

© 2026 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 29: 1-22, 2026.

<https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2026.803>

## Procesos y patrones de las plantas a través del tiempo geológico

Sergio RS Cevallos-Ferriz<sup>1\*</sup>, Ana Lilia Hernández-Damián<sup>1</sup>,  
Marco Antonio Ruvalcaba-Knoth<sup>2</sup> y Alma Rosa Huerta-Vergara<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Paleontología, <sup>2</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología,  
Universidad Nacional Autónoma de México, <sup>3</sup>Facultad de Ingeniería, División de  
Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria,  
Av. Universidad # 3000, Alcaldía Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México  
E-mail: \*scrscfpb@unam.mx

### RESUMEN

Se mencionan períodos importantes para el origen de la biodiversidad de las plantas terrestres en un contexto evolutivo que refleja el patrón de cambio estructural y de ambientes a través del tiempo profundo. Se entiende que la biodiversidad actual representa una síntesis de los cambios y relaciones de los procesos del Sistema Tierra, en donde la vida interactúa con la litósfera, hidrósfera y atmósfera. La interacción de los componentes de este Sistema se manifiesta como respuesta en las formas de vida a lo largo del tiempo geológico, documentados a través del registro fósil. Además, se resalta la importancia de la conservación de la biodiversidad, su entorno abiótico y desde el origen de la vida en la Tierra, hasta nuestros días. Esto para lograr una mejor comprensión de la interrelación del Sistema Tierra, que se manifiesta en la biodiversidad actual.

**Palabras clave:** biodiversidad en el tiempo, interacción de componentes del Sistema Tierra, integración de novedades a la vida, paleobiología vs. biología, biodiversidad actual vista desde el pasado.

### Plant processes and patterns through geological time

### ABSTRACT

Key periods in the origin of terrestrial plant biodiversity are discussed within an evolutionary context that reflects the pattern of structural and environmental change over deep time. Current biodiversity is understood as a synthesis of the changes and relationships within the Earth System, where life interacts with the lithosphere, hydrosphere, and atmosphere. The interaction of Earth System components manifests as responses in life forms throughout geological time, documented through the fossil record. Furthermore, the importance of conserving biodiversity and its abiotic environment, from the origin of life on Earth to the present day, is emphasized. This aims to achieve a better understanding of the interrelationship of the Earth System as manifested in current biodiversity.

**Keywords:** biodiversity over time, interaction of Earth System components, integration of novelties into life, paleobiology vs. biology, current biodiversity viewed from the past.

## INTRODUCCIÓN

**C**on el uso del registro fósil como fuente de información se discute la biodiversidad en distintos períodos del tiempo geológico y algunos aspectos de las diversas formas de vida del pasado (Figura 1; Cevallos-Ferriz & Calvillo-Canadell, 2012; Knoll & Nowak, 2017). Los ejemplos que se analizan en este trabajo son producto del proceso evolutivo, y es por medio del registro fósil que se reconocen y valoran los seres vivos del pasado geológico en un mundo dinámico, diferente al actual, pero que dependen de la interacción de la hidrósfera, litósfera, atmósfera y biósfera (Figura 1; Steffen *et al.*, 2004; Rothwell, Wyatt & Tomescu, 2014). Al considerar esto, el cuidado de la biodiversidad actual implica protegerla para que a su ritmo continúe y genere biodiversidad futura (Figura 2), que será motivo de estudio. Esto suscitó el desarrollo de la paleobiología de la conservación, un campo en crecimiento que utiliza datos paleontológicos para inferir en la funcionalidad de los ecosistemas del pasado, la resiliencia de los taxones a los cambios ambientales y climáticos con el fin de entender lo que es hoy la biodiversidad.

La protección de la biodiversidad en los últimos años es por las especies en vías de extinción, pero requiere replantear el significado de los nichos ecológicos así como la liberación y ocupación de éstos, un proceso común a lo largo de cuando menos 3,800 millones de años (Gibling & Davies, 2012; Rothwell, Wyatt & Tomescu, 2014). Así mismo, se expone un análisis de la naturaleza del pasado con base en lo que hoy está vivo (Figura 2). En un contraste, se presenta una visión desde el pasado, para mostrar y explicar las novedades adquiridas que se han mantenido, perdido y/o seleccionado para dar lugar a distintos tipos de biodiversidad a través del tiempo (Figura 1) y hasta la actualidad.

Esta visión alternativa sugiere que los procesos de extinción y aparición de especies, así como de sus caracteres o atributos prevalece en la naturaleza, con respaldo en el estudio de los fósiles (Rye & Holland, 2000). Con base en lo anterior, el objetivo de este trabajo es exponer y discutir los factores que promovieron/

promueven la aparición, modificación y desaparición de los caracteres o atributos morfológicos, anatómicos, fisiológicos ecológicos, etc., en el linaje de las plantas terrestres, su análisis como causas modeladoras de la diversidad biológica, que dan lugar a la especiación y selección, y a las especies como enlaces o intermediarios de la vasta y variada biodiversidad, además de ser los procesos fisicoquímicos y biológicos los responsables de que ésta se manifieste.

## METODOLOGÍA

Este trabajo resume y retoma las observaciones en fósiles de plantas realizadas a lo largo de varias décadas. Se explica la biodiversidad de hoy a través de la vida pasada al revisar el contenido de las rocas que preservan la historia física, química y biológica de los últimos 4,500 millones de años (Ma), desde el origen de la Tierra, o 3,800 Ma con base en el registro fósil más antiguo.

En las siguientes líneas se confrontan conceptos que se manejan actualmente en torno al cuidado de las especies y su relación con los ecosistemas, en especial las que se encuentran en un espacio y tiempo específicos donde las condiciones abióticas determinan su desarrollo, permanencia y/o extinción (Figuras 1 - 2).

En el afán por integrar una perspectiva holística en el área de la conservación, este trabajo usa como ejemplo a las plantas embriofíticas (que producen un embrión), por ser uno de los grupos más grandes, diversos y dominantes en los ecosistemas terrestres. La integración de éstas y los mecanismos que moldearon su hábitat a lo largo de millones de años son la base para la organización de la vida actual, al innovar los sistemas autosostenibles a lo largo del tiempo geológico. En este trabajo también se mencionan los componentes morfológicos de las plantas (Figuras 3 - 5; tejidos y/u órganos) y sus interacciones a distintas escalas. Sin embargo, no basta con reconocer cada una de las partes de los sistemas, ya que su alteración y/o perturbación en el



Figura 1. Diorama con detalles de la vida a través del tiempo, desde el origen de la tierra hasta la actualidad. Diorama : Aldo Domínguez de la Torre.



Figura 2. Paisaje comparativo de la biodiversidad actual con el crecimiento urbano producto de la actividad humana. Diorama: Aldo Domínguez de la Torre.

tiempo y espacio tiene efectos profundos en la biodiversidad y a éstos hay que dilucidarlos.

En los próximos párrafos se expone que esta variación en el tiempo profundo inicia con el dominio de la evolución química seguido de la evolución biológica que se manifiesta en una gran diversidad (Deamer & Szostak, 2010). Hacer sentido de la vida profunda consiste en encontrar las huellas del pasado preservadas en las rocas (McGhee, 2013). La Tierra conserva un registro único y preciado que contiene evidencias de vida de los últimos 3,800 millones de años (Figura 6; Van Kranendonk, Campbell, Walter & Ward, 2017; Dodd et al., 2017). Sin embargo, es crítico también entender que el estudio de la vida pasada ayuda a reconstruir los ambientes en momentos diferentes (Knoll & Nowak, 2017). Este acercamiento histórico genera una nueva perspectiva de las semejanzas/disimilitudes y variación en lo biológico, físico, o químico, y las interacciones entre los organismos (Knoll & Nowak, 2017). La comprensión de estas circunstancias resulta en una visión integral de la biodiversidad (Steffen et al., 2004; Hazen et al., 2012).

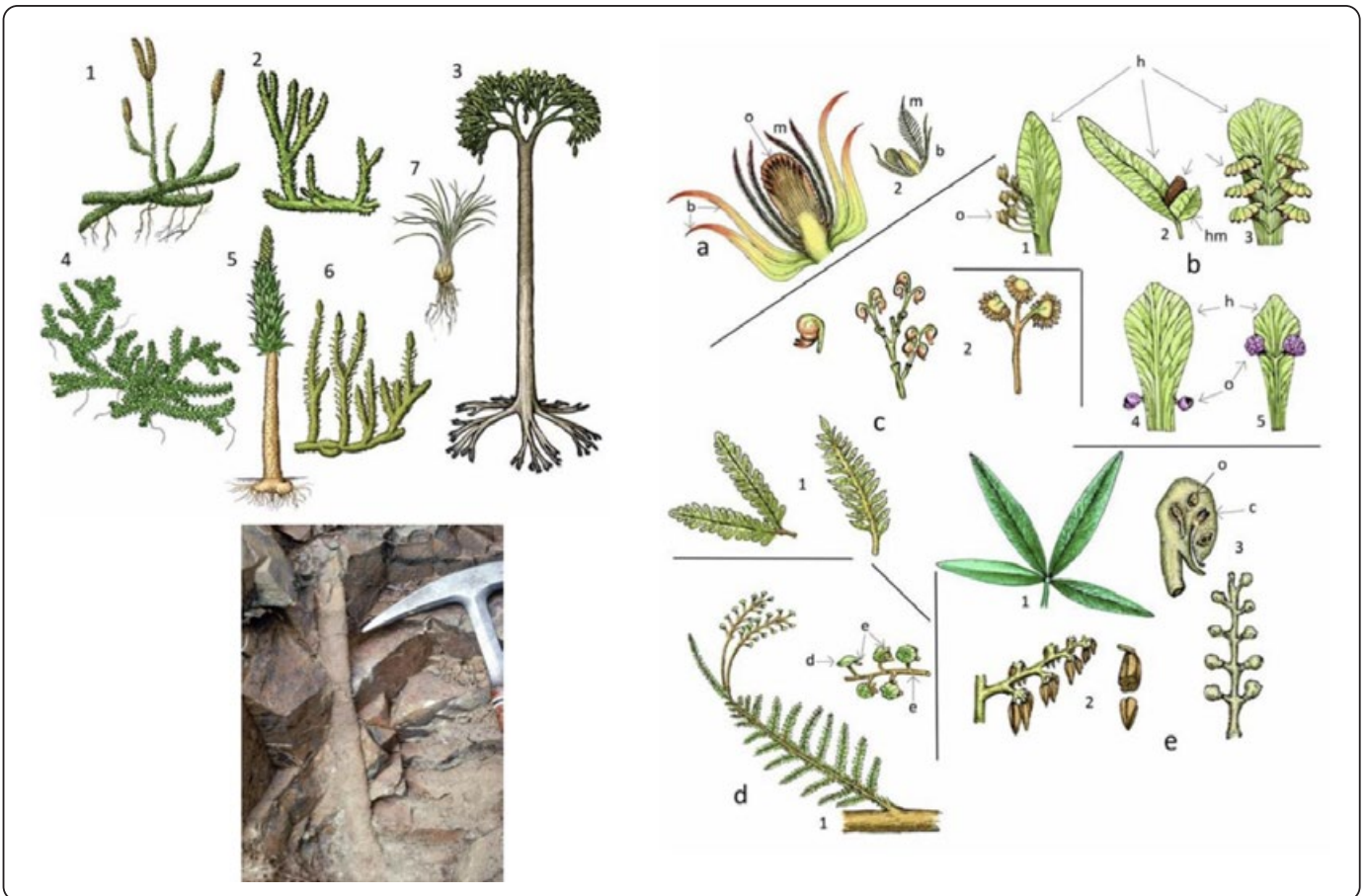


Figura 3. Ejemplos de plantas con cámbium vascular unifacial, 1) *Lycopodium*, 2) *Baragwanathia*, 3) *Lepidodendron*, 4) *Selaginella*, 5) *Pleuromeia*, 6) *Protolpidodendron*, 7) *Isoetes*, vs. plantas con cámbium vascular bifacial, e.g., Pteridospermas Mesozoicas; (a) Cycadeoidales, (b) Glosopteridales, (c) Corystospermales, (d) Peltaspermales y (e) Caytoniales. Tallo de atrofita en posición de crecimiento. Dibujos : Aldo Domínguez de la Torre; Fotografía acervo del Lab. de Paleobotánica, UNAM.

## RESULTADOS

### Aparición de las plantas

Aunque en general no se tiene un consenso de qué es una especie, sí es claro que es un concepto necesario para entender que hay muchas formas de vida producto del proceso evolutivo. Las especies son un conjunto de organismos que acumulan los

cambios adquiridos en respuesta a las presiones del medio en donde se desarrollan y que son determinadas por el material genético donde se fijan los cambios (Noffke, Christian, Wacey & Hazen, 2013).

En la historia de la vida terrestre las plantas son relativamente recientes, pero si no se entienden los sucesos que se sumaron para diferenciarlas, parecería que son de aparición repentina, sin embargo, tienen una historia evolutiva que las llevó a convertirse en organismos diversos y autótrofos (Erwin, 2007). El origen de la vida se explica como el resultado de la interacción de los elementos químicos y las moléculas que forman, pues fueron éstos los primeros en aparecer e interactuar (Knoll, 2003; Deamer & Szostak, 2010). Estos elementos formaron compuestos químicos cada vez más complejos, el ARN, ADN, proteínas o las hormonas (Dupraz, Patisina & Verrecchia, 2006). La diversidad química y física antecede a la biológica y dentro de ellas se seleccionaron las interacciones que derivaron en la vida que hoy conocemos (Hazen *et al.*, 2012). De ellas surgen cuatro grandes componentes de la Tierra (Knoll & Nowak, 2017): la litósfera, hidrósfera, atmósfera y biósfera, cada uno con sus peculiaridades, pero también con la capacidad de actuar, interactuar, generar y cambiar, para hacer de la Tierra un espacio dinámico y diverso, reflejado en la biodiversidad (Dupraz *et al.*, 2006; Hazen *et al.*, 2012).



Figura 4. Fruto de una especie próxima a la manzana con semillas en su interior. Autor de la Fotografía: Sergio RS Cevallos Ferriz.

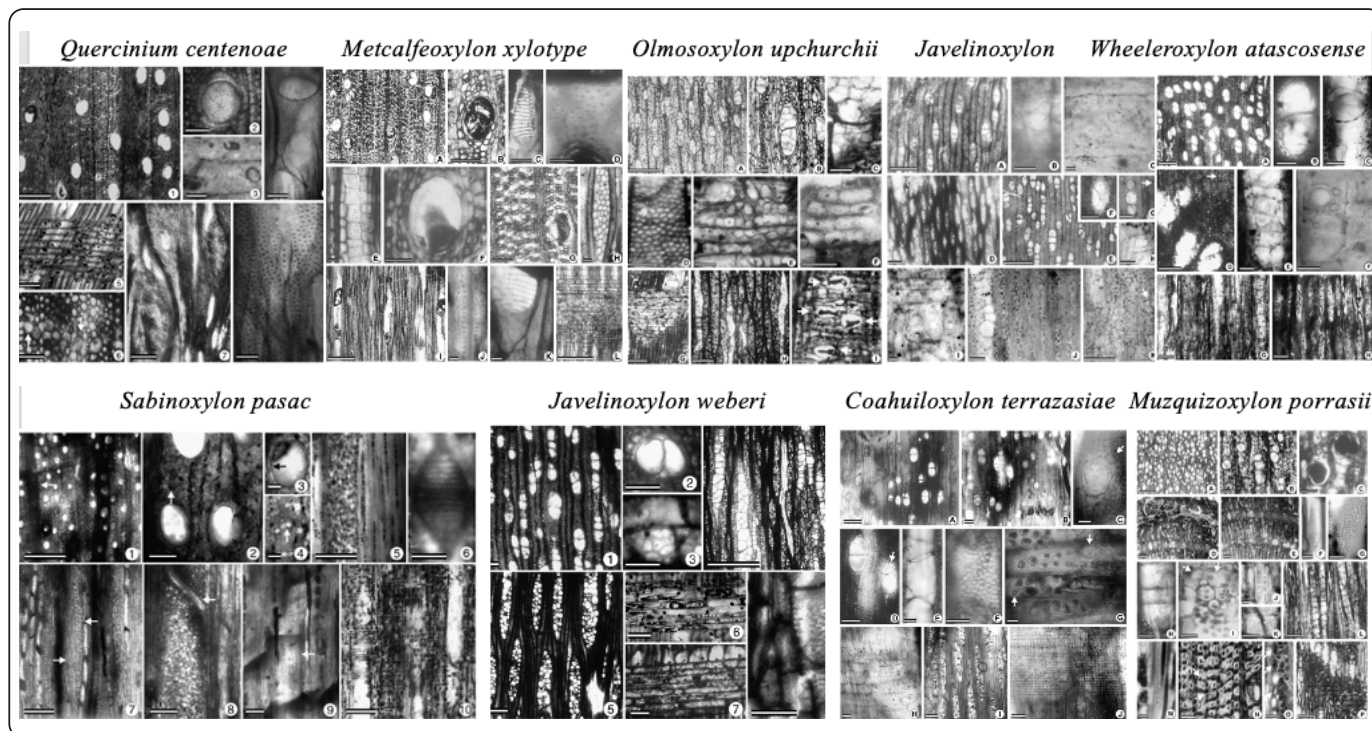
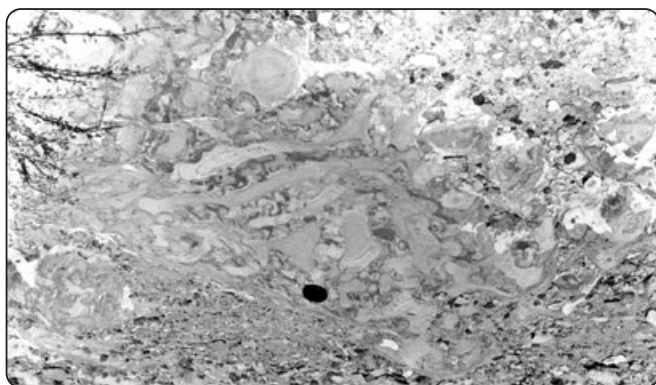


Figura 5. Madera de plantas del Cretácico del estado de Coahuila, México; muestra la diversidad de especies extintas (Estrada Ruiz, Martínez-Cabrera & Cevallos-Ferriz, 2010).



**Figura 6. Estromatolitos precámbricos de Caborca, estado de Sonora, México muestra cómo microorganismos de estructuras sedimentarias modificaron el medio ambiente al crear microambientes para ser ocupados por otros organismos. Fotografía: Reinhard Weber G.**

### Inicio de la vida

En este escenario dinámico y contingente, moldeado por reacciones complejas entre factores biológicos y ambientales a lo largo del tiempo profundo, la vida inició por medio de la organización de moléculas que originó el material genético elemental. De alguna manera, éstas se organizaron para desarrollar una membrana celular y otros componentes bioquímicos como el ácido ribonucleico o proteínas (Knoll, 2003; Deamer & Szostak, 2010). Cuando estos compuestos se retuvieron al interior de las membranas, aumentaron la diversidad. Aparecen las primeras células con varios elementos y compuestos químicos autónomos en ese momento (Djokic, Van Kranendonk, Campbell, Walter & Ward, 2017; Dodd *et al.*, 2017). La variabilidad del ácido ribonucleico y las membranas proteicas dieron lugar al unirse a diferentes tipos de células (Homann, 2019; Homann, Heubeck, Airo & Tice, 2015; Homann *et al.*, 2018).

Estas especies bioquímicas y las primeras células no interaccionaron una vez sino un sin número de veces, de estas acciones, los productos resultantes continuaron activos y seleccionados por el ambiente a través de millones de años. La importancia de este interactuar adquiere valor si se explica con ideas que se aplican a la vida actual (Doyle, 2013). La situación no es igual, pero la idea es la misma: la existencia de lo químico, físico y biológico persiste después de ponerse a prueba en el ambiente, es decir, continúan y seleccionan lo nuevo y favorable para la persistencia de las especies biológicas (Dupraz, Pattisina & Verrecchia, 2006).

A partir de estas primeras células gran diversidad de organismos dominó los siguientes 2,000 millones de años. Aunque su constitución básica es similar, por estar compuestos de agua, proteínas, carbohidratos, lípidos, ácidos nucleicos, etc. (diversidad bioquímica), es como los utilizan para satisfacer

sus necesidades primarias lo que genera diversidad biológica (Deamer & Szostak, 2010).

Estos organismos, los procariontes, precedieron a los eucariontes, y contenían la información genética en el ARN o ADN flotando libre en el citoplasma, solo con la membrana externa, o algún derivado de esta. Seguramente, la organización celular y/o bioquímica de los representantes actuales de estos primeros organismos es diferente a la de hace 2,000 Ma, y muestra cómo la biodiversidad aumentó en el tiempo (Knoll, 2015; Lane, 2015).

En los procariontes la información genética se organiza en un círculo y carecen de centriolos, estructuras que ayudan a organizar varios procesos en las células (Knoll, 2015; Lane, 2015). Al igual que en los procariontes actuales, cualquier estructura en el interior de estas primeras células u organismos se encontraba libre en el citoplasma, por carecer de membranas internas. En otras palabras, los sistemas para respirar, fotosintetizar, o cualquier otro proceso metabólico, no estaban confinados o encapsulados en el interior de la célula; se llevaban a cabo directamente en el citoplasma. A estas formas de organización se les clasifica en dos grandes grupos: bacterias y virus. En esa era geológica los cambios en los organismos que dan lugar a las especies suceden porque si bien comparten información de elementos químicos, ciertamente contienen otros distintos, que en conjunto reaccionan al ambiente de manera diferente y culminan en la diversidad biológica. Desde entonces las especies son producto de los procesos que las van diferenciando.

### Organización morfológica idem biodiversidad

Aún no se comprende completamente cómo diferentes compuestos, al organizarse formaron células, lograron coordinar y diferenciar sus funciones hasta dar origen a sistemas vivos diversos (Margulis, 1998; Knoll & Nowak, 2017). Sin embargo, es un hecho que, desde el inicio, la diversidad biológica es el resultado de procesos complejos (unión, fusión, coordinación, complementación), e innovación que origina diferentes formas de vida (virus y bacterias). El nombre de uno de esos procesos es la simbiosis (Margulis, 1998). En la simbiosis, los organismos, o elementos químicos, aportan cada uno algo que, al sumarse con la contribución del otro, pueden originar sistemas biológicos con mayor complejidad funcional y estructural. Esta interacción entre virus y bacterias (virus con virus, bacterias con bacterias, o bacterias con virus y viceversa) se volvió central para generar la biodiversidad (Margulis, 1998; Koonin & Dolja, 2013). Esta acción recíproca de la vida implica ensayo de distintas formas de organismos, y produce la especiación y extinción de especies, siempre en íntima relación con la atmósfera, la hidrósfera y/o la litósfera. Esta conexión compleja de la vida con los distintos componentes del Sistema Tierra se originó desde el inicio, y propició la biodiversidad a través del tiempo geológico. La diversificación de la vida no solo se debe a cambios en la tasa de extinción y especiación intrínsecos de las especies; es también

modelada e impulsada por los procesos que han aparecido, se mantienen y adecuan en la litósfera, hidrósfera, atmósfera y biósfera dando paso a la biodiversidad (Doyle, 2013; Knoll & Nowak, 2017).

### Simbiosis y eucariontes

Después de esta primera explosión de la vida, en la que dominan los procariontes, un evento de simbiosis, quizá el más difundido, resulta de la interacción de dos células procariontes, una de ellas funcionando como núcleo que contiene ADN, donde se localiza la información genética que le va a dar identidad a esa nueva célula: la célula eucariota (Margulis, 1998). A través de este proceso se formaron otros organelos: la mitocondria y los cloroplastos, que en su momento fueron células independientes y en la actualidad realizan funciones de respiración y fotosíntesis, respectivamente (Gray, 2012; Keeling, 2010). Es así como las células con solo mitocondrias dieron lugar a la línea de los animales (Budd, 2013), y las que contenían mitocondrias y cloroplastos divergieron en algas y plantas. Por consiguiente, la simbiosis es la base de una importante radiación de formas de vida que más adelante tendrán una diversificación sin precedentes (Gray, 2012; Keeling, 2010).

La simbiosis revolucionó la biología de ese tiempo, al generar no sólo a la célula eucariota, sino también el aumento significativo de su tamaño, y otros procesos que dispararon la biodiversidad (Margulis, 1998; Gray, 2012; Keeling, 2010). Las poblaciones de procariontes aumentaron rápidamente gracias a su reproducción por fisión binaria; sin embargo, en los organismos con células eucariotas el crecimiento de sus poblaciones fue más lento debido al desarrollo de la reproducción sexual. Asimismo, la recombinación genética a partir de genomas parentales intercambia información, dentro de los linajes, lo que da lugar a increíbles novedades impulsoras de biodiversidad, aunque el proceso lleva su tiempo (Schoen, Johnson & Wright, 2019). En estos nuevos grupos, las mutaciones, aunque importantes, tienen menor efecto en la generación de novedades biológicas.

La vida en los primeros 2,000 millones de años de su historia estuvo dominada por organismos procariontes, generalmente unicelulares y algunos coloniales, en los distintos escenarios geológicos (Schopf, 2006). En comparación, la aparición de los eucariotas impulsó la diferenciación de los organismos pluricelulares (diferente a los unicelulares con escasa diferenciación entre ellos, en colonias y filamentos) y los multicelulares (con células diferenciadas para formar tejidos y órganos especializados que realizan funciones específicas; Knoll, 2011).

### Organismos modificadores del entorno

Se conoce por trabajos de investigación que algunos organismos adquirieron la capacidad de usar los elementos químicos y físicos para su funcionamiento, y la modificación del mundo físico para

organizarse en distintos nichos ecológicos y albergar nuevas formas de vida. Ejemplos son el oxígeno y el carbono, productos de la fotosíntesis y la respiración, constructores de biohermes y biostromas que modificaron el sustrato marino (Figura 6), y que en otro lapso evolutivo intervinieron en la diferenciación de hojas y raíces (Figuras 3 y 7; Lyons, Reinhard & Planavsky 2014). Estos elementos químicos mencionados fueron utilizados de manera distinta por diferentes organismos para completar sus ciclos de vida. Por ejemplo, las bacterias (cianobacterias) y las algas eucariontes fotosintetizan de forma diferente (Lenton & Watson, 2011). El mundo fue en la práctica anóxico durante sus primeros 2,000 millones de años, pero cuando las bacterias fotosintetizaron, hubo un cambio drástico, al punto de que el oxígeno, en un principio, fue veneno para algunas formas de vida. Por lo que se suscitaron ciclos de un mundo con oxígeno y otro sin oxígeno, lo que condujo a que el hierro se oxidara, y precipitara, desestabilizando los ambientes acuáticos (Lenton & Watson, 2011).

Otro ejemplo es cómo algunos procariontes comenzaron a fijar el nitrógeno del aire para incorporarlo a las cadenas tróficas y satisfacer las necesidades metabólicas de los organismos. En otra circunstancia, las bacterias comenzaron a degradar los compuestos nitrogenados provenientes de organismos muertos, convirtiéndolos en nitritos y nitratos que los procariontes regresan a la atmósfera como gases (Falkowski, Fenchel & Delong, 2008). También utilizaron el carbonato, que es un importante constituyente de los exo y endoesqueletos de los animales (Budd, 2013). Las evidencias de la interacción de lo vivo y lo químico/físico se dan al inicio de la vida y continúan en la actualidad, aunque adecuados a las distintas circunstancias ecológicas (Schopf, 1983).



Figura 7. Desarrollo de plantas con raíces y presencia de dos meristemos, el apical para el crecimiento de las partes aéreas y el sub-apical para las que se dirigen al interior de la tierra. Diorama: Aldo Domínguez de la Torre.

Al entender algunos aspectos importantes suscitados en los primeros 2,000 millones de años no es de sorprender que, con la divergencia de los eucariontes, la forma de reproducirse sexualmente revolucionara la biodiversidad (Schopf, 1983). Este proceso evolutivo siguió distintos caminos que condujeron a la diversificación de los ciclos de vida de los organismos con núcleo, y a un aumento de la diversidad morfológica (Otto & Lenormand, 2002). La radiación en la forma de reproducción de los eucariontes se sumó a y coexiste, con la forma de multiplicarse de virus y bacterias (Young, 2013). Las algas tienen un aproximado de 8 linajes bien diferenciados, y los animales están divididos en invertebrados y vertebrados, cada uno de los cuales se diversificó en un gran número de linajes (Budd, 2013).

### Incremento de la Biodiversidad

La diversidad continuó sumando grupos, la forma de relacionarse se estimuló y se van diferenciando los ecosistemas. Esto no implica que todos los linajes aparecieran al mismo tiempo. Por el contrario, es posible que surgieran progresivamente. En lo que respecta a los animales la evidencia sugiere que fueron los de simetría radial quienes primero se desarrollaron, seguidos de los de simetría bilateral (Figura 8; Erwin & Valentine, 2013). Esto tiene relación con su crecimiento pues se reconocen primero a los protostomados (moluscos y anélidos) y después a los deuterostomados (equinodermos [uno de los pocos grupos excepcionales que inician con simetría bilateral (con los carpoideos) para terminar con simetría radial] y los cordados (Peterson, Cotton, Gehling & Pisani, 2008; Budd, 2013). Es, no obstante, indudable que estos se presentan durante la Gran Explosión del Cámbrico en donde todos los Phyla de animales actuales y otros extintos están diferenciados.



Figura 8. Medusa, forma animal con simetría radial, representante de las primeras formas multicelulares. Fotografía: Sergio RS Cevallos-Ferriz.

En el grupo de las algas la diferenciación de linajes se tradujo en diversidad escalonada. Sin entrar en detalles (Beraldi-Campesi, 2013), las primeras en distinguirse fueron las algas verde-azules (cianobacterias), las verdes aparecieron después pero aún en el Precámbrico. Las algas rojas se hacen evidentes en el Paleozoico y las últimas son las diatomeas en el Cretácico (Beraldi-Campesi, Mann & Cevallos-Ferriz, 2015; Knauth & Kennedy, 2009; Thamatrakoln & Hildebrand, 2008).

Una gran particularidad entre animales y plantas está sustentada en la evolución, diversificación y radiación de los grupos. Los animales, al nacer, cuentan con todas las partes que van a requerir a lo largo de su vida, éstas al desarrollarse los organismos crecen y maduran (Wang & Bai, 2019). En contraste, las plantas tienen un crecimiento modular; es decir, al nacer no tienen las partes que las componen, sino que hojas, tallos, raíces, etc., van apareciendo en distintos momentos, al igual que las estructuras reproductivas: esporangios, conos o flores (Shekhar, Stöckle, Thellmann & Vermeer, 2019).

### Colonización de las zonas continentales emergidas

Las plantas a finales del Silúrico e inicios del Devónico (Bonacorsi, Gensel, Hueber, Wellman & Leslie, 2020), aproximadamente 419 millones de años, experimentaron una radiación y una diversificación semejante a la de los animales durante la Gran Explosión del Cámbrico. Este periodo coincide con el momento en que los autótrofos salen del agua para colonizar la parte emergida de los continentes (Figura 9; Brugger, Hofmann, Petri & Feulner, 2019).

Antes de que las plantas colonizaran los continentes emergidos (Figuras 9 - 10), es importante considerar si existía o no la vida en ellos. Hasta aquí, el texto se ha restringido a la



Figura 9. Paisaje de la vida en la transición del Silúrico/Devónico; organismos fotosintéticos colonizan el continente con comunidades de pequeñas plantas. Las columnas son *Prototaxites*. Diorama : May Fraustro.



**Figura 10.** Diorama con plantas del Devónico (*Rhynia*) y árboles del Carbonífero (*Lepidodendron* y *Sigillaria*) para contrastar los paisajes. A la izquierda, rocas con fósiles y paleontólogos en busca de evidencias de vida. Diorama: Aldo Domínguez de La Torre.

vida en los cuerpos acuáticos, principalmente los mares, lo que sugiere que en los continentes no la había. Por mucho tiempo, esta fue la idea que imperó, sin embargo, en las últimas décadas la evidencia apuntó a la existencia de costras biológicas en los continentes desde el Precámbrico (Bowker, Reed, Maestre & Eldridge, 2018; Decho, 2000; Gao & García-Pichel, 2011; Watanabe, Martini & Ohmoto, 2000). Estas costras biológicas son, en cierta forma, semejantes a los tapetes algales que construyeron los estromatolitos en los mares precámbricos (Serebryakov, 1976; Beraldi-Campesi, 2013; Beraldi-Campesi & Retallack, 2016; Decho, 2000; Knauth & Kennedy, 2009), y que existen en la actualidad. La diferencia es que las costras no precipitan carbonatos u otros minerales, pero sí sirven para retener la lluvia, incrementar la humedad, detener el polvo, evitar la erosión y, en cierta medida inician la formación del suelo. Cada vez hay más evidencia biológica, química y física que sugiere la presencia de estas costras biológicas en los continentes del pasado (Bowker, Reed, Maestre & Eldridge, 2018; Decho, 2000; García Pichel & Wojciechowski, 2009). Sin embargo,

no se ha demostrado su presencia (Watanabe, Martini & Ohmoto, 2000). Es importante suponer que, si realmente en el Precámbrico existían estas estructuras, la vida sobre los continentes era muy diferente a la actual (Beraldi-Campesi, 2013; Beraldi-Campesi & Retallack, 2016). Si se acepta su existencia ésta sería microscópica y distinta a la protagonizada por los organismos colonizadores de hace 419 Ma, ya que en este momento los supuestos pioneros son macroscópicos (Figuras 9 – 10; Retallack & Noffke, 2019).

#### **Autótrofos, de las micras a los centímetros**

Conforme se documente la presencia de las costras con seguridad se discutirán como cruciales en las zonas transicionales del continente donde se establecieron y desarrollaron las primeras comunidades animales y vegetales (Doyle, 2013; Renzaglia, Duff, Nickrent & Garbary, 2000). Otra evidencia importante de vida en los continentes resulta de interpretarla durante el Paleozoico Inferior (Cámbrico/Ordovícico). Algunos de los microfósiles de este tiempo en apariencia se relacionan con plantas macroscópicas. Son esporas con marcas triletas y tubos con engrosamientos en espiral, ambos elementos característicos de las plantas embriofíticas, típicas de los continentes emergidos, pero de los que se desconocen organismos más completos (Boyce, Cody, Fogel, Hazen, Alexander & Knoll, 2003).

Es inevitable introducir la vida continental de las plantas con la mención del cambio en el ciclo de vida de los organismos que ahí se establecieron. Ellos exponen al medio ambiente a la fase esporofítica que se torna más conspicua conforme se diferenciaron los grupos (Figura 10; Niklas & Kutschera, 2009). Son las algas de donde provienen los organismos colonizadores de las zonas emergidas, y en ellas la fase gametofítica dominaba y se exponía al ambiente. Esta adecuación del ciclo de vida entre los linajes continentales llevó aproximadamente 320 millones de años, y redujo al gametofito a 7 células y 8 núcleos en las plantas con flor (Friedman & Williams, 2004).

Las primeras evidencias macroscópicas de la vida fotosintética en los continentes se encuentran en las rocas de finales del Silúrico y corresponden a las estructuras de unos pocos centímetros de longitud y milímetros de diámetro que se dividen dicotómicamente y terminan en un esporangio (Figuras 9 - 10). Una de estas plantas es *Cooksonia* de forma simple, pero en el Devónico (Strother *et al.*, 2011) proliferan otras semejantes que, en general, son pequeñas y reciben distintos nombres, *Rhynia*, *Aglaeophyton*, y *Horneophyton*, etc. (Figuras 9 – 10; Edwards *et al.*, 2014). Todas crecen bajo el mismo patrón estructural, pero tienen diferencias que sugieren la presencia de una biodiversidad emergente importante. Son organismos fotosintéticos continentales y comparten el no tener raíces, carecer de hojas, y lo que se pensaba que era su tejido vascular no tiene xilema, es decir que son células que solo tienen pared primaria; en otras palabras, están vivas (Raven, 2003; Pirozynski & Malloch, 1975; Raven & Edwards, 2001).

La descripción de estos primeros organismos fotosintéticos no se apega del todo a las características de las plantas embriofíticas (con embrión) o de las traqueofíticas (con traqueidas) que hoy viven sobre el continente. Pero ¿qué representan? si comparten la fase conspicua, esporofitos “2N” del ciclo de vida y producen esporas (Figuras 9–10; Friedman & Cook, 2000; Lu *et al.*, 2020; Strother *et al.*, 2011) como sucede entre las embriofitas actuales. Desafortunadamente no hay esporofitos comparables con las plantas actuales. Por otro lado, el esporofito de la gran mayoría de las algas que crecían en los cuerpos de agua se restringe al cigoto, que de inmediato sufre meiosis para generar un nuevo gametofito. En los organismos fotosintéticos continentales del Silúrico/Devónico el esporofito es macroscópico por lo que indudablemente amplía la diversidad de aquel momento (Figuras 9 - 10), respaldado por la presencia de nuevos linajes (Bonacorsi *et al.*, 2020; Lu *et al.*, 2020).

### El meristemo, centro de control

El establecimiento de una estructura con influencia en el desarrollo del patrón estructural de las plantas que viven sobre el continente es el meristemo (Steeves & Sussex, 1989), cuya organización y actividad poco se menciona, pero su función permite un orden y una secuencia en la producción de células, además de la diferenciación de tejidos y órganos en las plantas (Renzaglia *et al.*, 2000).

Las plantas del Silúrico/Devónico sólo producían estructuras aéreas; es decir, su embrión sólo tenía un meristemo apical. Este meristemo fue el mediador de su desarrollo, y es un carácter ancestral que comparten con las algas (Stewart & Rothwell, 1993). En especial con las macroalgas, cuya célula apical controla su desarrollo. Se sabe, que la célula apical de las primeras plantas fotosintéticas tenía un mayor tamaño respecto a la del ancestro, y era la que organizaba qué células formarían la epidermis, cuáles el córtex, o las del tejido vascular, y en qué momento se desarrollan las hojas, las estructuras reproductoras, los sistemas de raíces, etc.

### Sistemas de anclaje y absorción

En las plantas del Silúrico/Devónico no había raíces, ya que contaban sólo con meristemos apicales (Shekhar *et al.*, 2019; Capel, Cleal, Xue, Monnet, Servais & Cascales-Miñana, 2022). Para formar raíces iguales a las plantas actuales, se formó tiempo después, un meristemo subapical (Figuras 7 y 11) que se encarga de desarrollar todo lo que crece hacia el interior de la Tierra (Kenrick & Crane, 1997). Ante la falta de raíces, en los lycopodios los ejes aéreos funcionaron para anclar y absorber agua, ya que producían pequeñas extensiones de la epidermis, los rizoides, que les servían para esta función. Observaciones detalladas de estas estructuras muestran que crecían hacia el interior de la Tierra y se desarrollaban con ligera inclinación hacia el centro de la misma; es decir, tenían



**Figura 11. Paisaje de un bosque del Carbonífero con plantas que se reproducen por semillas (cicadas) y altura de árboles (*Lepidodendron*, artrofitas y helechos) que crecían cerca de los cuerpos de agua. Al fondo e izquierda primeras gimnospermas (*Progimnospermas*), ancestros de los Pinos. Diorama: May Fraustro.**

geotropismo positivo, una característica típica de las raíces (Figura 7; Raven & Edwards, 2001). Observaciones en los rizoides de estas estructuras con geotropismo positivo reveló que algunos tenían en la región distal una zona más gruesa, semejante a un capuchón, que se explica como una cofia que protegía esos extremos delicados. Así, y aunque no existían raíces verdaderas, algunas plantas tenían estructuras aéreas con características dispersas que recuerdan a las raíces, funcionando también para el anclaje y la absorción (Figuras 7 y 11; Matsunaga & Tomescu, 2016). Lo que no se ha logrado entender de manera clara es cómo estas estructuras dispersas se fusionaron dirigidas por un meristemo subapical.

Aunque, los lycopodios fósiles presentaban este sistema de anclaje, sus representantes actuales tienen en su mayoría raíces verdaderas (Hetherington, Dubrovsky & Dolan, 2016; Hetherington & Dolan, 2018; Hetherington, 2019; Kenrick & Strullu-Derrien, 2014; Matsunaga & Tomescu, 2016). En *Isoetes*, lo que se describe como raíces son en realidad hojas modificadas, cuya anatomía es muy parecida a los rizoides de sus ancestros del Devónico/Carbonífero. Hay que aclarar que las raíces de los Monilophyta y los Spermatophyta que se conocen del Carbonífero ya tenían una estructura semejante a la de sus representantes actuales, aunque existen diferencias importantes en la construcción de las capas de las distintas zonas del meristemo (Rothwell & Erwin, 1985).

### Xilema, tejido vascular conductor de agua y sales minerales

El sistema vascular también tuvo cambios notables. Lo que parece ser un tejido vascular en las plantas del Silúrico/

Devónico en realidad eran células vivas con paredes primarias que desarrollaron engrosamientos en espiral o anulares, semejantes a los de la pared secundaria de las traqueidas auténticas (Boyce *et al.*, 2003; Edwards, Li & Raven, 2006; Friedman & Cook, 2000; Weng & Chapple, 2010). Esto implica que, fisiológicamente, el sistema vascular de los primeros organismos fotosintéticos continentales funcionaba de manera distinta al de las plantas con traqueidas, que presentaban paredes secundarias con lignina y engrosamientos para facilitar el desplazamiento del agua (Richey *et al.*, 2021).

En estos primeros organismos, al margen de la constitución de su xilema, no se ha podido demostrar de manera clara y definitiva la presencia del floema, quizá porque su fisiología funcionaba diferente en comparación con las plantas más recientes (Richey *et al.*, 2021; Weng & Chapple, 2010). Es un enigma cómo movían el agua y/o distribuían los azúcares las primeras plantas embriofíticas continentales. Es posible que el mecanismo fuera parecido al de las algas o briofitas. A través del tiempo y con la adquisición de la capacidad de depósito de lignina en la pared secundaria, la conducción de agua y la distribución de sustancias en el cuerpo esporofítico se acercaría más a los mecanismos de las plantas actuales (Figuras 9 – 11; Raven & Edwards, 2001).

#### Crecimiento en diámetro

Además de la diferenciación de los dos meristemos primarios, el apical y el subapical, se formaron en el Devónico/Carbonífero dos meristemos secundarios: el cámbium vascular y el felógeno. Es curioso que, al menos, el cámbium vascular funcionó de manera diferente en las Lycopodiales y en las Sphenophyta comparado con las Molinophyta y las Spermatophyta (Figura 12). No se ha demostrado la presencia del floema en las Lycopodiales y en las Sphenophyta del Paleozoico, lo que lleva a concluir que tenían un cámbium vascular unifacial (que solo produce xilema), lo que contrasta con el cámbium vascular bifacial de las Monilophyta y de las Spermatophyta (que produce xilema hacia el interior y floema hacia el exterior; (Figura 5; Spicer & Groover, 2010).

La importancia del xilema, en el sistema vascular de estas primeras plantas, lo ejemplifica *Cooksonia*. Al tratar de entender su funcionamiento se midió el diámetro del tallo y del eje que podría representar el tejido vascular, tanto en plantas fósiles como en las actuales. Se encontró que existe una relación entre estas dos estructuras que permite a la planta sostenerse de forma vertical sobre el sustrato. La única que no cumple con esta condición es, *Cooksonia*, tal vez porque no representa un esporofito de vida libre y recuerda más bien al esporofito de las briofitas, que depende de un gametofito para mantenerse erguido. Algo parecido sucede con *Horneophyton*, cuyo esporangio tiene en la base una proyección semejante a la columela de las Anthocerotales. De no ser por este detalle, *Horneophyton* se asemejaría al resto



**Figura 12. Diorama de la vegetación en los límites de los estados de Puebla y Oaxaca, México, durante el Jurásico, con variedad de plantas con hojas micrófilas y megáfilas (Ginkgo, Cícadas, Helechos, helechos arborescentes, artrofitas). Diorama: Aldo Domínguez de la Torre.**

de las antecesoras de las plantas vasculares. Estos detalles refieren a una diversidad no representada en la actualidad, pero importante en el Silúrico/Devónico (Brugger *et al.*, 2019; Lu *et al.*, 2020).

#### Mayor superficie fotosintética

La ausencia de hojas es otro detalle significativo de estos primeros organismos fotosintéticos. Los primeros tallos son glabros y no desarrollan nada que se parezca a una hoja. Sin embargo, algunas plantas, hoy fósiles, *Asteroxylon* o *Sawdonia*, desarrollaron extensiones del córtex que no estaban vascularizadas y se les llamó enaciones (Boyce, 2010). Cuando las enaciones se vascularizan, sucede un fenómeno típico de las hojas: aparece la filotaxia, es decir, adoptan un desarrollo particular en el espacio, que las diferencia en: opuestas, verticiladas, alternas, etc. (Figura 3; Tomescu, 2009). Así la primera planta con hojas verdaderas es del Silúrico/Devónico, *Baragwanathia*, y se le considera el primer miembro del grupo de los licopodios (Gensel & Berry, 2001).

Es importante mencionar que cuando las hojas aparecen, se diferencian en grupos intermedios. Por un lado, los licopodios, con hojas micrófilas, sin laguna foliar y las Molinophyta, que incluyen ancestros de los equisetos y de los helechos ambos con hojas megáfilas con laguna foliar (Figura 3; Boyce, 2010; Tomescu, 2009). Además, se documentan grupos extintos, pero importantes en el Paleozoico superior (360-250 millones de años), los helechos con semilla o Pteridospermas, las Progimnospermas, Cordaitales y Voltziales, de donde también divergen las coníferas (Figuras 3 y 12; Taylor, Taylor & Krings, 2009; Contreras, 2018; Gerrienne, Meyer-Berthaud,

Fairon-Demaret, Streele & Steemans, 2004). Todos ellos con megáfilas, que varían de acuerdo con su estela (Figura 3; Tomescu, 2021; Traiser *et al.*, 2018).

Este aumento significativo en el número de grupos de plantas del Paleozoico superior es el resultado de la adquisición de características importantes producto de la evolución morfológica, anatómica, fisiológica y genómica de los organismos fotosintéticos, responsable de la biodiversidad (Figura 13; Boyce, 2010). Además, los nuevos caracteres les permiten ampliar su área de distribución de manera significativa, de zonas costeras o alrededor de lagos y lagunas, para comenzar a conquistar los continentes tierra adentro e incluso expandirse en las montañas (Figura 13; Taylor *et al.*, 2009; Tomescu, 2009).

La formación del segundo tipo de hojas, las megáfilas, comunes en las Molinophyta y en las Spermatophyta, inició a finales del Devónico y principios del Carbonífero (Figuras 11 y 12; Boyce, 2010; Tomescu, 2009, 2021). En estas hojas los cambios comienzan mediante una planación en las ramas; es decir, estas se ordenan en una línea o una dimensión. Conforme sucede esto, las ramas y sus tejidos vasculares adquieren una altura similar. A la planación le sigue un entretrejido. Este fenómeno provoca que los córtex de las ramas se expandan hasta fusionarse con los contiguos, y formen una lámina con una superficie amplia. Las ramas pudieron tener tejido fotosintético desde el inicio o lo adquirieron después; en ellas el grosor de la lámina del córtex se ajustó hasta formar una lámina delgada más o menos uniforme, con mesófilo, y lo que era su tejido vascular se

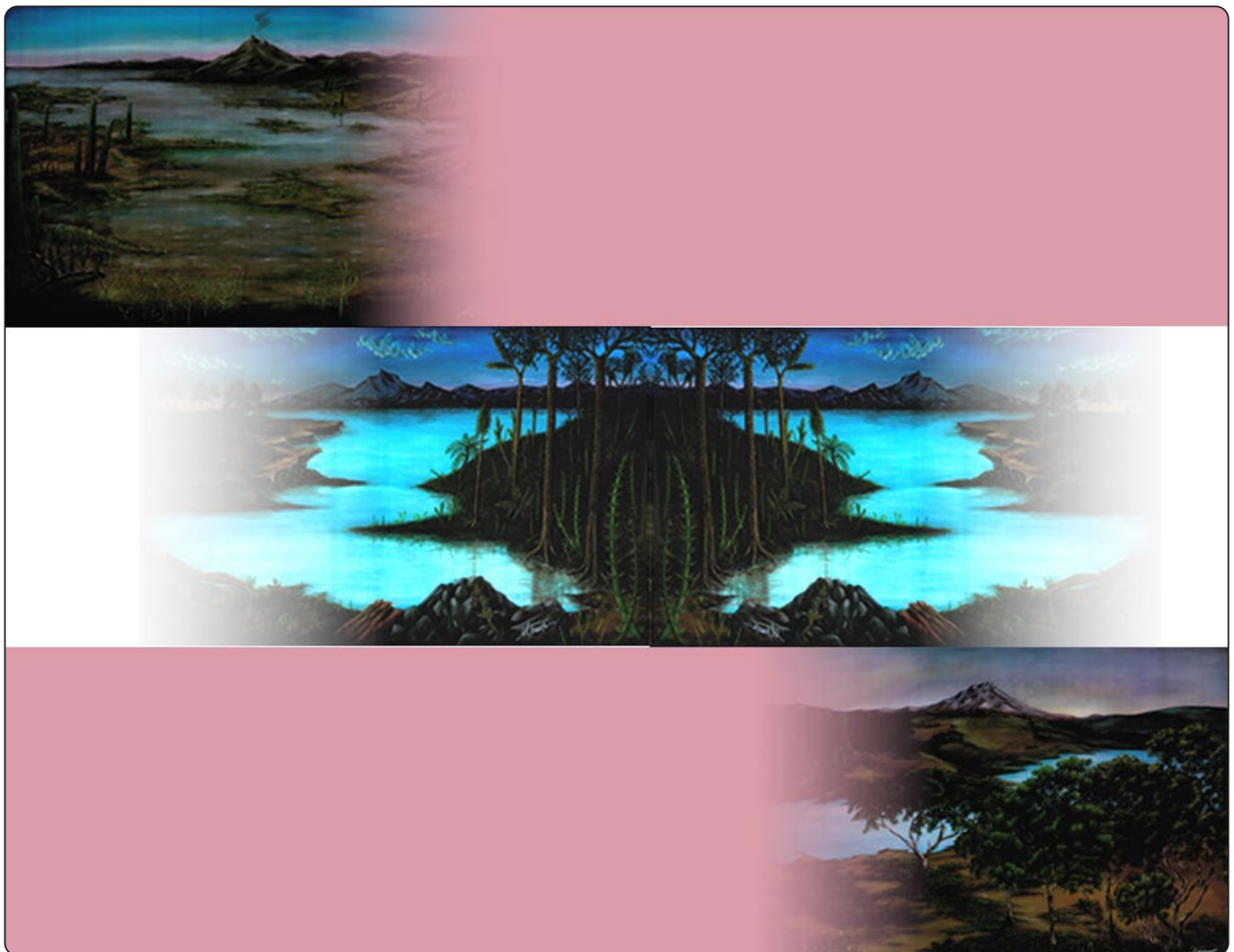


Figura 13. Secuencia de tres paisajes, Devónico, Carbonífero y Cretácico, en los que se ve el cambio en las comunidades a lo largo del tiempo. Diorama: May Fraustro.

adecuó para funcionar como un tejido fino e interconectado dentro de la lámina, las venas de las hojas (Figura 3; Boyce, 2010; Tomescu, 2009, 2021).

### Diferenciación morfológica de las esporas

Las primeras plantas sobre el continente eran homospóricas, producían un solo tipo de esporas que generó un único gametofito en el que se desarrollaron ambos sexos: anteridióforos con anterozoides y arquegonios con células huevo (Figuras 10 – 11; Bateman & DiMichele, 1994; Wang & Bai, 2019). Posteriormente, algunas plantas homospóricas se innovaron hacia una función heterospórica, pero con esporas morfológicamente iguales, por lo que, al germinar, el gametofito producía solo arquegonios con su célula huevo o anteridióforos productores de anteridios (Figura 14; Petersen & Burd, 2018). En paralelo a esta condición que separa sexos, un mismo gametofito produjo los dos sexos, pero en momentos distintos. Un tercer patrón en la evolución de estas estructuras reproductoras es la diferenciación morfológica de las esporas, la heterosporia (Figura 14; Leslie & Bonacorsi, 2022), que producía microsporas contenedoras de microgametofitos con anterozoides y las megasporas productoras de megagametofitos con arquegonios y células huevo. Estos niveles de organización se encuentran bien representados en las primeras plantas fotosintéticas que invadieron el continente y se reproducían con esporas, Lycophyta, Sphenophyta y Pteridophyta (Figura 14; Petersen & Burd, 2018; Wang & Bai, 2019). En estos grupos se llevó a cabo un cuarto proceso, la reducción del número de megasporas por megasporangio. Esto quiere decir que, en un inicio los megasporangios tenían muchas

megasporas (128, 64, etc.), pero el número se redujo a una sola megaspóra funcional y tres abortivas por megasporangio (Figuras 4, 14 y 15; Rothwell & Scheckler, 1988; Leslie & Bonacorsi, 2022).

Al producir una sola megaspóra funcional y tres abortivas, el megasporangio es cubierto por hojas o ramas, cuya organización es similar al óvulo (es decir, el megasporangio tegumentado) en las plantas actuales (Figuras 4, 14 y 15; Herr, 1995; Leslie & Bonacorsi, 2022; Rothwell & Erwin, 1987). Esto sucedió durante el Devónico-Carbonífero y es de suponer que en el Carbonífero existían tres tipos de semillas (Meade, Plackett & Hilton, 2021; Westoby & Rice, 1982).

En las licofitas, las hojas rodean al megasporangio y forman el tegumento foliar; en las esfenofitas, al esporangio lo cubren ramas equivalentes al esporangióforo y el escudo peltado de *Equisetum*; finalmente, en los helechos con semilla, o Pteridospermas, al megasporangio, también lo rodean ramas, pero en este caso se trata de telomas, es decir, la última ramificación de un sistema de ramas (Gerrienne *et al.*, 2004). Es de este último grupo del que derivan las semillas de las plantas actuales (Figuras 4 y 15). A medida que las ramas formadoras del tegumento en las Pteridospermas se fusionaron desde la zona proximal hacia la parte distal dieron lugar al micrópilo, en la región más distal. En resumen, la diversidad de semillas facilitó que las plantas se dispersaran, aumentara la interacción con los animales, facilitara la dormancia, cuidara el intercambio genético y se impulsara la ampliación de las áreas de distribución (Taylor, Taylor, Kerp & Hermsen, 2006; Taylor *et al.*, 2009).

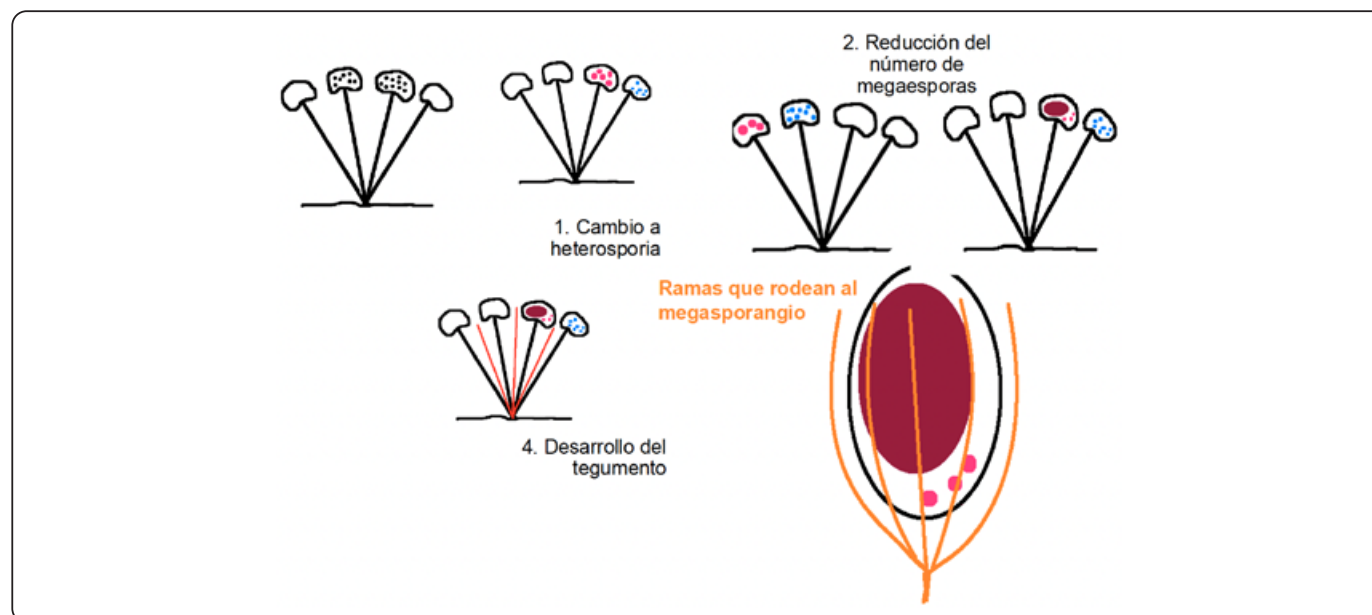


Figura 14. Esquema de las fases de desarrollo de estructuras reproductoras para formar semillas, de composición homospórica a heterospórica y finalmente semilla. Esquema: Sergio RS Cevallos-Ferriz



**Figura 15.** Cono de una especie de coníferas con brácteas con múltiples proyecciones, comunes en las Cupressaceae actuales y parecido a los linajes del Paleozoico y el Mesozoico (Wikimedia Commons).

Con la diferenciación de las semillas surgieron estructuras reproductoras que las agruparon a lo largo de un eje, para estar asociadas a hojas y a ramas, un carácter distintivo del linaje que condujo a las coníferas (Figura 15); Voltziales, Cordaitales y Coniferales (Contreras, 2018). Las estructuras reproductoras de estos grupos participaban en la distinción del cono constituido en principio por hojas, ramas y óvulo. En los primeros conos las hojas estaban agrupadas, y cada una sostenía una rama de la que pendía un óvulo en posición distal. El proceso que llevó a estos conos primigenios a formar conos semejantes a los de los pinos, a través del tiempo, se basó en la fusión y reducción de las hojas, las ramas y los óvulos (Figura 15). En las formas actuales, las dos primeras estructuras no se ven con claridad, pero se distinguen: una bráctea que se considera el resultado de la fusión de las hojas de los primeros conos, y una escama ovulífera, consecuencia de la fusión de las ramas (Figura 15).

Los óvulos, en este proceso de fusión y reducción de las partes, ocuparon una posición adaxial sobre la escama ovulífera, y el número también se redujo. Esto inició hace aproximadamente 420 millones de años, y lograron una organización semejante a las formas actuales hace ca. 250 millones de años; sin embargo, continuaron especializándose (Herr, 1995). Durante ese tiempo los nichos ecológicos estuvieron ocupados por una gran diversidad de especies de gimnospermas, en su gran mayoría extintos en la actualidad (Lyginopteridales, Medullosales, Callistophytales, Bennettitales, Glossopteridales, Ginkgoales,

Caytoniales, Pentoxylales, Corystospermales, Peltaspermales, Gnetales, etc.), pero que dieron origen a las coníferas a través de un proceso de aparición y extinción de linajes que se prolongó por 280 millones de años (Figuras 12 y 15; Gibling & Davies, 2012). La transformación hacia las coníferas y otras gimnospermas durante el Paleozoico/Mesozoico, aunque representan grupos extintos, hicieron de la biodiversidad de ese tiempo un espacio de vida claramente distinto del actual (Figuras 2, 12 y 16; Contreras, 2018).

### Desarrollo del fruto

Una vez establecida la divergencia en los linajes de las plantas con semilla desnuda, es a mediados del Cretácico (aproximadamente 140 millones de años); Benton, Wilf & Sauquet, 2021; Doyle & Endress, 2010; que las plantas con flor (angiospermas) comenzaron a dominar (Figuras 12 y 16; Li *et al.*, 2019; Rudall, 2018). Respecto a su diferenciación se puede señalar, sino como innovación, sí como parte de su expresión (Doyle, 2013), la manifestación de color en los paisajes continentales y la abundancia de aromas en los distintos ambientes (Vajda, Pole & Sha, 2016). Ambos aspectos con seguridad transformaron la relación entre plantas y animales. La adaptación al ambiente y la proliferación de las angiospermas fue importante para los distintos grupos de organismos (Figura 16; Vajda *et al.*, 2016). En lo que respecta a la reproducción, es notable que los óvulos/semillas de las angiospermas se contengan en una hoja modificada, el ovario (Figura 4; Li *et al.*, 2019; Yi *et al.*, 2019; Rudall, 2021). Esta es una adaptación novedosa, y posiblemente el único carácter que define al grupo, permite un mayor resguardo del material genético y selecciona la forma de recombinarse para aumentar la diversidad (Benton, Wilf &



**Figura 16.** Diorama de un paisaje Cretácico con plantas que se reproducen por esporas (helechos); las gimnospermas (coníferas) y angiospermas (Nymphaeales, Arecales) por medio de semillas cuyo crecimiento culmina en conos o flores y frutos. Diorama: May Fraustro.

Sauquet, 2021). Al madurar el ovario, se produce un fruto, alimento para los animales que contribuyen a la dispersión de las semillas (Figuras 4 y 16).

### Madera

Otro gran cambio es el desarrollo de los tallos leñosos de las angiospermas (Figura 14). En ellas, la formación de los vasos se vuelve común y al combinarse con fibras, traqueidas y parénquima facilitan la adaptación de estas plantas a diferentes ambientes, ya sea con escasez o exceso de agua (Figura 5; Friedman & Cook, 2000; Benton *et al.*, 2021; Li *et al.*, 2019; Rudall, 2021).

### Flores

La aparición de las flores diferenció a las angiospermas. Una revisión detallada de los fósiles de flores del Cretácico se encuentra en el libro de Friis, Crane & Pedersen (2011), en el que se menciona su diversidad y se discute la forma en que su desarrollo ayudó a la radiación del grupo. Sin embargo, la mayoría de estos registros cretácicos son referentes de plantas extintas (Doyle & Endress, 2010).

También se han hallado hojas del Cretácico que, a primera vista, se relacionan a las plantas con flor, un claro ejemplo de diversificación rápida. Sin embargo, presentan un problema que se repite en otros órganos: carecen de caracteres para su identificación entre los grupos de plantas actuales, por lo tanto, se les asigna como representantes de taxones extintos, ciertamente relacionados con las angiospermas, pero sin encontrar una categoría taxonómica precisa que las ubique dentro de la categoría taxonómica de familias y hasta órdenes. Esa situación ya se mencionó antes para las hojas y las flores, pero se encuentra también en las maderas y hasta en los frutos (Doyle, 2007).

Un estudio interesante que incluyó a las flores actuales y a algunos fósiles propuso la estructura de una flor ancestral (Sauquet *et al.*, 2017). No obstante, la propuesta sugería que uno de los verticilos florales cambiaba su filotaxia, situación que no se conoce entre las plantas actuales. La filotaxia en el verticilo del gineceo, es espiral, y contrasta en el cáliz, corola, y androceo donde es verticilada (Sauquet *et al.*, 2017; Schönenberger *et al.*, 2020; Scutt, 2018).

### Conocimiento derivado del registro fósil

El registro fósil a lo largo del tiempo profundo es claro al indicar que solo a través de los fósiles se comprenden muchos de los procesos que diferenciaron a las plantas, pero quedan otros por resolver (Figuras 6, 10 – 12, 16). Por ejemplo, se encuentran documentadas las primeras raíces de algunas plantas con esporas que se desarrollaron a partir de estructuras aéreas con características de raíces dispersas en ellos, que eventualmente culminaron en las raíces verdaderas (Figura 7; Hetherington *et al.*, 2016; Hetherington & Dolan,

2018; Hetherington, 2019; Kenrick & Strullu-Derrien, 2014; Matsunaga & Tomescu, 2016). También, las estructuras reproductoras sin duda cambiaron con el tiempo (Figura 14), para formar megasporangios que fueron rodeados por ramas hasta diferenciarse en la típica semilla de las Spermatophyta (Figura 14). Las semillas se organizaron en conos en el linaje de las coníferas y otras gimnospermas, y alcanzaron un nivel de organización peculiar en las angiospermas que las envolvieron en una hoja, el carpelo.

Entender el origen de la flor, de sus partes y organización aún requiere de más estudios. La propuesta de diferenciación y diversificación de los órganos en las plantas a partir de las estructuras preexistentes es alentadora para continuar con la investigación (Figuras 4, 14 – 15). Con seguridad que al igual que con otros órganos (raíces, hojas, madera, etc.) entre los fósiles se conocen plantas cuyos órganos se diferenciaron eventualmente en las típicas formas angiospérmicas y que eventualmente se integraron como la flor. Pero hay que dilucidar cuáles son y las acciones que desembocaron en su formación. En este contexto es importante mencionar una serie de hallazgos que se han realizado en China sobre las estructuras reproductoras que de alguna manera recuerdan a las flores de las angiospermas, pero que tienen alternativas en su explicación, por representar con seguridad a las mismas estructuras de algunos tipos de pteridospermas mesozoicas que tuvieron una importante contribución para el entendimiento de la diferenciación de las flores. Por el momento hay que hacer hincapié en, que si a primera vista estos fósiles sugieren la presencia de flores desde el Pérmico, y en especial en el Jurásico, ninguna de ellas ha sido aceptada y siempre se ha propuesto que más bien representan, conos modificados con tendencia a parecerse a los de las angiospermas pero nunca a interpretarse como flores. Los detalles de esta discusión escapan al propósito de este escrito, pero es importante tenerlos presentes (Fu, Diez, Pole, García-Ávila, Wang & Wang, 2018; Liu & Wang, 2015; Wang, 2010; Fu *et al.*, 2018).

## DISCUSIÓN

### Plantas fósiles y conocimiento por desentrañar

La comprensión de la vida de las plantas es conducirnos a través del tiempo geológico para conocer las importantes diferencias morfoanatómicas que se manifestaron durante la aparición y desaparición de las especies en la construcción de los ecosistemas (Figura 17; DiMichele & Phillips, 1996; Gibling & Davies, 2012). La capacidad de los organismos fotosintéticos para diversificarse y radiar les permitió desplazarse para colonizar las partes emergidas del continente y, penetrar en la atmósfera (Figura 1; Christopher, Berry & Fairon-Demaret, 2002). Esto significa crecer más allá del nivel del mar y dirigirse hacia la luz. Un comparativo de la importancia de esto es que la vida en los mares tiene su mayor abundancia en los primeros 50 a 100 metros de profundidad, aunque hay vida más allá de estos límites, pero la mayor



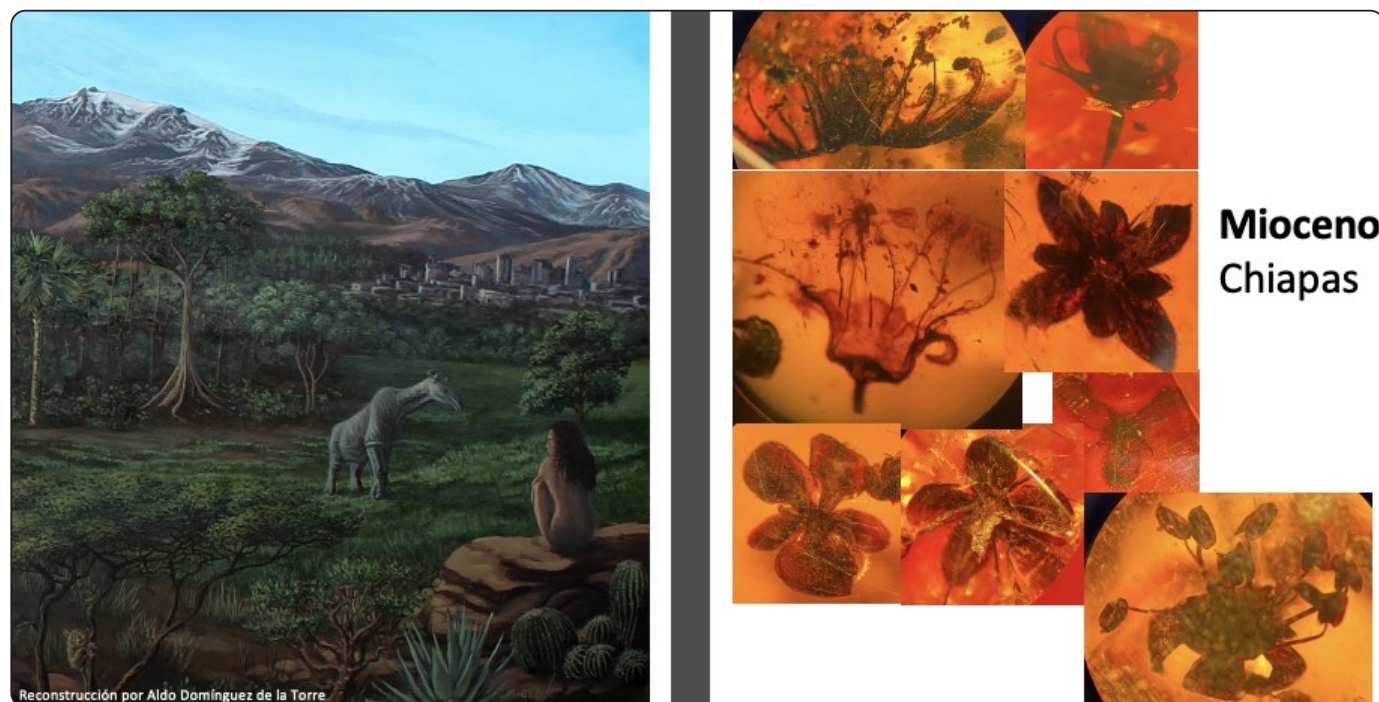
**Figura 17.** Se muestra la biodiversidad incluida en un tronco para sugerir un origen común entre plantas y animales; paisajes únicos modificados en el tiempo. Diorama: Aldo Domínguez de la Torre.

diversidad se encuentra en esta franja de agua (Raven, Evert & Eichhorn, 2005). De manera similar, sobre la Tierra, poco a poco se aprovechan los espacios. Lo iniciaron las costras biológicas (Bowker *et al.*, 2018), al crecer y ocupar pocos milímetros sobre la litósfera, después las algas/planta del Silúrico/Devónico que primero alcanzaron entre 10 y 20 centímetros de altura y, hacia finales del Devónico, hasta un metro; y a partir de ese momento, las plantas crecieron cada vez más, hasta alcanzar tallas arbóreas y arbustivas a partir del Devónico/Carbonífero (Figuras 9 - 10). En la actualidad algunos árboles de los bosques de secuoyas en California o de eucaliptos en Australia tienen una altura máxima de hasta 130 metros (Figuras 17 – 18).

### Colonización del continente emergido

La invasión de las plantas continentales tierra adentro, entre los 360 y 290 millones de años, hizo que los paisajes se transformaran a partir de “humedales” del Silúrico/Devónico en donde crecían plantas pequeñas en pantanos o en lugares muy húmedos (Figura 9; Gibling & Davis, 2012; Brugger *et al.*, 2019). Tiempo después, las plantas cubrieron los continentes en lugares cada vez más alejados de los mares, desarrollándose en plantas de mayor tamaño, desplegando el hábito arbóreo, que generó los primeros bosques a finales del Devónico y principios del Carbonífero alrededor de 360 millones de años (Figura 10; Christopher *et al.*, 2002). Durante este lapso, los bosques fueron dominados principalmente por los ancestros de los licopodios y equisetos actuales, que alcanzaron en aquel momento tallas arbóreas de 20 a 30 m, así como helechos que también crecieron entre 5 y 8 metros de altura (Figura 7; Gibling & Davies, 2012). Al mismo tiempo, se estableció un sotobosque y estratos intermedios. Es a finales del Carbonífero y principios del Pérmico (~300 millones de años) que las coníferas comenzaron a ser más importantes (Figuras 12 – 13; Contreras, 2018). Los árboles de los primeros bosques desarrollaban troncos con cámbium vascular unifacial, es decir, sólo producían xilema al interior, y carecían de floema, pero cuando aparecen las coníferas (Figura 13; Contreras, 2018), en sus troncos se diferencia un cámbium vascular bifacial, es decir, producían xilema al interior y floema al exterior. Ciertamente hubo procesos fisiológicos distintos y diversidad fisiológica importante (Kenrick & Crane, 1997; Richey *et al.*, 2021; Strullu-Derrien, Kenrick, Badel, Cochard & Tafforeau, 2013).

Aun en los Monilophyta aunque se producía relativa abundancia de xilema y los helechos alcanzaban tallas arbóreas, muchos de sus tallos se califican como falsos, pues se unían varios de ellos para dar fuerza y solidez a la planta. Todo esto hace evidente que los bosques y comunidades del Devónico, Carbonífero y Pérmico eran distintos, y funcionaban de manera diferente a los más recientes y a las asociaciones de plantas que les precedieron (Figuras 10 y 12; Brugger *et al.*, 2019).



**Figura 18.** Los fósiles son la huella de la vida pasada, y el ser humano tiene la responsabilidad de conservarlos y también de asegurar la continuidad de los procesos naturales para la generación de especies que interactúen con la hidrósfera, litósfera y atmósfera, a fin de que aumente la biodiversidad en el presente y en el futuro. Diorama: Aldo Domínguez de la Torre (reconstrucción), y Fotografías: Ana Lilia Hernández Damián.

### Interacción entre órganos

No se debe desestimar un importante proceso biológico que permite a las plantas regular y administrar el agua de su entorno a través de la evaporación y transpiración, la fotosíntesis. El proceso inició mucho antes de que aparecieran las angiospermas, pero en ellas se afina más la función (Beerling, Osborne & Chaloner, 2001). Esto muestra el provecho de las adaptaciones para lograr siempre una mayor eficiencia. La interacción entre órganos en una planta no es precisamente simbiosis, pero otros procesos ejemplifican de manera excepcional esta relación entre organismos o entre estos y el medio ambiente, por ejemplo, la fijación de nitrógeno. La relación de las plantas y el medio químico/físico también es excepcional. Por ejemplo, la variación en la concentración relativa del CO<sub>2</sub> y el oxígeno en el Devónico provocó la diferenciación de las hojas, y desde entonces la captura de CO<sub>2</sub> a través de la fotosíntesis es un importante regulador del clima (Boyce & Lee, 2010). Acorde a cuánto CO<sub>2</sub> se captura o libera, el ambiente se enfría y/o calienta, acción que a través del tiempo origina la repetición de fenómenos naturales como el efecto invernadero que pone a prueba a las comunidades.

La polinización destaca la interacción entre animales y plantas y evidencia cómo la reproducción, la dispersión y la recombinación alcanzan niveles de organización complejos durante los últimos millones de años de vida sobre la Tierra.

Los insectos, reptiles, aves, y mamíferos, incluso el viento interviene activamente en este proceso biológico; también en el agua los anfibios y los peces son importantes, lo que convierte a las interacciones y a la simbiosis en significativas para alcanzar la biodiversidad actual. Desde el Devónico hay coprolitos cargados de esporas lo que sugiere una estrecha relación entre animales y plantas (Edwards, Axe & Richardson, 1995), en el Mesozoico quedó demostrada la participación de los escarabajos en la polinización de las Cycadeoidales (Cai, Escalona, Li, Yin, Huang & Engel, 2018), y en la de las angiospermas este comportamiento también data del Cretácico (Tihelka, Li, Fu, Su, Huang & Cai, 2021).

### Fósiles, huellas de la evolución

El registro fósil y la filogenia muestran la evolución de los grupos dominantes a través del tiempo; sin embargo, se requiere de más investigación que explique junto a la evolución las causas de la diversificación, por no ser coincidentes (Figura 17). Éstas no son las mismas en todo momento, y la dirección de los patrones de cambio también varía (Rudall, 2018; Westoby & Rice, 1982). En otras palabras, los linajes no cambian en una sola dirección; buscan alternativas para aprovechar las más viables. Estas alternativas, a su vez influenciadas por procesos extrínsecos y abióticos como la tectónica de placas, hicieron que la litósfera, la hidrósfera y la atmósfera cambiaran al generar distintas condiciones

ambientales y climáticas a las que tuvieron que responder las formas de vida en su momento (Figura 18; Erwin, 2007; Benton, 2009).

Al aceptar a la tectónica como importante regulador del Sistema Tierra (atmósfera, hidrósfera, litósfera y biósfera), en el Mesozoico se diferencian formas y grupos aún no completamente entendidos que hacen interesante buscar explicaciones sobre lo que representan, especialmente con relación al origen de las plantas con flor (Figura 12; Erwin, 2007; Benton, 2009). Por ejemplo, dentro de las gimnospermas varios linajes presentaron estructuras semejantes a flores en distintos grados, Bennettitales, Caytoniales, Glossopteridales, Pentoxylales, Corys tospemales, y Peltaspermales, etc., (Figura 12) aunque siempre existe cuando menos un carácter que no permite aceptarlas como flores verdaderas, esto abre una aparente brecha para definir a los ancestros de las angiospermas cretácicas.

### Pasado y presente, alternativas en la búsqueda del origen de las plantas con flor

Con los argumentos expuestos en lo que concierne a la evolución de las raíces, las hojas, los tallos leñosos, y las semillas es posible trabajar una propuesta con base en el registro fósil para explicar la aparición de las plantas con flor del Cretácico (Figuras 3 – 4, 7, 14 - 15). La evidencia fósil sugiere que los grupos con un parecido a las angiospermas, durante ese período de tiempo, pertenecen a la rama troncal de las familias/órdenes, es decir, que se estaban diferenciando hacia las formas actuales (Doyle, 2012; Endress & Doyle, 2009). Esta idea implica que tenían características de angiospermas pero no reunían en uno o cada uno de sus órganos la evidencia que define a las actuales. En el Mesozoico también hubo gimnospermas (Figura 12), hoy conocidas a través del registro fósil pero que son un enigma para la ciencia, el reto está en descubrir cómo los órganos de plantas del Mesozoico adquieren las características de los órganos de las plantas con flor, para que al reconstruirse (armando las partes como un rompecabezas) en un organismo representen en conjunto a la primera angiosperma (Benton *et al.*, 2021).

A medida que se explora la historia evolutiva de las plantas es evidente que la diversidad de las formas de vida y sus interacciones han sido fundamentales para alcanzar la complejidad de los ecosistemas actuales. El constante cambio del plan estructural de las plantas en el tiempo profundo es evidencia de su larga y compleja trayectoria que enriqueció la biodiversidad con alternativas encaminadas a entender la vida actual y preservarla en un mundo que cambia rápidamente (Figuras 1 y 17).

### CONCLUSIONES

El estudio de la biodiversidad desde el tiempo profundo muestra la relevancia de los procesos físicos, químicos y biológicos en

el origen y diversificación de la vida. Si sabemos interpretarlos se comprenderá que las especies actuales son portadoras de historias evolutivas documentadas a través del registro fósil (Figuras 1 y 17).

Es fundamental tomar medidas para conservar la biodiversidad fósil mediante el conocimiento y difusión de su existencia con la finalidad de que las futuras generaciones sigan disfrutando de esta riqueza y de una complejidad que data de ca. 4,500 millones de años, además de proteger y conservar la que existe en el momento actual.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a PAPIIT-UNAM y CONACYT (CONAHACYT) el financiamiento de proyectos de investigación a lo largo de las últimas cuatro décadas, a través de los que se recopilaron observaciones y se discutieron temas que aquí se presentan. Marco Antonio Ruvalcaba Knoth reconoce también a CONACYT (CONAHACYT) el otorgamiento de una beca doctoral, para la práctica y adquisición de conocimientos sobre esta área de estudio. Nuestro reconocimiento, también, al M. en C. Aldo Domínguez de la Torre por su apoyo en la realización de las ilustraciones del trabajo.

### REFERENCIAS

- Bateman, R. M. & DiMichele, W. A. (1994). Heterospory: The most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom. *Biological Reviews*, **69**(3), 345–417. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1994.tb01276.x>
- Beerling, D. J., Osborne, C. P. & Chaloner, W. G. (2001). Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO<sub>2</sub> decline in the Late Palaeozoic. *Nature*, **410**(6826), 352–354. <https://doi.org/10.1038/35066546>
- Benton, M. J. (2009). The red queen and the court jester: Species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science*, **323**(5915), 728–732. <https://doi.org/10.1126/science.1157719>
- Benton, M. J. (2015). *Vertebrate palaeontology* (4th ed.). Wiley Blackwell, New Jersey.
- Benton, M. J., Wilf, P. & Sauquet, H. (2021). The angiosperm terrestrial revolution and the origins of modern biodiversity. *New Phytologist*, **233**, 217–235. <https://doi.org/10.1111/nph.17822>
- Beraldi-Campesi, H. (2013). Early life on land and the first terrestrial ecosystems. *Ecological Processes*, **2**(1), 1. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-2-1>
- Beraldi-Campesi, H. & Retallack, G. J. (2016). Terrestrial ecosystems in the Precambrian. In B. Weber, B. Büdel & J. Belnap (Eds.), *Biological soil crusts: An organizing principle in drylands*, (pp. 37–54). Springer, Alemania [https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_3)
- Beraldi-Campesi, H., Mann, D. G. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2015). Life cycle of 70 Ma-old non-marine pennate diatoms. *Cretaceous Research*, **56**, 662–672. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.05.001>

- org/10.1016/j.cretres.2015.07.004
- Berry, C. J. & Fairon-Demaret, M. (2002). The Middle Devonian flora revisited: Early evolution of the arborescent habit in vascular plants. *Geology*, **30**(7), 627–630. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0627:TMDFRE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0627:TMDFRE>2.0.CO;2)
- Bonacorsi, N. K., Gensel, P. G., Hueber, F. M., Wellman, C. H. & Leslie, A. B. (2020). A novel reproductive strategy in an Early Devonian plant. *Current Biology*, **30**, R388–R389. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.040>
- Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T. & Eldridge, D. J. (2018). Biocrusts: The living skin of the earth. *Plant and Soil*, **429**, 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>
- Boyce, C. K. (2010). The evolution of plant development in a paleontological context. *Current Opinion in Plant Biology*, **13**(1), 102–107. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.10.002>
- Boyce, C. K. & Lee, J.-E. (2010). An exceptional role for flowering plants in the expansion of tropical rainforests and biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**(1699), 3437–3443. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0485>
- Boyce, C. K., Cody, G. D., Fogel, M. L., Hazen, R. M., Alexander, C. M. O'D. & Knoll, A. H. (2003). Chemical evidence for cell wall lignification and the evolution of tracheids in early Devonian plants. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 691–702. <https://doi.org/10.1086/377113>
- Brugger, J., Hofmann, M., Petri, S. & Feulner, G. (2019). On the sensitivity of the Devonian climate to continental configuration, vegetation cover, orbital configuration, CO<sub>2</sub> concentration, and insolation. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, **34**, 1375–1398. <https://doi.org/10.1029/2019PA003562>
- Budd, G. (2013). At the origin of animals: The revolutionary Cambrian fossil record. *Current Genomics*, **14**, 344–354. <http://dx.doi.org/10.2174/13892029113149990011>
- Cai, C., Escalona, H. E., Li, L., Yin, Z., Huang, D. & Engel, M. S. (2018). Beetle pollination of cycads in the Mesozoic. *Current Biology*, **28**(17), 2806–2812. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.036>
- Capel, E., Cleal, C. J., Xue, J., Monnet, C., Servais, T. & Cascales-Miñana, B. (2022). The Silurian–Devonian terrestrial revolution: Diversity patterns and sampling bias of the vascular plant macrofossil record. *Earth-Science Reviews*, **231**, 104085. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.004>
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Calvillo Canadell, L. (2012). *La historia que cuentan las plantas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 207 pp.
- Christopher J. Berry, C. J. & Fairon-Demaret, M. (2002). The Middle Devonian flora revisited: Early evolution of the arborescent habit in vascular plants. *Geology*, **30**(7), 627–630. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0627:TMDFRE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0627:TMDFRE>2.0.CO;2)
- Contreras, D. L. (2018). *Conifer evolution and the ecological expansion of flowering plants in the Mesozoic* [Tesis de doctorado, University of California at Berkeley]. 206 pp.
- Deamer, D. & Szostak, J. W. (Eds.). (2010). The origins of life. Cold Spring Harbor Laboratory Press. New York.
- Decho, A. W. (2000). Microbial biofilms in intertidal systems: An overview. *Continental Shelf Research*, **20**, 1257–1273. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(00\)00022-4](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(00)00022-4)
- DiMichele, W. A. & Phillips, T. L. (1996). Climate change, plant extinctions, and vegetational recovery during the Middle–Late Pennsylvanian transition: The case of tropical peat-forming environments in North America. *Geological Society of America Special Papers*, **306**, 201–221. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2306-0.201>
- Djokic, T., Van Kranendonk, M. J., Campbell, K. A., Walter, M. R. & Ward, C. R. (2017). Earliest signs of life on land preserved in ca. 3.5 Ga hot spring deposits. *Nature Communications*, **8**, 15263. <https://doi.org/10.1038/ncomms15263>
- Dodd, M. S., Papineau, D., Grenne, T., Slack, J. F., Rittner, M., Pirajno, F., O’Neil, J. & Little, C. T. S. (2017). Evidence for early life in Earth’s oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature*, **543**, 60–64. <https://doi.org/10.1038/nature21377>
- Doyle, J. A. (2007). Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower. *International Journal of Plant Sciences*, **168**(5 Suppl.), S3–S27. <https://doi.org/10.1086/513474>
- Doyle, J. A. (2012). Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **40**, 301–326. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105313>
- Doyle, J. A. (2013). Phylogenetic analyses and morphological innovations in land plants. In B. A. Ambrose & M. Purugganan (Eds.), *Annual plant reviews: The evolution of plant form*, **45**. Wiley-Blackwell. EUA <https://doi.org/10.1002/9781118305881.ch1>
- Doyle, J. A. & Endress, P. K. (2010). Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: Magnoliidae and eudicots. *Journal of Systematics and Evolution*, **48**, 1–35. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00058.x>
- Dupraz, C., Pattisina, R. & Verrecchia, E. P. (2006). Translation of energy into morphology: Simulation of stromatolite morphospace using a stochastic model. *Sedimentary Geology*, **185**, 185–203. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2005.12.012>
- Edwards, D., Axe, L. & Richardson, J. B. (1995). Coprolites as evidence for plant–animal interaction in Siluro-Devonian terrestrial ecosystems. *Nature*, **377**(6546), 329–331. <https://doi.org/10.1038/377329a0>
- Edwards, D., Li, C.-S. & Raven, J. A. (2006). Tracheids in an early vascular plant: A tale of two branches. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **150**, 115–130. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00450.x>
- Endress, P. K. & Doyle, J. A. (2009). Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany*, **96**(1), 22–66. <https://doi.org/10.3732/>

- ajb.0800047
- Erwin, D. H. (2007). Disparity: Morphological pattern and developmental context. *Palaeontology*, **50**(1), 57–73. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00614.x>
- Erwin, D. H. & Valentine, J. W. (2013). The Cambrian explosion: The construction of animal biodiversity. Roberts and Company Publishers. Colorado.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H. I. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2010). Fossil woods from the late Campanian–early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **163**(1–2), 122–133. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.09.002>
- Falkowski, P. G., Fenchel, T. & Delong, E. F. (2008). The microbial engines that drive Earth’s biogeochemical cycles. *Science* **320**(5879), 1034–1039. <https://doi.org/10.1126/science.1153213>
- Friedman, W. E. & Cook, M. E. (2000). The origin and early evolution of tracheids in vascular plants: Integration of palaeobotanical and neobotanical data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **355**, 857–868. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0620>
- Friedman, W. E. & Williams, J. H. (2004). Developmental evolution of the sexual process in ancient flowering plant lineages. *The Plant Cell*, **16**(S1), S119–S132. <https://doi.org/10.1105/tpc.017277>
- Friis, E. M., Crane, P. R. & Pedersen, K. R. (2011). *Early flowers and angiosperm evolution*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Fu, Q., Diez, J. B., Pole, M., García-Ávila, M., Wang, X. & Wang, X. (2018). An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China. *eLife*, **7**, e38827. <https://doi.org/10.7554/eLife.38827>
- Gao, Q. & Garcia-Pichel, F. (2011). Microbial ultraviolet sunscreens. *Nature Reviews Microbiology*, **9**, 791–802. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2649>
- García-Pichel, F. & Wojciechowski, M. F. (2009). The evolution of a capacity to build supra-cellular ropes enabled filamentous cyanobacteria to colonize highly erodible substrates. *PLoS ONE*, **4**(11), e7801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007801>
- Gensel, P. G. & Berry, C. M. (2001). Early lycopphyte evolution. *American Fern Journal*, **91**(3), 74–98. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2001\)091\[0074:ELE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2001)091[0074:ELE]2.0.CO;2)
- Gerrienne, P., Meyer-Berthaud, B., Fairon-Demaret, M., Streel, M. & Steemans, P. (2004). Runcaria, a Middle Devonian seed plant precursor. *Science*, **306**, 856–858. <https://doi.org/10.1126/science.1102491>
- Gibling, M. R. & Davies, N. S. (2012). Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution. *Nature Geoscience*, **5**, 99–105. <https://doi.org/10.1038/ngeo1376>
- Gray, M. W. (2012). Mitochondrial evolution. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, **4**(9), a011403. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a011403>
- Hazen, R. M., Golden, J., Downs, R. T., Hystad, G., Grew, E. S., Azzolini, D. & Sverjensky, D. A. (2012) Mercury (Hg) mineral evolution: A mineralogical record of supercontinent assembly, changing ocean geochemistry, and the emerging terrestrial biosphere. *American Mineralogist*, **97**, 1013–1042. <https://doi.org/10.2138/am.2012.3922>
- Herr Jr., J. M. (1995). The origin of the ovule. *American Journal of Botany*, **82**, 547–564. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15676.x>
- Hetherington, A. J. (2019). Evolution of plant rooting systems. In *eLS*. John Wiley & Sons, Ltd. EUA. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0028341>
- Hetherington, A. J. & Dolan, L. (2018). Stepwise and independent origins of roots among land plants. *Nature*, **561**, 235–238. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0445-z>
- Hetherington, A. J., Dubrovsky, J. G. & Dolan, L. (2016). Unique cellular organization in the oldest root meristem. *Current Biology*, **26**, 1629–1633. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.072>
- Homann, M. (2019). Earliest life on Earth: Evidence from the Barberton Greenstone Belt, South Africa. *Earth-Science Reviews*, **196**, 102888. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.102888>
- Homann, M., Heubeck, C., Airo, A. & Tice, M. M. (2015). Morphological adaptations of 3.22 Ga-old tufted microbial mats to Archean coastal habitats (Moodies Group, Barberton Greenstone Belt, South Africa). *Precambrian Research*, **266**, 47–64. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2015.04.018>
- Homann, M., Sansjofre, P., Van Zuilen, M., Heubeck, C., Gong, J., Killingsworth, B., Foster, I. S., Airo, A., Van Kranendonk, M. J., Ader, M. & Lalonde, S. V. (2018). Microbial life and biogeochemical cycling on land 3,220 million years ago. *Nature Geoscience*, **11**, 665–671. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0190-9>
- Keeling, P. J. (2010). The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**(1541), 729–748. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0103>
- Kenrick, P. & Crane, P. R. (1997). The origin and early evolution of land plants: A cladistic study. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Kenrick, P. & Strullu-Derrien, C. (2014). The origin and early evolution of roots. *Plant Physiology*, **166**, 570–580. <https://doi.org/10.1104/pp.114.244517>
- Knauth, L. P. & Kennedy, M. J. (2009). The late Precambrian greening of the Earth. *Nature*, **460**, 728–732. <https://doi.org/10.1038/nature08213>
- Knoll, A. H. (2003). Life on a young planet: The first three billion years of evolution on Earth. Princeton University Press. New Jersey.
- Knoll, A. H. (2011). The multiple origins of complex multicellularity. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **39**, 217–239. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.031208.100209>

- Knoll, A. H. (2015). Life on a young planet: The first three billion years of evolution on Earth. Princeton University Press. New Jersey.
- Knoll, A. H. & Nowak, M. A. (2017). The timetable of evolution. *Science Advances*, **3**, e1603076. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1603076>
- Koonin, E. V. & Dolja, V. V. (2013). A virocentric perspective on the evolution of life. *Current Opinion in Virology*, **3**(5), 546–557. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2013.06.008>
- Lane, N. (2015). The vital question: Energy, evolution, and the origins of complex life. W. W. Norton & Company. New York.
- Lenton, T. M. & Watson, A. J. (2011). Revolutions that made the Earth. Oxford University Press. Oxford.
- Leslie, A. B. & Bonacorsi, N. K. (2022). Understanding the appearance of heterospory and derived plant reproductive strategies in the Devonian. *Paleobiology*, **48**, 496–512. <https://doi.org/10.1017/pab.2021.44>
- Li, H.-T., Yi, T.-S., Gao, L.-M., Ma, P.-F., Zhang, T., Yang, J.-B., Gitzendanner, M. A., Fritsch, P. W., Cai, J., Luo, Y., Wang, H., van der Bank, M., Zhang, S.-D., Wang, Q.-F., Wang, J., Zhang, Z.-R., Fu, C.-N., Yang, J., Hollingsworth, P. M. & Li, D.-Z. (2019). Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, **5**, 461–470. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>
- Liu, Z.-J. & Wang, X. (2015). A perfect flower from the Jurassic of China. *Historical Biology*, **28**(5), 707–719. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.994187>
- Lowe, D. R. (1980). Stromatolites 3,400-Myr old from the Archean of Western Australia. *Nature*, **284**, 441–443. <https://doi.org/10.1038/284441a0>
- Lu, K.-J., van't Wout Hofland, N., Mor, E., Mutte, S., Abrahams, P., Kato, H., Vandepoele, K., Weijers, D. & De Rybel, B. (2020). Evolution of vascular plants through redeployment of ancient developmental regulators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **117**, 733–740. <https://doi.org/10.1073/pnas.1912470117>
- Lyons, T. W., Reinhard, C. T. & Planavsky, N. J. (2014). The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. *Nature*, **506**(7488), 307–315. <https://doi.org/10.1038/nature13068>
- Margulis, L. (1998). Symbiotic planet: A new look at evolution. Basic Books. New York.
- Matsunaga, K. K. S. & Tomescu, A. M. F. (2016). Root evolution at the base of the lycophyte clade: Insights from an Early Devonian lycophyte. *Annals of Botany*, **117**, 585–598. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw006>
- McGhee, G. R. (2013). When the invasion of land failed: The legacy of the Devonian extinctions. Columbia University Press. New York.
- Meade, L. E., Plackett, A. R. G. & Hilton, J. (2021). Reconstructing development of the earliest seed integuments raises a new hypothesis for the evolution of ancestral seed-bearing structures. *New Phytologist*, **229**, 1782–1794. <https://doi.org/10.1111/nph.16792>
- Niklas, K. J. & Kutschera, U. (2009). The evolutionary development of plant body plans. *Functional Plant Biology*, **36**(9), 682–695. <https://doi.org/10.1071/FP09065>
- Noffke, N., Christian, D., Wacey, D. & Hazen, R. M. (2013). Microbially induced sedimentary structures recording an ancient ecosystem in the ca. 3.48 billion-year-old Dresser Formation, Pilbara, Western Australia. *Astrobiology*, **13**, 1103–1124. <https://doi.org/10.1089/ast.2013.1030>
- Otto, S. P. & Lenormand, T. (2002). Resolving the paradox of sex and recombination. *Nature Reviews Genetics*, **3**(4), 252–261. <https://doi.org/10.1038/nrg761>
- Petersen, K. B. & Burd, M. (2018). The adaptive value of heterospory: Evidence from *Selaginella*. *Evolution*, **72**, 1080–1091. <https://doi.org/10.1111/evo.13484>
- Peterson, K. J., Cotton, J. A., Gehling, J. G. & Pisani, D. (2008). The Ediacaran emergence of bilaterians: Congruence between the genetic and the geological fossil records. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**(1496), 1435–1443. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2233>
- Pirozynski, K. A. & Malloch, D. W. (1975). The origin of land plants: A matter of mycotrophism. *BioSystems*, **6**, 153–164. [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(75\)90023-4](https://doi.org/10.1016/0303-2647(75)90023-4)
- Raven, J. A. (2003). Long-distance transport in non-vascular plants. *Plant, Cell & Environment*, **26**(1), 73–84. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00922.x>
- Raven, J. A. & Edwards, D. (2001). Roots: Evolutionary origins and biogeochemical significance. *Journal of Experimental Botany*, **52** (Suppl. 1), 381–401. [https://doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl\\_1.381](https://doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl_1.381)
- Raven, P. H., Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. (2005). Biology of plants (7th ed.). W. H. Freeman and Company. San Francisco.
- Renzaglia, K. S., Duff, R. J., Nickrent, D. L. & Garbary, D. J. (2000). Vegetative and reproductive innovations of early land plants: Implications for a unified phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **355**(1398), 769–793. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0615>
- Retallack, G. J. & Noffke, N. (2019). Are there ancient soils in the 3.7 Ga Isua Greenstone Belt, Greenland? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **514**, 18–30. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.10.005>
- Richey, J. D., Montañez, I. P., White, J. D., DiMichele, W. A., Matthaues, W. J., Poulsen, C. J., Macarewich, S. I. & Looy, C. V. (2021). Modeled physiological mechanisms for observed changes in the late Paleozoic plant fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **562**, 110056. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110056>
- Rothwell, G. W. & Erwin, D. M. (1985). The rhizomorph apex of Paleostachya and the early evolution of lycopsid rooting structures. *American Journal of Botany*, **72**(3), 293–309. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1985.tb08353.x>

- Rothwell, G. W. & Erwin, D. M. (1987). Origin of seed plants: An aneurophyte/seed-fern link elaborated. *American Journal of Botany*, **74**, 970–973. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1987.tb08702.x>
- Rothwell, G. W. & Scheckler, S. E. (1988). Biology of ancestral gymnosperms. In C. B. Beck (Ed.), *Origin and evolution of gymnosperms* (pp. 85–134). Columbia University Press. New York.
- Rothwell, G. W., Wyatt, S. E. & Tomescu, A. M. F. (2014). Plant evolution at the interface of paleontology and developmental biology: An organism-centered paradigm. *American Journal of Botany*, **101**, 899–913. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300451>
- Rudall, P. J. (2018). Identifying key features in the origin and early diversification of angiosperms. *Annual Plant Reviews Online*, **45**, 163–188. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0491>
- Rudall, P. J. (2021). Evolution and patterning of the ovule in seed plants. *Biological Reviews*, **96**, 943–960. <https://doi.org/10.1111/brv.12684>
- Rye, R. & Holland, H. D. (2000). Life associated with a 2.76 Ga ephemeral pond?: Evidence from Mount Roe #2 paleosol. *Geology*, **28**, 483–486. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2000\)28%3C483:LAWAGE%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28%3C483:LAWAGE%3E2.0.CO;2)
- Sauquet, H., von Balthazar, M., Magallón, S., Doyle, J. A., Endress, P. K., Bailes, E. J., Barroso de Morais, E. J., Bull-Hereñu, K., Carrive, L., Chartier, M., Chomicki, G., Coiro, M., Cornette, C., El Ottra, J. H. L., Epicoco, C., Foster, Ch. S. P., Jabbour, F., Haevermans, A., Haevermans, T., Hernández, R., Little, S. A., Löfstrand, S., Luna, J. A., Massoni, J., Nadot, S., Pamperl, S., Prieu, Ch., Reyes, E., dos Santos, P., Schoonderwoerd, K. M., Sontag, S., Soulebeau, A., Staedler, Y., Tschan, G. F., Wing-Sze Leung, A. & Schönenberger, J. (2017). The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications*, **8**, 16047. <https://doi.org/10.1038/ncomms16047>
- Schoen, D. J., Johnson, M. T. J. & Wright, S. I. (2019). The ecology, evolution, and genetics of plant reproductive systems. *New Phytologist*, **224**, 999–1014. <https://doi.org/10.1111/nph.16222>
- Schönenberger, J., von Balthazar, M., López Martínez, A., Albert, B., Prieu, C., Magallón, S. & Sauquet, H. (2020). Phylogenetic analysis of fossil flowers using an angiosperm-wide data set: Proof-of-concept and challenges ahead. *American Journal of Botany*, **107**, 1433–1448. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1538>
- Schopf, J. W. (1983). *Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution*. Princeton University Press. New Jersey.
- Schopf, J. W. (2006). Fossil evidence of Archaean life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **361(1470)**, 869–885. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1834>
- Scutt, C. P. (2018). The origin of angiosperms. In L. Nuno de la Rosa & G. Müller (Eds.), *Evolutionary developmental biology* (pp. [sin número de páginas]). Springer. Suiza [https://doi.org/10.1007/978-3-319-33038-9\\_60-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-33038-9_60-1)
- Serebryakov, S. N. (1976). Biotic and abiotic factors controlling the morphology of Riphean stromatolites. *Developments in Sedimentology*, **20**, 321–336. [https://doi.org/10.1016/S0070-4571\(08\)71142-7](https://doi.org/10.1016/S0070-4571(08)71142-7)
- Shekhar, V., Stöckle, D., Thellmann, M. & Vermeer, J. E. M. (2019). The role of plant root systems in evolutionary adaptation. *Current Topics in Developmental Biology*, **131**, 55–80. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.011>
- Spicer, R. & Groover, A. (2010). Evolution of development of vascular cambium and secondary growth. *New Phytologist*, **186(3)**, 577–592. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03236.x>
- Steeves, T. A. & Sussex, I. M. (1989). *Patterns in plant development* (2nd ed.). Cambridge University Press. Cambridge.
- Steffen, W., Sanderson, A., Tyson, P. D., Jäger, J., Matson, P. A., Moore III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H. J., Turner II, B. L. & Wasson, R. J. (2004). *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure*. Springer. New York.
- Stewart, W. N. & Rothwell, G. W. (1993). *Paleobotany and the evolution of plants* (2nd ed.). Cambridge University Press. Cambridge.
- Strother, P. K., Battison, L., Brasier, M. D. & Wellman, C. H. (2011). Earth's earliest non-marine eukaryotes. *Nature*, **473**, 505–509. <https://doi.org/10.1038/nature09943>
- Strullu-Derrien, C., Kenrick, P., Badel, E., Cochard, H. & Tafforeau, P. (2013). An overview of the hydraulic systems in early land plants. *IAWA Journal*, **34**, 333–351. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000029>
- Taylor, E. L., Taylor, T. N., Kerp, H. & Hermsen, E. J. (2006). Mesozoic seed ferns: Old paradigms, new discoveries. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, **133**, 62–82. [https://doi.org/10.3159/1095-5674\(2006\)133\[62:MSFO PN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3159/1095-5674(2006)133[62:MSFO PN]2.0.CO;2)
- Taylor, T. N., Taylor, E. L. & Krings, M. (2009). *Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants* (2nd ed.). Academic Press. New York.
- Thamatrakoln, K. & Hildebrand, M. (2008). Silicon uptake in diatoms revisited: A model for saturable and nonsaturable uptake kinetics and the role of silicon transporters. *Plant Physiology*, **146**, 1397–1407. <https://doi.org/10.1104/pp.107.107094>
- Tihelka, E., Li, L., Fu, Y., Su, Y., Huang, D. & Cai, C. (2021). Angiosperm pollinivory in a Cretaceous beetle. *Nature Plants*, **7**, 445–451. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00893-2>
- Tomescu, A. M. F. (2009). Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. *Trends in Plant Science*, **14**, 5–12. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.008>
- Tomescu, A. M. F. (2021). The stele – A developmental perspective on the diversity and evolution of primary

- vascular architecture. *Biological Reviews*, **96**, 1263–1283. <https://doi.org/10.1111/brv.12699>
- Traiser, C., Roth-Nebelsick, A., Grein, M., Kovar-Eder, J., Kunzmann, L., Morawek, K. & Wuttke, M. (2018). MORPHYLL: A database of fossil leaves and their morphological traits. *Palaeontologia Electronica*, **21**, 1–17. <https://doi.org/10.26879/773>
- Vajda, V., Pole, M. & Sha, J. (2016). Mesozoic ecosystems—Climate and biotas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **464**, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.08.023>
- Van Kranendonk, M. J., Campbell, K. A., Walter, M. R. & Ward, C. R. (2017). *Earth's Oldest Rocks* (2nd ed.). Elsevier. Amsterdam.
- Wang, X. (2010). *The dawn of angiosperms*. Springer. New York.
- Wang, X. & Bai, S.-N. (2019). Key innovations in transition from homosporous to heterosporous. *Plant Signaling & Behavior*, **14**, 1596010. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1596010>
- Watanabe, Y., Martini, J. E. J. & Ohmoto, H. (2000). Geochemical evidence for terrestrial ecosystems 2.6 billion years ago. *Nature*, **408**, 574–578. <https://doi.org/10.1038/35046052>
- Weng, J.-K. & Chapple, C. (2010). The origin and evolution of lignin biosynthesis. *New Phytologist*, **187**, 273–285. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03327.x>
- Westoby, M. & Rice, B. (1982). Evolution of the seed plants and inclusive fitness of plant tissues. *Evolution*, **36**, 713–724. <https://doi.org/10.2307/2407884>
- Young, G. M. (2013). Precambrian supercontinents, glaciations, atmospheric oxygenation, metazoan evolution and an impact that may have changed the second half of Earth history. *Geoscience Frontiers*, **4**, 247–261. <https://doi.org/10.1016/j.gsf.2012.07.003>