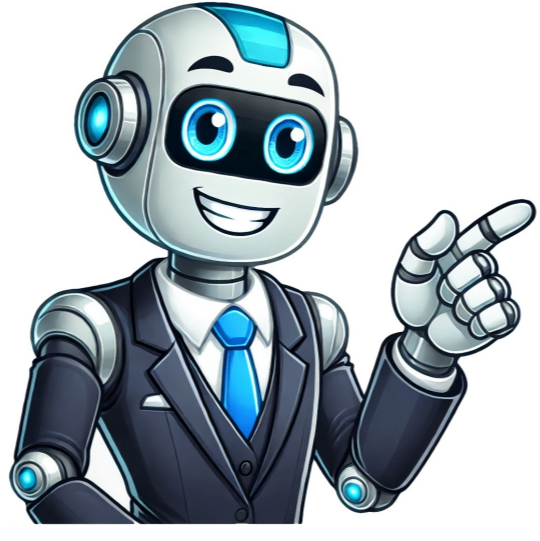


Click Here



Planta es uno de los principales sistemas terrestres.144 Ecosistema Producción primaria (peso seco en g m⁻² día⁻¹ Tundra circártica 1 Tundra de arboles templada 250 g m⁻² día⁻¹ Bosque de hoja caduca 420 g m⁻² día⁻¹ Bosque de hoja semi arbustiva 122 g m⁻² día⁻¹ Desiertos subtropicales 350 Bosques subtropicales 3250 Pantanos de Sphagnum 125 Tierra agrícola 650 Algunas plantas, como los cactus, han transformado sus hojas en espinas; son los troncos, carnosos y aplandados, los que ejercen la función fotosintética. Las hojas de los troncos subterráneos, como en la cebolla, pueden transformarse en órganos de reserva de nutrientes. El caso más extremo parece ser el de las plantas carnívoras, en que la hoja se transforma en una trampa, como si de un predador se tratara. Catáfilos: son hojas sencillas, escamiformes, papiráceas y sin clorofila. Cuando son un intermedio entre cotiledones y hojas verdaderas se denominan protofilios. También son catáfilos las escamas de las yemas invernaes así como también las que recubren los bulbos, así como cualquier hoja que queda por debajo de los nomofilos y por encima de los cotiledones. Zarcillo de una vid. Zarcillos: son órganos de los que se sirven ciertas plantas para trepar o sujetarse a otras, enroscándose. Existe una gran variedad de zarcillos, siendo los más importantes de tipo caulinar —derivados de tallos— o bien, de tipo foliar —derivados de hojas— que son los que interesan aquí. Son hojas modificadas que crecen helicoidalmente, de manera que si el cuerpo al que están unidos, crece o se aleja, el zarcillo puede estirarse sin romperse ni hacer perder el soporte al vegetal. Se observan zarcillos, por ejemplo, en la vid (Vitis vinifera) o en el tumbo (Passiflora mollissima). Espinas foliares en Opuntia. Espinas: son hojas aciculares cortas y lignificadas, no clorofilanas, que cumplen función de protección. Igual que en el caso de los zarcillos, no todas las espinas son hojas modificadas; algunas son apéndices epidérmicos —los aguijones de las rosas—, otras son tallos modificados y, por último, muchas son hojas modificadas. Este último es el caso en las crucíferas y las cactáceas, que son las más populares de las plantas espinosas. Estas plantas almacenan agua en sus hojas y tallos suculentos ya que su hábitat se halla típicamente en zonas secas y calurosas, donde el agua es escasa. Heterofilia en la hiedra (Hedera helix). Las hojs de las ramas fructíferas son enteras, no lobuladas a la manera característica de la especie. Es fenómeno consistente en que en una misma planta aparecen hojas asimiladoras (nomófilas) diferentes. En muchas plantas existen diferencias entre, por ejemplo, las hojas de las ramas más altas y las más bajas, o entre los ejemplares arbustivos y los arbóreos. Hay heterofilia propiamente dicha cuando hay dos o más clases de hojas con diferencias cualitativas de morfología o tamaño. Ejemplos de heterofilia los encontramos en ciertos helechos tropicales, en Eichornia azurea que tiene hojas ovales y lineares, o en ránunculos acuáticos, cuyas hojas superficiales son muy diferentes de las sumergidas. En el género Juniperus hay especies con hojas en aguja y otras, como Juniperus thuurifera, con hojas en escama, pero en estas últimas las hojas de las ramas juveniles son aciculares. También el guapuruví (Schizolobium parayiba) presenta hojas similares a las del helecho arboreescen al principio y hojas grandes y distintas al desarrollarse la planta, y cuando aparecen estas hojas es cuando se desarrolla la floración. Además, en esta planta no existe diferenciación entre las hojas, tronco y ramas, ya que en todo el árbol se produce la fotosíntesis. Filodios y filoclados: Son órganos laminares semejantes a hojas, pero que por su origen evolutivo, su ontogénesis (su proceso de desarrollo) y su anatomía interna, resultan no serlo. En general se trata de peciolos y tallos dilatados que cumplen en algunas plantas la función asimiladora que normalmente corresponde a las hojas, a las que funcionalmente sustituyen. Uno de los ejemplos más conocidos de filodios lo ofrecen especies de los géneros Acacia y Ruscus; los ejemplares nuevos y las ramas del año llevan hojas verdaderas compuestas, mientras la mayor parte del "foliage" está constituida por filodios o filoclados que son más duros y alargados. Filoides. Es el nombre que se da a órganos semejantes en su morfología y función a las hojas, pero sin su anatomía interna, que se encuentran en plantas terrestres (musgos y hepáticas) que divergieron evolutivamente de las plantas vasculares, portadoras de verdaderas hojas, antes de la evolución de la anatomía foliar. La senescencia de las hojas es una serie de eventos ordenados y cuidadosamente controlados que permiten a las plantas conservar sus recursos, prepararse para un período de reposo y descartar tejidos ineficaces.161 En las plantas anuales algunas de las hojas mueren precozmente si bien la mayor parte de las hojas mueren más tarde que las que protegen a las hojas del efecto de los rayos UV del Sol. Se especula que esta protección de las hojas aumenta su efectividad para transportar nutrientes durante su senescencia.[45][46] Las heladas y bajas temperaturas del otoño dañan de forma rápida los tejidos vivos de las hojas y de los peciolos de muchas especies. Una vez muertas, los recursos que las células de las hojas poseen no se hallarán disponibles para la planta. Por esta razón las especies caducifolias utilizan una secuencia de procesos coordinados para extraer sistemáticamente los valiosos recursos de las hojas antes que estas mueran. Una vez que tales recursos son capturados por las plantas, los tejidos muertos y moribundos de las hojas se descartan. Hacia el final de este proceso de senescencia se desarrollan líneas de fractura en la base de las hojas. Estas líneas de fractura impiden que la planta se exponga a daños subsiguientes por la caída de las hojas gracias al sellado de los tejidos que pronto serán descartados.[6] La caída de las hojas antes de su muerte se debe a la intervención de tejidos especializados que constituyen una región definida en la base de la hoja, a menudo visible externamente como una constricción en forma de anillo, que se denomina zona de abscisión. Esta zona aparece en forma de un disco de células pequeñas con paredes delgadas, alineadas regularmente y sin ningún tejido de sostén. La zona de abscisión se diferencia después en dos capas superpuestas: una capa de abscisión o separación hacia la hoja y una capa protectora suberosa hacia el tallo. En la capa de abscisión o separación las laminillas medias y a menudo las paredes primarias de las células se gelifican, de manera que las células ya no están soldadas entre sí y se separan. La hoja queda sostenida solamente por los hacesillos vasculares, donde los vasos son obstruidos por tilides, y entonces cae, ya sea por su propio peso o por la acción del viento. En la capa protectora suberosa las paredes celulares se impregnan de suberina y forman un suber cicatricial que protege la cicatriz dejada sobre el tallo por la caída de las hojas. El suber cicatricial puede formarse antes de la caída de las hojas —como en el caso de la magnolia— o inmediatamente después —como en la higuera—. En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo. Las células son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defolante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.[7] La regulación de la abscisión es una herramienta corriente en agricultura en conexión con la creciente mecanización de muchas prácticas, tales como la defoliación controlada, el raleo de los frutos y el ajuste del momento de la cosecha de los mismos. Reconstrucción del aspecto general de Aglaophyton mayor, una planta del Devónico inferior, cuyos fósiles fueron hallados en el yacimiento Rhynie Chert. Los rizoides son unicelulares y se localizan en la zona ventral del rizoma creciendo a partir de protuberancias formadas en la zona a partir de las células corticales.[47] Durante la evolución de las plantas las hojas se han originado al menos en dos ocasiones independientes. El legado de estos eventos evolutivos históricos está representado en las flores actuales por los microfios de las licofitas (licopodios, Selaginella e Isoetes) y los megafilos de las euliofitas (helechos, gimnospermas y angiospermas). Se considera que los microfios, con su vasculatura característica y su ausencia de ramificación, han evolucionado a partir de excrecencias espinosas y son anteriores a los megafilos en el registro fósil de las plantas terrestres. De mayor importancia, sin embargo, fue el origen de los megafilos en las plantas vasculares a través de la modificación del desarrollo de las ramas laterales debido a que la gran mayoría de las aproximadamente 250.000 especies de plantas con flores existentes, así como la mayoría de las gimnospermas, utilizan un megafilo de lámina plana con una red de venas para la captación de la energía solar y la asimilación de carbono fotosintético. Los megafilos alteraron, de hecho, la trayectoria evolutiva de las plantas y de los animales terrestres, los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, del agua y del dióxido de carbono y el intercambio de energía entre la superficie terrestre y la atmósfera.[48] Una medida de su éxito en ambientes terrestres es la capacidad de las hojas para soportar condiciones climáticas extremas entre los trópicos y la tundra, mientras que al mismo tiempo facilitan la fijación neta de aproximadamente 207 000 millones de toneladas de CO2 (36,4 × 1015 g C) año-1 a escala global. Esta producción primaria proporciona energía para casi todas las formas de vida terrestre en la Tierra, especialmente a los tetrápodos y a los insectos, y enlazan muchos ecosistemas y procesos biogeoquímicos.[49] Sawdonia ornata, una Zosterophylloidea. En la imagen se observan los tallos aéreos dicotómicos y las espinulas que poseían. Asteroxylon mackiei es una especie extinta que vivió durante el Devónico inferior y descrita a partir de su descubrimiento en el yacimiento escocés de Rhynie Chert.[50] Las espinas o enaciones que cubrían su tallo presentaban trazas foliares. El licopodio Isoetes presenta nicrofilos con una sola traza foto. Evidentemente, las hojas son un exito evolutivo de las plantas terrestres. Sin embargo, la llegada de los grandes megafitos tuvo lugar alrededor de 40-50 millones de años después del origen de las plantas vasculares. Lo que sugiere que estaban lejos de ser una consecuencia inevitable de la evolución. Las primeras plantas vasculares ancestrales, que datan de finales del Silúrico, 410 millones de años atrás, estaban compuestos por un tallo simple o ramificado con esporangios, pero sin hojas.[51] Sorprendentemente, las plantas continuaron careciendo de hojas durante los siguientes 40-50 millones de años, cuando los megafilos finalmente se generalizaron hacia finales del período Devónico, 360 millones de años atrás.[52][53][54][55] Esta aparición tardía de las hojas, una modificación estructural aparentemente simple, es sorprendente a menos por tres razones. En primer lugar, la evidencia paleontológica muestra que el marco estructural necesario para el montaje evolutivo de una hoja simple (meristemasa, vascularización, cutícula y la epidermis) se hallaban establecidos entre las plantas mucho antes de la llegada de los grandes megafilos. En segundo lugar, durante el mismo intervalo ocurrió una explosión sin precedentes de la innovación evolutiva de la historia de vida de las plantas, la cual fue testigo del ascenso de los árboles a partir de ancestros herbáceos, así como la evolución de los ciclos de vida complejos, incluyendo la invención de la semilla. En tercer lugar, el pequeño megafilo de la planta Eophylophyton bellum de principios del Devónico, muestra que las plantas tenían la capacidad para producir un megafilo simple mucho tiempo antes de que esas estructuras se generalizaran.[56][57] En casi todas las plantas actuales las hojas constituyen una adaptación para incrementar la cantidad de luz solar que puede ser capturada para realizar la fotosíntesis. Se acepta que las hojas han evolucionado más una vez en el transcurso de la evolución de las plantas y que, probablemente, se originaron como estructuras espinosas que actuaban como estructuras de defensa contra los herbívoros. Las rinoipsoidas (Rhyniopsida) del yacimiento paleontológico de Rhynie Chert no estaban compuestas más que por ejes delgados sin ningún tipo de ramificación. Las trimeropsidas (Trimerophytopsis) del Devónico temprano son la primera evidencia que se dispone de algo que puede ser considerado como una hoja. Este grupo de plantas vasculares son reconocibles por sus masas de esporangios terminales, que adornan los extremos de los ejes que se pueden bifurcar o trifurcar.[58] Algunos organismos, tales como Psilophyton presentaban excrecencias sobre los tallos, pequeñas y espinosas, que carecían de su propio aporte vascular.[59][60] Casi al mismo tiempo, las Zosterophylloidea fueron adquiriendo importancia. Este grupo es reconocible por sus esporangios con forma de riñón que crecían sobre cortas ramas laterales cercanas a los ejes principales.[58] La mayoría de los miembros de este grupo tenía espinas pronunciado sobre sus ejes. Sin embargo, estas espinas carecían de traza foliar, y la primera evidencia de enaciones vascularizadas ocurrió en el género Asteroxylon . Las espinas de Asteroxylon presentaban una primitiva fuente vascular, ya que cada «hoja» estaba insertada por una traza foliar que surgía de la protoestela. El género Baragwanathiaaparece en el registro fósil un poco antes, a finales del Silúrico [61] En este organismo, tales trazas foliares se continúan dentro de la «hojas» para formar la nervadura central.[62] Asteroxylon[63] y Baragwanathia se consideran como licopodios primitivos.[58] Los licopodios existen todavía en la actualidad, siendo Isoetes un ejemplo bastante conocido. Estos licopodios actuales también presentan un ciclo de vida similar al de la higuera—. En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo. Las células son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defolante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.[7] La regulación de la abscisión es una herramienta corriente en agricultura en conexión con la creciente mecanización de muchas prácticas, tales como la defoliación controlada, el raleo de los frutos y el ajuste del momento de la cosecha de los mismos. Reconstrucción del aspecto general de Aglaophyton mayor, una planta del Devónico inferior, cuyos fósiles fueron hallados en el yacimiento Rhynie Chert. Los rizoides son unicelulares y se localizan en la zona ventral del rizoma creciendo a partir de protuberancias formadas en la zona a partir de las células corticales.[47] Durante la evolución de las plantas las hojas se han originado al menos en dos ocasiones independientes. El legado de estos eventos evolutivos históricos está representado en las flores actuales por los microfios de las licofitas (licopodios, Selaginella e Isoetes) y los megafilos de las euliofitas (helechos, gimnospermas y angiospermas). Se considera que los microfios, con su vasculatura característica y su ausencia de ramificación, han evolucionado a partir de excrecencias espinosas y son anteriores a los megafilos en el registro fósil de las plantas terrestres. De mayor importancia, sin embargo, fue el origen de los megafilos en las plantas vasculares a través de la modificación del desarrollo de las ramas laterales debido a que la gran mayoría de las aproximadamente 250.000 especies de plantas con flores existentes, así como la mayoría de las gimnospermas, utilizan un megafilo de lámina plana con una red de venas para la captación de la energía solar y la asimilación de carbono fotosintético. Los megafilos alteraron, de hecho, la trayectoria evolutiva de las plantas y de los animales terrestres, los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, del agua y del dióxido de carbono y el intercambio de energía entre la superficie terrestre y la atmósfera.[48] Una medida de su éxito en ambientes terrestres es la capacidad de las hojas para soportar condiciones climáticas extremas entre los trópicos y la tundra, mientras que al mismo tiempo facilitan la fijación neta de aproximadamente 207 000 millones de toneladas de CO2 (36,4 × 1015 g C) año-1 a escala global. Esta producción primaria proporciona energía para casi todas las formas de vida terrestre en la Tierra, especialmente a los tetrápodos y a los insectos, y enlazan muchos ecosistemas y procesos biogeoquímicos.[49] Sawdonia ornata, una Zosterophylloidea. En la imagen se observan los tallos aéreos dicotómicos y las espinulas que poseían. Asteroxylon mackiei es una especie extinta que vivió durante el Devónico inferior y descrita a partir de su descubrimiento en el yacimiento escocés de Rhynie Chert.[50] Las espinas o enaciones que cubrían su tallo presentaban trazas foliares. El licopodio Isoetes presenta nicrofilos con una sola traza foto. Evidentemente, las hojas son un éxito evolutivo de las plantas terrestres. Sin embargo, la llegada de los grandes megafitos tuvo lugar alrededor de 40-50 millones de años después del origen de las plantas vasculares. Lo que sugiere que estaban lejos de ser una consecuencia inevitable de la evolución. Las primeras plantas vasculares ancestrales, que datan de finales del Silúrico, 410 millones de años atrás, estaban compuestos por un tallo simple o ramificado con esporangios, pero sin hojas.[51] Sorprendentemente, las plantas continuaron careciendo de hojas durante los siguientes 40-50 millones de años, cuando los megafilos finalmente se generalizaron hacia finales del período Devónico, 360 millones de años atrás.[52][53][54][55] Esta aparición tardía de las hojas, una modificación estructural aparentemente simple, es sorprendente a menos por tres razones. En primer lugar, la evidencia paleontológica muestra que el marco estructural necesario para el montaje evolutivo de una hoja simple (meristemasa, vascularización, cutícula y la epidermis) se hallaban establecidos entre las plantas mucho antes de la llegada de los grandes megafilos. En segundo lugar, durante el mismo intervalo ocurrió una explosión sin precedentes de la innovación evolutiva de la historia de vida de las plantas, la cual fue testigo del ascenso de los árboles a partir de ancestros herbáceos, así como la evolución de los ciclos de vida complejos, incluyendo la invención de la semilla. En tercer lugar, el pequeño megafilo de la planta Eophylophyton bellum de principios del Devónico, muestra que las plantas tenían la capacidad para producir un megafilo simple mucho tiempo antes de que esas estructuras se generalizaran.[56][57] En casi todas las plantas actuales las hojas constituyen una adaptación para incrementar la cantidad de luz solar que puede ser capturada para realizar la fotosíntesis. Se acepta que las hojas han evolucionado más una vez en el transcurso de la evolución de las plantas y que, probablemente, se originaron como estructuras espinosas que actuaban como estructuras de defensa contra los herbívoros. Las rinoipsoidas (Rhyniopsida) del yacimiento paleontológico de Rhynie Chert no estaban compuestas más que por ejes delgados sin ningún tipo de ramificación. Las trimeropsidas (Trimerophytopsis) del Devónico temprano son la primera evidencia que se dispone de algo que puede ser considerado como una hoja. Este grupo de plantas vasculares son reconocibles por sus masas de esporangios terminales, que adornan los extremos de los ejes que se pueden bifurcar o trifurcar.[58] Algunos organismos, tales como Psilophyton presentaban excrecencias sobre los tallos, pequeñas y espinosas, que carecían de su propio aporte vascular.[59][60] Casi al mismo tiempo, las Zosterophylloidea fueron adquiriendo importancia. Este grupo es reconocible por sus esporangios con forma de riñón que crecían sobre cortas ramas laterales cercanas a los ejes principales.[58] La mayoría de los miembros de este grupo tenía espinas pronunciado sobre sus ejes. Sin embargo, estas espinas carecían de traza foliar, y la primera evidencia de enaciones vascularizadas ocurrió en el género Asteroxylon . Las espinas de Asteroxylon presentaban una primitiva fuente vascular, ya que cada «hoja» estaba insertada por una traza foliar que surgía de la protoestela. El género Baragwanathiaaparece en el registro fósil un poco antes, a finales del Silúrico [61] En este organismo, tales trazas foliares se continúan dentro de la «hojas» para formar la nervadura central.[62] Asteroxylon[63] y Baragwanathia se consideran como licopodios primitivos.[58] Los licopodios existen todavía en la actualidad, siendo Isoetes un ejemplo bastante conocido. Estos licopodios actuales también presentan un ciclo de vida similar al de la higuera—. En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo. Las células son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defolante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.[7] La regulación de la abscisión es una herramienta corriente en agricultura en conexión con la creciente mecanización de muchas prácticas, tales como la defoliación controlada, el raleo de los frutos y el ajuste del momento de la cosecha de los mismos. Reconstrucción del aspecto general de Aglaophyton mayor, una planta del Devónico inferior, cuyos fósiles fueron hallados en el yacimiento Rhynie Chert. Los rizoides son unicelulares y se localizan en la zona ventral del rizoma creciendo a partir de protuberancias formadas en la zona a partir de las células corticales.[47] Durante la evolución de las plantas las hojas se han originado al menos en dos ocasiones independientes. El legado de estos eventos evolutivos históricos está representado en las flores actuales por los microfios de las licofitas (licopodios, Selaginella e Isoetes) y los megafilos de las euliofitas (helechos, gimnospermas y angiospermas). Se considera que los microfios, con su vasculatura característica y su ausencia de ramificación, han evolucionado a partir de excrecencias espinosas y son anteriores a los megafilos en el registro fósil de las plantas terrestres. De mayor importancia, sin embargo, fue el origen de los megafilos en las plantas vasculares a través de la modificación del desarrollo de las ramas laterales debido a que la gran mayoría de las aproximadamente 250.000 especies de plantas con flores existentes, así como la mayoría de las gimnospermas, utilizan un megafilo de lámina plana con una red de venas para la captación de la energía solar y la asimilación de carbono fotosintético. Los megafilos alteraron, de hecho, la trayectoria evolutiva de las plantas y de los animales terrestres, los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, del agua y del dióxido de carbono y el intercambio de energía entre la superficie terrestre y la atmósfera.[48] Una medida de su éxito en ambientes terrestres es la capacidad de las hojas para soportar condiciones climáticas extremas entre los trópicos y la tundra, mientras que al mismo tiempo facilitan la fijación neta de aproximadamente 207 000 millones de toneladas de CO2 (36,4 × 1015 g C) año-1 a escala global. Esta producción primaria proporciona energía para casi todas las formas de vida terrestre en la Tierra, especialmente a los tetrápodos y a los insectos, y enlazan muchos ecosistemas y procesos biogeoquímicos.[49] Sawdonia ornata, una Zosterophylloidea. En la imagen se observan los tallos aéreos dicotómicos y las espinulas que poseían. Asteroxylon mackiei es una especie extinta que vivió durante el Devónico inferior y descrita a partir de su descubrimiento en el yacimiento escocés de Rhynie Chert.[50] Las espinas o enaciones que cubrían su tallo presentaban trazas foliares. El licopodio Isoetes presenta nicrofilos con una sola traza foto. Evidentemente, las hojas son un éxito evolutivo de las plantas terrestres. Sin embargo, la llegada de los grandes megafitos tuvo lugar alrededor de 40-50 millones de años después del origen de las plantas vasculares. Lo que sugiere que estaban lejos de ser una consecuencia inevitable de la evolución. Las primeras plantas vasculares ancestrales, que datan de finales del Silúrico, 410 millones de años atrás, estaban compuestos por un tallo simple o ramificado con esporangios, pero sin hojas.[51] Sorprendentemente, las plantas continuaron careciendo de hojas durante los siguientes 40-50 millones de años, cuando los megafilos finalmente se generalizaron hacia finales del período Devónico, 360 millones de años atrás.[52][53][54][55] Esta aparición tardía de las hojas, una modificación estructural aparentemente simple, es sorprendente a menos por tres razones. En primer lugar, la evidencia paleontológica muestra que el marco estructural necesario para el montaje evolutivo de una hoja simple (meristemasa, vascularización, cutícula y la epidermis) se hallaban establecidos entre las plantas mucho antes de la llegada de los grandes megafilos. En segundo lugar, durante el mismo intervalo ocurrió una explosión sin precedentes de la innovación evolutiva de la historia de vida de las plantas, la cual fue testigo del ascenso de los árboles a partir de ancestros herbáceos, así como la evolución de los ciclos de vida complejos, incluyendo la invención de la semilla. En tercer lugar, el pequeño megafilo de la planta Eophylophyton bellum de principios del Devónico, muestra que las plantas tenían la capacidad para producir un megafilo simple mucho tiempo antes de que esas estructuras se generalizaran.[56][57] En casi todas las plantas actuales las hojas constituyen una adaptación para incrementar la cantidad de luz solar que puede ser capturada para realizar la fotosíntesis. Se acepta que las hojas han evolucionado más una vez en el transcurso de la evolución de las plantas y que, probablemente, se originaron como estructuras espinosas que actuaban como estructuras de defensa contra los herbívoros. Las rinoipsoidas (Rhyniopsida) del yacimiento paleontológico de Rhynie Chert no estaban compuestas más que por ejes delgados sin ningún tipo de ramificación. Las trimeropsidas (Trimerophytopsis) del Devónico temprano son la primera evidencia que se dispone de algo que puede ser considerado como una hoja. Este grupo de plantas vasculares son reconocibles por sus masas de esporangios terminales, que adornan los extremos de los ejes que se pueden bifurcar o trifurcar.[58] Algunos organismos, tales como Psilophyton presentaban excrecencias sobre los tallos, pequeñas y espinosas, que carecían de su propio aporte vascular.[59][60] Casi al mismo tiempo, las Zosterophylloidea fueron adquiriendo importancia. Este grupo es reconocible por sus esporangios con forma de riñón que crecían sobre cortas ramas laterales cercanas a los ejes principales.[58] La mayoría de los miembros de este grupo tenía espinas pronunciado sobre sus ejes. Sin embargo, estas espinas carecían de traza foliar, y la primera evidencia de enaciones vascularizadas ocurrió en el género Asteroxylon . Las espinas de Asteroxylon presentaban una primitiva fuente vascular, ya que cada «hoja» estaba insertada por una traza foliar que surgía de la protoestela. El género Baragwanathiaaparece en el registro fósil un poco antes, a finales del Silúrico [61] En este organismo, tales trazas foliares se continúan dentro de la «hojas» para formar la nervadura central.[62] Asteroxylon[63] y Baragwanathia se consideran como licopodios primitivos.[58] Los licopodios existen todavía en la actualidad, siendo Isoetes un ejemplo bastante conocido. Estos licopodios actuales también presentan un ciclo de vida similar al de la higuera—. En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo. Las células son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defolante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.[7] La regulación de la abscisión es una herramienta corriente en agricultura en conexión con la creciente mecanización de muchas prácticas, tales como la defoliación controlada, el raleo de los frutos y el ajuste del momento de la cosecha de los mismos. Reconstrucción del aspecto general de Aglaophyton mayor, una planta del Devónico inferior, cuyos fósiles fueron hallados en el yacimiento Rhynie Chert. Los rizoides son unicelulares y se localizan en la zona ventral del rizoma creciendo a partir de protuberancias formadas en la zona a partir de las células corticales.[47] Durante la evolución de las plantas las hojas se han originado al menos en dos ocasiones independientes. El legado de estos eventos evolutivos históricos está representado en las flores actuales por los microfios de las licofitas (licopodios, Selaginella e Isoetes) y los megafilos de las euliofitas (helechos, gimnospermas y angiospermas). Se considera que los microfios, con su vasculatura característica y su ausencia de ramificación, han evolucionado a partir de excrecencias espinosas y son anteriores a los megafilos en el registro fósil de las plantas terrestres. De mayor importancia, sin embargo, fue el origen de los megafilos en las plantas vasculares a través de la modificación del desarrollo de las ramas laterales debido a que la gran mayoría de las aproximadamente 250.000 especies de plantas con flores existentes, así como la mayoría de las gimnospermas, utilizan un megafilo de lámina plana con una red de venas para la captación de la energía solar y la asimilación de carbono fotosintético. Los megafilos alteraron, de hecho, la trayectoria evolutiva de las plantas y de los animales terrestres, los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, del agua y del dióxido de carbono y el intercambio de energía entre la superficie terrestre y la atmósfera.[48] Una medida de su éxito en ambientes terrestres es la capacidad de las hojas para soportar condiciones climáticas extremas entre los trópicos y la tundra, mientras que al mismo tiempo facilitan la fijación neta de aproximadamente 207 000 millones de toneladas de CO2 (36,4 × 1015 g C) año-1 a escala global. Esta producción primaria proporciona energía para casi todas las formas de vida terrestre en la Tierra, especialmente a los tetrápodos y a los insectos, y enlazan muchos ecosistemas y procesos biogeoquímicos.[49] Sawdonia ornata, una Zosterophylloidea. En la imagen se observan los tallos aéreos dicotómicos y las espinulas que poseían. Asteroxylon mackiei es una especie extinta que vivió durante el Devónico inferior y descrita a partir de su descubrimiento en el yacimiento escocés de Rhynie Chert.[50] Las espinas o enaciones que cubrían su tallo presentaban trazas foliares. El licopodio Isoetes presenta nicrofilos con una sola traza foto. Evidentemente, las hojas son un éxito evolutivo de las plantas terrestres. Sin embargo, la llegada de los grandes megafitos tuvo lugar alrededor de 40-50 millones de años después del origen de las plantas vasculares. Lo que sugiere que estaban lejos de ser una consecuencia inevitable de la evolución. Las primeras plantas vasculares ancestrales, que datan de finales del Silúrico, 410 millones de años atrás, estaban compuestos por un tallo simple o ramificado con esporangios, pero sin hojas.[51] Sorprendentemente, las plantas continuaron careciendo de hojas durante los siguientes 40-50 millones de años, cuando los megafilos finalmente se generalizaron hacia finales del período Devónico, 360 millones de años atrás.[52][53][54][55] Esta aparición tardía de las hojas, una modificación estructural aparentemente simple, es sorprendente a menos por tres razones. En primer lugar, la evidencia paleontológica muestra que el marco estructural necesario para el montaje evolutivo de una hoja simple (meristemasa, vascularización, cutícula y la epidermis) se hallaban establecidos entre las plantas mucho antes de la llegada de los grandes megafilos. En segundo lugar, durante el mismo intervalo ocurrió una explosión sin precedentes de la innovación evolutiva de la historia de vida de las plantas, la cual fue testigo del ascenso de los árboles a partir de ancestros herbáceos, así como la evolución de los ciclos de vida complejos, incluyendo la invención de la semilla. En tercer lugar, el pequeño megafilo de la planta Eophylophyton bellum de principios del Devónico, muestra que las plantas tenían la capacidad para producir un megafilo simple mucho tiempo antes de que esas estructuras se generalizaran.[56][57] En casi todas las plantas actuales las hojas constituyen una adaptación para incrementar la cantidad de luz solar que puede ser capturada para realizar la fotosíntesis. Se acepta que las hojas han evolucionado más una vez en el transcurso de la evolución de las plantas y que, probablemente, se originaron como estructuras espinosas que actuaban como estructuras de defensa contra los herbívoros. Las rinoipsoidas (Rhyniopsida) del yacimiento paleontológico de Rhynie Chert no estaban compuestas más que por ejes delgados sin ningún tipo de ramificación. Las trimeropsidas (Trimerophytopsis) del Devónico temprano son la primera evidencia que se dispone de algo que puede ser considerado como una hoja. Este grupo de plantas vasculares son reconocibles por sus masas de esporangios terminales, que adornan los extremos de los ejes que se pueden bifurcar o trifurcar.[58] Algunos organismos, tales como Psilophyton presentaban excrecencias sobre los tallos, pequeñas y espinosas, que carecían de su propio aporte vascular.[59][60] Casi al mismo tiempo, las Zosterophylloidea fueron adquiriendo importancia. Este grupo es reconocible por sus esporangios con forma de riñón que crecían sobre cortas ramas laterales cercanas a los ejes principales.[58] La mayoría de los miembros de este grupo tenía espinas pronunciado sobre sus ejes. Sin embargo, estas espinas carecían de traza foliar, y la primera evidencia de enaciones vascularizadas ocurrió en el género Asteroxylon . Las espinas de Asteroxylon presentaban una primitiva fuente vascular, ya que cada «hoja» estaba insertada por una traza foliar que surgía de la protoestela. El género Baragwanathiaaparece en el registro fósil un poco antes, a finales del Silúrico [61] En este organismo, tales trazas foliares se continúan dentro de la «hojas» para formar la nervadura central.[62] Asteroxylon[63] y Baragwanathia se consideran como licopodios primitivos.[58] Los licopodios existen todavía en la actualidad, siendo Isoetes un ejemplo bastante conocido. Estos licopodios actuales también presentan un ciclo de vida similar al de la higuera—. En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo. Las células son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defolante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.[7] La regulación de la abscisión es una herramienta corriente en agricultura en conexión con la creciente mecanización de muchas prácticas, tales como la defoliación controlada, el raleo de los frutos y el ajuste del momento de la cosecha de los mismos. Reconstrucción del aspecto general de Aglaophyton mayor, una planta del Devónico inferior, cuyos fósiles fueron hallados en el yacimiento Rhynie Chert. Los rizoides son unicelulares y se localizan en la zona ventral del rizoma creciendo a partir de protuberancias formadas en la zona a partir de las células corticales.[47] Durante la evolución de las plantas las hojas se han originado al menos en dos ocasiones independientes. El legado de estos eventos evolutivos históricos está representado en las flores actuales por los microfios de las licofitas (licopodios, Selaginella e Isoetes) y los megafilos de las euliofitas (helechos, gimnospermas y angiospermas). Se considera que los microfios, con su vasculatura característica y su ausencia de ramificación, han evolucionado a partir de excrecencias espinosas y son anteriores a los megafilos en el registro fósil de las plantas terrestres. De mayor importancia, sin embargo, fue el origen de los megafilos en las plantas vasculares a través de la modificación del desarrollo de las ramas laterales debido a que la gran mayoría de las aproximadamente 250.000 especies de plantas con flores existentes, así como la mayoría de las gimnospermas, utilizan un megafilo de lámina plana con una red de venas para la captación de la energía solar y la asimilación de carbono fotosintético. Los megafilos alteraron, de hecho, la trayectoria evolutiva de las plantas y de los animales terrestres, los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, del agua y del dióxido de carbono y el intercambio de energía entre la superficie terrestre y la atmósfera.[48] Una medida de su éxito en ambientes terrestres es la capacidad de las hojas para soportar condiciones climáticas extremas entre los trópicos y la tundra, mientras que al mismo tiempo facilitan la fijación neta de aproximadamente 207 000 millones de toneladas de CO2 (36,4 × 1015 g C) año-1 a escala global. Esta producción primaria proporciona energía para casi todas las formas de vida terrestre en la Tierra, especialmente a los tetrápodos y a los insectos, y enlazan muchos ecosistemas y procesos biogeoquímicos.[49] Sawdonia ornata, una Zosterophylloidea. En la imagen se observan los tallos aéreos dicotómicos y las espinulas que poseían. Asteroxylon mackiei es una especie extinta que vivió durante el Devónico inferior y descrita a partir de su descubrimiento en el yacimiento escocés de Rhynie Chert.[50] Las espinas o enaciones que cubrían su tallo presentaban trazas foliares. El licopodio Isoetes presenta nicrofilos con una sola traza foto. Evidentemente, las hojas son un éxito evolutivo de las plantas terrestres. Sin embargo, la llegada de los grandes megafitos tuvo lugar alrededor de 40-50 millones de años después del origen de las plantas vasculares. Lo que sugiere que estaban lejos de ser una consecuencia inevitable de la evolución. Las primeras plantas vasculares ancestrales, que datan de finales del Silúrico, 410 millones de años atrás, estaban compuestos por un tallo simple o ramificado con esporangios, pero sin hojas.[51] Sorprendentemente, las plantas continuaron careciendo de hojas durante los siguientes 40-50 millones de años, cuando los megafilos finalmente se generalizaron hacia finales del período Devónico, 360 millones de años atrás.[52][53][54][55] Esta aparición tardía de las hojas, una modificación estructural aparentemente simple, es sorprendente a menos por tres razones. En primer lugar, la evidencia paleontológica muestra que el marco estructural necesario para el montaje evolutivo de una hoja simple (meristemasa, vascularización, cutícula y la epidermis) se hallaban establecidos entre las plantas mucho antes de la llegada de los grandes megafilos. En segundo lugar, durante el mismo intervalo ocurrió una explosión sin precedentes de la innovación evolutiva de la historia de vida de las plantas, la cual fue testigo del ascenso de los árboles a partir de ancestros herbáceos, así como la evolución de los ciclos de vida complejos, incluyendo la invención de la semilla. En tercer lugar, el pequeño megafilo de la planta Eophylophyton bellum de principios del Devónico, muestra que las plantas tenían la capacidad para producir un megafilo simple mucho tiempo antes de que esas estructuras se generalizaran.[56][57] En casi todas las plantas actuales las hojas constituyen una adaptación para incrementar la cantidad de luz solar que puede ser capturada para realizar la fotosíntesis. Se acepta que las hojas han evolucionado más una vez en el transcurso de la evolución de las plantas y que, probablemente, se originaron como estructuras espinosas que actuaban como estructuras de defensa contra los herbívoros. Las rinoipsoidas (Rhyniopsida) del yacimiento paleontológico de Rhynie Chert no estaban compuestas más que por ejes delgados sin ningún tipo de ramificación. Las trimeropsidas (Trimerophytopsis) del Devónico temprano son la primera evidencia que se dispone de algo que puede ser considerado como una hoja. Este grupo de plantas vasculares son reconocibles por sus masas de esporangios terminales, que adornan los extremos de los ejes que se pueden bifurcar o trifurcar.[58] Algunos organismos, tales como Psilophyton presentaban excrecencias sobre los tallos, pequeñas y espinosas, que carecían de su propio aporte vascular.[59][60] Casi al mismo tiempo, las Zosterophylloidea fueron adquiriendo importancia. Este grupo es reconocible por sus esporangios con forma de riñón que crecían sobre cortas ramas laterales cercanas a los ejes principales.[58] La mayoría de los miembros de este grupo tenía espinas pronunciado sobre sus ejes. Sin embargo, estas espinas carecían de traza foliar, y la primera evidencia de enaciones vascularizadas ocurrió en el género Asteroxylon . Las espinas de Asteroxylon presentaban una primitiva fuente vascular, ya que cada «hoja» estaba insertada por una traza foliar que surgía de la protoestela. El género Baragwanathiaaparece en el registro fósil un poco antes, a finales del Silúrico [61] En este organismo, tales trazas foliares se continúan dentro de la «hojas» para formar la nervadura central.[62] Asteroxylon[63] y Baragwanathia se consideran como licopodios primitivos.[58] Los licopodios existen todavía en la actualidad, siendo Isoetes un ejemplo bastante conocido. Estos licopodios actuales también presentan un ciclo de vida similar al de la higuera—. En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo. Las células son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defolante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.[7] La regulación de la abscisión es una herramienta corriente en agricultura en conexión con la creciente mecanización de muchas prácticas, tales como la defoliación controlada, el raleo de los frutos y el ajuste del momento de la cosecha de los mismos. Reconstrucción del aspecto general de Aglaophyton mayor, una planta del Devónico inferior, cuyos fósiles fueron hallados en el yacimiento Rhynie Chert. Los rizoides son unicelulares y se localizan en la zona ventral del rizoma creciendo a partir de protuberancias formadas en la zona a partir de las células corticales.[47] Durante la evolución de las plantas las hojas se han originado al menos en dos ocasiones independientes. El legado de estos eventos evolutivos históricos está representado en las flores actuales por los microfios de las licofitas (licopodios, Selaginella e Isoetes) y los megafilos de las euliofitas (helechos, gimnospermas y angiospermas). Se considera que los microfios, con su vasculatura característica y su ausencia de ramificación, han evolucionado a partir de excrecencias espinosas y son anteriores a los megafilos en el registro fósil de las plantas terrestres. De mayor importancia, sin embargo, fue el origen de los megafilos en las plantas vasculares a través de la modificación del desarrollo de las ramas laterales debido a que la gran mayoría de las aproximadamente 250.000 especies de plantas con flores existentes, así como la mayoría de las gimnospermas, utilizan un megafilo de lámina plana con una red de venas para la captación de la energía solar y la asimilación de carbono fotosintético. Los megafilos alteraron, de hecho, la trayectoria evolutiva de las plantas y de los animales terrestres, los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, del agua y del dióxido de carbono y el intercambio de energía entre la superficie terrestre y la atmósfera.[48] Una medida de su éxito en ambientes terrestres es la capacidad de las hojas para soportar condiciones climáticas extremas entre los trópicos y la tundra, mientras que al mismo tiempo facilitan la fijación neta de aproximadamente 207 000 millones de toneladas de CO2 (36,4 × 1015 g C) año-1 a escala global. Esta producción primaria proporciona energía para casi todas las formas de vida terrestre en la Tierra, especialmente a los tetrápodos y a los insectos, y enlazan muchos ecosistemas y procesos biogeoquímicos.[49] Sawdonia ornata, una Zosterophylloidea. En la imagen se observan los tallos aéreos dicotómicos y las espinulas que poseían. Asteroxylon mackiei es una especie extinta que vivió durante el Devónico inferior y descrita a partir de su descubrimiento en el yacimiento escocés de Rhynie Chert.[50] Las espinas o enaciones que cubrían su tallo presentaban trazas foliares. El licopodio Isoetes presenta nicrofilos con una sola traza foto. Evidentemente, las hojas son un éxito evolutivo de las plantas terrestres. Sin embargo, la llegada de los grandes megafitos tuvo lugar alrededor de 40-50 millones de años después del origen de las plantas vasculares. Lo que sugiere que estaban lejos de ser una consecuencia inevitable de la evolución. Las primeras plantas vasculares ancestrales, que datan de finales del Silúrico, 410 millones de años atrás, estaban compuestos por un tallo simple o ramificado con esporangios, pero sin hojas.[51] Sorprendentemente, las plantas continuaron careciendo de hojas durante los siguientes 40-50 millones de años, cuando los megafilos finalmente se generalizaron hacia finales del período Devónico, 360 millones de años atrás.[52][53][54][55] Esta aparición tardía de las hojas, una modificación estructural aparentemente simple, es sorprendente a menos por tres razones. En primer lugar, la evidencia paleontológica muestra que el marco estructural necesario para el montaje evolutivo de una hoja simple (meristemasa, vascularización, cutícula y la epidermis) se hallaban establecidos entre las plantas mucho antes de la llegada de los grandes megafilos. En segundo lugar, durante el mismo intervalo ocurrió una explosión sin precedentes de la innovación evolutiva de la historia de vida de las plantas, la cual fue testigo del ascenso de los árboles a partir de ancestros herbáceos, así como la evolución de los ciclos de vida complejos, incluyendo la invención de la semilla. En tercer lugar, el pequeño megafilo de la planta Eophylophyton bellum de principios del Devónico, muestra que las plantas tenían la capacidad para producir un megafilo simple mucho tiempo antes de que esas estructuras se generalizaran.[56][57] En casi todas las plantas actuales las hojas constituyen una adaptación para incrementar la cantidad de luz solar que puede ser capturada para realizar la fotosíntesis. Se acepta que las hojas han evolucionado más una vez en el transcurso de la evolución de las plantas y que, probablemente, se originaron como estructuras espinosas que actuaban como estructuras de defensa contra los herbívoros. Las rinoipsoidas (Rhyniopsida) del yacimiento paleontológico de Rhynie Chert no estaban compuestas más que por ejes delgados sin ningún tipo de ramificación. Las trimeropsidas (Trimerophytopsis) del Devónico temprano son la primera evidencia que se dispone de algo que puede ser considerado como una hoja. Este grupo de plantas vasculares son reconocibles por sus masas de esporangios terminales, que adornan los extremos de los ejes que se pueden bifurcar o trifurcar.[58] Algunos organismos, tales como Psilophyton presentaban excrecencias sobre los tallos, pequeñas y espinosas, que carecían de su propio aporte vascular.[59][60] Casi al mismo tiempo, las Zosterophylloidea fueron adquiriendo importancia. Este grupo es reconocible por sus esporangios con forma de riñón que crecían sobre cortas ramas laterales cercanas a los ejes principales.[58] La mayoría de los miembros de este grupo tenía espinas pronunciado sobre sus ejes. Sin embargo, estas espinas carecían de traza foliar, y la primera evidencia de enaciones vascularizadas ocurrió en el género Asteroxylon . Las espinas de Asteroxylon presentaban una primitiva fuente vascular, ya que cada «hoja» estaba insertada por una traza foliar que surgía de la protoestela. El género Baragwanathiaaparece en el registro fósil un poco antes, a finales del Silúrico [61] En este organismo, tales trazas foliares se continúan dentro de la «hojas» para formar la nervadura central.[62] Asteroxylon[63] y Baragwanathia se consideran como licopodios primitivos.[58] Los licopodios existen todavía en la actualidad, siendo Isoetes un ejemplo bastante conocido. Estos licopodios actuales también presentan un ciclo de vida similar al de la higuera—. En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo. Las células son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defolante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.[7] La regulación de la abscisión es una herramienta corriente en agricultura en conexión con la creciente mecanización de muchas prácticas, tales como la defoliación controlada, el raleo de los frutos y el ajuste del momento de la cosecha de los mismos. Reconstrucción del aspecto general de Aglaophyton mayor, una planta del Devónico inferior, cuyos fósiles fueron hallados en el yacimiento Rhynie Chert. Los rizoides son unicelulares y se localizan en la zona ventral del rizoma creciendo a partir de protuberancias formadas en la zona a partir de las células corticales.[47] Durante la evolución de las plantas las hojas se han originado al menos en dos ocasiones independientes. El legado de estos eventos evolutivos históricos está representado en las flores actuales por los microfios de las licofitas (licopodios, Selaginella e Isoetes) y los megafilos de las euliofitas (helechos, gimnospermas y angiospermas). Se considera que los microfios, con su vasculatura característica y su ausencia de ramificación, han evolucionado a partir de excrecencias espinosas y