

Plantas vasculares

Ir a PPT

Como hemos visto en clases anteriores, a partir de ancestros acuáticos se diversificaron dos líneas de organismos: los briófitos y las plantas vasculares. Ambas líneas lograron adaptarse al medio terrestre adoptando estrategias vegetativas diferentes (poiquilohidria frente a homeohidria) y reproductoras específicas (cambios en el ciclo vital). [Ver Tema 10, Plantas terrestres].

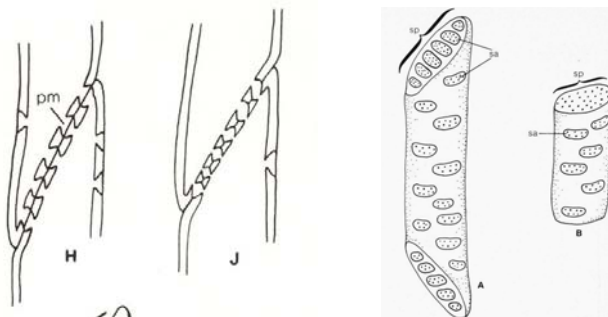
En las plantas vasculares el gametofito es pequeño y muy reducido mientras que el esporofito es la fase dominante del ciclo, y es estructuralmente complejo y poliesporangiado. Las principales características del **esporofito** son las siguientes:

- Presenta **raíces** (salvo en las más primitivas) para anclarse y absorber agua y sales minerales del suelo, grandes **hojas** capaces de absorber luz para la fotosíntesis, y **tallos** que mantienen erguida la planta.



Ejemplos de raíces, hojas y tallo en plantas vasculares

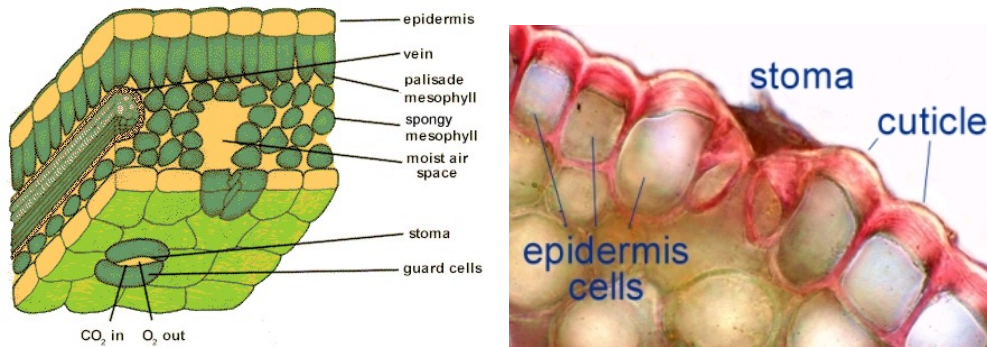
- El soporte estructural lo proporciona la **lignina**, compuesto que refuerza las paredes secundarias de las células.
- Tiene **tejidos conductores** (xilema y floema) por donde se transporta el agua y los nutrientes desde unas partes de la planta a otras.



Izquierda: elementos del xilema, **traqueidas** y **tráqueas** (en sección). **Derecha:** elementos del floema, **células cribosas** y **tubos cribosos**.

- Toda la planta está recubierta por una **cutícula** formada por compuestos impermeabilizantes que evitan la pérdida de agua desde el interior hacia la atmósfera,

y paralelamente tiene aperturas regulables (**estomas**) que permiten y controlan el intercambio gaseoso con la atmósfera y minimizan las pérdidas de agua.



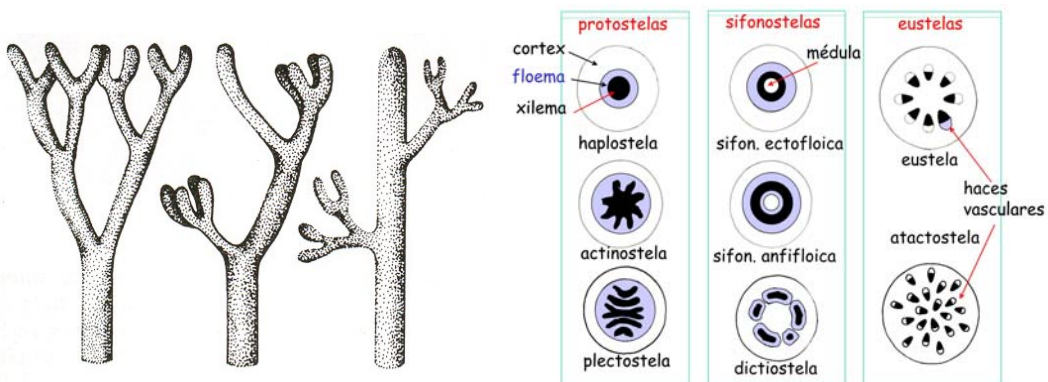
Esquema de la estructura de una hoja (izquierda) y detalle de la epidermis con estomas y cutícula

Podéis repasar la estructura de la raíz, tallo y hojas (*interactive review*) en: <http://bio1152.nicerweb.com/Locked/media/lab/plantae/organs/index.html>

La combinación de todos estos rasgos ha permitido que las plantas vasculares sean en la actualidad los organismos más conspicuos y los productores primarios más importantes en los ecosistemas terrestres. A través del registro fósil y del estudio de los representantes actuales se puede trazar como ha sido la evolución de las estructuras vegetativas y reproductoras.

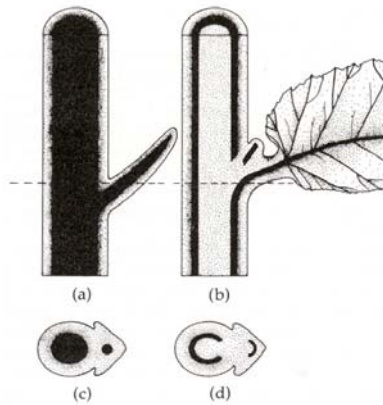
En las estructuras vegetativas los rasgos en los que se observa una mayor diversificación son los siguientes:

- Tipo de ramificación (dicotómica, pseudomonopódica, monopódica, simpódica).
- Sistema vascular con modificaciones importantes en:
 - las células del xilema (traqueidas, tráqueas) y del floema (células cribosas, tubos cribosos)
 - en la disposición en el tallo (tipos de estela: protostelas, sifonostelas y eustelas).



Izquierda: tipos de ramificación, dicotómica, pseudomonopódica, monopódica. **Derecha:** tipos de estelas, protostelas, sifonostelas y eustelas. Observe que los dos últimos tipos presentan **médula** (tejido parenquimático) en el centro

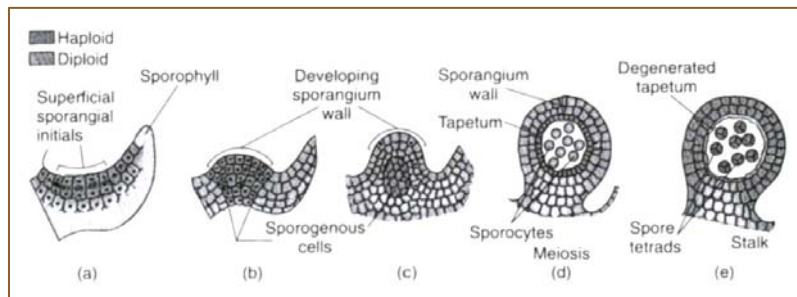
- Tipos de hojas (microfilos, megafilos).



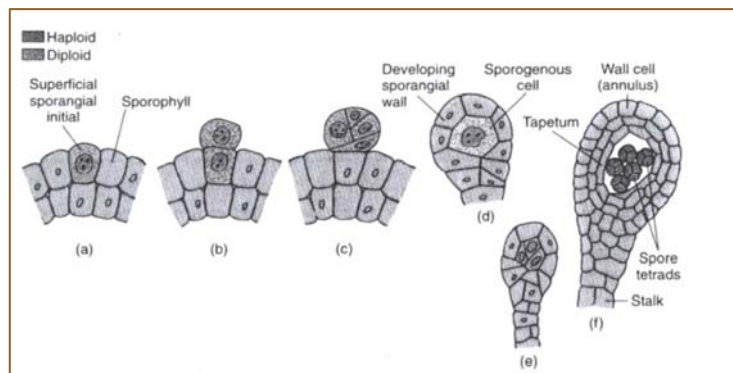
Sección longitudinal a través de un tallo con: **protostela y microfillo** (izquierda), y **sifonostela y megáfilo** (derecha). Raven et al. (1991)

En las estructuras reproductoras también se han producido cambios especialmente en:

- Los esporangios:
 - Tipo (eusporangios, leptosporangios)
 - Posición (Terminal, lateral, adaxial, abaxial)
 - Agrupación (libres, agrupados (soros), soldados (sinangios), en estróbilos (conos)
 - Iguales o diferenciados (megasporangios, microsporangios)
- Las esporas
 - Función (homósporas, heterósporas)
 - Tipo de desarrollo (exospórico, endospórico)

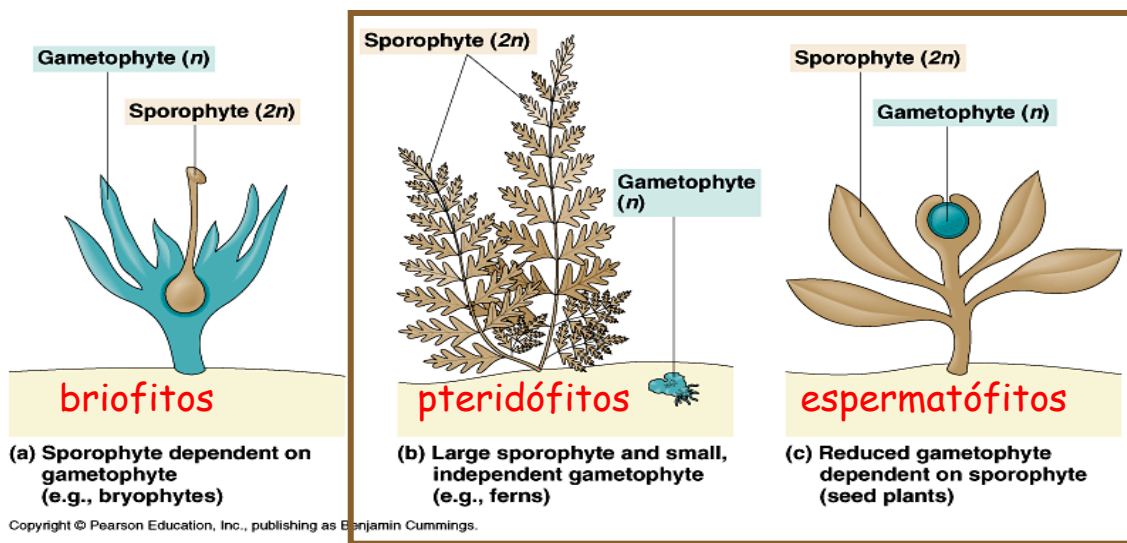


Desarrollo del **eusporangio** a partir de **varias células iniciales** superficiales del **esporofilo** (hoja que lleva esporangios)



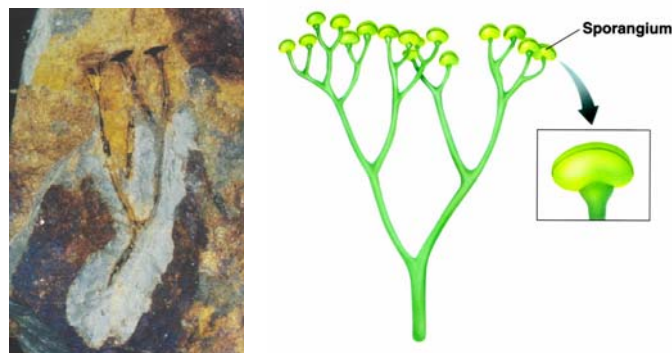
Desarrollo del **leptosporangio** a partir de **una única célula inicial** del **esporofilo** (hoja que lleva esporangios)

En la evolución y diversificación de las plantas vasculares también se han producido modificaciones en los ciclos vitales, en el sentido de lograr una mejor adaptación al medio terrestre (seco), y una mayor independencia del agua en los procesos reproductivos. Los **pteridófitos** presentan fase **esporofítica y gametofítica independientes**, los gametos masculinos son espermatozoides flagelados y requieren agua para fecundar la ovocélula. Las **plantas con semillas** tienen la fase **gametofítica muy reducida**. El gametofito femenino, no vive de manera independiente, sino que queda **retenido sobre el esporofito**. Los gametos masculinos son transportados por los granos de polen hasta las proximidades del gametofito femenino y ahí son liberados para fecundar la ovocélula. En las plantas con semillas los gametos masculinos no necesitan agua para ser transportados.



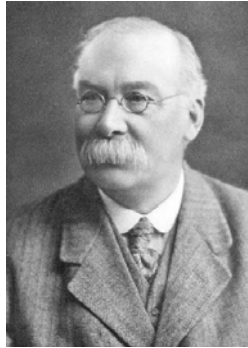
Las primeras plantas vasculares: algunos ejemplos

Las primeras plantas con traqueidas en el xilema pertenecen al género fósil *Cooksonia* y vivieron en el Silúrico. Eran muy sencillas, de pequeño tamaño (≤ 15 cm de altura, con ejes dicotómicos lisos, sin hojas, y con esporangios en los extremos (**esporangios terminales**) que producían un solo tipo de esporas (**homosporia**).



Espécimen fósil de *Cooksonia pertonii* (Silúrico superior, Gales) y reconstrucción de *Cooksonia caledonica*

El descubrimiento en 1912 en la localidad de Rhynie (Aberdeenshire, Escocia) de un yacimiento de gran importancia paleontológica, que data de *ca.* 400 millones de años (Devónico inferior) fue fundamental para comprender como eran las primeras plantas vasculares.



Izquierda: Dr W. Mackie, descubridor del yacimiento paleontológico del Rhynie Chert. **Derecha:** Dr R. Kidston y Prof W.H. Lang describieron en detalle las plantas que conocemos hoy como *Rhynia*, *Aglaophyton*, *Horneophyton* y *Asteroxylon*

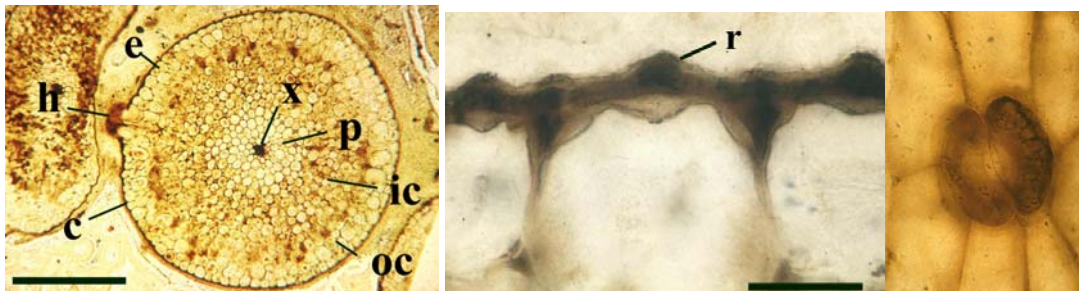
El yacimiento conocido como *Rhynie Chert* ha proporcionado gran cantidad de información sobre los organismos que habitaron los primeros ecosistemas terrestres. En esa localidad se encontraron algunas de las plantas terrestres más antiguas con morfología externa y anatomía bien conservadas (*Aglaophyton*, *Rhynia*, *Asteroxylon*). Además se han encontrado hongos, animales, líquenes, algas y cianobacterias. Los fósiles están tan bien preservados que se han podido observar estructuras tan delicadas como espermatozoides y flagelos. Todavía hoy se sigue estudiando y encontrando nuevos fósiles en este lugar. Más información en:

<http://www.abdn.ac.uk/rhynie/intro.htm>

<http://www.uni-muenster.de/GeoPalaeontologie/Palaeo/Palbot/rhynie.html>

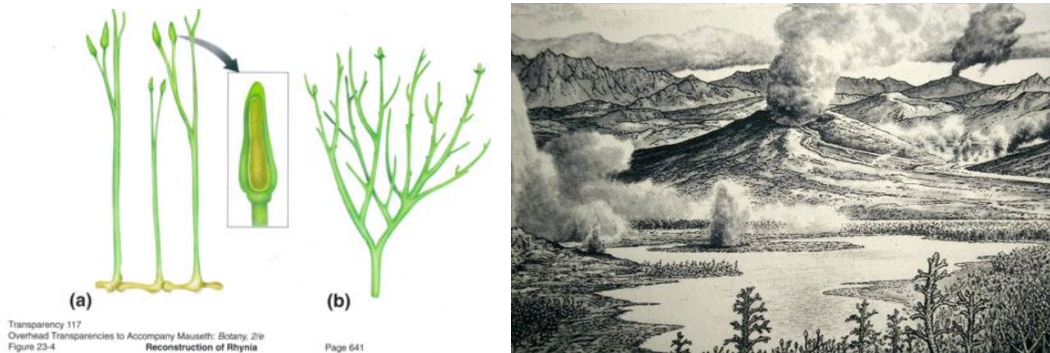
Algunos ejemplos que permiten trazar una idea de cómo fueron y como se diversificaron las primeras plantas terrestres se mencionan a continuación.

Rhynia gwynne-vaughanii (Devónico inferior), tenía ejes **monopódicos** o **pseudomonopódicos** erguidos u horizontales (rizomas), y carecía de hojas y de raíces (sólo presentaba **rizoides**). Los esporangios eran terminales y de pared gruesa (se consideran **eusporangios**). El tejido vascular consistía en una **haplostela**. También se han podido estudiar bien la cutícula, estomas, esporas, etc.



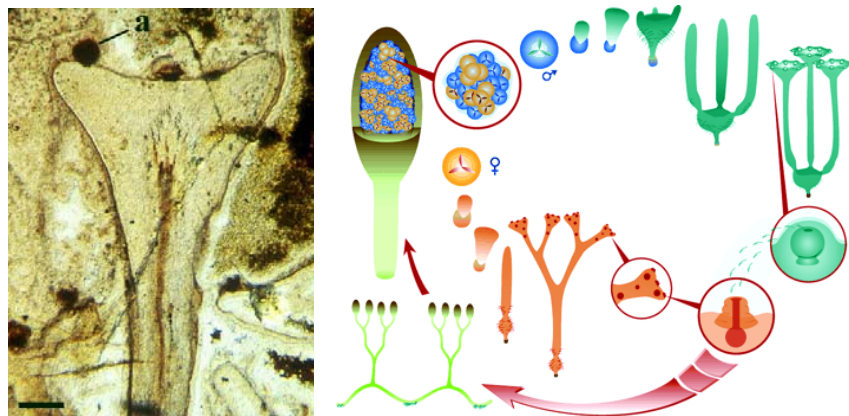
Izquierda: sección transversal de un eje de *Rhynia gwynne-vaughanii* mostrando el xilema (x), floema (f), cortex interno (ic), córtex externo (oc), epidermis (e) y cutícula (c) **Centro:** detalle de la cutícula. **Derecha:** estoma. (copyright University Münster).

La reconstrucción de esta planta y de otras semejantes ha permitido establecer que vivían en lugares palustres, más o menos encharcados.



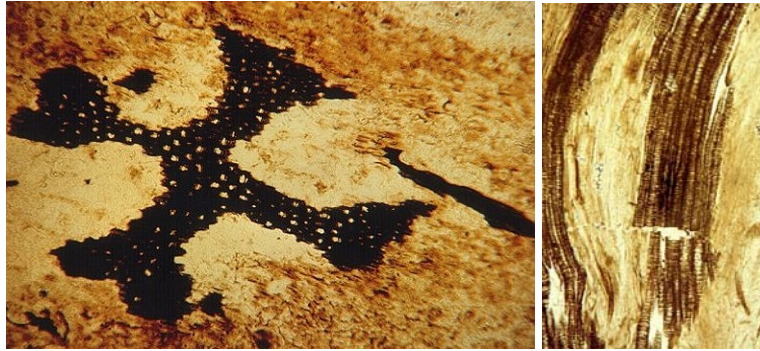
Izquierda: reconstrucción de *Aglaophyton major* (= *Rhynia major*) y *Rhynia gwynne-vaughanii*.
Derecha: interpretación paleoecológica del Rhynie Chert, una serie de charcas de agua dulce efímeras dentro de un ecosistema dominado por las fuentes termales.

También se han encontrado fósiles que se interpretan como los gametofitos de *Aglaophyton*, con lo que se ha podido reconstruir el ciclo vital que presentaba esta planta.

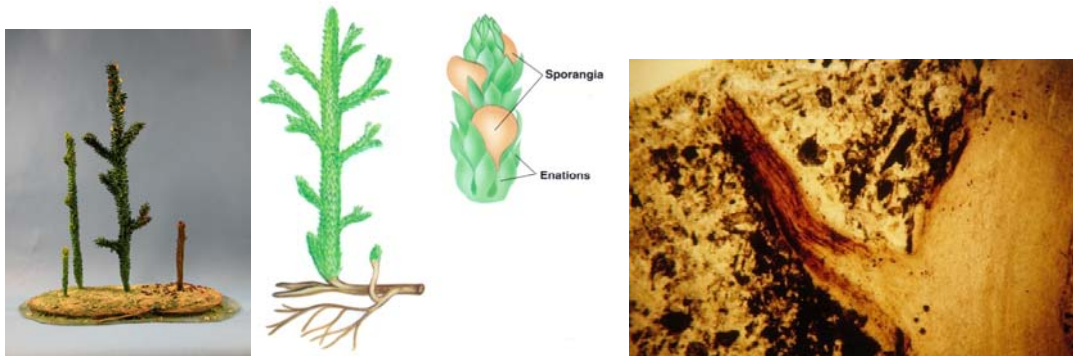


Izquierda: *Lyonophyton rhyniensis*, interpretado como el gametofito masculino de *Aglaophyton*.
Derecha: ciclo vital de *Aglaophyton major*, mostrando las etapas del desarrollo de los gametofitos dimórficos. A la izquierda el esporofito maduro con esporangios que producen esporas de dos tipos . Las esporas azules dan lugar a anteridóforos , las esporas naranjas forman arquegonióforos (Taylor, Kerp & Hass, 2005)

Otros fósiles del Rhynie Chert presentaban morfologías más complejas. *Asteroxylon mackiei*, tiene unas pequeñas estructuras semejantes a hojas, sin nervios o con un nervio muy sencillo. Ese tipo de hojas son **microfilos**). El cilindro vascular es masivo y con forma estrellada (**actinostela**). *Asteroxylon* se considera antecesora de la línea evolutiva que originó los licopodios actuales.

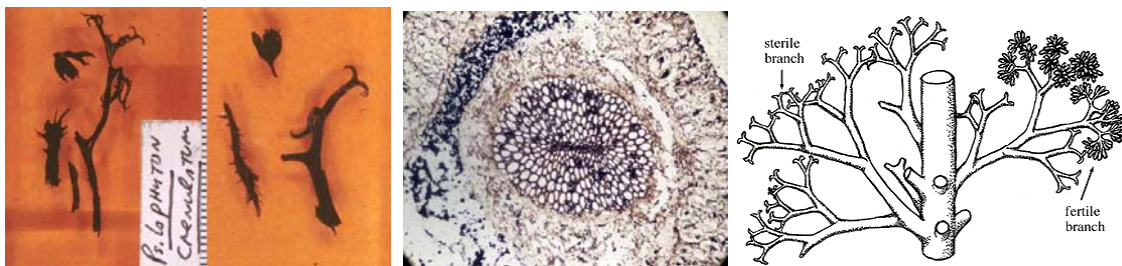


Asteroxylon mackiei. Detalle de la **actinostela** en corte transversal (izquierda) y sección longitudinal del tejido vascular (centro).



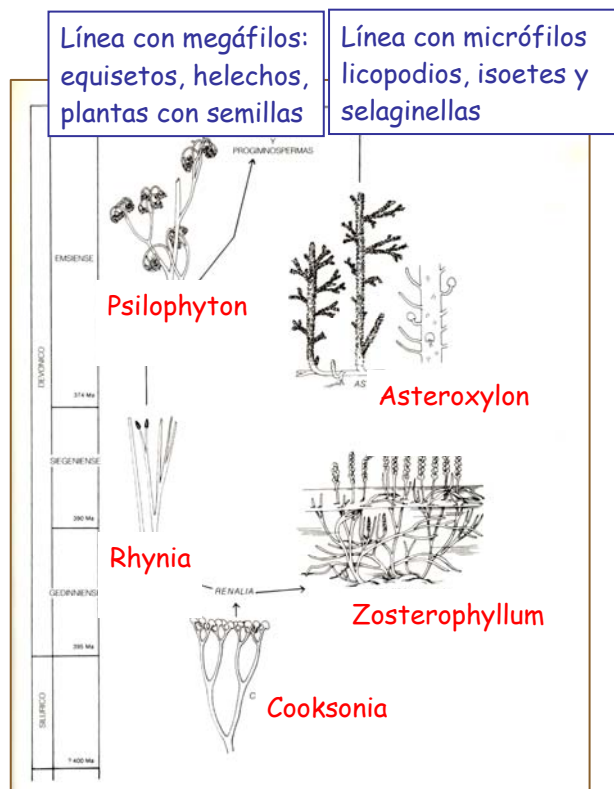
Asteroxylon mackiei. Reconstrucción de la planta mostrando los ejes cubiertos por enaciones, pequeñas láminas de tejido fotosintético, equivalentes a los **micrófilos**. Observe también la **posición lateral de los esporangios** (izquierda). Detalle de un microfilo (derecha).

Otros grupo de fósiles algo posteriores esta representado por *Psilophyton*. Presenta ejes **pseudomonopódicos** con protostelas. En el extremo de algunos ejes hay **eusporangios agrupados** que producían un solo tipo de esporas (**homosporia**).



Psilophyton crenulatum. Especimen fósil (izquierda), detalle de la estela (centro), y reconstrucción mostrando los **esporangios agrupados en los extremos de los ejes**. (derecha).

Las evidencias fósiles indican que las primeras plantas vasculares se diversificaron muy pronto (Devónico Inferior a Medio, *ca.* 400 millones de años atrás), separandose en dos líneas evolutivas. Una línea dio lugar a los licopodios, isoetes y selaginelas actuales, caracterizados por presentar pequeñas hojas poco irrigadas (micrófilos) y esporangios laterales. La otra línea originó todas las demás plantas vasculares (equisetos, helechos, gimnospermas y angiospermas), caracterizadas por desarrollar hojas con nerviación compleja (megafilos) y esporangios terminales.



Diversificación de las plantas vasculares en dos líneas evolutivas (Scagel et al. 1984)

Referencias

- Kenrick, P. and P.R. Crane. 1997. The origin and early diversification of plants on land. *Nature* 389:33-39.
- Mauseth, J.D. 1995. *Botany. An Introduction to Plant Biology*. Capítulo 23. Vascular plants without seeds.
- Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Wolf, P.G., Schneider, H., Smith, A.R., and R. Cranfill. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early Leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91(10): 1582–1598.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 1991. *Biología de las Plantas*. Capítulo 17: Plantas vasculares con semilla
- Scagel, R.E., Bandoni, R.J., Rouse, G.E., Schofield, W.B. Stein, J.R. & T.M.C. Taylor. 1984. *El Reino Vegetal*. Ediciones Omega.
- Stewart, W. and G.W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. 2nd edition. Cambridge, Cambridge University Press.