros. Afortunadamente, la planta se identifica con facilidad por sus hojas con bordes lobulados. Se conocen algunos usos medicinales para esta planta. En detalle puede observarse un tricoma irritante.*

Sin embargo, estas defensas nada pueden hacer frente a la explotación humana de productos de origen vegetal. Alrededor de la cuarta parte de los fármacos empleados hoy en los países industrializados proviene o se han modelado a partir de productos vegetales. Si bien durante el siglo XX, la estrategia de fabricación sintética ofreció la posibilidad de obtener grandes cantidades de productos, hace 20 años han resurgido los fármacos de origen natural como resultado de las investigaciones realizadas principalmente en Oriente. En la actualidad, los productos medicinales elaborados con plantas suelen ser extractos, fracciones, mezclas o conjuntos de compuestos. Entre ellos se encuentran los sedantes obtenidos de *Valeriana officinalis*, antidepresivos obtenidos de *Hypericum perforatum* o antioxidantes como los que se extraen de *Gingko biloba*.

Las angiospermas representan a las más exitosas de todas las plantas, desde el punto de vista del número de individuos, el número de especies y sus efectos sobre la existencia de otros organismos. En la Sección 7 consideraremos la estructura y la fisiología de este grupo, con particular atención en los procesos de reproducción, crecimiento y desarrollo, en el transporte de materiales a través del sistema vascular y en la integración de las actividades de los diversos tipos de células que forman el cuerpo.

Como vimos a lo largo de este capítulo, muchas relaciones filogenéticas entre estos grupos de plantas actuales se han dilucidado perfectamente, pero otras permanecen en duda. En los próximos años, probablemente, se postulen nuevas relaciones entre ellos y los nombres y nodos de las ramas del árbol cambien de nuevo. Sin embargo, aunque esto ocurriera, el camino recorrido no habría sido en vano, ya que el trazado de senderos evolutivos tentativos nos permite penetrar en el mundo de las plantas y comprender su historia natural. En los próximos capítulos transitaremos la última gran rama del árbol de los eucariontes. En ese recorrido descubriremos la diversidad de hongos y animales.

En síntesis

Numerosos intentos de clasificación

1. La historia de la botánica comienza con Teofrasto (371-287 a. C.), quien clasificó a las plantas según su tamaño en árboles, arbustos y hierbas. En el siglo XIII abundaban las clasificaciones basadas en las características propias de las plantas, como el tallo, las flores y los frutos. En el siglo XIV se efectuaron descripciones basadas en observaciones del hábitat, el período de floración y otros aspectos del ciclo de vida. En el siglo XVI surgieron el herbario y el jardín botánico. En el siglo XVIII, Linneo estableció la nomenclatura binomial con la que en la actualidad se nombra a los seres vivos.

Una visión cladística para la línea verde

2. Las algas verdes y las plantas constituyen un grupo monofilético, cuya característica homóloga más sobresaliente es la presencia de cloroplastos. Además, el antecesor hipotético de este grupo posee características derivadas como la presencia en los cloroplastos de clorofila *a* y *b*, y otros pigmentos, presencia de tilacoides equidistantes y almidón como sustancia de reserva.

Pluricelularidad incipiente y avanzada

3. El linaje de las algas verdes presenta como característica derivada más destacada la persistencia de la membrana nuclear durante la mitosis. La mayoría son acuáticas. Pueden ser unicelulares muy simples, haploides, con reproducción sexual o asexual, o multicelulares de gran complejidad, con ciclos haplodiplontes y generaciones isomórficas o heteromórficas. Algunas forman colonias o presentan una organización de tipo cenocítica.
4. Uno de los linajes es el de las algas verdes, como las ulvofitas y las clorofilas; el otro está representado por las carofitas, las coleochaetofitas y las embriofitas, en las que la membrana nuclear se desintegra durante la profase mitótica. Tienen peroxisomas y células comunicadas por plasmodesmos. Las coleochaetofitas y las embriofitas poseen además tejido parenquimatoso y retienen el cigoto en sus organismos.

La transición a la tierra

5. La transición desde el agua a la tierra ocurrió durante el período Ordovícico. El ambiente terrestre ofreció ventajas como la presencia de luz abundante y un medio más permeable a ciertas longitudes de onda; abundante CO_2 con libre circulación y ausencia de otras formas de vida terrestre que compitieran por los recursos, en particular luz y CO_2 y, por lo tanto, existencia de una enorme variedad de nichos disponibles.
6. Por otra parte, los organismos que colonizaron el medio terrestre enfrentaron dificultades como la obtención y retención de cantidades adecuadas de agua, una atmósfera cambiante alrededor de las partes aéreas de las plantas, la necesidad de extraer agua y nutrientes esenciales del suelo y lograr una fijación que permitiera el crecimiento.
7. El antecesor inmediato de las plantas presentaba una alternancia de generaciones heteromórficas bien definida. Ya en tierra firme, y en un momento temprano, aparecieron nuevas adaptaciones que hoy son compartidas por la mayoría de las plantas actuales. Por ejemplo, el desarrollo de órganos reproductores multicelulares, como gametangios y esporangios, y la retención del cigoto y el desarrollo del embrión dentro del arquegonio.
8. La aparición de las plantas terrestres fue un factor de gran importancia en la reducción de la concentración atmosférica de CO_2 y, en consecuencia, en el descenso de la temperatura sobre la superficie terrestre.
9. El antecesor hipotético de las embriofitas podría haber tenido características derivadas tales como órganos sexuales femeninos (arquegonios) y masculinos (anteridios) y un ciclo de vida con una fase, en la que un esporofito diploide multicelular depende, al menos en un comienzo, de un gametofito haploide y presentan epidermis recubierta por una cutícula.

De poros simples a estomas

10. Del linaje de las embriofitas emergieron dos grupos principales: las hepáticas (marcantiofitas), con poros simples, y el resto de las plantas (estomatofitas), con verdaderos estomas.
11. Las hepáticas poseen elaterios, se desarrollan en medios húmedos y tienen rizoides unicelulares en lugar de raíces. Presentan alternancia de generaciones y predomina la fase haploide. Sus anteridios y arquegonios se desarrollan en la parte superior del gametofito. La reproducción asexual se produce por fragmentación o gemación.

Tallos incipientes y tallos conductores

12. Las estomatofitas originaron dos linajes: las antocerofitas y las hemitraqueofitas. Las antocerofitas tienen tallos incipientes, no conductores, células con un cloroplasto muy grande y un gametofito con aspecto de tallo lobulado, ramificado, del cual nacen numerosos esporofitos.
13. Las hemitraqueofitas reúnen a los musgos (briofitas), con un sistema de conducción limitado de agua y azúcares, y a las plantas vasculares (traqueofitas), con verdaderos vasos conductores.
14. Las características derivadas más destacadas de los musgos son la presencia de células transportadoras de azúcares y células hidroides, posiblemente homólogas de los elementos de transporte de agua de las traqueofitas, un gametofito con rizoides multicelulares y pequeñas "hojas" agudas, una cápsula donde se forman las esporas, que salen por un opérculo, y rizoides multicelulares.
15. Los musgos poseen alternancia de generaciones que se caracteriza por un gametofito más grande que el esporofito. Cuando la espora haploide germina, forma una red que da origen a los gametofitos, en los que se forman los anteridios y los arquegonios. Si hay suficiente humedad, los espermatozoides nadan y se fusionan con la ovocélula. El cigoto dará el esporofito, que permanece unido al gametofito y depende de él para su nutrición. La meiosis ocurre en el esporofito y genera esporas haploides. La reproducción asexual ocurre por fragmentación.

En síntesis *(Cont.)*

Vasos conductores: las traqueofitas

16. Las plantas terrestres adquirieron dos innovaciones tempranas muy importantes: un cilindro central de tejido vascular dentro del tallo y la raíz. El tejido vascular se especializó en la conducción de agua y sustancias disueltas hacia la parte superior del cuerpo; la raíz permitió la fijación de la planta y la absorción de agua y nutrientes esenciales.
17. El sistema conductor de las traqueofitas modernas consta de dos tejidos diferentes. El xilema, formado por traqueidas y vasos, transporta agua e iones de las raíces a las hojas. El floema, formado por las células cribosas, lleva sacarosa y otros productos de la fotosíntesis a las células no fotosintéticas de la planta.
18. En las plantas terrestres aparece también la hoja de estructura compleja, especializada en la fotosíntesis. Estas hojas pueden ser simples extensiones del tallo con un solo cordón de tejido vascular (micrófilo) o consistir en una lámina con un complejo sistema de nervaduras (megáfilo). Sólo las licofitas poseen una simple extensión del tallo con un solo cordón de tejido vascular (micrófilo).

Sin semillas y con semillas

19. Las plantas con megáfilos dieron origen a dos linajes. Uno de ellos está formado por helechos y equisetos que no producen semillas; en el otro grupo, las espermatofitas, aparece la semilla, estructura que se convirtió en una de las más importantes novedades evolutivas de las plantas terrestres.
20. Los helechos probablemente no constituyen un grupo monofilético. Sus características derivadas más importantes son la presencia de una hoja compuesta (fronde), con folíolos dispuestos de un lado y otro de un eje central, hojas jóvenes, enrolladas en espiral, que se desenrollan al crecer, gametofitos pequeños y fotosintéticos con rizoides pluricelulares y anteridios formados a partir de una célula superficial y con una célula apical que actúa como opérculo.
21. Los helechos viven en zonas húmedas. Tienen tallo subterráneo y no poseen crecimiento secundario. Sus hojas suelen estar divididas en folíolos y tienen una alta relación superficie-volumen, que los hace colectores de luz muy eficientes. La generación dominante es el esporofito. El gametofito es independiente para su nutrición y puede asociarse con hongos.
22. Algunas de las características derivadas del antecesor hipotético de las espermatofitas son la presencia de un tallo con crecimiento secundario, ramificaciones a partir de brotes en las axilas de las hojas y óvulo formado por el gametofito femenino, la sustancia nutritiva y el tegumento.
23. Después de la fecundación, el óvulo se transforma en semilla. El gametofito masculino (grano de polen) es muy reducido y desarrolla un tubo polínico que crece hasta el gametofito femenino.

Semillas con protección y sin ella

24. Las espermatofitas se dividen en cuatros clados. Tres de ellos, las coniferofitas, las gingkofitas y las cicadofitas, no forman flores y tienen semillas sin protección. El cuarto clado, las antofitas, tiene flores y semillas que se forman dentro de un fruto. En la clasificación tradicional, las gimnospermas incluían a las coniferofitas, las gingkofitas, las cicadofitas y las gnetofitas, pero en la actualidad este grupo se considera parafilético.
25. Las coniferofitas tienen tallos y raíces que crecen en grosor debido al crecimiento secundario. Sus características derivadas más destacadas son la presencia de estructuras reproductoras masculinas y femeninas en conos, óvulos en la cara superior de las escamas del cono femenino y gametos masculinos que son conducidos por el tubo polínico hasta la ovocélula.
26. Las antofitas son plantas terrestres, algunas de las cuales volvieron al medio acuático. Presentan dos estructuras que las distinguen del resto de las plantas: la flor y el fruto. Sus características derivadas más destacadas son la presencia de flores complejas compuestas en general por cuatro series de piezas, el óvulo, que se convertirá en semilla, protegido por un carpelo cerrado que formará el fruto, el grano de polen reducido con tres núcleos, el gametofito femenino reducido que forma el saco embrionario, la doble fecundación particular, la madera compleja, con vasos y fibras con células cuya pared gruesa actúa como sostén y floema con células acompañantes, que ayudan a la circulación de los azúcares.
27. La polinización entomófila resultó más eficiente que la anemófila. En ese camino adaptativo fueron seleccionados favorablemente los nectarios y los osmóforos que atraían a los insectos polinizadores. Las plantas con flor y ciertos grupos de insectos son los protagonistas de uno de los casos más impresionantes de coevolución.
28. Es posible encontrar cuatro tendencias principales en la evolución de la flor: reducción en el número de piezas florales, fusión de piezas florales, elevación de las partes florales libres por encima del ovario y cambios en la simetría, de radial a bilateral.
29. El ovario maduro se convierte en fruto y contiene las semillas. Hay distintos tipos de frutos, adaptados a muchos mecanismos de dispersión diferentes.
30. Otro factor que contribuyó al predominio de las angiospermas fue la evolución de sustancias tóxicas o de "mal sabor", que actúan como defensas contra los depredadores.

Cuestionario

1. Las clasificaciones tradicionales consideraban a los musgos y a las hepáticas como parte de un mismo grupo. ¿Por qué se considera hoy que forman parte de dos clados diferentes?
2. Los árboles altos actuales no son mucho más altos que las plantas de las selvas del Devónico.
   - **a.** ¿Qué factores habrán seleccionado positivamente la gran altura en los árboles?
   - **b.** ¿Qué factores, en contraste, habrían seleccionado bajas alturas?
   - **c.** ¿Qué clase de innovación evolutiva podría requerirse para alterar el balance óptimo entre estos factores?
3. En algunas áreas terrestres, las coniferofitas grandes son dominantes o coexisten con las antofitas. Mencione algunas características de las coniferofitas que confieran ventajas a las plantas grandes.
4. Una tendencia importante en la evolución de las angiospermas fue la reducción en el número de piezas florales. ¿Por qué es tan común la reducción, en vez del aumento de la complejidad?
5. Pelerín es la Selva Nocturna imaginada por Michael Ende en su libro *La historia interminable* (1979). Bastián, el protagonista de la historia, hace aparecer en un instante, con la fuerza de su imaginación, una selva poblada de plantas que producen incansablemente flores y frutos de formas y colores maravillosos. En el mundo real, las plantas con flores y frutos conquistaron todos los ambientes que nuestro planeta tiene para ofrecer. ¿Qué adquisiciones fueron determinantes para lograr este éxito?