

# EVOLUCIÓN VEGETAL: LA CONQUISTA DE LA TIERRA FIRME

Lobato Cameselle, R. (rosalobato@gmail.com), Cidrás Ferradás, J. (jocife@telefonica.net)

## Resumen

Tras la lenta aparición de los continentes. Las plantas acuáticas que quedaron emergidas, para sobrevivir en la tierra firme debieron de soportar una serie de adaptaciones para no sufrir los efectos desecantes de la atmósfera. Las únicas plantas que lo han conseguido fueron las embriófitas (la alternancia de generaciones haploide (n) – diploide (2n) fue primordial para su supervivencia y reproducción). Este es el salto que vamos a considerar: la conquista del medio terrestre, la evolución de la semilla y la aparición de las angiospermas.

**Palabras clave:** planta, embriófita, semilla, gimnosperma, angiosperma.

## Introducción

Más que la invasión de la tierra firme, en realidad fue la conquista del aire. El paso del espacio vital acuático a la tierra firme realizado por las plantas, fue un cambio fundamental en su forma de vida. Esto exige una adaptación muy profunda tanto fisiológica como morfológica para enfrentarse a los efectos deshidratantes de la atmósfera (cutículas, estomas) y aseguraran la reproducción fuera del agua (arquegonios y esporas con paredes de esporopolenina). Para que esto fuera posible, fue necesaria una concentración mínima de oxígeno en la atmósfera y una capa de ozono protectora contra la radiación ultravioleta. Se cree que el escudo protector de ozono se formó cuando el oxígeno alcanzó aproximadamente 1% del nivel atmosférico actual. Otra condición era la formación del suelo disponible. El factor atmosférico que jugó un papel determinante fue la alta concentración de dióxido de carbono (efecto invernadero) que permitió una lluvia ácida, lo cual produjo la desintegración física de la roca madre y también favoreció la fotosíntesis en microorganismos elevando la concentración de microbios que actuaron posteriormente en la descomposición de los organismos muertos.

Aunque la secuencia de estos eventos históricos que procuraron estas adaptaciones puede que nunca se sepa con absoluta certeza, el registro fósil indica que las plantas terrestres evolucionaron probablemente cerca del Ordovícico y seguro, después del Silúrico. En el Ordovícico final, hace unos 460-450 millones de años (Ma.), aparecen **diádas** y **tétradas** con paredes de esporopolenina, las cuales, sugieren la existencia de plantas terrestres que podían vivir expuestas al aire (Gray, 1985, 1993, Gray et al., 1982). En el Silúrico ya son muy frecuentes las formas **triletas** libres. Ambos grupos de esporomorfos son indicadores de división meiótica y revelan la elaboración de una fase esporofítica terrestre. Niklas (1997) opina que “las plantas terrestres es más que probable que evolucionaran durante el Ordovícico”. Estas plantas, de sí eran embriófitas o eran simplemente “exploradoras” del dominio terrestre, es una cuestión que habrá que resolver.

El Devónico (417-354 Ma.), que se puede considerar un período de “exaltación” evolutiva, homologable con la “explosión cámbrica” de animales e una gran diversidad de plantas, dará paso a una etapa, el Carbonífero (354-290), durante la cual se acentúan los procesos de diversificación interna en los grupos de plantas ya existentes, que dio lugar, como consecuencia primordial, a la aparición de los primeros grandes bosques. De las colisiones de placas tectónicas que tuvieron lugar en esta época, resultó la formación del supercontinente Pangea a principios del Pérmico. La aridez se incrementó dramáticamente, afectó al nivel del mar, como consecuencia, acabó con la mayor parte de las zonas

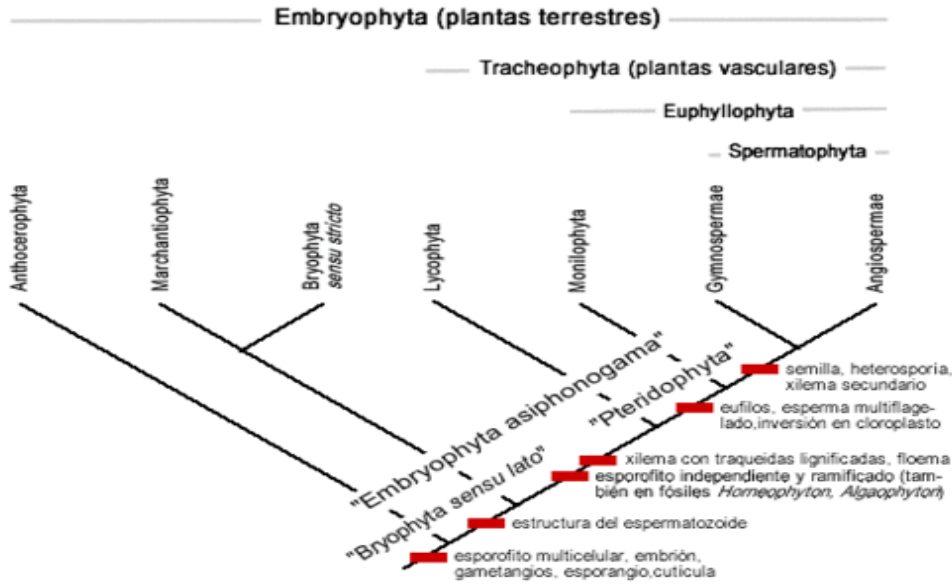
pantanosas y se extinguieron los grandes bosques. Esta flora fue lentamente reemplazada por las gimnospermas.

Entre 124 y 83 Ma, (Cretácico) se produjo una dramática modificación en la configuración de los continentes. Aunque el supercontinente Pangea había empezado a fragmentarse a comienzos del Jurásico. Esta fase implica un incremento de 50-100% de la corteza terrestre, con cambios en los niveles marinos y en la composición atmosférica, así como un incremento en la entrada de calor desde el manto terrestre (volcanes, terremotos). El vulcanismo había introducido una cantidad adicional de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, dándose niveles 4-5 veces mayores que los actuales. El incremento térmico global asociado habría sido de 7-8 °C y algunos análisis, sugieren que el agua profunda de los océanos tenía una temperatura de unos 15 °C más alta que la actual. Además, no hay evidencias de placa de hielo polar durante este período. ¿Esta situación tendría que promover la evolución de angiospermas y favorecer su diversificación?

Hay varios rasgos de una extraordinaria capacidad de adaptación de muchas angiospermas ante la elevación de las temperaturas y el aumento del riesgo de deshidratación: hojas caducas, cutículas muy desarrolladas, pequeño tamaño foliar con márgenes revolutos, enorme eficacia en el transporte de agua, semillas con testas muy sofisticadas, presencia de carpelos que se transforman en fruto, etc. Sin embargo, algunos de estos rasgos son compartidos por muchas gimnospermas. Pero quizá les resultó más eficaz la capacidad para desarrollar ciclos anuales y sistemas más cortos de reproducción en estos ambientes y el haber adquirido ventajas competitivas. Tal vez no radiaron antes del Cretácico porque el estrés ambiental no fue suficiente alto para estimular el reemplazamiento de nichos ecológicos previamente ocupados por pteridófitas y gimnospermas.

### **Primeras plantas terrestres (embriófitas)**

El origen de las embriófitas (plantas con embriones) y del propio arquegonio ha sido objeto de intensa investigación y también de mucha especulación (Niklas, 1997. Bateman et al., 1998). Sobre lo que no hay duda es que, a pesar de su compleja apariencia y fisiología evolucionaron desde algún tipo de alga, aunque, por definición, las algas son plantas sin arquegonios. De todas las especies de algas conocidas, sólo unas cuantas asignadas al orden *Coleochaetales* comparten la mayor parte de características biológicas con las 250.000 especies de embriófitas existentes. Estas comparaciones (homologías) nos muestran la reconstrucción de los pasos evolutivos de las primeras plantas terrestres. Y, como todas estas especies tienen ovocélulas e inmóviles como las de las embriófitas, parece razonable concluir que el ancestro común de embriófitas y de *Coleochaete* tuvo la habilidad de producir un paquete de células estériles alrededor de los cigotos que funcionaran fisiológicamente de un modo análogo a las células del vientre del arquegonio. O sea, que *Coleochaete* y las plantas terrestres actuales comparten un antepasado común, y a diferencia de su ancestro haploide, las embriófitas comparten dos características esenciales de su ciclo vital: una alternancia haploide (n) diploide (2n) multicelular (**alternancia de generaciones**) y la retención del cigoto y de su embrión dentro de una estructura llamada arquegonio. Además, tomaron diferentes estrategias para enfrentarse a la falta de agua, siguiendo paralelas una u otra de las dos líneas evolutivas: o bien la amplificación del tamaño de la generación gametófica, o bien de la generación esporofítica. Las briófitas siguieron la primera ruta y las plantas vasculares (traqueófitas), la segunda.



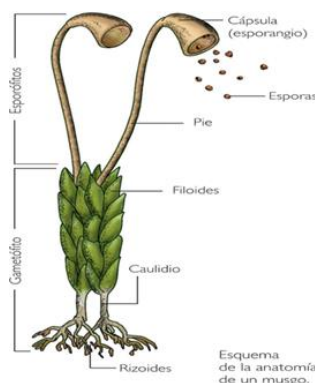
Dibujado a partir de Judd *et al.* (2002), taxones parafiléticos tomados de Engler (1924) Evolución de las plantas terrestres

La reproducción asexual no puede explicar la aparición de las primeras plantas terrestres, ni los cambios dramáticos que son necesarios desde sus ancestros acuáticos. Su historia no se puede concebir sin el recurso a la reproducción sexual. Con lo cual podemos definir una planta terrestre como “una eucariota fotosintética que puede sobrevivir y reproducirse sexualmente sobre la tierra”. También, es cierto que, el registro fósil indica que el paisaje terrestre pudo haber sido ocupado por muchos grupos filéticos de plantas, pero también muestra que muchos intentos fueron fallidos (Niklas 1997) al no soportar los efectos desecantes de la atmósfera.

La conclusión es que: **“las únicas plantas terrestres en sentido estricto son las embriófitas”**, aunque la secuencia de los eventos históricos que procuraron estas adaptaciones puede que nunca se conozca con absoluta certeza. Sin embargo, el registro fósil nos indica que evolucionaron cerca del Ordovícico y seguro que no después del Silúrico.

### Las briófitas

En las briofitas, el gametófito haploide es la generación dominante con mayor diferenciación morfológica y anatómica; el esporófito diploide se desarrolla sobre él y vive a sus expensas con la única misión de formar esporas. Son plantas, en general de pequeño tamaño, abundan en lugares húmedos y sombríos, sin embargo hay especies xerófilas que pueden crecer sobre medios secos y algunas, en desiertos (en estos casos siempre ligados a períodos estacionales húmedos o a humedades atmosféricas altas para que su ciclo reproductor se complete). La mayor diversidad y exuberancia se encuentra en los trópicos; aunque pueden dominar en las regiones boreales y australes y en algunas comunidades de zonas templadas como las turberas. En su cuerpo se distinguen tres partes: rizoides, caulidios y filidios, análogos (pero no homólogos) a la raíz, tallo y hojas de embriófitas.



Las briófitas en su evolución han dado lugar a tres linajes diferenciados: musgos, hepáticas y antocerotas que han colonizado el medio acuático, pero no marino. Según la morfología del gametófito encontramos dos tipos de briófitas: Las briófitas talosas como las antocerotas y algunas hepáticas, en las que su

gametófito es un talo aplanado que se fija al sustrato por unos rizoides (pequeños filamentos que no tienen poder absorbente) y las briófitas foliosas, que son los musgos y las hepáticas foliosas, constan de un eje erecto o reptante llamado caulidio, fijado también por rizoides al sustrato con escaso poder absorbente, además a lo largo del caulidio poseen unas pequeñas hojas o filidios. No tienen un tejido conductor como puede ser el xilema o el floema de las plantas vasculares, algunos usan toda su superficie para absorber el agua y los nutrientes, y la circulación se realiza por conducción externa capilar. Otros, más complejos, tienen unas células conductoras específicas como hidroides y leptoides, carentes de lignina, no presentan engrosamientos celulares especializados, ni tubos cribosos. Esto ha dado lugar a la diferenciación de las briófitas en ectohídricas y endohídricas, respectivamente.

### **Plantas vasculares (traqueófitas)**

En las traqueófitas o plantas vasculares (licófitas, helechos y plantas con semilla) el esporófito es la generación dominante y nutricionalmente independiente, con la reducción progresiva de la generación gametofítica. La ventaja adaptativa que evidencia la dominancia progresiva de la fase esporofítica, se explica mediante dos hipótesis que dominan el pensamiento científico:

**1ª)** La más difundida es la de que el esporófito, al tener dos juegos de cromosomas en lugar de uno, es menos vulnerable ante las mutaciones genéticas, lo cual como consecuencia aumenta la diversidad de genes y por lo tanto son mayores las probabilidades de estar adaptado cuando cambia el ambiente.

**2ª)** Una segunda hipótesis, que no se contradice con la primera, y que es remarcada por Judd et al. (2002), es que el esporófito no tiene impedimentos ecológicos para crecer en altura, ya que no necesita ningún tipo de interacción para producir las esporas y liberarlas. En cambio el gametófito, productor de gametos masculinos y femeninos, debe tener una constitución que le asegure que los gametos masculinos puedan nadar hasta los femeninos, para su fecundación. Estas funciones requieren acceso continuo al agua líquida para su supervivencia. Así, los gametófitos tienden a ser cortos, postrados y adosados al sustrato, de manera que se reduzca la distancia que ha de recorrer el gameto masculino hasta la ovocélula.

Basándose en estas hipótesis, las primeras plantas vasculares se diversificaron rápidamente en términos de complejidad morfológica, que se contempló en las primeras megáfilas, raíces, meristemos laterales y hábito arborescente. No obstante, morfológicamente sus comienzos fueron muy humildes, los meristemos eran apicales y producían dicotomías idénticas, sistemas rizomatosos basales y horizontales, carecían de meristemos laterales. La aparición de las pteridófitas es uno de los momentos más importantes de la historia del mundo vegetal, precisamente por el surgimiento del sistema vascular que permite el desarrollo de un esporófito erguido y orgánicamente diferenciado capaz de sintetizar lignina. Además de proteger de las radiaciones ultravioleta, da rigidez al cuerpo vegetativo elevándose considerablemente del suelo y poder diseminar con mayor facilidad las esporas.

### **Los primeros bosques**

La gran excitación evolutiva del Devónico dio paso al Carbonífero (354-290 Ma.), período durante el cual se acentúan los procesos de diversificación interna en los grupos de plantas ya existentes. La evolución de la flora forestal fue de tal magnitud que incluía árboles mayores de 40 m, cuya consecuencia primordial fue la aparición de los primeros bosques del Carbonífero. Sus procesos evolutivos fueron:

**a) Evolución estelar.**- El desarrollo de un cilindro vascular central fue una de las primeras adaptaciones importantes, para el transporte eficiente de agua y nutrientes, así como para proporcionar soporte: protostela, sifonostela y eustela.

**b) Evolución de mecanismos de soporte adicionales.**- A las ventajas biomecánicas proporcionadas por la evolución estelar, cada uno de los principales grupos desarrolló mecanismos de soporte adicionales. El córtex secundario de licófitas, el crecimiento secundario del xilema y floema en esfenófitas y el sistema de rizomas que se da en helechos.

**c) Evolución de las hojas.**- Las primeras estructuras a modo de hojas comenzaron a aparecer en el Devónico Medio-Superior (390-354 Ma). Para su origen, se cifran dos teorías: la de la enación (Bower, 1935) y la telemática (Zimmermann, 1952). Sin embargo, algunos estudios sugieren que la evolución de la megáfila pudo haber acontecido como respuesta adaptativa a la reducción masiva de dióxido de carbono atmosférico durante el Devónico Superior y Carbonífero Inferior (Beerling et al., 2001)

**Micrófila.**- Hojas que contienen un solo haz de tejido vascular, habitualmente pequeñas. Se suelen asociar con tallos que tienen protostelas.

**Megáfilas.**- Hojas con limbo más desarrollado y un sistema de vascularización ramificado. Se suelen asociar a tallos con sifonostelas o eustelas.

**d) Evolución del ciclo vital: de la homosporia a la heterosporia.**- Un descenso en el número de esporas por esporangio, un incremento en el tamaño de las esporas resultantes, un cambio de la monoecia a la dioecia en el gametófito y finalmente, el paso de los gametófitos exospóricos a los gametófitos endospóricos. El fenómeno crucial será la endosporia megasporal. En el Devónico Superior ya hay gran variedad de ciclos heterospóricos.



Reconstrucción de los primeros bosques del Carbonífero

### **Origen de la semilla, las gimnospermas**

Un paso crítico en el desarrollo de la semilla fue la evolución de la heterosporia: la producción de dos tipos de esporas, megasporas y microsporas, que darán los gametófitos femeninos y masculinos respectivamente. La diferenciación de las esporas está ligada a una reducción de la generación sexual.

Evidentemente, las plantas vasculares heterospóricas primitivas vivían en lugares húmedos, como la mayoría de las actuales. Las microsporas y las macrosporas eran reunidas entonces por el agua en los charcos y pantanos (después de que las microsporas hubieran caído al agua). Durante el Pérmico Medio, la aridez se incrementó dramáticamente, motivado por el cambio continuo de las masas continentales y esto acabó con la mayor parte de las zonas pantanosas del Carbonífero.

La innovación decisiva es la "**inmovilidad de las macrosporas**" dentro del macrosporangio (nucela). Así pues, la macrospora (en general una sola) ya no abandona la envoltura del esporangio. Realiza todo su desarrollo ontogénico en el macrosporangio, sobre

el esporófito materno (primordio seminal). Las microsporas son transportadas hasta los macrosporangios vía aérea en donde realizan la fecundación. El esporangio se convierte así en **semilla**.

En su base cronológica, fue la sustitución de las esporas triletas y monoletas por pólenes con estrías longitudinales y sacos aeríferos, que funcionan como un acordeón acomodándose con facilidad a los cambios de humedad, en respuesta adaptativa a la aridez.

En los primeros niveles de la vida vegetal la generación sexuada necesitaba un hábitat con agua líquida, por lo menos en el momento de la fecundación. En estos niveles, análisis cuidadosos (como el de Serbet & Rothwell, 1992) han revelado que las primeras semillas estaban situadas en "cúpulas" y cada semilla era cubierta por una excrecencia de la pared del esporangio que formaba una cámara especializada para recibir el polen, o "cámara polínica". Esta estructura probablemente se ayudaba de una secreción de una gota pegajosa ("gota de polinización") para capturar los granos de polen.



Grano de polen, gimnosperma

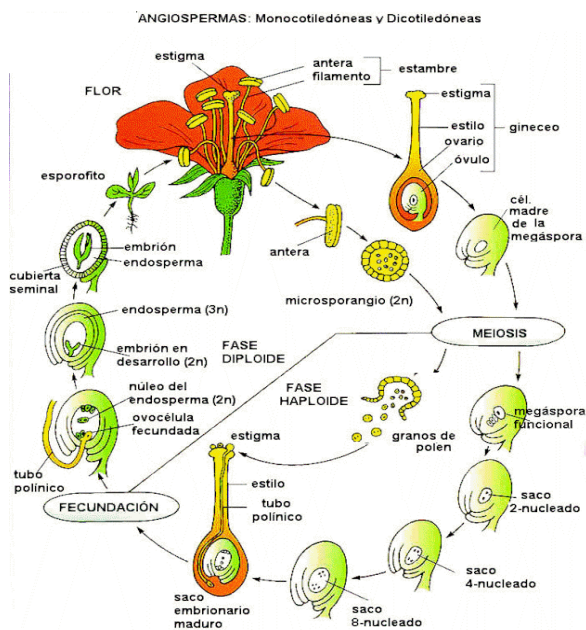
Las primeras plantas productoras de semillas fueron las gimnospermas (*gymnos* = desnudo y *sperma* = semilla, semilla desnuda). Son espermatófitas cuya característica más importante es la posesión de primordios seminales desnudos que aparecen insertos directamente sobre hojas altamente especializadas o protegidos por brácteas en estructuras estrobiliformes más o menos complejas. Con ellas tiene lugar la aparición de la semilla, una estructura de enorme valor en el medio terrestre, pues el embrión queda protegido muy eficazmente (testa) hasta el momento en que se active para originar un nuevo individuo, tras un reposo más o menos prolongado hasta acoplarse a las mejores condiciones ambientales. También desarrollaron un sistema vascular muy elaborado con elementos de sostén, que les permiten alcanzar una larga vida y notables dimensiones, el engrosamiento secundario que aparece en algunas pteridófitas fósiles, alcanza su mejor expresión en las gimnospermas leñosas, gracias a la acción de un tejido meristemático (el *cambium*) que forma nuevas capas de células hacia el exterior e interior del tallo.

Durante el Pérmico Medio, la aridez se incrementó dramáticamente, motivada por el cambio continuo de las masas continentales, y los grandes bosques del carbonífero son reemplazados por helechos con semillas, diversificándose en numerosas líneas evolutivas. Desde el Pérmico hasta el Jurásico Superior muchas de estas líneas se han ido extinguiendo. Sólo cinco grupos llegaron hasta la actualidad: las cícadas, ginkgos, coníferas, gnetales y angiospermas. Las gnetales y las coníferas modernas aparecieron entre el

Triásico y el Jurásico y las angiospermas, posteriormente, en el Mesozoico, experimentando una gran radiación, en detrimento de las otras líneas.

### Angiospermas, origen y diversificación

Las angiospermas, (del griego *aggeion* = vaso, ánfora, y *sperma* = semilla) son plantas con "semillas envasadas", en referencia a que sus óvulos (y posteriormente sus semillas)



están encerrados por la hoja fértil portadora de los óvulos o carpelo, que se agranda hasta convertirse en fruto. Constituyen el grupo más importante y diverso de plantas con semillas, y el último en aparecer a lo largo de la escala evolutiva con unos rasgos de extraordinaria capacidad de adaptación ante la elevación de las temperaturas y del aumento del riesgo de deshidratación: hojas caducas, cutículas muy desarrolladas, pequeño tamaño foliar con márgenes revolutos, enorme eficacia en el transporte de agua (tráqueas en el xilema), semillas con testas muy sofisticadas, presencia de carpelos que se transforman en fruto, etc.

Sin embargo, ya que algunos de estos rasgos son compartidos por muchas gimnospermas, lo que quizás les resultó más útil fue la capacidad para desarrollar ciclos anuales y sistemas de reproducción mucho más eficaces y seguros en estos ambientes y haber adquirido ventajas competitivas.

**La flor**, sin duda, es el carácter más llamativo que, en general, ha evolucionado en estrecha relación con los vectores polinizadores animados (insectos, aves, etc.) asegurando de manera mucho más eficaz el éxito de la reproducción. Se diferencia del resto de las espermatófitas en que poseen verticilos o espirales ordenados de sépalos, pétalos, estambres y carpelos, y los carpelos encierran a los óvulos y reciben el polen sobre su superficie estigmática en lugar de directamente sobre el óvulo como en las gimnospermas. El polen no presenta sacos aeríferos, ni aperturas triletas o monoletas, es triaperturado o poliaperturado; aparece por primera vez en el Cretácico Inferior (entre 135–140 Ma.), las primeras flores, entre unos 127-120 Ma., los frutos fósiles (aquenios y folículos) aparecen en sedimentos de hace unos 121 Ma. y los tipos foliares desde 121-110 Ma.

Las primeras angiospermas se originaron en los trópicos y luego fueron radiando hacia las zonas templadas; en el hemisferio boreal fueron sustituyendo a los helechos y gimnospermas. En el Cretácico Medio empiezan a ser dominantes, han colonizado prácticamente todos los hábitats y desplazado de la mayor parte de ellos a las gimnospermas, ya que se extinguen las *Cycadeoidopsida* y se reducen las *Cycadopsida* y *Ginkgopsida*. Se estima que su origen es monofilético ya que comparten un conjunto importante de caracteres que no tienen por que estar correlacionados

### **Las gramíneas**

La flora y vegetación actuales deben buena parte de sus características de composición, estructura y distribución a los eventos evolutivos y fitogeográficos que tuvieron lugar durante el Cenozoico (Terciario y Cuaternario), etapa que engloba los últimos 65 millones de años. En este período de tiempo, los continentes y los climas adquieren la configuración actual y se forman el Himalaya, los Alpes, los Pirineos, los Cárpatos, el Zagros, el Cáucaso y las Montañas Rocosas. Las angiospermas continuarán su proceso de modernización.

Así, las gramíneas aparecen en el registro fósil durante el Paleoceno (60 Ma.) y evolucionan hasta alrededor de 35 Ma., que es cuando se produce un incremento considerable de su extensión (praderas, sabanas, estepas) en detrimento de las superficies forestales, lo cual, constituye uno de los eventos evolutivos vegetales más importantes para la humanidad. Actualmente, hay más de 10.000 especies y una amplia diversidad de ecosistemas dominados por este grupo, incluyendo sabanas tropicales y subtropicales, pastizales de zonas templadas y estepas de muy diversa índole. Juntos cubren en torno del 30% de la superficie terrestre.

La expansión de las gramíneas fue relativamente lenta y no es hasta el Mioceno Medio (entre 20–10 Ma.) cuando aparecen los primeros ecosistemas. El incremento de la aridez y de la frecuencia de incendios debió de haber sido fundamental. En el este de África, los restos fósiles de gramíneas suelen acompañar niveles abundantes de micro y macro

carbones (evidencias de fuego), ya que suelen estar bien adaptadas al fuego por contener un meristemo basal, situado a veces a ras de suelo o incluso por debajo.

La evolución de la fauna también puede haber tenido relación. Se ha sugerido que el declive de los dinosaurios y la diversificación de los mamíferos debieron promover su radiación. Hay muchas hipótesis que intentan establecer relaciones entre flora y fauna; pero queda claro que el herbivorismo intensivo favoreció su expansión debido al crecimiento intercalar de su hoja, como sucede actualmente.

### **Conclusiones**

Si comparamos, los cambios ambientales asociados con las reorganizaciones de las placas tectónicas que han sucedido durante la historia de la Tierra con el registro fósil de las plantas, nos encontramos en la coincidencia, con fases de incremento en el reemplazamiento de especies y evolución de grupos importantes. En contraste, los tiempos de estabilidad tectónica corresponden a momentos de poca generación de formas vegetales, ejemplos:

460-430 Ma. Ordovícico Medio-Silúrico. Los niveles marinos fueron los más altos que la Tierra haya experimentado. Se produce el cierre del océano Lapetus, que separaba Laurentia de Báltica y Gondwana. En el registro fósil de plantas, es el momento de la terrenalización.

375-350 Ma. Devónico Medio-Carbonífero Inicial. Colisión de Báltica con Laurentia y formación del arco volcánico de Avalón, que da lugar a Canadá. En este período tiene lugar la aparición y diversificación de licópsidas, esfenópsidas, progimnospermas y las primeras plantas con semillas, principalmente pteridospermas y *Cordaites*.

300-260 Ma. Carbonífero Superior-Pérmico. La coalescencia de placas que genera Pangea por agregación de Gondwana, Kazkhstan y Siberia (Rowley et. al., 1985, Briggs, 1995). En el registro de plantas coincidiría con la gran radiación de las gimnospermas, comenzando por las cicadófitas.

170-160 Ma. Jurásico Medio. Fragmentación inicial de Pangea. Coincide con una importante diversificación de Cycadeoidales, Pentoxylales y Czekanowskiales (Stewart & Rothwell, 1993), junto con señales de Gnetales. Estos grupos coinciden con las angiospermas en torno al concepto de antófito.

120-80 Ma. Aptiense-Campaniense. Coincide con la separación más importante de Pangea y los episodios más importantes de separación de las placas atlántica y pacífica. Es el momento de la primera señal de la aparición y radiación masiva de angiospermas.

Los últimos 65 Ma., supone una excepción a esta regla, ya que el registro fósil indica un aumento de la diversidad total de especies y altas tasas de reemplazamiento, mientras la actividad tectónica ha sido poco importante. Sin embargo, hay escasez de grandes cambios evolutivos. Las angiospermas han permanecido dominantes y no ha emergido ningún grupo nuevo para competir con ellas. La evolución de las gramíneas, las angiospermas xerofíticas y las plantas C<sub>4</sub>, deben ser contempladas como ajustes. El incremento de esta diversidad podría estar, por tanto, asociado al incremento de área terrestre total disponible (se han incrementado conforme la Tierra ha envejecido) o al incremento de la diversidad topográfica y, por tanto al número de hábitats.

### **Bibliografía consultada**

ZIMMERMANN, W. (1976) *Evolución vegetal*. Omega. Barcelona.

CARRIÓN, J, S. (2003) *Evolución vegetal*. DM, Murcia.

**Observación de la profesora:** Toda la bibliografía citada en el texto procede de la información recopilada a partir de estos dos trabajos, especialmente Carrión (2003).