



*Amborella
trichopoda*

Escrit per

Joan Pedrola-Monfort

Grup de recerca de biologia evolutiva
de plantes de l'Institut Cavanilles de
Biodiversitat i Biologia Evolutiva,
Departament de Botànica de la
Universitat de València



Els abominables misteris de l'evolució de les plantes

La perplexitat de Darwin davant les angiospermes s'evidencia en una carta tramesa al botànic William J. Hooker: «The rapid development of angiosperms is an abominable mystery.» La pedra de Rosetta de la seva teoria, el gradualisme, trontollava. Stephen J. Gould suggereix altres causes que minimitzen la selecció natural com l'única força conductora de l'evolució. Però no menciona el misteri més cridaner de tota la història natural, malgrat que s'ajusta a la seva teoria puntuacionista. S'evidencia un oblit notable de les plantes pels exponents més populars de la teoria evolutiva. El zoocentrisme imperant des de la síntesi neodarwinista ha esbiaixat la pluralitat històrica de patrons evolutius.

*Magnolia
virginiana*

Natura non facit saltum?

L'abominable misteri s'insereix dins d'una metàfora encara més famosa escrita en *L'origen de les espècies* i extreta dels escrits de John Herschel, «el Misteri dels Misteris», que fa referència a la substitució d'unes espècies per d'altres al llarg del temps. Aquest malestar era degut sobretot el fet que semblava assenyalar que la natura de vegades fa salts, i en aquest sentit l'interès és compartit per ambdós autors. Gould (2002) va dedicar un capítol a Johann W. Goethe, on tracta l'arquetip foliar de les angiospermes, un altre al model ABC de desenvolupament floral i un dedicat a Hugo de Vries i la seva teoria de salts amb els experiments amb *Oenothera lamarckiana*.

Però la història evolutiva de les plantes —que definim aquí àmpliament com els organismes

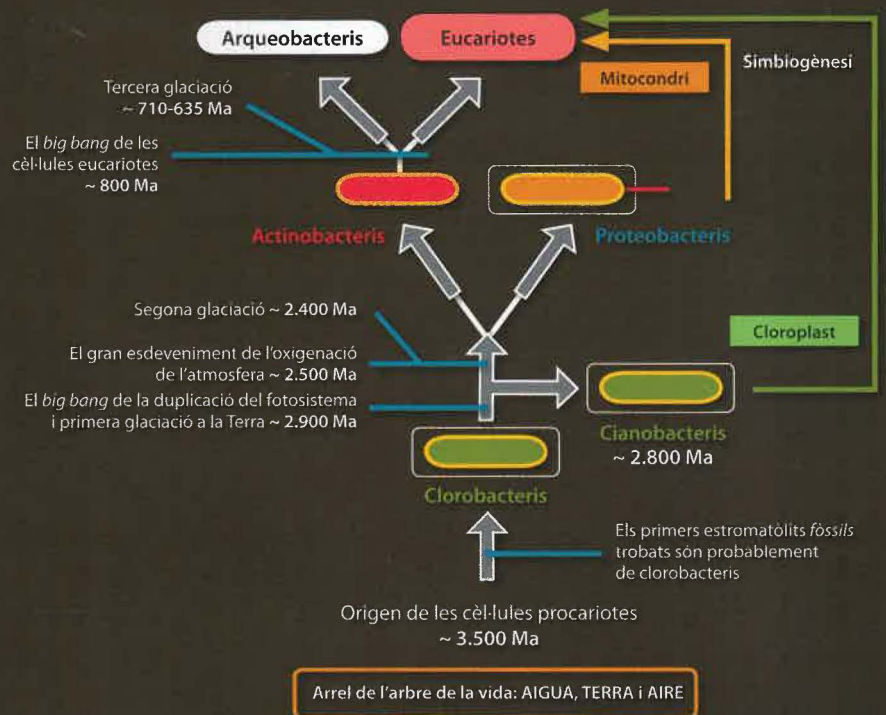
fotosintètics, no sols els del regne *Plantae*— és bastant abominable, en el sentit de provocar càbories que entren en conflicte en capgirar mares teòrics. Cadascun dels relats de les transicions evolutives depenen del substrat teòric sobre els quals s'expliquen i, consegüentment, s'ajusten millor als salts, a les puntuacions o als gradualismes; des de l'origen de les cèl·lules fotosintètiques procariotes, l'eucariosi, la multicel·lularitat, la conquesta de la Terra i l'origen de la flor angiosperma. És lògica la fascinació d'aquestes polèmiques, ja que l'evolució, com a relat històric, depèn de les diverses interpretacions d'escapes i escenaris. No podem repetir l'experiment, però podem interpretar els fets a partir d'aproximacions científiques tamisades amb les llums d'uns mares teòrics que permeten contemplar obertament aquesta pluralitat.



El món va crear la vida i la vida va re-crear el món

L'arrel primordial de l'arbre de la vida conté aire, aigua i terra. Sembla que aquests elements combinats en un ambient determinat poden generar molècules complexes que s'autoorganitzen i originen cascades de reaccions electroquímiques lligades a xarxes bioquímiques. Com a conseqüència o com a contingència, poden emergir dintre d'aquestes precèl·lules algunes propietats adreçades a la vida. Les més importants són l'autoreplicabilitat i l'adquisició de membranes amb característiques bioquímiques que les independitzen de l'ambient exterior. Per confirmar-ho, seria important trobar vida en altres planetes o també poder repetir l'experiment de la creació cel·lular *de novo*, que és molt probable que es faci aviat. Al principi del segle passat predominava entre els bacteriòlegs un gran pessimisme vers la possibilitat d'establir un arbre evolutiu de la vida procariota, però la revolució molecular dels anys seixanta va canviar radicalment aquesta perspectiva. La filogenia dels bacteris és un problema fascinant, però, al mateix temps, un dels més intractables. Les preguntes clau són: on és l'arrel de la vida i quines propietats posseeixen les cèl·lules primigènies? Els problemes més recalcitrants són essencialment tres: el fenomen comú de la transferència horitzontal de gens, les errades sistemàtiques (atracció de branques llargues) i la dificultat teòrica de la definició de *espècie* en bacteris. Alguns autors proposen que la filogenia bacteriana és realment una xarxa, i d'altres mantenen que té forma d'arbre.

Thomas Cavalier-Smith (2006), amb una de les millors argumentacions actuals sobre aquest tema, proposa que els organismes més primitius devien ser els *clorobacteris* (bacteris verds no sulfurosos que no produeixen oxigen). Per tant, estan entre els primers candidats a l'arrel de la vida i presenten les propietats prístines de les primeres cèl·lules existents al món. D'aquestes evolucionarien els cianobacteris, que presenten dos fotosistemes per duplicació, com a conseqüència, la capacitat de fotosíntesi oxigènica (fig. 1). Aquesta duplicació, juntament amb altres innovacions formals i funcionals, va representar un salt primordial en la història evolutiva i, si això és cert, els primers organismes procariotes que van poblar la Terra devien ser autòtrofs, és a dir, organismes que utilitzen l'energia de la llum solar i eliminen l'oxigen. Tots els organismes heteròtrofs serien, per tant, descendents d'organismes autòtrofs. A partir de l'explosió dels cianobacteris, el planeta Terra va canviar profundament, ja



que va emergir per primera vegada una atmosfera d'oxigen i una capa d'ozó, i es va *re-crear* per primera vegada la biosfera.

Una indigestió va crear la cèl·lula eucariota

Hi ha dues classes de cèl·lules: els bacteris i els eucariotes. Aquestes últimes són les cèl·lules més complexes que coneixem. L'eucariosi representa també una de les revolucions evolutives clau de la història de la vida. S'han suggerit diverses hipòtesis que encaixen en dos models generals: l'*autogen*, basat en la mutació i la selecció natural com a principal força conductora i creadora d'alguns orgànuls cel·lulars, i el model *quimèric*, basat en la simbiosi. El model autogen proposa un desenvolupament d'orgànuls —cilis, nucli, reticle endoplasmàtic, etc.— a partir de diverses innovacions evolutives, sense fusions genòmiques de dos o més organismes. El model quimèric o simbiòtic implica la fusió de dos organismes o més. Una versió actual es fonamenta en la teoria de l'endosimbiosi serial proposada el 1993 per Lynn Margulis, que planteja que en l'origen de la cèl·lula eucariota intervé la simbiosi entre un arqueobacteri i una espiroqueta per formar els cilis. Després ocorren diverses simbiosis serials formadores de diversos orgànuls. Trobem un suport a aquesta teoria en les simbiosis secundà-

Figura 1. Esquema de l'evolució procariota que assenyalava algunes de les transicions evolutives i una cronologia d'esdeveniments evolutius i ambientals.

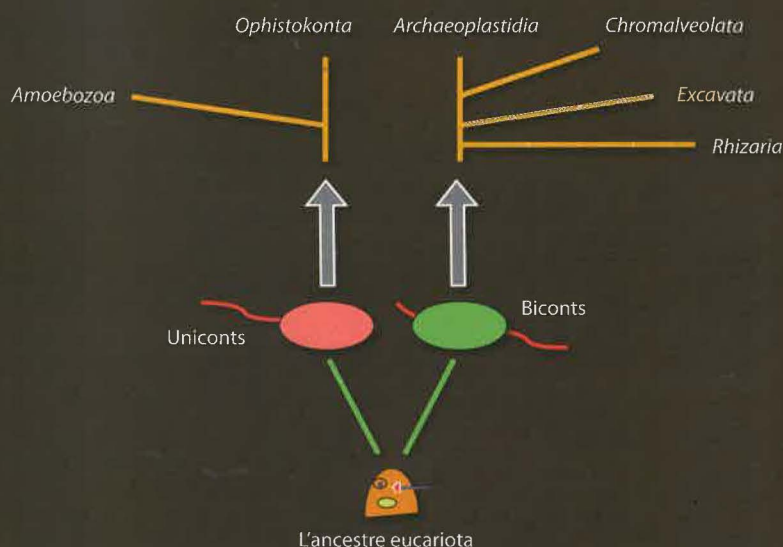


Figura 2. L'arbre de la vida eucariota.

ries conegudes en *cromalveolats*, originades per l'engoliment d'una alga vermella en excavats i en clorarcniòfits amb engoliment d'una alga verda. També en altres simbiosis terciàries descobertes en cromalveolats. Ambdós models accepten l'endosimbiosi d'un σ -proteobacteri hoste, que acabaria sent esclavitzat per la cèl·lula hoste i, es convertiria en un mitocondri i un altre engoliment d'un cianobacteri hoste esclavitzat com un cloroplast. Altres models quimèrics es basen en l'anàlisi de comparació de seqüències de DNA, que mostra que els gens informatius dels eucariotes s'assemblen als arqueobacteris, mentre que els gens operacionals són similars als eubacteris, encara que això no és demostratiu de la validesa d'aquest model. Una anàlisi de transicions evolutives de determinats caràcters i proteïnes estructurals responsables dels plans corporals (en alemany, *Baupläne*) podria enterrar alguns dogmes basats en un registre fòssil feble i equivoc, a més de determinades concepcions errònies sobre el rellotge molecular i la taxonomia *v.* sistemàtica. Cavallier-Smith (2009a, 2009b) ha presentat un escenari molt ben argumentat de les grans forces d'adaptació i diversificació cel·lular, així com de les característiques bàsiques de l'arquitectura eucariota. Afirmar que els eucariotes primigènis van ser cèl·lules que habitaven superfícies sòlides o, més probablement, que constituïen el bentos d'un estany d'aigua dolça i més tard dels oceans. L'ancestre eucariota tindria un o dos cilis i un mitocondri aeròbic, i, inqüestionablement, la facultat de la fagotròfia, és a dir, la capacitat d'engolir bacteris. Aquesta facultat i la indigestió contingent d'un σ -proteobacteri

esclavitzat després com a hoste i transformat en mitocondri, i no el sexe, van ser els elements essencials que assenyalen l'origen de l'eucariosi.

L'arbre de la vida eucariota: uniconts i biconts

L'arrel eucariota es deu situar entre els *uniconts* i els *biconts*, els dos únics tipus de cèl·lules eucariotes que existeixen. Els ancestres dels uniconts serien organismes aeròbics amb un cil i un centríol que actuaria com a focus per als microtúbuls citoplasmàtics originant pseudòpodes que es mourien per la polimerització de l'actina; serien, a més, fagotròfics. Els uniconts donarien lloc a dos clades de l'arbre evolutiu: *amebozous* i *opistoconts*, i a partir de *coanozous* als seus descendents, els animals i els fongs (fig. 2). Els biconts tenen dos cilis i dos centríols. El desenvolupament ciliar és una sinapomorfia biconca que els diferencia dels uniconts. El clade Bikonta comprèn quatre supergrups: Excavata, Rhizaria, Chromalveolata i Archaeplastidia. Aquesta última inclou les plantes terrestres, algues vermelles, verdes i glaucòfits. La datació de l'origen eucariota no està exempta de polèmica. Un dels dogmes recents era l'afirmació que el fòssil eucariota més antic era *Grypania spiralis*, datat erròniament fa 2.200 milions d'anys (Ma) al Proterozoic, i un altre que *Bangiomorfa pubescens* era una de les algues vermelles més antigues, de fa uns 1.200 Ma. Però estudis recents fan dubtar seriosament d'aquesta identificació sistemàtica. Alguns autors afirmen que *Grypania* no va ser un eucariota ni *Bangiomorfa* una alga vermella, sinó un cianobacteri. El fòssil més antic i inqüestionable d'eucariota és *Melanocytridium hexadema*, d'uns 760 Ma. Amb aquest escenari de noves interpretacions fòssils i rellotges moleculars més fiables s'ha proposat per a l'origen dels primers eucariotes uns 800 Ma.

L'origen de la multicel·lularitat

L'evolució ha fet unes vint proves en els diferents regnes taxonòmics per formar organismes multicel·lulars. Les plantes, els animals i els fongs són els exemples més cridaners. Però dins dels protists, algunes algues també són destacables per la seva complexitat. Malgrat que aquesta qüestió té una importància cabdal, a hores d'ara és un dels fenòmens evolutius més pobrament coneguts. S'han proposat tres teories per a aquests orígens: la *teoria colonial*, simbiosi d'organismes de la mateixa espècie; la *teoria sincitial*, que postula que un organisme unicel·lular amb molts nuclis podria desenvolupar septes al voltant de cada nucli, i, finalment, la *teoria sim-*

biòtica, que afirma que la cooperació de diferents espècies d'organismes cel·lulars amb ecologies complexes podria arribar a especialitzar-se i viure interdependentment formant un *organisme únic*. Estudis recents d'organismes models, com les algues volvocàcies, un clade evolucionat a partir del gènere unicel·lular *Clamydomona* fins al multicel·lular *Volvox*, han aportat llum i la desafiant possibilitat d'explorar profundament aquestes transicions evolutives cap a la individualitat (Herron *et al.*, 2009). L'origen de la multicel·lularitat és anterior al Cambrià, on ja hi són tots els plans corporals d'animals coneguts. Així, en les misterioses faunes i flors d'Avalon, la mar Blanca i Nama (560-542 Ma) podem observar tots els morfoespais trobats també al Cambrià, i també l'intrigant desacoblament entre l'evolució morfològica i taxonòmica. Amb una diferència essencial entre els dos períodes: l'experiment evolutiu de l'Ediacarià no ha deixat fins avui cap representant viu malgrat l'explosió de disparitat que es va produir (Shen *et al.*, 2008).

La batalla per la terra: l'embrió va precedir la llavor, i l'anus, la intel·ligència

Viure en terra erra implica estar exposat a l'aire i, consegüentment, a assecar-se. El primer que necessiten les plantes és una cutícula per protegir-se i aïllar-se de l'exterior i, al mateix temps, estomes per poder intercanviar gasos entre l'exterior i l'interior. Es necessiten vasos comunicants per transportar l'aigua i minerals

des del sòl cap a l'interior de l'organisme. Dues innovacions cabdals rematen la sofisticació adaptativa: retenir el zigot transformant-se en embrió dintre d'una estructura cel·lular protectora (l'arquegoni) i la formació de llavors, on l'embrió pot estar protegit un llarg temps dintre d'una estructura resistent. Això es va haver d'adquirir gradualment o mitjançant salts empesos pels esdeveniments exteriors i/o mutacions internes, fins a arribar a conquerir la terra. Els organismes de partida van ser caròfits, com s'ha suggerit per similituds ultraestructurals i filogènies moleculars. La transició més significativa en el procés de terestralització és l'evolució cap a un esporòfit diploide amb una meiosi zigòtica retardada. Dues teories són plausibles per explicar l'origen del cicle embrioftític: la *teoria interpolar* i la *teoria transformativa*. La primera postula que l'esporòfit seria una nova generació del cicle haplont original que s'interpola entre dos gametòfits, manté el zigot i retarda la meiosi zigòtica. La segona suggereix que l'esporòfit es va transformar en la fase dominant a partir d'un cicle vital isomòrfic. Aquests dos models són essencials per comprendre l'evolució de les plantes terrestres (Carrión, 2003). És en el Devonià, en un interval d'uns 70 Ma, on emergeixen tots els plans corporals del món vegetal conegut viu i fòssil, a excepció de les angiospermes. Per això aquest període és el *big bang* del món de les plantes, equiparat a l'explosió del món animal al Cambrià (fig. 3).

Thuja orientalis

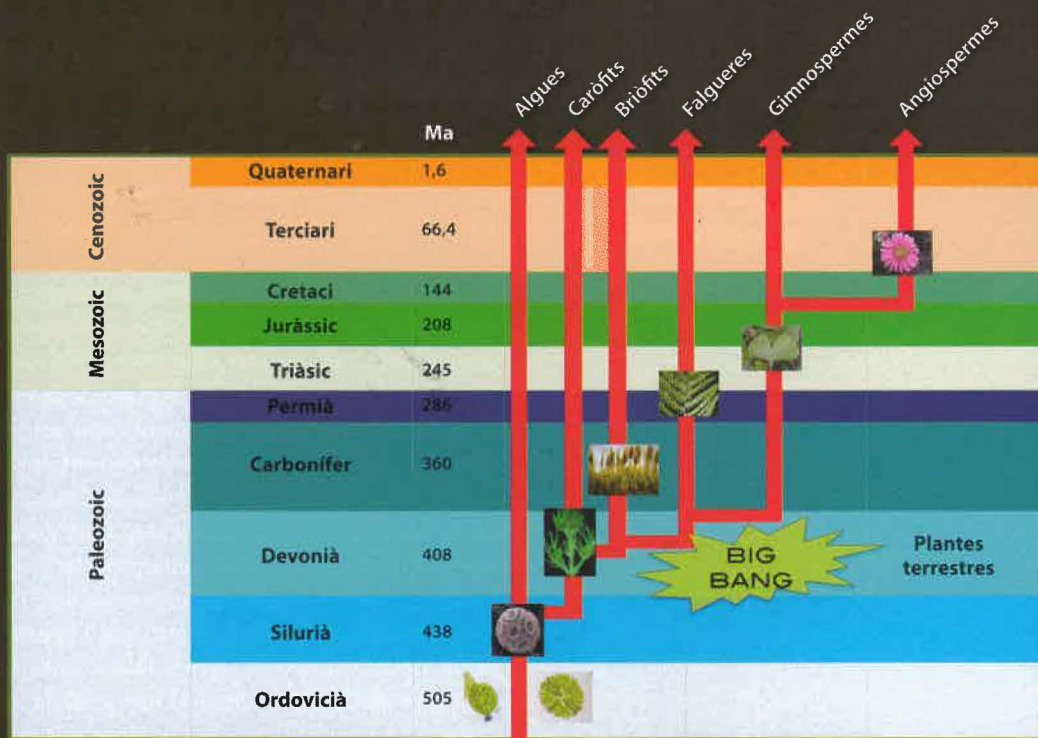


Figura 3. Cronologia dels embrioftits.



Figura 4. Filogènia dels espermatòfits.

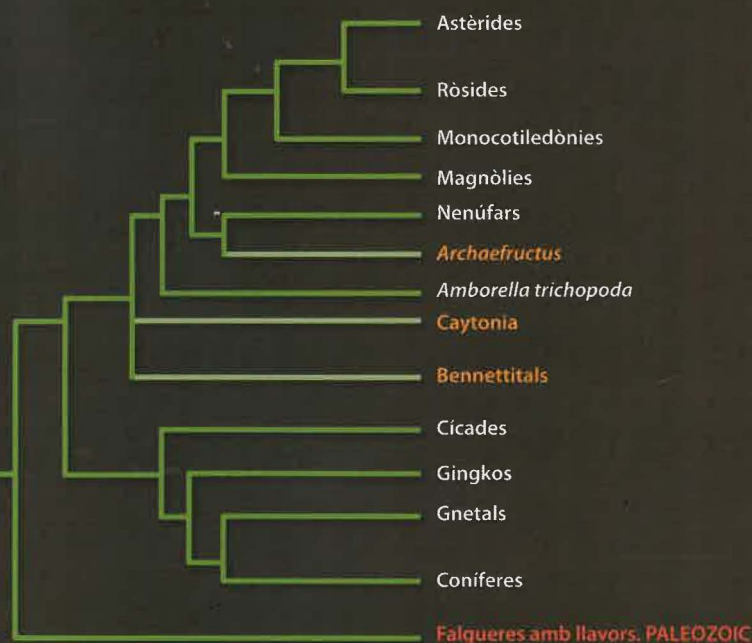
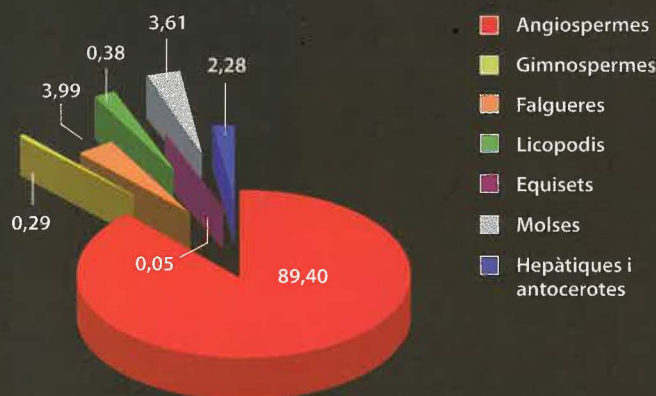
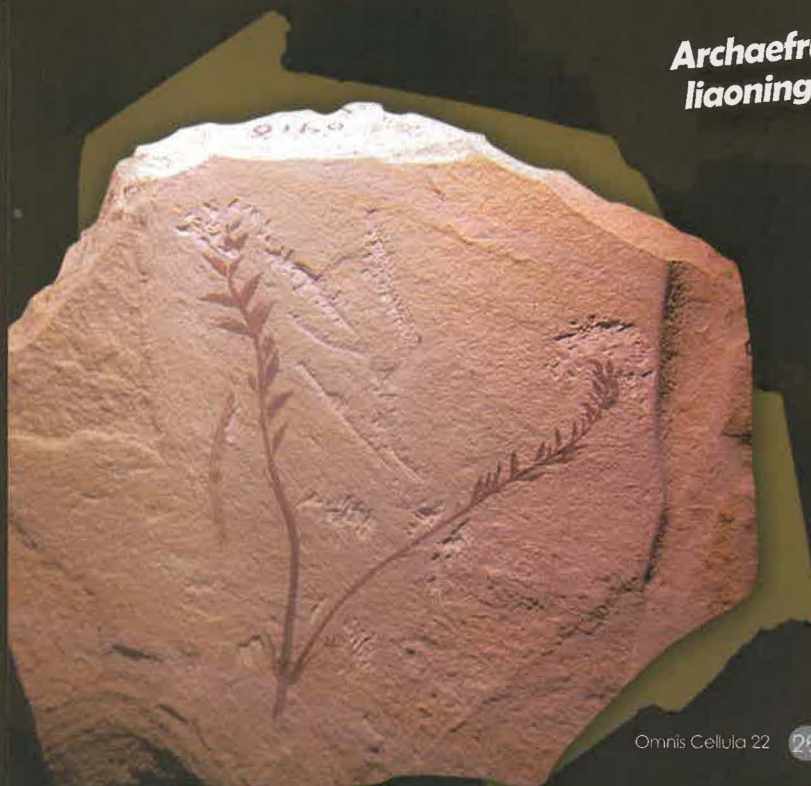


Figura 5. Distribució percentual dels diferents grups actuals d'embríofits.



Archaeofructus liaoningensis



L'evolució en mosaic dels caràcters en els embríofits ens dificulta veure transicions seqüencials per resseguir els processos. Però sembla clar que la innovació en les plantes d'un embrió protegit va ser clau. Prop de 200 Ma abans de l'aparició de l'embrió a les plantes, van aparèixer per primera vegada les demoespores, ancestres dels metazous (Love *et al.*, 2009). En resum, aquests dos fets demostren que en els animals, l'anus va precedir la intel·ligència i, molt més tard, l'embrió va precedir la llavor en el món de les plantes.

L'origen de la flor i del jardí perfumat

L'abominable misteri desconstruït en una aparició ràpida, equívoca i d'èxit de les plantes amb flors, pot permetre'ns diversos angles focals. En temps de Darwin, el registre fòssil d'angiospermes era reduït i estava centrat en el Cretaci mitjà. Com es podia crear tanta diversitat en unes poques desenes de milions d'anys? Recentment s'ha descobert un dels fòssils més antics (*Archaeofructus*), germà de les actuals angiospermes i datat fa 125 Ma (fig. 4). Per tant, l'aparició sobtada d'angiospermes no va ser tan ràpida com es pensava.

Les teories sobre l'origen de la flor angiospèrmica es van basar fa més de cent anys en comparacions organogràfiques i morfoanatòmiques de la flor. Els plantejaments més recents són la teoria andrògina i la teoria antofítica, fonts de considerable debat actual. A més d'emprar la morfologia comparada, aquestes hipòtesis han estat testades mitjançant l'anàlisi filogenètica molecular i el desenvolupament genètic, però fins ara continuen sent equívokes les relacions entre gnetòfits, cícades i angiospermes. El clot entre els probables ancestres gimnospèrmics i les angiospermes continua sense pont.

Arribats en aquest punt, convé recordar que distingeix una angiosperma i posar al dia l'estat de la qüestió. Els darrers cinc anys s'han capgirat molts paradigmes sobre l'origen de la flor angiospèrmica i, consegüentment, han caigut dogmes imperants des de fa més de cent anys. Durant molt de temps s'havia hipotetitzat que les *primitives* angiospermes tenien flors grans amb moltes parts, gineceu pluricarpel·lat i estams laminars, i també megagametogènesi (el procés de formació del sac embrional i l'oosfera) de tipus *Polygonum* (set cèl·lules i vuit nuclis) amb una doble fecundació que produïa un endosperma triploide que era de tipus nuclear. Ara sabem que les flors de les primeres angios-

permes eren molt petites (2-4 mm) amb carpels ascidiformes i estams no laminars. Cap de les angiospermes basals (*Amborellales*, *Nymphaeales*, *Austrobaileyales*) produeix un gametòfit femení del tipus *Polygonum* sinó del tipus *Nuphar*/*Schisandra*, probablement pleisomòrfic, i amb un endosperma diploide, biparental i de tipus cel·lular. *Amborella trichopoda* (fòssil vivent recentment descobert en un illot de Nova Caledònia) presenta un cas únic en les angiospermes, amb un sac embrional de vuit cèl·lules i nou nuclis (Friedman *et al.*, 2009).

És realment tan extraordinària la diversitat d'espècies d'angiospermes en comparació amb la història evolutiva d'altres plantes terrestres? Sabem que actualment comprenen prop del 90 % de totes les plantes terrestres i ocupen tots el biomes (fig. 5). No pot ser que la nostra percepció sigui errònia davant la distribució asimètrica de la diversitat actual d'angiospermes respecte d'altres embriófits? La resposta és que sí, és una percepció errònia. I així s'ha demostrat amb estudis de taxes d'originació, extinció i diversificació de plantes fòssils durant el Fanerozoic (Crepet i Niklas, 2009). Les anàlisis d'aquests autors demostren que les taxes d'originació i de diversificació de cada classe d'embriófit (pteridòfits i/o gimnospermes) s'incrementa a l'inici evolutiu de cada grup, i aquesta diversitat declina després ràpidament i manté alguns representants durant un llarg període d'èxtasi fins avui. És un cas clar d'evolució puntuada. L'excepció singular de les angiospermes és que presenten un patró únic al món orgànic: altes taxes d'originació i diversificació durant llargs períodes de temps. Més concretament, un pic inicial explosiu d'originació i diversificació a mitjan Cretaci i un altre al final de l'Eocè (Terciari).

Però quins factors externs o interns són els responsables d'aquest èxit que no presenten altres plantes terrestres? Intensos estudis demostren que diversos aspectes característics d'angiospermes podrien ser els inductors d'aquest èxit; atributs vegetatius, reproductius, coevolució amb insectes, duplicació gènica, poliploidia, hibridació, plasticitat morfològica, característiques genètiques o epigenètiques o una constel·lació sinèrgica de diversos factors que actuen diferencialment segons el període geològic, el lloc, el clade o la taxa. Però cap model adaptatiu separatament ens en dona una explicació convincent. Aquest èxit ecològic encara és un misteri abominable.

A mitjan Cretaci les angiospermes van ocupar tots el biomes de la Terra i des de llavors per l'aire flairen perfums de les flors que ofereixen milers de colors i dolç nèctar. Mai, des de la creació de l'atmosfera per l'oxigen emès pels cianobacteris, no havia ocorregut un fenomen semblant. La responsabilitat d'aquest fenomen és, sens dubte, deguda al disseny reproductiu angiospèrmic, que és realment sorprenent per la seva singularitat dintre la diversitat biològica existent. Els organismes animals que van començar la seva evolució amb la boca/anus van culminar en els mamífers amb un imperfecte i bròfec disseny reproductiu, que presenta una doble funció: pel mig del parc d'atraccions travessa un col·lector d'aigües residuals i de residus orgànics. En les angiospermes, els atributs sexuals (flors) solament tenen una única funció seductora enfocada al sexe; per això són adornades luxuriosament amb colors, sabors i delicats aromes, que han exhibit durant més de 100 Ma i s'han reinventat a si mateixes, innovació vers innovació, creant aquest jardí perfumat que és avui la Terra. I

Joan Pedrola-Monfort
(València, 1954)



Professor titular de la Universitat de València, Departament de Botànica. Investigador del Institut Cavanilles

de Biodiversitat i Biologia Evolutiva (Grup de recerca de biologia evolutiva de plantes). Ha treballat vint-i-cinc anys en diversos aspectes relacionats amb la biologia evolutiva (biologia/genètica de poblacions, filogenies moleculars i sistemàtica de plantes africanes i, més recentment, amb filogeografia de plantes mediterrànies). El seu camp d'interès actual és la filogenòmica i l'evolució dels estreptòfits.

Referències bibliogràfiques

- CARRIÓN, J. S. (2003). *Evolución vegetal*. Múrcia: Editorial DM.
- CAVALLIER-SMITH, T. (2006). «Rooting the tree of life by transition analyses». *Biology Direct. BioMed Central*, núm. 1 (19), p. 1-83.
- (2009a). «Megaphylogeny, cell body plans, adaptive zones: Causes and timing of eukaryote basal radiations». *Journal Eukaryotic Microbiology*, núm. 56 (1), p. 26-33.
- (2009b). «Predation and eukaryotic cell origins: A coevolutionary perspective». *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, núm. 41, p. 307-322.
- CREPET, W. L.; NIKLAS, K. J. (2009). «Darwin's second "abominable mystery": why are there so many angiosperms species?». *American Journal of Botany*, núm. 96 (1), p. 366-381.
- FRIEDMAN, W. E.; RYERSON, K. C. (2009). «Reconstructing the ancestral female gametophyte of angiosperms: insights from *Amborella* and other ancient lineages of flowering plants». *American Journal of Botany*, núm. 96 (1), p. 129-143.
- GOULD, S. J. (2002). «The structure of evolutionary theory». Harvard: Belknap, p. 1433. [En espanyol: «Estructura de la teoria de la Evolució», Ed. Metatemas (2004), núm. 82, p. 1432]
- HERRON, M. D.; HACKETT, J. D.; AYLWARD, F. O.; MICHOD, R. E. (2009). «Triassic origin and early radiation of multicellular volvocine algae». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, núm. 104, p. 1-5.
- LOVE, G. D. [et al.] (2009). «Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period». *Nature*, vol. 457, p. 718-722.
- SHEN, B. [et al.] (2008). «The Avalon explosion: evolution of Ediacara morphospace». *Science*, vol. 319, núm. 5859, p. 81-84.