

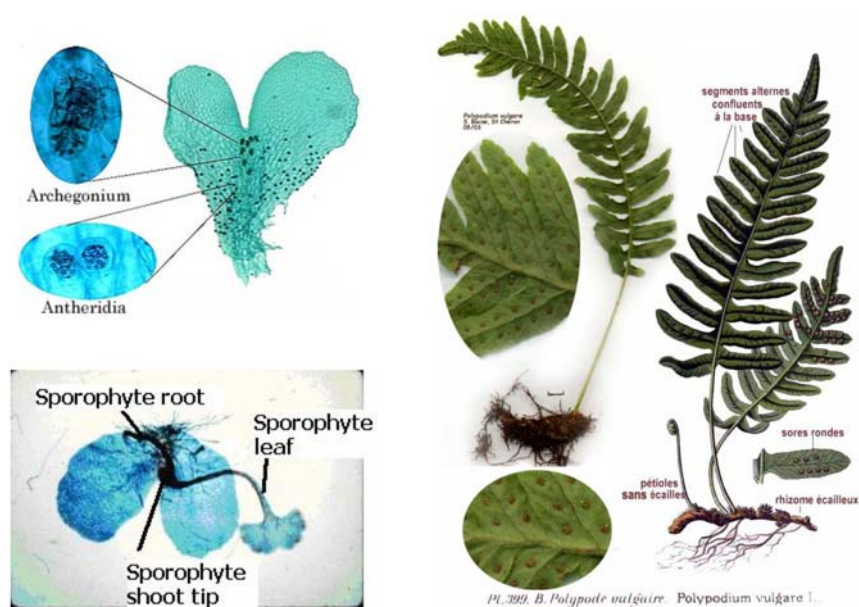
Plantas vasculares que dispersan esporas (Pteridófitos)

Ir a PPT

Tradicionalmente se consideraba que la evolución de las plantas vasculares había ocurrido a través de una serie de etapas con incrementos sucesivos en complejidad: ancestros briofíticos simples → plantas vasculares productoras de esporas (los pteridófitos) → primeras plantas con semillas (gimnospermas) → plantas con flores (angiospermas).

En esta visión tradicional, los pteridófitos se agrupan en base a algunos rasgos comunes a todos ellos, que a su vez, permiten diferenciarlos de los briófitos, las gimnospermas o las angiospermas. Estos rasgos son:

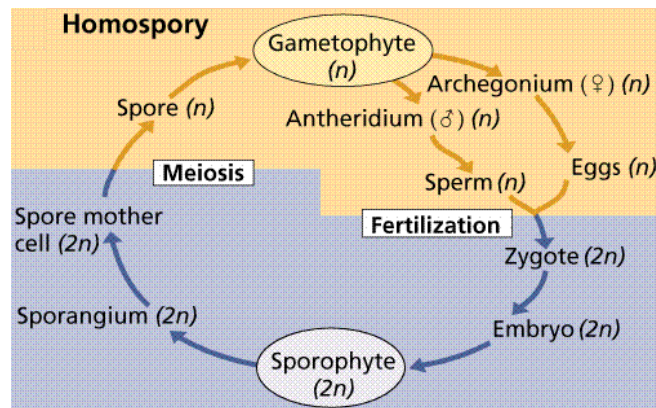
- El ciclo vital de los pteridófitos presenta dos generaciones (gametofito y esporofito). Estas dos generaciones son completamente diferentes: el esporofito es morfológicamente complejo, duradero y de mayor tamaño mientras que el gametofito es sencillo, vive poco tiempo y es pequeño (unos pocos centímetros).
- El esporofito maduro vive de manera independiente y mediante meiosis produce **esporas haploides que se liberan al medio**, se dispersan, y germinan dando lugar a los gametofitos.
- Los gametofitos viven también independientemente, realizando fotosíntesis y en algunos casos asociados en simbiosis con hongos.
- Los gametofitos necesitan vivir en medios húmedos. Por un lado porque son morfológicamente sencillos y no tienen raíces ni tejidos conductores, y por otra parte porque para que ocurra la fecundación es preciso que haya agua en el medio, ya que los gametos masculinos son espermatozoides flagelados que tienen que nadar para fecundar el gameto femenino.



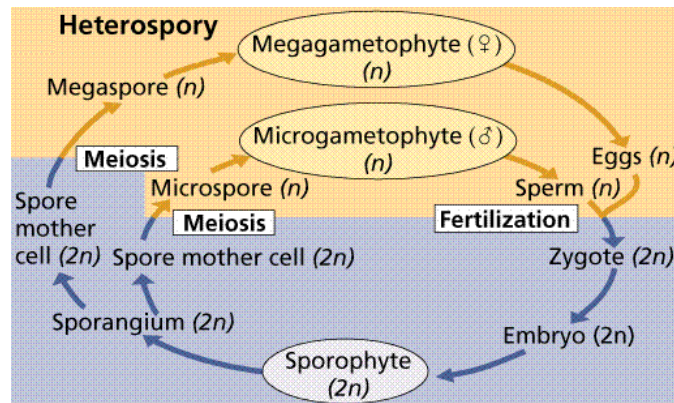
Izquierda arriba: gametofito (protalo) con anteridios y arquegonios. **Izquierda abajo:** primeras fases de desarrollo del esporofito, aún unido al gametofito. **Derecha:** esporofito mostrando en detalle el envés de la fronde (hoja) con soros (agrupaciones de esporangios).

- El cigoto que se forma tras la fecundación se divide produciendo un embrión pluricelular, que durante las primeras fases de su desarrollo permanece unido y se alimenta del gametofito femenino. Una vez que el embrión completa su desarrollo se convierte en un esporofito, que es capaz de alimentarse por sí mismo (tiene raíces, tallo y hojas) y se separa del gametofito, continuando su desarrollo de manera independiente.

En los pteridófitos se dan dos variantes del ciclo vital, según produzcan un solo tipo de esporas (pteridófitos homospóricos) o dos tipos de esporas (pteridófitos heterospóricos). Las restantes plantas terrestres son homospóricas (briófitos) y heterospóricas (plantas con semillas: gimnospermas y angiospermas).



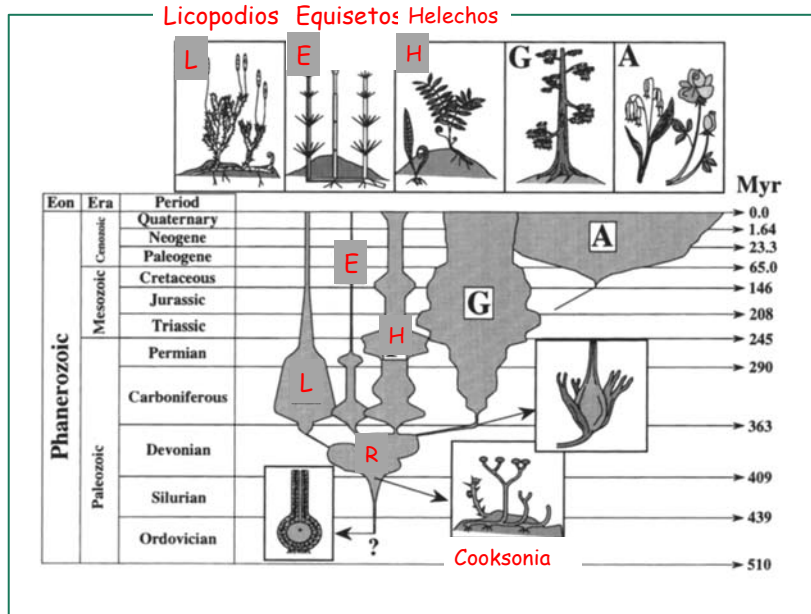
Esquema del ciclo vital de un **helecho homospórico**. Note que hay **un sólo tipo de esporas** que al desarrollarse producen un **gametofito bisexual** (con anteridios y arquegonios).



Esquema del ciclo vital de un **helecho heterospórico**. Note que hay dos tipos de esporas (megasporas y microsporas) y los gametofitos son unisexuales. El megagametofito tiene arquegonios y forma la ovocélula, y el microgametofito tiene anteridios y forma espermatozoides flagelados.

Resumiendo: llamamos pteridófitos a plantas terrestres (embriófitos) vasculares (con xilema y floema) que liberan esporas y requieren agua para la fecundación, por lo que tiene un grado limitado de adaptación al medio terrestre. A diferencia de los pteridófitos, las plantas vasculares con semillas consiguieron independizarse de la necesidad de agua en el medio para completar su reproducción (ver temas siguientes).

Actualmente sabemos que los pteridófitos no son un grupo monofilético. Muy tempranamente (Devónico Inferior a Medio, *ca.* 400 millones de años atrás) las plantas terrestres vasculares primitivas se separaron en dos líneas evolutivas. Una dio lugar a los licopodios, isoetes y selaginelas actuales y otra originó todas las demás plantas vasculares (equisetos, helechos, gimnospermas y angiospermas).



Los pteridófitos tradicionalmente se han separado en distintas divisiones (Div. Equisetophyta, Pteridophyta y Div. Psilotophyta). Actualmente la sistemática se está reorganizando profundamente, en base a caracteres moleculares, aunque todavía no hay una clasificación universalmente aceptada.



Relaciones filogenéticas entre los linajes de plantas vasculares. El recuadro gris señala los pteridófitos con megáfitos (**monilofitos: M**), el amarillo marca los pteridófitos con micrófitos (**licófitos: L**) (modificado de Pryer et al., 2004). A la derecha se indican las divisiones en las que tradicionalmente se han dividido los pteridófitos

En el programa de este curso se han mantenido las divisiones tradicionalmente admitidas. Los principales caracteres que sirven para diferenciar estos grupos son:

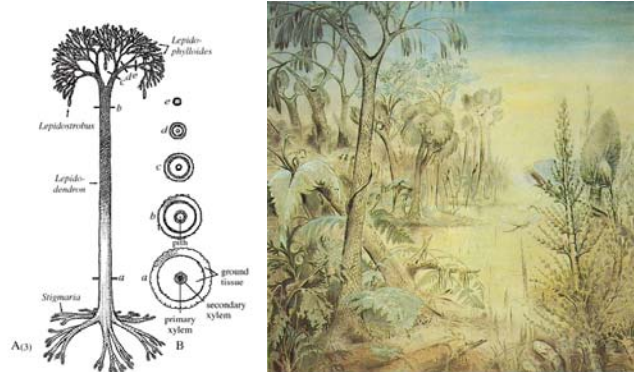
- Ramificación del tallo
- Tipo de estelas
- Tipo de hojas
- Tipo y posición de los esporangios
- Tipo y forma de las esporas
- Desarrollo y diferenciación sexual de los gametofitos

Pteridófitos con micrófilos

La primera línea (Div. Lycopodiophyta) es un grupo antiguo de plantas vasculares que dominó la flora terrestre durante el periodo Carbonífero. Los representantes actuales son los licopodios (Lycopodiales), isoetes (Isoetales) y selaginelas (Selaginellales). Se distinguen de las restantes plantas vasculares por:

- La presencia de **micrófilos** (hojas muy sencillas, con nervio simple) con meristemo intercalar
- **Estela** (tejido vascular primario del tallo) de tipo primitivo (**protostelas**) y ausencia de **intersticio foliar**.
- Carencia de raíces laterales
- Esporangios laterales

En la actualidad quedan muy pocos representantes de esta línea (< 1% de las plantas vasculares actuales) y la mayoría son de pequeño tamaño. Sin embargo, los numerosos fósiles que se conocen (ej. *Lepidodendron*) fueron formas arborescentes que dominaron el paisaje durante el Carbonífero.



Los licopodiófitos, como representantes de uno de los primitivos linajes de plantas vasculares que aún sobreviven, son un grupo importante para interpretar la evolución temprana de las plantas terrestres. El genoma nuclear completo de *Selaginella moellendorffii* (65-88 Mbp) se está secuenciando actualmente. Esta especie tiene el genoma más pequeño encontrado para una planta terrestre, y su secuenciación completa será útil para la comunidad científica de muchas maneras:

- Primero, al ser un grupo intermedio entre las plantas no vasculares (briófitos) y las plantas vasculares puede servir de punto de referencia en las comparaciones a gran escala de genomas completos
- Al tener un genoma compacto, su secuencia será útil para clonar genes, anotar otros genomas, descubrir nuevos genes, predecir regiones reguladoras de los genomas vegetales y construir árboles genéticos y filogenéticos precisos
- Así mismo puede ser útil para investigar rasgos fundamentales de las plantas vasculares, especialmente los relacionados con el desarrollo del tejido vascular y la lignificación, patrones de ramificación, y elaboración de estructuras reproductoras
- Por último puede ayudar a definir un antiguo núcleo de genes que son comunes a todas las plantas vasculares

Más detalles sobre el proyecto de secuenciación de *Selaginella* en:

<http://www.jgi.doe.gov/sequencing/why/CSP2005/selaginella.html>

Pteridófitos con megáfilos

La segunda línea evolutiva de las plantas vasculares se caracteriza por presentar:

- Megáfilos (hojas con meristemos apicales o marginales, y nerviación compleja)
- Estelas complejas con intersticio foliar (resultado de la separación del haz vascular que irriga la hoja)
- Ramas laterales que terminan en un esporangio
- Raíces secundarias

Los miembros actuales de este grupo comparten además reestructuraciones del genoma cloroplástico, por ejemplo, todos ellos presentan una inversión de 30kb en la región grande de copia única (*large single-copy region*) del genoma cloroplástico. En esta línea se incluyen:

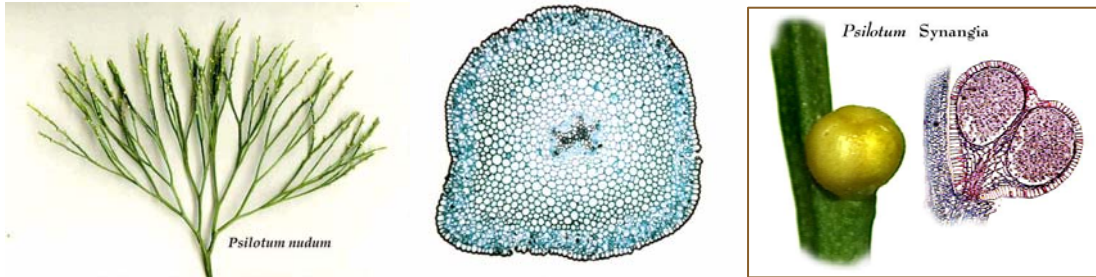
- Los equisetos (Div. Equisetophyta) que fueron muy abundantes y alcanzaron gran tamaño en el Carbonífero, pero en la actualidad es un grupo restringido (30-40 especies).
Se caracterizan por los tallos articulados, la ramificación verticilada, las pequeñas hojas soldadas en la base alrededor del tallo, y los esporangios agrupados en esporangióforos, que a su vez se agrupan en conos.



Equisetum x schaffneri
Equisetaceae
© G. D. Carr



- Un pequeño grupo constituido por dos géneros (*Psilotum* y *Tmesipteris*) que tradicionalmente se agrupaban en una división propia (Div. Psilotophyta). El origen de este grupo aún no está establecido con certeza. Estas plantas se caracterizan por una combinación de caracteres primitivos y avanzados: carece de raíces, tiene ejes dicotómicos con protostela (actinostela), y en lugar de hojas tiene pequeñas estructuras (enaciones), sin nervio. Los esporangios están agrupados en sinangios



- los helechos verdaderos (Div. Pteridophyta) es el grupo mejor representado en la actualidad con unas 12000 especies. Presenta gran diversidad en su porte, estelas, tipo de hojas y esporangios



Marsilea, un pequeño helecho acuático (izquierda), *Dicksonia*, un helecho arborescente (centro), y *Asplenium*, un género abundante en nuestras latitudes (derecha).

Las plantas con semillas (gimnospermas y angiospermas) que veremos en las próximos temas también se originaron a partir de esta línea de plantas vasculares.

Referencias

- Kenrick, P. & P.R. Crane. 1997. The origin and early diversification of plants on land. *Nature* 389:33-39.
- Pryer, K.M. Schuettpelz, E., Wolf, P.G., Schneider, H., Smith, A.R. & 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.
- Stewart, W. & G.W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. 2nd edition. Cambridge, Cambridge University Press.
- Taylor, T.N., Kerp, H. & H. Hass. 2005. Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase *PNAS* 102: 5892-5897;