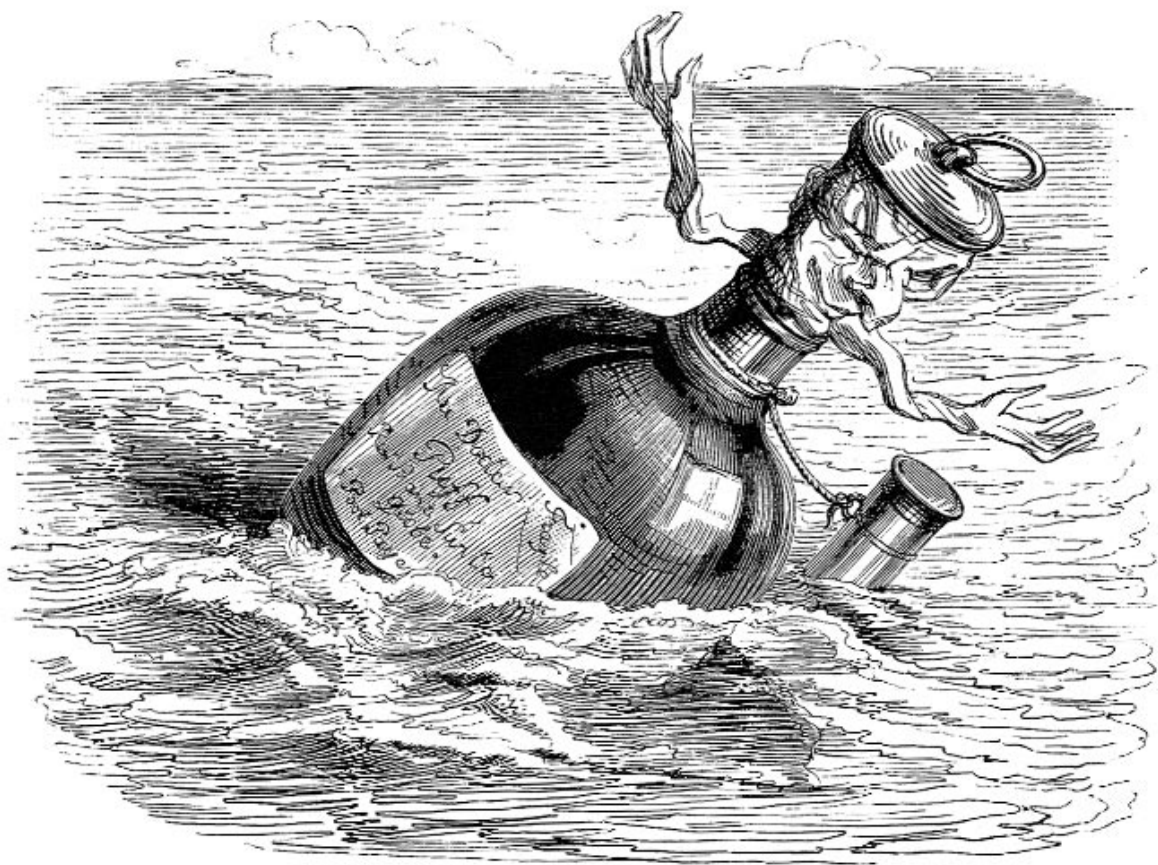


La
colonización
del
medio terrestre
por las plantas



Susana Valencia Ávalos, Jaime Jiménez Ramírez, Gabriel Flores Franco

Las plantas terrestres se caracterizan por poseer un ciclo de vida básico con alternancia de dos generaciones multicelulares distintas, el gametofito haploide (n) produce gametos que al fusionarse originan un cigoto diploide ($2n$), éste se desarrolla y forma un embrión diploide ($2n$), el cual se convertirá en un esporofito maduro ($2n$) que dará origen a esporas haploides (n) a través de meiosis; las esporas al germinar originan un nuevo gametofito haploide, cerrándose así el ciclo de vida (figura 1).

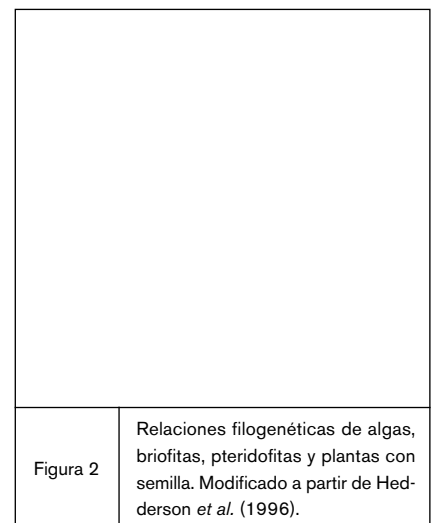
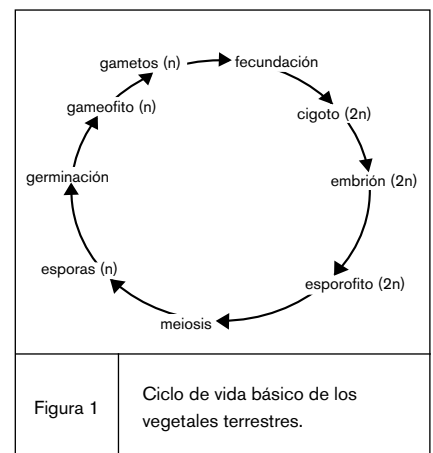
Este ciclo de vida está representado en diferente forma dependiendo del grupo taxonómico al que pertenece una planta determinada. Así, en las plantas vasculares, como los helechos y las plantas con semilla, la fase o generación dominante en tamaño y en tiempo de duración es la esporofítica, es decir la fase que produce esporas y que generalmente es diploide; por ejemplo los árboles, arbustos y hierbas corresponden a la fase esporofítica, mientras que la fase dominante en briofitas (hepáticas, antoceros y musgos) es la gametofítica, donde un ejemplo de esta fase son los musgos que se ponen en los nacimientos. Además del ciclo de vida con alternancia de fases con reproducción oogámica, todas las plantas terrestres presentan otras dos características que las unifica, independientemente del grupo al que pertenezcan (musgos, helechos, gimnospermas, angiospermas): 1) la producción de embrión, es decir la presencia de una etapa pluricelular que depende del gametofito y que puede considerarse como un rudimento de lo que será el esporofito adulto, y 2) la presencia de una pa-

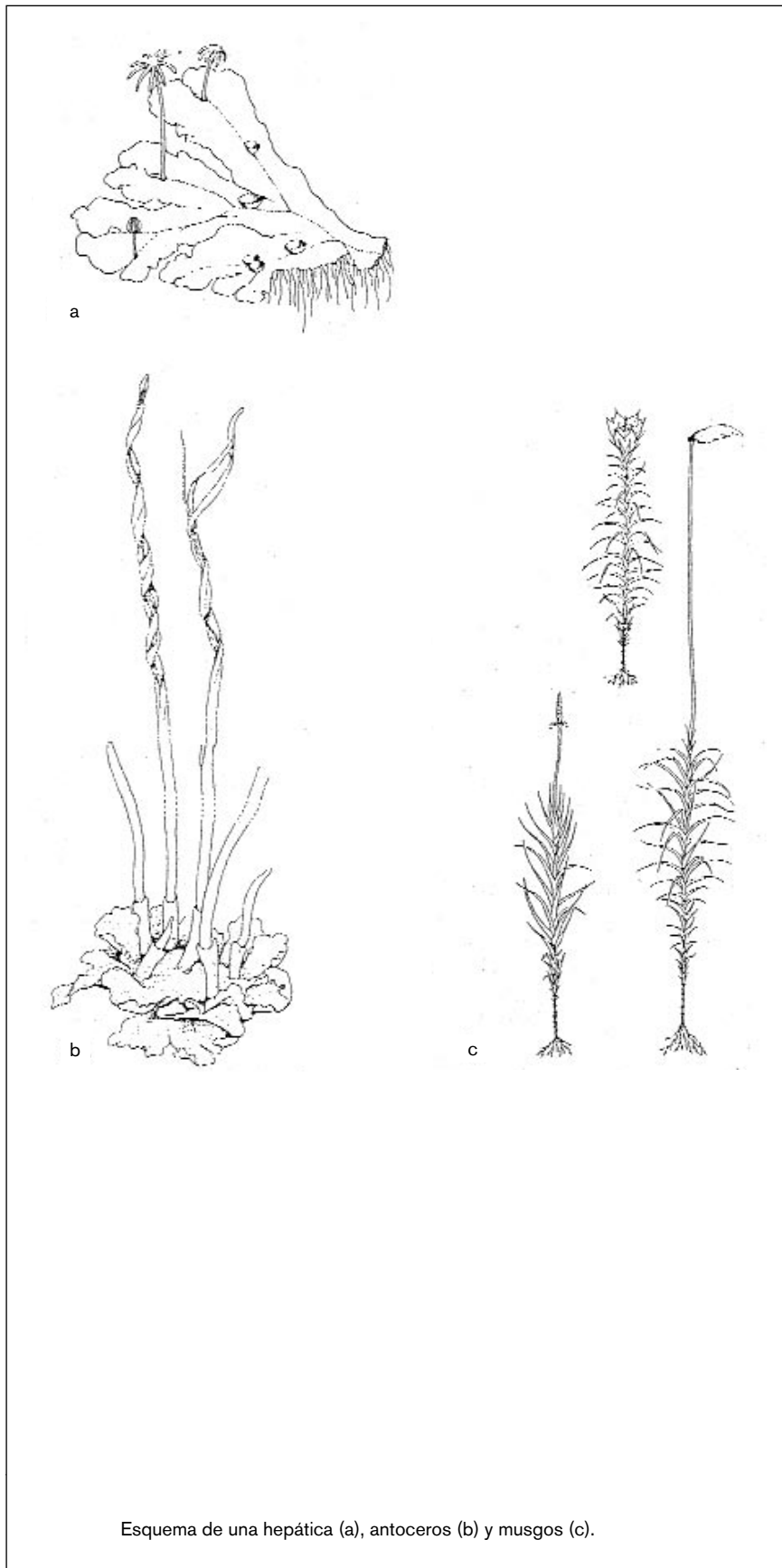
red protectora en las esporas, la cual recibe el nombre de esporopolenina y está conformada por un compuesto químico muy resistente a la desecación y a agentes mecánicos. Entre otros, estos caracteres (ciclo de vida con alternancia de fases, el embrión y la presencia de esporopolenina) permiten reconocerlas como un grupo monofilético, sin embargo las relaciones filogenéticas entre los grupos de las embriofitas son aún muy discutidas.

Uno de los esquemas filogenéticos mejor soportados para estos grupos es el realizado por Hedderon y sus colaboradores, el cual fue obtenido por medio de análisis cladista utilizando secuencias de nucleótidos del gen 18 de ARN ribosomal en algas, musgos y traqueofitas (figura 2).

Muchos han sido los caracteres que se han innovado en las embriofitas a lo largo de su historia, sin embargo cuatro de ellos son de tal magnitud que han permitido a éstas alcanzar una gran diversidad y marcar cambios significativos en su historia evolutiva: el ciclo de vida con alternancia de generaciones, la adquisición del tejido de conducción, la presencia de la semilla y la adquisición del carpelo protector del óvulo. La adquisición de todos estos caracteres está precedida por un evento totalmente impactante que debió ser la base de la aparición y evolución de los mismos: la colonización del medio terrestre por las plantas.

Existe cierta controversia sobre el tiempo de aparición de las plantas en el ambiente terrestre. Gray, con base en la presencia de esporas muy parecidas a las de algunas hepáticas y





musgos actuales, opina que las primeras plantas terrestres aparecieron en el Ordovícico, es decir hace 505 a 440 millones de años. Para Taylor y Graham las evidencias de estos microfósiles (aunados a datos de secuenciación de ADN) sugieren que plantas "anfibia" parecidas a las hepáticas y antoceros actuales dominaron la superficie de la Tierra por al menos 20 o 40 millones de años antes de la aparición de las plantas vasculares, y explican que los tejidos de tales plantas debieron ser muy suaves y de rápida descomposición, por lo que no se pudieron fosilizar y sólo permanecieron esporas y partes microscópicas de tejido resistente y protector.

Con base en la presencia o ausencia de tres intrones mitocondriales de varias plantas terrestres, Qiu Yin-Long y sus colaboradores encontraron que las hepáticas son las primeras plantas terrestres. Gray menciona que la presencia de microfósiles en el Ordovícico Medio implica que hubo una primera radiación de las plantas terrestres con organización parecida a la de las briofitas actuales *sensu lato* (cuadro 1) y que una segunda radiación, que implica un segundo paso en la organización vegetal, está representada por la existencia de esporas triletes similares a las que producen algunos helechos y plantas afines en el Silúrico Temprano a Medio. Asimismo establece que del Ordovícico Medio al Silúrico Temprano existió una rápida colonización por poblaciones pioneras con diversidad genética limitada, tolerancia a la desecación y un ciclo de vida vegetativo breve.

Un aspecto importante, quizá obvio pero que es necesario resaltar, es que sin plantas terrestres verdes no habría animales terrestres, incluyendo al hombre, lo cual implica que las

plantas evolucionaron antes que los animales, proveyéndolos de comida y un ambiente adecuado para vivir y reproducirse. Graham comenta que los primeros registros fósiles de animales terrestres son del Silúrico, de hace aproximadamente 414 millones de años (dos ciempies y un arácnido), lo cual sugiere que en ese tiempo se hallaban establecidos ecosistemas terrestres complejos donde coexistían animales mantenidos por la vegetación existente, que no necesariamente debieron corresponder a plantas vasculares, pudiendo ser del tipo de las briofitas, algas terrestres, hongos y líquenes. No obstante la presencia de microfósiles en el Ordovícico Medio que parecen corresponder a briofitas *sensu lato*, el megafósil que inequívocamente corresponde a una planta terrestre pertenece al género *Cooksonia* (figura 3), una planta vascular que data del Silúrico Medio del norte de Europa. Con base en esto, Delwiche y sus colaboradores establecieron que posiblemente desde el Silúrico Temprano se encontraban ya formas de vida adaptadas a las condiciones del hábitat terrestre y consecuentemente la transición hacia una flora terrestre debió presentarse a finales del Ordovícico.

¿Por qué las plantas terrestres aparecen hasta el Silúrico, o quizá en el Ordovícico? Se ha sugerido que las plantas terrestres surgieron poco después de que las condiciones cambiantes del medio lo permitieron. Esto implica alguna o algunas limitantes ambientales, que disminuyeron cuando aparecieron las primeras plantas terrestres hasta el grado de que fue posible la respuesta adaptativa de las plantas.

Una de dichas limitantes posiblemente fue la luz ultravioleta (uv), ya

que las primeras adaptaciones contra ésta han afectado profundamente el curso de la evolución de las plantas superiores. En particular la luz uv afecta las plantas de varias maneras, la luz de onda larga en dosis pequeñas puede ser benéfica, pero la de onda corta de 250 a 310 nm es dañina y letal.

La incidencia de luz uv sobre la superficie terrestre está relacionada con el aumento de oxígeno, ya que permitió la formación de la capa de ozono que funcionó como filtro para las ondas dañinas. Antes de esto la vida en la Tierra se limitaba a organismos que habitaban en el agua, a profundidades adecuadas que funcionaban como filtro contra los rayos ultravioletas pero que a su vez permitían el paso de luz para la fotosíntesis.

El incremento en los niveles de oxígeno en la atmósfera, debido principalmente a la fotosíntesis de los organismos de los mares, permitió la formación de ozono, sin embargo también se han hecho hipótesis de que la presencia de nitratos y nitritos en solución pudo haberse sumado a la protección contra la radiación uv. Actualmente hay una capa de ozono en la parte más externa de la atmósfera que actúa como un filtro contra la mayoría de los rayos uv, de esta forma desde el momento en que esto sucedió se permitió que los organismos eucariontes sobrevivieran cerca de los cuerpos de agua en tierra firme. Consecuentemente se puede decir que se necesitó una concentración mínima de oxígeno en la atmósfera y una capa protectora de ozono como condiciones para que existiera un ambiente adecuado para la evolución de las plantas y animales terrestres; se cree que estas condiciones se pudieron ha-

ber presentado a partir del Silúrico y quizá desde el Ordovícico Medio.

Berkner y Marshall proponen que el escudo protector de ozono se formó sobre la superficie terrestre cuando el oxígeno obtenido en la atmósfera primitiva alcanzó aproximadamente 1% del nivel atmosférico actual. De manera general, la cantidad de oxígeno aumentó progresivamente desde hace aproximadamente 2-500 millones de años, lo cual se ha podido constatar gracias a las mediciones con isótopos de carbono. Es interesante resaltar que los incrementos mayores en la concentración de oxígeno han coincidido con eventos de aumento en la diversidad de organismos, principalmente los autótrofos como las algas planctónicas, y con la aparición de eucariontes más complejos. De esta forma el incremento de oxígeno tuvo consecuencias favorables en la reproducción y evolución de los vegetales, lo cual a su vez incrementó la diversidad y el número de individuos de las especies, trayendo como consecuen-

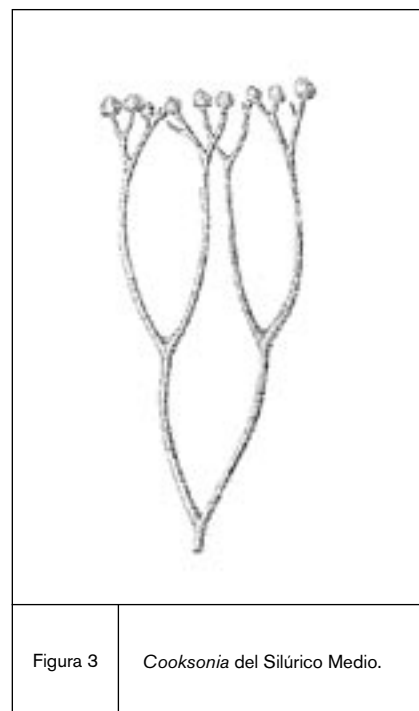


Figura 3

Cooksonia del Silúrico Medio.

cia la producción de más oxígeno, que al principio excedió la tasa de consumo del mismo. Así se desarrolló una atmósfera rica en oxígeno.

Otra limitante para que las plantas colonizaran la superficie terrestre fue la formación del suelo, ya que originalmente el suelo pudo estar desprovisto de material húmico o material biológico disponible para la nutrición de las plantas.

Se ha propuesto que el factor atmosférico que jugó un papel determinante en la formación del suelo fue la alta concentración de dióxido de carbono (18 veces más alto que el actual) que permitió una lluvia más ácida, lo cual a su vez produjo la desintegración física de la roca madre que permitió la formación inicial del suelo. La alta concentración también favoreció la fotosíntesis en microorganismos y elevó la concentración de microbios que actuaron posteriormente en la descomposición de los organismos muertos para incorporar nutrientes al suelo que pudieran ser utilizados por la siguiente generación de organismos.

Otro factor que pudo haber contribuido a la formación del suelo es la presencia de líquenes (asociación de

hongos y algas) como colonizadores de roca madre; éstos se han encontrado en el registro fósil con una antigüedad de al menos 400 millones de años, y se considera que algunos fósiles que datan de hace 650 millones de años también pueden pertenecer a líquenes.

Los ancestros de las embriofitas

Anteriormente se postulaba que los ancestros de las plantas verdes pertenecían a un género como *Fritschiella* (figura 4), que exhibe un "tallo" con partes erectas y rizoides; esta morfología es llamada condición heterótrica y representaría una forma ancestral para las plantas terrestres. Esta condición puede reflejarse en la organización de vegetales terrestres donde es posible que haya una porción parenquimatosa de crecimiento postrado, así como ramas y partes erectas. A nivel de morfología gruesa, y dentro de un contexto evolucionista, no había otro candidato para ser ancestro de las plantas terrestres más que individuos como los de este género.

En los últimos años ha existido una reevaluación total de la taxonomía de las algas verdes con base en

estudios estructurales, bioquímicos, de reproducción, celulares y de secuenciación génica. Este tipo de datos se consideran como caracteres conservadores desde el punto de vista evolutivo, y por lo tanto pueden ser menos susceptibles a los paralelismos y convergencias.

Cuando se realizan comparaciones de diferentes grupos de algas con plantas terrestres utilizando datos como los expuestos en el párrafo anterior, las Chaetophoraceae (en donde se ubica el género *Fritschiella*) deben ser abandonadas como el grupo más cercano a las plantas terrestres, y se propone que los candidatos ideales deben estar en las algas Charophyceas, donde el mejor candidato para grupo hermano de las embriofitas es sin duda el género *Coleochaete* (figura 2).

Coleochaete consiste en una placa base de células fijas al sustrato de aproximadamente 1 mm de diámetro (figura 5). La placa de células tiene hileras cortas y radiadas de células unidas lateralmente formando un tallo pseudoparenquimatoso o parenquimatoso monostromático (según la especie). Cuando la planta se reproduce las células internas del tallo pueden formar zoosporas biflageladas



Figura 4

Condición heterótrica de *Fritschiella*.

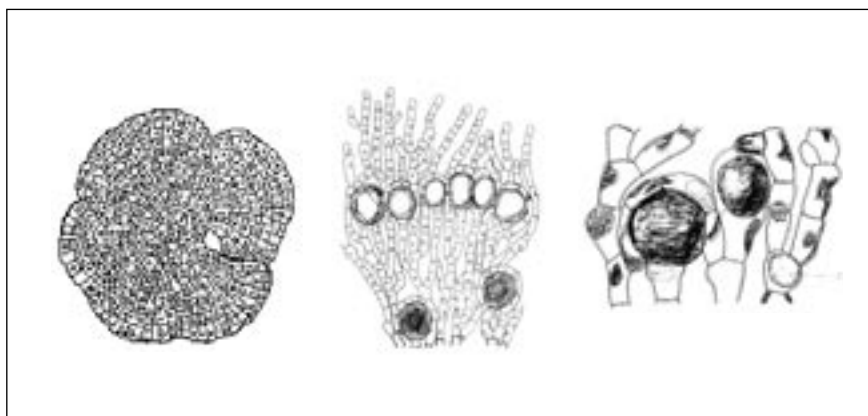


Figura 5

Aspecto general de *Coleochaete*.



para la reproducción asexual, y para la reproducción sexual lo hacen mediante oogamia. En este sentido algunas células del margen cambian para formar oogonios (células huevo) que subsecuentemente se envuelven por crecimiento posterior de filamentos vegetativos. Después de la fecundación el cigoto formado permanece en el oogonio por un tiempo, las paredes de las células que rodean al cigoto producen invaginaciones digitadas que permiten una mayor superficie de contacto con el cigoto, se facilita la transferencia de nutrimentos para el cigoto en crecimiento y ahí crece para posteriormente pasar por meiosis y originar de 8 a 32 esporas por cigoto. Ninguna otra alga verde exhibe esta característica que comparte con las embriofitas.

La posibilidad de que *Coleochaete* sea el grupo hermano más cercano

de las plantas terrestres se ve reforzada con los estudios de citoquinesis (división celular), la presencia de la enzima fotorrespiratoria glicolato oxidasa, los organelos fotorrespiratorios o peroxisomas, las estructuras multiestratadas en los gametos masculinos, los compuestos parecidos a la lignina y a la esporopolenina en *Coleochaete*, así como datos sobre secuenciación de ADN de cloroplastos y mitocondrias que son compartidos entre ambos grupos, es decir entre *Coleochaete* y las plantas terrestres.

Se ha demostrado matemáticamente que *Coleochaete* y *Parka*, del Silúrico Superior y Devónico Medio, son muy similares. Sin embargo, como es señalado por Graham, no existen fósiles de algas Charophyceas anteriores a la aparición de las primeras plantas terrestres para ligar a estas últimas con un posible ancestro.

Las primeras plantas terrestres

La transición de las plantas de un hábitat acuoso a uno terrestre condujo a la adquisición de varias características que permitieron hacer frente al nuevo medio.

Entre las adaptaciones que se debieron dar en el paso de las algas verdes a las primeras plantas terrestres o plantas "anfibia" (semiacuáticas), que en su mayoría todavía crecen muy cerca de cuerpos de agua, como por ejemplo las hepáticas, antoceros y musgos, están el desarrollo de una zona de crecimiento apical y de diferenciación de tejidos, de cutina para impermeabilizar las partes aéreas, de poros para intercambio gaseoso, de un escudo para protegerse de la luz ultravioleta, de esporas resistentes a la desecación mediante la esporo-



polenina, de una estructura como la raíz o rizoides que absorbiera y anclara a la planta al sustrato y de gametos nadadores.

Las adaptaciones de una existencia semiacuática a una totalmente terrestre implicaron el desarrollo de un tejido de conducción que suministra agua a toda la planta, como el xilema, un soporte mecánico para las plantas proporcionado por la lignina, meristemos laterales que permitieran un crecimiento secundario para a su vez alcanzar grandes alturas, una región absorbente de los nutrimentos del suelo más eficiente —así surgieron los sistemas de micorrizas, esto es, una asociación con hongos—, un sistema de reproducción independiente del agua, la reducción de la tasa superficie/volumen para protección por desecación y el intercambio gaseoso regulado y realizado a través de los estomas. Tanto estas adaptaciones

como las mencionadas en el párrafo anterior debieron haberse originado a partir de elementos preexistentes y de metabolismos primarios heredados de sus posibles ancestros.

Todas estas adaptaciones se pueden organizar para su discusión en tres grupos: las adaptaciones bioquímicas, las morfológicas vegetativas y las reproductivas.

Las adaptaciones bioquímicas

En la colonización del ambiente terrestre se requirieron principalmente tres innovaciones bioquímicas; la primera fue el desarrollo de la cutina que forma la cutícula, la segunda la elaboración de un metabolismo fenilpropanoide que condujo a la formación de la lignina, y la tercera la aparición de la esporopolenina. La primera y la tercera son importantes para evitar la pérdida de agua y la se-

gunda fue una solución ante el problema de los rayos ultravioleta y para conferirle una mayor resistencia a las plantas en su hábito erecto.

Dada la necesidad de absorber luz para la fotosíntesis, fue necesario prevenir el daño por la radiación ultravioleta. La cutícula puede absorberla cuando la radiación corresponde a la longitud de onda visible, pero las plantas necesitan compuestos capaces de absorber luz ultravioleta con mayor eficiencia, tal como la lignina.

Lowry y sus colaboradores propusieron que la evolución química de la lignina se dio a partir de la deaminación reductiva de algunos aminoácidos aromáticos como la tirosina, presentes en algas, ya que el residuo p-cumarilo producido por la deaminación de la tirosina, es un compuesto más efectivo como un agente de filtración de luz UV que la tirosina misma.

En general, los ácidos fenólicos (derivados de los aminoácidos aromáticos de algas) funcionaron como protección contra la luz ultravioleta, la depredación y la autotoxicidad de la misma planta.

Particularmente para la formación de la lignina se ha especulado que se debió presentar la siguiente secuencia de condiciones durante el Paleozoico Inferior: la filtración de rayos ultravioleta condujo a la acumulación de ácidos fenólicos en los progenitores de las primeras plantas terrestres; una selección posterior en favor de la protección contra la radiación UV, la depredación y la autotoxicidad originó una diversidad de compuestos fenilpropanoides como alcoholes cinamilos y sus glucósidos, conocidos como precursores directos de la lignina; la acumulación de oxígeno durante el Ordovícico y el Silúrico debida al incremento de la productividad de las algas y quizá por las plantas no vasculares permitió la polimerización de la lignina. Así, las primeras rutas de síntesis de lignina dependieron de la presión parcial de oxígeno. De esta forma se pudo formar una lignina primitiva como base para la verdadera lignina presente en las plantas vasculares actuales (figura 6).

La elaboración de metabolitos secundarios, como alcaloides, terpenoides y particularmente la producción de lignina, favoreció la diversificación de las plantas; la lignina en especial proveyó de un mayor soporte a las plantas al asociarse con la celulosa y además propició el desarrollo del sistema vascular.

La tercera adaptación bioquímica corresponde a la aparición de la esporopolenina, la cual es un compuesto químico que se encuentra protegiendo a las esporas y granos de polen. Se

conoce poco sobre la estructura de este compuesto debido a que ni los ácidos ni las bases más fuertes permiten descomponerlo; incluso es considerado como el biopolímero más resistente de la Tierra.

Las adaptaciones morfológicas vegetativas

Stewart y Rothwell proponen que una organización parenquimatosa es necesaria para prolongar la existencia de los vegetales en un ambiente terrestre desecante. Los tejidos se diferencian y se originan a partir de un meristemo apical. En plantas terrestres la tendencia a la desecación se reduce por organización parenquimatosa combinada con restricción de hábitats con diferentes condiciones de humedad. Además, como ya se mencionó, algunas sustancias han evolucionado para reducir la evaporación, como por ejemplo la cutina de la cutícula en tallos, hojas, frutos y semillas, y la suberina, la cual se deposita en las paredes de las células de la corteza cubriendo troncos, ramas y raíces. Además, las plantas deben absorber el agua y los nutrientes que en el medio acuático tenían por todo el cuerpo, para lo cual las raíces y los rizoides son las estructuras adecuadas y también funcionan como estructuras de anclaje. Adicionalmente se ha propuesto con fuertes evidencias circunstanciales que los hongos jugaron un papel grande en la colonización exitosa de la tierra al presentar asociaciones micorrízicas con plantas, facilitándoles la obtención de nutrientes. Las interacciones de plantas verdes con micorrizas están ampliamente distribuidas, entre 80 y 90% de las plantas terrestres presentan este tipo de asociación y las plantas sin

hongos micorrízicos son menos competitivos que las que sí los tienen.

Una vez que agua y nutrientes están en el interior de la planta, (a través de la raíz o rizoides que los absorbieron), es necesario distribuirlos por toda ella, especialmente a las zonas de fotosíntesis; para esto las plantas utilizan los tejidos de conducción, que en el caso de plantas vasculares están formados por xilema y floema. El xilema está formado por células cilíndricas que se continúan entre sí, son células muertas sin contenido citoplasmático y presentan su pared celular secundaria recubierta por lignina. La función principal del xilema es la conducción de agua y sales minerales a toda la planta. Por su parte el floema transporta sustancias elaboradas, y está asociado al xilema y formado por células vivas cilíndricas, carentes de núcleo y de menor tamaño que las del xilema.

La presencia de lignina en las células del xilema le confiere a la planta mayor fuerza y soporte, y apoyando esta función de manera muy eficiente están las células fibrosas o fibras, las

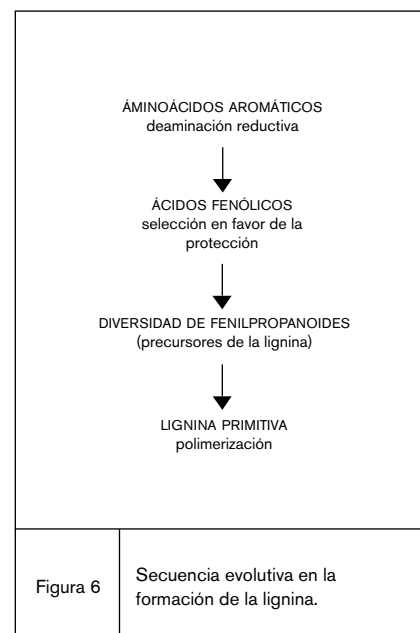
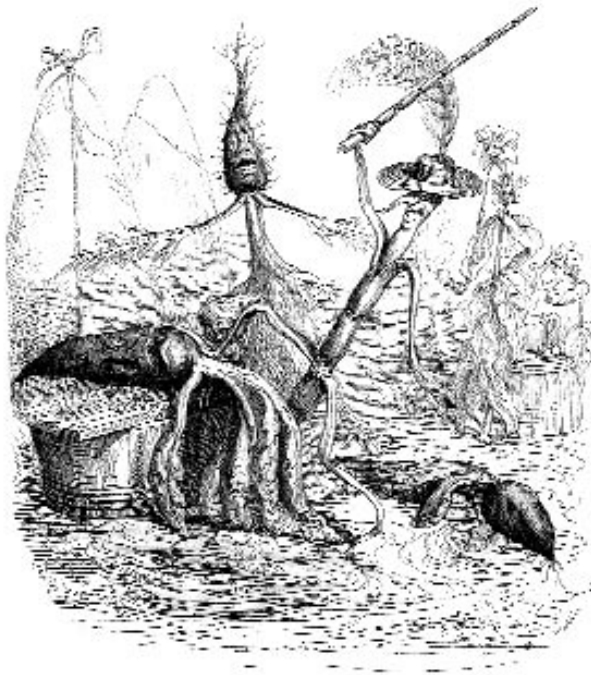


Figura 6 Secuencia evolutiva en la formación de la lignina.



cuales son células muertas, cilíndricas, muy largas y delgadas, con una luz o lumen reducido y una pared secundaria de lignina muy gruesa, que es precisamente la que le confiere resistencia a las plantas. Por otro lado, las plantas terrestres tales como hepáticas, antoceros y musgos carecen de tejido de conducción como el xilema y el floema, ya que pueden absorber los nutrimentos a través de todo su cuerpo y transmiten el agua y los nutrimentos por difusión a toda la planta. Sin embargo, en algunos musgos se considera que presentan un tejido de conducción en su fase gametofítica, aunque no muy eficiente, formado por células conocidas como hidroides y leptoides y que serían análogas al xilema y floema respectivamente.

Las plantas terrestres actuales presentan asociaciones con hongos o con cianobacterias que les ayudan a absorber ciertos nutrimentos que no pueden ser tomados directamente por

ellas solas. Kenrick y Crane argumentan que la aparición de bacterias y hongos en un medio terrestre seguramente precedió a la de las embriofitas, y su asociación fue la base para la subsecuente evolución de las plantas terrestres, sobre todo si se considera que los suelos al principio de la colonización terrestre eran muy pobres en nutrimentos; el papel de los hongos micorrízicos y bacterias tuvo una importancia grande, pues facilitó la obtención de nutrimentos.

Lejos de su habilidad para conservar y reemplazar el agua perdida por desecación, las plantas terrestres pierden agua cuando absorben bióxido de carbono de la atmósfera, el cual es su única fuente de carbono para la elaboración de su alimento. La concentración actual de bióxido de carbono en la atmósfera es mínima (0.03%) y es absorbido por las células de los vegetales para la realización de la fotosíntesis, para ello están los poros y estomas que permiten la entrada de bióxido

de carbono al interior de la planta para que quede en contacto con las paredes de las células fotosintéticas que se arreglan laxamente, aumentando así la superficie de contacto de las células con el medio y absorbiendo de una forma más eficiente el bióxido de carbono. Pero los poros y estomas no sólo permiten la entrada de gases, sino también la salida de vapor de agua hacia la atmósfera; para contrarrestar este problema los estomas pueden regular la abertura y cierre para reducir la pérdida de agua. Los poros son estructuras menos complejas y sólo ciertos tipos de ellos pueden regular su abertura y cierre.

Stewart y Rothwell han enfatizado la importancia de los papeles combinados, es decir las adaptaciones vegetativas, elementos de conducción, cutículas, estomas y sistemas para la distribución interna de gases, ya que todos ellos en conjunto juegan un papel importante en la supervivencia de las plantas verdes en el ambiente desecante.

Las adaptaciones reproductivas

En algunas clorofitas hay reproducción oogámica y el cigoto se retiene en el oogonio por un tiempo determinado; esta tendencia a retener el cigoto se amplifica en briofitas y plantas vasculares, donde éste se mantiene en un órgano reproductor multicelular para desarrollarse en un embrión multicelular bien protegido. De manera general, en las plantas terrestres hay una tendencia a la protección de las estructuras reproductoras, así los gametos femeninos y masculinos están protegidos en estructuras pluricelulares. Por su parte las esporas se producen en una cápsula o esporangio pluricelular y además la esporopole-



nina protege a las esporas y granos de polen de acciones mecánicas, rayos ultravioletas y desecación.

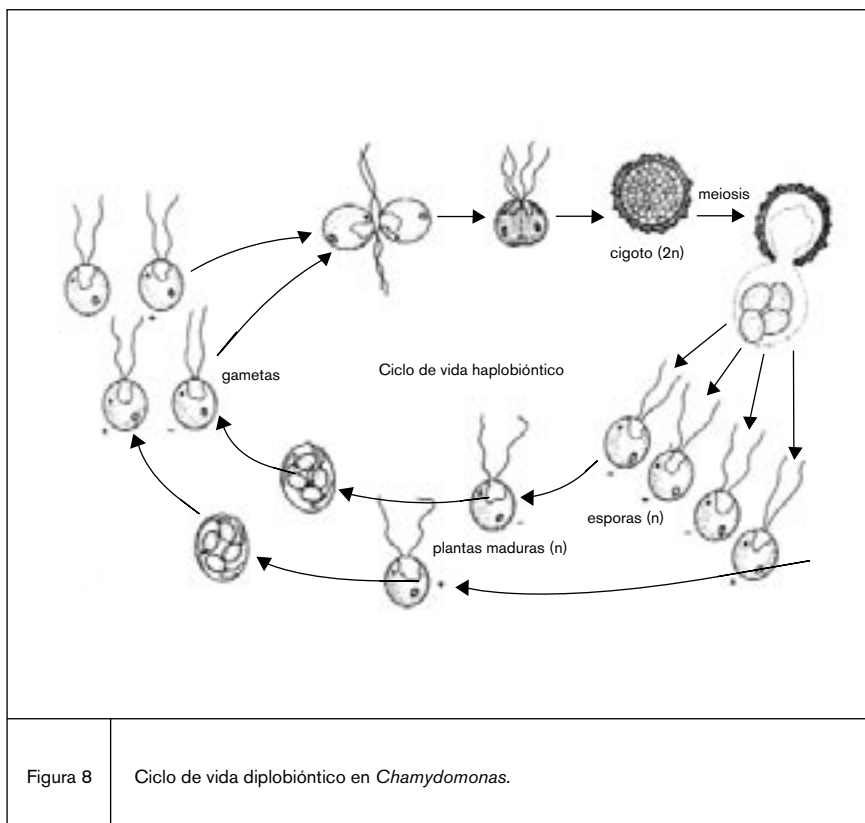
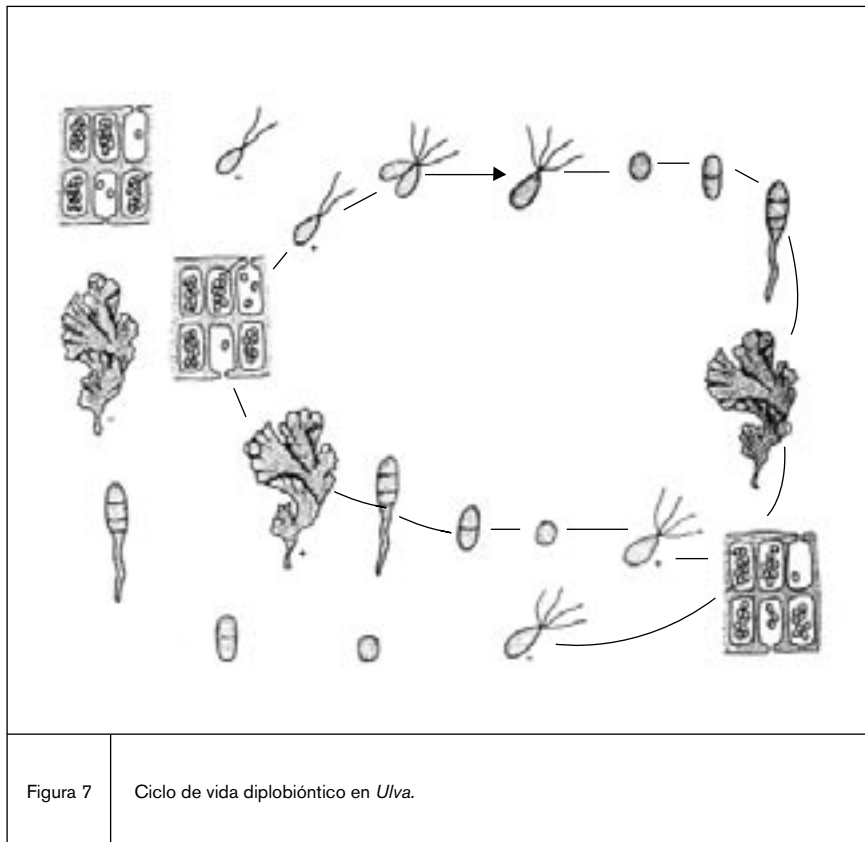
Una característica universal de los vegetales terrestres es la alternancia de dos fases en su ciclo de vida: la fase gametofítica (n) y la esporofítica ($2n$), mismas que alternan entre sí. La definición de alternancia de fases, de acuerdo con Stewart y Rothwell, sólo se aplica a embriofitas en las cuales hay una fase multicelular productora de gametos (el gametofito) alternando con una fase multicelular productora de esporas (el esporofito). De

acuerdo con Graham, la característica más distintiva del ciclo reproductivo de las plantas terrestres es que las oosferas son retenidas en el gametofito parental, donde son fecundadas para formar el cigoto y posteriormente también retienen éste para formar un embrión dependiente del gametofito parental. Esta asociación tan estrecha entre las dos generaciones de las embriofitas es muy significativa, de acuerdo con Bold, pues sugiere que la retención y alimentación del cigoto dentro del gametofito quizá fue el estímulo para las modificaciones del

esporofito en la mayoría de las plantas terrestres.

Las teorías

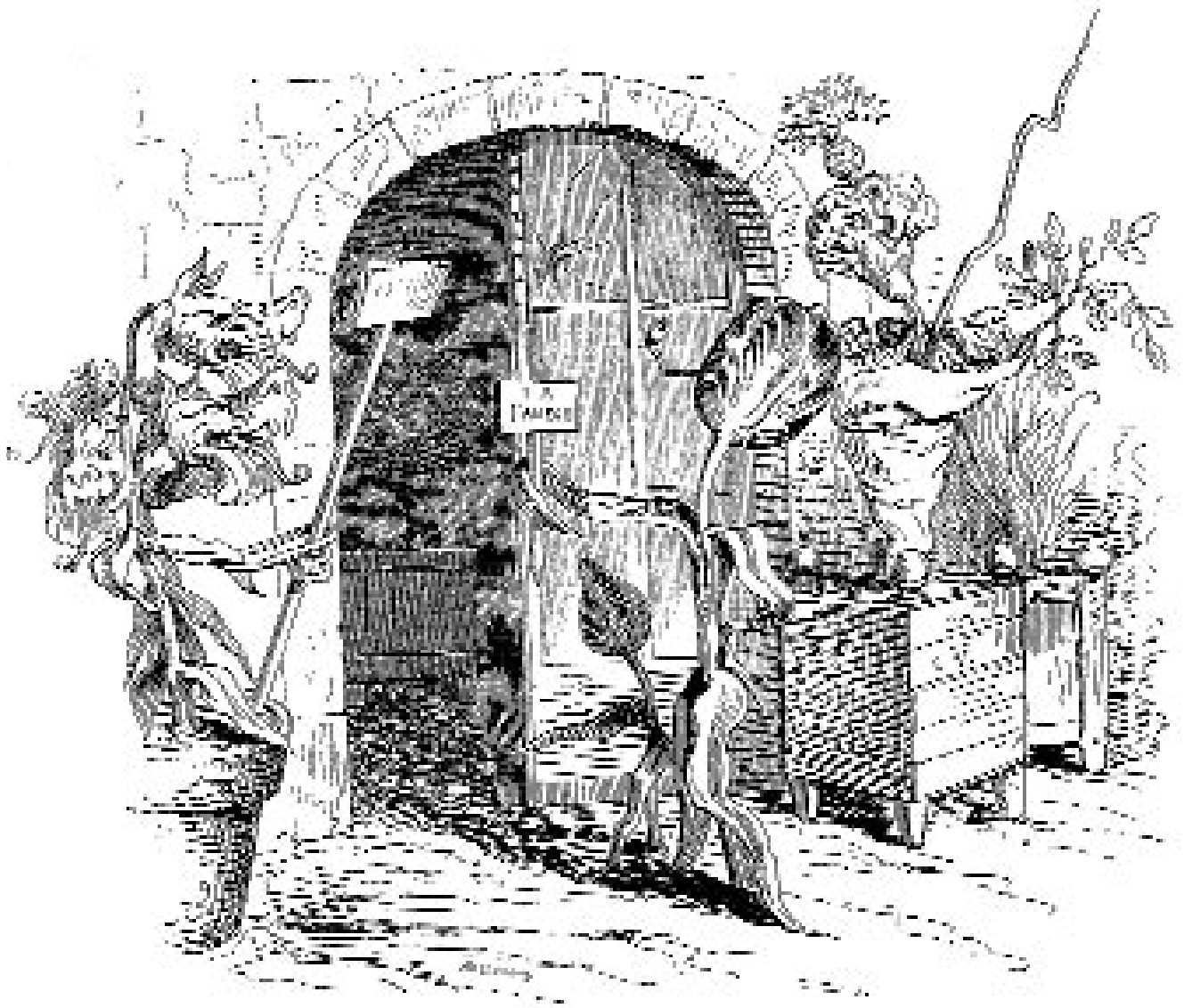
Es interesante conocer cómo se originó esta relación entre las dos generaciones en las embriofitas. Existen dos teorías para explicar la relación del gametofito y el esporofito y el origen de éste último en plantas terrestres: la primera, la teoría homóloga o antitética, fue postulada inicialmente por Celakovsky en 1874 como una idea para explicar el origen del ciclo



de vida de las plantas terrestres, y posteriormente fue utilizada y reforzada por diversos autores para refutar la teoría de Bower (que se explica más adelante).

La teoría homóloga establece que las plantas terrestres provienen de algas verdes diplobiónticas, es decir, que presentaban alternancia de dos generaciones o fases (haploide y diploide) independientes (de vida libre) e isomórficas, como el género *Ulva*. En esta teoría el problema es explicar cómo apareció el esporofito y cómo pudo éste, siendo de vida libre, establecer relaciones nutricionales con el gametofito independiente. La teoría se basa en que si se exponen a las mismas condiciones externas la fase haploide y diploide, entonces alcanzarán la misma forma. Evidencias de esta teoría son los esporofitos fotosintéticos y el gametofito con traqueidas en el género *Psilotum*, así como los fenómenos de apogamia (producción de un esporofito sin la formación de gametos) y de aposporia (de un gametofito sin la formación de esporas) que se presentan en musgos y helechos principalmente (figura 7).

La segunda teoría, de la interpolación o intercalación, fue postulada por Bower en 1935 y por Allen en 1937. Ésta asume como premisa básica que la fase que forma gametos es más primitiva y evolucionó primero, lo cual está soportado por la línea de las chloofitas. En el ciclo de vida de estas algas la singamia o unión de gametos ocurre en el agua y se forma un cigoto diploide. La meiosis ocurre cuando el cigoto germina y produce cuatro esporas haploides. Las esporas se desarrollan en nuevos organismos haploides productores de gametos. Este tipo de ciclo de vida es llamado haplobióntico debido a que está representado bá-



sicamente por la fase haploide, mientras la diploide está reducida sólo al cigoto (figura 8).

En esta teoría la fase esporofítica diploide de las plantas terrestres se explica como una novedad que está representada por una estructura multicelular que ha sido interpuesta entre dos fases haploides sucesivas debido a un retraso en la meiosis del cigoto, el cual primero puede crecer o dividirse por mitosis y posteriormente pasar por meiosis; tal estructura adquiere cada vez más complejidad evolutiva hasta alcanzar la presentada

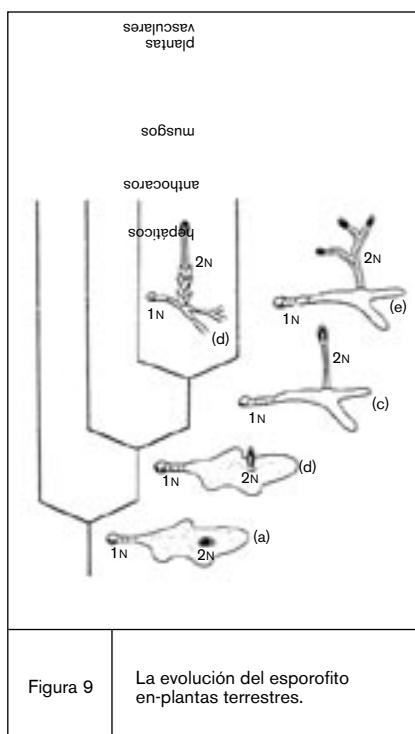
en plantas vasculares. Las fases haploide y diploide son heteromórficas. Esta teoría brinda una explicación satisfactoria del esporofito en briofitas *sensu lato*, donde el esporofito depende del gametofito y a medida que el esporofito aumenta en tamaño y complejidad aparece tejido fotosintético que le permite al esporofito tener cierto grado de independencia. Esta teoría explica cómo el gametofito pudo transportar el esporofito al ambiente terrestre y protegerlo de las adversidades de este medio. Una vez adaptado al ambiente terrestre, el es-

porofito alcanzó independencia por la evolución de su tejido fotosintético y vascular. Desde esta perspectiva es apoyada la idea de que las embriofitas evolucionaron de un ancestro algal del tipo de *Coleochaete* (Figura 9).

Graham afirma que sea cual fuere la teoría verdadera sobre el origen de la dependencia nutricional del esporofito la secuencia de pasos para llevar a esta dependencia debió ser la misma: 1) reproducción sexual oogámica, 2) retención de la oosfera en el gametofito al momento de la fecundación, 3) retención del cigoto y de-

sarrollo posterior en el gametofito, y 4) el establecimiento de una relación nutricional y de desarrollo entre el esporofito y el gametofito.

Teniendo estos pasos como base, Graham menciona que es poco probable que las plantas terrestres evolucionaran a partir de algas verdes con ciclo de vida diplobióntico tales como *Ulva*. Por el contrario, la hipótesis de Bower, que dice que las plantas terrestres evolucionaron de algas verdes haplobiónticas similares a la actual *Coleochaete*, tiene la ventaja de que la mayoría de los pasos evolutivos mencionados se habrían dado previamente en el alga verde ancestral. Además, los estudios filogenéticos moleculares y morfológicos establecen a *Coleo-*



chaete como una parte del grupo ancestral de los vegetales.

Finalmente, con base en lo anterior se puede concluir que son muchos los aspectos ambientales y las características que debieron adquirir las plantas para poder invadir el adverso medio terrestre desecante, y aunque cada vez se conocen nuevos datos que permiten interpretar cómo debieron ser las condiciones ambientales del pasado para la colonización terrestre, cómo pudo ser el posible ancestro de las embriofitas, cuál es su pariente actual más cercano y cuál pudo ser el posible origen de su ciclo de vida, aún queda mucho por investigar y descubrir alrededor de este tema.



Susana Valencia Ávalos, Jaime Jiménez Ramírez y Gabriel Flores Franco
Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bold, H. C., C. J. Alexopoulos y T. Delevoryas. 1989. *Morfología de las plantas y los hongos*. Ed. Omega, Barcelona.

Delwiche, C. H. F., L. E. Graham y N. Thomson, 1989. "Lignin-like compounds and sporopollenin in *Coleochaete*, an algal model for land plant ancestry", en *Science*, núm., pp. 399-402.

Graham, L. E. 1985. "The origin of the life cycle of land plants", en *American Science*, núm. 73, pp. 178-186.

Graham, L. E. 1993. *Origin of the life cycle of land plants*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.

Graham, L. E. 1996. "Green algae to land plants: an evolutionary transition", en *J. Plant Res.*, núm. 109, pp. 241-251.

Gray, J. 1985. "The microfossil record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970-1984", en *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, núm. 309, pp. 167-195.

Hedderson T. A., R. L. Chapman y W. L. Rootes. 1996. "Phylogenetic relationships of bryophytes inferred from nuclear-encoded rRNA genes sequences", en *Pl. Syst. Evol.* núm. 200, pp. 213-224.

Kenrick, P. 1994. "Alternation of generations in land plants: new phylogenetic and palaeobotanical evidence", en *Biological Review*, núm. 69, pp. 293-330.

Kenrick, P. y P. R. Crane, 1997. "The origin and early evolution of plants on land", en *Nature*, vol.-4, núm. 389, pp. 33-39.

Lowry, B., D. Lee y Ch. Héban. 1980. "The origin of land plants: A new look at an old problem", en *Taxon*, núm. 29 (2/3), pp. 183-197.

Stewart W. N. y G. W. Rothwell, 1993. *Paleobotany and evolution of plants*. Cambridge Univ. Press, Nueva York.

Taylor, W. A. 1995. "Spores in earliest land plants", en *Nature*, núm. 373, pp. 391-392.

Qiu, Yin-Long, Y. Cho, J. C. Cox y J. D. Palmer. 1998. "The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants", en *Nature*, núm. 394, pp. 671-674.

Willis, K. J. y J. C. McElwain. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press.