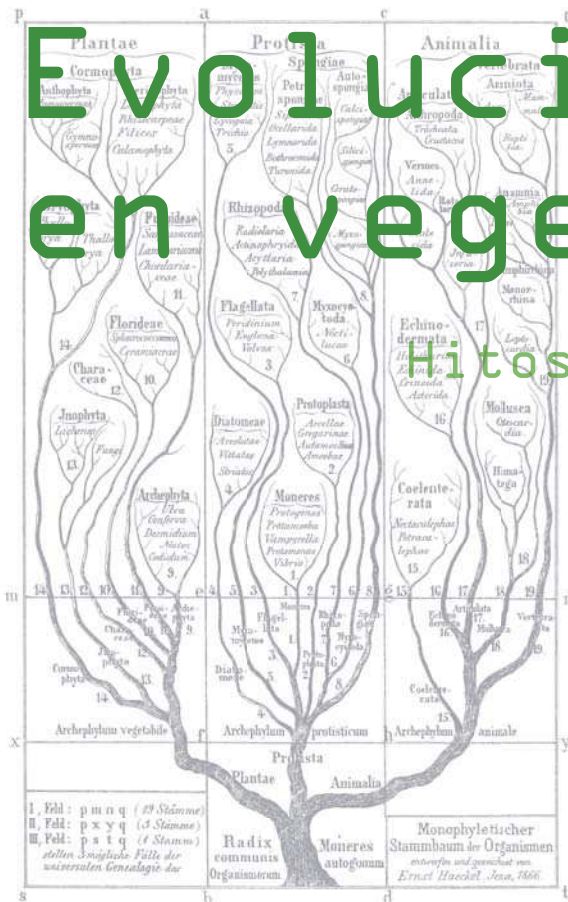


# Evolución en vegetales

Hitos y singularidades

Antonio Flores Moya



## Introducción

La evolución es uno de los paradigmas de la Biología. Este paradigma recoge tanto el *hecho evolutivo* (basado en evidencias paleontológicas, anatómicas, embriológicas, bioquímicas y biogeográficas) como la *teoría de la evolución*, que es el modelo científico que describe la transformación y diversificación evolutivas y explica sus causas. Los textos generales dedicados a evolución suelen usar escasos ejemplos de vegetales para ilustrar las evidencias y mecanismos evolutivos. Esta pobreza de ejemplos, en comparación en los que los organismos modelo son de otros linajes, no permiten valorar los hitos, singularidades y algunos aspectos muy poco conocidos para la historia de la vida en general, y de los organismos fotosintéticos en particular. En este trabajo se denominarán vegetales, *sensu lato*, a los organismos con fotosíntesis oxigénica (captan la energía de la luz del sol para sintetizar materia orgánica a partir de un componente más simple, el dióxido de carbono; concomitante,

desprenden oxígeno). Estos organismos incluyen a las cianobacterias (procariotas del dominio Eubacteria) y, entre los organismos del dominio Eukarya, a ciertos grupos de protistas (entre ellos, los organismos más abundantes del planeta, como las diatomeas y algunas especies de dinoflagelados; y las macroalgas rojas, pardas y verdes) y todos los grupos de plantas terrestres (briófitos, helechos y grupos afines, y plantas productoras de semillas).

Para este ensayo se han elegido algunas evidencias (la aparición de una atmósfera con oxígeno, la vida fotosintética a punto de extinguirse durante las glaciaciones del Neoproterozoico y la conquista del medio terrestre) y singularidades (la endosimbiosis y la poliploidización como mecanismos evolutivos particularmente bien representados en vegetales) relacionados con la historia y evolución vegetal. Esta selección es arbitraria, pero la elección se ha hecho para poner énfasis en aspectos poco conocidos, pero trascendentes, para comprender la vida en la Tierra.

## Hitos en la evolución vegetal

Sin duda alguna, la innovación metabólica más revolucionaria e importante en la historia del planeta Tierra fue la aparición de la fotosíntesis oxigénica. Las evidencias sobre el origen y evolución de la fotosíntesis se consiguen rastrear por la huella química en los sedimentos, pues no hay registro fósil como tal. Los datos paleogeoquímicos apuntan a que la fotosíntesis aparece casi con el origen de la vida hace 3900-3800 millones de años (la Tierra tiene 4600-4500 millones de años). Aunque hay cierto debate sobre la atmósfera anterior a la aparición de la vida, sobre lo que hay consenso es que la fotosíntesis liberó tal cantidad de oxígeno que alteró el estado de oxidación de ciertos metales presentes en los sedimentos de hace 2400-1800 millones de años. Los niveles de oxígeno actuales próximos al 20% se alcanzaron hace unos 600-400 millones de años. No podemos concebir la vida sin el sostén del oxígeno; pero a veces olvidamos que el oxígeno que soporta la vida actual fue en gran parte originado por organismos procariontes y eucariotes sencillos en el pasado, durante la primera mitad de la historia de la vida.

No obstante, hay fuertes evidencias paleogeoquímicas de que la vida fotosintética casi cesó durante glaciaciones muy extensas en el tiempo (Neoproterozoico entre 740 y 580 millones de años). Las reconstrucciones de cómo pudo ser la Tierra durante estas glaciaciones predicen que llegó a congelarse toda la superficie de los océanos (en algunas simulaciones, se postula una capa de hielo de más de 100 m de espesor en la zona ecuatorial). Es más, el elevado albedo de la Tierra, con toda su superficie congelada, la haría entrar en un bucle de retroalimentación positiva, donde la radiación solar no sería absorbida, sino reflejada en casi su totalidad. En consecuencia, la temperatura disminuiría cada vez más. El fin de *"snowball Earth"* y la vuelta a temperaturas en las que el agua en la superficie de los océanos es líquida se consiguió tras un periodo de emisión intensa de gases invernadero a la atmósfera ligado a

la actividad volcánica. En cualquier caso, durante unos 120-130 millones de años, donde había agua líquida no había luz solar, y viceversa (luz solar y agua líquida, junto con dióxido de carbono, son los materiales básicos para la fotosíntesis oxigénica). Nunca la vida ha pasado un periodo tan largo de tan escasa producción primaria (cantidad de materia orgánica producida por los organismos fotosintéticos). Se han elaborado hipótesis para explicar la perseverancia de los fotosintetizadores durante la *"snowball Earth"*, ya que los linajes de algas rojas, pardas y verdes ya habían aparecido con anterioridad a las glaciaciones. Se ha postulado que algunas zonas volcánicas, donde manarían aguas geotermales, podrían haber sido arcaes de Noé de los organismos fotosintéticos.

El tercer hito atañe a la conquista del medio terrestre durante el Silúrico-Devónico (entre 440-350 millones de años). A partir de un ancestro algal, se produjo la conquista del medio terrestre en aquel momento en el que la dosis de un agente represor disminuyó lo suficiente para posibilitar la vida en zonas emergidas. Este agente represor era la radiación solar ultravioleta. Dicha radiación ultravioleta se atenúa en la estratosfera ya que reacciona con el ozono; el ozono se forma a partir de oxígeno y, como ya se ha comentado, la mayor parte del oxígeno atmosférico es de origen fotosintético. El pasar de medios acuáticos a medios emergidos conllevó una gran cantidad de adaptaciones en el aparato vegetativo y reproductor de los vegetales (que no detallaremos aquí). La cuestión capital es que parece ser que todos los linajes de plantas terrestres descienden de un ancestro común, pues comparten muchos caracteres pero, simultáneamente, cabe la posibilidad de que otros muchos intentos (algunos anteriores al Silúrico) fueron fallidos. La monofilia de todos los grupos de plantas terrestres lleva al concepto, muy poco usado por los biólogos en general y los botánicos en particular, de *embriófito*. Todos los grupos de plantas terrestres actuales retienen el cigoto y el embrión (etapas iniciales de división celular tras la formación del cigoto) en una estructura

de protección; además, el embrión es heterótrofo pues prolifera gracias al flujo de nutrientes desde la planta madre. Nada de esto existe en los vegetales de sistemas acuáticos y, sin su aparición, la conquista del medio terrestre habría sido muy difícil o imposible.

### Singularidades de la evolución vegetal

Muchos son los mecanismos evolutivos presentes en los seres vivos y, en general, suelen ser compartidos entre los diferentes linajes. Ahora bien, en esta sección se van a comentar dos de ellos que están particularmente bien representados en vegetales y no en otros grupos de seres vivos: la endosimbiosis como mecanismo de macroevolución en los linajes de algas (aparición de nuevos planes estructurales y, en consecuencia, de grupos taxonómicos de rango elevado) y la poliploidización, que es un método de especiación muy frecuente en angiospermas (plantas productoras de flores y frutos) y helechos.

La *endosimbiosis*, con toda probabilidad, ha sido el principal mecanismo macroevolutivo en vegetales. Se reconocen tres grandes líneas de organismos fotosintéticos eucariotas (líneas verde, roja y parda, respectivamente) que, entre otros caracteres, se distinguen por la ultraestructura del plasto fotosintético y la dotación pigmentaria. Así, a partir de un ancestro procariota fotosintético (con características similares a las cianobacterias actuales) han podido originarse los distintos tipos de plastos de los eucariotas. La fagocitación por parte de un protozoo de una célula procariota fotosintética, en la que no culminase el proceso de digestión, podría ser el origen del ancestro fotosintético eucariota con plastos rodeados por una doble membrana (típicos de las algas rojas, verdes

y todos los linajes de plantas terrestres). Sucesivos eventos de fagocitación, no culminados sino malogrados en eventos de endosimbiosis, permiten explicar parsimoniosamente el origen de los organismos con un plasto rodeado por tres membranas, presentando la más exterior ribosomas adheridos (tal como sucede en euglenófitos y dinoflagelados) y, finalmente, de los diferentes grupos con un plasto rodeado por cuatro membranas, siendo la más externa continua con la membrana exterior del núcleo (presente en todos los linajes de algas pardas, *sensu lato*). El mecanismo evolutivo de la endosimbiosis no lo contempla el neodarwinismo pero, al menos en los linajes de seres vivos fotoautótrofos, ha sido de especial trascendencia.

La poliploidización es un mecanismo por el que aumenta el número de cromosomas de las células. En el caso de las angiospermas, parece ser que el 47% de las especies conocidas son poliploides, por lo que se acepta que es un mecanismo de especiación muy relevante. De hecho, muchos de los cultivos más importantes, como el trigo, maíz, algodón, caña de azúcar, fresa, plátano o manzana son poliploides. La cifra puede llegar a ser más elevada en los helechos y grupos afines. Estos porcentajes son 1-2 órdenes de magnitud más elevados que los conocidos en otros linajes de seres vivos. Un ejercicio numérico practicado por algunos de mis colegas es averiguar el número cromosómico básico (el mínimo común denominador) en recuentos de cromosomas de entidades asignadas a la misma especie; en algunas, es posible encontrar varios múltiplos. La cuestión es ¿por qué es tan efectiva la poliploidización en helechos, grupos afines y angiospermas, y de tan poca relevancia, sino letal, en otros grupos? No se sabe.

## Resumen final

La historia y evolución de la biota fotosintética ha conformado la Tierra permitiendo que proliferase la vida tal como la conocemos. Este dar forma incluye, como hito principal, la aparición de una atmósfera relativamente rica en oxígeno. Ahora bien, la vida fotosintética estuvo pendiente de un hilo

Los mecanismos evolutivos que operan en los seres vivos suelen ser similares en todos ellos pero, en el caso de los vegetales, hay dos que están mejor representados que en otros grupos. Los distintos tipos de ultraestructura de los plastos (que reflejan los grandes linajes de organismos fotosintéticos) se pueden interpretar como eventos de endosimbiosis (captura y digestión fallida, a fin de cuentas). Por otra parte, en algunos grupos de helechos y en muchas angiospermas, la poliploidización parece operar con mucha efectividad originando nuevos taxones.

## Lecturas recomendadas

Knoll AH. 1992. *The early evolution of eukaryotes: a geological perspective*. Science 256: 622-627.

Margulis L. 1981. *Symbiosis in cell evolution*. Freeman, San Francisco.

Niklas KJ. 1997. *The evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press, Chicago.

Niklas KJ, Pratt LM. 1980. *Evidence for lignin-like constituents in early Silurian (Llandoveryan) plant fossils*. Science 209: 396-397.

Raven JA. 1995. *The early evolution of land plants: aquatic ancestors and atmospheric interactions*. Botanical Journal of Scotland 47: 151-175.

Schrag DP, Hoffman PF. 2001. *Life, geology and snowball Earth*. Nature 409: 306.

*Antonio Flores Moya es Catedrático de Biología Vegetal de la Universidad de Málaga*