

1

INTRODUCCIÓN HISTÓRICA Desde Darwin a la *Síntesis*

1. Introducción

Desde una privilegiada perspectiva histórica, la que se nos supone como habitantes del nuevo milenio, las ideas evolutivas aparecen como una de las bases fundamentales del conocimiento. El concepto de la evolución lo impregna todo y se manifiesta en cada faceta de las ciencias de la vida, desde la biología molecular a la antropología. Esta ubicuidad hace difícil aislar para su estudio un tema llamado evolución; la evolución ha dejado de ser una teoría aparte para convertirse en un aspecto inseparable de todas nuestras ideas acerca de los seres vivos en este planeta.

En cierto sentido, la evolución sigue siendo contemplada como el proceso histórico de transformaciones hereditarias e irreversibles del mundo orgánico. Pero más que nada, se presenta como elemento de unificación; una forma de relacionar genes, moléculas, anatomías, fisiologías, embriones, fósiles, comportamientos, interacciones, ecosistemas, geosfera y biosfera. La evolución hoy, más que en cualquier tiempo precedente, hace referencia a un juego de ideas interconectadas en torno a la investigación en paleontología, sistemática, genética, biología molecular, embriología, fisiología, etología y ecología. Más que nunca, todos estos aspectos están vinculados en torno al interés sobre las pautas precisas del cambio en el tiempo (*filogenia*) y por el interés que despiertan los mecanismos o procesos implicados, sean estos ecológicos o moleculares. Digamos que se mantiene pertinente la reiterada máxima de Dobzhansky (1937): “*nada tiene sentido en biología, excepto bajo el prisma de la evolución*”.

Pero la idea de evolución no deriva de la actividad científica contemporánea; parece lógico que, en el curso de la historia, surgiera espontáneamente con la simple observación de las semejanzas y diferencias entre los seres vivos. Imaginemos el pino, el tomillo, el perro y la ballena. El grupo no inspira mucho el con-

cepto de evolución, pues se trata de organismos muy diferentes. Pero si añadimos el abeto, el romero, el lobo y el cachalote, sí que seremos capaces de decir que el pino se parece más al abeto, el romero al tomillo, el perro al lobo y la ballena al cachalote. De este modo, se impone una conclusión: para comprender la organización biológica es preciso explicar por qué algunos organismos se parecen entre sí más que a otros, qué los une, qué los diferencia.

No es un planteamiento reciente y, por ello, dedicaremos un espacio de esta obra al desarrollo de las ideas evolutivas que han llegado a conformar el paradigma actual. Y es que, en cualquiera de sus numerosas tramas explicativas, la evolución está impregnada de historia y antropomorfismo. No en vano, la metáfora evolutiva más habitual se extrae de los modelos de parentesco genealógico, aduciendo que, a partir de un ancestro común, se habrían generado todos los seres vivos, y cuanto menos tiempo haga que se separaron de sus ancestros respectivos, más se parecerán (Ayala 1978). Una idea interesante.

2. Nociones predarwinistas

2.1. Dogmas creacionistas y esencialismo

La noción evolutiva está en la raíz de muchos planteamientos filosóficos desde la época clásica, algunos de los cuales han llegado hasta nuestros días, aunque no siempre con la estructura retórica original. Durante los tres siglos anteriores a la publicación del *Origen*, Europa había estado debatiéndose en una continua conmoción intelectual, jalonada por la revolución científica de los siglos XVI y XVII y por la Ilustración del siglo XVIII. Sin embargo, el modo de interpretar las observaciones científicas seguía bajo la impronta secular de los cuatro pilares básicos del dogmatismo judeo-cristiano: (1) la creencia en un *mundo constante*, (2) la creencia en un *mundo creado*, (3) la creencia en un *mundo diseñado* por un Creador



Figura 1.1. Grabado sobre la "Creación de las Plantas" en el Tercer Día de la Creación Divina. Tomado de *Sacred Physics* (1731) de Johann Scheuchzer.

sabio y benigno, (4) la creencia en la *posición única del hombre* en la creación. Más allá de la presión religiosa, prevalecían tres ideas laicas que también acabarían por entrar en conflicto con la teoría de Darwin: (1) una *visión esencialista* de los hechos y observaciones de la naturaleza, (2) una *interpretación fisicista* de los procesos causales y (3) una *actitud teleológica* o finalista en la construcción de sistemas teóricos.

Aunque pueda parecer sorprendente, de los siete planteamientos ninguno estaba más profundamente arraigado que el esencialismo, el cual había dominado el pensamiento occidental durante más de dos mil años, remontándose al ideario geométrico de los pitagóricos. Incluso los amigos y maestros de Darwin eran, en mayor o menor medida, esencialistas. Para Lyell (1875), toda la naturaleza consistía en tipos constantes, cada uno de ellos creado en un momento concreto. El filósofo William Whewell afirmó categóricamente: "*Las especies tienen una existencia real en la naturaleza y la transición de unas a otras no existe*". Para John Stuart Mill, las especies de organismos eran

clases naturales, tanto como lo eran los objetos inanimados y las "*clases son categorías entre las cuales hay una barrera infranqueable*" (Mayr 1993). El esencialismo ha sido –y todavía es– influyente porque se encuentra firmemente asentado en el propio lenguaje, en nuestro uso de un único nombre en singular para designar fenómenos a veces muy variables.

2.2. Catastrofismo y la interpretación de los fósiles

Habida cuenta de la consideración social que tiene hoy día la teoría de la evolución, resulta difícil imaginar su traumático advenimiento en la Inglaterra victoriana de mediados del siglo XIX. En sus inicios, la doctrina cristiana oficial afirmaba que la historia de la Tierra sólo abarcaba unos cuantos miles de años. Cualquier hipótesis evolutiva debía enfrentarse a un postulado inalterable desarrollado en el texto bíblico del Génesis: todos los seres vivos eran productos de un único acto creador cuyo punto culminante venía materializado por el hombre (Fig.1.1). Cualquier discusión del enunciado bíblico representaba, por sí misma, una blasfemia. No



Figura 1.2. "El Comienzo del Diluvio", en el Año 600, Mes segundo, Día diecisiete, de la vida de Noé. Tomado de *Sacred Physics* (1731) de Johann Scheuchzer.

era cuestionable si los seres vivos cambiaban a lo largo del tiempo, puesto que ello implicaba que el acto creador era, de algún modo, imperfecto.

Por otro lado, resultaba evidente que todas las formas de vida creadas en un principio seguían existiendo. ¿Por qué iba Dios a crear un animal o una planta, para luego dejar que se extinguiera? Sin embargo, durante los siglos XVIII y XIX se habían ido acumulando evidencias fósiles que despertaban inquietudes filosóficas (Dennett 1995). Las hipótesis acerca del origen de los fósiles eran variadas y confusas: ¿se trataba de los restos de organismos vivos o de algo muy diferente? Para algunos, entre los fósiles había monstruos y dragones. Para muchos, los fósiles no eran más que el producto de una fuerza vital de la Tierra, que se esforzaba por crear imágenes de la creación divina. Pero las similitudes morfológicas entre los fósiles y algunos seres vivos contemporáneos no pasaron desapercibidas por mucho tiempo y llegó un momento en el que quedaron pocas dudas de que se trataba de restos petrificados de seres que vivieron en otras épocas (Hallam & Wignall 1997). Se puede comprender que la “vieja guardia” precisara de un nuevo modelo que integrara la abrumadora evidencia en favor del cambio y la extinción. Un primer argumento se cifró en torno al Diluvio narrado en la Biblia: los fósiles serían los restos de los animales que se ahogaron en el Diluvio y luego quedaron enterrados en los sedimentos formados por la inundación (Fig. 1.2).

Pero la intervención del *Diluvio universal como fenómeno fosilífero* nunca dejó de despertar dudas. Muchos geólogos no podían aceptar que todas las capas de roca sedimentaria que contenían fósiles se hubieran formado al mismo tiempo, ni tampoco que el tiempo necesario para su formación fuera sólo de unos pocos miles de años. La dialéctica continuó hasta llegar a un punto en que el discurso religioso tuvo que aceptar que los sedimentos y los fósiles no procedían todos de un mismo diluvio bíblico. La opción alternativa sería que ambos eran la consecuencia de una serie de diluvios, el último de los cuales habría sido el de Noé. Las catástrofes anteriores no habrían quedado recogidas en el Antiguo Testamento. A esta posición se unió fuertemente el famoso anatomista *Georges Cuvier* (1769-1832) desde el Museo de Historia Natural de París. Cuvier fue tan fenomenal defensor del *catastrofismo* como

detractor de las teorías evolutivas y enemigo encarnizado de Lamarck (Cuvier 1813).

En cualquier caso, el clero ortodoxo tampoco encontraba grata la propia idea de la *extinción*. Parecía claro que algunos fósiles correspondían a animales y plantas que ya no existían en la Tierra. Hubo nuevamente que azuzar el ingenio para satisfacer simultáneamente los descubrimientos científicos y la necesidad de seguir creyendo en la bondad de Dios respecto a sus criaturas. Quizá aquellos seres vivos tan extraños aún debían existir en las regiones inexploradas del planeta (Gould 2000). Suposición que, como se puede imaginar, resultó insostenible con la aceleración del ritmo de las exploraciones paleontológicas. Parecía que Dios no había repartido la suerte por igual.

2.3. Lyell y el principio del actualismo

Charles Lyell (1797-1875) fue un científico británico cuyas ideas dominaron el pensamiento geológico durante la mayor parte del siglo XIX. Su texto *“Principios de Geología”* es un clásico en la literatura de las ciencias de la Tierra. Lyell describió el registro geológico en términos de procesos modernos a través del principio del *actualismo* (uniformismo): *“el presente es la clave del pasado”*.

Lyell dedicó gran parte de sus esfuerzos a la elaboración de una teoría sobre las especies (Fig. 1.3). Pensó que cada especie se originaba de una pareja simple o de un solo individuo y que las especies podrían haber sido creadas de tal modo que se multiplicaran y expandieran por un período de tiempo determinado y en un espacio concreto. Para Lyell, no había otros procesos operando en el mundo vivo más que los que determinaban y mantenían los rasgos de una especie. Así, las especies aparecerían y se extinguirían, mientras la extinción se debería a cambios en el ambiente físico: los cambios locales afectarían solamente a la distribución, los cambios globales a la extinción. Una vez creadas, las especies se mantendrían como entidades estables, aunque no estaba claro en su teoría cómo éstas aparecían y en ningún momento se intuye la idea de que unas especies puedan dar lugar a otras. Uno de los aspectos por los que Lyell fue más criticado fue la sugerencia de que se estaba creando más o menos una especie nueva cada año. El modelo general de Lyell, sin embargo, merece una consideración especial, porque viene a ser la primera vez que se formula desde una postura

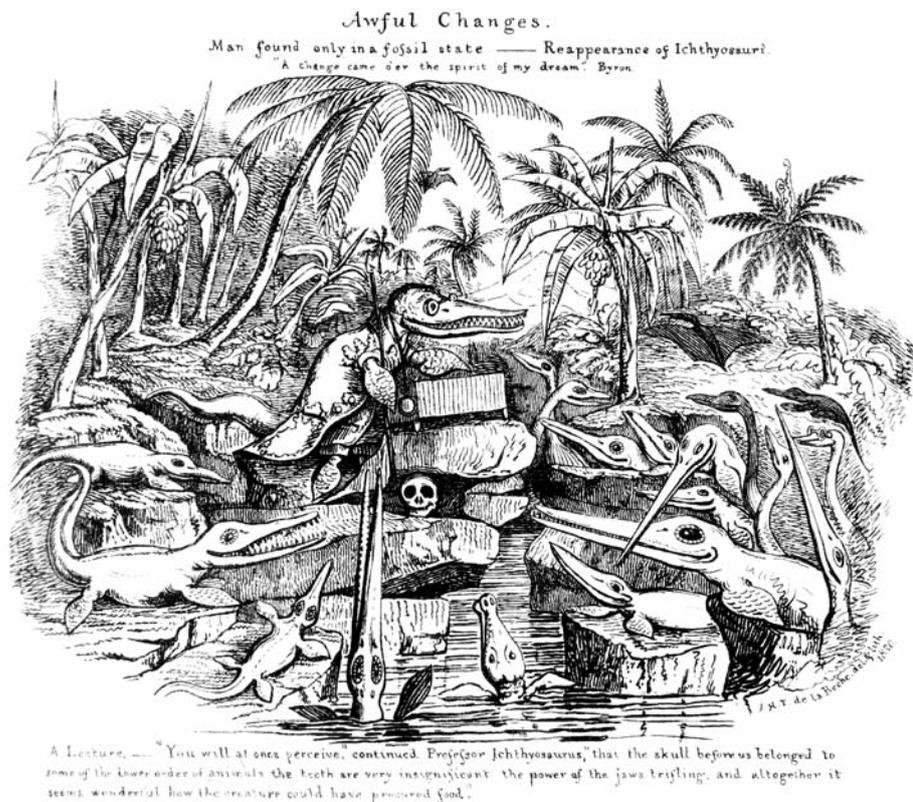


Figura 1.3. Parodia de Henry De la Beche mostrando a Charles Lyell como "Profesor Ictiosaurio" en una clase de anatomía funcional al estilo de la época. La ridiculización surgió tras la especulación de Lyell en su libro *Principles of Geology* (1830) de que algunas especies extinguidas, como los dinosaurios, podrían volver en el futuro a dominar la Tierra.

científica lo que algunos evolucionistas modernos han denominado *estasis* de las especies.

2.4. Lamarckismo

Otro de los protagonistas de las aireadas polémicas de finales del siglo XVIII y principios del XIX fue un miembro de la baja nobleza francesa, *Jean-Baptiste Antoine de Monet* (1744-1829), que se nombró a sí mismo como *Caballero de Lamarck* y es conocido desde entonces simplemente como *Lamarck*.

Aunque no fue el único de los pensadores del siglo XVIII que creían en una *escala naturae*, Lamarck (1809) fue quien asentó los principios de lo que luego se denominaría "*transformismo*": la naturaleza vendría a ser como una cadena donde cada eslabón estaría ocupado por criaturas que iban desde las más simples a las más complejas, cada una de ellas susceptible de transformarse en la siguiente a lo largo de esta línea. Es bien conocida su interpretación del alargamiento del cuello de las jirafas por la voluntad de las mismas de alcanzar las hojas más altas de los árboles. La voluntad (el deseo de perfección) y el uso eran los agentes de la transformación de especies, de la evolución según Lamarck.

Esa identificación de la voluntad de cambio con el propio cambio fue objeto de numerosas burlas. Hoy es fácilmente concebible que los cambios adquiridos durante la vida del individuo no se transmiten a sus descendientes. La interpretación darwinista sería luego bien diferente: hay variabilidad entre las poblaciones de jirafas y, como quiera que los cuellos largos son ventajosos, habría un éxito reproductivo mayor de parte de las jirafas con este carácter.

A pesar de sus errores conceptuales, la teoría de Lamarck acerca de las jirafas reconocía varios hechos cruciales, entre ellos que los antepasados de las jirafas tenían el cuello corto y que éste se había ido alargando. Tengamos en cuenta que eso implicaba el desplazamiento de Dios como creador de todas las formas de vida en un momento único. Lamarck estimuló la creencia en las pautas del cambio, aunque fracasara en su intento por explicar los mecanismos. Por otro lado, Lamarck fue un naturalista de campo competente y un experto botánico. Muchos desconocen su importante papel en la construcción del sistema de claves dicotómicas que utilizamos habitualmente para codificar identificaciones de especies desconocidas por medio de sus características visibles. A este

naturalista debemos también el acuñamiento de palabras como “biología”, o “invertebrado”.

El lamarckismo tiene además un poder explicativo importante en la historia cultural. El nobel y ensayista, *Peter Medawar*, ha descrito la situación en los siguientes términos: “hay un tipo de herencia lamarckiana tan común y obvia que es reconocida como tal por cualquiera que reflexione sobre el asunto: el modo en que los padres o los miembros de una generación parental imparten a sus hijos o en general a una generación filial el conocimiento y las habilidades que ellos adquirieron en su vida. Es herencia, por cierto, pero es una herencia exogenética, en el sentido de que no está mediatizada por la planta genética de cromosomas y genes, sino por el precepto, el ejemplo y el adoctrinamiento deliberado. Al contrario de la herencia común o endogenética, esta clase es reversible y lamarckiana, pues lo adquirido por una generación se puede transmitir a la siguiente, y así sucesivamente, en forma acumulativa. La existencia de esta modalidad de la herencia ha dado a la gente un poderoso incentivo para creer que la herencia común o genética también funciona de este modo, pues parece un acto de justicia natural que así sea, e incluso los biólogos profesionales han sido cautivados por el paralelismo entre la herencia exogenética y endogenética y por lo que parece una incapacidad constitutiva para advertir que la naturaleza no funciona así. El mecanismo de la herencia es selectivo, no instructivo: lo que ocurre en la vida de un organismo, aunque sea una profunda modificación corporal inducida por una respuesta adaptativa, no se puede imprimir en el genoma. No hay ningún proceso genético conocido o concebible por el cual se pueda enseñar nada al ADN. Parece injusto que así sea, pero así es, pues en la herencia los esfuerzos

de una persona para mejorar el cuerpo o la mente con el fin de adaptarse a nuevos ambientes redundan en nada.” (Medawar 1993).

3. Darwin, Wallace y selección natural

Charles Darwin (1809-1882) era hijo de un prestigioso médico y nieto de Erasmus Darwin, médico, poeta, y evolucionista simpatizante de Lamarck. Charles se crió en el seno de la clase acomodada británica, y en 1839 se casó con su prima hermana, perteneciente a la familia Wedgwood, uno de los nombres más importantes de la industria británica. Aunque destinado a seguir la carrera eclesiástica, Darwin estudió en las universidades de Edimburgo y Cambridge y, desde muy joven mostró una gran afición por las ciencias naturales. Su inclinación como coleccionista le impulsó a tomar la decisión de acompañar a James Fitzroy, capitán del bergantín *HMS Beagle*, en un viaje de exploración por todo el mundo que duraría cinco años (Fig. 1.4). El *Beagle* zarpó de Inglaterra en 1831, recorrió las costas oriental y occidental de América del Sur y exploró las Galápagos y otras islas del Pacífico, regresando en 1836.

Las experiencias de su viaje en el *Beagle* ejercieron un profundo impacto en las ideas de Darwin, llevándole a la concepción de que los

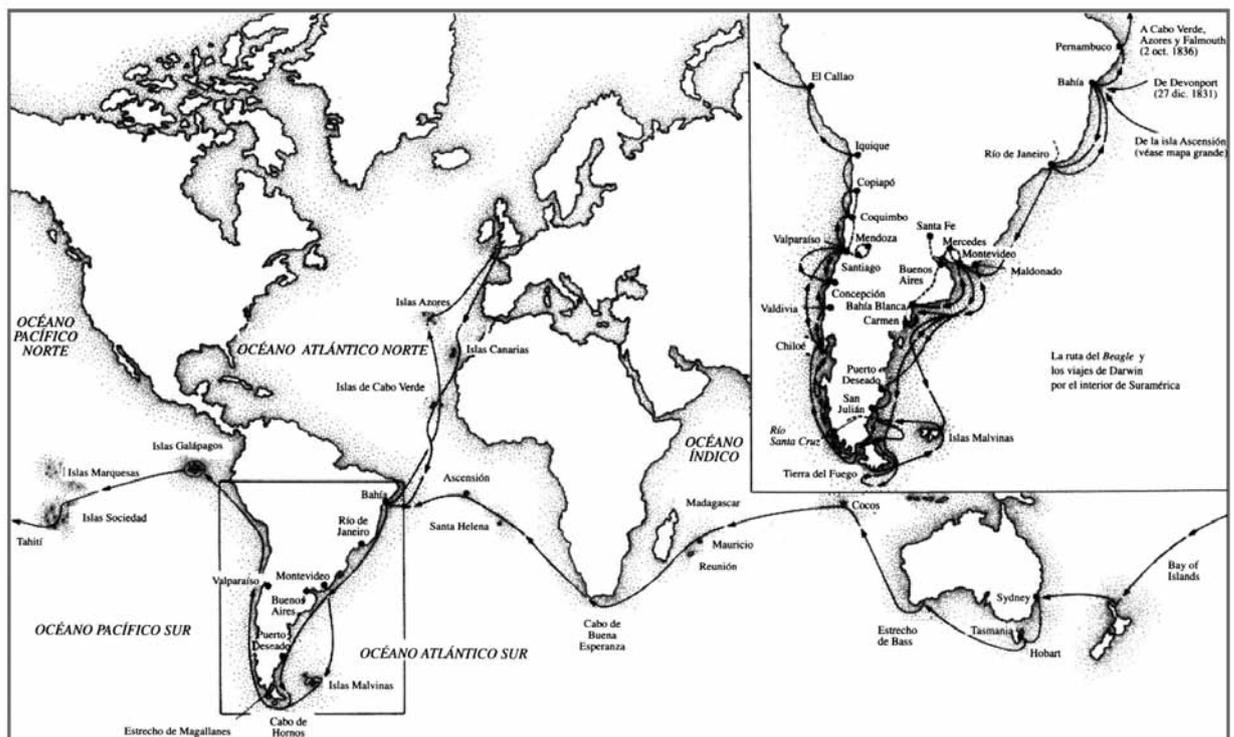


Figura 1.4. Ruta del Viaje del Beagle 1831-1836.

seres vivos guardaban relación entre sí debido a la posesión de antepasados comunes. Los caracteres comunes de especies similares serían, por tanto, la consecuencia de un origen común, y no de un “plan divino”.

En la investigación sobre el mecanismo de los cambios biológicos, Darwin encontró inspiración en las teorías demográficas de *Malthus* (1766-1834), economista y autor en 1798 del libro “*Essay on the principle of population*”. Malthus había argumentado que, dado que las poblaciones humanas crecen más deprisa que las reservas de provisiones, el resultado inevitable es el hambre y la competencia por los alimentos, que constituyen una fuerza reguladora que controla el crecimiento de las poblaciones.

Darwin sugirió que los caracteres adquiridos podían ser heredados y que la selección natural podría operar con esta fuente de variación, concluyendo que el uso y desuso han modificado la estructura y funcionamiento de los órganos, pero que los efectos eran combinados con, o a veces, perdidos por la acción de la selección natural sobre diferencias innatas. Respecto a las especies, Darwin consideraba, como Lyell, que eran entidades temporales. Sin embargo, a diferencia de aquel, manifestó claramente que las especies estaban en continuo cambio gradual, como consecuencia de una adaptación a pequeña escala que se iba incrementando con respecto a otras especies. Las interacciones ecológicas eran la fuerza motriz del proceso evolutivo.

Aunque Darwin parecía tener claras sus ideas en 1838, no las publicó hasta veinte años más tarde, movido probablemente por el deseo de apuntalar todas sus hipótesis con una mayor cantidad de datos. Pero, sin duda, Darwin también adivinó la conmoción social y religiosa que su teoría iba a provocar.

Quizá nunca se hubiera atrevido a publicar sus teorías si no hubiera sido por la presión psicológica que supuso la posibilidad de que Wallace se llevara todo el mérito de su obra. *Alfred Wallace* (1823-1913) fue un naturalista inglés que pasó gran parte de su vida trabajando en las selvas tropicales del sureste asiático y en la cuenca del Amazonas. Su contribución, inicialmente un ensayo enviado a Darwin en 1858 (Wallace era un gran admirador de Darwin), fue leída en una reunión de la Sociedad Linneana de Londres, junto con los documentos escritos por Darwin, evidenciándose

se que ambos habían desarrollado similares puntos de vista de modo independiente.

Al año siguiente, 1859, Darwin publicó “*The origin of species by means of natural selection*”. El éxito de la obra hizo que a Darwin se le considerara como el padre de la teoría evolucionista y a Wallace como una figura circunstancial. De hecho, el nombre de Darwin ha quedado irrevocablemente ligado al concepto de evolución, mientras que Wallace tiende a ser considerado secundariamente. Pero lo cierto es que ambos llegaron, de manera independiente, a la misma explicación de los mecanismos del proceso evolutivo.

Los enunciados de la obra de Darwin aparecen compartimentados en dos bloques teóricos: la descendencia con modificación y la selección natural (Darwin 1859, 1872, 1872):

Teoría de la descendencia con modificación

1. Todos los seres vivos han evolucionado desde uno o unos pocos tipos simples de organismos.
2. Las especies evolucionan desde especies pre-existentes.
3. La aparición de las especies es gradual y tarda mucho tiempo en producirse.
4. Los taxa de rango superior (géneros, familias, órdenes, subclases, clases,...) evolucionan por los mismos mecanismos evolutivos responsables de la evolución de especies.
5. Cuanto mayores sean las similitudes entre taxa, mayor será la relación que existe entre ellos y menor su divergencia en el tiempo.
6. La extinción es el resultado de la competencia interespecífica.
7. El registro geológico es incompleto. La ausencia de formas transicionales entre especies es debida a estas lagunas del mismo.

Teoría de la selección natural

1. El número de individuos en las poblaciones tiende a incrementarse de forma geométrica.
2. Dicho número, sin embargo, suele permanecer estable porque
3. el ambiente tiene recursos limitados y, por tanto,
4. solo una fracción de la descendencia sobrevivirá y se reproducirá con éxito.

5. Aquellos que sobreviven y se reproducen difieren de aquellos que mueren porque
6. los individuos en una población no son idénticos debido a una variación heredada.
7. La probabilidad de sobrevivir y reproducirse determina qué variaciones serán las que perpetuarán la especie.
8. La selección natural resulta en la acumulación de caracteres heredables ventajosos eliminando aquellos que son desfavorables.

Exceptuando la extinción, *la teoría de la descendencia con modificación es estrictamente fenomenológica*, es decir, sus proposiciones describen relaciones sin invocar mecanismos; no hay evidencias sobre por qué o cómo las especies nuevas evolucionan. Precisamente para suplir esta carencia, Darwin propuso la teoría de la selección natural, la cual viene a insistir en que los organismos tienen los medios y las motivaciones para cambiar en el curso del tiempo. Los medios vienen dados por la variación natural de los individuos dentro de una población, mientras que la motivación es la cruel realidad de los organismos, que deben evolucionar para sobrevivir a los cambios ambientales o sufrir la extinción.

A los pocos años de la publicación del libro de Darwin, el hecho básico de la evolución de los seres vivos había quedado firmemente establecido. Sin embargo, se tardó mucho en aceptar la idea de la selección natural. En su tiempo, las ideas de Darwin no fueron bien recibidas en un sector determinado del mundo científico. Entre sus detractores más importantes cabe citar a *Richard Owen* (1804-1892), un anatomista inglés al cual se le asigna el papel de descubridor de los dinosaurios en 1842, y sobre todo a *Louis Agassiz* (1807-1873), ferviente defensor de las ideas de Cuvier, e influyente profesor en la Universidad de Harvard, dentro del Museo de Zoología Comparada. Como creyente en los planes divinos, Agassiz no veía continuidad en los linajes del registro fósil, sino el resultado de un proceso episódico de creaciones. Entre los defensores de Darwin, hay que mencionar, desde luego, al propio Wallace, y más encarnizadamente a *Thomas Henry Huxley* (1823-1913), conocido como "*Darwin's Bulldog*". Entre los botánicos que apoyaron a Darwin, quizá los más reconocidos fueron *Asa Gray* (1810-1888) y *Joseph Hooker* (1817-1911), este último considerado el fundador de la fitogeografía.

Las investigaciones empíricas de Darwin le condujeron también al conflicto con la mayoría de los supuestos básicos del fisicismo, es decir la creencia de que la posibilidad de obtener comprobaciones y predicciones exactas es la prueba de la bondad de una explicación científica. Los procesos evolutivos, implicando un considerable componente de azar, eran probabilísticos y, por tanto, no permitían una predicción absoluta, menos todavía si se pensaba en términos de poblaciones.

Existen innumerables indicios de que cuando Darwin volvió de su viaje en el *Beagle*, compartía las creencias de la teología natural. Veintitrés años después, cuando publicó el *Origen*, las había abandonado por completo. A medida que sus investigaciones avanzaban, descubría fenómenos que arrojaban dudas sobre la perfección de las adaptaciones. De hecho, el *Origen* está ausente de cualquier tipo de lenguaje teleológico. Desde luego, se ha dicho mucho más acerca de Darwin de lo que él mismo dijo o escribió. Este libro no es un tratado sobre Darwin y, por tanto, no nos extendemos más sobre aspectos de su biografía o de su obra que pueden ser consultados ampliamente, y en diferentes idiomas, en la literatura científica y divulgativa.

4. Darwinismo social

Asumida la relevancia del legado de Darwin, se produjo una importante comunión entre las ideas evolucionistas y los programas políticos conservadores (Fig. 1.5). El denominado *darwinismo social* gozó de un favor especial entre los hombres de negocios de Norteamérica, alentados sobre todo por los artículos del famoso abogado *Herbert Spencer*, el cual pretendía la implantación de una política del *laissez-faire*, dirigida a eliminar a inadaptados, ineficientes e incompetentes (Freeman 1974). El darwinismo social es el resultado también de una política militarista y de la necesidad de recursos para las sociedades avanzadas en un contexto prevalentemente industrial.

El famoso paleontólogo y divulgador científico norteamericano *Stephen Jay Gould*, a través de numerosos ensayos -especialmente la recopilación "*The mismeasure of man*"-, ha debatido sobre las nefastas consecuencias históricas del darwinismo social, la mayor parte de las cuales, han estado ligadas a una consideración inadecuadamente moral, social o política del hecho

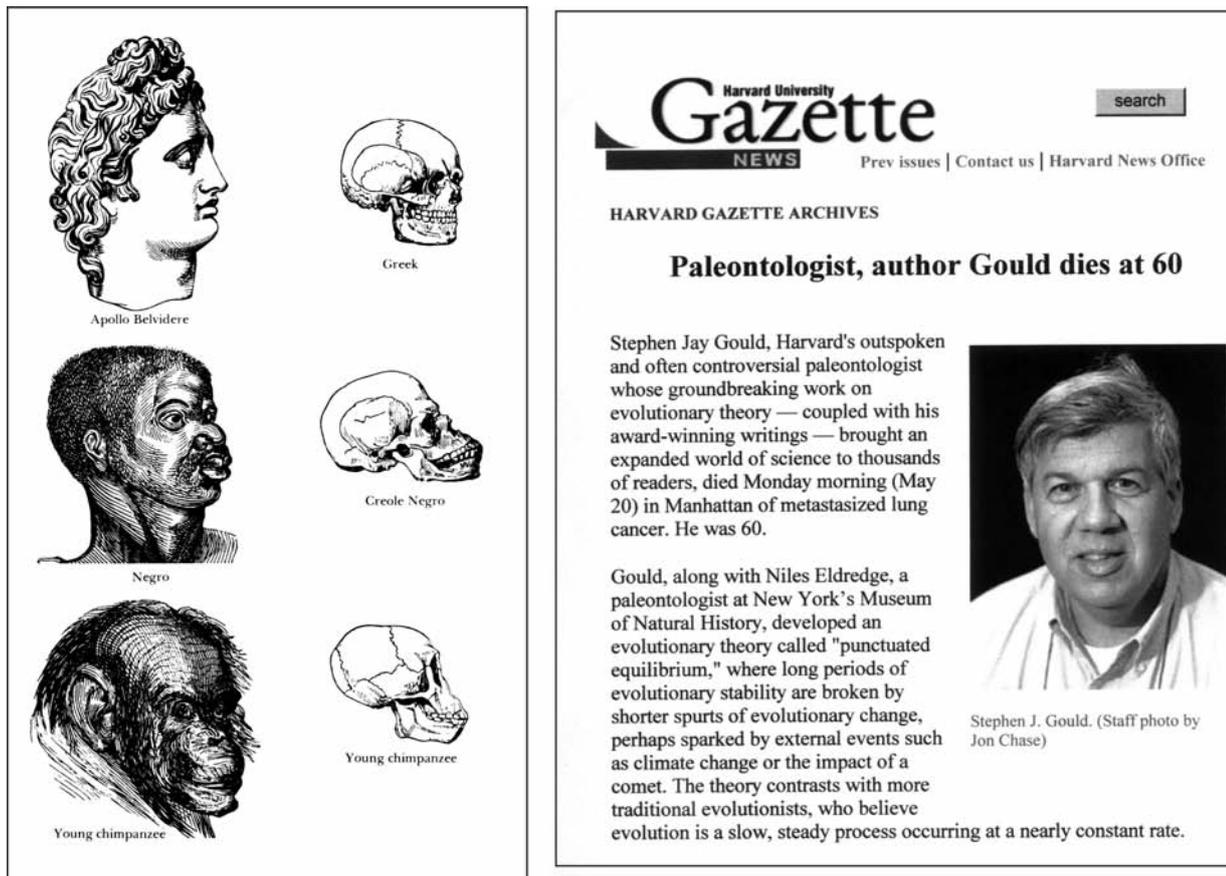


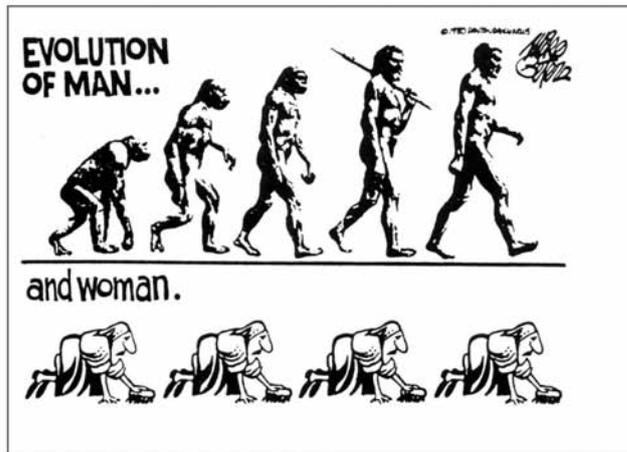
Figura 1.5. Izquierda: "Escala de las razas humanas y sus parientes inferiores", según Nott & Gliddon (1868). Nótese cómo el cráneo del chimpancé ha sido levantado, así como la mandíbula del "Negro" proyectada, para dar la impresión de que los negros podrían incluso estar situados por debajo de los chimpancés en la escala evolutiva. Tomado de Gould (1981). Derecha: Nota periodística relativa al reciente fallecimiento del paleontólogo Stephen Jay Gould (Universidad de Harvard), uno de los escritores más populares en el terreno de la ciencia evolutiva contemporánea.

biológico. Gould (1981, 1991) ilustra numerosos casos en los que se ha intentado medir la capacidad intelectual o determinados rasgos psicológicos a través de características anatómicas. Curioso que, por ejemplo, se haya intentado evaluar la capacidad intelectual a partir del tamaño de la cabeza o de los rasgos faciales; pues, como bien entendió Shakespeare (Macbeth, acto I, escena IV), "no existe arte para encontrar la construcción mental en la cara".

Los científicos no son elementos ajenos al paisaje socio-político en el que desarrollan sus carreras y, por ello, no faltan citas de quienes apoyaron las tesis del darwinismo social. Según Haeckel (1866), por ejemplo, la doctrina de la supervivencia del más apto se puede aplicar al desarrollo social de los seres humanos no menos que a la evolución de las comunidades animales: "la teoría de la selección nos enseña que en la vida humana, tal como en la vida animal y vegetal, en cada lugar y tiempo, sólo la pequeña minoría privilegiada puede continuar existiendo y floreciendo; la gran masa debe padecer inanición y perecer más o menos prematuramente en la miseria...Podemos lamentar

profundamente este dato trágico, pero no podemos negarlo ni alterarlo".

Especialmente curiosa ha sido la interesada extrapolación antropológica de ciertas concepciones del progreso biológico (Fig. 1.6). La historia reciente está llena de ejemplos en los que un falso concepto del progreso ha llevado a justificar el racismo, la xenofobia y todo tipo de actitudes sexistas: el darwinismo fue tomado como justificación de la supuesta superioridad del hombre sobre el chimpancé, del hombre de raza blanca sobre el de raza negra, del hombre sobre la mujer, del científico y el político de clase acomodada sobre el mísero habitante de los bajos fondos, etc (Gould 1981). El darwinismo mal entendido ha brindado también argumentos para los exterminios raciales de los siglos XX y XXI (Lewontin et al. 1987, Milner 1995, Leakey & Lewin 1997).



Dayton Daily News, MIKE PETERS (Gould 1989)

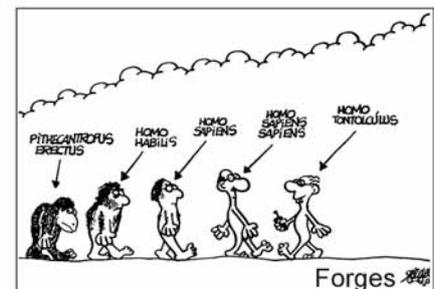
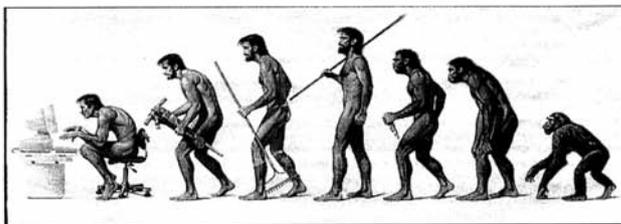


Figura 1.6. Algunas viñetas en relación con la falsa iconografía del progreso aplicada principalmente a la evolución humana. Inspirado en Gould (1989).

5. Saltacionismo, mutacionismo y establecimiento de las leyes de la herencia

Algunos contemporáneos de Darwin se negaron a asumir el tipo de pensamiento gradualista que implicaba la teoría de la selección natural. Por ello, quizá encontraban más alentador un concepto de evolución basado en la producción repentina de nuevas especies por medio de "saltos" (Bateson 1894). Pueden distinguirse tres tipos de teorías saltacionistas entre los contemporáneos de Darwin: (1) las especies extintas son reemplazadas por especies de nueva creación que pertenecen más o menos al mismo nivel (Lyell), (2) las especies extintas son reemplazadas por nuevas creaciones con un nivel superior de organización (*progresionismo*, defendido por Buckland, Miller y Agassiz), y (3) las especies nuevas se originan mediante *saltaciones* de especies preexistentes (Saint-Hillaire, Galton, Goldschmidt) (Mayr 1993).

El *saltacionismo* –anterior a Darwin– siguió vivo, si cabe más todavía, después de su muerte, tras la cual el concepto de *gradualismo* perdió popularidad en algunos círculos científicos.

En la actualidad, existen elementos de *neosalacionismo* en muchas publicaciones especializadas de paleontología (DiMichele et al. 1996, Kenrick & Crane 1997a, Bateman et al. 1998).

La principal contribución de los científicos de principios del siglo XX al debate anterior fue el *descubrimiento de las leyes de la herencia* y el *desarrollo de la genética* (Mendel 1865). La herencia mendeliana viene a proponer que los factores hereditarios estarían en los cromosomas y mantendrían su individualidad generación tras generación, combinándose en el cigoto según las reglas de la probabilidad y permitiendo el mantenimiento de la variabilidad genética (Fontdevila & Moya 1999). Hay que decir que Darwin, al desconocer las fuentes de la variación, se había adherido a la *herencia de las mezclas*, teoría que suponía que los factores hereditarios se encontraban en los fluidos corporales y, en la descendencia, los factores parentales se mezclaban como si fueran dos líquidos. La versión de Darwin de esta idea se denominó *pangénesis*, y suponía la existencia de *gémulas*, o partículas hereditarias, que circulaban por los fluidos corporales y se incorporaban a los órganos sexuales desde donde

transmitían las características de los padres en el momento de la fecundación.

Una de las figuras que lideraron el derrumbamiento de la teoría de la pangénesis fue el fisiólogo vegetal *Hugo de Vries*. No sólo fue uno de los co-descubridores de las denominadas “*Leyes de Mendel*” sino que elaboró su propia teoría de la evolución basada en el origen de las especies por mutación (*teoría mutacionista*, De Vries 1906). De Vries observó cómo *Oenothera lamarckiana* producía espontáneamente formas desviantes del tipo normal y pensó haber encontrado un ejemplo perfecto de especie generada abruptamente a través de la mutación. Hoy sabemos que esta especie es un híbrido con un sistema especial de segregación, por lo que las supuestas mutaciones no son más que tipos segregantes (Fontdevila & Moya 1999).

La teoría de Hugo de Vries muestra ciertos elementos comunes con lo que recientemente se ha denominado “*modelo de los equilibrios puntuados*” (Eldredge & Gould 1972). Las diferencias radican en el modo por el que se explica la especiación rápida: por mutación para De Vries (1906), por aislamiento geográfico para Eldredge & Gould (1972). La verdad es que las ideas mutacionistas de Hugo de Vries han sido ignoradas en la mayor parte de los tratados sobre evolución y sólo han sido reconsideradas a la luz del modelo de los equilibrios puntuados. Sin embargo, desde la perspectiva de la historia de la investigación en evolución vegetal, De Vries es, a todas luces, una figura relevante ya que incluyó en su teoría una consideración notable al impacto de los ciclos glaciares sobre los procesos de supervivencia, cambios de distribución y extinción de especies de plantas (Bennett 1997).

El mutacionismo siguió vivo a principios del siglo XX, sobre todo gracias al afán de *Thomas H. Morgan* y se escuela por demostrar que la fuente principal de transformación en la mosca del vinagre era la *mutación*, y que no era necesario recurrir a la selección como factor evolutivo (Morgan 1910).

6. Neodarwinismo

En los primeros veinte años que siguieron a la publicación del *Origen* no se hicieron contribuciones conceptuales al modelo de Darwin y Wallace. Mendel publicó en 1865 y 1856 sus descubrimientos sobre la herencia, pero éstos

permanecieron completamente ignorados hasta 1900 y no afectaron al pensamiento evolutivo de su época.

En 1883, *Weismann* (1834-1914) había escrito un provocador ensayo “*Sobre la herencia*”, en el que negaba categóricamente la existencia de los efectos del uso o la falta de uso y, de hecho, cualquier herencia de caracteres adquiridos. Para Weismann (1882), la selección natural, no sólo actuaría en la adquisición de nuevas adaptaciones, sino en el mantenimiento de las ya existentes. Quizá a lo que más tiempo dedicó Weissmann fue al nivel de actuación de la selección. Sus contribuciones al pensamiento biológico son esencialmente: (1) una defensa a ultranza de la selección natural, (2) la refutación de la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos, (3) el establecimiento de la herencia particulada, (4) el reconocimiento de la importancia de la reproducción sexual como fuente de variación genética, (5) las limitaciones de la selección natural en relación con los procesos de ontogenia, (6) la constatación de la evolución en mosaico (a diferentes velocidades), y (7) la afirmación de que el genotipo era coherente en la herencia (Mayr 1993).

La misma postura fue asumida por A.R. Wallace, quien defendió el monopolio de la selección en su libro *Darwinism* (1889). El seleccionismo de Weissmann y Wallace fue denominado por algunos “*neodarwinismo*”, es decir, darwinismo sin herencia de caracteres adquiridos (lo cual es, simplemente, darwinismo). Lo cierto es que el término se ha venido usando indiscriminadamente para describir planteamientos notablemente apartados del original.

7. Consenso y Síntesis Moderna

7.1. Primeros modelos de genética de poblaciones

Entre 1918 y 1932, *Ronald Fisher* y *J.B.S. Haldane* en Inglaterra, *Sewall Wright* en Estados Unidos y *Sergei Chetverikov* en Rusia, -los padres de la denominada “*genética de poblaciones*”-, todos ellos científicos que mezclaron una notable formación matemática con importantes conocimientos de genética, propusieron modelos teóricos que comenzaban a integrar la genética mendeliana con la selección natural. De hecho, las primeras evidencias de

compatibilidad pueden apreciarse explícitamente en Fisher (1930) "*The genetical theory of natural selection*", Haldane (1932) "*The causes of evolution*" (1932) y, de forma más elaborada en Wright (1968) "*Evolution and the genetics of populations*".

La mayor parte de estos modelos eran, sin embargo, demasiado teóricos y matemáticamente complejos para ser entendidos por los biólogos del momento, y no fue hasta 1937, con la publicación del libro de Dobzhansky, "*Genetics and the origin of species*", cuando el darwinismo y el mendelismo comenzaron un proceso de integración transferible a la comunidad científica general.

7.2. Obra y legado de Dobzhansky

Theodosius Dobzhansky (1900-1975) fue un genético norteamericano de origen ruso. Su trabajo mostró cómo los nuevos conocimientos de genética podían ayudar a comprender la teoría de la evolución. La línea argumental se puede describir como sigue. Cuando se conoce la escala molecular de la información genética - que cada célula contiene en sus genes miles de instrucciones diferentes-, resulta evidente que los cambios hereditarios son casi inevitables. Cada vez que un animal o una planta se reproducen, sus genes tienen que copiarse. Este proceso se realiza en varias etapas y es imposible que se lleve a cabo sin cometer jamás ningún error. Estos errores en el copiado de genes constituyen la materia prima del cambio evolutivo. De manera similar, resulta evidente que los organismos se van adaptando a su ambiente mediante cambios evolutivos. Los cambios genéticos sólo se transmitirán a la siguiente generación si los organismos que los presentan logran reproducirse. Si los genes alterados representan alguna ventaja que aumente las posibilidades de llegar a reproducirse, seguirán apareciendo en la siguiente generación. En cambio, los genes que reduzcan el éxito reproductivo sufrirán el efecto contrario. Así pues, existe una relación directa entre el destino de un cambio genético y su efecto sobre la reproducción. Esta relación conserva los cambios que resulten ventajosos con respecto a un mundo exterior, que cambia constantemente.

Dobzhansky insiste, pues, en que la variabilidad del material genético se debe a dos tipos de causas: las mutaciones y las recombinaciones. Además de estas dos causas, las variaciones de frecuencia pueden deberse a otro fenó-

meno aleatorio: la deriva genética. En una población de efectivos restringidos, un alelo puede ser eliminado (frecuencia 0) o fijado (frecuencia 1), dependiendo su destino de la consecuencia de un proceso de muestreo sobre un efectivo pequeño y no de su valor selectivo. Este fenómeno de deriva, matemáticamente demostrable, es tenido en cuenta, por ejemplo, en el modelo de especiación de la "*población fundadora*".

Dobzhansky (1937) estableció que cualquier variación novedosa llegaría a diluirse en el curso de las sucesivas generaciones si no se renovaba a una velocidad que excediera la de su pérdida. Dobzhansky tenía claro que la selección natural operaba sobre el proceso de adaptación, pero estaba abierto a la posibilidad de que la selección natural no pudiera explicar el proceso evolutivo de forma global. Su punto de vista sobre la respuesta de las poblaciones al cambio ambiental fue que éste produciría fluctuaciones de las frecuencias génicas. La postura de Dobzhansky (1937) resulta reduccionista por momentos: "dado que la evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones, los mecanismos de la evolución constituyen problemas de genética de poblaciones".

La obra de Dobzhansky demostró ser muy importante en su tiempo. Muchas personas la leyeron y encontraron en ella razones para profundizar y avanzar en los estudios sobre evolución. Con un solo libro, Dobzhansky pasó a liderar el evolucionismo en Estados Unidos, consiguiendo una plaza de profesor en la Universidad de Columbia, posición que mantuvo hasta su fallecimiento en 1975. Buena parte del éxito de la obra de Dobzhansky se debe a su formación rusa, pues era capaz de inspirarse en la tradición naturalista de ese país de un modo prácticamente desconocido para los estadounidenses nativos. Sabía, por ejemplo, que en estado salvaje se dan cantidades ingentes de variación y que pueden conseguirse transiciones graduales de una forma a otra. Sin embargo, el núcleo de su libro original era norteamericano: se trata en realidad de la *teoría del equilibrio cambiante* de Sewall Wright, a la que recurrió Dobzhansky como mecanismo central del cambio evolutivo.

Dobzhansky se rodeó de una serie de alumnos brillantes, especialistas dispuestos a llenar las lagunas de la imagen evolutiva que él había esbozado. Primero convenció a su colega inmi-

grante *Ernst Mayr* para que escribiera una obra sobre sistemática y ornitología desde la perspectiva de sus teorías. Luego, dos años después, el paleontólogo de mamíferos *George Simpson* aplicó esta concepción a la interpretación del registro fósil. Por último, a finales de los años cincuenta, persuadió a *G. L. Stebbins* para que escribiera la rama botánica de la teoría sintética. Hubo más: se fundó una sociedad, se inició la publicación de una revista (*Evolution*) y luego, la *National Science Foundation* empezó a conceder becas. Dobzhansky y sus colaboradores se pusieron a la cabeza de la fila y dieron todos los pasos tradicionales que conducían al éxito profesional, -incluyendo, según Ruse (1999), numerosas maquinaciones para conseguir simpatizantes y destruir a la competencia.

Ernst Mayr, zoólogo sistemático, estableció a través de su libro "*Systematics and the origin of species*" (Mayr 1942) una famosa definición de especie: se trata de grupos de poblaciones que se entrecruzan y tienen aislamiento reproductor. Mayr enfatizó el papel de la *especiación geográfica o alopátrica* y el hecho de que la evolución operara sobre poblaciones (Fig. 2.23), en contraste con Darwin que había sugerido a menudo que lo hacía sobre individuos y a través de la competencia. Argumentó inicialmente que la especiación tendría lugar en un plazo de miles de años y que sería más rápida en poblaciones pequeñas y aisladas. Como Dobzhansky, no asumió que el cambio evolutivo tuviera que ser adaptativo. Para Mayr, el origen de los grandes grupos no era más que una extrapolación de la especiación.

Para Mayr (1942), existen dos temas cruciales implicados en la definición de las especies, y por ello en la explicación de cómo evolucionan: la diversidad y la discontinuidad morfológicas. Bajo esta perspectiva, se esforzó en demostrar que la diferenciación fenotípica dentro de las especies subyace a las diferencias fenotípicas entre las especies como un continuum suave. El establecimiento de discontinuidades vendría a ser un proceso continuo, con grandes brechas entre especies, brechas más pequeñas entre subespecies, y brechas aún menores entre poblaciones. "Desde luego, si las poblaciones se encuentran distribuidas como un *continuum* completo, no existen discontinuidades". Pero al menor aislamiento aparecen las primeras discontinuidades diminutas (Mayr 1942). Dicho de otra manera, la diversi-

dad morfológica, además del aislamiento, produce discontinuidad.

George Gaylord Simpson (1902-1984) era paleontólogo y colega de Mayr en el Museo Americano de Historia Natural. Su libro "*Tempo and Mode in Evolution*" (Simpson 1944) intentó integrar los datos de la paleontología con la genética. La obra de Simpson, más comparable a la de Dobzhansky que a la de Mayr, insiste mucho en la velocidad de la evolución, estableciendo tres formas de evolución: *especiación, evolución filética* y *evolución cuántica* (Tabla 2.1). Simpson (1944) sostenía que la macroevolución ocurriría normalmente en pequeñas poblaciones que llegaban a estar preadaptadas y evolucionaban continua y rápidamente si las condiciones ecológicas divergían. La compartimentación de las poblaciones en grupos pequeños podría ser la situación genética más probable para producir nuevas formas.

7.3. Postulados de la teoría sintética

La "*teoría sintética moderna*" o "*Síntesis moderna*" de la evolución (abreviaremos como *Síntesis*) surge así en los años 40 gracias a la publicación más o menos simultánea de los libros de Dobzhansky, Mayr y Simpson. En breve, podemos decir que los tres autores acordaron aceptar dos conclusiones básicas: (1) la evolución gradual puede ser explicada en términos de pequeños cambios genéticos (mutaciones) y recombinación, y (2) la ordenación de esta variación genética por selección natural, y los fenómenos evolutivos observados, particularmente los procesos macroevolutivos y la especiación, pueden ser explicados de forma consistente con los mecanismos genéticos conocidos. Más en detalle, la *Síntesis*, propone hasta 9 postulados básicos:

Teoría sintética

1. La evolución es el cambio de frecuencias alélicas en el acervo genético de una población a lo largo de muchas generaciones.
2. El acervo genético de una especie está básicamente aislado del de las demás.
3. Cada individuo contiene sólo una fracción de los genes que constituyen todo el acervo genético de su especie.
4. Los alelos y combinaciones genéticas del individuo representan la contribución de dos parentales diferentes y pueden ser modifica-

dos por mutaciones génicas o cromosómicas.

5. Las mutaciones son la fuente de nuevos genes.
6. Los individuos favorecidos por selección natural contribuirán en mayor proporción de genes al acervo genético de la siguiente generación.
7. Los cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones son consecuencia de la selección natural, aún cuando la variación genética sea al azar.
8. Las barreras que restringen o eliminan el flujo génico entre subpoblaciones de una especie son esenciales para la divergencia genética y fenotípica de las mismas.
9. La especiación se completa cuando el flujo génico se interrumpe entre una población divergente y aquella de la cual divergió.

7.4. *Síntesis ss. J. Huxley*

Uno de los textos que más profusamente contribuyeron a la divulgación de la *Síntesis* fue el de *Julian Sorell Huxley* (1887-1975), nieto mayor de Thomas Henry Huxley. En *Evolution: the modern synthesis*, J. Huxley aparece como defensor a ultranza de Darwin y de la importancia de la selección natural. Lo cierto es que, a pesar de que la teoría sintética partía de Darwin, aquellos primeros tres libros apenas habían hecho mención a Darwin y a la teoría de la selección natural. Pero Julian Huxley, ávido lector, no sólo no la ignoró sino que fue una de las personas que puso a Darwin en su sitio.

La obra era la culminación de muchos años dedicados a redactar textos similares. Huxley no era tanto un investigador empírico como un científico con gran capacidad de comunicación. Sin embargo, dada la amplitud de sus intereses, sus numerosas relaciones y su gran experiencia como escritor profesional, ése era el papel que mejor podría desempeñar. De hecho, y tal vez precisamente porque Huxley ofrece una síntesis más que un informe en primera línea de investigación, su obra raramente transmite una convicción abrumadora de excelencia epistémica.

Hay más: Huxley parece haber sido tempranamente influenciado por la lectura de la obra del francés *Henri Bergson*, *La evolución creadora*. Convencido de que una fuerza vital, el *élan vital*, motiva e impulsa a los organismos, Bergson (1911) argumentaba que habría una

tendencia ascendente en la historia de la vida. Sabedor de que un *vitalismo* así nunca puede ser por sí mismo una fundamentación apropiada de una ciencia genuina, Huxley redujo el componente metafísico, pero siempre albergó la esperanza de poder conservar el mensaje vitalista de un progreso ascendente.

7.5. *Síntesis y evolución vegetal*

Tanto las obras que culminan en los postulados básicos de la teoría sintética como el libro de J. Huxley (1942) habían sido escritos desde una perspectiva zoológica. En 1950, Stebbins adaptó la teoría sintética al mundo vegetal. Stebbins (1959) insistió en que hay formas de evolución particular para las plantas, sobre todo en relación con los fenómenos de *hibridación* y *poliploidía*. Estos vendrían a incrementar el potencial de la *especiación simpátrica*, y reducir la importancia del aislamiento para la especiación entre las plantas. Stebbins (1971) concedió un valor notable a las glaciaciones y otros cambios climáticos recientes como agentes de distribución y evolución vegetal.

Más recientemente, Stebbins (1974) ha hecho explícita lo que se puede considerar una hipótesis de uniformismo genético, argumentando que los procesos de evolución (mutación, recombinación genética, selección natural, aislamiento reproductivo) han operado en el pasado de la misma forma que ahora, aunque los genotipos, fenotipos y las condiciones ambientales son variables y específicas en cada momento y en cada lugar. Así, la macroevolución puede ser considerada a la luz de la microevolución en poblaciones vegetales actuales. Otros argumentos de este punto de vista, son los de los libros de George Williams (1966, 1992), John Maynard Smith (1975), Richard Dawkins (1976, 1983, 1986, 1995) y Daniel Dennett (1995).

Stebbins (1974) se adhiere categóricamente al concepto de especie de Mayr (Fig. 2.23). Y es que en relación con éste, existen diferencias importantes entre los tres padres de la teoría sintética. De hecho, hasta la fecha, sigue sin existir un consenso claro sobre la "realidad" de las especies, como veremos más adelante.

7.6. *Jerarquías y reduccionismos en la teoría sintética*

Por la diversidad de componentes y dificultad en la comprensión de algunos procesos, las interpretaciones de los postulados de la

Síntesis han sido muy variopintas. En algunos casos, se ha tendido, prudentemente, a conceder cierto margen de incertidumbre, mientras que en otros se ha pretendido llevar el poder explicativo del modelo hasta extremos inimaginables, adoptando posturas hiperseleccionistas o hiperreductivas (“*ultradarwinismo*”).

Es indiscutible que la teoría sintética es un *corpus* de pensamiento que se enfrenta de forma unitaria a las complejidades de la evolución. Como hace cualquier buena teoría, intenta caracterizar el fenómeno en su totalidad y explicarlo en los términos más simples que parezcan apropiados y efectivos. Es cuestionable, en cualquier caso, si el precio de la simplificación no ha sido demasiado caro. Así, la teoría ha recibido también amplias críticas dirigidas a su carácter fuertemente reduccionista (Eldredge 1985, 1995, Gould 1998, Sampedro 2002), en parte como una reacción a formulaciones que explícitamente buscaban reducir la macroevolución a la microevolución.

Una de las primeras objeciones surgió a finales de los años sesenta desde la propia genética de poblaciones a través de los estudios del genético japonés *Motoo Kimura* (1983, 1991). Su teoría de la evolución molecular, conocida como “*neutralismo*”, postula que la mayoría de la variabilidad molecular observada no es detectada por la selección natural, o sea, no produce efectos en la capacidad de supervivencia y reproducción de los individuos. Partiendo de ese principio, Kimura desarrolló un modelo evolutivo que conduce a diversas predicciones sencillas que pueden contrastarse experimentalmente y, por consiguiente, constituye una hipótesis nula para la teoría de la selección natural. Para el neutralismo, el mecanismo dominante de las sustituciones génicas en las poblaciones es la *deriva genética* (la fijación al azar de los alelos de un locus en las poblaciones). La consecuencia sería que los polimorfismos moleculares observados serían transitorios, inestables. Algunos de los principios de Kimura han sido confirmados en las últimas décadas conforme hemos aumentado nuestra base de datos moleculares y sobre polimorfismos proteicos (Fontdevila & Moya 1999). En cualquier caso, hay que decir que la moderna genética de poblaciones ha incorporado el neutralismo como parte del paradigma propio.

La inclinación al reduccionismo es bastante general entre los neodarwinistas y se expresa en la *primacía con la que el gen se sitúa en la*

escala jerárquica de la teoría sintética. Los genes son, para el modelo sintético, las primeras entidades, entre las biológicas, que se aducen como participantes. Los genes aparecen como entidades atomísticas, particuladas, históricas, cuya historicidad nunca ha sido mejor apreciada que en la visión de Dawkins (1979) de los genes como potencialmente inmortales. La teoría sintética considera también que los organismos están dotados de existencia en el mundo real, cuya significación evolutiva cabalga sobre su manifestación física (fenotípica), un requisito para la interacción entre medio ambiente y genoma a través de la selección natural. Del mismo modo, las poblaciones (*demes*, colonias aisladas) pueden existir, pero son efímeras. Las especies son consideradas como algo existente menos efímero que los organismos y los *demes*, aunque en el momento en que llegamos a los puntos de vista hiperreductivos de Dawkins, las especies parecen haberse desvanecido casi por completo desde una consideración evolutiva. En la teoría sintética, en su conjunto, las especies son entidades más o menos concretas en cualquier momento; a lo largo del tiempo las especies adoptan las propiedades de clases, no siendo necesaria, formal ni temporalmente limitadas, y no teniendo ninguna significación espacial posterior.

La teoría sintética tiende a considerar los taxa monofiléticos como, en el mejor de los casos, correas de transmisión genealógicamente interconectadas de las especies. Además siempre ha tendido a tratar la macroevolución como un problema de transformación a gran escala de caracteres fenotípicos; de ahí que los taxa de rango más alto tengan una significación predominante, y casi completa, como titulares de colecciones de rasgos fenotípicos de magnitudes variantes de distribución. Este es, por tanto, el reparto de caracteres en el discurso de la teoría sintética: los genes, los organismos, las poblaciones, las especies y los taxa de rango más alto. Sólo los dos primeros son considerados inequívocamente como entidades históricas “concretas. De otros tipos de entidades ecológicas —comunidades, ecosistemas, etc, nada se afirma formal o explícitamente en la teoría sintética.

Una versión “dura” del proceso adaptativo viene de la denominada *hipótesis de la Reina Roja*, del paleontólogo *Leigh Van Valen*, de la Universidad de Chicago (Van Valen 1973), la cual propone que la competencia viene a ser la fuerza motriz de la evolución y el elemento dife-

RICHARD DAWKINS'S EVOLUTION

An irascible don becomes a surprising celebrity

By Ian Parker

From the Sept. 9 1996 issue of *The New Yorker* magazine.



RICHARD DAWKINS, arch-Darwinist, author of "The Selfish Gene", and Britain's village atheist, has a reputation for intellectual austerity and single-mindedness: he is a professor who will not stop professing. Because he knows the meaning of life (which is evolution by natural selection), and because others do not know it, or only half know it, or try willfully to mess with its simple, delicious truth, he promotes his subject in a way that--if you wanted to drive him crazy--you could call evangelical. Besides writing his beautifully pellucid and best-selling books on Darwinian themes, Dawkins, who is a zoologist by training, is forever finding other opportunities to speak on behalf of evolution and on behalf of science. Now in his mid-fifties, he has become a familiar floppy-haired figure on television and in the newspapers, where he energetically scraps with bishops and charlatans. He recently argued, for example, that astrologers should be jailed, and he has complained warmly about what he alleges are one novelist's slurs on his profession. ("Sir," he wrote to the Daily Telegraph, "Pay Weldon's incoherent, petulant and nihilistic rant is the sort of thing I remember scribbling as a disgruntled teenager.") Dawkins regards it as his duty not to let things pass, or rest, and as he makes his slightly awkward--but still dashing--progress through the British media he occasionally encounters charges of arrogance and aggressiveness. It is not universally agreed that he is science's ideal public-relations director.



LIFESTYLE

LondonLife

How do you wear your genes?

by Richard Dawkins

Scarcely a day goes by without the papers breaking the news of some dramatic new gene. It's always described as a gene "for" some very specific thing. A gene for religion, a gene for sodomy or a gene for skill in tying shoelaces.

I made those examples up, but everyone is familiar with the kind of thing I mean. I want to explain why it's easy to be misled by such language. I also want to explain what "gene for" really means. I have deliberately chosen examples that are psychological or behavioural, and heavily influenced by culture, (as opposed to, say, "gene for haemophilia", or "gene for colour blindness", whose effects are entirely physical).

You can easily translate "gene for religion" as "gene for developing the kind of brain that is predisposed to religion when exposed to a religious culture". "Gene for skill tying shoelaces" will show itself as such only in a culture where there are shoelaces to be tied.

In another culture the same gene - which would really be responsible for a more general manual dexterity - might show itself as, say, a "gene for skills in making traditional fishing nets" or a "gene for making efficient rabbit snares". I'll come back to the more controversial idea of "a gene for sodomy" later.



DNA what I mean?: Scientists are close to mapping the entire human genetic make-up

Figura 1.7. Web de Richard Dawkins, incluyendo algunos de sus controvertidos escritos.

renciador entre ganadores y perdedores. Cada jugador se esfuerza por sobrepasar a sus competidores desarrollando una conducta o una anatomía reforzada; sus competidores responden desarrollando contramedidas. El resultado viene a ser que las especies cambian con el tiempo, mejorando en algún sentido, pero muy pocas veces adelantando a sus competidores hasta el punto de aplastarlos. En cierto modo, daría igual cómo las especies se adapten a sus ambientes, porque permanecerán en la misma posición relativa respecto a las demás, ya que éstas también se están adaptando simultáneamente. Las probabilidades de extinción a lo largo del tiempo permanecerán más o menos constantes porque, en general, las especies no pueden mejorar su capacidad de supervivencia (Ridley 1993).

La denominación "Reina Roja" hace referencia a aquel personaje de Lewis Carrol que tenía que correr siempre para estar en el mismo sitio. Quien deja de correr se queda atrás y, en el terreno de la naturaleza, se extingue:

...la Reina seguía gritando: "más rápido, más rápido", pero Alicia sentía que no podía ir más rápido, aunque no le quedaba aliento para decirlo. Lo más curioso era que los árboles y las otras cosas que había en derredor nunca cambiaban de sitio: por muy rápidamente que corrieran, nunca parecían dejar nada atrás... "En nuestro país", dijo Alicia, todavía jadeante, "si se corre muy deprisa durante mucho tiempo como hemos hecho nosotras, se llegaría a alguna otra parte". "¡Vaya un país más lento!- dijo la Reina. "Aquí, como puedes ver, tienes que correr todo lo que puedas para mantenerte en el mismo sitio. Si quieres llegar a alguna otra parte debes correr al menos "el doble de rápido".

Es como si las eficacias biológicas cambiaran como la clásica carrera de armamentos: las especies del depredador y la presa tiene que correr (evolutivamente) para lograr la permanencia. Este efecto es pertinente en biología en el sentido de que sirve para recordarnos que la especie no llevan vidas aisladas, sino que están inextricablemente unidas unas a otras. Así, el éxito evolutivo de una especie puede ser tanto una función de lo que hacen otras especies como de lo que hace ella misma.

El portavoz principal de la causa seleccionista es *Richard Dawkins*, estudioso del comportamiento animal en la Universidad de Oxford y autor de una serie de libros espléndidamente escritos, entre ellos *El Relojero Ciego*, *El río del Edén*, *Escándalo en el Monte Improbable*. Sin embargo, y con justicia, se le conoce sobre todo por su primer libro, gracias al cual irrumpió en la escena nacional en 1976: "*El gen egoísta*" (1979, trad. esp.). La noción clave de este libro es la de estrategia evolutivamente estable, una aplicación de la *teoría de juegos* al comportamiento de los organismos introducida por el biólogo inglés *John Maynard Smith* (1987). *El Relojero Ciego* (Dawkins 1988) es también un himno al adaptacionismo. En él, Dawkins llega al extremo de defender que el darwinismo no sólo es la auténtica teoría de la evolución, sino también ¡la única posible!. Su planteamiento es el argumento tradicional: el hecho más significativo de la naturaleza orgánica es su complejidad adaptativa.

Brillante como divulgador, lo cierto es que la labor de Dawkins como biólogo evolutivo ha pasado prácticamente desapercibida entre sus colegas. Es también característico en sus escritos por una gran hostilidad hacia la religión, lo cual ha sugerido especulaciones sobre los propios valores del autor (Gould 1997, Ruse 1999) (Fig. 1.7). En realidad, sus escritos son tan extraordinariamente "coherentes" que uno podría pensar –maliciosamente– que pretende sustituir la religión por el darwinismo: "*el DNA ni sabe ni se preocupa. El DNA sólo es; y nosotros bailamos al son de su música*" (Dawkins 1979).

7.7. Progreso y valores culturales en los neodarwinistas

Para muchos, la teoría sintética es realmente una explicación de todos los modos de los fenómenos evolutivos, mediante una invocación de la simple mecánica del cambio genético entre organismos y dentro de poblaciones. Adornada con un halo de objetividad, la teoría sintética no está, sin embargo, exenta de valores culturales. Dobzhansky y Simpson fueron ardientes progresionistas, y Stebbins y Mayr han continuado siéndolo (Ruse 1999). En el pensamiento de este grupo, el progreso social es posible y positivo, y el mundo biológico lo refleja el ser en sí mismo progresionista: de lo simple a lo complejo, de controlado a controlador, de la mónada al hombre.

El concepto de progreso evolutivo ha planteado numerosos problemas a algunos neodarwinistas (Wilson 1975, Crick 1994, Dawkins 1998, Maynard-Smith & Szatmáry 2001). ¿Cómo puede una lucha competitiva estrictamente oportunista conducir al progreso? ¿Quién puede negar que hay una especie de avance desde los procariotas a los eucariotas, de los eucariotas unicelulares a las plantas y los animales, de los animales ectotermos a los endotermos,... desde tipos con un cerebro pequeño y una baja organización social hasta los que tienen un gran sistema nervioso central, un cuidado parental altamente desarrollado y la capacidad de transmitir información de generación en generación?

Lamarck consideraba todas las formas de vida dispuestas en una sólo columna en función de su pretendido *progreso* hacia la humanidad. Para muchos, incluso hoy día, el sinónimo de progreso es la complejidad estructural. Desde luego, debemos dejar claro que cualquier estudio detallado del progreso evolutivo muestra que sus características no son compatibles con lo que cabría esperar de un proceso guiado por causas finales. Los cambios progresivos en la historia de la vida no son ni predecibles ni dirigidos a un objetivo. Los progresos observados son azarosos y muy diversos. Siempre resulta incierto si las adaptaciones recién adquiridas serán de valor permanente. Las tendencias evolutivas rara vez son rectilíneas durante mucho tiempo y, cuando se da tal rectilineidad, es debida a limitaciones internas.

Para la teoría sintética, los fenómenos evolutivos y los aspectos del progreso que habían sido considerados por generaciones anteriores como pruebas irrefutables de la teleología, son completamente consistentes con la selección natural. Los fenómenos que se deben a una cadena de acontecimientos históricos no pueden ser adscritos a leyes simples, y por lo tanto, no pueden ser demostrados de la misma manera que lo son los fenómenos que estudian las ciencias físicas. Sin embargo, puede demostrarse que son consistentes con los hallazgos de la genética y con la teoría de la selección en la sofisticada forma que proponen los sintetistas.

Otros autores, declaradamente distantes de los supuestos de la *Síntesis*, recalcan una y otra vez su percepción de que la evolución no puede ser considerada sinónimo del progreso. Las poblaciones simplemente se adaptarían a

su contexto temporal y espacial. Hasta la época de Lamarck, los naturalistas se contentaban, para describir el mundo, con una escala de los seres en ascensión rectilínea y continua desde los estados imperfectos (inferiores) hacia los estadios más perfectos (superiores), con el hombre en la cumbre. La idea de progreso estaba en la base de esta visión del mundo vivo. Hoy sabemos que la historia de la vida se describe mejor por ramificaciones complejas. La idea de progreso podría estar basada en juicios de valor contagiados de antropocentrismo (Gould 1989): “el progreso no es intrínsecamente pernicioso como concepto biológico. Lo es en el contexto de las tradiciones culturales occidentales. Con raíces que se remontan al siglo XIX, con la revolución industrial y el expansionismo victoriano. Los temores de las décadas recientes a la autodestrucción militar o por contaminación, han amortiguado el optimismo victoriano. Pero el supuesto avance inexorable del descubrimiento científico y el crecimiento económico siguen alimentando la idea de que el progreso es un elemento deseable y natural de la historia. Una de las consecuencias históricas habría sido considerar que la evolución progresaría desde formas inferiores a superiores, conduciendo de forma ineludible a la emergencia del hombre como climax de cualquier modelo filogenético. Pero otra consecuencia —ésta más pernicioso, habría sido el racismo, que aparece profusamente en la bibliografía antropológica del cambio de siglo.”

8. Evolución y religión: un conflicto inacabado

A pesar de que la comunidad científica acepta el hecho evolutivo y existe hoy un consenso casi general respecto a la intervención de la selección natural -aunque dando a ésta mayor o menor relevancia-, las ideas creacionistas no han sido desterradas. No hay más que circular unos minutos por *Internet* para comprobar la proliferación de páginas web relacionadas con el tópico (Figs. 1.8, 1.9). Uno encuentra multitud de artículos en los que, bajo una apariencia científico-tecnológica, a veces siguiendo el estilo monográfico convencional, se suele acabar discutiendo sobre las “inexactitudes” de la teoría de la evolución. O noticias enfatizando la falta de comprobación experimental del hecho evolutivo, o cierto descubrimiento reciente que arroja dudas sobre la veracidad de la teoría de Darwin, etc. Como la evolución no es un hecho sencillo de comprender, estas páginas generan grandes dosis de confusión entre los colectivos sociales con menor bagaje cultural o bien entre

aquellos que sienten que la ciencia defrauda sus expectativas espirituales.

Y es que, a lo largo de la historia reciente, el *creacionismo* ha tenido su principal caldo de cultivo en episodios de crisis socio-política y entre colectivos sociales deprimidos, sectas religiosas o grupos con intereses propagandísticos o mediáticos. Durante el siglo XX, el fundamentalismo bíblico ha ganado considerable influencia política y pública en Estados Unidos. Así, durante los años veinte, los cuerpos legislativos de más de veinte estados debatieron proyectos de *leyes antievolucionistas*. Cuatro de ellos —Arkansas, Misissippi, Oklahoma y Tennessee, aprobaron leyes prohibiendo la enseñanza de la evolución en las escuelas públicas. Uno de los portavoces antievolucionistas más influyentes fue *William Jennings Bryan*, tres veces candidato presidencial al Partido Demócrata. En 1925, Jennings Bryan ejerció de defensor del pueblo en un famoso juicio contra *John T. Scopes*, un profesor de enseñanza media en Tennessee, quien admitió haber violado la ley estatal que prohibía la enseñanza de la evolución. En 1968, el Tribunal Supremo de Estados Unidos declaró anticonstitucionales las leyes que proscribieran la enseñanza de la evolución en escuelas públicas. Pero los fundamentalistas estadounidenses cambiaron de táctica introduciendo varios proyectos de ley ordenando a nivel de varios estados que la enseñanza de la “*ciencia de la creación*” recibiera la misma atención.

Lo que todavía hoy se conoce como “ciencia de la creación” todavía sostiene que todas las especies de organismos aparecieron repentinamente durante la Creación, que el mundo ha existido sólo unos miles de años, y que el diluvio universal fue un suceso real en el cual sólo una pareja de cada especie animal sobrevivió (Ayala 2001). Aquí hay un conflicto insalvable, porque aceptar la creación de la tierra en 6 días de forma milagrosa y hace menos de 10.000 años implica que toda la biología evolutiva moderna debe ser rechazada, así como la mayor parte de la antropología, astronomía, geología y genética molecular. Además, los milagros no pueden ser investigados científicamente. No hay modo de investigar la realidad de eventos sobrenaturales usando los métodos que conocemos.

Conviene señalar que la teoría general de la evolución está formada por un conjunto de teorías que explican los diversos aspectos del

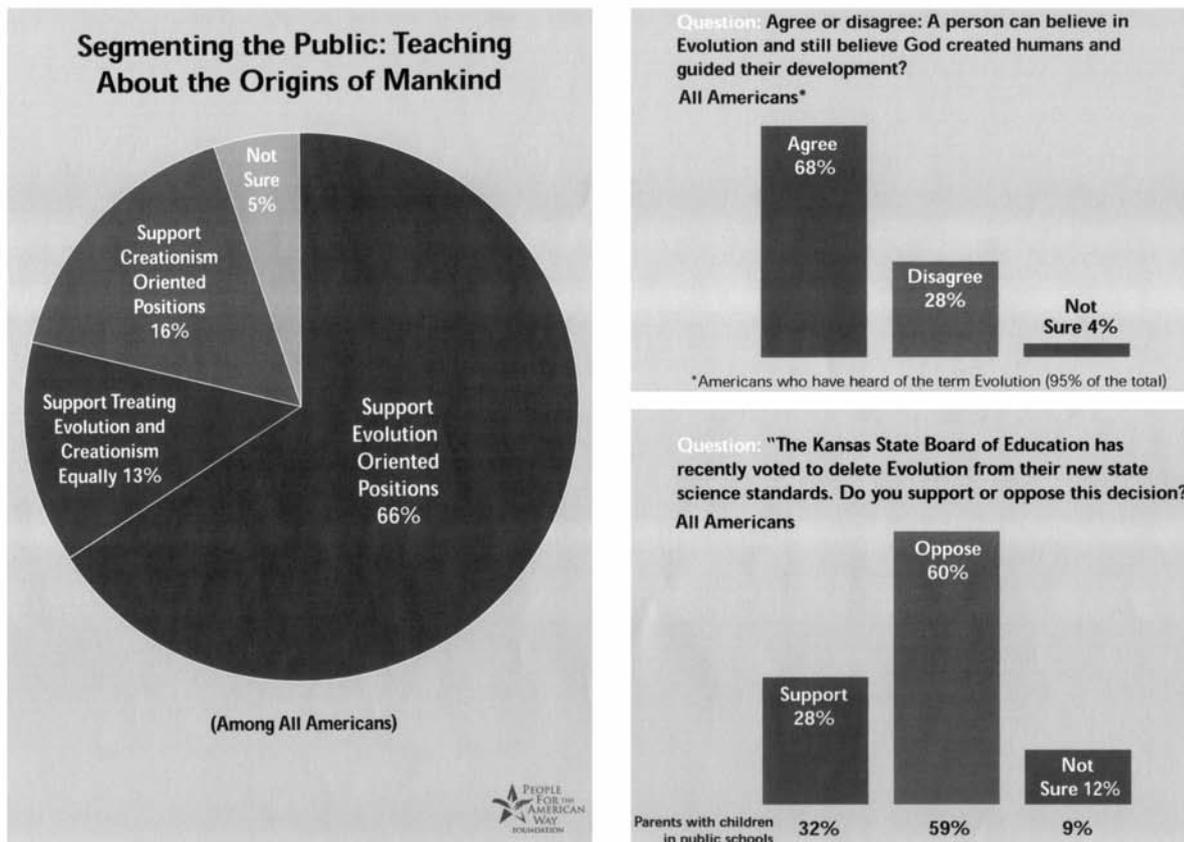


Figura 1.8. El debate creacionismo vs. evolución continúa, especialmente en Estados Unidos.

fenómeno y que pueden ser refutadas en cada nivel de análisis. No se puede decir lo mismo del creacionismo, que postula la creación independiente de las especies por Dios. En este caso, estamos ante una teoría metafísica, de una concepción filosófica y religiosa que, de forma dogmática, rechaza todo test, toda comprobación y desprecia los datos científicos que podrían refutarla.

Existen, no obstante, explicaciones religiosas que se consideran más "liberales", al ver el Génesis como algo más simbólico que literal. La evolución vendría a ser aquí el medio por el que Dios habría modulado el proceso creativo. De este modo, ciencia y religión serían complementarias. No debería haber problema en aceptar la descendencia "simiesca" del hombre, siempre que se tenga en cuenta la existencia del "alma" como elemento distintivo. En muchos textos cristianos y judíos se contempla esta perspectiva y no es infrecuente encontrar que en realidad, los seis días de creación son más bien "seis fases" de duración temporal indeterminada (Milner 1995).

Uno de los pilares del evolucionismo de raíz clerical es la obra del jesuita Pierre Teilhard de Chardin (1881-1955). Según éste, la evolución

procedería a través de sucesivos estados en los cuales se incrementaría la complejidad y la "consciencia" hasta llegar a la conformación de la "noosfera" o capa del pensamiento consciente o mente. La obra "*El fenómeno humano*" de Teilhard ha sido extraordinariamente controvertida; hay que reconocerle un gran poder de influencia y, por qué no, de provocación entre algunos colectivos de científicos. Es famosa la crítica del Premio Nobel, Peter Medawar (1961): "He leído y estudiado "El Fenómeno Humano" con verdadero malestar, hasta con desesperación. En vez de retorcernos las manos por la Condición Humana, deberíamos centrarnos en esas partes suyas que son de arriba abajo remediabes, en especial la credulidad que hace posible que haya quienes se traguen semejante fardo de truquillos. Si fuera una credulidad inocente, pasiva, sería excusable; pero salta demasiado a la vista que se trata de una disposición activa a dejarse engañar".

Otras alternativas más esotéricas incluyen la posición taoísta, hinduista-budista, teosófica y antroposófica (Wagensberg 1998), las cuales, en cierto modo, tienen en común la implicación de elementos ajenos al mundo físico que controlan el proceso evolutivo, especialmente en los niveles cercanos al hombre. Existe, en cualquier caso, un componente intuitivo difícil de



No. 130
*"And saying, Sirs, why do ye these things?
 We . . . preach unto you that ye should
 turn from these vanities unto the living
 God, which made heaven, and earth, and
 the sea, and all things that are therein"*
(Acts 14:15).

October 1999

Creation Evangelism

What Happened to Land Plants During the Flood?

by John D. Morris, Ph.D.

The Bible explicitly teaches that the great Flood covered the entire globe. Its primary purpose was to judge the sinful civilization of Noah's day (Genesis 6:7), but this judgment extended to the animals and even the earth (7:22,19). The pre-Flood vegetation is not specifically mentioned, but no doubt the waters devastated all land plants, trees, crops, forests, and swamps. What happened to their remains?

Obviously some plants were buried in Flood sediments and were fossilized. Petrified trees are found in certain layers of Flood-deposited sedimentary rocks worldwide. Often one finds fossilized twigs or leaves or fern impressions, but these are fairly rare. Evidently the majority of plants didn't get fossilized. Where are the rest?

Coal deposits have long been identified as the altered remains of vegetation. The volume of coal and its discovery even in polar regions give us a picture of lush vegetation in a pre-Flood world quite different from our own. There is evidence that the trees typically fossilized in Carboniferous coal seams may have even grown as near-shore floating "islands" with extensive shallow root systems, which became floating mats of vegetation during the Flood. Once buried, they would metamorphose into coal.

Some mats must have been unthinkably large, far larger than any modern peat swamp, for the coals they left behind in some cases cover entire states.

The concept of floating log mats has become a powerful one in Flood

geology. Some geologic strata are identified by the presence of wood fragments, giving the impression that the mat was floating in shallow water with its underside abrading on the surface below.

There are also many rock layers which seem to have required rather calm waters for deposition. A floating mat would have had a damping effect on even turbulent Flood waters, calming them at least locally for periods of time allowing deposition of these sediments. The mats may have been a temporary haven during the cataclysmic storm for various animals, helping them survive for weeks or even months, before finally being overwhelmed. Floating vegetation would also have been the place insects could have survived, particularly in their egg and larva stages, ensuring that they would be distributed worldwide to facilitate regrowth and pollination of plants from seeds, spores, and spores once the Flood was over.

The Bible only mentions one such case of regrowth, that of the olive branch returned to Noah in the Ark by the dove. Olive trees are quite hardy, and the concept of a floating olive tree sprig, grounded by the receding waters, and sprouting in a short period of time is quite reasonable.

And such is the case for all the details of the Flood account. Its global magnitude may astound us, but taken as a whole and at face value, the difficulties always resolve themselves as we study and believe. 🙏



SINGLE COPIES 10¢
 ORDER FROM: INSTITUTE FOR CREATION RESEARCH © 1999 ALL RIGHTS RESERVED
 P.O. BOX 2667, EL CAJON, CA 92021

d

Figura 1.9. Recorte de una de las muchas páginas creacionistas en Internet: *el Diluvio reconsiderado como fenómeno fosilífero*, en este caso de restos vegetales.

contrastar desde una perspectiva científica actual.

Muchas personas tienen problemas en aceptar la evolución como fenómeno real, debido a que han sido educadas en torno a la idea de que la evolución va en contra de la religión o de la moral. Hay que decir, sin embargo, que la evolución no tendría por qué entrar en conflicto con las creencias religiosas. La biología evolutiva es una disciplina científica y, como tal, no está conectada con la ética o la moralidad. Es un hecho que hay evolucionistas que mantienen creencias y costumbres religiosas en su vida privada. Tampoco podemos olvidar que muchos palentólogos en siglos pasados fueron miembros del clero y, de hecho, en numerosas iglesias y monasterios europeos todavía existen pequeñas salas con fósiles.

Un comentario final: nos puede irritar que los partidarios de una lectura literal de la Biblia intenten impedir la enseñanza de la evolución, pero no nos debería pillar por sorpresa (Figs. 1.8, 1.9). Y es que el problema crucial viene de dentro. La ciencia evolutiva, como otras ramas del saber, están siendo atacadas ahora por gente que ocupa una posición equivalente a los científicos: humanistas, políticos, muchos científicos sociales y hasta algún que otro profesional de la ciencia (no digo científico). Celosos de la ciencia y su éxito, estos críticos aprovechan ahora la oportunidad de atacar la investigación empírica de la naturaleza y arrastrarla por un fango que ellos mismos han creado. Quizá todo sea debido a que la evolución nunca ha dejado de ser vehículo portador de valores sociales.

Como biólogos, sin embargo, no necesitamos deleitarnos en el debate socio-antropológico o teológico. Sólo como consecuencia de la variación genética producida por azar y de la selección natural determinada por el ambiente, la evolución viene a ser un fenómeno curioso por sí solo: *la consecuencia dinámica de lo que es genéticamente posible, lo que biológicamente funciona y lo que ecológicamente sucede.*

.....
Reproducción parcial del ensayo: Gould, S.J. 1996. Tres facetas de la evolución. En: Brockman, J. & Matson, K. (eds.), Así son las cosas. Debate, Madrid, pp.97-102.

1. Lo que la evolución no es

De todos los conceptos fundamentales de las ciencias de la vida, el de evolución es a la vez el más importante y el que más se suele malinterpretar. Dado que a

veces resulta más fácil entender un tema si se explica lo que no es y lo que no puede hacer, vamos a comenzar con unos cuantos desmentidos, aplicando a la ciencia lo que G.K. Chesterton consideraba tan importante para las humanidades: *“El arte es limitación; la esencia de todo cuadro es el marco”*.

En primer lugar, ni la evolución ni ninguna ciencia pueden acceder al tema de los primeros orígenes ni al de los principios éticos. (El propósito de la ciencia es procurar descubrir y explicar los fenómenos y pautas del mundo empírico, dando por supuesto que las leyes naturales son uniformes en el espacio y en el tiempo. Esta restricción sitúa un mundo infinito y fascinante en el “cuadro”; en general, los temas que quedan relegados al “marco” carecen de respuesta). Así pues, la evolución no es el estudio del origen primordial de la vida en el Universo, ni del significado de la vida entre los objetos de la naturaleza; estas cuestiones son filosóficas (o teológicas) y quedan fuera del alcance de la ciencia. (Además, sospecho que carecen de respuestas de validez universal, pero éste es otro tema, que debe dejarse para otra ocasión). Esta puntualización es importante, porque los fanáticos fundamentalistas, disfrazados de creacionistas científicos, alegan que la creación se debe equiparar con la evolución, dedicándoseles el mismo tiempo en los colegios porque las dos son igualmente religiosas, puesto que se ocupan de incógnitas trascendentales. Pero lo cierto es que la evolución no se ocupa de esa clase de temas, y por lo tanto sigue siendo plenamente científica.

En segundo lugar, la evolución ha tenido que cargar con toda una serie de conceptos e interpretaciones que reflejan otros tantos prejuicios sociales y fantasías psicológicas muy arraigados en Occidente, pero que no se ajustan a los hechos de la naturaleza. Seguramente, dicho “lastre” era inevitable en una disciplina que toca tan de cerca temas que afectan profundamente a los seres humanos, pero esta pesada sobrecarga social nos ha impedido llevar a pleno término la revolución de Darwin. El más pernicioso y entorpecedor de estos prejuicios, es el concepto de progreso: la idea de que la evolución obedece a una fuerza impulsora, o que manifiesta una irresistible tendencia hacia una mayor complejidad, un mejor diseño biomecánico, un cerebro más grande o cualquier otra definición de progreso, propia de mentes estrechas y centrada en el eterno deseo humano de situarnos por encima del resto de la naturaleza y, de ese modo, ejercer nuestro derecho natural a dominar y explotar el planeta.

La evolución, según la formulación de Darwin, es la adaptación a los cambios en el entorno local, no un progreso universal. Una estirpe de elefantes que evoluciona mientras los hielos avanzan, desarrollando una capa de pelo cada vez más gruesa hasta transformarse en mamuts lanudos, no constituye un modelo superior de elefante en ningún sentido general, sino simplemente un elefante mejor adaptado a las condiciones locales, cada vez más frías. Por cada especie que se vuelve más compleja en su proceso de adaptación a su ambiente, hay una o más especies de parásitos que viven dentro de su cuerpo y que, por lo general, presentan una anatomía muy simplificada en comparación con la de sus antepasados de vida libre. Y, sin embargo, estos parásitos están tan bien adaptados al ambien-

te interno de su huésped como el huésped a las exigencias de su ambiente externo.

2. Lo que la evolución sí es

En su formulación minimalista y esquemática, la evolución es una idea muy simple con una enorme gama de implicaciones. El concepto básico incluye dos ideas relacionadas que se han convertido en la base de dos de las disciplinas fundamentales de la historia natural: la taxonomía (la ordenación de las relaciones de parentesco entre los organismos) y la paleontología (la historia de la vida). La evolución significa: (1) que todos los organismos están emparentados, ligados por lazos genealógicos que se remontan hasta antepasados comunes, siguiendo las ramas del árbol de la vida; y (2) que a lo largo del tiempo, las estirpes alteran su forma y su diversidad, por un proceso natural de cambio: la “descendencia con modificación”, según la expresión de Darwin. Esta idea, simple a la par que profunda, da respuesta inmediatamente a la gran cuestión biológica de todos los tiempos: en qué se basa el sistema natural de las relaciones entre los organismos (los gatos están más próximos a los perros que a los lagartos; todos los vertebrados se parecen más entre sí que cualquiera de ellos a un insecto...un hecho que siempre ha llamado la atención, y que se ha considerado maravilloso y misterioso a la vez, desde mucho antes de que la evolución explicara la razón). Las explicaciones anteriores no resultaban satisfactorias porque eran, bien improbables (la mano creadora de Dios dando forma a cada especie, una hipótesis en la que las relaciones taxonómicas representarían el orden de los pensamientos divinos), bien absurdas e incomprensibles (la clasificación de la materia orgánica considerando las especies como lugares naturales, como los elementos químicos en la tabla periódica). La explicación evolutiva del sistema natural es asombrosamente simple: la relación es genealógica; los seres humanos se parecen a los monos porque tenemos un antepasado común bastante reciente. El orden taxonómico es un registro de la historia.

Pero el hecho básico de la genealogía y el cambio - la descendencia con modificación- no basta para conferir a la evolución la categoría de ciencia. La ciencia tiene dos misiones: (1) descubrir y registrar el estado fáctico del mundo empírico; y (2) diseñar y poner a prueba explicaciones de por qué el mundo funciona como funciona. La genealogía y el cambio sólo representan la solución al primer objetivo: una descripción del hecho de la evolución. Pero también queremos conocer el segundo objetivo, los mecanismos del cambio evolutivo, la explicación de las causas de la descendencia con modificación. Darwin propuso el mecanismo de cambio más famoso y mejor documentado, un principio al que llamó “selección natural”.

La realidad de la evolución está tan bien documentada como cualquier otro hecho comprobado por la ciencia; es algo tan seguro como nuestra convicción de que la Tierra gira alrededor del Sol, y no al revés. Pero el mecanismo de la evolución sigue siendo objeto de apasionantes controversias. La ciencia siempre resulta más estimulante y fructífera cuando se enfrasca en debates fundamentales acerca de las causas de hechos bien documentados. La selección natural de Darwin ha sido confirmada por estudios exhaustivos y

elegantes, y ha demostrado ser un mecanismo muy potente, sobre todo para la evolución de adaptaciones de los organismos a su ambiente local, lo que Darwin llamaba esa “perfección de estructura y coadaptación que provoca una admiración muy justificada”. Pero la historia de la vida a gran escala incluye otros fenómenos en los que podrían haber influido también otras causas (los efectos potenciales del azar, por ejemplo, en otro determinante fundamental de los patrones de la vida: qué grupos sobreviven y cuáles desaparecen en episodios de extinción catastrófica).

3. Y a nosotros, ¿qué nos importa?

La respuesta más directa y contundente a esta pregunta se encuentra en la mente humana, y por motivos que yo no pretendo explicar. Siempre nos han fascinado los lazos físicos de parentesco y ascendencia; nos parece que rastreando nuestros orígenes genealógicos podremos conocernos mejor y saber quiénes somos en algún sentido fundamental. Rebuscamos en los cementerios y en los registros parroquiales; escudriñamos las biblias familiares y preguntamos a nuestros parientes más ancianos, todo para llenar los vacíos de nuestro árbol genealógico. El estudio de la evolución es el mismo fenómeno, pero a una escala mucho más global, con raíces mucho más largas. La evolución es el árbol genealógico de nuestras razas, especies y grupos zoológicos, y no solo de nuestro insignificante apellido. En la medida en que la ciencia puede abordar este tipo de cuestiones, la evolución responde a las perturbadoras y fascinantes preguntas del tipo de ¿quiénes somos?, ¿cuál es la historia de nuestra interdependencia con el mundo natural?, ¿por qué estamos aquí? Aparte de esto, creo que quien mejor expresó la importancia de la evolución en el pensamiento humano fue Sigmund Freud cuando declaró, con aguda y reveladora ironía, que todas las grandes revoluciones científicas tienen una cosa en común: todas atacan la arrogancia humana, derribándola de un pedestal tras otro de convicciones anteriores acerca de nuestra posición central y preponderante en el Universo. Freud mencionaba tres de estas revoluciones: la copernicana, que nos desplazó desde el centro del escenario en un Universo pequeño a un diminuto peñasco periférico en un Universo de vastedad inconcebible; la darwiniana, que nos relegó a descendientes del mundo animal; y (en una de las declaraciones menos modestas de la historia intelectual) la suya propia, que descubrió el subconsciente y demostró el carácter irracional de la mente humana. ¿Qué podría resultar más humillante, y por lo tanto más liberador, que pasar de considerarnos “sólo un poco por debajo de los ángeles” dominadores legítimos de la naturaleza, creados a imagen y semejanza de Dios para someter y moldear la Tierra... a saber que sólo somos productos naturales de un proceso universal de descendencia con modificación (y, por lo tanto, emparentados con todas las demás criaturas) y que, para colmo somos sólo una pequeña ramita, recién brotada y destinada a desaparecer, del frondoso árbol de la vida, y no la cumbre predestinada de una escala ascendente de progreso? Es algo que destroza la certidumbre complaciente y al mismo tiempo aviva los fuegos del intelecto.

2

ELEMENTOS CONCEPTUALES EN LA SÍNTESIS MODERNA

1. Introducción

La teoría sintética (Huxley 1942) conforma un contexto experimental que un buen número de investigadores encuentran satisfactorio en el protocolo de comprobación y refutación de hipótesis (Briggs & Walters 1997, Jones 2001). En este capítulo, consideraremos los componentes esenciales de dicho protocolo.

Resulta curiosa esta larga prevalencia, porque lo que ocurrió en el período en que se produjo la *Síntesis*, de 1937 a 1950, no fue precisamente una revolución científica; si no más bien fue la unificación de un campo que hasta entonces había estado muy disgregado. La *Síntesis* es importante en el sentido de haber mostrado cómo puede producirse una unificación de esta índole: no tanto gracias a nuevos conceptos como por un proceso de limpieza, de

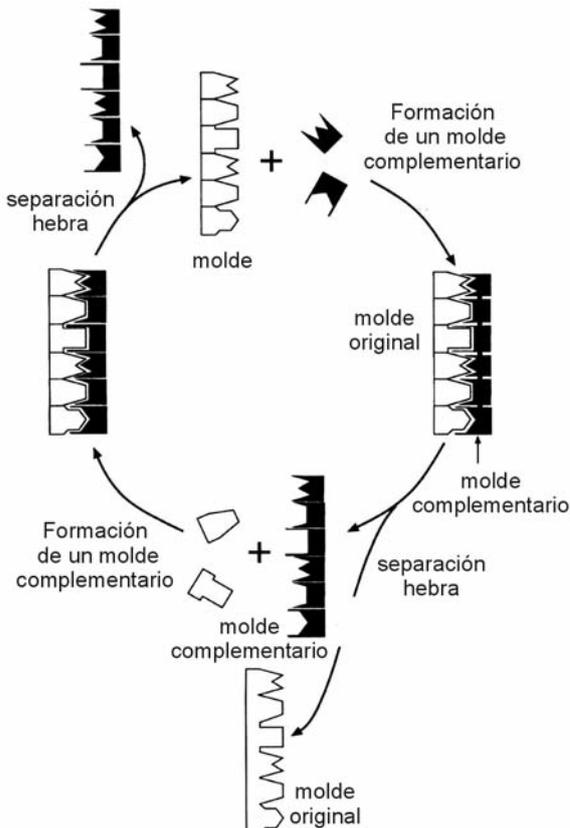


Figura 2.1. Esquema de la replicación del DNA por formación de cadenas complementarias

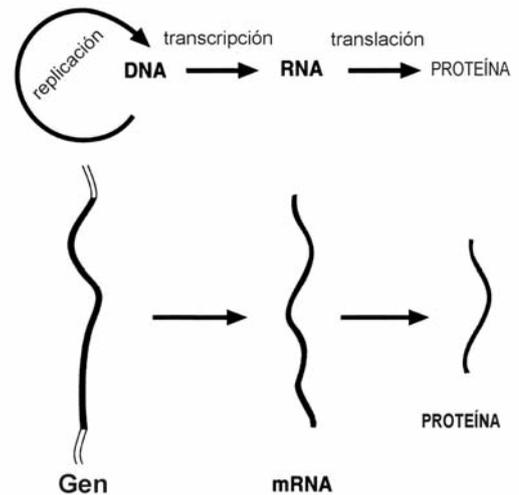


Figura 2.2. Esquema de la transferencia de información en la célula

rechazo definitivo de teorías dispersas que habían sido responsables del desacuerdo existente hasta entonces.

Entre los logros constructivos de la *Síntesis* estuvo la consecución de un lenguaje común entre los campos implicados y la clarificación de muchos aspectos de la evolución y de los conceptos subyacentes (Ayala 1978). Otros logros fueron desarrollar una visión unificada del cambio genético, la incorporación de la dimensión geográfica y la introducción del pensamiento poblacional en la genética (Wilson 1999). Pero,

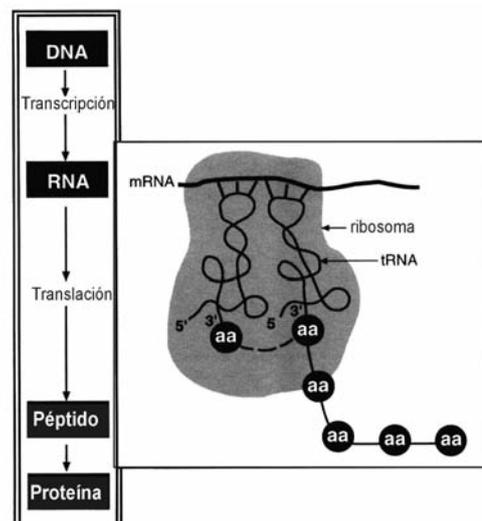


Figura 2.3. Principales componentes de la traducción

Segunda letra del codón

		U	C	A	G
Primera letra del codón	U	UUU Phe UUC Phe UUA Leu UUG Leu	UCU Ser UCC Ser UCA Ser UCG Ser	UAU Tyr UAC Tyr UAA Stop UAG Stop	UGU Cys UGC Cys UGA Stop UGG Trp
	C	CUU Leu CUC Leu CUA Leu CUG Leu	CCU Pro CCC Pro CCA Pro CCG Pro	CAU His CAC His CAA Gln CAG Gln	CGU Arg CGC Arg CGA Arg CGG Arg
	A	AUU Ile AUC Ile AUA Ile AUG Met	ACU Thr ACC Thr ACA Thr ACG Thr	AAU Asn AAC Asn AAA Lys AAG Lys	AGU Ser AGC Ser AGA Arg AGG Arg
	G	GUU Val GUC Val GUA Val GUG Val	GCU Ala GCC Ala GCA Ala GCG Ala	GAU Asp GAC Asp GAA Glu GAG Glu	GGU Gly GGC Gly GGA Gly GGG Gly

Figura 2.4. Código genético. Los codones están escritos en dirección 5'-3'. La primera y segunda bases de cada codón juegan un papel primordial en la especificación del aminoácido. El codón de iniciación AUG se ha señalado con margen más grueso

por encima de todo, *la síntesis supuso el triunfo de la selección natural.*

En la implantación de la *Síntesis* como sistema experimental, el descubrimiento de la estructura del DNA (Watson & Crick 1953) fue un hecho crucial al permitir la comprensión de las bases moleculares de la herencia (Figs. 2.1-2.4) y una amplia diversidad de instrumentos nuevos para los biólogos evolutivos, incluyendo aquellos que permiten trazar filogenias basadas en secuencias moleculares y morfológicas, aquellos que permiten comprender las mutaciones y sus frecuencias, aquellos que discriminan marcadores útiles para estudios de selección (tanto al nivel de poblaciones como de comunidades) y, finalmente, cierta comprensión de los controles moleculares del desarrollo embrionario.

2. Variación

Si examinamos cuidadosamente un grupo de plantas de cualquier especie, observaremos en seguida que todos los individuos no son iguales. Existe un componente de variación que podrá ser adscrito al estado de desarrollo (Fig. 2.5), en otros casos parecerá clara la influencia de factores ambientales (Fig. 2.6); finalmente, habrá ciertos rasgos que varíen siguiendo una pauta intrínseca o más difícil de definir. Para anular el componente ontogenético de la variación al estudiar individuos distintos, hay que examinar estados de desarrollo equivalentes y órganos comparables. Por ejemplo, cuando se

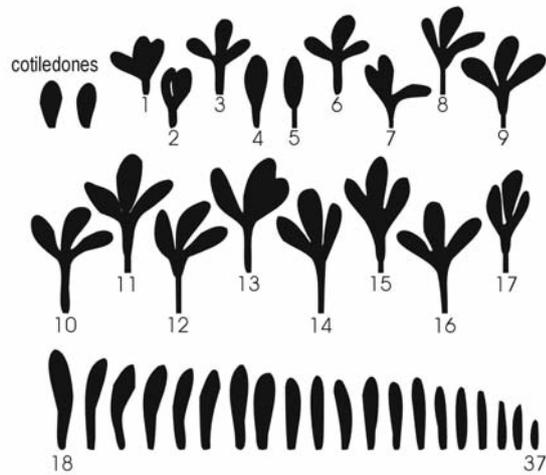


Figura 2.5. Variación debida al desarrollo. Tipos foliares juveniles (dos filas superiores) y adultos (fila inferior) en *Ulex europaeus*. Los estados inmaduros sugieren relaciones evolutivas con otras fabáceas, la mayoría de las cuales tienen la hoja compuesta. Briggs & Walters (1997)

cultiva *Euglena gracilis*, pueden observarse notables modificaciones según el cultivo se haga a la luz o en oscuridad (Bell 1992).

También la diferenciación de sexos puede darse por modificación, sobre todo en organismos genotípicamente hermafroditas. Como los factores que producen modificaciones no actúan jamás exactamente con la misma intensidad sobre un gran número de plantas u órganos iguales, no es extraño que incluso plantas con patrimonio hereditario absolutamente idéntico muestren cierta variabilidad bajo condiciones aparentemente constantes. Sin embargo, la componente más importante de la variación entre individuos y poblaciones diferentes es la genética, o *fijada hereditariamente*. Esto se pone de manifiesto cuando se elimina la influencia de las diferencias ambientales, ya sea comparando individuos que crecen juntos en la misma residencia ecológica, ya cultivando las plantas en condiciones tan homogéneas

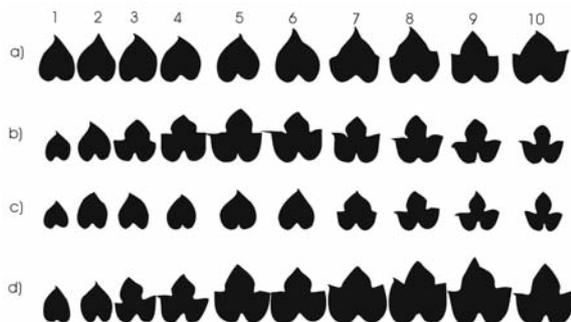


Figura 2.6. Variación debida a factores ambientales. Resultados de los experimentos de Njoku (1956) sobre *Ipomoea purpurea*. La primera fila corresponde a plantas mantenidas a la sombra, la segunda con altas intensidades de luz, la tercera a plantas transferidas de la sombra al sol y la cuarta a plantas transferidas del sol a la sombra

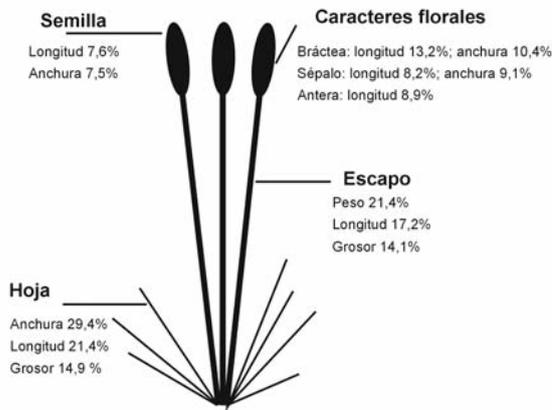


Figura 2.7. Coeficientes de variación en *Plantago maritima*. Obsérvese que las partes reproductoras muestran menos variación que las vegetativas. Briggs & Walters (1997)

como sea posible en campos experimentales y siguiendo la descendencia a lo largo de varias generaciones.

Una de las funciones matemáticas más utilizadas para medir la variación ha sido el denominado “coeficiente de variación”, el cual es simplemente la relación porcentual entre la desviación típica y la media aritmética de los valores asignados a un carácter (Fig. 2.7). La interacción entre los factores hereditarios (*genotipo*) con las influencias internas y externas de un individuo y el desarrollo posterior de su aspecto externo (*fenotipo*) es un proceso complejo y, en la mayor parte de los casos, ambos aspectos se separan con dificultad. Por ello, en la mayoría de las situaciones, las distribuciones de frecuencia de la variabilidad de un carácter son bastante complejas (muy a menudo multimodales) y el coeficiente de variación puede no ser la fórmula adecuada para describir la variación de un carácter o de un grupo de caracteres. A menudo, se observa también cierto grado de correlación matemática entre la variación de diferentes caracteres. En otras ocasiones, hay una pauta gradual de cambio a lo largo de un gradiente ecológico (*ecoclina*) o geográfico (*topoclina*), fenómeno que recibe el nombre de *variación clinal*.

Las bases del estudio moderno de la variación genética en poblaciones fueron establecidas sobre todo gracias a los trabajos de *Richard C. Lewontin*, para muchos el discípulo más destacado de *Dobzhansky*. Utilizando las ideas de la biología molecular, Lewontin fue el primero en concebir un método para ir directos a la estructura del gen y así determinar cuanta variación hay en las poblaciones de organismos en condiciones naturales (Lewontin 1974,

1983). La técnica, denominada *electroforesis en gel*, se vale de las diferentes cargas electrostáticas en los polipéptidos y permite monitorizar similitudes y diferencias entre individuos de la misma o distinta especie.

En las poblaciones naturales, existe una variación genética considerable. Para el 45% de los *loci* de plantas hay más de un alelo en el acervo genético. Además, en una planta determinada, la situación esperable es la heterocigosis en el 15% de sus *loci* aproximadamente (Niklas 1997).

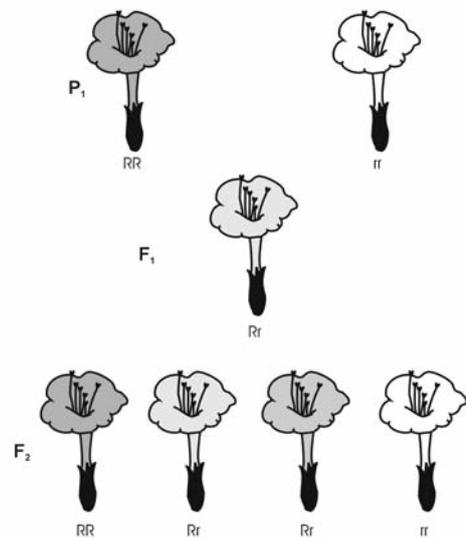


Figura 2.8. Herencia diplogenotípica del color de la flor en *Mirabilis jalapa*. Cruzamiento unifactorial de plantas parentales (P1) con flores blancas (rr) y rojas (RR). Los heterocigotos presentan coloración intermedia rosada (Rr). Niklas (1997)

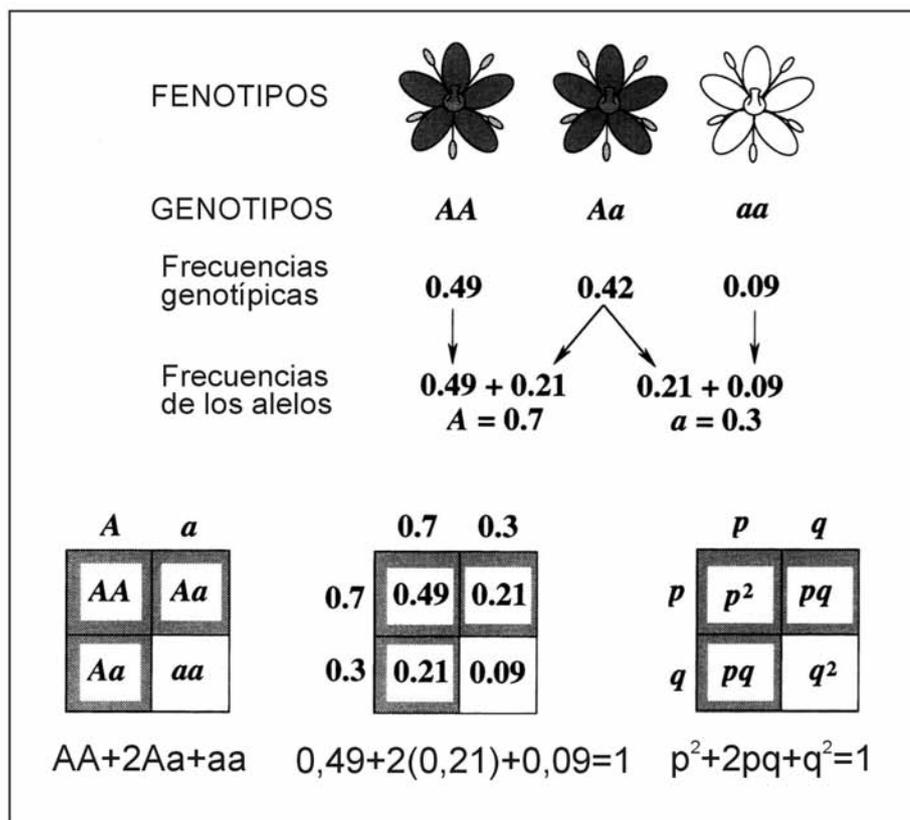
La variabilidad molecular se manifiesta, fundamentalmente, en el *polimorfismo proteico* y se detecta mediante la interpretación de patrones de electromorfos (formas proteicas) en geles electroforéticos. Otros procedimientos incluyen la electroforesis en doble dimensión, la electroforesis secuencial o el electroenfoco. Sin embargo, cuando se quiere estudiar a fondo el polimorfismo genético se recurre a la detección directa del polimorfismo del DNA, la cual se realiza merced a una amplia gama de procedimientos. Uno de los más utilizados ha sido la polimerización en cadena de la polimerasa (*PCR*) que consiste en la amplificación de fragmentos de DNA definidos mediante secuencias flanqueantes que actúan de cebadores. La amplificación utiliza aparatos programables denominados termocicladores.

Otro procedimiento ha sido el análisis de polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (*RFLP*), que se realiza cortando el

DNA con una o más restrictasas, separando los fragmentos resultantes mediante electroforesis y visualizando los fragmentos, a veces con rayos X. Recientemente, la técnica del PCR se ha usado para detectar secuencias amplificadas al azar (*RAPDs: random amplified polymorphic DNA*). Los RAPDs se generan amplificando el DNA genómico total mediante cebadores de oligonucleótidos de unas diez bases que se unen al azar en el DNA (Fontdevila & Moya 1999).

3. Equilibrio de Hardy-Weinberg

La teoría sintética nos muestra que las diferencias en el éxito reproductor pueden alterar la composición genética de una población de plantas bajo un régimen de reproducción sexual. La aritmética de este fenómeno nos permite así dar solidez al concepto de *aptitud o eficacia (fitness)*, considerada como cualquier medida de la contribución relativa de un indivi-



Ecuación del equilibrio de Hardy-Weinberg

REQUISITOS PARA QUE SE CUMPLA

- Existencia de reproducción sexual
- Población suficientemente grande
- Ausencia de flujo génico
- Emparejamiento aleatorio
- Ausencia de mutación
- Ausencia de selección



HIPÓTESIS NULA
SI SE CUMPLE.....LA POBLACIÓN NO ESTÁ EN EVOLUCIÓN

Figura 2.9. Ecuación del equilibrio de Hardy-Weinberg, mostrando cómo el acervo genético de una población que no está en evolución, permanece constante a lo largo de sucesivas generaciones. La ilustración hace referencia a una población de angiospermas en la que el color de la flor está dictado por un gen con dos alelos (A y a). Hay tres genotipos posibles (AA, Aa, aa), dos producen flores rojas (AA, Aa) y uno flores blancas (aa). Niklas (1997)

duo al conjunto génico de la siguiente generación.

Supongamos que el éxito reproductor está determinado por el color de la flor y que éste aparece gobernado por un solo gen con dos alelos: uno dominante, A , que determina el color rojo y uno recesivo, a , que produce flores blancas (Fig. 2.8). En estas circunstancias, hay solo tres genotipos diferentes: AA (rojas), Aa (rojas) y aa (blancas). En ausencia de selección para el color de la flor, las frecuencias de los tres genotipos en la población no cambiarán desde una generación a la siguiente. Esto significa que el éxito reproductor de los individuos que tienen flores blancas será el mismo que el de aquellos que tienen flores rojas, y por tanto, las frecuencias de A y a no cambiarán a lo largo de las sucesivas generaciones.

Imaginemos ahora que una población consiste en 700 individuos. Según lo anterior, 343 corresponden al genotipo AA , 294 al genotipo Aa y 63 al genotipo aa . Las frecuencias de los genotipos serán 0.49 para AA , 0.42 para Aa y 0.09 para aa . Como cada individuo es diploide, habría 1400 genes para el color de la flor en la población. Los alelos A y a corresponden al 70% y 30% de la población completa, respectivamente, porque cada uno de los 343 genotipos AA tiene dos "dosis" del alelo A , mientras que cada uno de los 294 genotipos Aa tiene una dosis del alelo A y otra del alelo a . Así, el número total de alelos A iguales sería $(343 \times 2) + (294 \times 1) = 686 + 294 = 980$, lo cual supone el 70% de 1400.

Durante la reproducción sexual, cada parental puede transmitir sólo uno de los dos alelos para el color de la flor. Asumiendo que la unión de gametos es completamente azarosa, la probabilidad de transmitir A o a sería la misma que la frecuencia original de los alelos en la población. Es decir, la probabilidad decimal para A sería 0.7 y para a 0.3. La consecuencia es que, en ausencia de mutación o de cualquier fenómeno que sesgue la transmisión azarosa de alelos, las frecuencias de los tres genotipos permanecen constantes de generación en generación.

El proceso puede ser generalizado matemáticamente: la probabilidad de producir el genotipo AA será p^2 , la de Aa será $2pq$ y la de aa será q^2 . La suma de probabilidades igual a la unidad es lo que constituye la ecuación denominada de *Hardy-Weinberg* (Fig. 2.9), en honor a los dos autores que derivaron independientemente

dicha ecuación a partir de las leyes de Mendel (Stebbins 1950).

Para que esta ecuación tenga aplicabilidad, habrían de darse las siguientes circunstancias:

1. existencia de reproducción sexual entre los miembros de la población
2. ausencia de deriva genética, o sea, la población debe ser lo suficientemente grande como para que las frecuencias de alelos azarosos sean insignificantes
3. ausencia de flujo génico, es decir, de migración de alelos hacia o desde la población
4. emparejamiento reproductor aleatorio
5. ausencia de mutación, es decir que no haya cambios en las frecuencias alélicas
6. ausencia de selección: todos los genotipos han de tener la misma probabilidad de éxito reproductor

Sin embargo, dichas condiciones describen una situación totalmente teórica, tanto al nivel de población como de organismo. La *Ley de Hardy-Weinberg* representa una hipótesis nula, o sea, describe la situación de una población que no está en evolución. La teoría sintética sostiene que la evolución es un hecho consistente y demostrable en cada momento a través de la intervención de mecanismos que incrementan la variación (mutación, recombinación, flujo génico) y mecanismos que la reducen (selección, deriva genética).

Hay que decir que, incluso en una situación ideal respecto a los factores anteriores, la Ley de Hardy-Weinberg no puede aplicarse gratuitamente a los sistemas *multilocus*, porque el equilibrio en cada *locus* individual no implica equilibrio de las frecuencias genotípicas en estos sistemas (Fontdevila & Moya 1999).

4. Mutación

Las mutaciones representan la fuente primaria de variación en la teoría sintética. Las mutaciones son cambios o variaciones del material genético que aparecen espontáneamente o bien son inducidas por agentes mutágenos. Sólo son heredables cuando afectan a las células germinales; si atañen a las células somáticas, se pierden, por lo general, con el individuo en el que aparecen, a menos que se trate de un organismo con reproducción asexual. Si la mutación afecta a un rasgo dominante será fácilmente localizable. Sin embargo, si aquel es

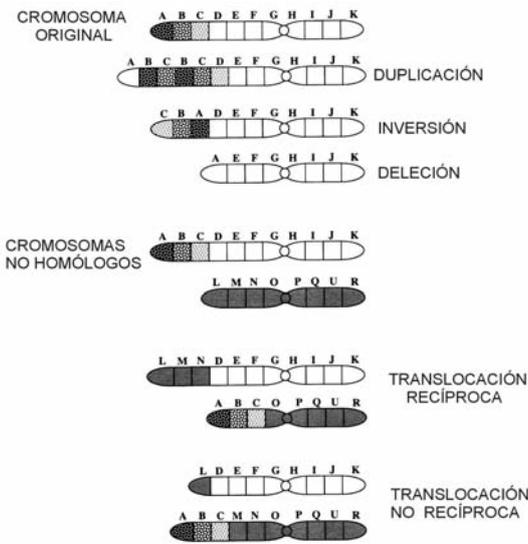


Figura 2.10. Mutaciones cromosómicas: alteraciones intracromosómicas (inversión, deleción y duplicación) y alteraciones que afectan a cromosomas no homólogos (translocaciones). Niklas (1997)

recesivo (lo más frecuente) resulta más difícil su detección, ya que sólo se manifiesta en homocigosis recesiva.

En el análisis de las mutaciones resultan muy útiles los experimentos de cruzamiento, el estudio citológico comparativo de cromosomas y el comportamiento de los mismos en plantas parentales e híbridas, la inducción experimental de mutaciones y la comparación molecular de los productos de los genes (polipéptidos) o de los genes mismos (secuencias de nucleótidos) en la planta parental y en la mutante. La diferenciación mutativa ha sido observada en los virus y bacteriófagos, así como en todos los grupos de procariontas y eucariotas.

En genética de poblaciones existen diversos procedimientos para medir la mutación. Por ejemplo, lo que se conoce como *frecuencia de mutación* estima la proporción de alelos mutantes en una población. La *tasa de mutación* es la probabilidad de que tenga lugar una mutación particular en un período de tiempo determinado. La tasa de mutación muestra diferencias muy grandes entre los distintos genes y segmentos de cromosomas de un individuo, entre los distintos genotipos de una estirpe y asimismo entre las diferentes estirpes. La tasa de mutación puede variar por vía modificativa, pero básicamente está bajo control genotípico. Los "genes mutadores" pueden elevar mucho la tasa de mutación de otros genes o la frecuencia de rotura de los cromosomas. La rapidez mutativa de una población depende mucho también

de la velocidad con que transcurre en ella la sucesión de generaciones.

Las *mutaciones génicas* afectan a la composición de uno o varios de los nucleótidos que componen un gen, sin cambiar la estructura o secuencia lógica de un cromosoma (Fig. 2.4). Se producen por errores en la replicación del DNA, como puede ser el hecho de colocarse una C en lugar de una T, o una A en lugar de una G, o bien porque el mecanismo de replicación se salta unas pocas bases y aparece una mella en la copia. Estas mutaciones se transmiten a todas las células descendientes de la célula en que por primera vez surgió la mutación. Las mutaciones génicas tampoco cambian la distribución de los genes en grupos de ligamiento, ni el número de cromosomas.

Al transcribirse la mutación, al menos un triplete del RNAm se encuentra modificado y su traducción da lugar a que se incorpore un aminoácido distinto del normal en la cadena de polipéptidos. Si el nuevo aminoácido goza de unas propiedades similares a las del sustituido, es posible que no se produzca una distorsión exagerada en los diferentes niveles de organi-

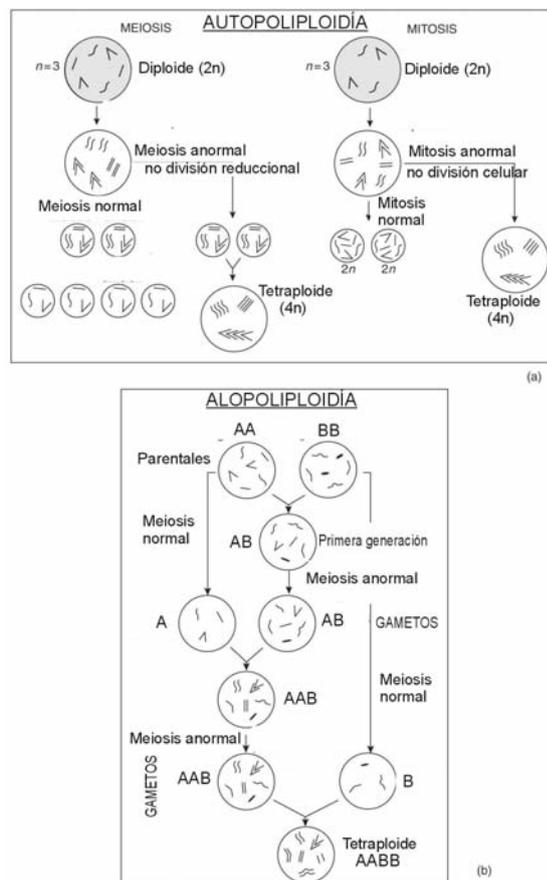


Figura 2.11. Origen y modalidades de la poliploidía en plantas

zación de la proteína y se mantenga por tanto su funcionalidad biológica; pero si la diferencia entre ambos aminoácidos es radical, la nueva proteína no consigue su configuración habitual y pierde su funcionalidad biológica.

Sin embargo, también puede ocurrir, si bien en contadas ocasiones, que la nueva proteína modifique ligeramente su configuración espacial o las condiciones físico-químicas de su sitio activo, de manera que adquiera nuevas propiedades y sea capaz de mejorar la función que desempeña o participe en la formación de estructuras más eficaces. En estos casos, los individuos portadores de la mutación poseen ventajas adaptativas respecto a sus congéneres, por lo que el gen mutado es posible que, con el tiempo y gracias a la selección natural, sustituya al gen original en la mayoría de los individuos que componen la población.

Las mutaciones génicas pueden aparecer espontáneamente o ser inducidas por agentes mutágenos de tipo físico o químico. Las mutaciones génicas provocadas artificialmente alcanzan gran importancia en los estudios de genética molecular.

Existen *mecanismos de reparación* de mutaciones génicas. Por ejemplo, los dímeros de pirimidina pueden ser reparados de nuevo mediante una enzima dependiente de la luz (fotorreactivación). Las ligasas unen las hebras de DNA rotas. Un complejo entero de enzimas puede reconocer, cortar y en parte descomponer, sintetizar de nuevo, volver a unir y con ello reparar una hebra de DNA alterada por mutación. Es también muy frecuente la concurrencia de *mutaciones de supresión*, que inhiben o compensan la acción de la primera mutación.

Las *mutaciones cromosómicas* se producen por alteración de la secuencia normal de los fragmentos génicos que componen un cromosoma (Fig. 2.10). Pueden apreciarse en algunos casos con el microscopio, al detectarse modificaciones de las bandas cromosómicas. Existen varios tipos: (a) *inversiones*, las cuales tienen lugar cuando un segmento cromosómico gira 180° respecto de su orientación normal, sin cambiar su localización en el cromosoma, (b) *duplicaciones*, que consisten en la repetición de un segmento cromosómico, normalmente en serie, (c) *deleciones*, o pérdidas de un fragmento cromosómico, que puede abarcar decenas de genes, y (d) *translocaciones*, que consisten en la fusión de un fragmento de un cromosoma con otro.

Las *mutaciones genómicas* afectan al genoma y dan lugar a una variación del número de cromosomas. La *poliploidía* consiste en un incremento de la condición diploide ($2n$) por aumento del número de juegos completos de cromosomas originando células triploides ($3n$), tetraploides ($4n$) y, en general, poliploides (Fig. 2.11). La poliploidía es mucho más frecuente en plantas que en animales. La *haploidía* viene a ser el caso contrario a la poliploidía: cuando se pierde un juego completo de cromosomas de los dos que existen en un organismo diploide. La haploidía se manifiesta sobre todo en organismos partenogenéticos. La *aneuploidía* o *heteroploidía* se produce cuando un individuo presenta accidentalmente algún cromosoma de más o de menos en relación con su dotación diploide, pero sin que se llegue a alcanzar la dotación de un juego completo de cromosomas. Se denominan *monosomías* cuando, en lugar de dos cromosomas homólogos, sólo hay uno, *trisomías* si existen tres cromosomas homólogos en vez de un par, *tetrasomías* si son cuatro, etc. La presencia, dentro de un género, de especies con diferentes números básicos se denomina *disploidía*.

Un tipo de mutación genómica es la *mutación robertsoniana*, que consiste en que, al fragmentar o unir cromosomas, se cambian a la vez el número y estructura de los cromosomas, así como el número de grupos de ligamiento. Estas mutaciones pueden producirse por *fusión* (unión de dos cromosomas en uno sólo, perdiéndose o inactivándose uno de los centrómeros) o por *fisión* (fragmentación de un cromosoma en dos, duplicándose el centrómero).

Las mutaciones cromosómicas y genómicas aparecen espontáneamente en todos los grupos de organismos eucarióticos y son especialmente frecuentes en los híbridos que muestran labilidad en la mitosis y/o la meiosis. Mediante distintas acciones experimentales puede aumentarse mucho su frecuencia. No existe un límite claro entre las mayores mutaciones génicas y las mutaciones cromosómicas.

Muchas de estas mutaciones tienen una gran importancia en la regulación de la recombinación y en la formación de barreras de cruzamiento. La aneuploidía muy a menudo determina alteraciones en la meiosis.

Se denominan *cromosomas supernumerarios* aquellos que no se aparean durante la meiosis, desplazándose con más lentitud que los normales en las anafases meióticas y no

separándose sus cromátidas en las anafases mitóticas, con lo cual pasan completos a uno de los dos núcleos hijos. Estos cromosomas se han descrito en más de un millar de especies vegetales, incluyendo géneros como *Dipcadi*, *Trifolium*, *Centaurea*, *Allium*, *Lolium* y *Anchusa* (Pastor 1982, Valdés 1984, 1997). No se conoce bien el origen de este tipo de cromosomas, aunque parece claro que su presencia se relaciona, en muchos casos, con la existencia de morfos desventajosos. En cualquier caso, mientras no excedan un número determinado, no están sometidos a más selección que la competencia genética con los elementos del cariótipo propio (Valdés 1997).

5. Recombinación

La mutación, se oponga o no a la selección natural, es un proceso lento desde la perspectiva de la genética de poblaciones. La *recombinación genética*, el término general utilizado para la producción de descendientes que tienen caracteres combinados de sus parentales, puede producir variación a una tasa mucho más elevada.

La fusión de gametos es, ya de por sí, una fuente de variación considerable debido a la composición independiente de los cromosomas homólogos durante la división meiótica (Fig. 2.12). La recombinación entre cromosomas, sin embargo, puede producir una fuente adicional de variación. Este proceso tiene lugar durante

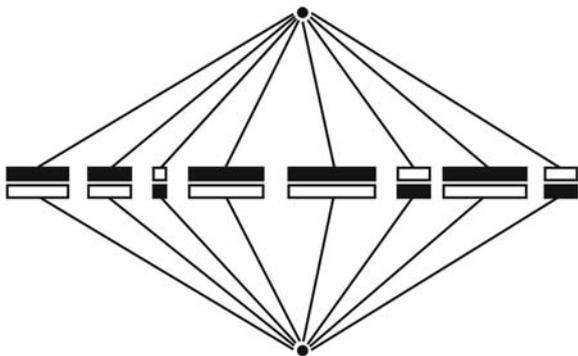


Figura 2.12. Orientación azarosa de los bivalentes en la meiosis. En la fecundación, se fusionan un gameto masculino y otro femenino, cada uno con una dotación haploide de cromosomas. Los cromosomas homólogos forman bivalentes (maternos en negro, paternos en blanco), los cuales se orientan al azar en la región ecuatorial de la célula. El diagrama representa una de las disposiciones posibles durante la metafase meiótica del complemento cromosómico en una célula diploide de 16 cromosomas (8 pares). Se calcula que, en una planta con $2n=16$, hay 256 pautas hipotéticas de disposición cromosómica en este estado. Como los cromosomas homólogos pueden contener alelos diferentes, la independencia de la orientación implica que los gametos pueden contener muchas combinaciones diferentes de genes maternos y paternos

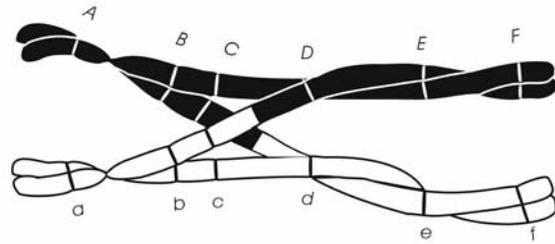


Figura 2.13. Bivalente en diploteno con un quiasma, indicando la posición de algunos genes (letras). El entrecruzamiento ha tenido lugar entre una cromátida del cromosoma materno (blanco) y una cromátida del cromosoma paterno (negro)

la meiosis, cuando los cromosomas homólogos se aparean, las cromátidas no homólogas se fragmentan y luego se unen de nuevo (Figs. 2.13-2.14). Durante este proceso, llamado *entrecruzamiento*, se pueden formar cromosomas homólogos con nuevas combinaciones de alelos. La división celular subsiguiente producirá cuatro células haploides con combinaciones alélicas diferentes. Si hay n genes que difieren en su forma alélica, el entrecruzamiento puede producir $n(n-1)/2$ tipos únicos de gametos en una sola generación. Conforme el número de alelos diferentes se incrementa, lo hace tam-

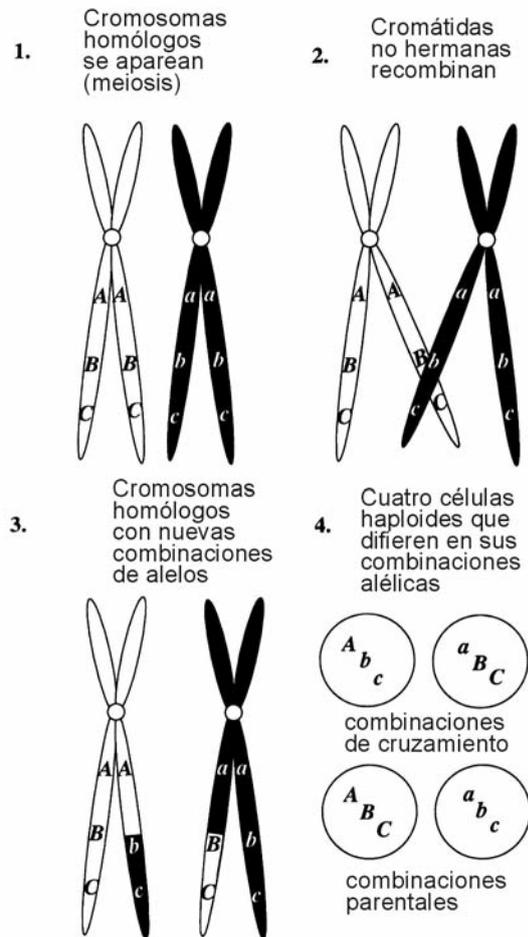


Figura 2.14. Diagrama del proceso de entrecruzamiento. Los cromosomas homólogos, cada uno con dos cromátidas, contienen la misma secuencia de genes, cada uno con dos alelos (A, B, C y a, b, c)

bién el número de gametos diferentes (Fig. 2.14).

La escala en la que se produce la recombinación depende en gran manera de las condiciones de polinización y fecundación. *Fragaria vesca*, por ejemplo, posee flores hermafroditas y es fértil consigo misma. Es posible en ella la polinización y fecundación con polen del mismo individuo (*autogamia*) y también con el de otros (*alogamia*). La autogamia favorece la limitación de la tasa de recombinación y de amplitud de variación, mientras que la alogamia determina, en cambio, un aumento de las mismas. Finalmente, el radio de dispersión del polen y de los frutos influye sobre las posibilidades de expansión de los genes en la población, el *flujo génico*, del que nos ocuparemos a continuación.

6. Flujo génico

El flujo génico se define como la introducción de genes en una población debido a emigrantes recibidos de otra (Fontdevila & Moya 1999). Los nuevos genes pueden entrar en una población cuando algunos individuos se mueven desde otra población, o cuando los individuos de dos poblaciones diferentes se reproducen y dan una descendencia viable.

Aunque las plantas terrestres no pueden moverse desde una localidad a otra, sus semillas, pólenes y esporas pueden ser transportadas a distancias considerables por el viento, el agua, los animales, etc, e introducir variación genética en poblaciones que se encuentren muy separadas. Es general en plantas que la tasa de incorporación de nuevos genes sea mucho mayor que la tasa de mutación poblacional.

Sin duda, el flujo génico representa otra fuente de variación en la teoría sintética, pero ha recibido mucha menos atención que la mutación y la recombinación. Esto es particularmente cierto para el caso de que el flujo génico implique poblaciones de dos o más especies que conserven ciertas afinidades reproductoras, o de subespecies geográficas o variedades (*flujo génico interespecífico*, a menudo denominado *introgresión*), lo cual es muy frecuente en algunos géneros de angiospermas. Todavía se ha prestado menos atención a la casuística en la que el flujo génico tiene lugar entre poblaciones de especies diferentes y dispares, por medio de un vector vírico o fúngico, lo que se

conoce como *movimiento horizontal transgénico*, un fenómeno que ha llegado a ser prominente en la literatura evolutiva de los últimos años (Cronk 2002).

7. Selección

7.1. Definición y modalidades

Debido a la competencia por los recursos, parece indudable que no todos los miembros de una población tendrán la misma probabilidad de supervivencia y reproducción. Por medio de pequeñas variaciones en el fenotipo, algunos individuos estarán mejor adaptados a su ambiente que otros. Los mejor adaptados tienden a sobrevivir y reproducirse, pasando sus adaptaciones a la siguiente generación con una frecuencia mayor. Para la genética de poblaciones, la *selección natural* es el proceso de supervivencia y reproducción diferenciales que inevitablemente conduce a cambios en las frecuencias de alelos a lo largo del tiempo, conforme aquellos individuos más capacitados sobreviven y dejan mayor descendencia (Stebbins 1971).

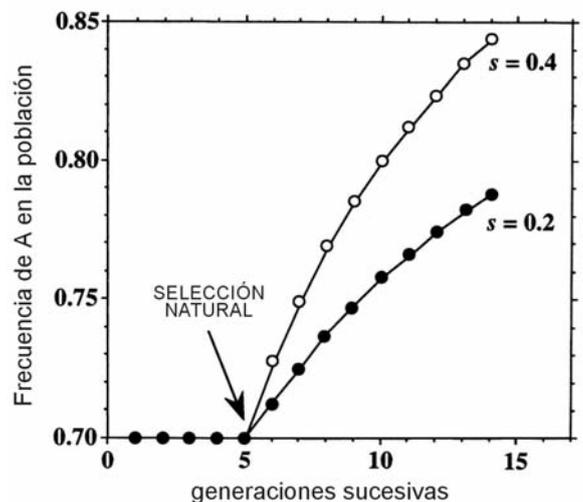


Figura 2.15. Cambios en la frecuencia del alelo A en una población de angiospermas. La frecuencia del alelo A permanece constante en ausencia de selección sobre el color de la flor (la cual comienza en la sexta generación). Los cambios en la frecuencia de A se han calculado para dos coeficientes de selección ($s=0.4$ y $s=0.2$)

La selección es un factor de cambio que está, pues, determinado por las necesidades del organismo y las ofertas ambientales. Plantear que la selección debe ser el único o principal factor orientador del proceso evolutivo, es el núcleo central del paradigma darwiniano. Una teoría particular sobre los mecanismos de la evolución, será tanto más darwinista, cuanto

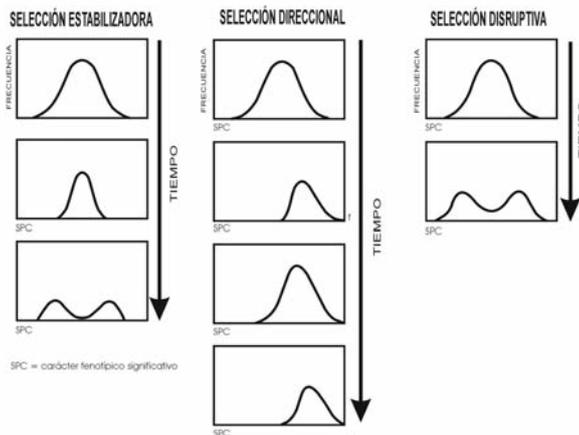


Figura 2.16. Tipos de selección

más importancia le da a la selección como factor decisivo que dirige la evolución en un sentido o en otro. A la inversa, una teoría se apartará del paradigma darwiniano, en tanto le conceda a otro u otros factores (mutación, deriva, aislamiento, etc) parte del timón de la evolución. Sin embargo, cualquier teoría evolutiva puede inscribirse en el marco de la teoría sintética si acepta que la selección es el factor único o principal de orientación adaptativa de la evolución, aunque no le asignara toda la orientación.

La selección tiende a disminuir la variabilidad genética de la población, ya que puede eliminar determinadas variantes alélicas o cromosómicas desfavorables. Como la mutación crea nuevas variantes, y la recombinación sólo trabaja con variantes ya existentes, es la mutación la fuerza que, en última instancia, mantiene la variabilidad genética contra el efecto mitigante de la selección. El *coeficiente de selección* (s) es una estima de la aptitud, una medida relativa de la selección que actúa en contra del genotipo menos apto, variando desde 0 (para un genotipo que no experimenta selección) hasta 1 (para un genotipo que es letal para quien lo posea) (Fig. 2.15).

En referencia a una población, existen tres pautas o tipos generales de selección natural (Fig. 2.16):

1. *Selección estabilizadora o centripeta*, la cual favorece a los fenotipos intermedios, discutiendo en perjuicio de los extremos de la variación. El rango y distribución de los fenotipos permanece constante de una generación a otra.
2. *Selección direccional o progresiva*, la cual favorece a los fenotipos de uno de los extremos de la curva de variación.

3. *Selección disruptiva, centrífuga o diversificadora*, la cual es favorable a los extremos fenotípicos en una población polimórfica, produciendo una discontinuidad que se aprecia a través de distribuciones bimodales o multimodales.

La selección natural puede, por tanto, a través de varias rutas, cambiar el fenotipo prevalente en una población. Conviene señalar que los tres modos de la genética de poblaciones no tienen por qué ser mutuamente exclusivos, ni en el espacio ni en el tiempo. Las generaciones sucesivas pueden experimentar un modo u otro de selección, generalmente en función de cómo vayan variando los parámetros ambientales.

Estos vienen a ser los tipos generales de selección que establece la teoría genético-poblacional. Sin embargo, hay que considerar también otras situaciones, naturales o experimentales, de mayor complejidad, en las que la selección se puede tratar como parámetro cuantificable. Se conoce como *selección zigótica* la selección que se produce desde la formación del cigoto hasta el estado de madurez adulta. La selección zigótica comprende la supervivencia y la tasa de desarrollo. La *selección gamética*, por otro lado, hace referencia a la selección que tiene lugar durante la gametogénesis.

El *impulso meiótico* es un ejemplo de selección gamética. Este tiene lugar cuando los heterocigotos no producen sus dos gametos con las mismas frecuencias, por lo que hay una distorsión de la segregación. Otras situaciones complejas tienen lugar cuando la selección de un genotipo es dependiente de su frecuencia, cuando la aptitud de los genotipos varía según el hábitat, cuando los genotipos tienen factores de mortalidad intrínsecos, o cuando la selección actúa bajo interacción epistásica de dos o más loci.

A las categorías anteriores, hay que añadir algunos conceptos relevantes en botánica y ecología, como el de *selección artificial*, en referencia a la creación de variedades generadas por la influencia humana, o el de *selección de grupo*, que es aquella que favorece a los grupos cooperativos, capaces de sobrevivir y reproducirse mejor que los miembros individuales por sí solos.

Es también digna de mención la distinción entre *selección K*, o sea aquella que proporciona mayor capacidad competitiva en ambientes estables y predecibles y *selección r*, la cual con-

fiere mayor competitividad en ambientes inestables e impredecibles. En zoología es importante la denominada *selección sexual o epigámica*, es decir, la habilidad de los individuos para diferenciar y seleccionar una pareja.

7.2. Selección y plasticidad fenotípica

La ecuación de Hardy-Weinberg puede dar la impresión errónea de que la selección natural actúa directamente sobre los genotipos de una población, cuando de hecho opera sobre la manifestación corpórea de cada genotipo, el *fenotipo*, el cual viene a ser la *suma de los rasgos físicos, metabólicos, fisiológicos y de comportamiento que definen al individuo*. Por ejemplo, en nuestro ejemplo hipotético de flores rojas y blancas (Fig. 2.8), la selección actuó contra los individuos de flores blancas, no contra el alelo *a per se*.

La selección natural cambia el acervo genético de una población porque las presiones de selección identifican los rasgos fenotípicos que influyen la aptitud reproductiva. Si cambia el genotipo es porque existe correlación entre éste y el fenotipo. Pero hay tres dificultades para establecer esta relación. En primer lugar, muchos rasgos fenotípicos son cuantitativos más que cualitativos. En muchos casos, los rasgos cuantitativos están determinados por un gran número de genes (*poligen, factor genético múltiple*), cada uno de los cuales tiene un efec-

to pequeño e independiente sobre el fenotipo (Carson 1982). Los poligenes no pueden ser estudiados con las leyes de Mendel (Schaal & Olsen 2001). La segunda dificultad es que un gen puede influenciar más de un rasgo fenotípico. Estos *genes* son denominados *pleiotrópicos* (Gottlieb 1984). La tercera dificultad es que la aparición y estructura de un organismo individual puede variar con las condiciones ambientales locales (Gillespie 1991).

Se comprende que una solución para los ambientes que cambian con rapidez sea disponer de un ciclo reproductor muy corto, en el cual la composición genética de una población pueda ser alterada al mismo ritmo que cambia el ambiente. Los organismos pequeños suelen exhibir este tipo de ciclos (al tiempo que tasas de mutación más altas que los organismos de mayor tamaño) (Niklas 1997).

La selección natural también puede actuar directamente sobre el desarrollo, favoreciendo a los individuos cuya estrategia de crecimiento sea compatible con cambios ambientales rápidos. Muchas plantas han desarrollado pautas de desarrollo que evocan diferentes fenotipos, cada uno de los cuales puede ser adecuado según las condiciones locales (*plasticidad fenotípica*). Una alternativa es la de los *organismos generalistas* (Fig. 2.17-2.18), es decir, aquellos que, con una morfología idéntica, sobreviven a un amplio rango de condiciones ambientales. Pero esta estrategia es una categoría más de la plasticidad fenotípica, pues supone diferencias fenotípicas en el nivel metabólico. Otras posibles soluciones son la dormancia, el enquistamiento, los cambios en la estrategia reproductora (Figs. 2.19-2.22) y, muy comúnmente entre las plantas, la migración (Bennett 1997).

Las ventajas de la plasticidad fenotípica son obvias: proporciona una oportunidad para que un mismo genotipo sobreviva y se reproduzca en ambientes muy dispares. Sin embargo, el *modus vivendi* por el cual evoluciona la plasticidad fenotípica no es todavía bien conocido, porque existe una tensión entre las fuerzas evolutivas que actúan para integrar el genoma de un organismo y otras fuerzas que actúan para dismantelarlo y remodelarlo ante los retos ambientales (Holsinger 2001).

El neodarwinismo convencional asume que la supervivencia del individuo en estas condiciones requiere de sistemas genéticos en interacción armónica (*coadaptación génica*) (Mayr 1954). Sin embargo, incluso un entramado

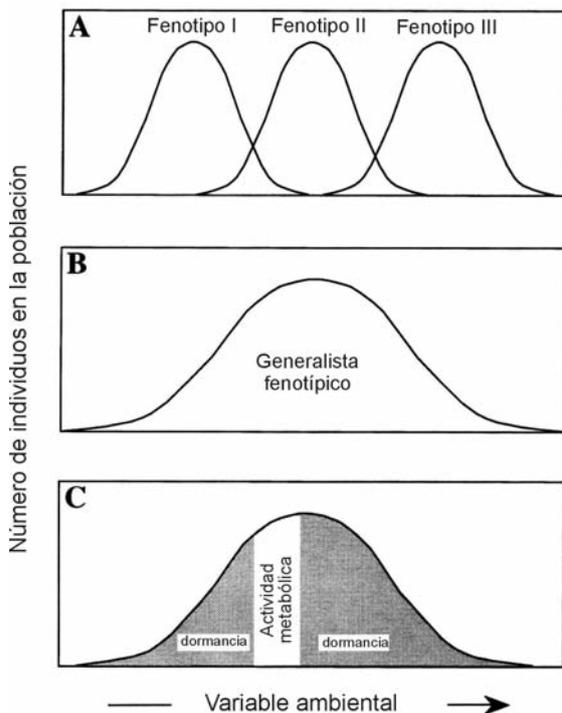


Figura 2.17. Alternativas en las respuestas adaptativas del fenotipo ante el cambio ambiental. Niklas (1997)

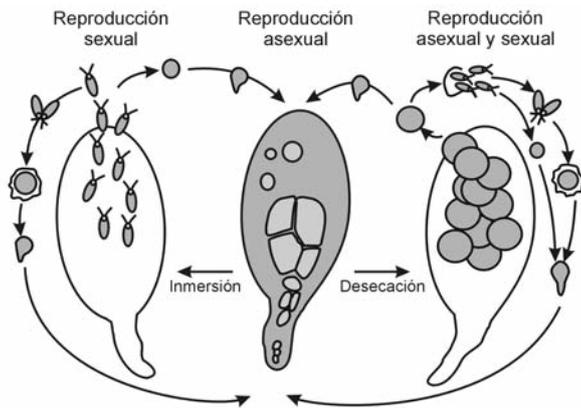


Figura 2.18. Ciclo reproductor del alga verde *Protosiphon botryoides*, como ejemplo de la influencia de los factores ambientales sobre la reproducción sexual y asexual. Cuando el alga queda sumergida puede formar gametos o células reproductoras asexuales (izquierda). En condiciones desecantes, puede formar células multinucleadas (cenocistes) que después sufren la reproducción sexual o asexual, una vez rehidratadas. Niklas (1997)

génico coadaptado debe cambiar en cierta medida si una población tiene que evolucionar ante nuevas condiciones ambientales. Existe, por tanto, una dinámica entre las presiones de selección que actúan para edificar sistemas de genes interactivos y presiones de selección que actúan para modificar dichos sistemas en cuanto acontece un cambio ambiental. Este dinamismo es denominado *epistasia*—condición en la que la expresión fenotípica de los alelos de un locus depende de los alelos presentes en uno o más *loci* diferentes (Gillespie 1991, Rossignol et al. 1998). La epistasia está ligada con el fenómeno conocido como *evolución en mosaico*, es decir, el cambio de componentes diferentes del fenotipo en momentos diferentes.

8. Deriva genética

La deriva genética constituye el componente azaroso de la teoría sintética. Consiste justamente en las fluctuaciones aleatorias que pueden modificar el acervo genético de una población. Estas fluctuaciones pueden ocurrir por azares de mortalidad, por azares de recombinación, o por error de muestreo al colonizarse una nueva área, pero siempre en el marco de una variabilidad previa. La deriva es un factor de gran influencia a corto plazo en poblaciones pequeñas, donde los fenómenos aleatorios pueden ser relevantes e inducir cambios no adaptativos.

La deriva genética tiende a disminuir la variabilidad genética de la población, ya que puede eliminar algunas variantes alélicas o cro-

mosómicas. Como tal pérdida es al azar, pueden generarse divergencias genéticas entre poblaciones próximas que viven en ambientes totalmente similares. Estas divergencias pueden ser erráticas y afectar a diversos caracteres, en contraste con las divergencias adaptativas que genera la selección en ambientes diferentes, entre poblaciones de cualquier tamaño.

El denominado *Efecto Fundador* o Principio de los Fundadores es un caso de deriva genética en el cual algunos alelos raros, o combinaciones de los mismos, ocurren en frecuencias mayores dentro de una población que ha llegado a estar aislada de la población general. Obviamente, cuando una población se constituye a partir de uno o varios individuos separados al azar de una población mayor, la suerte puede dictar que las frecuencias de alelos en la nueva población sean muy diferentes de aquellas que constituían la población original. Muchas especies de islas muestran dicho efecto fundador (Pearson 1995).

Puede ocurrir también que haya una reducción drástica del tamaño poblacional debido a un patógeno, al incremento de la acción depredadora, o a cualquier tipo de desastre natural. Esto provoca la pérdida de una proporción importante de la diversidad genética poblacional en un efecto llamado de *“cuello de botella”*. En muchos casos, los cuellos de botella se asocian *a posteriori* con altas tasas de infertilidad debido a los elevados índices de endogamia (Mayr 1963). Los cuellos de botella representan una realidad tangible actualmente en el caso de muchas especies amenazadas (Wilson 1994). Las plantas, en general, soportan mucho mejor esta situación, pues con poblaciones más reducidas existen mayores probabilidades de supervivencia (Stebbins 1974).

9. Adaptación

Las poblaciones de organismos interfértiles son capaces de producir una cantidad muy alta de células espermáticas y el número de descendientes que se pueden virtualmente producir es altísimo. Sin embargo, ni se produce todo lo virtual, ni todo lo que se produce sobrevive y contribuye a la siguiente generación. Cada evento tiene, por tanto, una complejísima red de retos en su propio pasado, caminos que pudieron ser tomados y fueron desestimados y sólo uno que condujo a lo que podemos ver en el tiempo presente. La evolución parece ir sorteando todos

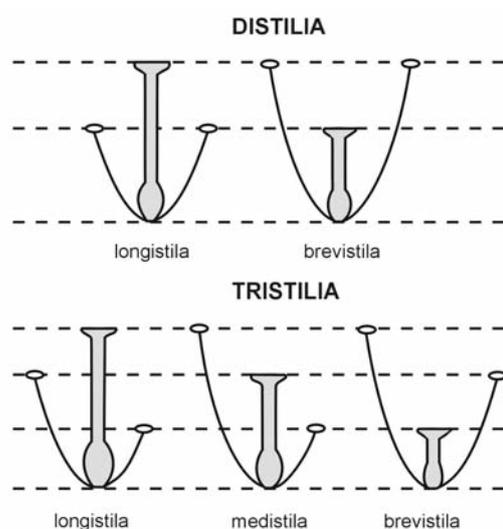


Figura 2.19. Representación simbólica de la distilia y la tristilia. En cada sistema, las polinizaciones compatibles sólo implican anteras y estilos al mismo nivel topográfico

los problemas o exigencias a pesar de los eventos azarosos que ocurren con frecuencia. Este mecanismo constituye lo que se denomina “*evolución adaptativa*”.

Desde la perspectiva de la *Síntesis*, se suele definir la *adaptación* como cualquier rasgo (o conjunto de rasgos) heredable, cuya presencia incrementa la probabilidad de que un individuo sobreviva o se reproduzca bajo unas condiciones ambientales determinadas (Stebbins 1950, Mayr 1963). La hipótesis referente al carácter adaptativo de una característica debe ser probada por comparación entre individuos de la misma población o entre poblaciones de la misma especie. De lo que se trataría es de evaluar la correlación de la supervivencia o el éxito reproductor con la característica supuestamente adaptativa.

Hay, sin embargo, muchas definiciones de adaptación. En principio, y en un sentido muy amplio, se acepta y concibe como un rasgo o proceso que evoluciona porque confiere alguna ventaja (Maynard-Smith 1987). Las adaptaciones pueden ser bioquímicas, anatómicas, de comportamiento, etc. Además, deben encadenarse a una expresión fenotípica que se mani-

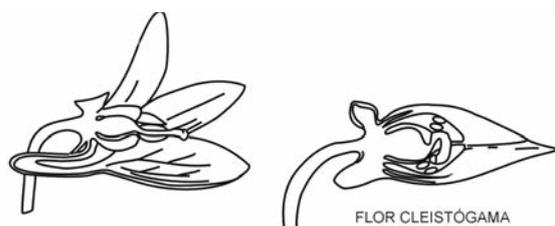


Figura 2.20. *Viola*. Flor abierta en sección longitudinal. Flor cleistógama mostrando el estilo recurvado en contacto con las anteras en desarrollo

fieste en algún momento de la vida del organismo. Esto implica que las mutaciones neutras o silenciosas no pueden ser adaptativas.

Existen muchos ejemplos obvios de adaptación -y de hecho, *coadaptación*- en el mundo de las plantas, sobre todo aquellos relacionados con la polinización y la dispersión, pero también con los síndromes morfológicos y anatómicos del xerofitismo, halofitismo, etc (Ingrouille 1992).

Hay cuatro aspectos que deben ser tenidos en cuenta cuando hablamos de adaptación:

1. Las adaptaciones permiten a los organismos sobrevivir o reproducirse bajo condiciones ambientales específicas, y por lo tanto, una adaptación sólo puede ser entendida en términos de un contexto ambiental particular
2. cada adaptación opera en el contexto biológico particular del organismo concreto que la posee
3. los beneficios que confiere una adaptación particular sólo pueden ser monitorizados en términos relativos, nunca absolutos
4. no existe razón *a priori* para asumir que cada adaptación evolucionó a través de selección natural para adquirir su función actual.

10. Especies y especiación

10.1. Problemas conceptuales

La idea de que los individuos pueden ser agrupados en poblaciones y que las poblaciones pueden ser agrupadas en unidades discretas denominadas *especies* está en la esencia de todas las ciencias biológicas. Y la idea de que las especies evolucionan para dar lugar a nuevas especies es el precepto fundamental de la biología evolutiva (Price 1996, Talavera 1997). No obstante, todavía no se ha conseguido una definición de especie suficientemente precisa para satisfacer a todos los tipos pasados y presentes de organismos, en buena parte porque todavía no nos hemos puesto de acuerdo sobre cómo surgen las especies nuevas desde especies preexistentes, lo que se conoce como *especiación*.

El problema no es si las especies existen o si las especies nuevas evolucionan desde especies ancestrales. La existencia de las especies es algo reconocible de forma objetiva. Lo que realmente se debate es cómo las especies preservan sus rasgos diagnósticos a pesar

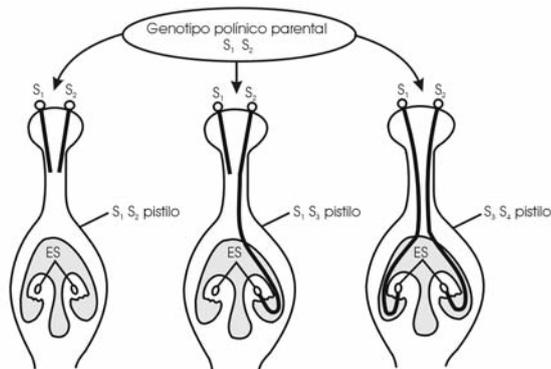


Figura 2.21. Mecanismo de incompatibilidad gametofítica. Un parental polínico de genotipo S_1S_2 no será fértil (izquierda), lo será parcialmente (centro) o completamente (derecha) según cual sea el genotipo polínico en relación con el de la planta femenina. En la mayor parte de las especies que poseen este sistema, la inhibición de los tubos polínicos tiene lugar en el estilo. En algunas familias, la incompatibilidad gametofítica es más compleja genéticamente, siendo controlada por dos o más loci. ES=saco embrionario

de la variación constante del ambiente, al tiempo que mantienen la capacidad de transformarse en otras especies (Paterson 1993). Otros debates se refieren a si los mecanismos responsables del mantenimiento de la variación dentro de las especies son los mismos responsables del origen de especies nuevas o a cuál es el modo de aparición de los taxa superiores (Stevens 2000, Wheeler & Meier 2000, Kellogg 2002). Una de las mayores dificultades es que la especiación implica una sucesión de eventos que cubren un lapso temporal mucho mayor que el del tiempo de experimentación posible para un científico o un grupo de científicos. Otra dificultad es que lo que se presenta como especiación incipiente puede que no concluya en aparición de especies.

10.2. Definiciones y aproximaciones utilitarias

Darwin dedicó gran parte de su argumentación científica al problema de la definición de especie. Los tres conceptos principales que se desarrollaron en su época fueron:

1. **Concepto tipológico.** Una especie tipológica es una entidad que se diferencia de otras especies por unas características diagnósticas constantes. Este era el concepto de Linneo y Lyell, también del naturalista John Ray (1628-1705). La primera evocación se remonta a Platón, en su "Alegoría", donde el mundo se consideraba formado por un número limitado de "tipos" permanentes, reales y universales. En una concepción de este tipo, los organismos aparecen como la fiel

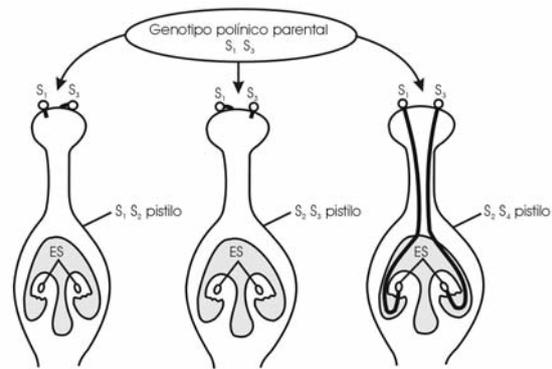


Figura 2.22. Mecanismo de incompatibilidad esporofítica, en el que se impide la fecundación entre plantas del mismo genotipo.

reproducción de estos tipos esenciales. Karl Popper (1954) calificó esta filosofía de *esencialismo*, una concepción de la especie estrictamente tipológica y basada en el criterio de similitud, que influyó profundamente en los filósofos y naturalistas de los siglos XVIII y XIX, incluso algunos del siglo XX. El esencialismo constituyó las bases de la visión estática del mundo o fijismo, en el que creían Linneo y Cuvier. Sin embargo, el concepto tipológico fue abandonado con el advenimiento de la *Síntesis* por tener tres importantes puntos débiles. En primer lugar, fuerza a sus adeptos a considerar como especies incluso variedades diferentes dentro de una población. En segundo lugar, por la alta frecuencia de las llamadas especies crípticas; especies que son indistinguibles en su apariencia pero que no se cruzan en la naturaleza. Estas especies no pueden ser discriminadas utilizando el concepto tipológico de especie. Y en tercer lugar, fuerza a reconocer como especies a muchas poblaciones locales que se diferencian en un solo carácter diagnóstico de otras poblaciones de la especie.

2. **Concepto nominalista.** Según éste, en la naturaleza sólo existen objetos individuales, similares, agrupados con un nombre; y esta acción subjetiva del clasificador determina qué objetos son reunidos en una especie. Las especies sólo son, por lo tanto, construcciones mentales arbitrarias, invenciones humanas sin realidad objetiva. Este concepto fue desarrollado en la Edad Media por Guillermo de Occam, y llega hasta nuestros días en algunos tratados filosóficos (ver Ruse 1999). No hay argumento en contra de la postura nominalista más demoledor que el hecho de que las culturas primitivas reconoz-

can como especies exactamente las mismas entidades naturales que los taxónomos occidentales. Si las especies fueran algo puramente arbitrario, sería improbable que los representantes de dos culturas radicalmente diferentes llegaran a delimitaciones idénticas de las especies.

3. Concepto evolutivo. Se debe a Simpson (1944, 1951, 1953) y establece que una especie evolutiva es una estirpe (una secuencia de poblaciones ancestrales-descendientes) que evoluciona separadamente de otras y que tiene un papel y unas tendencias de evolución propias y de carácter unitario. No se ha aceptado de forma generalizada una definición evolutiva de especie porque sólo puede aplicarse a las especies monotípicas, ya que todas las poblaciones aisladas que "evolucian separadamente" podrían ser reconocidas también como especies. Mas aún, ¿cómo se pueden describir y determinar "un papel y unas tendencias de evolución propios y de carácter unitario" de una población o un taxon? El objetivo principal de la definición evolutiva de especie era permitir una delimitación clara de una especie en la dimensión tiempo, pero este anhelo resultó ser ilusorio en todos los casos en que hay una transformación gradual de las especies. La determinación exacta del origen de una especie sólo puede ser hecha en casos de especiación instantánea (como en la poliploidía) y el punto final exacto de una especie sólo puede determinarse en el caso de que se extinga.

Con la llegada de la teoría sintética, la idea prevalente llegó a ser el concepto biológico, desarrollado por Mayr (1942), el cual se basa en la observación de que, en una localidad dada, las poblaciones de diferentes especies coexisten pero no se cruzan entre ellas. Según Mayr (1963): "las especies son grupos de poblaciones u organismos potencialmente interfértiles y genéticamente aislados de otros grupos próximos por uno o más mecanismos de aislamiento reproductor".

La especie biológica viene así a estar formada por poblaciones que reúnen individuos que forman una unidad genética con una amplia colección de genes, una unidad reproductiva en la cual todos los individuos de la comunidad pueden teóricamente contribuir a la procreación de los descendientes, y una unidad ecológica que ocupa una gama más o menos amplia de biotopos. Sin embargo, el límite entre dos especies emparentadas no siempre es fácil de defi-

nir. Si criterio esencial de separación entre dos especies es el aislamiento reproductor, hay que intentar identificar qué caracteres distintivos reflejan este aislamiento y la discontinuidad que lo acompaña.

Cada uno de los conceptos anteriores tiene, aún hoy, cierta legitimidad en algunas áreas de la investigación biológica. Cuál de ellos se adopte puede depender del tipo de investigación que se haga. El taxónomo de museo puede hallar muy útil el concepto tipológico. El paleontólogo no puede evitar el prestar atención a la dimensión temporal y, por tanto, al concepto evolutivo (Benton & Pearson 2001). Pero cualquiera que trabaje con poblaciones vivientes encontrará insatisfactorio cualquier concepto que no sea el biológico.

Existen otras aproximaciones teóricas que, en realidad, representan variantes -a menudo sinónimos- de los tipos anteriores. Por ejemplo, lo que se ha denominado *especie paleontológica* (*paleoespecie*) es una modalidad de especie evolutiva que hace referencia exclusiva a los fósiles. Se trata, sobre todo, de *morfoespecies* o especies morfológicas, puesto que son analizadas por medio de su morfología. En los casos en los que la definición temporal es precisa, se suele hablar de *especie cronológica* o *cronoespecie*, que es aquella que se define sobre un intervalo geocronológico. En realidad, no hay diferencia sustancial con la paleoespecie (Eldredge 1989).

La *especie ecológica* (*ecoespecie*) es un grupo de poblaciones o ecotipos con capacidad de intercambio genético en su interior sin que haya pérdida de vigor o fertilidad, pero con una menor capacidad de intercambio respecto a los miembros de otros grupos. Puede solaparse con el concepto biológico de especie, pero más bien con su componente ecológico, por lo que el concepto ecológico es más restringido que el biológico. Van Valen (1976) incluyó elementos ecológicos en su concepto de especie: linaje que ocupa una zona adaptativa minimamente diferente de otro linaje en su distribución y que evoluciona fuera de aquella.

En la práctica sistemática, por puro pragmatismo, se suele recurrir a una concepción *taxonómica*, es decir, aquella en la que la especie se basa en la similitud que determina un procedimiento taxonómico. Así, hace referencia sobre todo a las especies determinadas por taxonomía numérica (*fenoespecie*, *especie fenética*) o cladística (*especie monofilética*, *cla-*

dística, filogenética). En sistemática vegetal surge la necesidad de conceptos como los de *reogameón (especie politépica o compuesta)*, es decir, la reunión de varias subespecies o variantes geográficas; o *compiloespecie*, es decir, la reunión de varios taxa entre los que existe flujo génico interespecífico (Carson 1982).

10.3. Especies vegetales e hibridación

La mayor parte de los intentos por definir lo que es una especie están basados en la biología animal y, de hecho, muchos tratados sobre evolución y especiación parecen haber olvidado las diferencias sustanciales entre plantas y animales. Cinco de estas diferencias sugieren que las definiciones de especies y los modelos que éstas evocan sufren de grandes inexactitudes cuando se olvidan las plantas.

En primer lugar, las plantas tienen pautas de desarrollo más sencillas. El grado de integración y balance entre los órganos y sistemas de órganos que se necesitan para la motilidad, la percepción sensitiva y el comportamiento coordinado en animales no tienen contrapartida ni en la especie vegetal estructuralmente más compleja. Es posible, por tanto, que la integración de pautas de desarrollo sea más sencilla en híbridos vegetales (Fig. 2.24) que en híbridos animales.

En segundo lugar, la motilidad, la percepción y el comportamiento coordinado de animales les proporcionan oportunidades para establecer rápidamente barreras al cruzamiento entre especies. En contraste, muchos grupos de plantas pueden cruzarse de una forma que podríamos denominar promiscua y, por tanto, puede que sea más difícil adquirir y mantener el aislamiento reproductor.

En tercer lugar, muchas plantas tienen un sistema abierto de crecimiento, basado en la retención de tejidos embrionarios a perpetuidad (meristemos), lo cual, junto con la amplificación del tamaño, hace posible una gran longevidad así como una propagación vegetativa viable. Dada la capacidad de crecimiento continuo y el éxito de la reproducción vegetativa, un simple mutante o un híbrido tienen el potencial de establecer una población clónica sin reproducción sexual. A diferencia de la mayor parte de los animales, la baja fecundidad o la esterilidad no son impedimento para el establecimiento de una población vegetal, ni suponen un obstáculo intrínseco para la especiación. El sistema abier-

to de crecimiento por meristemos apicales también proporciona la oportunidad de crear *mosaicos genéticos* a través de la mutación azarosa en las células meristemáticas. Una planta individual puede generar una población de descendientes genéticamente diferentes.

En cuarto lugar, los híbridos estériles pueden llegar a ser fértiles cuando el número cromosómico de sus células germinales se duplica espontáneamente (*poliploidía*) (Fig. 2.11). Las barreras postzigóticas a la hibridación incluyen una amplia variedad de efectos que implican falta de armonía en la interacción génica y cromosómica, la cual se puede expresar en un crecimiento vegetativo lento o durante la formación de órganos reproductores (efectos gaméticos que concluyen en la esterilidad de híbridos). Un ejemplo clásico es el de Karpechenko (1927), quien hibridó *Raphanus sativus* con *Brassica oleracea* (Fig. 2.25), dos crucíferas que tienen el mismo número diploide de cromosomas $2n=18$. Durante la meiosis, los nueve cromosomas de un parental no reconocieron a sus homólogos del segundo parental y, por tanto, no se aparearon. Como consecuencia, la meiosis ocasionó números variables de cromosomas, generalmente entre 6 y 12 pares por célula: el híbrido era estéril. Sin embargo, algunos de estos híbridos estériles producían semillas viables que daban plantas fértiles cuyas células diploides tenían 36 cromosomas (Fig. 2.25). Los experimentos de Karpechenko habían mostrado cómo una nueva especie puede evolucionar a través de poliploidía, en este caso ¡sólo en tres generaciones!

Hay dos modos por los que una especie poliploide puede evolucionar (Fig. 2.11). El más simple es la *autopoliploidía*, la cual surge de la duplicación espontánea del número cromosómico en una célula germinativa para producir células tetraploides. Una especie puede surgir por autopoliploidía cuando la ovocélula y los espermatozoides de los miembros de una población que ha duplicado su número cromosómico se cruzan y tiene lugar la aparición de una progenia tetraploide. La *alopoliploidía* se opone al fenómeno anterior simplemente en la intervención de dos especies, es decir, la hibridación precede a la multiplicación de la dotación cromosómica (Rieseberg 1997). La frecuencia de aloploidios en plantas es muy superior a la de autopoliploides. Existen numerosos ejemplos que ilustran la gran importancia de la poliploidía hibridógena en lo que concierne al origen de grupos sistemáticos de las cate-

gorías más variadas. Hay especies poliploides en algas como *Chara*, briófitos como *Mnium*, helechos como *Polypodium*, esfenófitos como *Equisetum*, gimnospermas como *Sequoia*, y un número incontable de dicotiledóneas (*Rumex*, *Soldanella*, *Platanus*, *Galium*, *Biscutella*, etc) y monocotiledóneas (*Triticum*, otras gramíneas, etc).

Casi todos los poliploides que han dado buenos resultados, tanto en la naturaleza como entre las plantas útiles, han resultado ser híbridos. Este origen se explica por la mayor tendencia de los híbridos diploides a sufrir perturbaciones en la mitosis y en la meiosis, lo que conduce a la formación de núcleos poliploides de restitución y de gametos no reducidos. La ventaja de los aloploides frente a los autopoliploides radica, por tanto, en un mayor equilibrio genómico gracias al apareamiento homogénico de cromosomas (Fig. 2.11).

Existen muchos géneros de angiospermas en los que se constatan *híbridos interespecíficos*, como *Ceanothus*, *Clarkia*, muchas labiadas (*Thymus*, *Sideritis*, *Teucrium*, *Mentha*...), *Quercus*, *Salix*, *Iris*, etc. Los híbridos intergenéricos son raros, pero existen: *Agrostis* se hibrida con *Polypogon*, *Chamaecyparis* con *Cupressus*, muchas géneros de orquídeas entre sí, etc (Devesa 1997, Talavera 1997, Ayala et al. 2001). La habilidad de las angiospermas para hibridar ha recibido mucha atención porque los cruces interespecíficos son un método para introducir nuevos caracteres en plantas de interés comercial. Los programas de investigación agronómica han proporcionado mucha información sobre el modo en que se establecen barreras genéticas entre especies y géneros. Algunos experimentos de hibridación han permitido la introducción de genes para conferir resistencias a enfermedades o tolerancias al estrés en variedades de *Lycopersicon* y *Solanum*, entre otros géneros (Smartt & Simmonds 1995).

Hay multitud de estudios sobre poblaciones vegetales que demuestran que la hibridación es un proceso frecuente y sugieren que las zonas híbridas pueden evolucionar hacia poblaciones estables, genéticamente diferentes, incluso hasta el nivel de especies (Grant 1971, Gottlieb 1984, Bell 1992, Rieseberg et al. 1996, Stevens 2000, Wheeler & Meier 2000) (Fig. 2.27). Desde luego, la hibridación puede también dar lugar a nuevas adaptaciones o combinaciones de adaptaciones, ya que supone la combinación

y/o transferencia de rasgos fenotípicos entre especies.

En suma, la *evolución reticulada* resulta ser mucho más común en plantas que en animales (Stebbins 1974). La evolución reticulada depende del entrecruzamiento reiterado entre muchos linajes produciendo una red de relaciones, normalmente implicando especies aloploides. Las anastomosis de la red representan los puntos de hibridación (Fig. 2.24). La formación de la especie puede tener lugar inmediatamente después de la poliploidización o después, cuando las especies estériles persisten durante largos períodos reproduciéndose por *apomixis*, incluso adquiriendo después la capacidad de reproducirse sexualmente. En cualquier caso, el árbol evolutivo de muchos grupos de plantas es más “enmarañado” (reticulado) que dicotómico (Niklas 1997, Willis & McElwain 2002).

10.4. Modelos o categorías de la especiación

La especiación es el origen de nuevas especies. La mayor parte de los biólogos admiten que tiene lugar cuando se completa cierto grado de aislamiento reproductor en una población determinada. En la práctica, a veces es difícil probar la existencia de mecanismos de aislamiento reproductor y lo más habitual es la distinción de especies sobre la base de diferencias morfológicas, las cuales pueden presentar o no correlación con diferencias genéticas. Es bien conocido, por otro lado, que puede haber diferencias morfológicas en ausencia de aislamiento reproductor. La *variación clinal*, por ejemplo, es común en muchas especies y no es infrecuente que sea heredable (Wheeler & Meier 2000). Las *clinas* ilustran cómo las poblaciones se pueden adaptar a condiciones locales al margen de la existencia de barreras físicas para el flujo genético. Las clinas normalmente se originan por gradientes ambientales o por flujos genéticos entre áreas discretas de ambientes diferentes.

Lo cierto es que, aunque todos los miembros de una especie están íntimamente relacionados genéticamente y, en principio, tienen compatibilidad reproductora, no hay dos subpoblaciones de una especie alógama que sean exactamente idénticas. Las categorías taxonómicas infraespecíficas se utilizan normalmente para reflejar esas particularidades, fundamentalmente la subespecie.

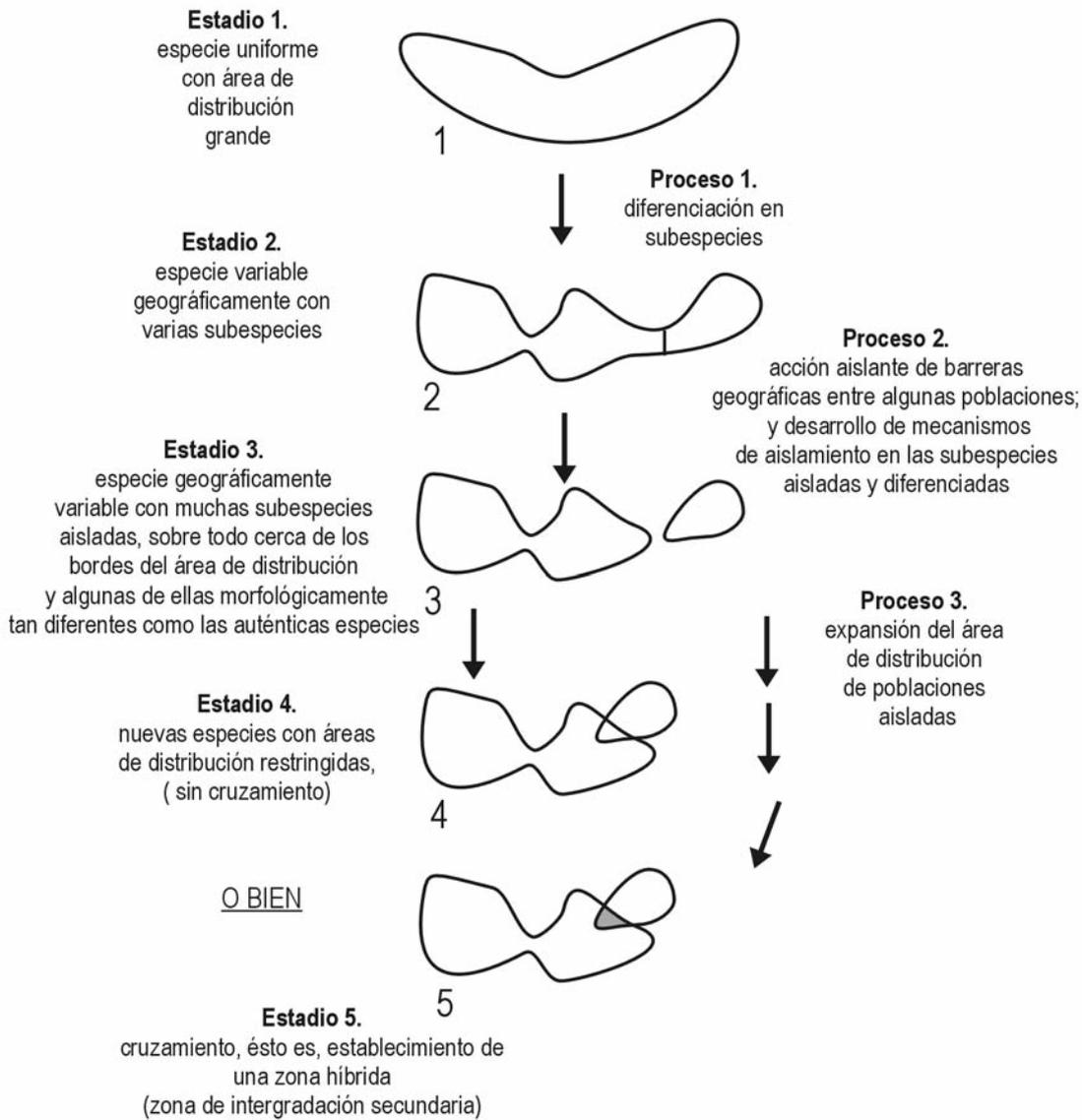


Figura 2.23. Estadios de especiación según Mayr (1942)

Las *subespecies* son plantas separadas de sus vecinas por un conjunto de caracteres, las cuales están aisladas en el tiempo o en el espacio. Este aislamiento puede ser vertical (*subespecies latitudinales*), horizontal (*subespecies geográficas*), edáfico (*subespecies vicariantes*) o sociológico (*subespecies ecológicas*) (Talavera 1997). Las subespecies pueden cruzarse y suele existir una intergradación genética y fenotípica entre ellas, sobre todo en aquellas zonas de contacto o cuando se colocan juntas artificialmente. Hay muchos experimentos que demuestran que la habilidad de las subespecies para cruzarse refleja diferencias en los tiempos de divergencia entre ellas (Briggs & Walters 1997). En este sentido, las subespecies pueden ser vistas como entidades biológicas que han dado los primeros pasos hacia la dife-

renciación genética y fenotípica convencionalmente consideradas propias de la especiación.

En muchos grupos también son reconocibles categorías infragenéricas como la *Sección*. Normalmente el potencial de flujo genético entre especies de la misma sección es particularmente alto, mientras que es frecuente la existencia de híbridos estériles cuando se cruzan especies de secciones diferentes (Niklas 1997).

Sobre una base geográfica, existen cuatro modelos de especiación (Gavrilets 2000):

1. *Especiación alopátrica*: diferenciación de poblaciones que adquieren aislamiento reproductor (cáncer de especie) en áreas geográficas separadas.
2. *Especiación simpátrica*: adquisición de mecanismos de aislamiento reproductor sin

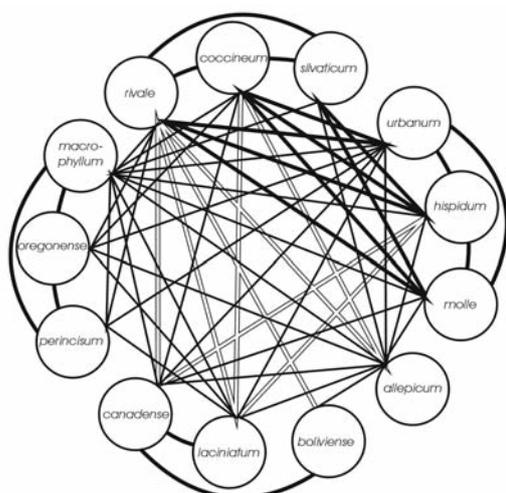


Figura 2.24. Fertilidad en la primera generación híbrida de especies hexaploides de *Geum*. Las líneas gruesas indican híbridos fértiles, las líneas dobles híbridos parcialmente fértiles, y las líneas más finas indican híbridos estériles

que exista aislamiento geográfico (las especies implicadas solapan sus áreas de distribución).

3. *Especiación parapátrica*: la segregación y diferenciación inicial de poblaciones divergentes tiene lugar en disyunción, pero el aislamiento reproductor definitivo se consigue después de un ajuste del areal en contigüidad, por lo cual las poblaciones de las nuevas especies llegan a establecerse en vecindad.
4. *Especiación peripátrica*: el aislamiento reproductor surge por modificación de poblaciones fundadoras aisladas en la periferia del área de la población original.

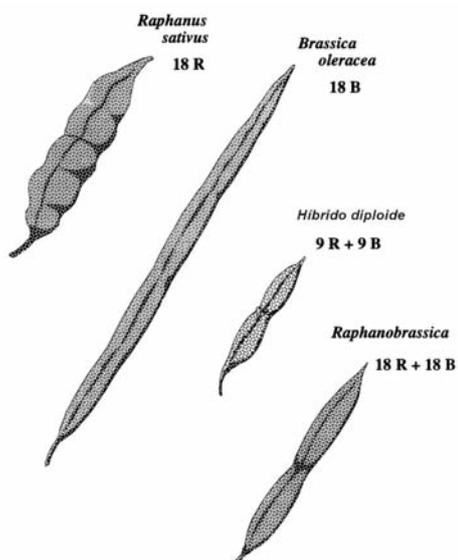


Figura 2.25. Experimentos de Karpechenko: genealogía del género *Raphanobrassica* por hibridación entre *Raphanus sativus* y *Brassica oleracea*. Niklas (1997)

Los paleontólogos encuentran a veces pertinente el concepto de *especiación alocrónica*, la cual supone el reemplazamiento secuencial de especies a lo largo del tiempo. Del mismo modo, a veces se recurre a la noción de *especiación cuántica* (a veces sinonimizada con la saltación) para referir al cambio evolutivo rápido desde una zona adaptativa hasta otra, a través de una zona no-adaptativa (Ayala 2001). La especiación cuántica se explica en la *Síntesis* como una combinación de selección natural y deriva genética, implicando cierto grado de aislamiento espacial (Simpson 1944). En general,

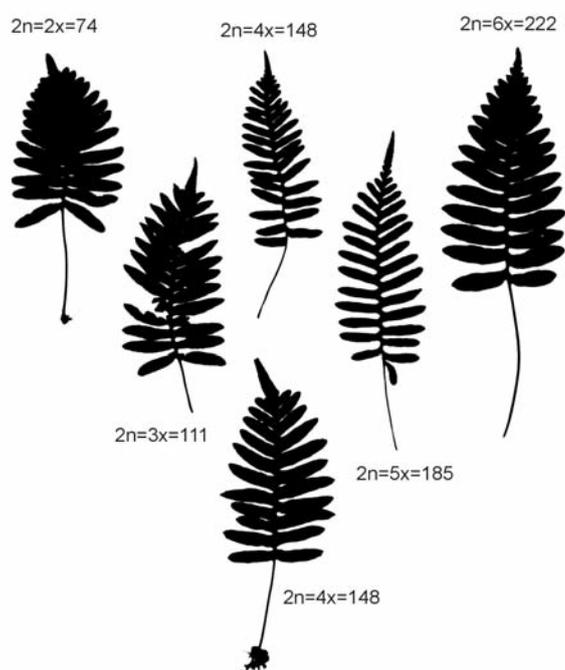


Figura 2.26. Variantes del complejo híbrido de *Polypodium vul-gare*. Briggs & Walters (1997)

los modelos de especiación cuántica requieren cierto grado de *preadaptación* (Tabla 2.1).

Como el concepto prevalente de especie en la teoría sintética es el biológico, el aislamiento reproductor viene a ser la base de la especiación, resultando ser elemento discriminante en la especiación simpátrica. Dicho aislamiento implica divergencia entre dos grupos de poblaciones y puede ocurrir a cualquier nivel de organización (genético, bioquímico, ecológico, etc). Existe un buen número de categorías de especiación simpátrica definidas por el tipo de proceso que conduce al aislamiento reproductor. Por ejemplo, la especiación estasiopátrica viene a ser el resultado de redistribuciones cromosómicas que producen homocigotos con ventaja adaptativa en una parte concreta del área geo-

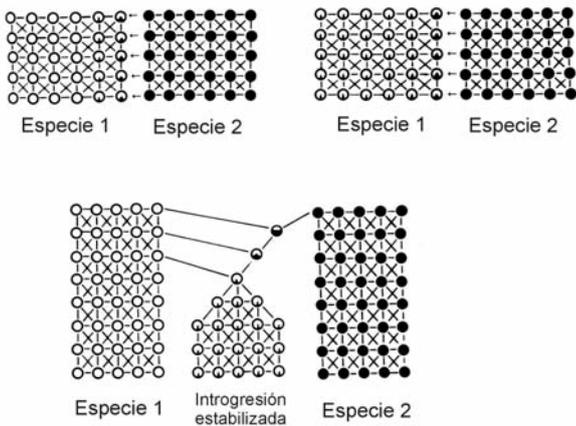


Figura 2.27. Casos de introgresión. Círculos blancos=poblaciones de la Especie 1. Círculos negros=poblaciones de la Especie 2. Líneas negras=cruzamientos entre poblaciones. Flechas=dirección de la introgresión. Arriba izquierda: Introgresión localizada. Arriba derecha: Introgresión en dispersión. Abajo: Origen de un taxon por introgresión estabilizada

gráfica de la especie ancestral (Hey 2001). Otras categorías viene establecidas por mecanismos de aislamiento gaméticos, prezigóticos o postzigóticos, ecológicos, estacionales, conductuales o mecánicos.

Desde la perspectiva de la *Síntesis*, la especiación simpátrica supone simplemente un desplazamiento de caracteres, es decir, cualquier fenómeno que produzca cambios morfológicos que induzcan a explotar otros recursos y evitar la competencia. Sería el caso del llamado *Efecto Wallace*, definido porque la hibridación produce híbridos menos competitivos que las especies anteriores, por tanto selección disrup-

tiva y, finalmente, especiación en simpatria (Miller 2001).

Los procesos que dan lugar a la especiación alopatrica son la *vicarianza* o subdivisión de un área geográfica anteriormente continua, y la *dispersión*, que implica la ocupación de un área donde la especie estaba ausente con anterioridad (Fig. 2.23). Algunos modelos combinan la vicarianza con la especiación simpátrica (Fig. 2.28). Así, en lo que se conoce como *paralogía geográfica*, los eventos de vicarianza alopatrica operan sobre poblaciones previamente segregadas desde el punto de vista reproductor (muchas veces ya constituidas como especies), por lo cual los eventos de especiación se producen por duplicado y de forma coetánea (Crisci 2001).

10.5. Pautas y ritmos

La velocidad de la evolución de especies vendría definida iconográficamente por dos pautas de desarrollo filogenético, una retardada, la *braditelia* (evolución lenta) y otra acelerada, la *taquitelia* (evolución rápida) (Fig. 2.29). La *taquitelia* normalmente opera en relación con poblaciones que pasan desde un ámbito adaptativo a otro con brusquedad. Sin embargo, en la teoría sintética, la evolución de las categorías taxonómicas superiores se considera una continuación de los procesos que dieron lugar a las especies, pero operando sobre escalas de tiempo mayores y con cambios genéticos y ambientales añadidos (Jablonski 2000). El

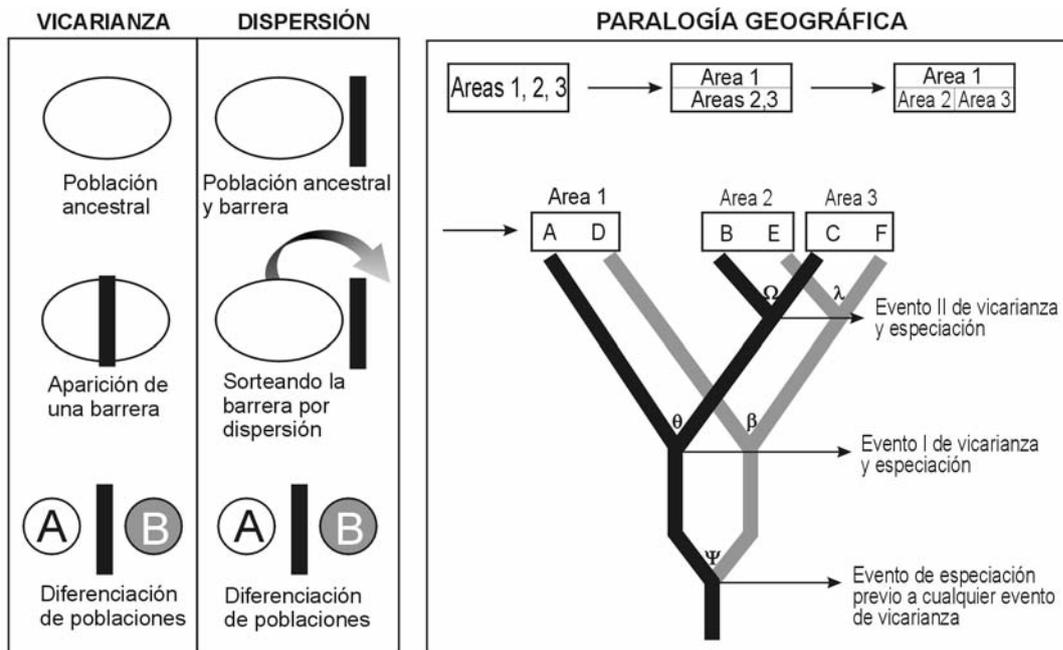


Figura 2.28. Paralogía geográfica como resultado de un evento de especiación independiente de la vicarianza del área. Crisci (2001)

Modo	Nivel	Adaptación	Pauta	Cambio morfológico
ESPECIACIÓN	subespecie, especie, género	adaptación local y segregación casual	múltiples ramificaciones y anastomosis	menor intensidad; color, tamaño, propor-
EVOLUCIÓN FILÉTICA	subfamilia, familia	postadaptación	múltiples ramales bifurcados	similar a la especiación, pero de
EVOLUCIÓN CUÁNTICA	familia, orden, etc	preadaptación	cambio súbito y agudo, desde una posición a otra	pronunciado o radical en los sistemas mecánicos y fisiológi-

Tabla 2.1. Caracterización de los distintos modos de evolución, según Simpson (1944)

modelo de Simpson es suficientemente explícito sobre este punto (Tabla 2.1).

La *anagénesis*, o evolución progresiva, hace referencia a los cambios que tienen lugar dentro de un linaje a través del tiempo. La *anagénesis* resulta muchas veces de la combinación de procesos, clases de células u órganos; en virtud de ella resultan procesos complejos, tejidos o sistemas de órganos nuevos.

La *cladogénesis* se refiere a la diversificación o multiplicación de linajes. Para la teoría sintética, el fenómeno cladogenético por excelencia es la especiación. La *estasiogénesis* significa rigidez filogenética o estabilización. La cladogénesis y estasiogénesis a menudo discurren

con más lentitud y según los principios del gradualismo filético.

Basándose en que el curso del desarrollo filogenético es muchas veces paralelo en distintos grupos o presenta una orientación unilateral (*ortogénesis*), se ha postulado a menudo la existencia de factores determinantes de la macroevolución. En realidad, estas líneas de desarrollo sólo demuestran que existe una "canalización" de las variantes mutativas debida, en especial, a la acción siempre en un mismo sentido que presenta la selección cuando las condiciones ambientales se mantienen más o menos constantes.

Las semejanzas debidas a la herencia de un carácter a partir de un antepasado común se llaman *homologías*. Las semejanzas entre los miembros u órganos de especies diferentes que no se deben a su herencia de un antepasado común, sino a que se encuentran adaptados a funciones similares, se denominan *analogías*. Las relaciones de homología y analogía no están siempre ligadas, como veremos más adelante.

Las técnicas de biología molecular han permitido medir las diferencias existentes entre especies y expresarlas, por ejemplo, como la proporción de nucleótidos o aminoácidos que han cambiado. Las tasas de cambio evolutivo pueden así, ser determinadas con cierta precisión, lo que ha llevado a proponer el uso del DNA y de las proteínas como relojes evolutivos. En realidad, la propia teoría neutral implica la existencia de un *reloj molecular* de la evolución. Esto es así porque la probabilidad de que haya una sustitución en un gen es constante; por ello el número de diferencias entre dos especies reflejaría el tiempo transcurrido desde su separación de un ancestro común.

Durante las últimas décadas, la acumulación de datos sobre evolución molecular ha llevado a la conclusión de que el reloj no es exacto (Ayala 2001). Por supuesto, el reloj molecular no es un reloj metronómico, sino estocástico

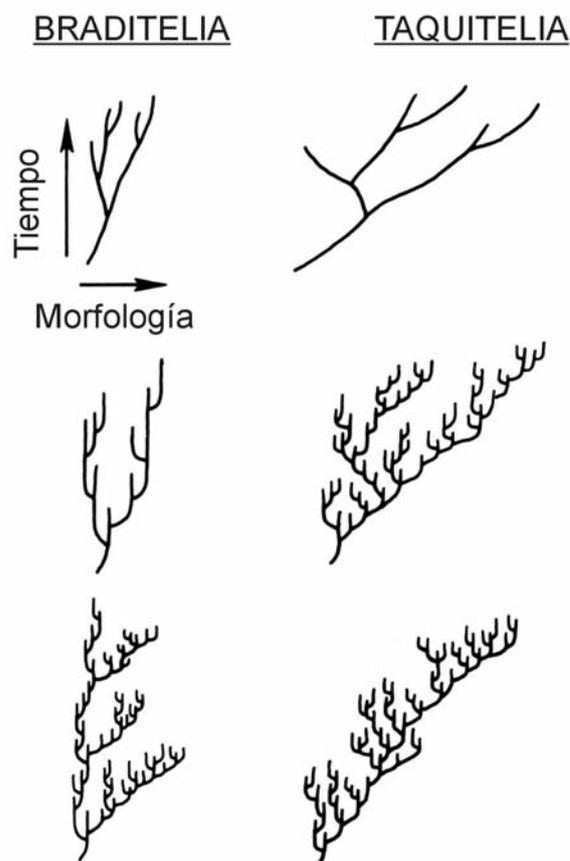


Figura 2.29. Braditelia y taquitelia: dos modalidades de ritmo evolutivo. Niklas (1997)

(funciona con medidas de la probabilidad de que los cambios ocurran) y, por ello, cuando se aplica a períodos de tiempo muy largos, puede ser bastante fiable.

10.6. “Observando” la especiación

En general, la especiación no es observable directamente, sino algo discutible después de que el hecho haya tenido lugar. No obstante, algunos eventos individuales supuestamente conectados con el origen de una especie pueden ser observados en la naturaleza o simulados en el laboratorio. Un caso es el de los archipiélagos de Hawaii: las áreas aisladas geográficamente sirven a menudo como laboratorios modernos para el estudio de la especiación. La evidencia geológica verifica que las principales islas de Hawaii tienen apenas unos cuantos millones de años de existencia (Niklas 1997). Así, las especies que se encuentren solamente en estas islas deben haber evolucionado recientemente y los estudios biológicos sobre las mismas proporcionar información valiosa sobre el tópico.

La conclusión global que emerge de los estudios realizados en Hawaii es que *la especiación se acelera ante la perturbación física o biológica*, la cual fragmenta poblaciones y produce subpoblaciones genéticamente aisladas que acaban por producir nuevas especies, a menudo en intervalos de tiempo muy cortos. Los organismos pequeños que completan con rapidez su ciclo vital son los primeros candidatos a la especiación en estas condiciones, debido a sus altas tasas de mutación y a que la tasa de cambio en las frecuencias alélicas de la población tienden a incrementarse con la tasa de reproducción.

Aparte de los famosos experimentos, ya mencionados, de Karpechenko (1927), una de las investigaciones de laboratorio más relevantes sobre la especiación la constituye el trabajo de Rieseberg et al. (1996), quienes reconstruyeron los cambios genéticos que producen la formación de una especie silvestre diploide de girasol que vive en las dunas de Arizona y Utah (*Helianthus anomalus*). En condiciones de laboratorio, estos cambios son repetibles a lo largo de experimentos independientes. *H. anomalus* parece haber surgido por especiación simpátrica recombinatoria, un proceso por el cual dos especies hibridan y el genoma híbrido llega a constituirse en una tercera especie aislada reproductivamente de las especies paren-

tales, en este caso *H. annuus* y *H. petiolaris*. Las tres especies son anuales y autoincompatibles. Las dos especies ancestrales a menudo forman grandes masas de híbridos con individuos semiestériles, con problemas meióticos. Sin embargo, a lo largo de varias generaciones, estas disposiciones meióticas que producen la incompatibilidad pueden ser sorteadas, produciéndose un nuevo genoma que es fértil pero incompatible con los genomas ancestrales.

11. Notas sobre evolución de sistemas reproductores

El método principal para investigar la naturaleza de la transmisión génica es el cruzamiento. Los organismos eucarióticos capaces de reproducirse sexualmente pueden cruzarse entre sí. Ello implica fusión de células sexuales, plasmogamia, cariogamia, meiosis y formación de gametos. Si los genes analizados actúan sobre todo en la haplofase, se habla de *herencia haplogenotípica*; si la expresión de los genes se da en la diplofase, la herencia es *diplogenotípica*. Ciertos fenómenos de herencia deben producirse mediante genes no localizados en el núcleo celular ni en los cromosomas (*herencia extracromosómica*). Finalmente, pueden realizarse también experiencias de cruzamiento en organismos procarióticos e incluso en virus, aunque carezcan de reproducción sexual en el sentido convencional.

Los sistemas de recombinación son de una importancia decisiva en biología evolutiva. En procariotas predominan procesos de reproducción asexual aunque, como veremos más adelante, no se pueden desestimar otros procesos —denominados a veces “*parasexuales*” como la transformación, la conjugación y la transducción. Casi todos los eucariotas primitivos son haplontes, con mitosis y diferenciación de caracteres en la haplofase. En muchas líneas evolutivas, sin embargo, al producirse reproducción de fases nucleares, empiezan a darse mitosis en la fase diploide (o dicariótica) y finalmente se originan grupos de estirpes diplohaplontes o diplontes, con la fase $2n$ muy desarrollada. Esto es importante desde una perspectiva hereditaria, porque en la diplofase son posibles fenómenos como la *recesividad* y la *dominancia*, así como una mayor homeostasis.

La diferenciación sexual es un rasgo común a la mayoría de los eucariotas y conduce, en último término, a la *cariogamia* de núcleos celu-

lares, y más adelante, a la *meiosis*. En las especies hermafroditas o monoicas, la formación de gametos masculinos y femeninos viene determinada por reguladores internos y, a menudo, depende también del ambiente, en cuyo caso se dice que la determinación sexual es modificativa o fenotípica. Ejemplos de ello pueden encontrarse en un gran número de algas, hongos y embriófitos. En las especies dioicas, los individuos masculinos y femeninos permiten reconocer ante todo una determinación genotípica del sexo. La dioecia de los gametófitos de muchas algas, hongos y musgos está determinada de modo haplogenotípico, mientras que en los esporófitos de los espermatófitos está controlada diplogenotípicamente.

La fecundación cruzada es lo más habitual en la mayor parte de los grupos animales (Mayr 1963). En angiospermas, sin embargo, la separación de sexos es la excepción y solo un 4-5% de ellas son dioicas. La incidencia de la dioecia viene a ser variable geográficamente, siendo en general más alta en ambientes tropicales (Silvertown et al. 1997). La mayor parte de las angiospermas son hermafroditas, incluso al nivel floral. Esto debería ocasionar altos porcentajes de autogamia. Sin embargo, no es así porque se han desarrollado mecanismos para favorecer la fecundación cruzada y minimizar, prevenir o controlar la autogamia: desde la *heterostilia* (Fig. 2.19) y la *dicogamia* hasta sofisticados sistemas de *incompatibilidad gametofítica* y *esporofítica* (Figs. 2.21, 2.22).

No se sabe cuáles eran los mecanismos de reproducción en las primeras angiospermas (Dilcher 2001). Para algunos autores, el *hermafroditismo floral* pudo haber evolucionado para evitar o limitar la fecundación cruzada, debido a que la autogamia también confiere muchas ventajas en situaciones ecológicas que pueden ser comunes, especialmente en contexto pionero (Thomas & Spicer 1987). Otra línea de especulación sostiene que la incompatibilidad gametofítica (Fig. 2.21) es ancestral y que los sistemas esporofíticos (Fig. 2.22) son derivados (Briggs & Walters 1997).

Con relación a la heterostilia, parece posible que los stocks ancestrales fueran homomórficos y que el fenómeno surgiera para precisar la polinización. Los estudios filogenéticos al respecto sugieren que la heterostilia habría aparecido muchas veces en la historia evolutiva de las angiospermas (Silvertown et al. 1997). En muchos casos también se ha podido demostrar

la evolución de especies autocompatibles desde ancestros autoincompatibles (Gifford & Foster 1989).

Otra conexión es la que se ha establecido a veces entre la evolución de la autocompatibilidad y la *dioecia*. Hay estudios sobre biología de la reproducción que muestran que, cuando se trata de una especie autocompatible, un solo individuo puede ser suficiente para iniciar una colonia que se reproduzca sexualmente en una isla o en un nuevo hábitat. Esto no es posible en el caso de las especies autoincompatibles, como se ha observado en multitud de géneros en las Galápagos, con *Nigella* en el Mediterráneo oriental y con *Papaver* en islas escocesas (Briggs & Walters 1997).

Curiosamente, las plantas dioicas son abundantísimas en algunas islas como Nueva Zelanda y Hawaii. Quizá ello haya sido posible por la intervención de la *dispersión a larga distancia*, en varias ocasiones, o en un episodio único con muchas diásporas (incluyendo, en cualquier caso, la llegada de los dos sexos). Otra posibilidad es que las poblaciones colonizadoras autocompatibles sufrieran depresión endógama y hubiera una selección positiva via *ginodioecia*. Para muchos autores, los ancestros de la mayor parte de las *plantas agamospérmicas* son especies autoincompatibles (Briggs & Walters 1997, Hall 1998).

Una de las líneas de investigación más prometedora es la de los mecanismos evolutivos que han definido las pautas de reproducción en poliploides. En una reciente recopilación de estudios experimentales, Soltis & Soltis (2001) han evidenciado algunos fenómenos generales: (1) los poliploides, tanto a nivel de individuos como de poblaciones, mantienen niveles más altos de heterozigosis que sus progenitores diploides, (2) los poliploides toleran niveles más altos de autogamia, (3) los poliploides de helechos tienen niveles más altos de autogamia que sus parentales diploides, (4) la mayor parte de las especies poliploides son polifiléticas, (5) la diversidad génica y genómica entre poliploides es mayor, y (6) los procesos de redistribución genómica (mutaciones cromosómicas, transferencia horizontal) son muy comunes entre poliploides y parecen haber tenido consecuencias beneficiosas tanto a través de patrones bioquímicos como de adaptación al nivel ecológico.

12. La evolución en relieve: paisajes adaptativos

12.1. Iconografía de una metáfora

La literatura evolutiva incluye numerosas representaciones gráficas de la adaptación, pero ninguna tan atractiva como la propuesta por Sewall Wright en el Congreso Internacional de Genética de 1932 en Ithaca, Nueva York. Wright concibió la selección natural como un “paseo por un paisaje de aptitudes”, y definió las dimensiones de dicho paisaje, su amplitud y profundidad, en términos de las posibles combinaciones genotípicas dentro de una población (Wright 1968-1978). El modelo gráfico de Wright ha servido de inspiración a multitud de investigadores posteriores (Kauffman & Levin 1987) y forma las bases de un buen número de

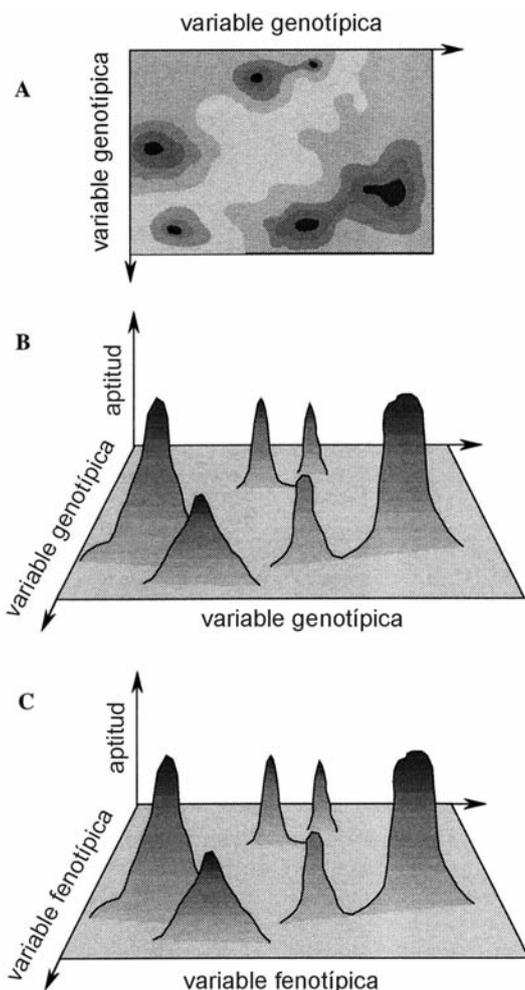


Figura 2.30. Metáfora de Sewall Wright en relación con la evolución adaptativa: paisaje de aptitudes para todas las permutaciones genotípicas. A. Imagen bidimensional de las regiones de elevada (manchas oscuras) y baja aptitud (manchas claras). B. Imagen tridimensional de aptitudes de los genotipos. C. Imagen tridimensional de aptitudes de los fenotipos. Los máximos genotípicos y fenotípicos no tienen por qué coincidir, como en el caso ilustrado. Niklas (1997)

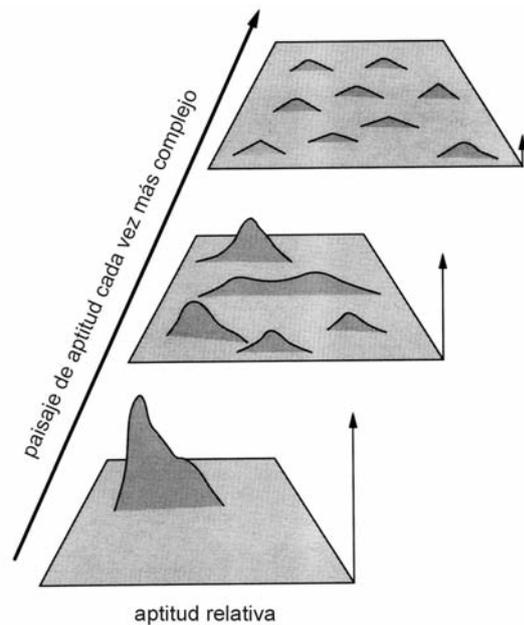


Figura 2.31. Relación entre la complejidad de un paisaje de aptitudes y el número de tareas biológicas a las que se enfrenta un organismo simultáneamente para asegurarse la supervivencia y la reproducción. Al aumentar el número de tareas, también aumenta el número de picos adaptativos, pero la eficacia relativa de éstos es menor. Niklas (1997)

figuras en este libro, la mayor parte de las cuales han sido elaboradas por Niklas (1997).

Suponiendo que cada gen tiene dos alelos, la representación más simple, de acuerdo con el modelo de Wright, se describiría como un conjunto de ejes ortogonales (uno para cada alelo de cada gen). Si dibujamos líneas de contorno alrededor de los genotipos que confieren la misma aptitud a sus fenotipos, obtenemos un mapa plano (Fig. 2.30). La aptitud de todas las combinaciones posibles de genotipos se puede representar sobre un eje vertical, por lo que el paisaje se convierte en tridimensional, con valles de eficacia ocupados por los genotipos menos aptos y picos de eficacia ocupados por los más aptos (Fig. 2.30). Como la selección natural iría eliminando los genotipos menos aptos en los valles, y las laderas suponen mayor aptitud, la composición genética de una población se “pasearía” de modo ascendente. Dado que el vehículo de este paseo es más el fenotipo que el genotipo, el paisaje de aptitudes puede ser refundido en términos fenotípicos (Fig. 2.30).

Wright tuvo su parte de responsabilidad en la construcción de la *Síntesis* y, por ello, parece esperable que cada paseo sobre un paisaje de aptitudes venga a ser la consecuencia de los efectos combinados –no necesariamente antagónicos– del azar (las mutaciones) y el determi-

nismo de la selección natural. Pero hay otros cinco aspectos dignos de mención. El primero es que los paseos no representan un proceso consciente. En segundo lugar, algunos paseos pueden ser imposibles, porque la selección natural actúa sólo sobre las variantes fenotípicas dentro de una población, y algunos fenotipos concebibles puede que nunca sean adquiridos durante el desarrollo. Tercero, aunque no todos los fenotipos son posibles, puede darse el caso de que fenotipos diferentes confieran aptitudes idénticamente altas; en consecuencia un paisaje adaptativo puede tener picos múltiples. Cuarto, el paisaje tridimensional es una simplificación exagerada: cada fenotipo es la suma de muchas características vegetativas y reproductoras, cada una de las cuales contribuye a la aptitud total de un organismo individual, y por ello, el paisaje fenotípico quedaría representado más adecuadamente de forma multidimensional. Quinto, además de la complejidad espacial, el paisaje de aptitudes varía a lo largo del tiempo con los cambios físicos y biológicos del ambiente.

12.2. Limitaciones del modelo de Wright

La metáfora de Wright puede inspirar la noción errónea de que la evolución produce inevitablemente organismos perfectos. Pero los ocupantes de los picos adaptativos no son nunca “perfectos”, porque el ambiente está cambiando constantemente, porque la selección natural no puede crear nuevos fenotipos y porque la variación que existe en una población es el resultado de la mutación azarosa y de la composición genética inicial de una población colonizadora, entre otros factores. Asimismo, la variación fenotípica dentro de una población refleja una historia evolutiva de descendencia con modificación a través de una larga serie de ancestros.

12.3. “Paisajes” de evolución vegetal

El punto de vista tradicional es que las plantas tienen un desarrollo más plástico que los animales, quizá porque su “sedentarismo” les impide escapar a su ambiente, o porque el metabolismo vegetal está más sintonizado con el contexto ambiental que el metabolismo animal, o porque el desarrollo vegetal depende más del ambiente (Bell 1992). Otro rasgo importante es que las plantas pueden no ser capaces de alcanzar la orquestación ontogenética que consiguen algunos animales (Dennett 1995). Las

plantas presentan menos tipos diferentes de células, y éstas no tienen libertad para moverse dentro del cuerpo vegetal, como ocurre en el desarrollo animal. Cualesquiera que sean las razones, la plasticidad ontogenética de las plantas es tan llamativa que uno tiene la impresión de que los paseos adaptativos en plantas deberían tener menos restricciones.

Es importante tener en cuenta que cada organismo debe enfrentarse a muchos problemas diferentes para crecer, sobrevivir y reproducirse. Y que, sin duda, algunos de estos objetivos tienen diferentes requerimientos fenotípicos. Por ejemplo, para crecer y reproducirse, las plantas requieren luz solar. Conforme aumenta la superficie expuesta a la luz y disminuye el volumen del receptor, aumenta la eficacia de la intercepción (Niklas 1983). Digamos que la “obligación” biológica de las plantas para interceptar luz solar se cumple mejor con fenotipos que poseen altas relaciones numéricas de la superficie respecto al volumen (s/v). Estos fenotipos pueden ser sostenidos con facilidad en el agua, porque ésta mantiene la estructura vegetal constantemente hidratada. En tierra, el agua se pierde a través de las superficies expuestas a la atmósfera y, por eso, las plantas terrestres consiguen hacer disminuir s/v, de forma crítica si viven en ambientes muy desecantes.

Otro conflicto a la hora de elaborar “paisajes adaptativos” con plantas surge cuando se consideran al mismo tiempo la intercepción de la luz y la estabilidad mecánica (Niklas 1997). En general, la intercepción luminosa se maximiza cuando los órganos fotosintéticos se orientan de forma horizontal al sol. Pero esta orientación también maximiza la tendencia a que las hojas y tallos se doblen y quiebren. Así, la orientación que maximiza la intercepción se opone a la que minimiza el riesgo de fallo mecánico.

En el curso de la evolución, parece que las plantas se las han arreglado para reconciliar estos y otros requerimientos fenotípicos produciendo diseños intermedios, es decir, fenotipos que funcionan suficientemente bien, aunque no tan bien como podría suponerse en caso de que el único objetivo fuera la supervivencia y el éxito reproductor (Niklas 1997). Aunque los organismos no son máquinas, la relación entre el número de tareas funcionales que un organismo puede desempeñar para sobrevivir y reproducirse y el número de fenotipos que confieren la misma eficacia global es algo similar a

la relación entre el número de diseños igualmente eficaces de un artefacto ingenieril y el número de tareas que el artefacto debe ser capaz de ejecutar (Fig. 2.31). La teoría y la práctica de la ingeniería muestran que conforme aumenta el número de funciones que un artefacto debe llevar a cabo, aumenta el número de diseños igualmente eficientes (Dawkins 1986). Al mismo tiempo, la eficacia con la que se ejecuta una función decrece conforme aumenta el número de tareas.

Si estas generalizaciones son correctas en evolución vegetal, debería darse el caso de que al aumentar el número de funciones biológicas que una planta debe llevar a cabo, el número de picos adaptativos sobre un paisaje de aptitudes se incrementara, mientras que las alturas (aptitud relativa) de cada uno de los picos deberían decrecer. Aunque *a priori* no hay razón por la que los organismos tengan que suscribir los principios teóricos de la ingeniería, parece razonable suponer que la aparición del *fenotipo multifuncional* tenga algún coste en términos de eficacia específica o particular.

12.4. Paseando con fósiles: morfoespacios de Niklas

Una ventaja de la versión fenotípica del paisaje de Wright es que los paseos adaptativos pueden compararse con los itinerarios evolutivos extraídos del registro fósil. Esto es precisamente lo que ha hecho *Karl Niklas* de forma magnífica en varios artículos (Niklas 1983, 1986, 1994) y, más recientemente, en su libro *"The evolutionary biology of plants"* (Niklas 1997). Si, como hemos comentado, las plantas han evolucionado de acuerdo con las presiones de las leyes físicas y químicas, los paseos hipotéticos deberían reflejar las tendencias que se observan en el registro fósil. En cualquier caso, *sería de ingenuos creer que comprendemos la complejidad de la vida vegetal con tal precisión como para simular en un ordenador el curso de su evolución*. Los paisajes de Wright y Niklas sólo permiten ilustrar algunas pautas concretas o confrontar ciertas preconcepciones sobre evolución.

El *modus operandi* de Niklas (1997) ha sido construir un conjunto con todos los fenotipos concebibles, asignar una aptitud a cada fenotipo y, comenzando con un ancestro hipotético, simular transformaciones que conduzcan desde éste hasta descendientes progresivamente más aptos. El universo hipotético de todos los fenotipos concebibles es denominado "*morfoespacio*", haciendo referencia a un dominio que contiene todas las posibilidades anatómicas o morfológicas. Al asignar aptitudes, lo que hacemos es construir una secuencia de fenotipos desde el ancestro hasta el último descendiente. La secuencia de paseos adaptativos viene así dictada por el curso de los eventos evolutivos.

tipos concebibles es denominado "*morfoespacio*", haciendo referencia a un dominio que contiene todas las posibilidades anatómicas o morfológicas. Al asignar aptitudes, lo que hacemos es construir una secuencia de fenotipos desde el ancestro hasta el último descendiente. La secuencia de paseos adaptativos viene así dictada por el curso de los eventos evolutivos.

13. Contingencia y determinismo en la Síntesis

La *Síntesis* viene a mostrarnos que la evolución opera con el objetivo de la reproducción y la supervivencia, y que cada organismo es el resultado tanto del azar como de la selección que el ambiente impone (Ayala et al. 2001). Así, lo que se conoce como evolución adaptativa es tanto el resultado de la *contingencia* como de la pauta (Niklas 1997).

La contingencia es un importante factor en la historia de la vida. Si el gran experimento evolutivo comenzara de nuevo, si toda la vida de la Tierra fuera catastróficamente destruida y la evolución tuviera que partir de cero, indudablemente seguiría un curso diferente. La más mínima diferencia en las condiciones iniciales afectaría en cascada a todos los sucesos posteriores. Cuando hay una parte de azar en un proceso, por pequeña que ésta sea, la improbabilidad estadística de duplicar la secuencia de eventos es tan alta que se roza lo imposible (*Principio de Dollo*). Se acepta, pues, que la evolución es *irreversible*. Algunas tendencias pueden ser revertidas en líneas generales, pero nunca los detalles de una trayectoria evolutiva. Nunca es la misma historia. Las repeticiones se dan porque las leyes de la física no pueden ser sorteadas por ningún experimento evolutivo: la gravedad hace que los cuerpos caigan, los gases se expanden cuando se calientan, los fluidos ejercen presión si se intenta limitar su flujo, la intensidad luminosa decrece al alejarnos de la fuente, etc.

Para hablar de evolución, debemos integrar el pasado y el presente. La configuración de una planta dependerá de su propia y contingente historia evolutiva, de los mecanismos discurrecidos, de las limitaciones de su propio pasado. Pero, igualmente, habrá un componente exógeno o ambiental. Determinar los "modos" y los "tiempos" para cada proceso es el asunto crucial de la investigación evolutiva.

3

RECONSIDERACIÓN DE LA SÍNTESIS Progresos y nuevas perspectivas en la investigación evolutiva

1. Introducción

Aunque la mayoría de los biólogos aceptan los planteamientos de Darwin, confiriéndoles altos grados de credibilidad, hay que decir que esta situación no se consolida hasta bien entrado el siglo XX, llegando a ser especialmente sólida en la década de los sesenta (Holton 1998). Recientemente, sin embargo, existe una amplia tendencia a dudar que el papel de la selección natural sea tan robusto en la explicación de las pautas evolutivas como se ha estado admitiendo. Esto no implica ninguna denigración del legado de Darwin, el cual fue un gran pensador y un afanado investigador en una época en que los profesionales de la ciencia no eran precisamente proclives a excursiones dialécticas fuera del dogma creacionista. Pero hoy día tenemos mucha más información y no pocos piensan que seguimos dependiendo excesivamente del planteamiento darwiniano.

Actualmente, la teoría evolutiva sufre un problema opuesto al que tenía Darwin: un exceso de información. Los especialistas hacen bien en mantenerse en su pequeño rincón profesional. Los bioquímicos y fisiólogos tienen a su disposición cada semana mucho más de lo que pueden leer o comprender. Los paleontólogos apenas están comenzando a descifrar la ingente cantidad de fósiles que han sido descubiertos en los últimos diez años. Existen volúmenes interminables de genética bacteriana sobre *Escherichia coli* y otro tanto sobre la genética de *Drosophila*, *Neurospora*, *Antirrhinum*, *Arabidopsis*, *Nicotiana* o *Zea*. Los ecólogos cada vez tienen más dificultades para establecer modelos integrados de ecología y evolución, y los taxónomos se confunden con la multiplicidad de datos que ha proporcionado la secuenciación de DNA, RNA y proteínas en los últimos años. La inclusión de todo esto en un texto o en un ciclo de conferencias está fuera del alcance de la capacidad humana.

A los científicos nos gusta darle forma numérica a nuestras ideas para proporcionarles un

halo de credibilidad. De ahí que la genética de poblaciones se mantenga saludable e influyente en muchos ámbitos. Pero lo cierto es que esta disciplina ha resultado ser menos firme que la mecánica clásica. Su principal variable, la frecuencia génica, es sólo raras veces medible en la práctica; su principal variable independiente, la aptitud o eficacia (*fitness*), es difícilmente abstraible, porque es imposible determinar en qué medida la supervivencia es el resultado de genes especiales o de circunstancias accidentales.

Un organismo no puede ser tratado simplemente como el producto de muchas proteínas producidas por otros tantos genes. Los genes tienen efectos múltiples y la mayoría de los caracteres dependen de muchos genes. La selección génica parece más accesible en organismos simples y, por tanto, la genética de poblaciones se aplica mejor a las bacterias que a los animales complejos, donde el *pleiotropismo* es común. No existe tampoco consenso evolutivo sobre si el énfasis debe ser situado en los genes, sus combinaciones, la síntesis de proteínas o el modo en que unos genes activan y desactivan a otros. La herencia mendeliana ya no vale para explicar muchos fenómenos hereditarios. No existe ninguna teoría sencilla que permita aunar todos los conocimientos actuales de genética.

Las ideas evolutivas han continuado “evolucionando” desde la consolidación de la *Síntesis*. La teoría sintética enfatiza lo que afecta al origen, desarrollo, mantenimiento y desaparición de las entidades que consideró como participantes evolutivos. En este sentido, la mutación, la recombinación, la adaptación-selección, la deriva genética y la especiación son primordiales. Pero se echan de menos, sin embargo, procesos moleculares posiblemente importantes y consideraciones formales de los procesos que afectan a nacimientos, muertes y ordenación de las poblaciones, especies y taxa de rango más alto (Vrba & Eldredge 1984). También falta cualquier integración formal de (1) los procesos de desarrollo, (2) los procesos ecológicos, (3) la

coevolución, (4) la endosimbiosis y (5) la transferencia génica horizontal. Y es particularmente relevante que ni Dobzhansky, ni Mayr ni Simpson debatieran sobre las poblaciones en un sentido ecológico.

2. Objeciones más reiteradas a la teoría sintética

2.1. Sobre el papel del azar en el proceso adaptativo

Pocos biólogos negarán que las plantas y los animales parecen bien diseñados para enfrentarse a sus entornos particulares, pero no existe consenso sobre si las características que permiten a los organismos sobrellevar este contexto ambiental están determinadas por presiones de selección o por accidentes históricos fortuitos. *El debate no es sobre si la evolución existe, sino sobre la importancia relativa de los procesos en tiempo y modo.*

La mayoría de los biólogos consideran la evolución biológica como un fenómeno imprevisible, se dice que contingente; es decir, que no responde a un determinismo riguroso, sino que emparenta mucho más con la indeterminación estadística, típica por ejemplo, de la teoría cuántica de las partículas (Schrödinger 1997). El azar actúa como estímulo que desencadena el funcionamiento de los mecanismos y modalidades evolutivas; es decir, crea nuevas condiciones iniciales, desencadenando nuevos procesos que se van a desarrollar, según las circunstancias, hasta que un nuevo acontecimiento de azar venga a perturbar el sistema.

Se puede decir que *el azar es generador de contingencia, pero que se realiza a través de modalidades*. En el caso de la evolución biológica, la contingencia se expresa en el margen limitado de los posibles impuesto por las restricciones de las estructuras vivientes; es decir, el azar sólo puede hacer lo que es posible técnicamente, mecánicamente y funcionalmente. El azar puede intervenir durante la formación de los gametos, durante la fecundación o durante la recombinación de los caracteres fijando el programa genético de los individuos. Este lógico genético será sometido a los azares de las mutaciones, algunas de las cuales son provocadas por fenómenos exteriores.

Conviene tener en cuenta que *la teoría neutra de la evolución molecular* (Kimura 1983) ha tenido un gran impacto sobre la biología moder-

na. Dicha teoría sostenía que la mayor parte de los cambios evolutivos a nivel molecular de las especies no son el producto de la selección positiva de los alelos ventajosos sino de la deriva genética de mutantes que son selectivamente neutros o casi neutros. Para muchos, la teoría neutra ha reemplazado a la selección natural como agente de cambio molecular, al tiempo que habría acelerado un nuevo campo de investigación e incitado a los neodarwinistas a lograr explicaciones seleccionistas efectivas de la variabilidad genética a escala molecular (Fontdevila & Moya 1999). La teoría neutra se encuadraría dentro del conjunto de modelos explicativos que tienen el azar como punto de referencia.

El desarrollo, también, puede ser sensible a los factores del medio, que condicionan el aspecto del adulto. Desencadenará, de entre todos los programas disponibles, aquellos que serán compatibles con el entorno. El azar de las circunstancias vitales también puede determinar que un individuo llegue o no a la madurez sexual. Todas estas intervenciones del azar, de series causales independientes de origen externo, perturban los procesos o mecanismos ya en marcha para desencadenar otros. En suma, estas perturbaciones introducen contingencia en la evolución y hacen que ésta sea imprevisible.

La teoría sintética no incluía la parte de jerarquía debida a los diversos niveles de acción del azar, de su significado en cuanto a las modalidades de la expresión de los posibles de lo vivo, y sobre todo, no tenía en cuenta las grandes posibilidades de las alteraciones cronológicas de los itinerarios de desarrollo. Aún así, el azar está limitado por las restricciones internas. Los límites de expresión de los posibles están canalizados por las restricciones estructurales y funcionales impuestas a los organismos. Necesidad y azar son, por tanto, dos componentes complementarios de la evolución de la vida y, para muchos (Lewin 1997, Hall 1998, Morris 2001), esta complementariedad no está suficientemente reflejada en el método de investigación que surge de la *Síntesis*.

2.2. Reduccionismos

Una objeción común surge del hecho de que, del conjunto de acontecimientos históricos efectivos, desde las mutaciones hasta la extinción de un orden entero o el desarrollo de comunidades particulares, solamente un pequeño sub-

conjunto es tratado explícitamente por la teoría. Esta se refiere directamente sólo a las cuestiones del origen de las mutaciones, además del mantenimiento y modificación de la variación genética dentro de las poblaciones. La relación de la especiación con la macroevolución resulta poco definida (Bennett 1997, Lewin 1997, Willis & McElwain 2002).

En general, la teoría sintética habría ignorado la especiación cuando se ha enfrentado a los fenómenos a gran escala de la *macroevolución*, prefiriendo ver pautas tales como las tendencias o las radiaciones adaptativas *como una mera acumulación al pormayor del cambio adaptativo convencional* darwinista (Kauffman & Levin 1987).

Resulta curioso que Lewontin (1991), - que cuando se enfrenta a la ciencia real es extremadamente reduccionista, en el curso de los años, se haya mostrado cada vez más crítico con la teoría sintética, hasta llegar a manifestar que “tal vez necesitamos un nuevo enfoque, uno más holístico, en el sentido de avanzar por la jerarquía de la existencia.... Los genes no existen aisladamente, en agrupaciones aleatorias como las judías en una bolsa. Vienen empaquetados con otros genes, y el modo de actuar de un gen es en gran medida una función de cómo actúan los demás.... contexto e interacción no son simplemente efectos de segundo orden que deban superponerse a un análisis primariamente monádico. El contexto y la interacción pertenecen a la esencia”. En la misma línea holística se establece el concepto de *consiliencia* del sociobiólogo Edward Wilson (1999).

Algunos biólogos podrían haber ido demasiado lejos a la hora de exaltar el gen sobre el organismo y el hecho de que un ser vivo “*es poco más que el medio del que se valen los genes para replicarse*” (Dawkins 1979) y “*la evolución no es más que un telar encantado de códigos de DNA*” (Dawkins 1998). Esto son más sentencias ideológicas que científicas: los genes no son entidades independientes sino partes ligadas a un complejo orgánico que explica su razón de ser. Todas las partes de una célula están en continua interacción, y las interacciones génicas son tan importantes como sus efectos en la confección del individuo. No se puede reducir el papel de la selección a la dinámica génica, olvidando los organismos, los grupos y las especies.

2.3. Insuficiente atención al registro fósil

El recurso al registro fósil es raro en los escritos de la *Síntesis*. Muchos libros importantes sobre

evolución publicados durante los últimos 20 años han ignorado completamente el registro fósil o lo han utilizado simplemente para ejemplificar aspectos observados en organismos actuales (Maynard Smith 1987, 1988, 1993, Ridley 1987, 1993, Dawkins 1997, 1998). De la mayoría de estos libros se deduce la pretensión de que la teoría sintética constituye un paradigma fuertemente asentado, una teoría general capaz de absorber los cambios y nuevos datos sin llegar a verse alterado sustancialmente. Sin embargo, el registro fósil proporciona una lectura, en principio diferente, de varios procesos importantes descritos en la teoría sintética (Schneider et al. 2002).

La interpretación de los linajes fósiles es otro punto de fricción. Se observa por ejemplo en la distinción entre *anagénesis* y *cladogénesis* (Simpson 1953, Futuyma 1986). La anagénesis corresponde a la progresión evolutiva en el seno de un linaje, mientras que la cladogénesis asegura la multiplicación de los linajes por medio de la escisión de una especie en dos o varias especies descendientes. La anagénesis aseguraría, de este modo, la perennidad de una especie. En la mayor parte de los casos, la anagénesis se traduce por la evolución gradual irreversible observada en los linajes fósiles, que los paleontólogos ha menudo han llamado *formación de especie filética* (Vbra 1985), debido a los cambios morfológicos importantes observados. Para muchos paleontólogos, la anagénesis se ha convertido abusivamente en sinónimo de evolución gradual (Andrews 1961). Dicho de otra forma, en la teoría sintética no se tienen en cuenta en la anagénesis los casos de estasis o de variaciones reversibles y repetitivas (Fig. 3.3), que prueban cierta estabilidad de la especie (Eldredge 1995).

2.4. Problemas con el concepto de especie

Los paleontólogos, más que ningún otro colectivo, encuentran muchos problemas con el concepto biológico (Mayr 1963): no se pueden definir las especies fósiles basándose en un condicionante genético o reproductor (Arthur 1988) (Fig. 3.1).

Un problema sustancial es la categorización de los *clones*. Muchos organismos se reproducen asexualmente, por lo cual no podemos saber si encajan o no en el concepto biológico convencional. Desde luego, no nos referimos solamente al caso obvio de las bacterias. En algunos anfibios y reptiles no se ha descrito

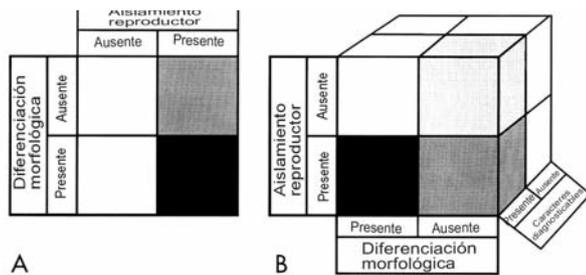


Figura 3.1. Discriminación de especies. La figura izquierda relaciona la diferenciación morfológica con el aislamiento reproductor. La mayor parte de los biólogos estarían de acuerdo en que una "buena" especie debe ser diferenciable y estar aislada de las demás, mientras que las especies "crípticas" (cuadrado gris) carecerían de significado. A la derecha se muestra un modelo en el cual se añade la presencia o ausencia de caracteres diagnósticos (Vrba & Eldredge 1984). El cubo negro sería equivalente a los linajes que se generan cuando se asocian el aislamiento y la transformación fenotípica. Existen otras posibilidades, incluyendo el aislamiento sin diferenciación o la adquisición de nuevos caracteres sin aislamiento completo (cubos grises)

reproducción sexual, habiendo sólo hembras que se reproducen por partenogénesis (Berry & Hallam 1986). Entre plantas, la reproducción asexual es todavía más común (Gottlieb & Jain 1988).

La existencia de varias subespecies en el seno de muchas especies vegetales, hace similarmente complicada la aplicación del concepto biológico. Más todavía si estamos ante complejos hibridógenos intra o interespecíficos (Silvertown et al. 1997). Pero sin duda, el problema de mayor calibre en la aplicación del concepto de especie prevalente en la *Síntesis*, es el de la transferencia génica horizontal (Rieseberg & Burke 2001). Algunos autores han encontrado pertinente el concepto de *compiloespecie* (Harlan & de Wet 1963, Nieto 1997) para referir un conjunto de especies genéticamente "agresivas", que capturan porciones del genoma de otras especies simpátricas por medio de introgresión. Obviamente, una compiloespecie debe tener barreras reproductoras muy débiles en su interior. La compiloespecie aparece asociada a procesos de reticulación, diversificación ecológica y pautas geográficas. *Armeria villosa* encajaría en este concepto (Fuertes et al. 1999).

Aunque hay algunos acuerdos básicos -por ejemplo, sobre la importancia del Efecto Fundador-, no es sorprendente que el sentido que se da al término "especie" varíe enormemente en la propia literatura neodarwinista (Simpson 1951, Stebbins 1974, Maynard-Smith 1987, Mayr 1993). Los conceptos y definiciones hacen intervenir diferentes asuntos y lo que realmente varía es el énfasis que se pone a

cada uno de ellos (Fig. 3.1). Incluiríamos aquí los aspectos relativos al *aislamiento reproductor*, el *grado de cohesión interna*, el *proceso de reconocimiento*, las *propiedades filogenéticas* (concepto monofilético) o las *propiedades de los especímenes estudiados* (conceptos morfológico, fenético, genético) (Paterson 1993, Wheeler & Meier 2000).

Deberíamos tener la mente abierta ante el hecho de que *no todas las especies surgen del mismo modo*: algunos eventos de especiación producen nuevos linajes que llegan a ser dominantes en contexto regional, mientras otros producen nuevas especies que nunca conquistan un recurso o adquieren una posición ecológica prominente. Por otro lado, puede que los paleontólogos hayan exagerado la importancia de la especie cronológica y de la anagénesis. Registros de mayor resolución deberían revelar cierto grado de cladogénesis (Miller 2001). Es importante retener a veces una *determinación utilitaria* de especie. Hablamos de unidades convenientes de clasificación definidas por biólogos con experiencia y usando toda la información disponible.

2.5. ¿Mutaciones adaptativas?

Se ha puesto en duda que todas las mutaciones bacterianas sean siempre aleatorias, levantando la sospecha de si no habrá "mutaciones adaptativas" provocadas por el medio (Culotta 1994). La polémica se levantó con los experimentos de Cairns a finales de los ochenta, el cual encontró que una cepa de *Escherichia coli* provista de un plásmido que portaba una mutación puntual era capaz de producir una gran cantidad de revertientes (*mutantes de fase estacionaria* o "mutantes adaptativos") (<http://www.ugr.es/eianez/>).

Tras mucha discusión sobre este hallazgo, Rosenberg (1997) ha proporcionado una explicación coherente. Al parecer, estas mutaciones ocurren en una subpoblación de células hipermutables. Podría decirse que existen "sitios calientes" y "sitios fríos" para las mutaciones de fase estacionaria. Ello puede deberse a la variabilidad en la formación de roturas en las dos hebras de DNA sobre las que actúa el mecanismo de reparación por recombinación.

Los detalles son complicados, pero, en cualquier caso, las consecuencias de estos hallazgos en el nivel evolutivo pueden ser profundas, ya que si determinados estímulos ambientales modulan a la baja el mecanismo de corrección

de malos emparejamientos, esto significa que pondrían en marcha programas mutacionales. En otras palabras, ¡ las mutaciones no serían siempre azarosas ! Hay que tener en cuenta que, en la teoría sintética, la mutación es azarosa en sus ocurrencias y consecuencias.

2.6. Panadaptacionismo y valor del sexo

La adaptación es el concepto central de la teoría evolutiva y a menudo parece obvia. El diseño de un cactus para la vida en el desierto encaja a la perfección con la idea de adaptación. Sin embargo, existen muchos biotipos diferentes de cactus y de plantas desérticas: nada más distante, por ejemplo, que la rara *Welwitschia mirabilis*, del desierto del Namib. Quizá todavía más sorprendente es la extraordinaria diversidad específica de las pluviselvas tropicales, con multitud de morfologías animales y vegetales que coexisten en biotopos aparentemente idénticos.

La estructura no siempre es fácilmente vinculable a los rasgos del hábitat, muchos rasgos útiles se han perdido en la historia evolutiva sin que hayan existido cambios sustanciales en el contexto ambiental; hay animales de diseño “maravilloso” que no son apenas abundantes, el tamaño de los dinosaurios no tiene explicación coherente, la reproducción es a menudo derrochadora,... (Wesson 1993). Surge la idea de que muchos rasgos no son adaptativos. Una explicación parcial es que dichos rasgos pueden ser adaptativos indirectamente: los genes tienen efectos múltiples (*pleiotropismo*) y un rasgo valioso puede tener consecuencias neutras o incluso negativas (Eshel et al. 2002). Pero en muchos casos, no hay explicación; la conexión entre ambiente y adaptación no es sencilla (Glover & Martin 2002). Los seres vivos tienen dinámicas internas, limitaciones y potencialidades que dependen de su propia naturaleza y de accidentes que han tenido lugar en los millones de años de historia evolutiva.

Desde una perspectiva adaptativa, por ejemplo, ¿cuál es, si la hay, la utilidad del sexo? Como especímenes del género *Homo*, podemos pensar, sería o jocosamente, que la vida sería un aburrimiento sin el sexo; y seguramente, no iríamos muy desencaminados en términos evolutivos. El sexo es esencial como pieza del puzzle histórico de la evolución. Pero su valor adaptativo no está, ni mucho menos claro. En los protistas, el sexo tiene en realidad poco que ver con la reproducción (Margulis et al.

1989): lo importante es la reestructuración del núcleo más que la producción de nuevos individuos, -lo cual se hace mucho más rápidamente por la vía asexual.

La razón que se suele dar para la prevalencia del sexo en muchos grupos es la de que permite la recombinación genética entre individuos diferentes, produciendo un mayor número de pautas desde las cuales los más eficaces pueden ser seleccionados para mejorar la especie y su adaptación al cambio ambiental (Stearns 1987). Uno de los defensores de este postulado es el famoso evolucionista inglés, John Maynard Smith. Al respecto, Gell-Mann (1994), en su libro *El Quark y el Jaguar*, refiere una anécdota: “En un congreso científico en Suecia, el evolucionista inglés John Maynard Smith hizo notar que mientras el sexo tenía ventajas obvias para las poblaciones, no estaba claro que las tuviera para los individuos. Brian Arthur, economista de Belfast, gritó desde la audiencia: “¡Vaya visión del sexo más inglesa!. Maynard Smith, tras encajar el golpe, replicó: “Deduzco por su acento que usted es irlandés. Bien, en Inglaterra por lo menos tenemos sexo”.

Anécdotas aparte, pensemos que esta explicación podría haberse mantenido durante décadas simplemente porque tiene sentido. O porque no hay otra explicación mejor. Pero los ecólogos y paleontólogos saben bien que las especies soportan muy mal los cambios ambientales: migran o se extinguen (Bennett 1997). Además, el sexo no se necesita para producir variación y es un método lento, costoso y arriesgado. No hay evidencias de que los organismos sexuales estén mejor adaptados a sus ambientes que los asexuales (Margulis & Sagan 1986, Dyer & Obar 1994). ¿Por qué hay tantas orquídeas, que a pesar de su “magnífico diseño”, se reproducen perfectamente de forma asexual? (Johansen & Frederiksen 2002).

En un sentido próximo, resulta curioso que las plantas que tienen mayor probabilidad de ser dioicas sean las de la pluviselva tropical, donde hay una enorme variedad de especies y la distancia entre unas y otras puede ser a veces muy grande (McShea 1991). En las regiones templadas, con una diversidad vegetal menor y, donde la “pareja” es más probable que se encuentre cerca, la incidencia de la dioecia es menor.

2.7. Incongruencias en los modelos de coadaptación

Respecto a los fenómenos de coadaptación, puede que llevemos ya mucho tiempo depen-

diendo de modelos cuya comprobación experimental es insuficiente o, simplemente, inexistente. Veremos en el capítulo correspondiente a las angiospermas, como la relación establecida entre la radiación de algunos grupos de insectos y el origen de angiospermas se desmorona a la luz de la nueva cronología de los eventos (Willis & McElwain 2002). Otras investigaciones, en este caso sobre los sistemas de dispersión de semillas por vertebrados, muestran que algunos casos de mutualismo no requieren ajustes evolutivos mutuos de los componentes (Herrera 1982, 1984, 1995). Dichos sistemas habrían sido modelados por (1) adaptaciones tróficas (fisiológicas y digestivas) y de comportamiento adquiridas previamente en conexión con recursos vegetales pre-existentes (*exadaptación*), y (2) procesos de definición del hábitat mediados por el agente de dispersión, los cuales habrían tenido lugar en tiempo ecológico.

Surge así la idea de que la relación entre plantas y animales se encuentra seriamente constreñida por limitaciones ecológicas. Por ejemplo, la variación interespecífica en la forma, composición nutricional y fenología de frutos de plantas mediterráneas, presenta mayor relación con la filogenia o con el contexto abiótico que con el tipo de animal que actualmente dispersa el fruto o la semilla (Herrera & Pellmyr 2002). Las plantas con frutos carnosos y los animales que dispersan estos frutos no tienen una historia común de interacción: las aves implicadas conformaron sus adaptaciones tróficas y migratorias en respuesta a un escenario ecológico previo caracterizado por inviernos suaves y abundantes frutos comestibles y muy energéticos.

2.8. Necesidad de integración de la nueva biología molecular y de las pautas de desarrollo embrionario

Los resultados de la investigación reciente en biología molecular han trastocado profundamente nuestra comprensión de la estructura y funcionamiento del patrimonio genético. Se ha revelado una compleja estructura para el DNA nuclear, de mitocondrias y cloroplastos, y las diversas formas del RNA; una complejidad que está aparentemente relacionada con el control funcional de estos elementos. La estructura, además, es fuertemente jerárquica. Algunos aspectos de la organización genómica parecen violar el supuesto de que sólo la selección y la deriva genética pueden perturbar de forma sig-

nificativa el equilibrio de Hardy-Weinberg (Baldi et al. 2002). Fundamental entre estas observaciones es la existencia de elementos transportables, en tal medida que muchos biólogos, que trabajan con fenómenos distintos de las especies y los grupos monofiléticos, experimentan serias dificultades epistemológicas al tener que explicar sus datos con los instrumentos aportados por la teoría sintética (Walbot 2002).

Finalmente, la teoría sintética no tomó en consideración los datos del desarrollo. Lo cierto es que sólo en las últimas décadas, la genética y la embriología caminan una al lado de la otra (Wolpert 1991). El organismo, según la lógica reduccionista de la teoría sintética, sólo puede deberse a variaciones en la frecuencia de los genes. Sin embargo, el desarrollo ejerce de amplificador o amortiguador de las modificaciones genéticas (Hawkins 2002). Esta visión de la construcción orgánica va mucho más allá de la variación de la frecuencia de los genes. La ontogenia de un organismo se concibe ahora como la puesta en marcha de reglas de ensamblaje mediante la cooperación de las instrucciones codificadas en el material genético y de los mecanismos propios al desarrollo, que aseguran el tratamiento de las instrucciones, mecanismos que son llamados *epigenéticos*.

3. Modelos puntuacionistas y jerarquizados

3.1. Modelo de los equilibrios puntuados

Los *equilibrios puntuados* o interrumpidos vienen a añadir soporte empírico a la noción de que las especies son entidades limitadas espacio-temporalmente. El concepto se basa en la observación de que, sobre la base de las características fenotípicas que cambian cuando de una especie ancestral surge otra descendiente, dicho cambio tiene lugar con relativa rapidez si se compara con la longevidad total, tanto de la especie ancestral como de la descendiente. La base empírica consiste, pues, en la observación de que el cambio morfológico parece ser episódico en grado significativo. A causa de la extrema estabilidad de las morfologías, y dado que frecuentemente se puede mostrar que se solapan en el tiempo, éstas son interpretadas como especies biológicas.

En principio, el modelo partió del análisis de los archivos paleontológicos de trilobites y moluscos (Eldredge 1971, Eldredge & Cracraft

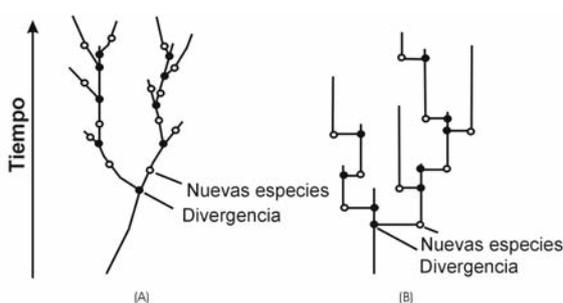


Figura 3.2. Especiación por divergencia gradual (A), comparada con la pauta que sugiere el modelo de los equilibrios puntuados (B)

1972, Gould & Eldredge 1977). Una primera conclusión se refería a la frecuente existencia de especies estables durante millones de años; la segunda, al paso de una especie a otra. Si en un nivel inferior se encuentra una especie ancestral y en un nivel superior la especie descendiente, no siempre aparecen en los niveles medios los intermediarios anunciados por la concepción gradual de la evolución. Además, la especie descendiente presenta a veces diferencias morfológicas importantes con respecto a la especie cepa. En el marco de la teoría sintética se interpretaban estas discontinuidades como una imperfección del registro fósil, argumentando que en otros lugares con una sedimentación más completa se observaría el paso gradual (Maynard-Smith 1987). Para los puntuacionistas, sin embargo, estas discontinuidades no eran imputables a la imperfección de los registros fósiles.

El modelo sugiere, pues, que *las especies son conjuntos que se mantienen en estasis durante toda su existencia*. La estabilidad estaría puntuada por acontecimientos raros de formación de especies (Fig. 3.2). Las especies “hijas” se desarrollarían marginalmente en un territorio vecino. Cuando la divergencia hubiera sido suficiente para adquirir cierto aislamiento reproductor, eliminarían a la especie madre y la reemplazarían de su territorio. La evolución no

sería lenta ni regular, sino hecha de acontecimientos escasos y complejos. Viene a ser como el flujo de un líquido a través de una cañería. A poca velocidad, tienes un flujo laminar. A alta velocidad, tienes turbulencia, caos. Sólo cuando cambias de la turbulencia al caos, tienes un período en que el flujo es laminar, luego aparece esa célula de turbulencia; luego vuelve el flujo laminar durante un tiempo; luego más turbulencia, ... El modelo *es un caso biológico de intermitencia física* (Burt 2001).

En este sentido, el dualismo convencional anagénesis-cladogénesis sería inapropiado. La auténtica anagénesis sería escasa y poco importante. Por el contrario, las tendencias son producidas por el éxito diferencial de las especies. En un nivel superior, las tendencias serían el resultado de numerosos *episodios acumulativos de formación de especies*. Para los puntuacionistas, la formación de las especies sería de un orden de magnitud mucho más importante que la evolución gradual en tanto que modalidad de cambio evolutivo (Kellogg 2002).

Obsérvese que, para defender su postura, Eldredge y Gould recurrieron inicialmente a los textos de Mayr (1942, 1954, 1963), quien había propuesto el denominado principio fundador, para explicar la *especiación por vía peripátrica*: un pequeño grupo de organismos queda aislado; dada la variación entre la población progenitora, el grupo tendrá tan sólo una subselección de todas las combinaciones de genes posibles; esto provocará una rápida sacudida o “revolución genética” entre los miembros del grupo al salir adelante con mucho menos que el conjunto completo, y así se dará una rápida evolución hacia nuevas formas.

Más que la adaptación, el puntuacionismo enfatiza la *exadaptación*, es decir la existencia de rasgos orgánicos que no evolucionan adaptativamente. Se trata de un fenómeno a través del cual una estructura, aparentemente inútil en un momento determinado, llega a adquirir una función determinada en el curso del tiempo evolutivo. La exadaptación tiene cierto parecido conceptual con la *preadaptación*. Y al poner énfasis más en la especiación que en la adaptación, Eldredge y Gould empezaban a pensar en las historias de la vida en términos menos individualistas y más a escala grupal, donde las pautas generales iban a entenderse en términos de la dinámica de la emergencia y desaparición de grupos.

Jeraquía genealógica	Jerarquía ecológica
Taxa monofiléticos	Biotas regionales
Especies	Comunidades
Demes	Poblaciones
Organismos	Organismos
Cromosomas	Células
Genes	Moléculas

Tabla 3.1. Modelo de posibles interacciones entre las jerarquías ecológicas y genealógicas, según Eldredge (1985)

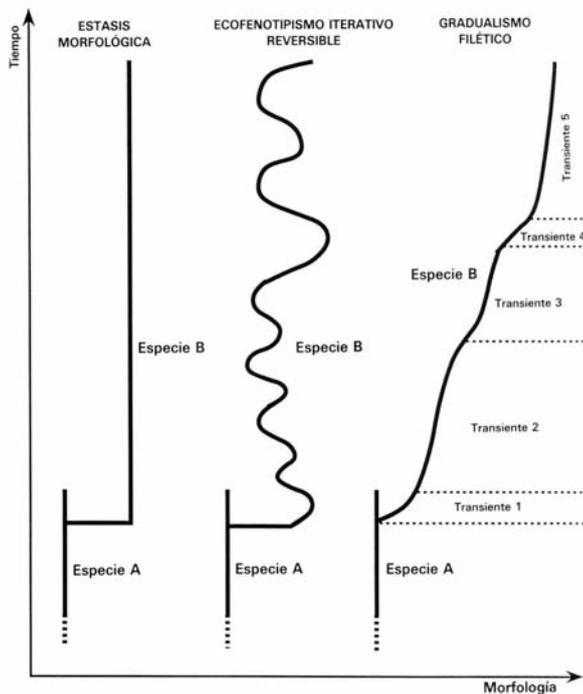


Figura 3.3. Representación de tres tipos de modalidad evolutiva, según Devillers & Chaline (1993)

Sorprendiendo probablemente a los propios autores, el modelo de los equilibrios puntuados engendró pronto un debate internacional muy importante sobre las modalidades y ritmos de la evolución (Ayala 1978, Lewontin 1983, Sepkoski 1986, Maynard-Smith 1987). Para muchos, el modelo se estaba presentando como una alternativa a la evolución gradual dogmática de la teoría sintética (Dennett 1995). Así, Eldredge y Gould, acabaron por aparecer a los ojos de muchos evolucionistas como iconoclastas atacando la teoría sintética. El rechazo del gradualismo en favor de modelos de estasis y puntuacionismo, supone abandonar principios en los que muchos biólogos se encontraban cómodos para desarrollar su labor investigadora. No olvidemos que el gradualismo fue el modo en que la comunidad darwiniana de su época se enfrentó al creacionismo (Milner 1995).

Pero ni Gould, ni especialmente Eldredge, manifestaron al principio planteamiento agresivo alguno en dicha dirección. Sin embargo, a medida que avanzaba la década de los setenta, Gould, sumido en la tradición holística alemana, empezó a sentirse cada vez más incómodo con el neodarwinismo contemporáneo, sobre todo con el supuesto de la adaptación ubicua (Gould & Lewontin 1979). Desde luego, sus escritos no quedan libres de valoración cultural (Ruse 1999) y está claro que siempre intentó (con

éxito) subir el nivel de apreciación de su hasta entonces denostada especialidad (la paleontología): “ha llegado la hora de que los genetistas pongan su propia casa en orden para ajustarla a los nuevos hallazgos de la paleontología” (Gould 1985).

El modelo de los equilibrios puntuados insiste mucho en la importancia del *enfoque jerárquico*: “la dinámica de la evolución no puede ser vista por más tiempo confinada a los procesos estudiados en una población de *Drosophila* enjaulada” (Eldredge 1985). En el nivel inferior, el del cambio inmediato, tenemos un tipo de evolución como la de Dobzhansky, que es esencialmente una función de los genes controlada por la selección natural. Pero también tenemos niveles superiores donde la evolución se considera a escalas de tiempo geológico y donde intervienen distintos procesos (Tabla 3.1).

En los *Equilibrios Puntuados*, ningún nivel debe privilegiarse (Jablonski 2000). Pero la jerarquía, críticamente, nos permite reconocer que tanto las entidades ecológicas y genealógicas, como los eventos y los procesos están implicados en el “proceso de la evolución”. Epistemológicamente, la teoría jerárquica es una incorporación formal del principio de que la evolución es probablemente un asunto más complejo de lo que la teoría sintética nos ha hecho creer. Para Eldredge (1985), la teoría evolutiva ha sido “como el cuento del hombre ciego y el elefante: cada una de las diversas disciplinas ha estado buscando su propia parte del elefante y reclamando que el sistema en general se parece a esta pieza particular. Sin embargo, todas las partes del elefante son relevantes para entender a un elefante”.

3.2. Modelo de los pulsos renovadores

Desde el advenimiento de la teoría sintética, las ideas relativas a los procesos evolutivos han estado dominadas por dos tendencias: la cuestión filosófica de la naturaleza de las especies y la interpretación del registro fósil como un registro de estasis interrumpida, para cualquier linaje, por periodos relativamente breves de cambio rápido.

El modelo de los equilibrios puntuados no es la única hipótesis que se encuentra en esta línea dialéctica. Incorporando explícitamente los efectos del cambio ambiental, Elisabeth Vrba, una paleontóloga sudafricana afincada en Estados Unidos, elaboró el denominado *modelo de los pulsos renovadores* (*turnover-pulse hypothesis*) (Vrba 1985, 1992, 1993). Dicho modelo sostiene que la evolución es normalmente conservativa y la especiación no tiene

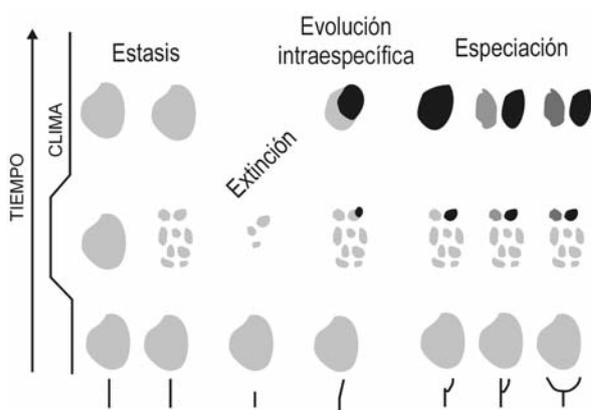


Figura 3.4. Respuestas alternativas de las especies al cambio climático, según Vrba (1985). Las zonas manchadas indican áreas de distribución. Debajo de cada respuesta se representan árboles filogenéticos simplificados.

lugar a menos que se vea forzada por cambios en el ambiente físico (Fig. 3.4). De modo similar, se requiere la acción del ambiente físico para producir extinciones y migraciones. Así, el reemplazamiento de la mayor parte de los linajes en la historia de la vida habría tenido lugar por pulsaciones casi sincrónicas en los diferentes grupos de organismos y en correspondencia predecible con los cambios en el contexto ambiental abiótico.

La mayor parte de estas pulsaciones de recambio son pequeños picos que implican a pocos linajes y/o áreas geográficas restringidas. Algunas de ellas son masivas y de alcance global. Respecto al cambio físico, Vrba hace referencia particular a las oscilaciones climáticas (Fig. 3.5), posiblemente de origen tectónico, pero más probablemente de origen astronómico. La hipótesis, en suma, invoca una combinación de nociones evolutivas: especificidad de

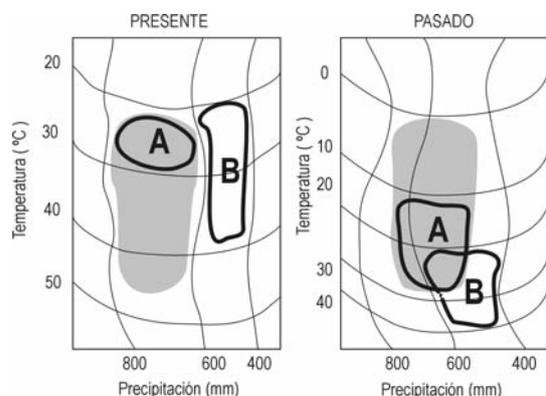


Figura 3.5. Hipótesis de Elisabeth Vrba (1993) acerca de cómo dos especies, A y B, con tolerancias solapadas para tres variables del hábitat, pueden mostrar distribuciones disyuntas hoy después de haber sido simpátricas en el pasado. Los dos tipos de sustratos aparecen en blanco y sombreado, respectivamente. La especie A vive en el sustrato sombreado, entre las coordenadas climáticas 10-30 °C y 400-800 mm. La especie B es indiferente edáfica y su tolerancia climática está entre 20-40 °C y 400-600 mm

hábitat para las especies, vicarianza, equilibrios puntuados y control ambiental.

3.3. Puntuacionismo versus gradualismo filético: ¿una dialéctica necesaria?

Para explicar la pauta de especiación observada en el registro fósil, los Equilibrios Puntuados y los Pulsos Renovadores implican una segregación y divergencia rápida (genética y fenotípica) de pequeñas subpoblaciones desde el área de la especie parental. En otras palabras, que tendría lugar un aislamiento reproductor y después la subpoblación segregada entraría en contacto y competencia con la población original. En este sentido, ambas hipótesis muestran una fuerte similitud con el modelo de especiación peripátrica de Ernst Mayr (Gavrilets 2000).

Algunos aspectos de la teoría de los equilibrios puntuados tienen cierta consistencia experimental. Cabe citar, por ejemplo, los ensayos de Richard Lenski y Travisano (1994) sobre *Escherichia coli*. Inicialmente, estos autores obtuvieron varias poblaciones partiendo de una sola célula en cada caso y bajo condiciones de escasez de nutrientes. Como cada población derivaba de una sola célula, la única variación genética que se podía introducir en el sistema inicial era debida a la mutación. A continuación, cruzando la población original con las descendientes, observaron que la morfología celular y la capacidad competitiva aumentaban rápidamente durante las primeras dos mil generaciones; después se estabilizaban y permanecían “en estasis” durante las siguientes cinco mil generaciones. No evolucionó ninguna especie nueva, pero los resultados del estudio apoyaron, en cierto sentido, la dinámica genética sugerida por la teoría de los equilibrios puntuados: el fenotipo bacteriano cambió muy rápidamente y después se estabilizó.

Los experimentos de Lenski & Travisano (1994), sin embargo, también sirven para ilustrar una de las críticas más directas a la teoría de los equilibrios puntuados: “evento abrupto” significa algo distinto para el paleontólogo y para el neontólogo (Bateman & DiMichele 2002). Consideremos un ejemplo. La duración media de una especie de angiospermas se ha calculado en torno a 3.5 Ma, mientras que la tasa de generación sería de una especie cada 0.38 Ma (Niklas et al. 1983). Así, un evento de especiación correspondería al 10% del tiempo de duración de la especie. Esto puede parecer rápido en la perspectiva de un paleontólogo,

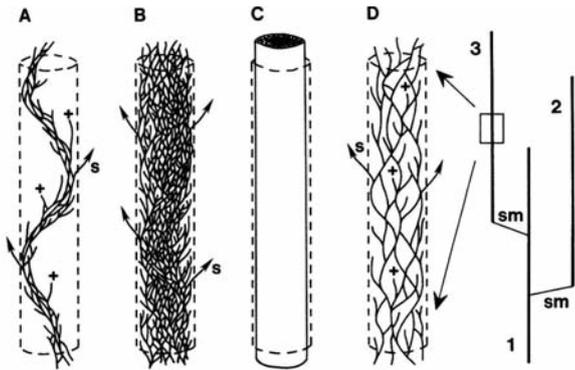


Figura 3.6. Modelos de estructuración interna de linajes específicos, según Miller (2001). A. Linaje con varios demes oscilando en el espacio de fenotipos/hábitats perteneciente a una especie establecida, pero que no ocupa todo el espacio en ningún momento. B. Estructura de una especie en la cual los demes exploran la mayor parte de las posibilidades de fenotipo-ecológico plausible para una especie. C. Una población ocupa todo el espacio fenotipo-ecológico plausible para una especie. D. Modelo similar al anterior, en el que los demes tienen mayor separación fenotípica. Los híbridos se representan por los linajes que "escapan" de los límites de dos cilindros adyacentes. El árbol filogenético de la derecha nos da una idea del nivel superior de organización dentro de un clado. Las cruces representan extinciones de demes. sm= especiación asociada con diferenciación fenotípica pronunciada. s= especiación sin diferenciación fenotípica pronunciada. Las especies se configuran como cilindros circulares para enfatizar la predominancia de la estasis. Los bordes de los cilindros representan la intervención de controles externos o limitaciones internas

pero no para un ecólogo, pues la tasa generacional media de una angiosperma es de cinco años (muchas especies son anuales). De este modo, si la especiación tiene lugar cada 0,38 Ma, el proceso supondría 76000 generaciones, durante las cuales los cambios en las frecuencias alélicas y en el fenotipo de una población pueden explicarse de acuerdo con los principios básicos de la genética de poblaciones. Este aspecto crítico se refuerza si tenemos en cuenta las tasas de especiación estimadas en las Islas Hawai. Muchos de los endemismos de angiospermas de este archipiélago afectan a una sola isla y parecen tener unos 0,42 Ma de antigüedad, es decir, habrían necesitado solamente 84000 generaciones (Sakai et al. 1995).

Dejando aparte el asunto de la disparidad de los tiempos geológico y genético, da la sensación de que la estasis fenotípica y la ausencia de formas intermedias en el registro fósil podrían ser explicadas en los términos de la *Síntesis* (Kellogg 2002). En principio, parece coherente que, una vez alcanzado un máximo adaptativo, la condición fenotípica de una especie se pueda mantener por selección natural. La infrecuencia de las series de transformación intermedias en el registro fósil es realmente lo esperable, porque éstas tendrán menos eficacia que las formas originales y descendientes. Las formas

transicionales existirían en pequeñas poblaciones durante períodos de tiempo muy cortos. Tan cortos, que no es probable que se encontraran como fósiles: *el registro está sesgado a favor de las especies de vida larga que existen como poblaciones grandes.*

Analizando la estructuración interna de los linajes específicos, Miller (2001) ha propuesto un modelo reconciliador en el que se contemplan varios tipos de especies oscilando sobre coordenadas temporales y espaciales (Fig. 3.6). El modelo recoge los conceptos de nicho ecológico y evolución adaptativa, al tiempo que respeta la jerarquía puntuacionista y las evidencias de estasis en el registro fósil.

En algunos casos, *puede que la estasis fenotípica observada en el registro fósil sea ilusoria.* La afirmación de que la mayor parte de los cambios morfológicos acompañan eventos de especiación (Gould 1977) tiene algo de *tautológica*, ya que las especies fósiles sólo se pueden distinguir por tales cambios. No hay duda de que los cambios morfológicos y anatómicos a veces se relacionan con la especiación. De hecho, entre los eventos de especiación, se incluyen muchos que implican barreras estructurales o mecánicas (morfológicas) para la reproducción sexual (Dobzhansky 1937). Pero también es cierto que los rasgos fisiológicos o de comportamiento pueden cambiar tanto que provoquen idénticas barreras reproductoras sin ser detectados en el registro fósil. El paleontólogo puede reconocer la existencia de una barrera temporal sólo en el caso de que la cronoespecie que aparezca en el estrato difiera en edad, o la existencia de una barrera geográfica sólo cuando la morfoespecie contemporánea aparezca en rocas de una zona litológica diferente (Hey 2001). En cualquiera de estas circunstancias, la coexistencia en espacio y tiempo de fósiles que compartan la misma morfología y anatomía no puede ser siempre tomada como evidencia primaria de que todos los fósiles pertenecen a la misma especie biológica.

La pauta temporal de la especiación en muchos tipos de registro fósil está en concordancia con lo que predice el modelo de los equilibrios puntuados. La teoría también integra la existencia de fenómenos genéticos rápidos como causa de grandes cambios morfológicos (Gould 2002), lo que hoy se conoce como *fenómenos de especiación monogénicos*, es decir que derivan de mutaciones en un solo gen (Gottlieb 1984), como los descritos en

Oenothera, *Nicotiana*, *Chrysanthemum* y algunas orquídeas (Gillies et al. 2002, McLellan et al. 2002).

Parece que el debate entre el modelo de los equilibrios puntuados y gradualismo filético está ya siendo un poco repetitivo, pues se ha polarizado innecesariamente en la importancia relativa de las fuerzas azarosas contra los determinismos (Eldredge 1995, Gould 1998, Burt 2001). Según Niklas (1997), las variantes generadas azarosamente desaparecerían de las poblaciones sin la intervención de los cambios genéticos adicionales (alelos estabilizadores) requeridos para fijar los rasgos fenotípicos en poblaciones, y las variantes estabilizadas nunca proliferarían ni llegarían a asumir la condición de especies sin los efectos beneficiosos de la selección natural.

La disputa más digna de atención es sobre la *intensidad de la selección*: ¿es siempre fuerte, como sostiene el darwinismo convencional, o a veces es débil, como sugiere la teoría de los equilibrios puntuados? En el primer caso, cada atributo de una especie sería una adaptación. En el segundo, las nuevas especies no serían ni más ni menos aptas que las originales, sino solamente supervivientes y diferentes debido a que sus diferencias no son un problema para las presiones ambientales. Hasta ahora este es un dilema sin respuesta y, por esta razón, el sistema de pensamiento de los *Equilibrios Puntuados* sigue siendo considerado un ejercicio intelectual saludable.

4. Implicaciones teóricas del “nuevo patrimonio genético”

4.1. Nociones básicas

En principio, cabe señalar que existe gran uniformidad en los componentes moleculares de los organismos. Con la excepción de algunos virus, la información genética está cifrada en el DNA, que a su vez se encuentra compuesto por secuencias variables de los mismos cuatro nucleótidos. Además, todas las proteínas son sintetizadas a partir de esos veinte aminoácidos. La clave, o *código genético*, que regula la traducción de la información cifrada en el DNA nuclear en proteínas, es siempre la misma. Además, patrones metabólicos similares son usados en los más diversos organismos para producir energía y elaborar los componentes celulares (Ayala 2001).

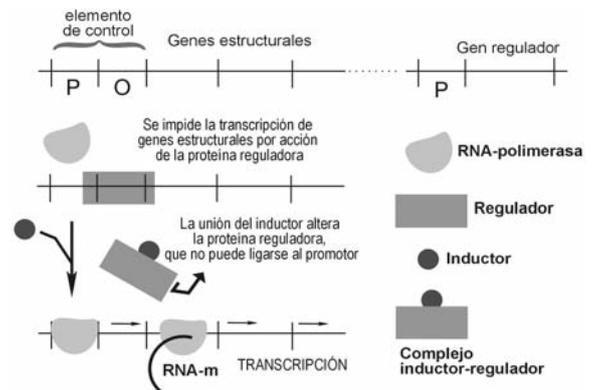


Figura 3.7. Modelo de Jacob y Monod de 1961 sobre la regulación de un operón: relaciones entre el promotor (p) y el operador (o) y dos genes estructurales regulados de un operón, indicándose la unión de la RNA-polimerasa al promotor, la unión de una proteína reguladora al operador, y, en presencia de inductor, la unión inductor-regulador que separa el regulador del operón

Siendo mucho más sencillo que el de eucariotas, el sistema genético de los procariontes está mucho mejor estudiado y no es de extrañar que fuera el que condujo a las actuales herramientas de la “ingeniería genética” (Chrispeels et al. 2002). El modelo de la regulación de los genes procariontes, denominado *Modelo Operón*, fue propuesto en 1961 por Francois Jacob y Jacques Monod, bajo la inspiración de los conocimientos existentes en el momento sobre inducción enzimática (Fig. 3.7). El punto esencial es que un gen produce una proteína que reconoce una secuencia específica de DNA y se liga a ella al comienzo de un segundo gen, de modo que es capaz de regular la actividad del segundo gen. En el caso particular estudiado por Jacob y Monod la regulación es negativa: la proteína reguladora mantiene desactivado el segundo gen, a menos que se ligue a un “inductor”, en este caso, la lactosa. En otros casos, la regulación es positiva: el gen regulado permanece inactivo a menos que sea activado por el gen regulador.

Parece oportuno señalar que las cianofíceas, como el resto de las bacterias, tienen mayor sofisticación bioquímica de la que se piensa habitualmente basándose en que se multiplican por división celular asexual. Es bien conocido que *tanto las eubacterias como las arqueobacterias presentan un grado sorprendente de flexibilidad y variabilidad genéticas*, lo cual, combinado con su rapidez de multiplicación, les permite responder rápidamente a las presiones de la selección natural cuando varían las condiciones ambientales.

La flexibilidad genética de las bacterias se debe en parte a las mutaciones básicas que se

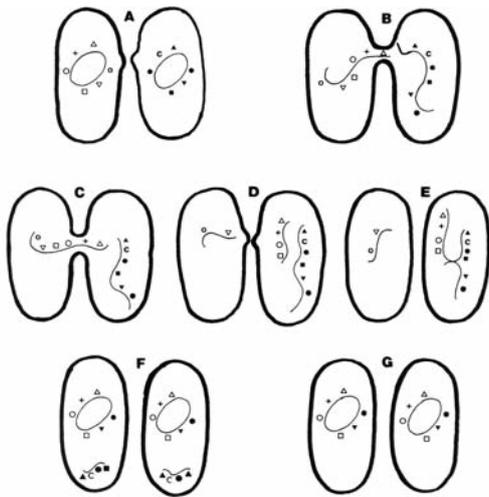


Figura 3.8. Conjugación (meromixis) en *Escherichia coli*. A. Las células adyacentes comienzan a formar el tubo de conjugación. B-C. Tubo completo, con el cromosoma del "donante" migrando hacia el "receptor". D. Ruptura del tubo de conjugación. E. Unión de cromosomas en la célula receptora, mientras el donante comienza a desintegrarse. F. División de la célula receptora. G. Los restos del trozo del cromosoma donante que no se incorporan al cromosoma receptor acaban por desintegrarse

producen en todos los tipos de DNA. Pero, además, las bacterias tienen a su disposición un gran arsenal de métodos para intercambiar genes, o partes de genes, con otras células. En estos intercambios –recogidos bajo el término de *sexo* por Margulis & Sagan (1998)-, el DNA pasa de una célula a otra, provocando cambios genéticos en la célula receptora. No sólo se transfieren genes entre células de una misma especie, sino también entre bacterias de diferentes especies y desde virus a bacterias a través de procesos "infecciosos". *Esta flexibilidad genética pone en tela de juicio el concepto de especie biológica aplicado a las bacterias* (Levin & Bergstrom 2001).

Cuando las bacterias se lisan, sus paredes y membranas celulares se rompen y sus genes se liberan. El DNA desnudo puede sobrevivir en suspensión acuosa a condiciones ambientales bastante rigurosas hasta alcanzar células vivas e incorporarse al cromonema de éstas. A este proceso se le denomina *transformación*.

Los *plásmidos* son pequeños fragmentos circulares de DNA (2 a 30 genes) que están presentes prácticamente en todas las células bacterianas y se replican de manera similar al cromosoma bacteriano. Algunos plásmidos contienen un gen especial para la formación de *pelos sexuales*. Si una bacteria posee un plásmido así, podrá formar un pelo sexual y conectarse con otra bacteria que no posea el gen. Una vez formado el pelo, el DNA del plásmido pasa a la

segunda bacteria, que adquiere así nuevos genes y los transmitirá a su descendencia. Además del gen de los pelos sexuales, con este método se pueden transmitir otros genes, como los que confieren resistencia a los antibióticos (Fig. 3.8). Este proceso se llama *conjugación*. Se denomina *episoma* a un plásmido incorporado al cromosoma bacteriano.

El *intercambio con virus* es también común. Los virus son parásitos intracelulares obligados que consisten en un ácido nucleico (DNA o RNA) envuelto en una cubierta proteica (conocida como *cápsido*). El cápsido puede consistir en una sola proteína reiterativa o estar formado por varias proteínas. El denominado *ciclo lítico* ocurre cuando el material genético del virus penetra en la célula huésped y comienza a fabricar nuevos virus, los cuales, eventualmente causan la ruptura o lisis de la célula y continúan el ciclo infeccioso. El *ciclo lisogénico* ocurre cuando el DNA viral es incorporado al DNA del huésped como *profago*, y cuando la célula huésped se divide, se duplica como si fuera DNA del huésped. El fenómeno por el cual el DNA es transferido de una célula huésped a otra por un virus se denomina *transducción*. Algunos bacteriófagos son atenuados dado que tienden a ser lisogénicos más que líticos. Estos tipos de virus son capaces de transducir fragmentos de DNA.

La existencia de *transposones* en bacterias es bien conocida (Awise 1994). En un sentido amplio, los transposones podrían ser definidos como elementos génicos móviles, capaces de cambiar su posición en el cromosoma o saltar de unos cromosomas a otros (Fedoroff 2000). A diferencia de los episomas y profagos, los transposones contienen un gen que produce una enzima que cataliza la inserción del transposón a un nuevo sitio. También tienen secuencias repetidas de cerca de 20-40 nucleótidos de largo pegadas a cada extremo. Las secuencias de inserción suelen ser cortas (60 a 1.500 pares de bases de longitud). Los transposones simples no tienen más genes que los necesarios para la transposición. Los transposones complejos son mucho más largos y pueden llevar genes adicionales. Como resultado de la transformación, la conjugación, la lisogenia, la transducción y la transposición, el *flujo génico es mucho más frecuente en procariotas que en eucariotas*.

Los *cromosomas de los eucariotas* consisten en DNA y proteínas, las cuales juegan un

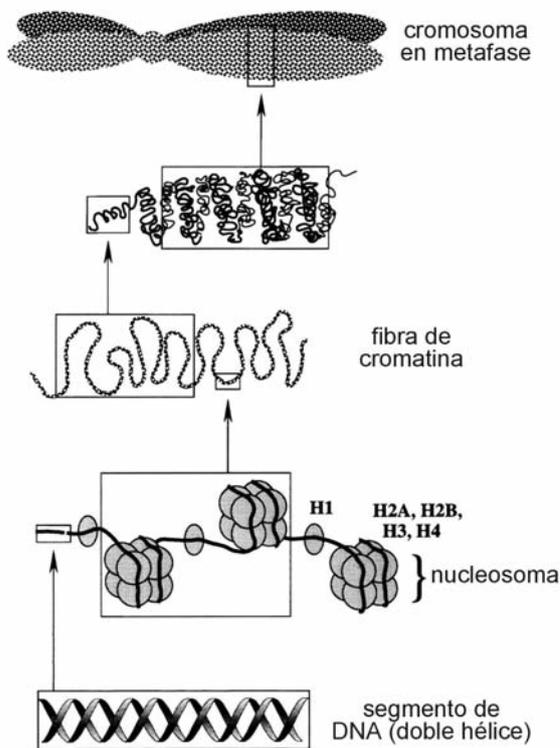


Figura 3.9. Histonas y estructura nucleosómica del cromosoma eucariota. Los nucleosomas se disponen de forma secuencial a lo largo de la fibra de cromatina, la cual a su vez se pliega y condensa varias veces en el cromosoma metafásico

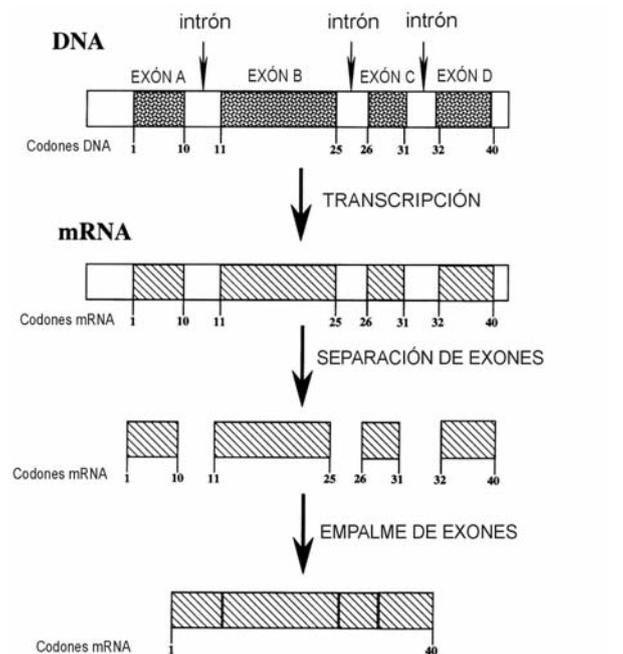
importante rol en la regulación de los genes eucariotas. El DNA de cada cromosoma consiste en una larga cadena de DNA bicatenario. Las proteínas, o *histonas*, son polipéptidos relativamente cortos cargados positivamente (básicos) y por lo tanto atraídos por las cargas negativas del DNA (ácido). Una de las funciones de las histonas está relacionada con el empaquetamiento del DNA en la forma del cromosoma (Fig. 3.9). El *nucleosoma* es la unidad fundamental de empaquetamiento del DNA eucariótico, el cual tiene muchas horquillas de replicación y también síntesis bidireccional, aunque se sintetiza mucho más lentamente que el de los procariontes.

El *genoma eucariota* hace referencia a todos los alelos que posee un organismo, población, especie o grupo taxonómico. Si bien la cantidad de DNA de una célula diploide es constante para una especie, existen grandes diferencias entre las mismas. Gran parte del DNA de cada célula no tiene función particular, o bien la misma no es conocida: apenas el 10% de éste codifica proteínas. Los virus y procariontes aparentemente usan mucho más su arsenal de DNA.

El gen bacteriano es de tipo compacto, es decir, todo su DNA es codificador y sus genes

están unidos. El gen de los eucariotas, por el contrario, es de tipo troceado, con porciones codificadoras (*exones*) separadas por zonas intercaladas no-codificadoras (*intrones*) (Fig. 3.10). Una organización como ésta incrementa de forma notable las capacidades de expresión; el mismo gen traducido entero proporcionará determinada proteína, pero puede ser leído por trozos que darán cada uno una proteína distinta. Dos genes distintos podrán también asociarse para elaborar otra proteína con varias funciones. Estas posibilidades ampliadas de expresión a partir de una cantidad limitada de DNA suponen una importante economía de instrucciones genéticas.

Aunque un organismo complejo puede necesitar para su construcción una mayor cantidad de material genético que una bacteria, este aumento no es tan considerable como podría hacer suponer el incremento de complejidad. De hecho, hay de 1500 a 2000 genes en el colibacilo y sólo 100.000 en el hombre. Cada especie de eucariota tiene una cantidad característica de DNA nuclear. El contenido haploide normalmente se conoce como *valor C*, y se expresa en número de pares de bases, picogramos o daltons (peso molecular). Un picogramo equivale a 109 pares de bases o $6,4 \times 10^{11}$ daltons. El rango de valores C es mayor entre plantas que entre cualquier otro grupo de organismos (Lewin 1985). Existe cierta correspondencia entre el tamaño del genoma nuclear y la complejidad fenotípica, pero sólo cuando se efectú-



mRNA (los codones se mueven del núcleo hacia el citoplasma)

Figura 3.10. Intrones y exones de un gen eucariota

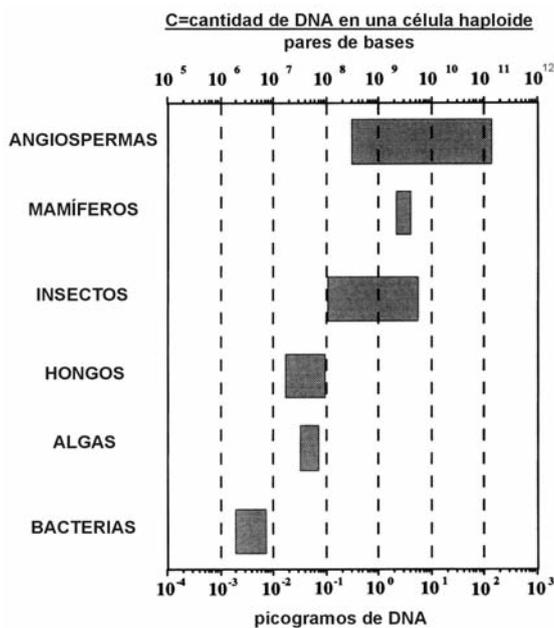


Figura 3.11. C=Cantidad de DNA en el núcleo haploide de varios organismos. La *paradoja del valor C* hace referencia a la falta de correspondencia entre la cantidad de DNA nuclear y la complejidad morfológica.

an comparaciones groseras entre plantas unicelulares y multicelulares. Pero no hay correlación en el seno de los organismos multicelulares. Por ejemplo, C es casi idéntico en el maíz y en el hombre. A esta falta de correlación se le conoce como la "*paradoja del valor C*", la cual se debe a que, en términos generales, las especies con valores más altos de C, contienen mayores proporciones de DNA repetitivo (Fig. 3.11). Así, mientras que en el promedio eucariótico, la mitad del DNA corresponde a secuencias nucleotídicas repetidas, en angiospermas éstas representan el 80% (Niklas 1997).

El DNA repetitivo consta de intrones y espaciadores intergénicos, ambos sin función codificadora. Sin embargo, está claro que, aunque genéticamente inertes, estos elementos son componentes importantes del comportamiento normal de los cromosomas. Por ejemplo, los centrómeros están rodeados por DNA repetitivo que actúa tamponando algunas mutaciones que podrían alterar la estructura o el apareamiento de los cromosomas y su migración a los polos celulares durante la mitosis o la meiosis (Wolf et al. 2000). También se ha sugerido que algunas secuencias repetitivas están implicadas en la regulación de la transcripción, o de la represión o activación de diferentes regiones del DNA (Singh & Krimbas 2000). Hay buenas razones para creer que el DNA reiterativo influencia la dinámica del genoma nuclear durante la meiosis (Chrispeels et al. 2002).

El proceso de transcripción en los eucariotas es similar al de los procariotas, pero existen algunas diferencias. Los genes eucariotas no se agrupan en operones como los de los procariotas. Cada gen eucariota se transcribe separadamente, con un control transcripcional independiente para cada gen. Si bien los procariotas tienen un solo tipo de RNA-polimerasa para todos los tipos de RNA, los eucariotas tienen una para cada tipo: una para el mRNA, una para los rRNA largos y una tercera para los rRNA cortos y los tRNA. En procariotas, la translación comienza incluso antes de que la transcripción haya terminado, mientras que en eucariotas, debido a la existencia de una envoltura nuclear, tenemos dos procesos separados en tiempo y localización. Una vez que en el núcleo de la célula eucariota se transcribe un RNA, éste es modificado antes de ser transportado al citoplasma (Fig. 2.3).

La regulación genética de los eucariotas se complica por el proceso de diferenciación que ocurre en los organismos multicelulares. *Los genes reguladores, homeobox u homeóticos (genes HOX)* dirigen la organización general del cuerpo y la posición de los órganos en respuesta a un gradiente de moléculas reguladoras. La existencia de los genes reguladores está bien establecida hoy día, pero su organización en un sistema funcional jerarquizado es todavía objeto de controversia (Schaal & Olsen 2000). El momento en que se expresa un determinado gen parece seguir una secuencia. Los eucariotas también tienen enzimas específicas que intervienen en la síntesis proteica de manera similar a la de los procariotas. Sin embargo, tal como cabría esperarse, el proceso es mucho más complicado.

Los genes reguladores codifican proteínas que activan o reprimen la capacidad de expresión de otros genes. Normalmente los genes reguladores son constitutivos, es decir, producen *proteínas represoras* continuamente, pero a un ritmo relativamente bajo. Aún cuando estas proteínas represoras están siempre presentes, no siempre bloquean la transcripción génica, porque la capacidad de una proteína para funcionar depende del ambiente químico de la célula, el cual está a su vez indirectamente autoregulado por la actividad del genoma en coordinación con cambios en el ambiente externo.

Los genes reguladores y estructurales, por tanto, operan en *sistemas con retroalimenta-*

ción que reciben y responden a señales ambientales desde dentro y fuera del organismo. Las redes de genes reguladores participan en la coordinación de las actividades del genoma, por lo que directa o indirectamente influyen el metabolismo celular, el crecimiento y el desarrollo. Su papel puede ser comparado al de los dedos de un violinista: en principio, cualquier pieza musical puede ser tocada con un violín, aún cuando este instrumento puede solo tocar un número limitado de notas musicales; sin embargo, la versatilidad del violín proviene de la habilidad del músico para variar la secuencia, duración y volumen de las notas que toca. De la misma manera, el genoma de un organismo consiste en un número finito de genes, cada uno codificando un producto génico particular. Variando la secuencia, duración y actividad de los genes individuales, los genes reguladores controlan las combinaciones de productos génicos que coexisten en una célula simultáneamente. *El mismo producto génico, por tanto, puede jugar papeles muy diferentes dependiendo del contexto fisiológico u ontogénico.* Como se puede comprender, los propios genes reguladores están bajo la influencia de este contexto.

Resumiendo, en eucariotas existe una *organización funcional jerarquizada del patrimonio genético* (Gillespie 1991). Esta es una de las razones por las que la nueva genética podría conducir a perspectivas diferentes en mecánica evolutiva. En la teoría sintética, el patrimonio genético es un sistema lineal de instrucciones debido únicamente a los genes estructurales, los que codifican las proteínas utilizadas en la construcción y funcionamiento de la célula. En el sistema complejo de regulación génica, que

apenas empezamos a vislumbrar, el gen ya no puede ser ese “individuo” casi independiente de los postulados neodarwinistas. Convertido en miembro de una “sociedad organizada”, está sometido a reglas, a restricciones.

4.2. Transposones y movilidad horizontal transespecífica en eucariotas

El “nuevo” patrimonio genético no es ya ese conjunto más bien rígido que sólo pueden transformar las mutaciones y las recombinaciones y, sólo en pequeña medida, el flujo génico. Elementos móviles, los transposones *s.l.*, pueden moverse espontáneamente de un lugar a otro en el material genético eucariótico y con ello modificar, a veces de forma radical, su actividad. Más en detalle, se suelen categorizar tres tipos de elementos móviles: transposones *s.str.*, retrotransposones e intrones móviles (Walbot 2002). Los *transposones* suelen ser secuencias de DNA comparativamente cortas que codifican proteínas responsables de su transposición dentro de un genoma. La inserción de un transposón tiene como consecuencia una duplicación de la longitud específica del sitio receptor y deja detrás una huella de varios pares de bases en el sitio de origen. Los transposones no parece que incrementen sus copias dentro del genoma. La transposición de *retrotransposones*, por el contrario, es replicativa, por lo que estos elementos móviles pueden aumentar al tamaño del genoma celular (Fig. 3.12). A diferencia de los intrones normales, que se separan de los exones después de la transcripción, los *intrones móviles* son capaces de separarse desde porciones de cromosomas que no se encuentran en transcripción.

Los elementos móviles o transponibles constituyen una fracción muy grande —a veces la mayoría— del DNA de algunas especies de plantas y animales, entre las primeras algunas plantas importantes como el maíz y el trigo (Goloubinoff et al. 1993, Fedoroff 2001, Gaut et al. 2001). Resulta paradójico que el descubrimiento de elementos transponibles fuera anterior (McClintock 1950) al de las leyes de la transmisión genética. Y es igualmente curioso que aún cuando aquellos habían sido descubiertos, la aceptación de su carácter general y el reconocimiento de su ubicuidad llegara con tanta lentitud. La propia Barbara McClintock ha comentado varias veces cómo su primer intento de publicar los datos en 1950 en la revista *Proceedings of the National Academy of*

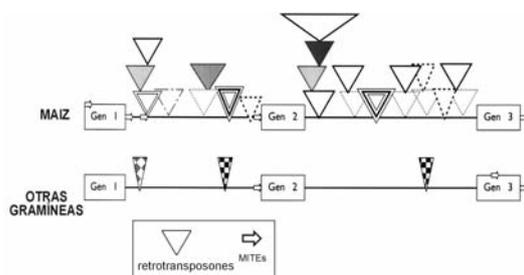


Figura 3.12. Acumulación de transposones en las regiones intergénicas del maíz (arriba) en comparación con otras gramíneas de genoma más pequeño (abajo). Los triángulos representan retrotransposones, a veces diferentes para mostrar su heterogeneidad, y a menudo insertados unos sobre otros. El grosor del contorno de los triángulos representa la edad del retrotransposón (estimada por el grado de divergencia dentro de la familia correspondiente). Los elementos más jóvenes contienen menos mutaciones. Las flechas representan transposones del grupo MITEs, los cuales a menudo se insertan cerca de los genes

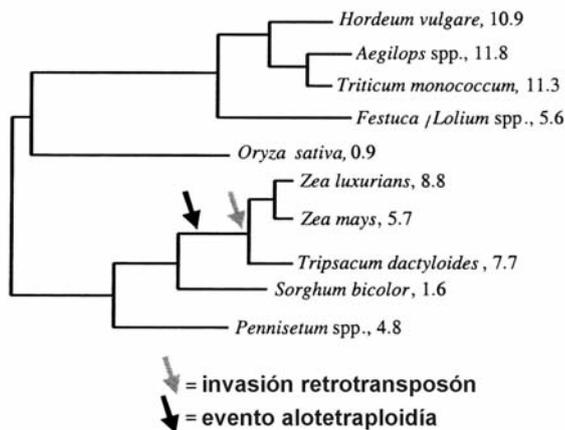


Figura 3.13. Filogenia de especies diploides de gramíneas según Gaut et al. (2002). Los valores numéricos hacen referencia a $2C$ medido en picogramos. Las flechas representan el momento hipotético de los principales eventos evolutivos. Nótese que el arroz ($2n=24$) tiene uno de los genomas más pequeños (0,9 pg) y como la entrada de un retrotransposón aumenta la cantidad de genoma nuclear. El genoma del maíz está repleto de duplicaciones cromosómicas y DNA repetitivo. Las duplicaciones provienen de un evento de poliploidía que tuvo lugar hace unos 11 Ma, después de la divergencia entre el sorgo y el maíz. Después se observa una redistribución y diploidización. La mayor parte del DNA repetitivo se debe a elementos retrotransponibles (el 50% del genoma), la cual ha tenido lugar durante los últimos 5 Ma

Sciences (USA) se vio frustrado por los revisores, que consideraron que la evidencia presentada no podría ser comprendida por los biólogos moleculares contemporáneos. Por el contrario, el poder explicativo del artículo de Watson & Crick (1953) en *Nature* sobre la estructura y el modo de replicación de los ácidos nucleicos fue reconocido inmediatamente.

Con las debidas precauciones, se puede establecer cierta analogía entre los elementos móviles y los “parásitos genéticos”, porque se replican usando la maquinaria de la célula hospedante sin conferir ningún beneficio inmediato. Sin embargo, la capacidad mutagénica de los elementos móviles y su habilidad para dispersarse y establecerse en poblaciones de especies bajo reproducción sexual proporcionan una importante fuente de innovación evolutiva. Aunque la mayor parte de las mutaciones que generan estas transposiciones son neutras o deletéreas, pueden suponer una avenida importante para el incremento de la variación genética entre miembros de una población (Fig. 3.13), incluso producir ventajas competitivas. Por ejemplo, los pequeños elementos móviles conocidos coloquialmente como *Tourist* y *Stowaway*, se asocian en cientos de genes en angiospermas y puede que hayan producido cierto estímulo para la evolución de dicotiledóneas y monocotiledóneas (Bureau & Wessler 1994, Rudall & Buzgo 2002). La variación del color floral en *Ipomoea* se relaciona con muta-

ciones que resultan de la inserción de transposones (Clegg & Durbin 2001).

La *transferencia horizontal intracelular* de genes desde el cloroplasto y la mitocondria hacia el núcleo ha sido muy común en toda la historia evolutiva de angiospermas, sobre todo, y de forma acelerada, durante los últimos millones de años (Palmer et al. 2000) (Fig. 3.14). En *Saccharomyces* se ha visto un proceso parecido de transferencia génica mitocondria-núcleo (Thorness & Fox 1990).

En la mitocondria, la mayor parte de los genes que se han perdido son codificadores de enzimas que participan en la síntesis proteica a nivel del ribosoma. Por el contrario, los genes del proceso respiratorio se han retenido sin apenas modificación. Las causas de esta retención no están claras. Se ha especulado sobre el papel de su carácter particularmente hidrofóbico y, por ello, su dificultad de movimiento a través de las membranas mitocondriales (Palmer et al. 2000); también se ha sugerido que sus productos resultarían tóxicos en el citosol (Martin & Schnarrenberger 1997).

Una de las secuencias mejor conocidas en relación con la transferencia génica mitocondrial es la *Cox2* (subunidad 2 del gen que codifica la citocromo oxidasa). El *Cox2* está presente en las mitocondrias de casi todas las plantas y sabemos que, en leguminosas, ha sido transferido al núcleo muy recientemente (Adams et al. 1999). Sin embargo, en más de la mitad de los casos, los genes transferidos son inactivados o silenciados en el núcleo. No está claro si el silenciamiento es el resultado del azar o de la selección, aunque Palmer et al. (2001) no encuentran evidencia alguna de control por selección. El proceso parece ser contingente y resultar más bien de una mezcla compleja de fuerzas selectivas, mutaciones azarosas y factores mecánicos (condicionantes externos). El elemento crítico, según *J. Palmer*, sería la alta tasa de duplicación de los genes del orgánulo.

Uno puede pensar, que dada su abundancia en las plantas, los transposones y otros elementos móviles deberían haber “desordenado” los genomas vegetales. Sin embargo, después de más de una década de trabajo con Solanáceas, Poáceas, *Brassica* y *Arabidopsis*, se observa que el orden génico es sorprendentemente conservativo (Fedoroff 2001). De hecho, la *sintenia* (correlación, presencia de genes en el mismo cromosoma) entre los genomas de algunos cereales de importancia eco-

FILOGENIA DEL INTRON

FILOGENIA DE GENEROS

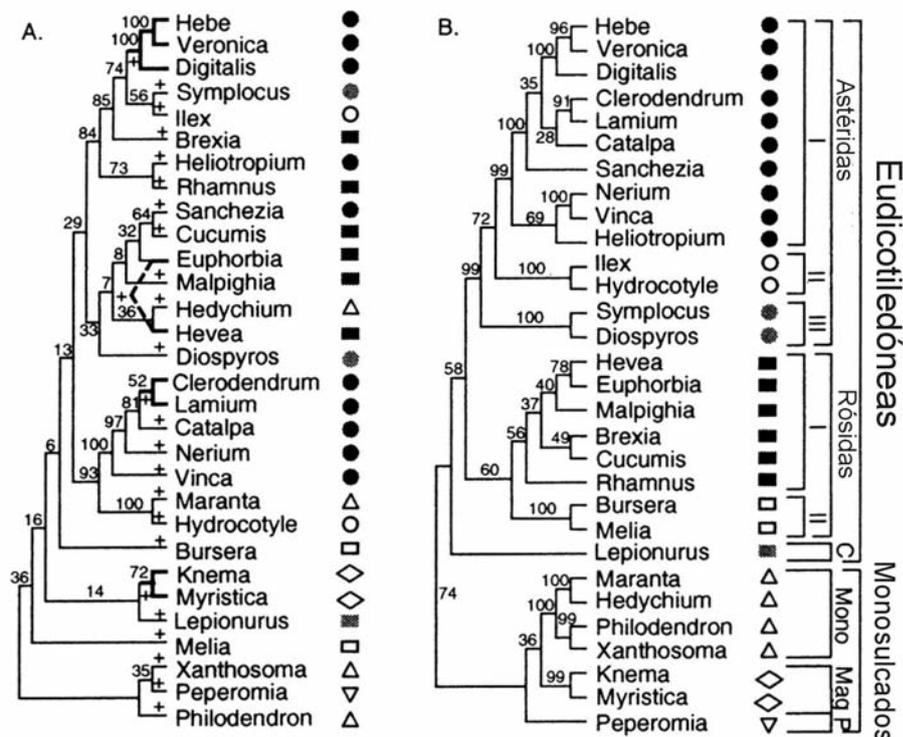


Figura 3.14. Evidencia filogenética de transferencia horizontal en angiospermas (intrones *cox1*, codificadores de endonucleasas). A. Árbol de máxima probabilidad para 30 intrones *cox1* en angiospermas. Los signos + representan 25 casos evidenciados de adquisición del intrón. B. Árbol de máxima probabilidad obtenido con una base de datos que combina las secuencias de *rbcL* de cloroplastos y *cox1* de mitocondrias. Los símbolos designan los nueve grupos de angiospermas representados en el análisis. Palmer et al. (2001). Cuando se comparan la filogenia del intrón (A) con la filogenia orgánica (B) se ve que ambas son altamente incongruentes: se concluye que el intrón se habría adquirido de forma independiente y transespecífica muchas veces. La distribución filogenética de las plantas que contienen el intrón es disyunta, con muchos taxa ancestrales que carecen del intrón. No se conoce el vector de la transposición, aunque se sospecha que, en algunos casos, puede tratarse de un hongo

nómica es tan notable que éstos se pueden representar por mapas circulares concéntricos (Fig. 3.15). Se constatan ciertas redistribuciones, pero con unas cuantas inversiones y transposiciones, se armonizan los mapas con facilidad (<http://www.science.psu.edu/Fedoroff>).

La mayor parte de los que trabajan con transferencia horizontal en plantas tienen la sensación de que la evolución de angiospermas, muy a menudo, ha discurrido por la vía del crecimiento genómico (Palmer et al. 1998, 2000). El aumento del tamaño del genoma se produce esencialmente por tres mecanismos: poliploidía, transposición (sobre todo retrotransposones) y duplicación. Por ejemplo, la acumulación de paquetes de retrotransposones a nivel intergénico es un factor de primer orden a la hora de explicar la diferencia de tamaño entre el genoma del maíz y los genomas de especies próximas (Singh & Krimbas 2000) (Fig. 3.13).

Hay mucha discusión sobre las relaciones entre el origen de los transposones y los procesos de *silenciamiento por metilación* (Palmer

2000). Pudiera ser que la prevalencia de transposones en eucariotas tuviera algo que ver con su capacidad universal para reconocer y secuestrar duplicaciones. Su acumulación en algunos grupos parece tener relación con varios factores, entre ellos la eficiencia de mecanismos represivos y la tasa con la cual las secuencias se pierden por mutación y delección. Parece claro, por otro lado, que los mecanismos represivos son imperfectos. El caso es que las explicaciones “adaptativas” no cuadran demasiado con las observaciones. Mucho menos si se intenta relacionar el cambio morfológico con los procesos de reestructuración. Todavía hay mucho que descubrir sobre *en qué medida la reestructuración genómica ha contribuido a la evolución orgánica*.

La transferencia horizontal en eucariotas puede también producirse desde una especie a otra sexualmente incompatible por medio de un vector, el cual no pertenezca a la naturaleza del organismo. Sin embargo, a primera vista, esta *movilidad transespecífica* en eucariotas –y de

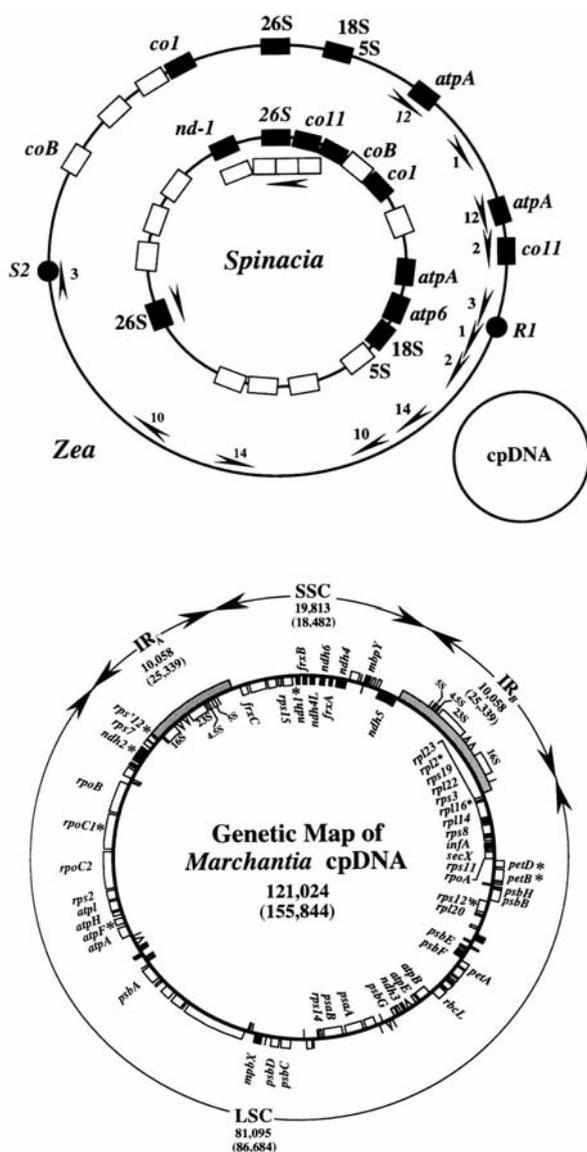


Figura 3.15. Mapas genéticos. Arriba: Comparación de los genomas mitocondriales del maíz (*Zea*) y la espinaca (*Spinacia*). Los genes se indican con rectángulos negros, las regiones homólogas respecto al DNA de cloroplastos se indican con rectángulos blancos. Las flechas muestran regiones repetidas. Los números representan miles de pares de bases. El círculo de la parte inferior derecha indica el tamaño relativo del DNA del cloroplasto. Abajo: Mapa genético del genoma del cloroplasto de *Marchantia*. Se trata de una molécula circular que consiste en dos regiones (SSC y LSC) para las cuales hay una sola copia, separadas por otras dos (IRA e IRB) que muestran fragmentos repetitivos invertidos. Los asteriscos indican genes con intrones

hecho en plantas- parece un fenómeno altamente infrecuente. Niklas (1997) menciona como, de una lista de nueve casos documentados de transferencia horizontal, seis hacen referencia a transferencia de DNA procariota-eucariota, dos a transferencia de DNA cloroplasto-núcleo y uno al citocromo c (Niklas 1997). Las evidencias sobre transferencia horizontal en plantas son casi siempre circunstanciales y se establecen por medio de *tests de incongruencia filogenética* entre cladogramas de especies y

cladogramas de genes (Fedoroff 2001) (Fig. 3.14). Uno de los nueve casos anteriores se refiere a una superóxido dismutasa encontrada en *Euglena gracilis*, *Entamoeba histolytica* y algunas especies de angiospermas (Niklas 1997). Dicha enzima se supone que tiene un origen procariótico, pero esta asunción se basa sólo en la distribución errática de la misma entre diferentes grupos de plantas.

Un movilidad transespecífica notable es la que se da en el *Grupo I de Intrones*. El descubrimiento sorprende lo dio el género *Peperomia*, al observarse que poseía un intrón del *Grupo I* en su gen mitocondrial *CoxI*, que presumiblemente había llegado a través de un hongo. Después se vio un intrón muy relacionado en la misma posición del *CoxI* de *Veronica* (un género muy distante filogenéticamente de *Peperomia*) y, a continuación, se observó en 32 de 48 géneros considerados (Vaughn et al. 1995, Cho et al. 1998, Adams et al. 1999). Cuando se comparan la filogenia del intrón (Fig. 3.14) con la filogenia orgánica, se ve que ambas son altamente incongruentes: el intrón habría sido adquirido de forma independiente y transespecífica muchas veces. La distribución filogenética de las plantas que contienen el intrón es disyunta, con muchos taxa ancestrales que carecen del intrón. Esta transferencia horizontal de intrones del *Grupo I* contrasta con la pauta vertical que muestran los restantes 23 grupos de intrones mitocondriales de angiospermas. En estos grupos, la pauta de distribución de los intrones encaja muy bien con las filogenias (Qiu et al. 1998).

Ahora el problema es averiguar cuál es el proceso, así como quien es el “donante” y quien el “receptor” en cada caso de transferencia. En *Peperomia*, ciertamente se demostró que era un hongo. Pero existen otras posibilidades relacionadas con los procesos habituales de fecundación (Vaughn et al. 1995). Y no se puede descartar la intervención de áfidos, virus, bacterias, u hongos micorrícicos. Últimamente se piensa que los virus y, especialmente algunos *retrovirus* podrían jugar un papel importante como vectores de transferencia horizontal en la naturaleza (Moya et al. 2001). Está claro que el fenómeno es común entre procariotas, pero no se conocen los mecanismos por los cuales tendría lugar en plantas y animales. Lo que parece notorio es que deberían ser diferentes entre estos dos grupos, dado que los animales disponen de motilidad celular (más universalmente), sistema circulatorio y sistema inmunitario.

4.3. Plantas transgénicas

El estudio de las transferencias horizontales de genes en la naturaleza ha recibido impulso precisamente por el desarrollo de las técnicas de modificación genética en los *programas biotecnológicos* (Chrispeels et al. 2002). Parece claro que existe un enorme potencial para la inducción de mecanismos de evolución acelerada en una gran cantidad de variedades de plantas cultivadas (Bureau & Wessler 1994, Jones 2001, Knapp 2002). Hasta hace poco, la única ruta para introducir genes desde una especie o variedad cultivada hasta otra era la hibridación, lo cual era sólo posible entre especies afines o entre variedades y sus ancestros silvestres. Además, sólo podían ser transferidos los genes comunes a todo el grupo. A menudo, la introducción del rasgo deseado, implicaba la aparición de caracteres altamente indeseables que tenían que ser eliminados por procesos de cruzamiento lentos y costosos.

Hoy día, la tecnología permite introducir secuencias génicas específicas (Baldi et al. 2002). Dichas transferencias se hacen de formas diversas; por ejemplo, por *bombardamiento de células con partículas metálicas cubiertas con el DNA del gen deseado y un marcador génico asociado*, por ejemplo, un gen resistente a los antibióticos. La presencia de un marcador capacita al investigador para detectar las células en las cuales el DNA ha sido transferido con éxito. Así se están introduciendo rasgos en plantas cultivadas que proporcionan resistencia a plagas y enfermedades. Es posible que, en el futuro, muchas plantas transgénicas se usen en farmacología y química industrial.

Esta experimentación se ha rodeado también de preocupaciones. Por ejemplo, en relación con la posible toxicidad de los productos resultantes para los seres humanos, el ganado, los animales salvajes, etc. Otra inquietud lógica es la de que algunas plantas transgénicas puedan convertirse en malas hierbas (Elstrand & Schierenbeck 2001). El problema más inmediato es que los genes escapen de los individuos transgénicos por hibridación con plantas cultivadas de la misma especie o de especies afines. Se ha comprobado que la hibridación ha sido un estímulo para desarrollar capacidades invasivas en especies híbridógenas como *Amelanchier erecta*, *Bromus hordeaceus*, *Fallopia x bohemica*, *Lonicera x bella*, *Mentha x verticillata*, *Tragopogon miscellus*, *Beta vulgaris* x *B. maritima*, *Secale cereale* x *S. montanum*

Oenothera wolffii x *O. glazioviana*, *Platanus racemosa* x *P. acerifolia*, etc (Elstrand & Schierenbeck 2001). El flujo génico entre variedades cultivadas y silvestres es bien conocido (Geneve et al. 1996). Tampoco sabemos si los híbridos serían fértiles: algunos sugieren que los *transgenes* pueden llegar a ser muy resistentes (Martin 1996). Parece, en cualquier caso, probable que los paisajes de este siglo acaben conformados por plantas frecuentemente transgénicas, sobre todo en zonas antropizadas.

5. Alteraciones evolutivas del desarrollo embrionario

5.1. Ontogenia y filogenia

Resulta comprensible que las vías de desarrollo de un organismo jueguen un papel importante en sus procesos de transformación. Algunos observadores curiosos, ya entre los antiguos griegos, advirtieron que el desarrollo de un individuo se asemeja a la historia más extensa de su especie. Partiendo del conocimiento de que el ser humano nace de un vientre repleto de líquido, el filósofo jonio Anaximandro supuso que la humanidad misma estuvo compuesta en sus orígenes por criaturas pisciformes que emergieron del océano (Holton 1998).

Durante el siglo XIX, un embriólogo alemán, *Karl von Baer*, realizó estudios detallados de los estadios por los que pasan los individuos en el desarrollo fetal, u *ontogenia*. En 1866, el zoólogo, *Ernst Haeckel*, el evolucionista más influyente del momento en Alemania, tomó los conceptos embriológicos de von Baer y los fusionó con su idea de la evolución darwiniana. La *ley biogenética* pasó a enunciarse como: *la ontogenia recapitula la filogenia*. Esta famosa frase viene a significar que el desarrollo fetal de un individuo es una repetición a cámara rápida de millones de años de evolución de la especie. El concepto es fascinante, pero la ley carece de certidumbre y fue rechazada por los biólogos en torno a 1900: aunque entre el desarrollo del embrión y la historia evolutiva del hombre existe un parecido muy general, las diferencias de detalle son demasiadas (Wright 1968). Durante cincuenta años, ningún biólogo abordó el problema en profundidad hasta la aparición en 1977 del libro de Stephen Jay Gould, *Ontogeny and phylogeny*, que revitalizó el interés por el tema.

Una versión actualizada de las ideas de Haeckel podría cifrarse como “*la ontogenia no recapitula la filogenia, sino que la genera*” (Niklas 1997). Una historia evolutiva punteada por estados adultos, es de hecho la traducción de desarrollos sucesivos que se han modificado en el tiempo; los mecanismos propios de estos desarrollos vendrían a ser los motores del cambio evolutivo.

¿Está todo el desarrollo bajo control genético? La respuesta es, rotundamente, no. El patrimonio genético no codifica todas las operaciones de construcción de una estructura, de un organismo, en sus más ínfimos detalles. Sus instrucciones establecen reglas de ubicación de complejos moleculares, en el espacio del embrión y en el tiempo del desarrollo. Pero hay otros acontecimientos que no se deben a un determinismo genético inmediato, por ejemplo, el ensamblaje de proteínas entre sí, o con otras moléculas, procesos que se deben a afinidades químicas, etc. Finalmente, a lo largo del desarrollo se manifiestan nuevas propiedades, en función del estado de organización del embrión en determinadas etapas de su construcción (Baum & Donoghue 2002, Hawkins 2002, Langdale et al. 2002).

No se puede ignorar, por tanto, el tratamiento que sufren las instrucciones genéticas por parte de los mecanismos propios del desarrollo, mecanismos ligados a los sucesivos estados de organización recorridos desde el cigoto hasta el organismo adulto. A lo largo del desarrollo actúan *mecanismos genéticos y epigenéticos*, pero muy íntimamente entremezclados, tanto que resulta difícil separar lo que corresponde a los unos y a los otros.

Aunque no sea bajo el prisma de la ley de Haeckel, lo cierto es que *el desarrollo de los organismos tiene mucho que decirnos sobre la naturaleza y secuencia de adquisición filogenética de novedades evolutivas*. Justamente ahí reside el interés de los paleontólogos en la ontogenia: la jerarquía somática es la más obvia de todas las jerarquías biológicas. El estudio del desarrollo está, de hecho, cambiando la ciencia sistemática, especialmente al nivel de las relaciones entre expresión génica e identidad de estructuras y órganos (Schneider et al. 2002). Existe la esperanza de que esta ruta de investigación permita dilucidar algunos problemas históricos, como los de las relaciones evolutivas entre los órganos reproductores de angiospermas y gimnospermas (Doyle et al.

1994, Holsinger 2001, Frohlich 2002), o entre las flores de monocotiledóneas y eudicotiledóneas (Davis 1995).

5.2. Heterocronías

Desde una perspectiva evolutiva, es importante el hecho de que, en una cadena de acontecimientos embrionarios, algunos de ellos puedan ser desplazados en el tiempo con respecto a otros acontecimientos que se mantienen fijos. Esta posibilidad constituye el origen de un importante mecanismo evolutivo, el de los desfases cronológicos o *heterocronías*, capaces de generar cambios en la historia de los linajes.

La definición de heterocronía puede ser demasiado amplia y comprender situaciones que no conocemos nada bien. En sentido estricto, es mejor quedarnos con que se trata de una *expresión morfológica de la forma adulta respecto a la condición adulta del ancestro hipotético* (Cronk et al. 2002). Se trata de un término puramente descriptivo que carece de referencias precisas a los mecanismos genéticos o de desarrollo que están detrás de esa novedad fenotípica. Uno de los procedimientos más habituales en el estudio de las heterocronías es el análisis de las *alometrías*, es decir, todo lo que tiene que ver con las relaciones entre tamaño y forma.

Existen muchas categorías de heterocronías, algunas de ellas muy dispares (Gould 1977, Takhtajan 1991, McKinney & McNamara 1991, Devillers & Chaline 1993, Li & Johnston 2000). Una distinción de primer orden separa la pedomorfosis de la peramorfosis (Fig. 3.16). La *pedomorfosis* produciría adultos descendientes que conservan la morfología juvenil de sus antepasados. Las pedomorfosis pueden proceder de la neotenia, del post-desplazamiento o de la progénesis. La *peramorfosis* conduce a una nueva morfología “hiperadulta”, resultante bien de una aceleración, bien de un predesplazamiento, o de una hiperamorfosis (Fig. 3.17). Las series evolutivas de transformación morfológica a través de procesos de pedomorfosis se conocen como *pedomorfoclinas*. Las series que concurren con peramorfosis se denominan *peramorfoclinas* (Fig. 3.19).

La *neotenia* consiste en el retardo del desarrollo somático, de tal modo que la madurez sexual se asocia a la retención de caracteres juveniles. Como los estados juveniles de muchos organismos están menos especializados que sus correspondientes estados adultos,

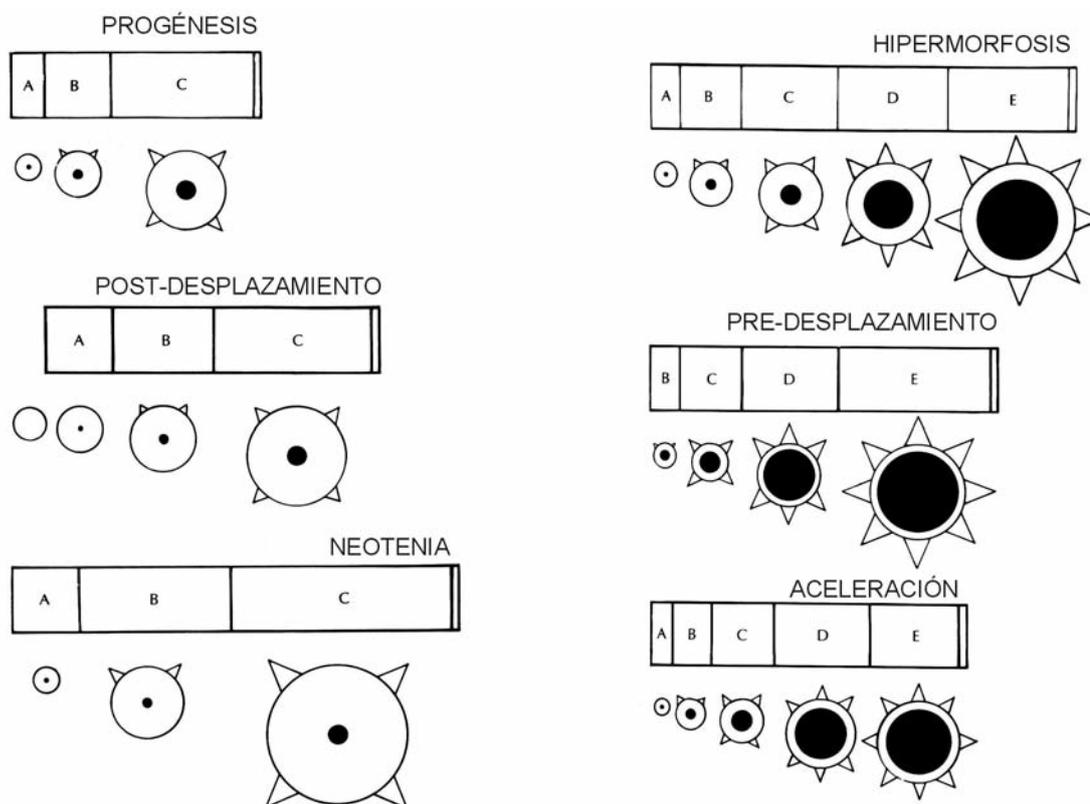


Figura 3.16. Relaciones entre la pedomorfosis, peramorfosis y sus ancestros, según McNamara (1986). La progénesis tiene lugar por maduración precoz, el postdesplazamiento por un retraso en el comienzo del crecimiento y la neotenia por una reducción de la tasa de desarrollo morfológico. La hipermorfosis tiene lugar por retraso en la maduración sexual, el predesplazamiento por una iniciación adelantada del crecimiento y la aceleración por un incremento en la tasa de desarrollo morfológico. El cambio diferenciador se representa con la producción de espinas. El cambio en el crecimiento se representa por el tamaño del punto central

tales cambios permiten a los organismos afectados optar por nuevos caminos evolutivos. La palabra viene del griego *neos* (que significa juvenil). Algunas características de la evolución humana han sido consideradas neoténicas (Milner 1995).

El *postdesplazamiento* es la modalidad de pedomorfosis en la que algunos procesos del desarrollo comienzan después que en el antecesor, produciéndose formas “incompletas” en los descendientes adultos.

La *progénesis* es una categoría de pedomorfosis que supone la alteración del desarrollo de un organismo ancestral por aparición precoz de la madurez sexual, la cual bloquea el crecimiento y da lugar a un individuo adulto de pequeño tamaño que presenta la morfología juvenil del antepasado. Suele tener consecuencias evolutivas muy similares a la neotenia, por lo general asociadas al incremento de la versatilidad adaptativa.

La *aceleración* supone el incremento en la velocidad del desarrollo somático, de modo que un carácter aparece antes en la ontogenia del descendiente que en la del ancestro.

El *predesplazamiento* es la modalidad de peramorfosis en la que algunos procesos del desarrollo comienzan antes que en el antecesor, por lo que se producen formas más avanzadas en los descendientes adultos.

La *hipermorfosis* es la extensión filética de la ontogenia más allá de la terminación del ancestro, por lo cual los estadios del adulto ancestral representan estadios preadultos del descendiente. En muchos casos, el retraso en la aparición de la madurez sexual permite que el desarrollo prosiga durante más tiempo; por ello, el adulto tendrá un tamaño mayor y una morfología “hiperadulta”.

Es importante tener en cuenta que la evolución de un carácter dado puede ser el resultado tanto de pedomorfosis como de peramorfosis. Por ejemplo, la evolución de los gametófitos masculino y femenino de angiospermas desde sus ancestros gimnospermas podría haber surgido de una combinación de progénesis y aceleración (Friedman 2001b), la cual sería coherente con la pérdida de los gametangios (anteridios y arquegonios) desde ancestros gimnospermas. En este sentido, las angiospermas serían versiones “simplificadas” de gim-

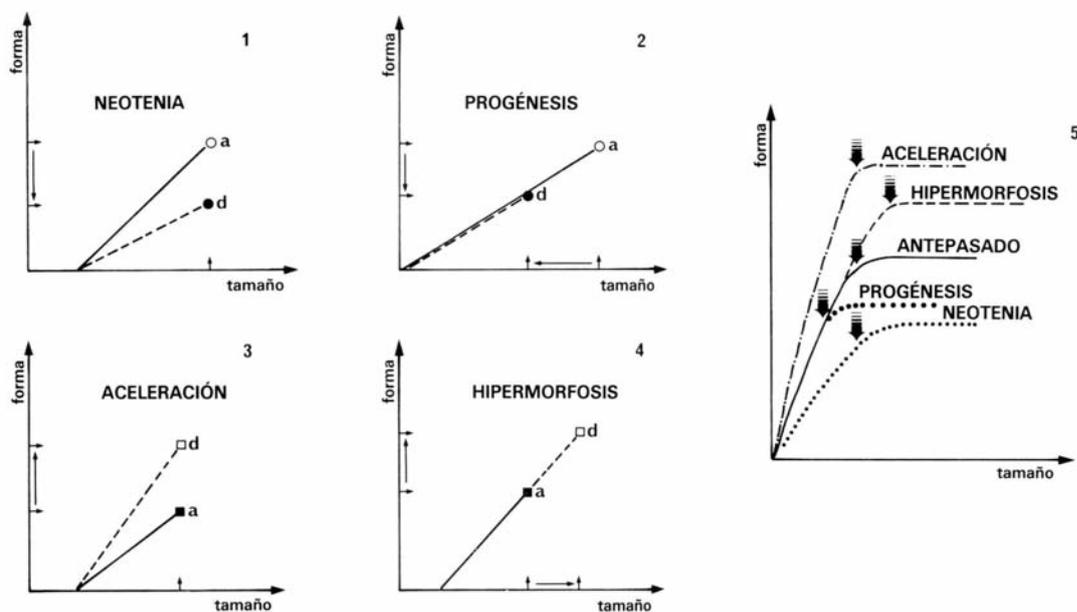


Figura 3.17. Modalidades de las heterocronías, según Devillers & Chaline (1993). La flecha pequeña sobre el eje del tamaño marca la aparición de la madurez sexual (estadio adulto). **a**, curso del desarrollo normal (ancestral), **d**, desarrollo modificado. **1.** NEOTENIA, el desarrollo de **d** es ralentizado; el momento de la aparición de la madurez sexual no es modificado; el adulto neoténico alcanza el mismo tamaño que el adulto normal, pero su forma es la de un estadio juvenil de **a**. **2.** PROGÉNESIS, la velocidad de desarrollo es la misma en **a** y en **d**, pero la madurez sexual se produce precocemente en este último; en el estadio adulto **d** es más pequeño que **a** y conserva rasgos juveniles. **3.** ACELERACIÓN, **d** se desarrolla más rápidamente que **a**, alcanza la madurez sexual al mismo tiempo; en **d** aparecen entonces caracteres calificados de “hiperadultos” que no tenían tiempo para desarrollarse en **a**. **4.** HIPERMORFOSIS, las velocidades de desarrollo son las mismas, pero la madurez es más tardía en **d**, cuyo desarrollo, prolongado, permite la aparición de caracteres “hiperadultos”. **5.** Gráfico comparativo de los 4 tipos de heterocronías; sobre cada desarrollo, la flecha marca la aparición de la madurez sexual; “antepasado” designa el desarrollo normal del antepasado conocido o supuesto

nospermas. La propia flor ha sido interpretada en términos de progénesis desde esporófilos de gimnospermas (Stewart & Rothwell 1993). Incluso dentro de angiospermas, se han descrito muchos casos heterocronías en relación con los en la configuración floral que provocan discriminación taxonómica (Fig. 3.18). Existen buenos ejemplos en *Veronica*, *Astragalus*,

Begonia, *Persoonia* y *Placospermum*, entre otros (Li & Johnston 2000). Se han sugerido heterocronías de diversa índole para explicar la aparición de flores zigomorfas desde ancestros con flores regulares (predesplazamiento), de flores cleistógamas desde ancestros casmógamos (progénesis, neotenia), de flores autógammas desde otras alógamas (progénesis, neote-

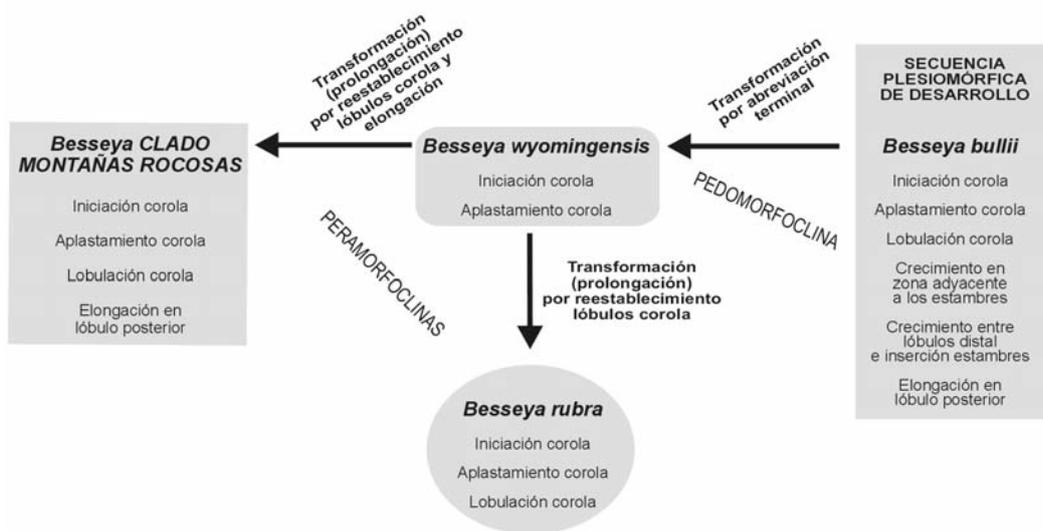


Figura 3.18. Heterocronías en *Besseyia* (Scrophulariaceae), según Hufford (1996). Escenario evolutivo de transformaciones ontogénicas que pueden haber dado lugar a las corolas reducidas de *Besseyia rubra* y *B. wyomingensis*, así como a la ausencia de tubo de la corola en el clado de las Montañas Rocosas, USA. Dicho escenario implica una etapa de pedomorfosis, seguida por dos peramorfoclinas

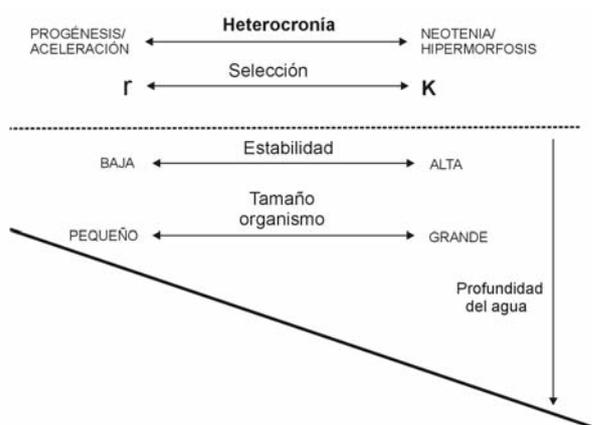


Figura 3.19. Modelo de McKinney & McNamara (1991) estableciendo relaciones entre procesos heterocrónicos y profundidad del agua, estabilidad ecológica, selección y tamaño del organismo sobre una base de datos de equinoideos (erizos de mar) terciarios del sureste de Norteamérica

nia), la reducción en el tamaño de las anteras en casos de autogamia (progénesis), la simplificación de la hoja (progénesis, neotenia), la maduración temprana de la flor (progénesis y postdesplazamiento), la reducción del grado de lobulación (progénesis), etc. (Gottlieb 1984, Taylor & Hickey 1992, Gallardo et al. 1993, Alberch & Blanco 1996, Li & Johnston 2000, Kaplan 2001, Frohlich 2002).

Takhtajan (1991) propuso una clasificación de las heterocronías algo diferente de la que hemos descrito anteriormente. Para este autor, los cambios ontogenéticos en la evolución de plantas se podían dividir en:

Prolongación: adición de nuevos estados al desarrollo. El tipo más frecuente sería la prolongación terminal, que ocasionaría, según Takhtajan (1991) la escultura polínica, excrecencias en testas y pericarpos, así como muchos elementos acrescentes en órganos reproductores.

Abreviación: omisión de estados de desarrollo. El tipo más común sería la abreviación terminal, que daría lugar, por ejemplo, a un buen número de fenómenos de vestigiación, como la reducción de la corola, el androceo y el gineceo.

Desviación: alteración por divergencia del curso del desarrollo. El tipo más común sería la desviación final, que según este autor, estaría relacionada con casos de variación en el número de piezas florales.

Takhtajan (1991) entendió que la *neotenia* vendría a ser una combinación de *abreviación terminal* y *desviación*. Este autor confirió gran importancia innovativa a la neotenia, aunque

hay que decir que su concepto resulta confuso y más bien se asemeja al más amplio de pedomorfosis. De hecho, Takhtajan sugirió varios procesos neoténicos para explicar el origen de angiospermas desde ancestros gimnospermi-cos. Hoy sabemos que muchos de esos procesos se entienden mejor como progénesis o como diferentes combinaciones de pedomorfosis y peramorfosis (Friedman & Cook 2000). Por otro lado, muchas de las explicaciones heterocrónicas de Takhtajan han resultado inciertas a la luz de los estudios recientes sobre desarrollo embrionario en angiospermas (Cronk et al. 2002). Parece que hay otros procesos implicados que han tenido una importancia crucial donde Takhtajan interpretó una pauta heterocrónica. Estos procesos son descritos a continuación.

5.3. Heterotopía, homeosis y transferencia funcional

La heterocronía, siendo de gran trascendencia evolutiva, no es el único mecanismo que puede explicar la evolución fenotípica. Otros mecanismos que afectan al desarrollo incluyen la heterotopía, la homeosis y la transferencia de función. La heterotopía, en particular, apenas ha sido estudiada y es raro encontrar mención a ella en libros de botánica o evolución vegetal.

La *heterotopía* es un cambio topológico en la expresión de un carácter. En otras palabras, el desplazamiento posicional o la translocación de un órgano o estructura. La heterotopía se aprecia en la formación de un órgano en el lugar “equivocado”. La epifilia es un ejemplo común. Los mecanismos moleculares que provocan la heterotopía son objeto de discusión (Schneider et al. 2002).

La *homeosis* hace referencia a una estructura A, o parte de A, que se desarrolla en el lugar que corresponde a otra estructura B. La homeosis tiene lugar cuando un proceso o una combinación de procesos se expresan en el lugar de otro proceso u otra combinación de procesos del mismo organismo. Algunos ejemplos

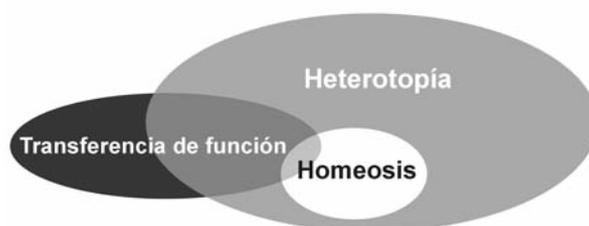


Figura 3.20. Relaciones entre heterotopía, homeosis y transferencia de función, según Baum & Donogue (2002)

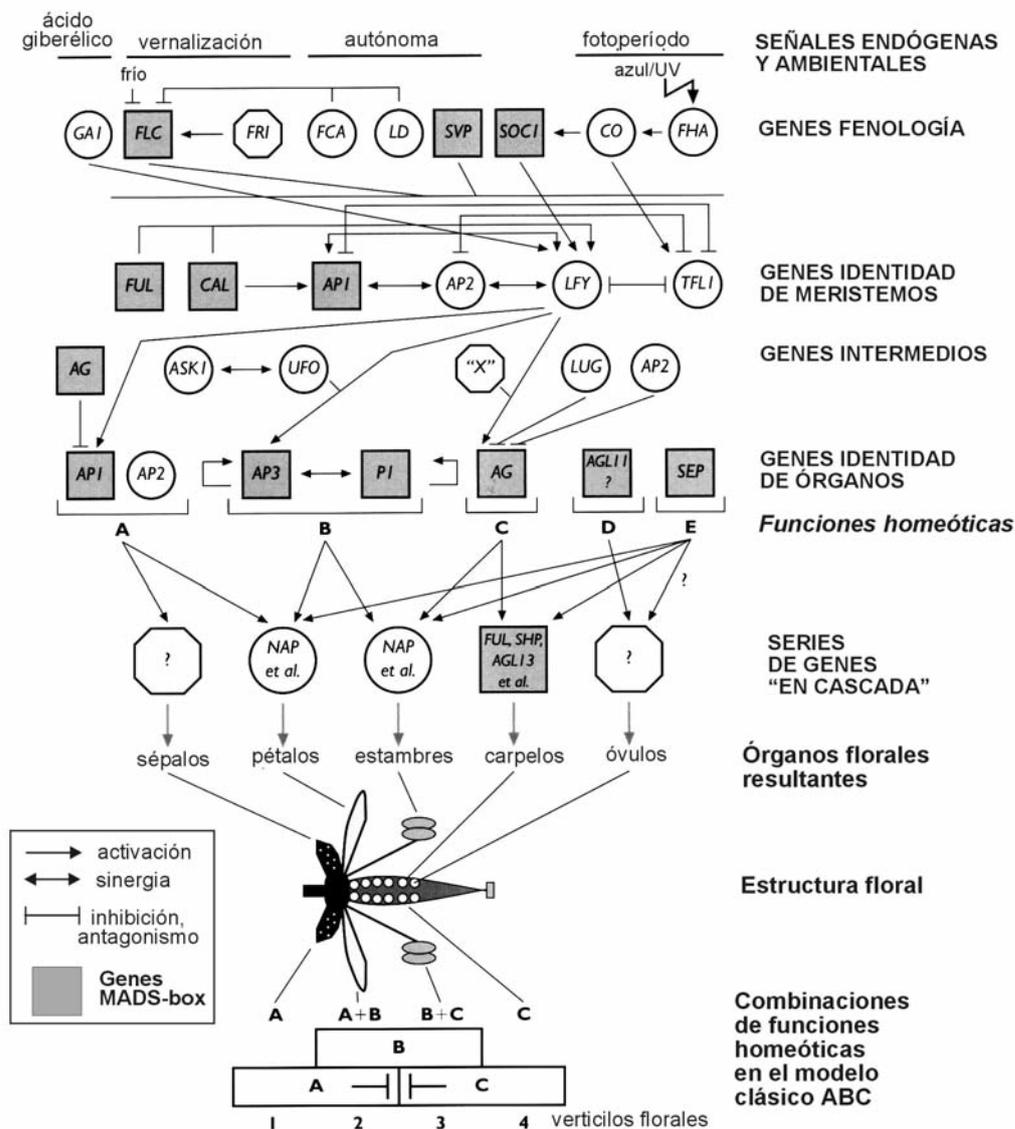


Figura 3.21. Esquema simplificado de la jerarquía genética que controla el desarrollo floral en *Arabidopsis thaliana*. Los genes *MADS-box* controlan la identidad de órganos y se representan por cuadrados sombreados, los restantes por círculos y aquellos desconocidos por octágonos. Las flechas sencillas muestran activación, las dobles flechas sinergia, las líneas inhibición o interacción antagonista. Las abreviaturas hacen referencia a genes: AG=AGAMOUS, AP=APETALA, etc. (para más información, ver Theissen et al. 2002)

incluirían la sustitución de estambres por pétalos, estambres por estaminodios, etc (Patterson 1999). Es obvio que este desplazamiento homeótico no es más que un caso de heterotopía, y de hecho éste concepto incluye al primero (Fig. 3.20).

Hay que decir, además, que los cambios de desarrollo explicados por heterocronía pueden ser a menudo interpretados como heterotópicos u homeóticos (Kellogg 2002). Sin embargo, se trata de elementos teóricos bien diferentes. La heterocronía cambia los tiempos y/o tasas de desarrollo, alterando sólo el tamaño y/o la forma del carácter ancestral (Fig. 3.18). La heterotopía y la homeosis, por el contrario,

crean un carácter en posición novedosa alterando la trayectoria ontogénica. Desde esta perspectiva, los efectos evolutivos de éstas han de ser habitualmente más profundos (Hall 1998).

En el nivel molecular, la heterotopía y la homeosis implican la pérdida de la capacidad de expresión de los genes responsables de la identidad de un órgano. A menudo, ello implica que dicho órgano acaba por adquirir la identidad de los meristemas adyacentes. Muchas mutaciones en los genes *MADS-box* que controlan la morfología floral (Fig. 3.21), o en los genes *KNOX* que participan en el desarrollo foliar y ramificación, producen fenómenos que

se identifican en la literatura morfológica como heterotopía y homeosis (Cronk et al. 2002).

Cuando se habla de heterocronías, homeosis y heterotopías, hay que entender que estamos hablando de organismos pluricelulares. Aunque existe cierto grado de morfogénesis, como ha demostrado Cox (2002) en diatomeas, los eucariotas unicelulares y los procariotas carecen de ontogenia en el sentido más convencional.

Finalmente, la *transferencia de función* comprende situaciones en las cuales una función ecológica particular ejecutada por una parte de un organismo ancestral es transferida espacialmente en la especie descendiente (Baum & Donogue 2002). La transferencia de función puede ocurrir por la vía de la heterotopía, incluso solaparse con la homeosis (Fig. 3.20). Los ejemplos de transferencia de función en angiospermas son numerosísimos (Corner 1958). Así, la producción de antocianinas en angiospermas se ha transferido entre el envés, el pecíolo, el nudo, el entrenudo, las yemas foliares y las hojas maduras; la función de los pétalos es a veces desarrollada por los sépalos, o la de la flor por la inflorescencia (pseudantos de *Euphorbia*, Asteraceae, etc), o viceversa (*Iris*); la producción de óvulos en angiospermas tiene lugar en tejidos carpelares, receptaculares o caulinares (gineceos apocárpicos); las alas de las especies anemócoras se desarrollan bien sobre frutos o sobre semillas; la acumulación de cristales en la testa se puede localizar en tegumentos externos o medios, etc.

6. Parasaltación: conectando niveles en la jerarquía evolutiva

A través de una serie sucesiva de publicaciones, Richard Bateman y William DiMichele han venido dando forma durante los últimos años a lo que podría llegar a constituir un nuevo paradigma en evolución vegetal, una sistema de teorías que combinan la reticulación con los principios saltacionistas de Goldschmidt y la alopatria de Mayr (Bateman & DiMichele, 1994, Bateman 1994, 1996, DiMichele & Bateman 1996, Bateman et al. 1998).

El intento se inspira inicialmente en la pauta de evolución fenotípica observada en el registro fósil de plantas vasculares (Fig. 3.22), para después *integrar la producción de "proespecies" por vicarianza alopátrica con la saltación dicotómica*

(mutaciones) y reticulada (alopoliploidía). Para Bateman & DiMichele (1994), la mayor parte de las proespecies se habrían extinguido rápidamente. A largo plazo, sólo unas pocas muestran a la vez un incremento en abundancia y en continuidad; siendo ambos requisitos necesarios para su reconocimiento como especies taxonómicas. Las observaciones, por tanto, son proclives a las hipótesis clásicas del saltacionismo. La inferencia, sin embargo, considera muy seriamente la acción de la genética y el desarrollo sobre la producción de "formas disparatadas", algunas de las cuales pueden rápidamente adquirir el estatus específico.

Más recientemente (DiMichele et al. 2001, Bateman & DiMichele 2002) han elaborado un supuesto teórico más sofisticado, que es capaz de aunar aspectos del origen, contexto filogenético, tasa de mutación, influencia ecológica y morfogénesis en la explicación de procesos de evolución excepcionalmente rápidos, lo que ellos denominan *parasaltación* (o paradarwinismo). Dichos procesos serían los siguientes:

1. *Procesos de reticulación que combinan linajes dispares*

(a) Hibridación, introgresión, e hibridación combinada con poliploidía, (b) endosimbiosis, (c) movilidad génica transespecífica

2. *Procesos intrínsecos al comportamiento del genoma*

(a) Homeosis, heterotopía, transferencia de función, (b) neutralismo, (c) mutación adaptativa, (d) selección meiótica e impulso meiótico, (e) reestructuración cromosómica, incluyendo transferencia horizontal intraespecífica, (f) desactivación inducida por transposones

3. *Procesos emergentes desde el control genético de la ontogenia*

(a) Epigénesis, (b) epistasia y especiación en mosaico, (c) heterocronía

4. *Procesos ligados directamente a la expansión ecológica de las novedades genéticas*

(a) Deriva genética y cuellos de botella, (b) selección interdémica (equilibrios desplazados), (c) selección de proespecies, (d) selección de especies, (e) selección de clados

El texto de Bateman & DiMichele (2002) es una de las lecturas más jugosas de la literatura evolutiva reciente y supone un elemento literario de conciliación entre el gradualismo filético, el puntuacionismo y el saltacionismo. El poder expli-

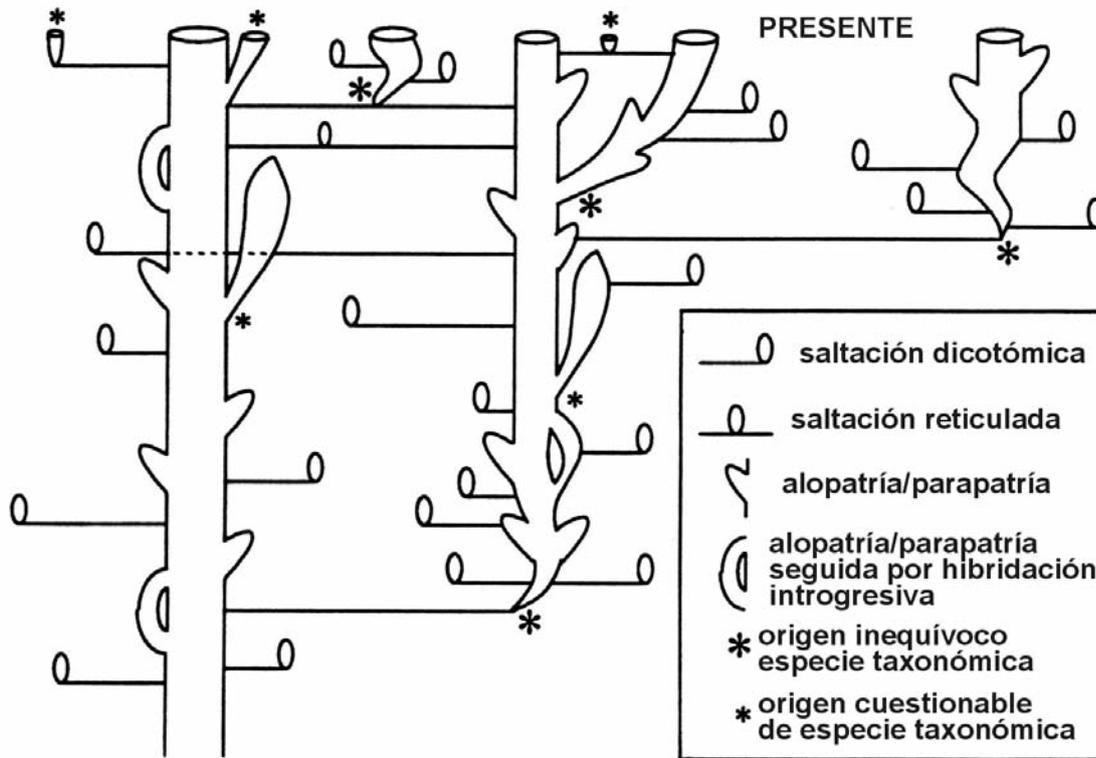


Figura 3.22. Pauta de evolución fenotípica deducida del registro fósil de plantas vasculares por Bateman & DiMichele (1994, 2002). El modelo combina la producción de “proespecies” por vicarianza alopatrica (neodarwinismo) con la saltación dicotómica (mutaciones) y reticulada (alopoliploidía). La mayor parte de las proespecies se extinguen rápidamente, a menudo por hibridación introgresiva. A largo plazo, muy pocas proespecies muestran a la vez un incremento en abundancia y continuidad; requisitos necesarios para su reconocimiento como especies taxonómicas (asteriscos grandes). Algunos linajes son difíciles de caracterizar (asteriscos pequeños), bien porque sólo alcanzan máximos poblacionales o longevidades intermedias, o porque han evolucionado demasiado recientemente para que su longevidad pueda ser medida

cativo de la multiplicidad de mecanismos de parasaltación parece coherente con la información disponible hoy día, en el sentido de *aumentar el énfasis en el origen de novedades fenotípicas determinadas genéticamente* y disminuirlo en la diseminación subsiguiente de dichas novedades al nivel de poblaciones. De hecho, *la novedad fenotípica es considerada ya como una “población novedosa”, cuya suerte vendrá dictada por el grado de exaptación que ésta posea en el contexto ambiental donde se inicie su existencia.*

7. Complejidad y evolución emergente

7.1. Ideas para el derrumbamiento de un paradigma

Para un número cada vez mayor de científicos, la teoría evolutiva convencional es incompleta, aunque siga siendo atractivo elaborar secuencias lógicas de experimentos basándose en

unos pocos axiomas. La *Síntesis* y sus “transitorias” (Ayala et al. 2001) se enfrentan ahora a un cúmulo de dificultades teóricas, la mayoría de las cuales convergen a la hora de *sugerir que el genoma no sería tanto el sujeto pasivo del ambiente y de la variación azarosa segregada por selección natural, sino una entidad activa que confecciona un futuro que está abierto caóticamente, aunque constreñido por el ambiente material y su pasado.* La argumentación en defensa de este postulado se cifra en torno a las siguientes afirmaciones:

1. *A menudo no existe correlación entre adaptación y hábitat.* Se aduce que, por ejemplo, hay especies poco especializadas ecológica y geográficamente, como los eucaliptos, que han tenido mucho éxito evolutivo (Specht & Specht 1999). Existen cambios o ajustes orgánicos incompletos como respuesta aparente al cambio ambiental o etológico (Brown & Lomolino 1998). Igualmente significativa sería la inercia evolutiva de muchas especies, que acaban por ser sustituidas por otras

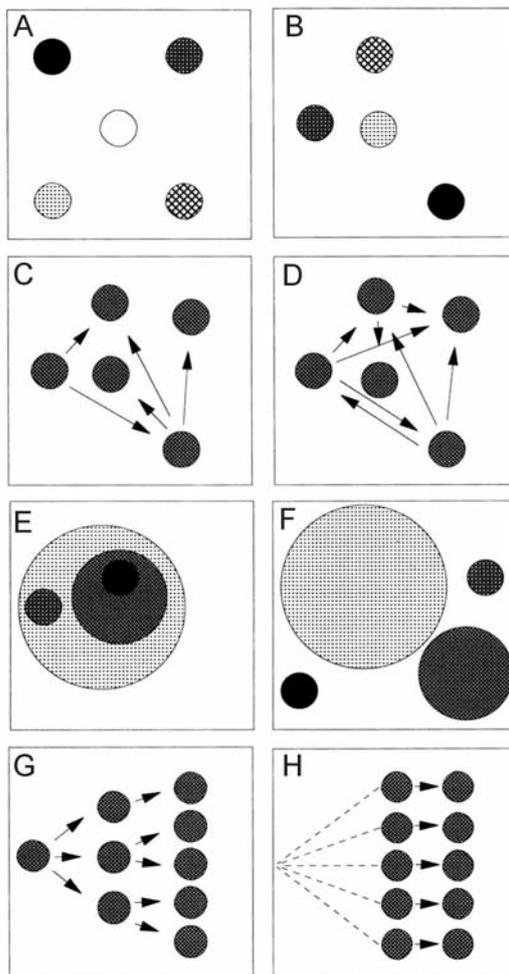


Figura 3.23. Diferencias entre varios sentidos o tipos de complejidad: sistemas de partes e interacciones. A-B: Complejidad diferenciadora versus configurativa. C-D: Complejidad de objetos versus de procesos. E-F: Complejidad jerárquica versus no jerárquica en relación a los objetos. G-H: Complejidad jerárquica versus no jerárquica en relación a los procesos

sin haber experimentado modificación alguna en el transcurso de su existencia geológica (Burt 2001). La existencia de muchas especies vegetales como “fósiles vivientes” sería otro aspecto añadido del mismo fenómeno (Thomas & Spicer 1987).

2. *Hay rasgos que parecen independientes de las necesidades adaptativas.* En cualquier grupo, se pueden observar infinidad de características sin utilidad evidente, tales como muchas formas foliares dentro del mismo contexto físico (Kurmann & Hemsley 1999, Glover & Martin 2002), la gran diversidad de órganos sexuales de los artrópodos (Berry & Hallam 1986), el carácter antitético de muchos comportamientos bajo condiciones similares (Wills 2002), el alto grado de polimorfismo proteico en animales, o las evidencias de que muchos cambios en los genes estructurales están desconectados de

los procesos evolutivos (Gillespie 1991, Cronk et al. 2002).

3. *La evolución parece tener a veces consecuencias negativas en un sentido adaptativo.* Existen multitud de ejemplos en los que se aprecian fallos en los organismos a la hora de ejercitar su máximo potencial de reproducción; sería el caso de la baja tasa de fecundidad de muchas orquídeas (Ingrouille 1992). Otros aspectos pertinentes son las muertes prematuras aparentemente inútiles (Price 1996) o la persistencia del sexo, a pesar de su alto coste e incluso en condiciones donde existe la capacidad de producción de especies partenogenéticas (Hotton et al. 1997).
4. *La evolución a menudo es iterativa,* es decir repite estructuras muy similares en el desarrollo de la misma línea principal (Langton 1989). Hay pautas que se imponen a sí mismas de forma reiterada dentro de muchas taxa, al tiempo que hay una carencia abrumadora de transiciones graduales. Esto es así, muy a pesar de que la teoría de la selección natural predice que las morfologías son conglomerados de rasgos útiles. Hay órganos e instintos complejos que persisten dentro de taxa, a pesar de conducir a mutaciones deletéreas (Berry & Hallam 1986).
5. *La evolución adquiere y mantiene muchas adaptaciones que no parecen tener nada que ver con la selección natural.* Existen estados evolutivos para los cuales es difícil imaginar fases intermedias viables, o que requieren cambios improbables para que resulten útiles en conjunto, tales como el aparato eléctrico de ciertos peces (Warren & Koprowski 1991), muchas pautas instintivas complejas o la adquisición de la inteligencia (Wesson 1993).

7.2. Complejidad y caos en evolución

La evolución, como proceso histórico, tiene componentes aparentemente caóticos (Wagensberg 1998): las pautas evolutivas están conectadas con *feedbacks* múltiples (Fig. 3.23). Los organismos interactúan de muchos modos; el ambiente consiste no sólo en aspectos físicos sino también, y quizá más decisivamente, en otros organismos. Esta apreciación es crucial para abordar la cuestión de por qué la evolución puede avanzar independientemente de los requerimientos directos del ambiente; por qué existe un juego de adaptaciones que parece divorciado de las necesidades obvias del

organismo. La especialización, la simbiosis, el mutualismo y el parasitismo implican *feedbacks* complejos y probablemente caóticos (Cohen & Stewart 1994).

Una segunda pista nos la da la *sensibilidad a la situación inicial*. En los sistemas caóticos, entradas pequeñas pueden tener consecuencias espectacularmente grandes. A menudo, se ha hecho referencia a esto con el nombre de "*efecto mariposa*": una mariposa bate las alas en la selva tropical del Amazonas y pone en marcha sucesos que producirán una tormenta en Chicago; sin embargo, la siguiente vez que la mariposa bate las alas, no hay ninguna consecuencia meteorológica (Lorenz 1995).

En tanto que la naturaleza es interactiva y dinámica, *la evolución podría no poder explicarse con una aproximación mecanicista*. Tengamos en cuenta, en tercer lugar, que hay un acuerdo general en la *impredecibilidad de la evolución* (Futuyma 1998). ¿O se trata más bien de nuestra incapacidad para elaborar modelos predictivos? En los últimos tres siglos, la ciencia, armada con las matemáticas de Newton y Leibniz, ha logrado explicar muchos procesos del universo (Holton 1998). Se trataba esencialmente de un mundo mecánico, caracterizado por la repetición y la predecibilidad. El mundo lineal constituye una parte muy importante de nuestra existencia. Sin embargo, *la mayor parte de la naturaleza no es lineal y no puede predecirse con facilidad*. El tiempo meteorológico es un ejemplo clásico: hay muchos componentes que interaccionan de modos complejos y producen una impredecibilidad notoria. Los ecosistemas, las entidades económicas, los embriones en desarrollo, el cerebro,... y las tendencias evolutivas parecen otros tantos ejemplos de dinámica compleja que desafían la simulación o el análisis matemático convencional (Favre et al. 1995).

Digamos también que *la evolución representa libertad dentro de limitaciones*, y la libertad debe mucho al caos (Green & Newth 2000). No hay nada en la sustancia material que nos indique que debería existir algo como el caos; su forma más obvia, la turbulencia, ha sido uno de los grandes misterios de la física durante siglos (Aitken 1998). Es un hecho cósmico, como la relatividad y la mecánica cuántica. El caos hace posible nuevas autoorganizaciones dentro de un flujo de energía disipante, superando el incremento local de entropía y creando nuevo

orden. No explica por qué han tenido lugar tantas adaptaciones, pero las hace menos increíbles. El caos, ciertamente, puede producir cosas extrañas (Gell-Mann 1994). Sin caos, no habría criaturas capaces de hurgar en sus orígenes.

La vida se caracteriza por la exploración continua de nuevas formas, dentro de las limitaciones que imponen las ya existentes. Algo que se deduce a simple vista es que la vida resulta ser enormemente creativa, a pequeña o gran escala, en muchos casos en modos que no son predecibles ni dictados por la adaptación, aunque eso sí, sujetos a las limitaciones del ambiente (Wills 2000). Puede ser interesante, por ejemplo, que los milpiés —muchos de ellos excavadores, tengan muchas patas, pero algunos tienen más de doscientas y eso parece algo exagerado. Podría ser que los milpiés tuvieran cierta propensión genética a la presencia de patas.

7.3. Sistemas evolutivos en el "límite del caos"

Los matemáticos han hecho del caos una nueva especialidad, pero el ámbito del *caos determinista* excede con mucho de lo que es considerado habitualmente como matemáticas. Algunos investigadores como Chris Langton (1998) sostienen que los sistemas evolutivos, siendo sistemas complejos, deben su mutabilidad al hecho de encontrarse en lo que se denomina "*límite del caos*". Este se encontraría donde la información llegara al umbral del mundo físico, donde consiguiera ventaja sobre la energía. Según Langton (1998), estar en el punto de transición entre el orden y el caos no sólo te proporciona un perfecto control (pequeña entrada/gran cambio), sino que también ofrece la posibilidad de que el procesamiento de información pueda llegar a ser una parte importante de la dinámica del sistema.

Esta idea ha llevado a muchos investigadores recientemente a las fronteras de la biología. En el ordenador, los grandes sistemas interactivos —los sistemas dinámicos— "evolucionan" de modo natural hacia un estado crítico (Kauffman & Johnsen 1991). El sistema puede ser biológico, como un ecosistema en coevolución, o físico, como la interacción de las placas tectónicas y su papel en los terremotos. Los sistemas que han alcanzado el estado crítico exhiben una propiedad muy característica: si se perturban, podríamos obtener una respuesta pequeña.

Perturbándolo otra vez, con el mismo grado de perturbación, podría colapsarse por completo. Si se perturba muchas veces cuando está en equilibrio crítico, podemos obtener una gama de respuestas que puede describirse con una ley exponencial; es decir, las respuestas grandes (respuestas de tipo umbral) son escasas, las respuestas pequeñas son comunes. Sería algo parecido a lo que se observa en los terremotos, en los incendios forestales y en las pausas de extinción y radiación (Kauffman 1993).

7.4. Morfogénesis y evolución emergente

La embriología moderna nos dice que no hay programa genético para el desarrollo; no hay programa que guíe el sistema a través de sus transiciones morfogenéticas (Standish 2002). Esto no significa que los genes sean irrelevantes. En cierto modo, los genes establecen los valores de los parámetros: producen partes componentes del sistema, dentro de una gama de valores. Las transiciones morfológicas son entonces consecuencias del ciclo de la dinámica que genera geometría; y la geometría que modifica la dinámica. La morfogénesis de *Acetabularia* ilustra este concepto con claridad (Fig. 3.24).

Acetabularia acetabulum es una alga marina cenocítica que vive en las aguas poco profundas de las costas mediterráneas. Comencemos su ciclo vital con la fusión de gametos que da lugar a la formación del cigoto. Éste desarrolla pronto una porción rizoidal y luego un eje erecto de unos cinco centímetros de longitud, el cual produce una estructura verticilada en el extremo, que acaba por tener la forma de un disco, como el sombrero de un hongo. Algunos sugieren que se trata de una estructura vestigial, pero el asunto no está nada claro (Pearson 1995).

Brian Goodwin (1992) ha elaborado un modelo matemático del desarrollo de *Acetabularia* como forma de entender las transiciones morfogenéticas (Fig. 3.24). El modelo incluye aspectos de la regulación del calcio en la célula, de los cambios del estado mecánico del citoplasma (elasticidad y viscosidad) y de la respuesta de la pared celular. El modelo de Goodwin es un sistema matemático complejo que produce un sistema biológico simple. Es curioso que la morfogénesis en este organismo sea simulable con facilidad, *como si la forma del alga fuera una propiedad profunda del sistema*. El modelo explica por qué el extremo inicial-

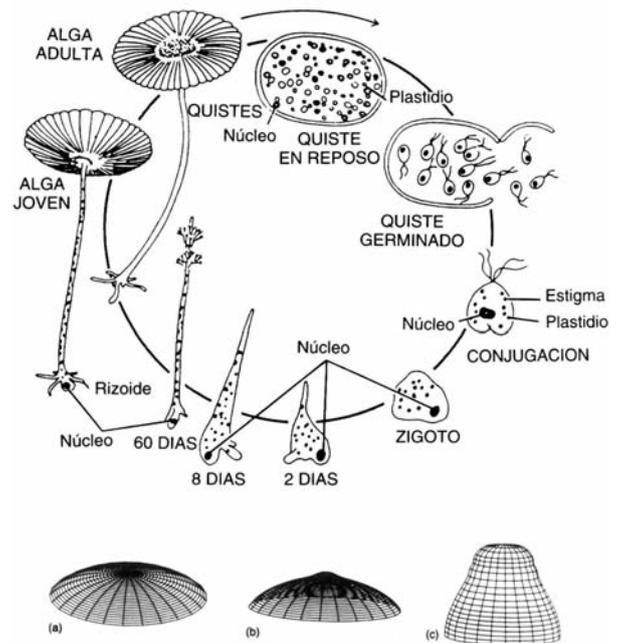


Figura 3.24. Ciclo vital de *Acetabularia* (arriba). Cinco etapas del desarrollo de los verticilos en el modelo informático de Brian Goodwin (abajo)

mente cónico se aplanan antes de la formación del verticilo. El gradiente de calcio, con un máximo en el estipe, se vuelve inestable a medida que se produce el crecimiento, y da lugar a un anillo de elevada concentración de calcio que aumenta la tensión apical. La pared de este anillo se ablanda, debido a la combinación de la tensión citoplasmática y la elasticidad de la pared, de modo que la misma desarrolla una curvatura máxima en la región de este anillo y se aplanan en la punta. Por eso se formaría el verticilo, como resultado de la dinámica del sistema. La razón por la que todos los miembros de las Dasycladales producen verticilos podría ser que los verticilos surgen de los principios dinámicos contenidos en la organización de la célula de Dasycladales (Goodwin & Saunders 1992).

La *evolución emergente* se está configurando como un concepto investigable, con capacidad de aunar la teoría de la información y los modelos de cambio biológico (Kauffman 2001, Eshel et al. 2002). Algunos estudios sobre plantas resultan extraordinariamente sugerentes, como los de Krenz & Dawson (2002) sobre la evolución de haces vasculares, o Asmbruster et al. (2002) sobre la evolución de la sincarpia en angiospermas.

La evolución es historia, y los acontecimientos históricos son, al menos en parte, determinados por su pasado. Sería raro que un genotipo no favoreciera la mutación en ciertas direc-

ciones, o que ciertas secuencias de mutaciones no fueran mucho más probables que otras, dentro de los confines de una clase o familia. El desarrollo de órganos similares en taxa dispares confirma esta coherencia, especialmente cuando los rasgos paralelos son de dudosa utilidad (Hall 1998). Algunas cosas son posibles y otras no. Los grupos que emergen no sólo adquieren nuevos rasgos sino la capacidad de generar otros nuevos siguiendo nuevas direcciones (Standish 2002). Puede ser, por ejemplo, que un primate, al adoptar una postura erguida y tener lugar los cambios asociados a dicho cambio... adquiriera la capacidad de aumentar el tamaño del cerebro (Wesson 1993).

7.5. ¿Cuál sería, entonces, el papel del DNA?

Resulta del ámbito público que el DNA le dice al organismo en desarrollo cómo construirse a sí mismo (Dawkins 1988). Recordemos el tinglado de Hollywood en torno al *Parque Jurásico* y a la posibilidad de “construir” dinosaurios a partir de DNA preservado en ámbar.

Pero en realidad no es así como funcionan las cosas, aunque es posible que ésto no quede suficientemente claro en muchos textos de biología. *El DNA no hace nada para que la información que contiene se transforme en un árbol, una mosca o un dinosaurio*. Lo que hace es determinar las herramientas que hay que utilizar durante el desarrollo. No existe un mapa de secuencias génicas que se corresponda con caracteres (Baldi et al. 2002). En realidad, el DNA es una sustancia bastante pasiva y estable, y su manera de controlar el comportamiento celular se reduce a especificar qué proteínas se fabrican en ella. Cada célula dispone de su propio conjunto de proteínas, pero como el DNA contiene las instrucciones para fabricar todas las proteínas —y cada proteína está codificada por un gen— el que una proteína aparezca o no en una célula depende de si su gen está activado o desactivado.

Así pues, el aspecto fundamental del desarrollo es la activación y desactivación de genes. Las células “conocen lo que tienen que hacer” debido en parte a que llevan incorporadas instrucciones sobre su “posición” (*gradientes de concentración de sustancias*). Las diferencias entre organismos, por grandes que parezcan, no se deben necesariamente a grandes diferencias en el DNA. En principio, bastaría con

una pequeña diferencia para dirigir el desarrollo por un camino diferente. Todos los aspectos del contexto son necesarios y específicos para cada fragmento de información como el DNA: no se pueden hacer dinosaurios a partir de trozos de DNA. Lo que da lugar al dinosaurio es el proceso completo de desarrollo.

7.6. Una taxonomía de atractores estables

En la ciencia de la complejidad, las especies se consideran “*atractores estables*” en un espacio de parámetros morfogenéticos (Kauffman 1995). En el darwinismo, todo punto de ese espacio es realizable como organismo, siempre que las condiciones ambientales favorezcan su expresión: dentro de límites mecánicos, cualquier forma biológica sería posible. Aquí se sostiene que la dinámica organizativa de la morfogénesis define un número limitado de puntos en ese espacio, que la gama posible de formas biológicas está restringida. Esta posición, en realidad es la expresión más reciente de una tradición intelectual con raíces en la Ilustración del siglo XVIII, conocida genéricamente como *morfología racional*, con una línea de distinguidos estudiosos desde Kant y Goethe hasta D’Arcy Thompson y Hans Driesch, pasando por George Cuvier, William Bateson y Richard Owen, y cuyo objetivo era la búsqueda de las “leyes de la forma” (Lewin 1995).

Algunas simulaciones pasan por considerar el genoma como un conjunto de complejos de información integrados, cada uno de los cuales constituiría por sí mismo un “atractor” (Lewin 1997). En términos matemáticos, un atractor se sitúa como un estado permitido dentro de un espacio multidimensional. En este caso, *los límites del atractor vendrían dados por mutaciones*. Esto es equivalente a sostener que la información transmitida por los genes está empaquetada para formar pautas, del mismo modo que se dirige la manufactura de un automóvil. La pauta final es más importante que la elaboración de las partes. Los genes individuales pueden hacer proteínas, pero la formación de estructuras (morfogénesis) requiere un conjunto de conjuntos de genes estructurales y reguladores coadaptados, todos ellos interaccionando y todos sujetos a selección a diferentes niveles. El atractor es la esencia de la auto-organización. *La estasis vendría a ser equivalente a la estabilidad de los atractores* (Kauffman 2001). El reto estriba en conocer por qué los atractores cambian.

El genoma sería así un sistema de atractores a todos los niveles de la estabilidad genética, desde la fisiología celular hasta el plan corpóreo del *filum* o las características de una especie (Standish 2002). Existen atractores más débiles dentro de atractores más fuertes en el contexto de una especie de secuencia fractal. En su nivel, un grupo taxonómico representa otro atractor. De hecho, *los grupos taxonómicos tienen coherencia porque existen áreas discretas en la morfología*.

Un movimiento lejos de un atractor estable sería altamente improbable (Standish 2002). Ello implicaría un pequeño tamaño de población, porque, en principio, el cambio no resultará adaptativo. Pero en cualquier caso, tales metamorfosis implican cambios rápidos porque las formas lejanas a los atractores son muy mutables. Así, las grandes innovaciones pueden ser contempladas como transiciones desde un atractor a otro.

Los investigadores activos en el nuevo campo de la evolución emergente ven la selección natural como una fuerza determinante de la estabilidad de las especies, pero con poderes limitados. Se afirma que la naturaleza no habría llegado a ser lo que es si no hubiera permitido cierto grado de innovación caótica dirigida por elementos internos (Cohen & Stewart 1994). *La selección es conceptualizada como un corrector de desviaciones, sin que parezca necesario ni posible encontrar razones claras para la ingente cantidad de variación que se observa en la naturaleza*.

Pensar en términos de caos y atractores no sólo libera a la biología de la necesidad de justificar todos los infinitos detalles de la misma, sino que hace que las adaptaciones extraordinarias sean más comprensibles. No es necesario asumir que todos los estados de un desarrollo deban ser ventajosos. Por el contrario, la evolución puede proceder sin selección, como variaciones azarosas que son capturadas y aumentadas (Kauffman 1995). Esto valdría no solo para los órganos sino también, y quizás en mayor grado, para los instintos. Si las estructuras tangibles son objeto de variabilidad caótica, esto debería aplicarse todavía más para las pautas de comportamiento, las cuales son más complejas que los rasgos orgánicos y más sujetas a interacciones dinámicas con retroalimentación.

7.7. "Historia geológica del Caos": evolución de la complejidad

Todos los modelos de evolución emergente configuran un espectro evolutivo de complejidad creciente (Kauffman 1993, Standish 2002). En sus comienzos, la vida fue principalmente bioquímica: el invento crucial fueron las enzimas. Las células eucarióticas tienen planes mucho más complejos que las bacterias, y cientos o miles de veces más genes, sin duda unidos en procesos cooperativos mucho más complejos. Con el advenimiento de la multicelularidad, las formas estructurales básicas se habría "inventado" rápidamente. En unas cuantas decenas de millones de años, habría surgido un nuevo mundo de organismos más grandes y complejos. Desde entonces el cambio ha continuado irregularmente, pero a veces de forma muy rápida.

En general, el lapso entre los primeros metazoos y la complejidad actual es el mismo que entre los primeros eucariotas y los primeros metazoos. Sin embargo, no han aparecido nuevos *fila* desde el Cámbrico inferior (Alvarez

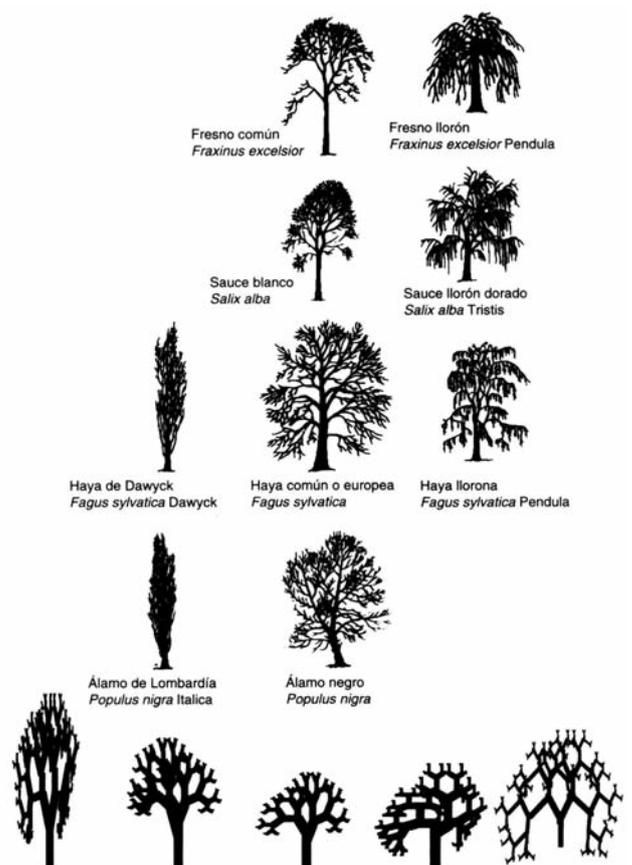


Figura 3.25. Árboles verdaderos y árboles biomorfos generados por ordenador mediante el Programa "El Relojero Ciego", de Dawkins (1988). La figura muestra de qué manera las variedades de la misma especie pueden modificarse debido a cambios relativamente menores (mutaciones) en las reglas de crecimiento

2001). Aparentemente no han aparecido nuevas clases durante al menos 150 ma., ni órdenes nuevos desde la radiación del Paleoceno.

Parece que se hace cada vez más difícil desarrollar grandes inventos. Conforme la estructuras se hacen más complejas, las innovaciones aparecen más tarde en la ontogenia y por tanto son menos profundas (Gould 2002). Los océanos, en los cuales surgió la vida, llevan mucho tiempo sin innovación. Las adiciones a las faunas marinas han sido invasiones de animales o plantas terrestres (Kauffman 2001). En este sentido, la evolución habría “evolucionado”: desde una fase inicial de grandes cambios hasta la sofisticación por cambios pequeños dentro de cada plan.

7.8. Emergencia evolutiva: una nota de precaución

Los modelos de evolución emergente resultan de muy difícil comprensión, incluso para el científico no especializado en *sistemas complejos* o con escasa formación matemática —o sea, la mayoría—. Como la evolución es un tema común en las tertulias televisivas y en un buen número de otros *media*, no es infrecuente encontrar interpretaciones fáciles de la evolución emergente.

Era de esperar, aunque no fuera el propósito de Kauffman, Gell-Mann, Goodwin, Langton y compañía, que los conceptos de atractor y emergencia acabaran por resultar reminiscentes de las viejas ideas de evolución lineal u *ortogénesis*, según las cuales, la evolución seguiría una senda ordenada de antemano que la guiaría hasta un destino superior. De hecho, la idea de que ciertas direcciones de la evolución están predeterminadas se utiliza a menudo para apoyar cierto propósito divino, de modo similar al denostado trabajo de Bergson (1911) sobre evolución creativa. Este *neovitalismo* es aparente en la prolífica gama de páginas *web* de la causa creacionista. Y es que la noción es compatible con muchas creencias religiosas relativas al inevitable progreso del alma (Morris 2001).

Por otro lado, el uso de los ordenadores ha sido igualmente exitoso bajo las directrices de proyectos de investigación cuyos principios conceptuales son, en cierto modo, opuestos a los de evolución emergente, como es el caso del programa de selección artificial denominado “*El Relojero Ciego*” (Dawkins 1988, 1998), el cual genera biomorfos informáticos para una amplia diversidad de animales y plantas (Fig.

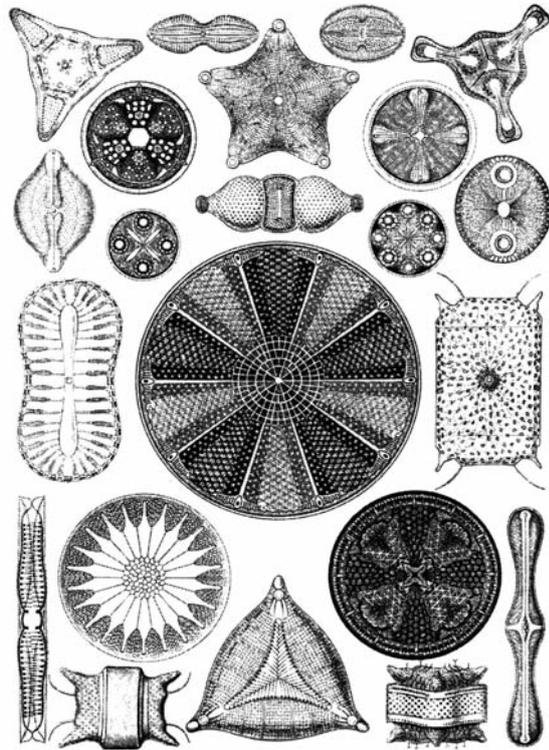


Figura 3.26. Dawkins (1998) ha simulado las simetrías de diatomeas sobre la base de cambios en los números de espejos calidoscópicos. En el ordenador, estos biomorfos surgen accionando al azar “mutaciones” desde un patrón simple

3.25). El mencionado programa simula la herencia y permite que se produzcan mutaciones aleatorias ocasionales, asignando valores numéricos a cada gen y asumiendo que cada modificación fenotípica es controlada desde un mensaje codificado escrito en el lenguaje del DNA. Desde este programa, Dawkins ha reconstruido secuencias de aparición de morfologías arbóreas, telas de araña, simetrías de organismos unicelulares como las diatomeas (Fig. 3.26) o los radiolarios, formas de medusas, artrópodos, etc (Dawkins 1998). La diferencia radica, sin embargo, en que el juego de Dawkins introduce las presiones de selección a medida que procede la evolución. Se puede decir que en esta simulación, la adaptación es exógena, inducida desde fuera, mientras que en los programas que consideran sistemas complejos, la adaptación es endógena.

Es aparente, también, que la ciencia de la complejidad provoca gran confusión. A ello puede haber contribuido el lenguaje obtruso de algunos libros como “*Investigations*” (Kauffman 2001) y “*At home in the Universe*” (Kauffman 1995). Kauffman no se muestra a sí mismo como creacionista, pero su prosa abierta y de fuerte contenido literario, ha venido nutriendo ciertas expectativas místicas durante los últi-

mos años. Algo similar ha ocurrido con algunos escritos de Steve Gould, a pesar del evidente anticlericalismo del norteamericano. Y es que, ante cada reconsideración del hecho evolutivo, los viejos fantasmas vuelven una y otra vez.

8. Necesidad de una nueva teoría general de la evolución biológica

La teoría sintética fue un avance decisivo para los estudios evolutivos, sometidos hasta entonces a contradicciones aparentemente irresolubles. Sus aportaciones no pueden ser hoy día rechazadas con ligereza. Sin embargo, *para no convertirse en un dogma, la teoría sintética debe enriquecerse con los nuevos datos que las disciplinas implicadas en la evolución no cesan de aportar*. La nueva teoría no debería ser reduccionista, porque incluso ya desde una perspectiva genética, resultaría ser simplista. Más todavía si se integra la información que viene de la embriología o los nuevos datos del registro fósil.

Obviamente la versión *heavy* de la teoría sintética está más que superada en la actualidad por los descubrimientos sobre la organización funcional jerarquizada del material genético y sobre la posible intervención de los transposones en el desencadenamiento de los procesos de especiación. Por otro lado, la genética del desarrollo revela que hay multitud de transformaciones que pueden deberse a un determinismo genético reducido. La puesta en evidencia de los denominados genes temporizadores ha sido una adquisición esencial. Dichos genes son reguladores temporales, pero no sabemos muy bien cómo son "leídos" por las células. Estos genes se desajustan a veces por mutación y entonces se permutan acontecimientos en la secuencia normal del desarrollo.

El estudio experimental de las heterocronías podría llevarnos a la liberación definitiva de esa obsesiva necesidad de encontrar formas intermedias en los linajes evolutivos. Las modalidades evolutivas son múltiples. La evolución gradual está actualmente bien demostrada en cierto número de grupos (roedores, mamíferos arcaicos, ammonitas, angiospermas); las estasis morfológicas también existen, especialmente en los moluscos, trilobites y muchos cormófitos primitivos. Pero hay que añadir a estas modalidades las variaciones reversibles y repe-

titivas que corresponden globalmente a una estasis particular desde el punto de vista genético; la especie presenta una gran plasticidad de variaciones morfológicas, resultado de una gran variabilidad potencial, de la que sólo se expresa una parte en función de las condiciones momentáneas del entorno, que varía de forma reversible y repetitiva. Este mecanismo, que da a la especie grandes posibilidades de adaptación rápida a las fluctuaciones del medio, se distingue de la evolución gradual propiamente dicha, que se expresa mediante variaciones acumuladas según una tendencia morfológica generalmente irreversible y que también permite adaptaciones al medio (Fig. 3.3) (Devillers & Chaline (1993). De este modo, la evolución podría ser, a veces, gradual y continua dentro de los linajes, y discontinua y puntuada en el origen de nuevos linajes.

La teoría sintética no reconoce más restricción exterior al organismo que la selección natural. Hay que insistir en la intervención de restricciones internas, precoces, puesto que se manifiestan desde la información genética a lo largo de todo el desarrollo: *el organismo controla en gran medida su destino evolutivo* - al menos en mayor medida de lo que predice la teoría sintética-. La selección existe, pero esas restricciones internas vienen a quitarle parte de su omnipotencia.

Ninguna teoría novedosa sobre evolución puede pretender ser predictiva. No está en su naturaleza. Por ello, no debería ser menospreciada como teoría científica. La contingencia histórica aparece en nuestros días como un poderoso responsable de la trayectoria evolutiva, mientras que la adaptación desempeña un papel inferior al que se le adjudicaba antaño. Podría ocurrir también que el azar aparente no fuera azar en definitiva, sino más bien un aspecto del fenómeno denominado caos. Un sistema caótico no significa que esté conformado puramente por elementos azarosos, que no se pueda analizar. Los matemáticos saben que existen sistemas (*caos determinista*) que, aunque sean inconstantes e imprevisibles, no son aleatorios. El comportamiento de estos sistemas se puede describir a menudo con ecuaciones sencillas. Lo que resulta paradójico es que, aunque esté regido por leyes matemáticas, el comportamiento del sistema puede ser muy complejo y realmente imposible de predecir.

Cualquier aproximación mecanicista de los procesos biológicos resulta, hoy, una simplifica-

ción. Estos son, por naturaleza, intrínsecamente complejos. Las explicaciones fisicistas tienen dos problemas esenciales en biología. El primero es que la complejidad de los organismos hace imposible su evaluación a través de leyes puramente físicas. Los seres vivos operan a niveles muy diferentes del átomo. La evolución no es un proceso mecánico, sino histórico. Los físicos seguro que sonrían cuando leen acerca del “mundo de simplicidad” que sugiere Dawkins, pues ese mundo de simplicidad existe sólo en la imaginación. Incluso los componentes más simples del universo material –quarks, electrones, fotones, gluones,...- tienen componentes de extraordinaria complejidad. Hasta para los electrones, sólo las ecuaciones más simples tienen solución: no se han descrito funciones matemáticas adecuadas para la mayor parte de su comportamiento. En biología, incluso más que en física, el conjunto tiene un significado superior al de las partes y sus interacciones. Los biólogos a veces rechazan el holismo como si se tratara de una aproximación

mística, próxima al vitalismo más retrógrado. Pero un organismo, nos guste o no, es una entidad, como una catedral, en la que las piedras comprenden poco del sentido de la estructura global.

En evolución las generalizaciones son peligrosas. Existen pocos procesos que se puedan aplicar a todos los seres vivos, puesto que la genética difiere. Las bacterias son haploides y a veces reciben inyecciones de DNA, los protozoos exhiben algunas prácticas evolutivas raras, tales como la renovación del núcleo, las plantas multiplican cromosomas (poliploidía), tienen a veces fecundación doble o múltiple, mutaciones somáticas y otras complicaciones.

Deberíamos ser capaces de formular preguntas nuevas, fuera del paradigma neodarwinista. Pero no debemos olvidar que *la evolución es historia, y la historia está sujeta a interpretación, y que a menudo no es mucho lo que puede ser “probado” o “rechazado” acerca de ella.*

4

SISTEMÁTICA, FILOGENIA E ICONOGRAFÍA EVOLUTIVA

1. Introducción

En un sentido amplio, la *sistemática* se ocupa de la comprensión, delimitación, comparación y reconocimiento de los planes estructurales, así como de la jerarquía y parentesco de las estirpes naturales (Raven et al. 1992). La distinción entre sistemática y *taxonomía* no está nada clara. Esto es perceptible a poco que uno revise y compare la literatura científica al respecto (ej. Heywood & Moore 1984, Talavera 1997, Bell & Hemsley 2000). Etimológicamente, existe un hiato sustancial: taxonomía significa ordenar, sistemática significa reunir. Quizá por ello algunos autores acostumbran a referir que la sistemática se ocuparía más de la diversidad y de las relaciones entre los organismos, mientras que la taxonomía atendería a la clasificación de esta diversidad (Stuessy 1990). En tal sentido, la sistemática, englobaría a la taxonomía. Por razones puramente prácticas y, dado que ésto no es un tratado de botánica sistemática, preferimos mantener ambos términos como sinónimos, tal y como se puede observar en la mayor parte de las publicaciones de ámbito internacional (<http://www.nmnh.si.edu/botany/siteindex.htm>).

El término *clasificación* implica tanto un proceso como el resultado del mismo. La clasificación biológica es el proceso mediante el cual se efectúa de forma encadenada un agrupamiento de organismos en entidades cada vez mayores. La creación de unidades discretas tiene su fundamento en las evidentes discontinuidades que existen en el mundo vivo. Para hacer referencia a estas unidades, hace falta un sistema de *nomenclatura*. Los sistemas de clasificación y nomenclatura deben contener *categorías* (especie, género, familia, orden, clase, etc) y también es preciso una *jerarquía de categorías* dentro de la cual las diferentes unidades puedan ser situadas.

Los sistemas modernos de clasificación intentan atender a dos requisitos: (1) presentar los conocimientos actuales sobre las relaciones entre organismos, (2) proporcionar un sistema

de información que, en combinación con la nomenclatura, sea de fácil acceso.

La taxonomía vegetal puede resultar una empresa ambiciosa. Así, para Jones (1987), sus objetivos serían: (1) análisis de la biodiversidad vegetal a fin de inventariar la flora mundial, (2) desarrollo metodológico para la identificación y la comunicación, (3) producción de un sistema de clasificación coherente y universal, (4) *búsqueda de las implicaciones evolutivas de la diversidad vegetal*, (5) establecimiento de un sólo nombre científico en latín tanto para las plantas vivientes como para las que se encuentran en estado fósil.

El ejercicio de ordenación implica una selección de criterios sobre los que se ha de basar el proceso, en este caso los llamados *caracteres taxonómicos*. Un carácter es cualquier atributo morfológico, estructural, fisiológico o de comportamiento de un organismo, que pueda ser analizado de forma independiente, con objeto de comparar, identificar o interpretar. Carácter es, así, cualquier atributo que puede manifestarse en distintos *estados*, bajo distintas expresiones. El conjunto de los caracteres y sus estados representa como una matriz de donde derivarán todas las interpretaciones sobre clasificación y afinidades evolutivas. La calidad de los caracteres y la forma en que los tratemos son los únicos factores que determinan la calidad de la clasificación resultante y la interpretación de las relaciones filogenéticas. Es evidente que los mejores caracteres serán aquellos que tengan una base genética y experimenten poca variación por factores ambientales o de otro tipo.

La *filogenia* tiene que ver con el estudio de las relaciones de parentesco entre los individuos a través del tiempo y en la actualidad, es decir, el curso de su desarrollo histórico y los resultados de este proceso. Es obvio que *las reconstrucciones filogenéticas ilustran, de un modo u otro, vías de evolución*. La filogenia y la taxonomía se engloban mutuamente y, hasta cierto punto, se necesitan la una a la otra. Desde luego, también, se trata de elementos

compatibles. Sin embargo, a lo largo de la historia reciente de la ciencia, y de forma reiterada, se ha establecido entre ambas una especie de ambivalencia afectiva, observándose etapas de acuerdo interrumpidas por episodios de desajuste. En el contexto de los últimos avances en taxonomía molecular, la filogenia y la taxonomía se encuentran en una de esas fases de conflicto.

2. Circunscripción científica de la “evolución vegetal”

Ya hemos señalado que la evolución vegetal hace aquí referencia al *estudio de la evolución de aquellos organismos tradicionalmente estudiados por la botánica*, con independencia de las clasificaciones de rango superior (reinos, *fila*, ...), las cuales se han mostrado bastante inestables durante las últimas décadas (Carrión 1993, Egea 1994, Mota 2001). La botánica es una ciencia biológica que se ocupa del estudio de las plantas y otros organismos fotosintéticos (ej. cianobacterias, euglenófitos), así como de los hongos y grupos afines (ej. mixomicetos). El estudio botánico tradicional implica una atención considerable a los aspectos de forma y función, pero también a las relaciones filogenéticas e interacciones con otros organismos y con su ambiente físico.

La botánica –como cualquier ciencia biológica– admite una gran diversidad en su ramificación disciplinar: de clasificación, de jerarquía biológica, de aplicabilidad, etc. Entre los investigadores, se suele decir que uno es *algólogo* o *ficólogo* si se dedica al estudio de las algas, *micólogo* si hace investigación sobre hongos, *briólogo* para los briófitos, *pteridólogo* con los pteridófitos, etc; la *fanerogamia* abarca el estudio de las plantas con semilla, fanerógamas o espermatófitos; la *criptogamia*, todo lo demás, es decir, hongos, algas, eucariotas unicelulares fotosintéticos y procariotas fotosintéticos.

Pero la disciplina botánica de nuestros días no es tan rígida en sus funciones como hace cincuenta años. Más bien al contrario, en el sentido de taxonomía o morfología, se sitúa a sí misma en un contexto científico complejo e interactuante respecto a la fisiología vegetal, la embriología, la genética, la bioquímica, la ecología, la paleobiología y la fitogeografía, entre otras. En la misma línea, la *evolución vegetal* vendría a ser un asunto muy amplio, que inclui-

ría no sólo esas partes sino también las interacciones entre las mismas desde una perspectiva diacrónica.

3. Fuentes de la evidencia sistemático-filogenética

La evolución vegetal y la taxonomía tienen muchos puntos de encuentro. Muy a menudo, los proyectos de investigación evolutiva recurren a las metodologías de la clasificación. También con frecuencia, la taxonomía persigue clasificaciones “naturales” o “filogenéticas”, o intenta acordar el esquema clasificatorio con alguna pauta evolutiva establecida *a priori* o *a posteriori*.

En el caso de los problemas taxonómicos, la botánica moderna se nutre tanto de la descripción como de la observación, del análisis experimental y de la síntesis teórica; mientras que los datos tienen su origen en la investigación de campo, laboratorio, jardín, herbario (incl. bancos de germoplasma) y biblioteca. Los datos pueden derivar del propio organismo (morfología, citología, genética, química), de las interacciones entre organismos (citogenética, biología de la reproducción), o de las que tienen lugar entre el organismo y el medio ambiente (distribución, ecología) (Mota 2001).

Por su relativa facilidad de observación, la *morfología* continúa siendo la rama que aporta los datos más utilizados en la clasificación y filogenia de plantas a todos los niveles, desde la variedad y la forma hasta la división. Los principales tipos de datos morfológicos están relacionados con estructuras vegetativas y reproductoras. La *anatomía* tiene que ver con la forma interna y la estructura de los órganos de las plantas. La *embriología* proporciona datos sobre la micro- y megasporogénesis, el desarrollo de los gametófitos, la fecundación, el desarrollo del embrión, el endospermo y las cubiertas seminales. La *palinología* se dedica al estudio de los caracteres de las esporas, granos de polen y otros microfósiles. En taxonomía, los palinomorfos proporcionan caracteres de gran utilidad, sobre todo en los detalles de la esporodermis. En *citología*, los caracteres taxonómicos más usuales hacen referencia a los cromosomas y sus atributos (número cromosómico, cariotipo).

Los *datos genéticos* precisan una determinación previa de consistencia taxonómica. A

veces es interesante estudiar su correlación con otros caracteres. Los datos *citogenéticos* se establecen en torno a las homologías de los cromosomas, compatibilidad y capacidad reproductoras. La *fisiología* y la *bioquímica* nos traen información sobre los sistemas metabólicos y las rutas bioquímicas. Los *datos ecológicos* son numerosos, e incluyen factores ambientales actuales (suelo, geología, clima) y pasados (paleogeología, paleoclimatología), factores bióticos (comunidades, predadores, agentes de polinización y dispersión).

La *paleobiología* es el elemento crucial de la investigación filogenética, en cierto modo constituye la "prueba" del proceso. Los fósiles proporcionan información sobre el origen de los grandes taxa, la primera aparición de sus características, hábitat, paleodistribución, síndromes de polinización y dispersión, así como la dirección de las series evolutivas. En los últimos años, la *paleoquimiotaxonomía* ha adquirido también cierta relevancia.

Gracias a técnicas como las cromatográficas (HPLC, Gases), electroforéticas (IR1, espectrofotometría de masas), tinciones cromosómicas (Giemsa, fluorocromos) o del organizador nucleolar (Plata), hibridación del DNA, etc, la *quimiotaxonomía* se ha constituido como la fuente de datos más recurrida en la búsqueda de soluciones a los problemas taxonómicos tradicionales. Entre las *micromoléculas* utilizadas hay que mencionar los alcaloides, terpenoides, aminoácidos libres, ácidos grasos, betalainas, glucosinolatos, flavonoides y otros compuestos fenólicos. Entre las *macromoléculas*, estarían las proteínas y los ácidos nucleicos del núcleo, cloroplastos y mitocondrias (Egea 1994).

Los métodos de la *taxonomía molecular* se han sofisticado de manera considerable durante los últimos años (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). En la caracterización del DNA, es preciso recurrir inicialmente al *PCR* (amplificación del DNA por reacción en cadena de la polimerasa) o a la clonación (utilización de plásmidos bacterianos para clonar el fragmento deseado) para poder trabajar con un número suficientemente elevado de copias de la región seleccionada. Sobre todo la técnica del PCR se ha usado para detectar secuencias amplificadas al azar (*RAPDs: random amplified polymorphic DNA*). Los RAPDs se generan amplificando el DNA genómico total mediante cebadores de oligonucleótidos arbitrarios de unas diez bases que se unen al azar en el DNA. La popularidad del

RAPD se basa en la rapidez de ejecución y en los bajos costes. Sin embargo, es una técnica controvertida, porque los resultados son sensibles a las temperaturas de procesado, lo cual hace difícil la replicación en laboratorios diferentes.

Una técnica ya casi habitual en taxonomía vegetal es el análisis de polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (*RFLP*), que se realiza cortando el DNA con una o más restricciones, separando los fragmentos resultantes mediante electroforesis y visualizando los fragmentos (si es necesario con rayos X). Este método está bien diseñado para el estudio del genoma de los cloroplastos. El *AFLP* es una técnica similar en la que, al proceso anterior, se añade una fase de selección por PCR de un subconjunto de los fragmentos. Estas dos técnicas son más fiables que los RAPDs. Sin embargo, distan de alcanzar el nivel de resolución individual que se consigue con el análisis de *microsatélites* (secuencias muy cortas de genoma eucariótico no codificador) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BankIt/index.html>). Por su precisión, esta técnica sólo se puede usar en regiones genómicas previamente estudiadas y, además, supone un coste elevado y un esfuerzo analítico considerable.

La caracterización del DNA también se puede lograr por *secuenciación* (obtención de cadenas de longitudes diferentes por ensayo múltiple) (<http://www-sequence.stanford.edu/>). Existen bancos de datos en algunas instituciones públicas y centros de investigación. Sin embargo, se trata de una técnica incluso más costosa que las anteriores y que requiere la comparación del genoma nuclear con el de cloroplastos o mitocondrias para excluir la posibilidad de hibridaciones o de paralogía génica. De hecho, lo más habitual es producir secuencias múltiples de DNA que luego serán correlacionadas y, aún así, el método no está exento de problemas técnicos y ambigüedades (Giribet et al. 2002).

En ocasiones, resulta de gran utilidad taxonómica la *caracterización de isoenzimas*, generalmente basada en criterios como el orden de los aminoácidos en la cadena o la longitud de la misma. También se recurre a veces a metodologías muy curiosas como las *técnicas de serología*, basadas en la sensibilización inmunológica de animales y análisis posterior de los anticuerpos extractados.

4. Secuencias génicas de utilidad filogenética

La selección de los fragmentos del genoma que serán comparados para establecer la inferencia filogenética es un paso fundamental en la práctica de la filotaxonomía molecular. La extracción del DNA se hace de tejidos vegetales frescos si es posible. Cuando no lo es, se puede usar material de herbario o material desecado.

El genoma modelo más utilizado ha sido el de los cloroplastos (Soltis et al. 1998). En plantas terrestres, éste consta de una molécula circular de dos segmentos invertidos en doble copia (IR=*inverted repeat*) separados por dos regiones de tamaño desigual (SSC=*small single-copy region*; LSC=*large single-copy region*). Las ventajas analíticas del genoma de cloroplastos son (a) su carácter conservativo, (b) su pequeño tamaño, lo cual permite un examen al completo, y (c) la mayor parte de los genes se presentan en una sola copia, lo cual disminuye el riesgo de "ruido multigénico", tan común en el genoma nuclear. Las desventajas son (a) potencial limitado en la comparación a niveles taxonómicos infragenéricos, y (b) riesgo de reestructuración cromosómica por introgresión transespecífica.

De los genes de cloroplastos, uno de los más frecuentemente utilizados ha sido el *rbcL*, el cual codifica la subunidad principal de la ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (*RUBISCO*, una enzima fotosintética crítica). La secuenciación del *rbcL* se ha aplicado sobre todo para resolver relaciones taxonómicas supragenéricas dentro de angiospermas, helechos y algas (Duvall et al. 1993) (Fig. 4.1). El gen *atpB*, que codifica la ATP sintetasa, tiene un potencial filogenético similar al *rbcL* (Leitsch et al. 1999). El gen *matK* resulta fácilmente amplificable y muestra una tasa de variación mayor, por lo que se ha utilizado para resolver relaciones intergenéricas o interespecíficas, sobre todo en espermatófitos. El gen *ndhF*, que codi-

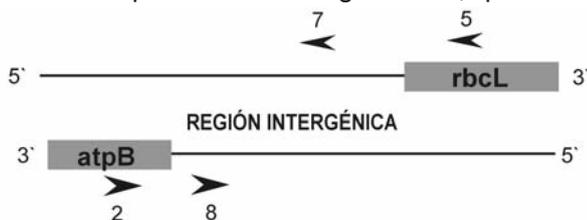


Figura 4.1. Representación de la proximidad existente entre los genes *rbcL* (codifica RUBISCO) *atpB* (codifica ATP sintetasa) en el genoma del cloroplasto. Nótese la región del espaciador intergénico *atpB-rbcL* y la localización general de los "primers" que se pueden usar en su amplificación y secuenciación. Soltis et al. (1998)

fica parte de la NADH deshidrogenasa del cloroplasto, tiene una tasa de sustitución de nucleótidos que duplica la del *rbcL*, por lo cual también se usa en el estudio de relaciones intergenéricas. El gen *16S rRNA* (subunidad menor del RNA ribosómico) es altamente conservativo y se ha utilizado para establecer relaciones basales del tipo procariota-eucariota, subdivisión de embriófitos, etc (Mishler et al. 1994).

La región intergénica *atpB-rbcL* es un tramo no codificador del genoma de cloroplastos que ha experimentado una notable variación en términos de deleciones e inserciones. No obstante, las áreas que corresponden a elementos promotores de los dos genes se han mostrado bastante estables y ello ha permitido su utilización en la taxonomía de angiospermas. En el genoma de cloroplastos, existen otras secuencias no codificadoras de interés taxonómico, como los *intrones trnL* pero sería muy largo listarlas aquí.

A pesar de su gran tamaño y diversidad génica, la mayor parte de los estudios filogenéticos utilizando el genoma nuclear han recurrido al *cistrón ribosómico rDNA*, quizá porque se

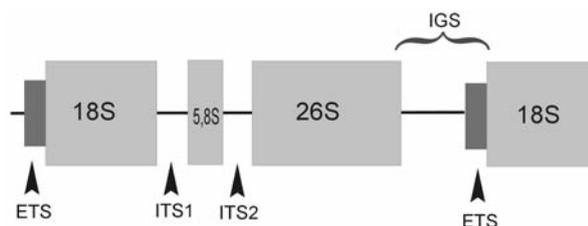


Figura 4.2. Diagrama esquemático del rDNA de plantas. 18S, 5,8S y 26S hacen referencia a los genes del rRNA ribosómico. IGS es el espaciador intergénico. ETS es un espaciador externo. Soltis et al. (1998)

encuentran disponibles *a priori* un gran número de copias y porque los genes incluidos aparecen en un número elevado de organismos (Nishiyama & Kato 1999). Los cistrones rDNA se localizan en la región del organizador nucleolar y pueden estar presentes en varios cromosomas diferentes. Los ribosomas en plantas, se localizan en los cloroplastos, mitocondrias y citoplasma y están compuestos de una subunidad grande y otra pequeña conteniendo rRNA y proteínas. Hay por ello tres fuentes genómicas potenciales de secuencias del tipo rDNA.

En el organizador nucleolar, las *regiones 18S y 26S del rDNA* son extraordinariamente conservativas y resultan de interés en niveles superiores a la familia. Justo lo contrario de lo que ocurre con regiones de evolución rápida como la *ITS*, que son usadas para la compara-

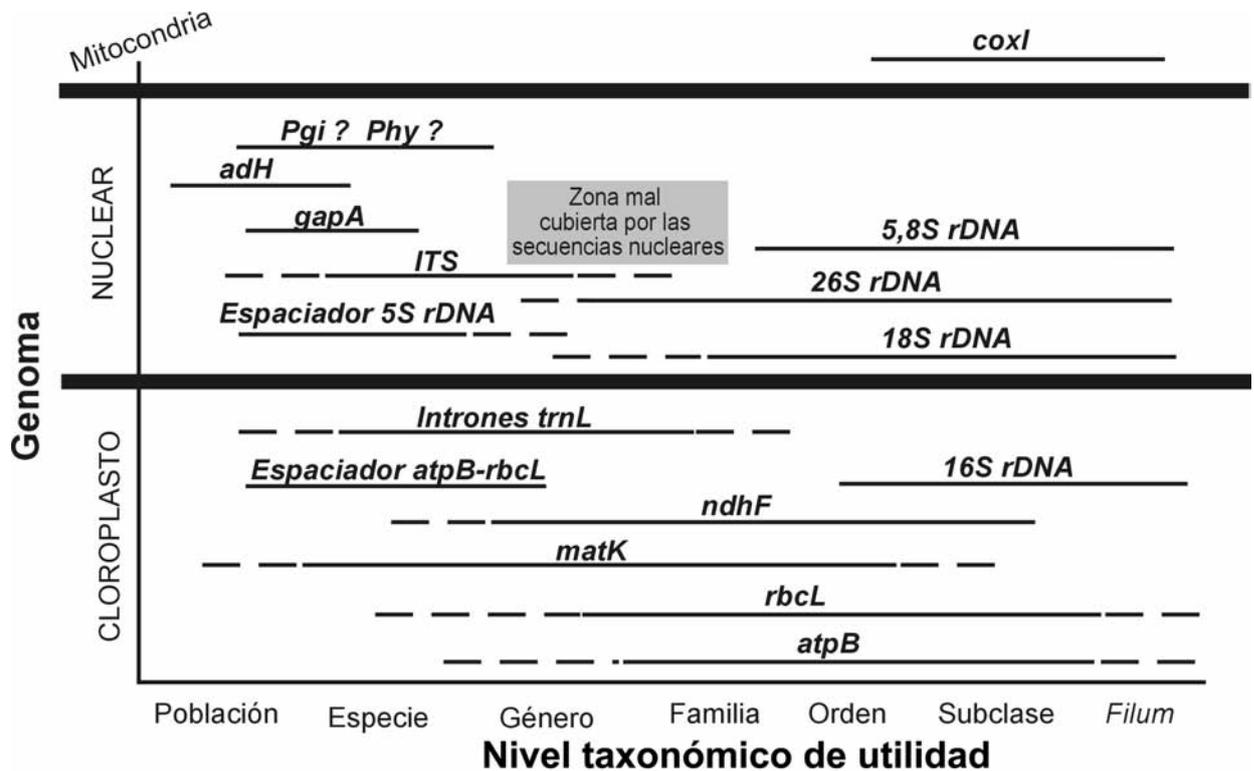


Figura 4.3. Nivel taxonómico aproximado de utilidad filogenética de las diferentes regiones génicas de cloroplastos, núcleos y mitocondrias en angiospermas. Las líneas discontinuas representan niveles con cierto potencial para establecer relaciones filogenéticas, o donde se han establecido de hecho para algunos grupos particulares

ción de especies y géneros de parentesco próximo. El recurso a los fragmentos del tipo *18S rDNA/RNA* ha sido apenas explotado, a pesar de su enorme potencial en filogenia de angiospermas (Kranz et al. 1995, Soltis et al. 1999). Esto puede deberse a la popularidad del *rbcL* o al hecho de que algunos sectores (por otro lado, bien conocidos) son susceptibles de delección o adición. Las reticencias respecto al uso del *26S rDNA* parecen más lógicas, dado que este fragmento exhibe cambios nucleotídicos muy complejos. El *5,8S rDNA*, por su pequeño tamaño, es amplificable con facilidad, pero apenas se ha utilizado en filogenia (Hori et al. 1985).

Los espaciadores *ITS* (*internal transcribed spacer*) del *18S-26S rDNA* nuclear han sido muy importantes en los niveles específicos y genéricos de angiospermas, aunque a veces varían intrapoblacionalmente, como se ha observado en portulacáceas y pináceas (Baldwin et al. 1995). Obviamente, en estos casos, no se trata de un recurso seguro. La región *IGS* (*intergenic spacer*) del *18S-26S rDNA nuclear* se ha usado en niveles bajos dentro de animales, hongos y protozoos, menos frecuentemente en plantas (Yin-Long et al. 1999) (Fig. 4.2).

Hay otros genes nucleares con potencial filogenético, como es el caso de los de la familia *Phy* (genes de citocromos), el *gapA* (gen de la gliceraldehído 3-fosfato deshidrogenasa), el grupo *adh* (genes de la alcohol deshidrogenasa), los *Pgi* (genes de la fosfoglucoasa isomerasa), etc (Adachi et al. 1995) (Fig. 4.3). Algunos autores están investigando la aplicación filogenética de los genes *MADS-box*.

El genoma mitocondrial ha sido muy utilizado en animales (Avice 1994), pero escasamente en filogenia vegetal (Wolfe et al. 1987, Hiesel et al. 1994) (Fig. 4.3). Las razones son varias. Se trata de un genoma comparativamente grande y variable en tamaño, presenta a menudo fragmentos de origen externo (transposiciones de cloroplastos), suele mostrar duplicaciones largas y fenómenos ocasionales de recombinación entre trozos repetidos. Por añadidura, se ha constatado la existencia de plásmidos extracromosómicos de origen desconocido y cuya transmisión no es paralela a la del genoma mitocondrial. Además, en plantas, la tasa de reemplazamiento de nucleótidos es bajísima. Estos cambios rápidos en su estructura, tamaño y configuración hacen que se trate de un genoma "incómodo" desde una perspectiva analítica. El genoma mitocondrial ha sido mucho más útil en el estudio de la transferencia

génica intracelular y transespecífica (Palmer et al. 2001).

5. Sistemas de clasificación: análisis diacrónico

La historia de las clasificaciones botánicas es una de las facetas más apasionantes de la sistemática vegetal. En principio las plantas fueron clasificadas atendiendo a su utilidad, posible carácter comestible, medicinal, etc. Con la expansión de los propósitos inherentes a la clasificación fueron cambiando los criterios. Hoy día, las plantas se clasifican teniendo en cuenta sus hipotéticas relaciones o afinidades evolutivas.

En la diacronía de los sistemas de clasificación vegetal pueden observarse las siguientes tendencias: (1) desarrollo gradual de la jerarquía de categorías hasta el estado actual, (2) reconocimiento progresivo de los principales grupos de plantas, (3) incremento en el número de caracteres que son usados en la clasificación, y (4) cambios en la filosofía de los sistemas de clasificación.

5.1. Sociedades prehistóricas

La constatación del uso de las plantas con fines alimentarios y, más tarde, médicos es un proceso que arranca en un momento muy temprano de la evolución del hombre. Las sociedades neolíticas ya conocían y usaban la mayor parte de las plantas que hoy son consideradas como comestibles (Groves & Rackham 2001). Los primeros agricultores fueron llevando a cabo un lento proceso de domesticación de muchas especies, seleccionando aquellos ejemplares que presentaban las características más deseables (frutos o semillas de mayor tamaño, mayor resistencia a las heladas y a los parásitos, menor proporción o tamaño de las partes duras, mayor rapidez de crecimiento, etc) (Zohary & Hopf 1994). Aparte de por los vestigios arqueobotánicos, ésto es conocido a través de estudios sobre sociedades primitivas contemporáneas (Unger-Hamilton 1989, Chapman & Muller 1990). Estas investigaciones, además, muestran que estos individuos reconocen y tienen nombres precisos para una gran cantidad de plantas de su ambiente local. Consecuentemente, la clasificación en sociedades muy primitivas sólo se concibe desde la

necesidad de reconocer las plantas por sus propias utilidades.

5.2. Teofrasto, Plinio y Dioscórides

Teofrasto (370-285 BC aprox.), filósofo griego discípulo de Aristóteles, es a menudo considerado como el padre de la botánica. Los manuscritos que le son asignados suponen una interesante síntesis de lo que se conocía sobre las plantas en aquella época. Teofrasto clasificó las plantas en hierbas, subarbustos, arbustos y árboles, describiendo aproximadamente 500 especies diferentes (Theophrastus 1916, facsímil). Señaló que había muchas diferencias en relación con la forma de la corola, posición del ovario e inflorescencias. Distinguió entre plantas con flores y plantas sin flores, entre diferentes tipos de tejidos, etc. En *De Causis Plantarum* se manejan ya los conceptos de *hipoginia*, *periginia* y *epiginia*. Su contribución no fue mejorada a lo largo de la Edad Media. De hecho, muchos nombres actuales de plantas tienen su origen en el nombre usado por Teofrasto (*Crataegus*, *Daucus*, *Asparagus*, *Narcissus*).

Caius Plinius Secundus, denominado "Plinio el Viejo" (23-79 AC aprox.), fue un naturalista romano que tuvo una notable influencia política y militar entre sus contemporáneos (era amigo íntimo del Emperador Vespasiano). Su *Historia Naturalis* es una enciclopedia de 37 volúmenes, 9 de los cuales están dedicados a las plantas medicinales (Jones 1987). Este libro tuvo una enorme influencia en la botánica europea de la Edad Media.

El militar romano Dioscórides fue el botánico más importante después de Teofrasto. Su actividad le permitió viajar ampliamente por los dominios del Imperio Romano, lo cual le llevó a conocer muchos datos sobre usos de las plantas. De hecho, una de sus misiones era la de mejorar el servicio médico del imperio. Su libro, *Materia Medica*, incluye descripciones de unas 600 especies de plantas medicinales (Jones 1987). En él se reconocen grupos naturales como las labiadas y las umbelíferas, aunque las descripciones son muy concisas. El objetivo de esta obra no es clasificar, pero hay un cierto nivel de agrupación subyacente a la ordenación de las plantas. Desde el punto de vista botánico, *Materia Medica* es menos interesante que los trabajos de Teofrasto, pero contiene datos de alto interés médico.

5.3. Edad Media y botánica islámica

Durante la Edad Media europea se progresó poco en el conocimiento de las plantas. Las guerras y el declive del Imperio Romano provocaron la destrucción de muchos manuscritos, aunque algunos fueron copiados minuciosamente en los monasterios. El conocimiento botánico quedó limitado por la información que venía de Teofrasto, Plinio y Dioscórides.

En el mundo islámico hubo gran interés por la botánica, desarrollándose largas listas de "drogas" y otras plantas útiles en farmacia y medicina, pero lo cierto es que no se desarrollaron esquemas originales de clasificación. Destaca, durante el Califato de Córdoba, el libro *Higiene* de Albucasis, obra que contiene 166 iconografías comentadas.

Se piensa que San Alberto Magno (1193-1280 aprox.) fue el primero en distinguir entre monocotiledóneas y dicotiledóneas de forma explícita. Su libro *De vegetabilis* es un ensayo de inspiración aristotélica que no sólo tiene que ver con aspectos medicinales sino que también introduce un fuerte componente descriptivo. Su clasificación se basa sobre todo en la estructura del tallo.

5.4. Siglos XVI y XVII

Con la renovación general del espíritu científico y la invención de la imprenta, el interés y difusión de la cultura botánica se incrementaron fuertemente. Se publicaron muchos libros sobre aplicaciones medicinales de plantas, especialmente en Alemania. Algunos de ellos tenían excelentes ilustraciones, pero en ningún caso se alcanzó un sistema coherente de clasificación, quizá porque los textos trataban muy pocas plantas y no se vió la necesidad de elaborar un sistema taxonómico.

Resulta muy interesante que civilizaciones como la china o la hindú alcanzaran mucho antes el nivel de conocimiento que sobre el mundo vegetal había en Europa durante el siglo XVI. Esto tuvo su trascendencia sobre todo en el terreno de la agricultura, donde fueron cultivadas una gran cantidad de plantas. Es bien conocido que esta zona de Asia representa uno de los centros más importantes de domesticación vegetal, afectando a especies como *Citrus sinensis*, *Phaseolus vulgaris*, *Prunus armeniaca*, *Prunus persica* (China), *Oryza sativa*, *Solanum melongena*, *Cucumis sativus*, o *Piper nigrum* (India) (Zohary & Hopf 1994).

A comienzos del siglo XVI, un grupo de botánicos centroeuropeos, los llamados "herboristas", se interesaron por las cualidades curativas de las plantas, dibujando y describiendo con fidelidad las plantas que crecían en su tierra natal. Los libros que publicaban se solían denominar "sobre hierbas" o "herbarios". Entre ellos se puede destacar a Otto Brunfels con su *Herbarium vivae Eicones*, a Jerome Bock y su *Neu Kreuterbuch*, o a Leonhart Fuchs y su obra inconclusa *De historia stirpium commentarii insignes*, la cual incluye un glosario y la descripción de 500 especies.

De los siglos XVI y XVII conviene destacar las figuras de Caesalpino, Bauhin, Ray y Tournefort. Andrea Caesalpino (1519-1603) fue el autor de *De plantis libri*, una obra aristotélica de fuerte influencia posterior. En *Appendix ad libros de plantis* se distinguen catorce clases de plantas con flores y una decimoquinta donde se introducen aquellas otras que no tienen ni flores ni frutos. Se reconocen, asimismo, algunos grupos naturales como las compuestas, umbelíferas, fagáceas, papilionáceas, crucíferas y borragináceas. Caspar Bauhin (1560-1624) fue un botánico suizo autor de la monumental obra *Pinax theatri botanici*, que constituye un listado de unas 6000 plantas. Quizá uno de los aspectos más importantes de este libro sea que presenta cada planta con los diferentes nombres que había recibido, es decir, apunta los sinónimos que recoge en su compilación. Los escritos de Bauhin son también importantes por otra razón: por primera vez parece distinguirse con firmeza el concepto de género y el de especie.

El inglés John Ray (1627-1705) desarrolla en *Methodus plantarum nova e Historia plantarum* un sistema de clasificación basado en relaciones morfológicas, atendiendo fundamentalmente a las estructuras reproductoras. Este sistema representa el avance más importante de la botánica teórica del siglo XVII. En Ray y Bauhin puede adivinarse ya la *clasificación natural*, es decir, el agrupamiento de aquellas plantas que se parecen entre sí. Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) fue un botánico francés conocido por su *Institutiones rei herbariae*, que permitía identificar con cierta facilidad cerca de 9000 especies dispuestas en 700 géneros. Comparado con el sistema de Ray, el de Tournefort resulta bastante artificial. Su propósito era más intentar la identificación que agrupar las plantas por afinidades. Esta es la razón por la que Tournefort puso mucho énfasis en el concepto de género, incluso en niveles

superiores (denominados por el autor como "agregados de géneros"). El esquema nomenclatural es imperfecto e inconsistente, pero supone un paso importante en la reducción del caos organizativo de la botánica de su tiempo.

5.5. Carl Linnaeus (1707-1778) y el período linneano

Natural de Suecia, Linneo fue el padre de la taxonomía tal y como es concebida actualmente, es decir, creó el sistema binomial de nomenclatura. Linneo ingresó en la Universidad de Lund en 1727 para estudiar medicina. Descontento con las enseñanzas allí impartidas, se trasladó a Upsala en 1729, donde recibió las influencias de Rudbeck, su profesor de botánica. Parece ser que su interés por la historia natural se fraguó a partir de una de las expediciones organizadas por aquel profesor. En 1735 viajó a Holanda y acabó la carrera de Medicina en la Universidad de Harderwijk. Allí conoció a G. Clifford, el cual actuó en cierto modo como mecenas del botánico, permitiéndole viajar por Europa durante unos 3 años. Así, antes de regresar a Suecia en 1738, publicó varios libros sobre historia natural. A su regreso se dedicó a la docencia de la medicina y la botánica en la Universidad de Upsala hasta que murió en 1778.

Sus tres libros mejor conocidos son: *Systema naturae* (1735: presenta su sistema de clasificación de forma esquemática), *Genera plantarum* (1737: provee descripciones de muchos géneros) y *Species plantarum* (1753: catálogo en dos volúmenes para la identificación de plantas).

Linneo es, con todo merecimiento, considerado como un hito en la historia de la botánica. Su trabajo es la culminación de un intento de crear un sistema manejable de clasificación e identificación de plantas. Aún cuando el sistema fue útil para la identificación, no se enfatizaron las relaciones naturales y, en consecuencia, muchas plantas no similares fueron agrupadas juntas. Linneo estableció 24 clases basándose sobre todo en el número, unión y longitud de los estambres. Las plantas con un sólo estambre fueron situadas en *Monandria*, con dos estambres en *Diandria*, y así en *Triandria*, *Tetrandria*, *Pentandria*, etc. Las clases eran divididas en órdenes basándose en el número de estilos de cada flor: I. Monandria. II. Diandria. III. Triandria. IV. Tetrandria. V. Pentandria. VI. Hexandria. VII. Heptandria. VIII. Octandria. IX.

Eneandria. X. Decandria. XI. Dodecandria. XII. Icosandria. XIII. Polyandria. XIV. Didynamia. XV. Tetradyndamia. XVI. Monadelphia. XVII. Diadelphia. XVIII. Polyadelphia. XIX. Syngenesia. XX. Gynandria. XXI. Monoecia. XXII. Dioecia. XXIII. Polygamia. XXIV. Cryptogamia. Así pues, las primeras 23 clases constituirían lo que después sería concebido como *Phanerogamia*.

En su momento, el interés del Sistema Sexual de Linneo radica en su simplicidad, aunque se trate de un *sistema artificial*. Hoy día tenemos una visión distinta y tal vez la mejor herencia de este autor es la creación de un preciso *sistema de nomenclatura binomial*. En *Species plantarum*, cada planta tenía un nombre genérico y una frase en latín a continuación que resumizaba las características diagnósticas más importantes para la clave dicotómica. Además se añadía información sobre el herbario de referencia y sobre publicaciones previas. Este esquema de nomenclatura sobrevive actualmente en el campo de la investigación botánica. De hecho, la primera edición de *Species plantarum* (1753) fue tomada en el Congreso de Botánica de Viena como punto de partida para la nomenclatura actual. Así, según el Artículo 12 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica, la publicación válida del nombre de un taxon perteneciente a Spermatophyta o Pteridophyta requiere una fecha posterior al 1 de mayo de 1753 (Stace 1989).

Linneo reconoció las limitaciones que imponía tener como objetivo la identificación vegetal y comprendió que de utilizar sólo un carácter (estambres) surgían numerosas complicaciones. Hay corrientes que interpretan que esta conveniencia de utilizar un sistema de identificación ha sido un impedimento para el progreso posterior de una verdadera clasificación natural. Para muchos autores, la obsesión con la nomenclatura ha retrasado enormemente el progreso de una clasificación botánica más realista (Hennig 1966). Evidentemente, no se puede culpar a Linneo de este problema, pues el autor no puede ser desligado de su contexto histórico.

Quizá buena parte de su influjo no se debe tanto a la precisión de su sistema como a sus dotes docentes, las cuales le permitieron atraer a toda una pléyade de seguidores desde diversas partes de Europa. Un buen ejemplo lo constituye la genealogía botánica elaborada por

Albert E. Radford (Radford et al. 1974), el cual fue alumno de Arthur Cronquist, el cual fue alumno de Rosendahl, el cual lo fue de Engler, el cual aprendió de Goeppert, el cual fue alumno de Bentham, el cual lo fue de Linneo. Actualmente, el herbario de Linneo se conserva en la sede de la Sociedad Linneana de Londres. Los pliegos fueron fotografiados y se conservan en microficha en muchas bibliotecas de investigación botánica.

Se suele considerar a Linneo como un fijista y creacionista convencido. Probablemente de la lectura de *Philosophia botanica*, no se puede concluir de otro modo. Sin embargo, algunas conferencias y escritos de pequeña relevancia, muestran que probablemente la redacción de sus obras más famosas es más el resultado de su gran diplomacia a la hora de satisfacer la ortodoxia religiosa sueca que de sus ideas reales sobre la variación en plantas. De hecho, existen numerosos comentarios sobre “cómo unas plantas pueden dar lugar a otras” (*Beta vulgaris* a *Beta maritima*, por ejemplo), “cómo ciertas especies de *Tragopogon* pueden surgir como resultado de hibridación”, etc (Briggs & Walters 1997).

5.6. Sistemas naturales

Al finales del siglo XVIII, muchos botánicos se ejercitaron en buscar las "afinidades naturales" de las plantas. Esta oposición al sistema sexual de Linneo se produjo sobre todo en Francia, donde se abandonó el recurso a un sólo carácter y se seleccionaron caracteres más basados en la teoría que en la experimentación. El objetivo era que se catalogara en un mismo bloque a aquellas especies que aparentemente estaban relacionadas. Se puede comprender que, en su contexto histórico original, el sistema natural fuera diseñado para reflejar el plan creador de Dios más que verdaderas relaciones de parentesco.

Aparte de Lamarck, al cual ya nos referimos en su momento, destaquemos el trabajo de Michel Adanson (1727-1806), un naturalista francés formado botánicamente en África tropical. Su sistema de clasificación (*Families des Plantes*, 1763) se basaba en la idea de dar a todos los caracteres observables el mismo peso. Adanson rechazó la idea de que hay caracteres más valiosos que otros. Los métodos de Adanson han encontrado posteriormente muchos adeptos en el terreno de la *taxonomía numérica*. Es igualmente relevante la contribu-

ción de la “familia De Jussieu”, formada por cuatro botánicos: los hermanos Antoine (1688-1758: director del Jardín botánico de París), Joseph (1704-1779: explorador y recolector en Sudamérica) y Bernard (1699-1777: fundador del Real Jardín botánico de Versalles), y su sobrino Antoine-Laurent (1748-1836: fundador del Museo de Historia Natural de París).

El trabajo de este último constituye uno de los pilares básicos para la edificación de los sistemas de clasificación natural, sobre todo tras su obra *Genera plantarum* (1789). En esta obra, a diferencia de lo que ocurría en el sistema de Adanson, se concede cierta importancia diferencial a algunos caracteres como el número de cotiledones, el número de pétalos o la posición de la corola respecto al ovario (recupera los conceptos de epiginia, periginia e hipoginia de Teofrasto). *Genera plantarum* representó una influencia considerable para la obra posterior de Augustin P. de Candolle (1778-1841), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, especialmente interesante para plantas vasculares.

La publicación en 1883 de *Genera plantarum* de George Bentham (1800-1884) y Joseph Dalton Hooker (1817-1911) supuso una considerable mejora en el desarrollo de los sistemas naturales de clasificación. La obra consta de 3 volúmenes y dedica su atención a la descripción de todos los géneros de plantas con semillas. El sistema de clasificación deriva claramente de los de De Candolle y De Jussieu. *Genera plantarum* es uno de los grandes libros que tiene su fundamento en el concepto de especie como entidad fija e inmutable situada en la Tierra por el Creador. Aunque apareció en el mundo científico después del advenimiento de las teorías darwinianas, es un libro predarwiniano. Paradójicamente, ambos autores fueron admiradores de Darwin, aunque éste no se plasmó en su labor científica. La razón por la que *Genera plantarum* es tan útil, aún hoy día, es que Bentham y Hooker prepararon sus descripciones genéricas a partir de las propias plantas y no sobre referencias o descripciones copiadas de otros trabajos anteriores, algo desgraciadamente muy usual en los tratados de botánica de la época (aunque tampoco infrecuente en los actuales). Los herbarios de Kew y del Museo Británico de Londres están ordenados de acuerdo con el sistema de Bentham y Hooker.

5.7. Influencia de Darwin sobre la sistemática vegetal: primeros sistemas “filogenéticos”

A mediados del siglo XIX el mundo científico estaba ya preparado para asimilar las teorías de Darwin, especialmente porque se había acumulado mucha información sobre variación y sobre el registro fósil. El artículo de Charles Darwin (1809-1882) y A.R. Wallace (1823-1913) titulado *The tendency of species to form varieties and species by natural means of selection* y el libro de Darwin *Origin of species* fueron realmente determinantes en el campo de la biología y a ella no pudo escapar la botánica.

Alemania fue el área cardinal para el estudio de la botánica durante la segunda mitad del siglo XIX. La clasificación era entonces exclusivamente morfológica, pero los morfólogos alemanes comenzaron poco a poco a considerar sus pautas de variación a la luz de la teoría evolutiva. Entre los más importantes cabría citar a August W. Eichler (1839-1887). En *Syllabus der Vorlesungen über Phanerogamenkunde* (1883), este autor consolidó definitivamente una de las grandes dicotomías que permanecen actualmente: la separación entre plantas sin semillas (*Criptogamae*) y plantas con semillas (*Fanerogamae*). El primer grupo contenía las algas, los hongos, los briófitos y las plantas vasculares sin semillas. El segundo se dividía en gimnospermas y angiospermas, siendo estas últimas compartimentadas en monocotiledóneas y dicotiledóneas. A su vez, las dicotiledóneas eran divididas en *Choripetalae* y *Sympetalae*.

Adolf Engler (1844-1930) era profesor de botánica en la Universidad de Berlín y director del Jardín Botánico de la misma ciudad. Propuso un sistema de clasificación (*Syllabus der Pflanzenfamilien*) basado en el de Eichler, pero difería en algunos detalles. Este sistema se considera que es el primero auténticamente filogenético. La obra conjunta con Karl Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (1887-1915), constituye una enciclopedia botánico evolutiva, con numerosos volúmenes profusamente ilustrados y, abundantes referencias sobre morfología, anatomía y geografía. Gran parte de la información proviene de la experiencia personal de los autores, pero también hay partes que fueron encargadas a especialistas. El esquema taxonómico de Engler y Prantl fue ampliamente aceptado por su elaborada forma de presentación. La mayor parte de los

herbarios no británicos y muchas floras siguen todavía su secuencia vegetal. Engler y Prantl consideraron que las flores simples y unisexuales eran más primitivas que las flores bisexuales con perianto diclamídeo.

5.8. Tendencias evolutivas en la escuela ranaliana y “dicta” de Charles Bessey

A principios del siglo XX, Coulter & Chamberlain (1904) y luego Arber & Parkin (1907), rebatieron las ideas filogenéticas de la escuela de Engler y Prantl. Dichos autores postularon que el origen de las angiospermas más primitivas no se podía encontrar en Gnetales sino en Bennettitales, cuyos órganos sexuales eran hermafroditas y poseían megasporófilos cerrados (*teoría euántica*). La cuestión trascendental no era tanto el grupo en cuestión como el hecho de que ello implicaba que las primeras angiospermas debieron ser hermafroditas y con las piezas en disposición acíclica, es decir se parecerían mucho a lo que por entonces se consideraba Ordenes Ranales y Magnoliales. En esta lógica, las amentíferas serían grupos derivados y la anemofilia en angiospermas sería un rasgo secundario al hermafroditismo floral.

Charles Bessey (1845-1915), profesor de la Universidad de Nebraska, fue el primer norteamericano que hizo una importante contribución a la teoría de la clasificación vegetal, publicando un sistema filogenético basado en los principios de la evolución orgánica. Consideró que las plantas con flores eran monofiléticas y encabezó la escuela ranaliana (también llamada besseyana). Dentro de dicotiledóneas, Bessey consideró dos líneas evolutivas: una con el ovario súpero y otra con el ovario ínfero o semiínfero. Además la aparición del ovario ínfero se habría producido varias veces. Aparte del extraordinario interés de la taxonomía de Bessey, este autor elaboró una serie de principios generales sobre evolución vegetal, la mayor parte de los cuales afectarían de forma particular al modo en que se contemplaría la filogenia de angiospermas durante muchas décadas. Estos principios se relacionan con el sentido del cambio evolutivo, que supone uno de los problemas fundamentales con que se enfrentará la botánica contemporánea. Estos *dicta* son sintetizados a continuación (Bessey 1915):

- la evolución no es siempre ascendente, a veces implica degeneración y degradación

- la evolución no tiene por qué afectar a todo el conjunto de una planta, un órgano puede ser avanzado y los demás primitivos
- el progreso evolutivo implica a veces un incremento en complejidad, pero otras veces una simplificación de un órgano o de un conjunto de órganos
- los tallos leñosos son más primitivos que los herbáceos
- las hojas fueron primero persistentes y después marcescentes
- las hojas simples preceden a las hojas compuestas
- la nerviación paralela es una modificación de la nerviación reticulada
- las flores polímeras son más primitivas que las oligómeras
- las flores apétalas derivan de flores con corola
- el perianto apoclamídeo es anterior al gamoclamídeo
- el actinomorfo es más primitivo que el zigomorfo, el cual surge por un desarrollo diferencial de algunas piezas
- la epiginia es un carácter derivado
- la sincarpia deriva de la apocarpia
- la oligocarpia deriva de la poliocarpia
- las semillas albuminadas son más primitivas que las exalbuminadas, y las semillas de embrión pequeño más primitivas que las de embrión grande
- la poliandria es un carácter primitivo
- las flores monoclinas preceden a las diclinas
- en las plantas diclinas la condición de monoecia es más primitiva que la dioecia

5.9. Sistemas filéticos

La evolución de la sistemática es ahora vertiginosa. Como los objetivos y métodos son a veces muy diferentes, parece inevitable que se puedan establecer sistemas no coincidentes. En cualquier caso, la pauta principal que determina la dinámica en la consecución de relaciones es la producción de nuevos datos. No obstante, establecer sistemas de clasificación filéticos es una tarea difícil debido, en gran parte, a: (1) lagunas e inexactitudes del registro fósil, (2) complejidad y diversidad de las plantas, (3) tendencia a considerar el primitivismo de un carácter sin evidencias concretas, (4) subjetividad en la elaboración de los mismos.

Siguiendo la tradición de Eichler, Engler, Prantl y Bessey, se han construido durante el siglo XX numerosos sistemas de clasificación de orientación filética, los cuales han tenido un grado de aceptación y seguimiento considerables. Entre estos esquemas habría que mencionar los de Tippo (1942), Sporne (1959), Benson (1962), Hutchinson (1969, 1973), Edwards (1976), Cronquist (1968, 1988), Cronquist et al. (1966), Thorne (1968, 1976, 1992), Silva (1982), Bremer (1985), Goldberg (1986, 1989), Bresinsky (1986), Bold et al. (1989) y Takhtajan (1969, 1980, 1987, 1996), Taylor & Taylor (1993), por citar solo unos cuantos.

En los sistemas filéticos, la evaluación y ordenación de los grupos se establece de acuerdo con caracteres considerados, de forma subjetiva, como primitivos o derivados. El desarrollo de los sistemas filéticos es la consecuencia del impacto que tuvo la teoría de la evolución. La incorporación de los conceptos evolutivos no supuso una ruptura con los sistemas naturales, ya que los sistemas postdarwinianos se basaban firmemente en la morfología de las plantas. *La aportación real de la teoría de la evolución fue que permitió entender el origen de las semejanzas y diferencias entre los organismos, pero no modificó substancialmente el proceso de clasificación.*

Takhtajan es una de las figuras botánicas más relevantes en el terreno de la filogenia vegetal. Sus teorías sobre las tendencias evolutivas en órganos vegetativos y reproductores, así como en los mecanismos de polinización y fecundación (Takhtajan 1991), han sido ampliamente aceptadas durante muchas décadas. El sistema de Takhtajan forma parte de la tradición ranaiana, pero establece una división en *subclases* para las angiospermas, lo cual se ha considerado como un paso extraordinariamente importante en la clasificación del grupo. El autor ha continuado activo en la adaptación de su sistema de clasificación, pero no ha modificado su criterio general sobre el valor de la subclase (Takhtajan 1996).

Arthur Cronquist (1960) publicó una clasificación del Reino Vegetal basada en el tipo de nutrición, presencia o ausencia de clorofila y otros pigmentos, estructura de la pared celular y otros caracteres histológicos. Los metabolitos secundarios juegan un papel de importancia capital en las clasificaciones sucesivas de Cronquist (1957, 1968, 1981, 1988). Según este autor, *la evolución de los repelentes químicos*

ha sido determinante en la aparición y diversificación de familias, órdenes y subclases de plantas terrestres. Cuando un conjunto de repelentes perdía su efectividad, aparecía otro nuevo que confería una cierta ventaja competitiva a sus poseedores (Cronquist 1977). Esto llevaría a una "experimentación" evolutiva constante con nuevas sustancias. El sistema de Cronquist para las angiospermas continúa siendo utilizado en muchas universidades, sobre todo europeas (Mota 2001).

De acuerdo con Cronquist (1988), un sistema de clasificación debe estar basado en múltiples correlaciones y reflejar las relaciones evolutivas. Por tanto, una de las principales tareas en la evolución morfológica es la de averiguar las secuencias de caracteres, sus series de transformación continua. Algunas de estas series son unidireccionales e irreversibles, otras por el contrario son reversibles. Los métodos para establecer una serie son, en muchos casos, intuitivos y subjetivos. Las ideas de lo que es primitivo o derivado dependen en último término de lo bien que encaje en un esquema coherente, en el cual cada carácter tiene su propia historia evolutiva.

Siguiendo un sistema similar, la obra de Robert F. Thorne (1968) destaca sobre todo por la elaboración de 14 principios evolutivos:

- (1) las especies actuales se originan desde especies preexistentes y son, por tanto, el resultado de fuerzas evolutivas
- (2) las condiciones ancestrales y líneas de especialización son a menudo reconocibles en los órganos, tejidos y células de angiospermas actuales y fósiles
- (3) la condición primitiva o ancestral de un carácter determinado no puede ser más especializada que su condición en una especie actual derivada
- (4) la presencia de rudimentos vestigiales de órganos supone a menudo una evidencia de reducción evolutiva
- (5) la frecuencia de la evolución paralela y convergente en el hábito, función y estructura, es una consecuencia lógica de la limitación existente en el número de mecanismos por los cuales las plantas se reproducen y adaptan en sus nichos ecológicos
- (6) cualquier parte de una planta en cualquier estadio de desarrollo puede ofrecer evidencias útiles en el establecimiento de relaciones

- (7) la evolución puede tender hacia la elaboración y diversificación o hacia la reducción y simplificación
- (8) la velocidad y dirección del proceso evolutivo puede variar en diferentes órganos y tejidos vegetales
- (9) la mayor parte de las angiospermas actuales derivan por especialización de sus ancestros primitivos más generalistas
- (10) las líneas evolutivas pueden ser reversibles bajo la influencia de cambios en los factores ambientales
- (11) una vez que un órgano se pierde, es inusual su recuperación
- (12) las nuevas estructuras de angiospermas se han formado por modificación de estructuras preexistentes
- (13) la existencia esporádica de características inusuales que carecen de significado evolutivo aparente es a menudo un indicio de la existencia de relaciones filogenéticas
- (14) sucede a menudo que, por retención de características primitivas, los embriones y plántulas de plantas afines filogenéticamente se parecen mucho más que las estructuras adultas.

Para Zimmermann (1976), las dos cuestiones básicas que se plantean al estudiar las relaciones filogenéticas son: el parentesco relativo y la dirección de la variación. El primero se establece en base a la comparación de caracteres. Cuanto más parecidos, más emparentados. La dirección de la variación la pueden indicar los siguientes tipos de documentos:

- (1) restos fósiles
- (2) comparación del grupo filogenéticamente más amplio con un grupo más restringido incluido en el mismo; los caracteres que dominan en el grupo más amplio son más primitivos que los que dominan en el restringido
- (3) los caracteres indiferenciados son más primitivos que los diferenciados, aunque algunas veces ciertos caracteres aislados presentan una tendencia regresiva a la indiferenciación
- (4) correlaciones filogenéticas a partir de secuencias filéticas ya conocidas
- (5) las fases ontogenéticas pueden recapitular procesos filéticos
- (6) experimentos con modelos

5.10. Taxonomía numérica (sistemas fenéticos)

La denominada taxonomía numérica o sistemática fenética tiene su "santo patrón" en Michel Adanson (1727-1806). Se parece a la cladística en que proporciona un sistema formal, cuyo objetivo principal es la repetibilidad y en que el tratamiento y presentación de los datos (dendrograma) requiere del uso de ordenadores. Difiere en que el énfasis se pone sobre los caracteres, no sobre la posible filogenia. Según la definición de Heywood (1968), la taxonomía numérica sería "la evaluación numérica de la semejanza entre grupos de organismos, y la ordenación de esos grupos en taxa de más alto rango tomando como base esas semejanzas. La taxonomía numérica está basada en la evidencia fenética, es decir, en las semejanzas presentadas por caracteres de taxa observados y registrados, y no sobre probabilidades filogenéticas".

La fenética surge ante las enormes dificultades que existen para construir filogenias y el grado de subjetividad que éstas acarreaban. Los mayores defensores de este procedimiento han sido Heywood (1968), Heywood & Moore (1984) y Raven (1987), quienes sostienen que las clasificaciones fenéticas representan una solución mucho más operativa que las filogenéticas. El inicio de la escuela feneticista coincidió con la nueva metodología que propuso Sneath (1957), aplicada a las bacterias. Las investigaciones de este autor se reflejaron en un libro, "*Principles of Numerical Taxonomy*" (Sneath & Sokal 1973) que fue posteriormente modificado casi en su totalidad (Sokal & Rohlf 1995).

El procedimiento fenético supone un gran esfuerzo por compilar el mayor número posible de caracteres, pero a éstos no se les otorga ningún peso especial. La metodología fenética implica los procesos siguientes: (1) selección del grupo (individuos, especies, géneros ...), usualmente llamados OTUs (unidades taxonómicas operativas), (2) selección de caracteres (idealmente más de 100), (3) descripción y/o medición de los estados de los caracteres, (4) elaboración de una matriz (OTUs/caracteres) con los datos codificados para procesarlos en el ordenador, (5) comparación de los estados para determinar las relaciones fenéticas entre cada par de OTUs y agruparlos de acuerdo con su similitud, y (6) ordenación jerárquica de las OTUs en categorías. Los programas de ordenador disponibles acaban por producir un *fenograma* de las relaciones fenéticas, en el cual se

van uniendo sucesivamente las OTUs que tienen cada vez menor similitud.

Algunas de las ventajas del sistema fenético son (1) maneja una gran cantidad de caracteres, por lo cual cada nivel de clasificación encierra una abultada información, (2) en principio, cada carácter tiene el mismo valor a la hora de crear los niveles de clasificación, (3) la similitud entre dos taxa está en función de las similitudes individuales de cada uno de los caracteres utilizados para compararlos, (4) de la estructura taxonómica de cada grupo se pueden extraer consecuencias filogenéticas, (5) la taxonomía adquiere la dimensión de ciencia empírica, eliminando la deducción y la interpretación, (6) la clasificación está basada en similitudes fenéticas.

En la fenética, la especie viene a ser el grupo más pequeño (más homogéneo) en el proceso de discriminación. Podemos también mirarla como un grupo fenético de una diversidad dada que pertenece a la categoría de subgénero y que puede o no contener subgrupos (Sneath & Sokal 1973).

El ejercicio de la sistemática fenética ha permitido visualizar pautas difíciles de percibir en algunas situaciones, pero en la práctica su impacto no ha sido considerable entre los taxónomos, con la excepción de los microbiólogos, y mucho menos entre los evolucionistas. El efecto más considerable, sin embargo, ha sido que ha introducido a muchos taxónomos al mundo de los ordenadores y la programación y, en muchos casos, muchos practicantes activos de la metodología taxonómica se han movido en sus objetivos desde los estrictamente taxonómicos al estudio de las pautas teóricas (modelos) de filogenia, lo cual puede tener poco que ver con un objetivo taxonómico y mucho con un *divertimento*.

5.11. Sistemática cladística

El sistema cladístico surge también como un intento de brindar mayor objetividad a la construcción de las clasificaciones. El cladismo, o cladística, tiene su origen en el trabajo original del entomólogo alemán Willi Hennig (1950), el cual pasó desapercibido hasta que se tradujo al inglés una versión posterior (Hennig 1966). A partir de entonces y especialmente desde la segunda mitad de la década de los setenta, el número de seguidores de esta escuela crece vertiginosamente, lo mismo que el número de publicaciones científicas sobre aspectos aplica-

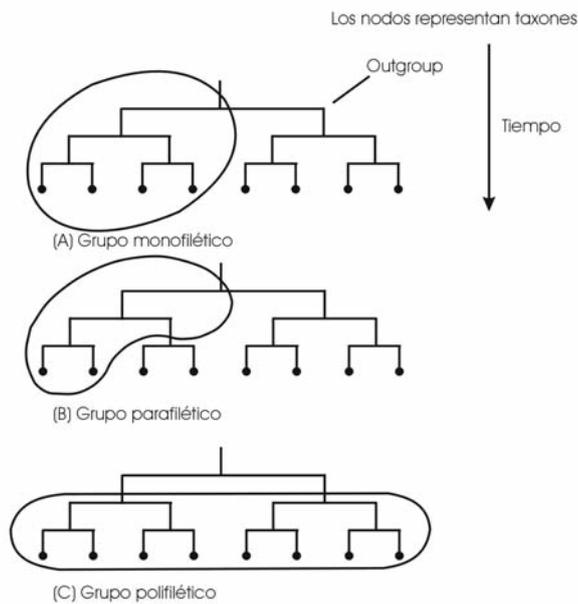


Figura 4.4. Tipos de grupos establecidos por la sistemática cladística

dos o teóricos del cladismo. Inicialmente, se produjo una confrontación entre diferentes tendencias dialécticas, la mayor parte de las cuales respetaban los principios de Hennig, pero diferían en la importancia sobre la necesidad de elaborar hipótesis evolutivas. Es llamativo el enfrentamiento (todavía vivo en algunos ámbitos científicos) entre los denominados *sistemáticos hennigianos* y *cladistas estructurales* (Wiley 1981, Stace 1989, Humphries & Chappill 1988, Stuessy 1990, Smocovitis 1992). Como ha opinado Nieto Feliner (1991), es difícil definir el cladismo o sistemática filogenética, porque las ideas de Hennig han evolucionado en manos de sus seguidores y no siempre en la misma dirección. Podemos decir que, hoy, lo que se conoce como cladística, reúne casi todas las tendencias derivadas de la *práctica filogenética*, tal y como la vio Hennig.

Hennig (1966) distinguió entre *ontogenia* (historia del desarrollo del individuo), *tocogenia* (desarrollo histórico de un grupo de individuos interconectados genéticamente) y *filogenia* (historia evolutiva de las especies). El concepto de especie sería el de un grupo de individuos que están interconectados por relaciones genealógicas entre los individuos (relaciones tocogenéticas). En otras palabras, tendríamos un complejo de comunidades reproductoras espacialmente distribuidas. La categoría taxonómica conforme a la jerarquía linneana asignada a cada grupo estaría en relación directa con su desprendimiento en el tiempo de otra línea evolutiva (ramificaciones). Se considera transformación al proceso histórico real de la evolución.

Para establecer su hipótesis, los cladistas se basan en ciertos caracteres de los organismos que consideran como los mejores indicadores del parentesco filogenético: los caracteres derivados compartidos, a los que denominan "*sinapomorfias*". Con ellos se construyen los grupos monofiléticos (Fig. 4.4). Los demás son agrupaciones arbitrarias que sólo existen en la mente del clasificador, porque en ellos falta alguno de los descendientes del antecesor común. Para los cladistas, los caracteres compartidos pero no derivados, esto es, primitivos (a los que denominan "*simplesiomorfias*"), no son útiles para delimitar entidades taxonómicas dentro del grupo en cuestión, porque no son consecuencia de una modificación que se produjo en el seno del mismo sino de una anterior a la aparición del grupo.

Cuando un carácter derivado solo lo presenta una entidad taxonómica ("*autoapomorfia*"), puede considerarse como muy útil para confirmar la independencia de dicha entidad. No obstante, para los cladistas carece de importancia porque, al no ser compartido con ninguna otra entidad, no aporta información para establecer el parentesco con ellas.

La metodología cladista opera a través de: (1) supuestos evolutivos (selección de EUs, determinación de grupos evolutivos, ...), (2) selección de caracteres de interés evolutivo, (3) descripción y/o medición de los caracteres estados, (4) determinación de homologías de los caracteres, (5) construcción de redes con los estados de los caracteres, (6) determinación de la *polaridad* de las redes citadas (primitivo-derivado), (7), construcción de la matriz básica de datos, (8) selección de algoritmos para generar *cladogramas*, y (9) construcción de una clasificación basada en los cladogramas.

En un estudio cladístico, la polaridad del cambio en la morfología de un grupo de plantas se determina, cuando es posible, a partir del registro fósil. Sin embargo, muy a menudo no es posible. Entonces la polaridad se determina a partir de la comparación de estructuras homólogas dentro de un grupo de organismos vivientes. La búsqueda de homologías es esencial para asegurarse que se comparan los mismos tipos de caracteres. Bajo condiciones ideales, el cladograma obtenido a través de un programa informático mostrará una ramificación dicotómica en la que la evolución progresiva se observa a través de los entrenudos. Habitualmente, se intentan todos los cladogramas posibles que reflejan la polaridad presumible de caracteres y

se selecciona el más parsimonioso, es decir, el más simple posible, que posea un menor número de cambios, o con una disposición más lógica. En otras ocasiones se recurre a metodologías estadísticas de *máxima probabilidad*, aunque, como se ha visto recientemente, ambas vías no son necesariamente excluyentes (Steel 2002).

En la práctica cladística se dispone de una gran variedad de modelos numéricos -técnicamente algoritmos, para la construcción de árboles desde tablas y estados. Para bases de datos suficientemente importantes, el ordenador es imprescindible. Los algoritmos difieren en las asunciones: muchos modelos utilizan algoritmos basados en el *principio de parsimonia* (ej. métodos de parsimonia de Wagner, Farris, Dollo o Camin-Sokal); otros se basan en la *compatibilidad de caracteres* o en la *máxima probabilidad*. La descripción de estos métodos sería demasiado técnica para los objetivos de este libro.

5.12. Comparando sistemas

A la vista de lo anterior, parece necesario esbozar una evaluación de la eficacia de los tres sistemas de clasificación que se utilizan en la actualidad: filético, fenético y cladístico (Stuessy 1990):

Evaluación del proceso de clasificación

Objetividad: los conceptos y métodos deben ser claros y reducir al máximo la predisposición personal. La cladística y la fenética son más objetivas que la filética, pero en ninguna se ha eliminado la subjetividad. En las dos primeras hay que tomar algunas decisiones personales como: número y tipo de caracteres, selección y código de los estados de los caracteres, homologías, modo de obtener los fenogramas o cladogramas, etc.

Repetibilidad: la cladística y la fenética son más o menos repetibles, la filética no.

Eficiencia: la filética es la más eficiente de las tres aproximaciones. Un taxónomo puede producir de forma intuitiva, mediante la filética, una clasificación mucho más rápidamente que con la fenética o cladística. Las operaciones a realizar en los dos últimos sistemas, son mucho más lentas que en el sistema filético.

Evaluación de la Jerarquía resultante

Estabilidad: puede medirse por la resistencia para cambiar la clasificación, al adicionarle o substraerle algunos datos o taxones. Según

Stuessy (1990), la fenética es la más estable, puesto que utiliza el mayor número de datos. La cladística sería la menos estable puesto que utiliza sólo una selección de caracteres y un cambio en uno de ellos puede tener gran efecto sobre la clasificación.

Contenido informativo o predictividad: aunque existen muchas controversias sobre qué aproximación es la más predictiva, parece claro que lo serán aquellas que estén basadas en criterios evolutivos. La filética, al tratar todos los aspectos conocidos de la filogenia, se puede considerar como la más predictiva.

Habilidad para reflejar las relaciones evolutivas: la filética es la aproximación que mejor optimiza la información, ya que es una combinación de fenética (similitud entre los taxones actuales), patrística (diferencias entre los linajes) y cladística (ramas patrones). Los árboles filogenéticos son preferibles a los cladogramas ya que expresan las relaciones ancestro-descendiente (anagénesis) y las relaciones entre grupos hermanos (cladogénesis).

Valor heurístico: habilidad para estimular investigaciones posteriores. Ésta depende más de la destreza en presentar y discutir la clasificación que en el modo de construirla.

Comprobabilidad: la clasificación cladística parece ser la más comprobable, ya que si se le introducen cambios justificados, se modifica de acuerdo con ellos.

En la actualidad hay una tendencia en la sistemática filética a integrar los métodos disponibles a diferentes niveles para lograr una clasificación más objetiva, repetible y comprobable. Quizá se debería intentar una mayor integración de la información cladística y fenética a fin de proveer un método más operativo de producir clasificaciones evolutivas o filogenéticas. Mayr (1995) ha insistido en la necesidad de una *taxonomía ecléctica* basada en métodos tradicionales, pero combinada con ciertos métodos numéricos (fenéticos) y análisis cladísticos. Algunos autores (Hall 1988, Stuessy 1990) propusieron algunos métodos en torno a lo que se vino a denominar la *nueva filética*, una aproximación que aunaría resultados fenéticos y cladísticos. La realidad apreciable, sin embargo, es que, desde el fallecimiento de Arthur Cronquist en 1992, la cladística ha diversificado muchos sus métodos y ganado una distancia en la competencia editorial.

6. Limitaciones y retos del análisis cladístico

La aproximación cladista ha constituido una auténtica revolución en la elaboración de la filogenia, pero no está al margen de incertidumbres y excesos. Como veremos, el problema de fondo no es más que una continuación del conflicto histórico entre clasificación y filogenia; en su raíz, un conflicto entre sistemas artificiales –o la tendencia al utilitarismo- y sistemas naturales –o el deseo de conciliar pautas evolutivas y ordenación del mundo vivo. “*Genealogy by itself does not give classification*” –comentó Darwin (1872).

Seguramente la crítica más vehemente fue la publicada por Arthur Cronquist en la revista *The Botanical Review* en 1987. Cronquist, que en un congreso había llegado a calificar a los cladistas de “*escuela mesiánica*”, opinó duramente respecto al rechazo que el cladismo hace de los grupos parafiléticos. Un grupo parafilético incluye un ancestro y algunos, pero no todos sus descendientes. El fundamento es la existencia de una divergencia significativa en los descendientes excluidos. Según Cronquist (1987), éstos deberían ser retenidos si se muestran conceptualmente útiles: “...the fundamental error in the Hennigian taxonomy is the refusal to admit paraphyletic groups... many or most of the currently recognized families and orders of angiosperms would lose their identity in any comprehensive taxonomic reorganization intended to exclude paraphyletic groups...”.

Los conflictos conceptuales y metodológicos asociados al método cladístico se pueden estructurar como sigue:

- (1) En efecto, siguiendo a Cronquist (1987), el hecho de que no se puedan aceptar grupos parafiléticos, plantea un conflicto irresoluble entre cladograma y clasificación. Mientras el primero debe reflejar las relaciones resultantes, la clasificación debe ser utilitaria: if taxonomy is to serve its historical and continuing function as a general-purpose system, then it cannot be held in thrall to debates on arcane matters that bear little if any relationship to putting together things that are most alike and separating them progressively from things progressively less like. If the participants find such discourse interesting and mentally rewarding, well and good, but let them then admit they are working towards a special-purpose system that cannot replace the generalpurpose taxonomic system”.
- (2) Durante los últimos años, la “tasa de evolución” de los cladogramas publicados para algunos grupos, como las angiospermas, excede abusivamente el tiempo mínimo necesario para que un sistema de clasificación sea asimilado por la comunidad investigadora (Stevens 2000) –menos aún por instituciones científicas con inercia estructural, como los herbarios, universidades, jardines botánicos, etc. Esta inestabilidad no sólo opera en detrimento de las posibilidades de uso y referencia, sino que pone en tela de juicio la propia credibilidad evolutiva de la mayor parte de los cladogramas.
- (3) En contra de lo que afirman muchos de sus defensores, *los métodos cladísticos implican decisiones subjetivas*. Por ejemplo, normalmente se determina la polaridad dentro de un grupo por comparación con otro relacionado; obviamente todo depende de la elección del grupo de referencia. No es siempre sencillo elegir entre lo que es primitivo o derivado dentro de un carácter. En cierto número de casos, se recurre al análisis del desarrollo (Hufford 1992), pero la complejidad de las alteraciones cronológicas del desarrollo incita a la prudencia en el empleo de estos argumentos.
- (4) Bajo condiciones ideales, el cladograma obtenido a través de un programa informático, mostrará una ramificación dicotómica en la que se observa la evolución progresiva a través de los entrenudos. Se intentan todos los cladogramas posibles que reflejan la polaridad presumible de caracteres y se selecciona el más parsimonioso, es decir, el que menos ramas tiene, el más simple. La mayor parte de las veces es necesario seguir usando el ordenador para encontrar el más parsimonioso. Por otro lado, *se pueden generar muchos cladogramas igualmente parsimoniosos desde la misma base de datos* (Sanderson & Hufford 1996). Si al autor no le gusta un determinado cladograma, siempre podrá variar de programa. En teoría, uno nunca está seguro de cuál es el más parsimonioso. Tampoco aquí el procedimiento cladístico es inmune a la necesidad de decisiones subjetivas.
- (5) Además, *¿por qué la evolución debería seguir un curso “parsimonioso”, una pauta económica?* Sabemos por numerosos experimentos sobre microevolución que la variación puede surgir por pautas que no siguen el número mínimo de pasos (Briggs & Walters 1997). No olvidemos que los trabajos teóricos

necesarios para el desarrollo de la cladística fueron importados de otras disciplinas. Por ejemplo, de los modelos para minimizar la cantidad de cable que se necesita en un sistema de telefonía (Niklas 1997).

- (6) Hay asunciones que resultan fuertemente destructivas. Por ejemplo, la teoría cladística no contempla la evolución reticulada, algo frecuentísimo en muchos grupos de angiospermas, incluso de pteridófitos y briófitos (Stebbins 1974) (Fig. 4.5). ¿Es un árbol la mejor representación posible de la evolución en plantas? En principio, no parece que las plantas hayan evolucionado consistentemente a través dicotomías: no toda la genealogía de los organismos es divergente, sino que en muchos casos hay cierto grado de reticulación, que puede ser mucho más pronunciado en organismos procariotas (Lipps 1993, Rieseberg & Burke 2001, Willis & McElwain 2002). La posible migración de caracteres sinapomórficos en una hipótesis filética sugiere precaución en la aplicación indiscriminada del método hennigiano. *Es necesario invertir tiempo en el desarrollo de algoritmos que consideren la posibilidad de filogenia reticulada* (Goldstein & Brower 2002).
- (7) El método hennigiano, basado en el axioma de la descendencia vertical de los caracteres, *no da cuenta de los fenómenos de "movimiento horizontal" característicos de la simbiosis y endosimbiosis*. Organismos como los líquenes o las bacterias fijadoras de nitrógeno serán extremadamente difíciles de ordenar filogenéticamente de acuerdo con la mecánica habitual. Más todavía, si, como afirma Margulis (1993), la endosimbiosis hubiera sido un proceso secuencialmente múltiple, todos nuestros esfuerzos por encontrar grupos de organismos con historias de descendencia únicas llegarían a ser irrelevantes. Por ejemplo, si se aplican estrictamente los principios cladísticos y se acepta la teoría endosimbiónica,... no se podría admitir la existencia de los procariotas (serían parafiléticos).
- (8) Los cladogramas están *constreñidos por el número de muestras* (Wheeler & Meier 2000). Conforme aumentamos el tamaño de la base de datos, sólo podemos proporcionar aproximaciones, no un análisis completo.
- (9) ¿Cuál es el *grado de representatividad de las muestras* que se escogen? En la literatura cladística, a menudo, se observa como se

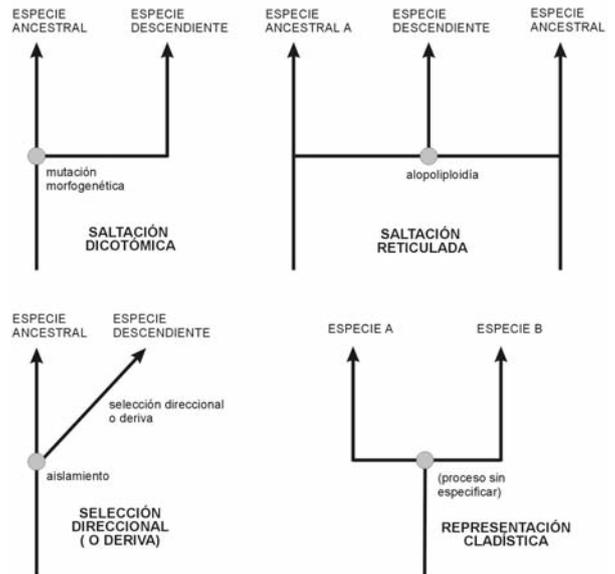


Figura 4.5. Comparación de las pautas y procesos implicados en diferentes vías evolutivas. La saltación dicotómica muestra la divergencia inmediata desde el ancestro via mutación en un gen de amplio control morfogénico. La saltación reticulada también tiene lugar de forma instantánea por aloploidia, pero implica dos genomas parentales. La selección direccional o la deriva ocasionan la divergencia después de un proceso de aislamiento. Las representaciones cladísticas de la especiación no muestran asunción alguna respecto a las relaciones causales del ancestro y el descendiente (no se especifica proceso). Bateman & DiMichele (2002)

coge una planta individual o unos cuantos especímenes para representar un taxon particular, incluso de rango elevado (Kranz et al. 1995, Loconte 1996, Shaw & Goffinet 2000). A menudo, también, no hay información sobre el número de especímenes o los criterios de selección (Dahlgren & Bremer 1985, Doyle & Donogue 1987). La segregación de un número pequeño de muestras implica que asumimos que el grupo es monofilético. ¿Cómo se justifica esta asunción?

- (10) El peso relativo que han adquirido en las publicaciones las bases de datos moleculares (sobre todo DNA) parece a veces imprudente (Hori et al. 1985, Qiu et al. 2000). Quizá ésta práctica se debe al carácter irreconciliable de la distribución de caracteres en la morfología y en la biología molecular. Si así fuera en general, estaríamos simplemente ante un problema de procedimiento matemático, el cual sería salvable a través de un esfuerzo adicional (Baker & Gatesy 2002). Los cladogramas basados exclusivamente en secuencias moleculares parecen ignorar el escaso conocimiento existente sobre la conexión entre genotipo y su expresión génica, sobre la implicación fenotípica de las macromutaciones y sobre las alteraciones de

los procesos de desarrollo, la heterotopía y los desplazamientos homeóticos.

- (11) Por otro lado, ¿es coherente generar árboles filogenéticos de datos moleculares sobre un eje temporal, teniendo en cuenta el escaso conocimiento existente sobre la tasa de variación molecular? (Hollingsworth et al. 1999). La única guía real para la determinación de la cronología evolutiva es la evidencia fósil.
- (12) En conexión con lo anterior, hay que decir que la mayor parte de las veces las hipótesis cladísticas no son comprobables ni refutables, precisamente porque no tenemos disponibles las “filogenias verdaderas” con fósiles.
- (13) Para la cladística, una vez que aparece una especie, se debe iniciar una rama en el cladograma y las dos (o más) líneas representan grupos hermanos, a pesar de que la especie original pueda continuar existiendo. Aceptar esta suposición de trabajo es necesaria para facilitar los métodos de construcción de los cladogramas. Resulta simplista que un proceso tan complejo y diverso como la especiación sea considerado únicamente bajo la perspectiva de la separación de una especie ancestral en dos especies hermanas. Como vimos en los capítulos anteriores, hay muchos otros modelos plausibles de especiación y la dicotomización no es precisamente el mejor evidenciado (Bateman & DiMichele 2002).
- (14) En tanto que la cladística sólo ilustra las relaciones entre los organismos como secuencias temporales bifurcadas, está marginando –de hecho, ignorando– dos características centrales de la evolución: los rasgos únicos (autoapomorfías) evolucionados por stirpes concretas, y las tendencias dentro de grupos que no conducen a ulteriores acontecimientos de bifurcación. *Las autoapomorfías no definen puntos de bifurcación* (“no se ven en los cladogramas”) porque evolucionan dentro de un único grupo: la iconografía no tiene representación para ellas. Esta es una carencia esencial, porque las autoapomorfías constituyen uno de los aspectos de la evolución más instructivos y atrayentes para el público y los estudiantes. Y respecto a lo segundo, las tendencias, los cladistas tienen poco que decir respecto a las razones por las cuales el cerebro humano ha ido aumentando de tamaño,... ¡ porque las trans-

formaciones han tenido lugar en una única línea de un cladograma !

7. El cladograma como test para una hipótesis adaptativa

Las hipótesis adaptativas se pueden poner a prueba utilizando cladogramas, pero se trata de un procedimiento arriesgado, en el que las premisas deben explicitarse con claridad (Niklas 1997). Es preciso concretar si lo que intentamos conocer es el “*estado del estar adaptado*” o el “*proceso para llegar a estar adaptado*”. En el primer caso, se toma una aproximación estrictamente experimental, es decir, intentar averiguar cómo funciona una característica en un contexto ambiental y qué beneficios confiere al organismo en términos de supervivencia o éxito reproductor. En el segundo caso, lo que precisamos es una *hipótesis filética* que establezca la aparición cronológica de los *taxa* dentro de un linaje.

El método más utilizado a la hora de construir una hipótesis filética es el análisis cladístico. Como hemos comentado, el principio fundamental que gobierna la asignación de los estados de un carácter a los nodos de un cladograma es la parsimonia, la asunción de que la mejor reconstrucción filogenética es la más simple, es decir, aquella que precisa del menor número de transiciones. El hecho de que muchos estados puedan llegar a revertirse es lo que hace que las mejores hipótesis cladísticas sean aquellas que se basan en muchos caracteres. No obstante, el principio de parsimonia presume que la tasa de cambio dentro de los linajes es lenta respecto a la tasa de especiación. Si aquella fuera comparativamente alta, la recuperación de relaciones filéticas sería muy difícil.

Ilustremos ésto con un caso particular (Fig. 4.6). Supongamos que pretendemos reconstruir las relaciones filéticas entre cinco especies de angiospermas (A-E), basándonos en los caracteres del perianto: número de sépalos y pétalos, grado de concrecencia y simetría floral. Supongamos que las cinco especies tienen flores pentámeras en los dos verticilos, pero que en A y B son actinomorfas y dialipétalas, mientras que en C, D y E son zigomorfas y simpétalas. En ausencia de otros caracteres, la hipótesis filética más parsimoniosa supondrá que todas las especies comparten un ancestro

común con flores pentámeras, que A y B comparten un ancestro con flores actinomorfas y dialipétalas, y que el ancestro de C, D y E tiene flores zigomorfas y simpétalas. Pero, en este cladograma, no hay *a priori* modo de inferir cuál, entre los últimos ancestros comunes, refleja la condición ancestral. No hay razón evidente para asumir que las especies con simetría radial y flores dialipétalas son más antiguas que las especies con simetría bilateral y flores simpétalas.

La hipótesis cladística puede "abrirse" considerablemente a la luz de cómo se distribuyen otros caracteres entre las especies. Supongamos que A tiene numerosos estambres y muchos carpelos libres dispuestos radialmente, mientras que B tiene sólo cinco estambres y cinco carpelos soldados en simetría bilateral. Supongamos también que los estados de los estambres y los carpelos de B se alinean perfectamente con los de las especies C, D y E. Bajo estas condiciones, la hipótesis más parsimoniosa vendría a ser la de que han tenido lugar dos reversiones en el perianto de B (de bilateral a radial y de pétalos soldados a pétalos libres). Esta hipótesis alternativa estaría además apoyada por los análisis del desarrollo de las especies A-E si los datos indicaran que los estados de las partes del perianto son ontogenéticamente menos conservativos que los de los estambres y carpelos.

Hasta hace poco, los análisis cladísticos y las investigaciones sobre cambios adaptativos han ido cada uno por su lado, sin apenas conexión. Hoy día, sin embargo, la actividad de los cladistas se ha expandido hasta la comprobación o refutación de hipótesis de evolución adaptativa (Sanderson & Hufford 1996, Ayala et al. 2001, Gillespie 2001). El procedimiento general es mapear caracteres adaptativos sobre cladogramas de construcción independiente. La lógica es que un cladograma construido para identificar las relaciones históricas puede ser utilizado como test para la secuencia de caracteres adaptativos. Es vital que la hipótesis filética esté basada en otros caracteres que no sean los que constituyen la hipótesis de cambio adaptativo: una relación no puede ser usada para probar su propia certeza. Supongamos, pues, un cladograma construido para los caracteres caulinares y en el que los estados ancestrales supongan la fragilidad del tallo, mientras que los derivados supongan tallos rígidos y gruesos. Aunque la filogenia reconstruida puede ser correcta, sería ingenuo

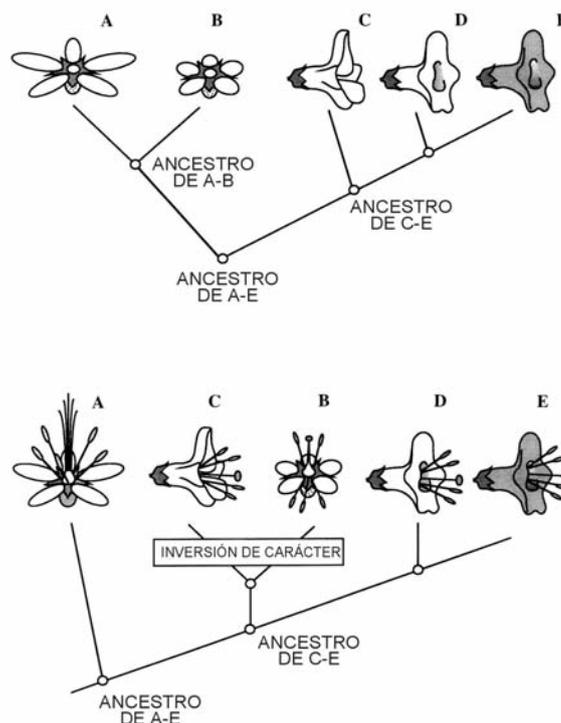


Figura 4.6. Hipótesis cladísticas para cinco especies actuales de angiospermas (A-E). Los círculos en los nodos representan ancestros comunes. El cladograma superior muestra una hipótesis filogenética evaluada al asumir una secuencia de transformación desde flores actinomorfas y dialipétalas (A) hasta flores zigomorfas y simpétalas (E). El cladograma inferior muestra una hipótesis filogenética que resulta de una reversión en las series de transformación de estambres y carpelos (ver texto). Niklas (1997)

argumentar que el cladograma apoya la visión de que la anatomía del tallo ha experimentado cambios adaptativos tales que las especies con tallos más gruesos y rígidos son más recientes. Esta argumentación circular debe ser evitada: debemos reconstruir las relaciones filogenéticas entre taxa basándonos en caracteres independientes de los que conforman la hipótesis adaptativa.

Así pues, introduzcamos caracteres reproductores, los cuales tienden a ser más conservativos que los vegetativos (Fig. 4.7). En este caso, la similitud entre la secuencia del cladograma reproductor y el de anatomías caulinares será una medida de si los cambios evolutivos son o no realmente adaptativos. Por ejemplo, supongamos que nuestro objetivo es probar una hipótesis adaptativa biomecánica para las especies A-D considerando la evolución de la anatomía del tallo de acuerdo con los caracteres e-h. La hipótesis adaptativa predice que la selección favorece los tallos mecánicamente más estables, mientras que un protocolo experimental indica que los tallos con e-h son más resistentes que aquellos que tienen la configuración e-g, éstos más que los e-f y así sucesi-

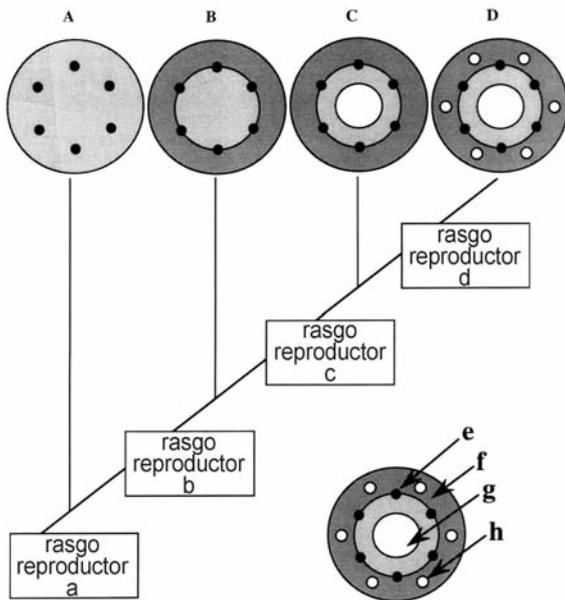


Figura 4.7. Test de hipótesis adaptativa para la arquitectura caulinar de cuatro especies (A-D). El cladograma muestra una hipótesis filogenética basada en caracteres reproductores (a-d) supuestamente independientes de las características caulinares empleadas por la hipótesis adaptacionista (e-h). Niklas (1997)

vamente. Esta hipótesis adaptativa puede ser probada reconstruyendo las relaciones filéticas entre A-D basándonos en los caracteres reproductores a-d, que son independientes. Una confirmación adicional se obtendría si fuéramos capaces de repetir las mismas pautas históricas basándonos en otros juegos de caracteres.

El peligro de este procedimiento es que los caracteres seleccionados para construir la hipótesis filética no sean realmente independientes de los que se usan en la hipótesis adaptativa. Otro peligro surge de los propios caracteres que se utilizan para confeccionar el cladograma. Muchos rasgos fenotípicos pueden estar determinados simultáneamente por genes pleiotrópicos (Singh & Krimbas 2000). Puede también ocurrir que algunos procesos de desarrollo produzcan transformaciones en cascada, es decir, que haya correlación entre la aparición y desaparición de rasgos. Por tanto, la necesidad de asegurar la independencia de caracteres y de los estados de un carácter no es un asunto sencillo ni banal.

A la hora de comprobar o refutar hipótesis adaptativas, debemos averiguar en qué medida los caracteres adaptativos se asocian, así como la tasa de episodios de ramificación (especiación) en un linaje particular (*cladogénesis*). Las filogenias resultantes confirmarán las hipótesis adaptativas sólo cuando las asociaciones selectivas entre caracteres sean débiles y cuan-

do la tasa de cladogénesis sea muy alta. Hay que tener presente que *una prueba de hipótesis adaptativa es aquella en la cual la secuencia histórica de caracteres adaptativos encaja con la historia de especiación extraída del cladograma*. Si la asociación entre caracteres adaptativos es muy fuerte, éstos tenderán a aparecer coetáneamente en los mismos nodos del cladograma, oscureciendo la secuencia de apariciones de caracteres adaptativos. El resultado será que la hipótesis que tiene que ver con los caracteres asociados será rechazada más frecuentemente que las hipótesis que tienen que ver con caracteres que no están asociados.

La suerte para los evolucionistas vegetales es que *muchos grupos de plantas presentan alternancia de generaciones heteromórfica*. Así, las hipótesis se pueden formular adaptativamente para una generación y probar filéticamente con la otra. Cuando el objetivo del análisis cladístico es simplemente reconstruir pautas filogenéticas, los cladogramas de dos generaciones pueden yuxtaponerse y las comparaciones entre los dos cladogramas construidos independientemente pueden ser usadas para deducir relaciones filéticas (Mishler et al. 1992).

Los análisis cladísticos también se utilizan para probar si determinados estados de un carácter surgieron en un linaje a través de la selección natural para concurrir en su función actual. El objetivo es demostrar que un rasgo particular que sirve a una función adaptativa en un ambiente actual surgió en una población ancestral porque servía a la misma función en el pasado. Para probar una hipótesis sobre el origen adaptativo de un rasgo, tenemos que incluir de forma independiente estados, funciones y contextos ambientales (Fig. 4.8). En un ejemplo, el estado derivado s_D habría surgido por selección natural para realizar su función f_D sólo si se pudiera demostrar que s_D y f_D aparecen directamente encima del mismo nodo de un cladograma, y si f_D confiriera una ventaja funcional relativa respecto a la función ancestral f_A del estado ancestral s_A . Este test asume que los estados ancestral y derivados, s_A y s_D , tienen las mismas consecuencias sobre la aptitud de los taxa actuales que la que tuvieron sobre la aptitud de los ancestrales (estasis fenotípica). El test también asume que el ambiente en el cual funcionan los estados ancestral y derivado (e_A y e_D) no ha cambiado, porque la ventaja funcional conferida por s_D sobre s_A puede sólo ser

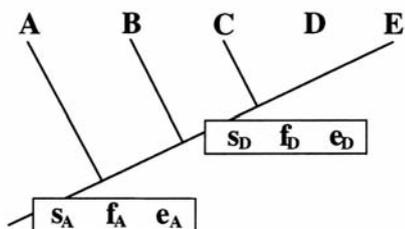


Figura 4.8. Test de hipótesis adaptativa para cinco especies actuales en términos de una hipótesis filogenética para los estados ancestral (s_A) y derivado (s_D) y sus funciones adaptativas (f_A y f_D) en el contexto de un ambiente ancestral (e_A) y otro actual (e_D). La hipótesis filogenética mostrada por el cladograma debe construirse de forma independiente y no incorporar los caracteres usados en la hipótesis adaptacionista (ver figura anterior). Niklas (1997)

indicada si ambos estados funcionan en el mismo ambiente físico y biológico. Si el ambiente ha cambiado, cualquier evaluación de si el estado derivado del carácter es funcionalmente superior al ancestral no nos dice nada sobre si el estado derivado surgió por selección natural para su función actual.

Se está comprobando que, en muchos casos, las asunciones relativas al origen de rasgos adaptativos no eran ciertas (Niklas 1997, Herrera & Pellmyr 2002). En primer lugar, porque pueden acontecer cambios en los componentes biológicos y físicos del ambiente a lo largo de escalas de tiempo mucho más cortas que las que marcan la divergencia taxonómica. En estas circunstancias, la asunción de que el ambiente ha permanecido constante en relación a la tasa de cladogénesis es menos robusta que la asunción de que los cambios ambientales han ido más deprisa que los procesos de génesis de especies. Además, debido a que los cambios adaptativos en los caracteres se enfrentan necesariamente a los cambios ambientales, resulta improbable que la estasis fenotípica venga a ser una expectativa razonable en el caso de una hipótesis adaptativa. De hecho, si la evolución adaptativa ha tenido lugar, una hipótesis adaptativa debe asumir que han cambiado los estados del carácter y los ambientes en los cuales esos funcionan. Finalmente, aún cuando los estados ancestral y derivado no hayan cambiado desde la divergencia taxonómica, no podemos asumir que los otros estados de caracteres hayan permanecido estáticos. Cada rasgo biológico funciona en el contexto de una totalidad llamada organismo. Por tanto, es razonable asumir que aún cuando algunos estados de caracteres puedan ser fenotípicamente estáticos, los cambios en otros

rasgos influenciarán sus ventajas funcionales selectivas.

Hay un problema adicional: una pauta filética de especiación y extinción puede mostrar una tendencia adaptativa aún cuando muchas especies dentro del linaje se opongan a la tendencia. Esto puede tener lugar cuando la selección actúa sobre las propiedades emergentes de las especies más bien que sobre las propiedades de los individuos. Las especies de mayor duración temporal pueden tener una probabilidad más alta de producir nuevas especies y así determinar la dirección de las principales tendencias evolutivas (Fig. 4.9). En cualquier caso, los intentos para extraer una secuencia evolutiva teniendo un registro fósil incompleto vendrían a ser como intentar describir la forma de un árbol a partir del dibujo de las pautas de ramificación de unas cuantas yemas terminales. De la misma manera, un análisis cladístico que incorpora especies fósiles, incluyendo o excluyendo ciertas especies, puede producir diferentes hipótesis filogenéticas. El registro fósil es a menudo insuficiente, pero no es menos cierto que, en muchos grupos, apenas se ha explorado como fuente de información cladística (Bateman et al. 1998). Una aproximación futurible sería usar los datos paleoambientales y estratigráficos como control de variación de los factores físicos y biológicos que influyen el crecimiento y el desarrollo vegetal. La hipótesis nula puede ser que han permanecido comparativamente constantes en el curso de la historia evolutiva.

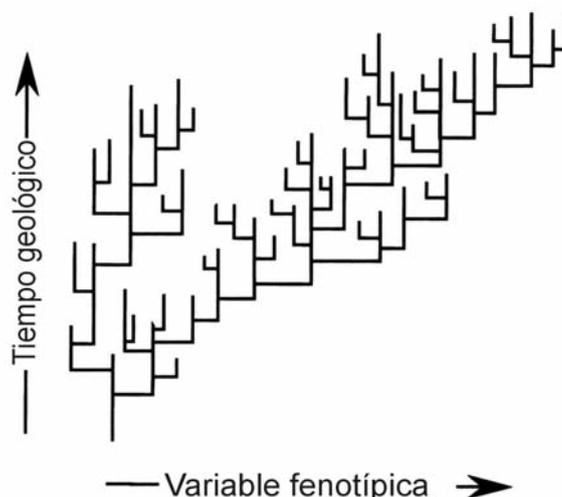


Figura 4.9. Selección de especies: pauta que produce especiación diferencial y extinción implicando un componente fenotípico direccional. Como consecuencia de la especiación y la extinción diferenciales, la tendencia evolutiva en la variable fenotípica puede ser incorrectamente considerada como evidencia de evolución adaptativa. Niklas (1997)

8. Tendencias evolutivas e hipótesis filogenéticas

Las historias evolutivas se definen por tres tipos de tendencias: *divergencia*, *paralelismo* y *convergencia*. Estas tendencias tienen gran importancia teórica y práctica por dos razones esenciales. La primera es que reflejan las respuestas fenotípicas de los organismos a la direccionalidad de las presiones ambientales a lo largo de intervalos de tiempo considerables. La segunda es que están íntimamente ligadas a nuestra percepción de *homología* y *analogía*.

8.1. Homologías y analogías

Caracteres homólogos son aquellos que representan partes equivalentes de dos o más organismos que tienen un ancestro común, con independencia de si estas partes difieren en forma, tamaño o función (Fig. 4.10). Caracteres análogos son aquellos que representan partes funcionalmente equivalentes en organismos no relacionados.

Como vemos, existen tres condicionantes, o componentes, anejos a los conceptos de homología y analogía: si las partes tienen un desarrollo equivalente, si los organismos comparten el último ancestro común y si las partes son funcionalmente equivalentes. Hay que notar, sin embargo, que los conceptos de homología y analogía sólo sitúan en posición opuesta dos de estos componentes: partes equivalentes frente a diferentes y ancestro común frente a ancestro diferente. El tercer componente no es una proposición con elementos antagónicos: los homólogos pueden ser o no equivalentes funcionalmente, mientras que los análogos son siempre equivalentes funcionalmente. Así, en sentido estricto, la homología y la analogía no son conceptos opuestos, porque representan condiciones que sólo se oponen en parte de sus componentes. Cualquier juicio sobre si dos caracte-

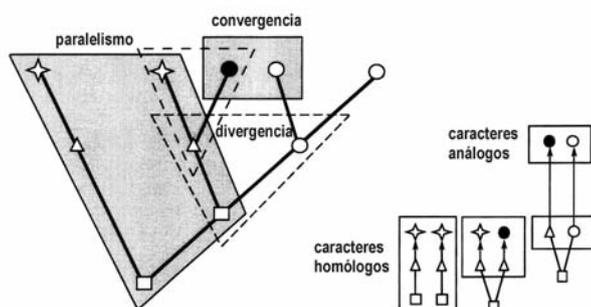


Figura 4.10. Convergencia, divergencia y paralelismo sobre un cladograma. Niklas (1997)

res fenotípicos son homólogos o análogos requiere información ontogenética para resolver el problema de la equivalencia, así como una hipótesis filética precisa para resolver si los organismos comparados comparten o no el último ancestro común (Niklas 1997).

El investigador debe determinar inicialmente en qué sentido desea utilizar la homología, pues hay una importante distinción: (1) *homólogo* en sentido cladístico quiere decir descendiente de la misma estructura derivada, (2) *homólogo* en sentido más amplio, de la filogenia tradicional, quiere decir descendiente de la misma estructura ancestral, (3) *homólogo* en el lenguaje de la biología molecular significa similar sin ningún tipo de implicación evolutiva.

8.2. Divergencia, paralelismo y convergencia

Las pautas evolutivas de la divergencia, el paralelismo y la convergencia se pueden representar sobre un esquema cladístico (Fig. 4.10). En sentido amplio, la divergencia es denominada *radiación adaptativa*. La divergencia y el paralelismo implican especies relacionadas, la evolución convergente tiene lugar cuando especies diferentes divergen en apariencia respecto a sus ancestros y producen correspondencias fenotípicas como resultado de las presiones de selección. El modelo de selección direccional, por ejemplo, puede proyectar en el tiempo los fenotipos convergentes. De las tres tendencias, la divergencia y la convergencia son las de más sencilla identificación. El que dos especies relacionadas tengan fenotipos dispares es suficiente para aducir que ha tenido lugar la evolución divergente. *El que dos especies con fenotipos similares no tengan relación en el ancestro es suficiente para verificar la evolución convergente*. Por el contrario, el reconocimiento de la evolución paralela es mucho más difícil porque se requieren al menos tres pares de especies contemporáneas descendientes, con los dos miembros de cada pareja pertenecientes a diferentes linajes. Como se necesitan como mínimo seis especies para probar la existencia del paralelismo y como quiera que las relaciones filéticas entre éstas especies pueden ser difíciles de resolver debido al registro fósil incompleto, los ejemplos inequívocos de evolución paralela son raros en la literatura evolutiva de plantas (Jablonski 2000). El paralelismo evolutivo es igualmente complicado de estimar conceptualmente porque, afinando mucho, uno siempre

puede encontrar diferencias fenotípicas entre partes diferentes de organismos relacionados.

Hay que señalar que las tres tendencias pueden combinarse en la historia de un linaje o un clado particular. Cuando las pautas de cambio fenotípico son complejas, hay un problema fundamental: el del nivel taxonómico que garantiza el uso de estos tres términos. Por ejemplo, todos los embriófitos parece que comparten un ancestro común (monofilesis). Consecuentemente, la divergencia fenotípica de los embriófitos durante el Paleozoico inicial puede ser contemplada como un caso de evolución divergente o radiación adaptativa. Esta radiación culminó con la aparición de numerosos linajes, cada uno con su propia pauta histórica posterior. Los linajes modernos por tanto, no comparten un ancestro común inmediato, aún cuando todos ellos tienen un legado filético que se remonta al primer ancestro. En el curso de su larga historia evolutiva, algunos linajes embriófitos han continuado esa divergencia fenotípica inicial, mientras que otros han convergido estructuralmente. La dirección de las transformaciones puede ser dilucidada con claridad, pero ello solo es posible con la ayuda de una hipótesis filética que proponga relaciones taxonómicas entre especies y taxa suprayacentes. En ausencia de esa hipótesis, el uso y significado de los términos divergencia, paralelismo y convergencia puede llegar a ser problemático.

La correspondencia fenotípica entre especies no relacionadas proporciona evidencias circunstanciales de peso a la hora de demostrar la existencia de la evolución adaptativa, porque demuestra que organismos que difieren en sus propiedades genéticas y desarrollo pueden confluir en soluciones comparables a las exigencias vitales cuando las presiones de selección son las mismas.

Las especies arborescentes aparecen en muchas familias de cormófitos, incluyendo pteridófitos, gimnospermas y angiospermas. Considerando las enormes diferencias existentes entre estos grupos, los troncos de las angiospermas y gimnospermas comparten algunas pautas básicas de desarrollo y construcción anatómica. En otros aspectos, hay diferencias sustanciales. Por ejemplo, el tronco de los cicadófitos consiste sobre todo en médula y córtex masivamente dispuestos a través de los cuales aparecen trazas foliares. En vez de un

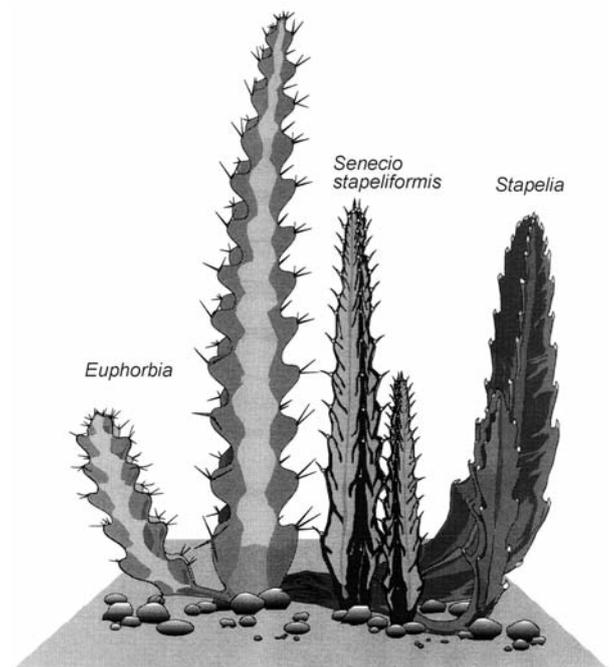


Figura 4.11. Ejemplo de convergencia en el hábito

sólo cambium vascular, se producen meristemas sucesivos desde el interior hacia el exterior del tronco. En el tallo de los cicadófitos, lo que produce la consistencia son las masas de trazas foliares, mientras que en gimnospermas y angiospermas es el leño. En cualquier caso, los tallos de cicadófitos pueden alcanzar los 18 m de altura. Debido a las diferencias señaladas, los tallos de cicadófitos y fagáceas, por ejemplo, pueden ser considerados como convergentes adaptativamente.

Pero las apariencias pueden ser engañosas. Para algunos biólogos, las cícadas y otros espermatófitos derivan conjuntamente de progimnospermas, un grupo que tenía la capacidad de producir grandes cantidades de leño a partir de un cámbium vascular (Banks 1970). Si la filogenia aducida es la correcta y ninguna de las ramas ha perdido la capacidad de fabricar madera desde un cámbium vascular, entonces las expresiones diferentes del hábito leñoso serían la consecuencia de divergencia adaptativa más que de convergencia. Otros biólogos incluso sostienen que las angiospermas derivan de plantas que habían perdido la citada capacidad, para luego recuperarla (Crane 1987). En este escenario, el hábito arborescente de dicotiledóneas no sería homólogo ni del de progimnospermas ni tampoco del resto de espermatófitos.

8.3. Discriminando analogías y homologías

El momento de divergencia de taxa es influyente sobre la decisión de evaluar los rasgos fenotípicos como análogos u homólogos. Las estructuras análogas tienen similitudes superficiales pero no son el producto del mismo legado genético y ontogenético. Los rasgos homólogos pueden tener una función o una apariencia muy diferente. *El rasgo más sobresaliente de los homólogos es que comparten el mismo legado genético y pautas de desarrollo similares.* La evolución divergente es más probable que implique estructuras homólogas que análogas. Con un sentido práctico, se suele aceptar que dos o más estados fenotípicos son homólogos si derivan directamente del mismo estado del carácter, si ambos forman parte de la misma serie de transformación de los estados del carácter, o si el ancestro común más reciente de los dos organismos tuvo también ese estado del carácter (Simpson 1953).

Cuando no se dispone de un registro fósil completo -lo cual es más que habitual- o de una hipótesis filética bien razonada -con lo cual estamos apenas comenzando-, se utilizan tres criterios para decidir si las correspondencias fenotípicas son análogas u homólogas: hay que ver si (1) las estructuras tienen posiciones equivalentes en la organización general de los organismos estudiados, (2) si tienen propiedades especiales equivalentes, y (3) si existen transiciones morfológicas o anatómicas que conformen series de transformación (Kaplan 2001). Cuando éstos tests se aplican a las partes de la flor respecto a las hojas, se verifica que se trata de estructuras homólogas. Los sépalos, pétalos, estambres y carpelos se desarrollan inicialmente de forma similar a los primordios foliares, existen similitudes morfológicas y sobre todo anatómicas entre las hojas y las piezas florales y, además, hay formas intermedias entre hojas y sépalos, sépalos y pétalos, estambres y pétalos y estambres y carpelos (Kurmán & Hemsley 1999). Estas formas intermedias a veces se encuentran en la misma flor o en el mismo individuo.

La aparición de los vasos de traqueófitos se puede utilizar para ilustrar la analogía. Entre los traqueófitos, los vasos se encuentran principalmente en angiospermas. Pero estas células conductoras también han sido encontradas en esfenófitos (*Equisetum*), licopodiófitos (*Selaginella*), helechos (*Pteridium aquilinum*), gimnospermas (*Ephedra*) y algunos grupos enig-

máticos como Gigantopteridales (Taylor & Taylor 1993). Aún cuando todos estos grupos con vasos descienden de un ancestro común traqueofítico, las grandes diferencias en los tiempos de divergencia de esfenófitos, licopodiófitos, helechos, gimnospermas y angiospermas, así como los modos diferentes por los cuales se desarrollan los vasos en cada grupo dejan pocas dudas de que estas estructuras conductoras han evolucionado de forma independiente muchas veces, presumiblemente como una adaptación a la conducción rápida de agua (Krenz & Dawson 2002). Sabemos incluso que el origen es múltiple dentro de las propias dicotiledóneas (Schneider et al. 2002). Los vasos serían, por lo tanto, estructuras análogas entre los traqueófitos, el resultado de un proceso de convergencia adaptativa (DiMichele & Aronson 1992, Niklas 1994).

8.4. Mosaicos fenotípicos

Las correspondencias morfológicas o anatómicas entre dos o más organismos pueden afectar al fenotipo completo, pero se trata de un fenómeno inusual porque las presiones de selección suelen ser heterogéneas sobre las diferentes partes de una planta. En realidad, *la mayor parte de las especies pueden ser concebidas como mosaicos fenotípicos, con componentes que reflejan diferentes facetas históricas.* La evolución en mosaico, es decir, aquella en la que diferentes rasgos fenotípicos evolucionan a diferente ritmo y direccionalidad, ha ocurrido frecuentemente en plantas (Knoll & Niklas 1987). Una de las consecuencias de la evolución en mosaico es que los rasgos homólogos y análogos pueden aparecer sobre el mismo organismo. Un ejemplo viene ilustrado por las especies cactiformes de las familias cactáceas y euforbiáceas. Los miembros de estas dos familias radiaron adaptativamente en ambientes áridos y estuvieron sujetos a presiones de selección similares, aunque en continentes diferentes (Takhtajan 1986, Manchester 1999). Algunos de los rasgos que aparecieron son homólogos; por ejemplo, los tallos de algunos cactus del desierto y euforbias suculentas serían estructuras homólogas en el sentido de que usan los mismos tejidos para almacenar agua (médula y córtex). Lo mismo ocurre en muchas otras plantas cactiformes, entre ellas algunas asclepiadáceas. Por el contrario, las espinas son estructuras análogas, porque en las cactáceas se trata de hojas modificadas mientras que en las euforbiáceas son de origen caulinar (Niklas 1997).

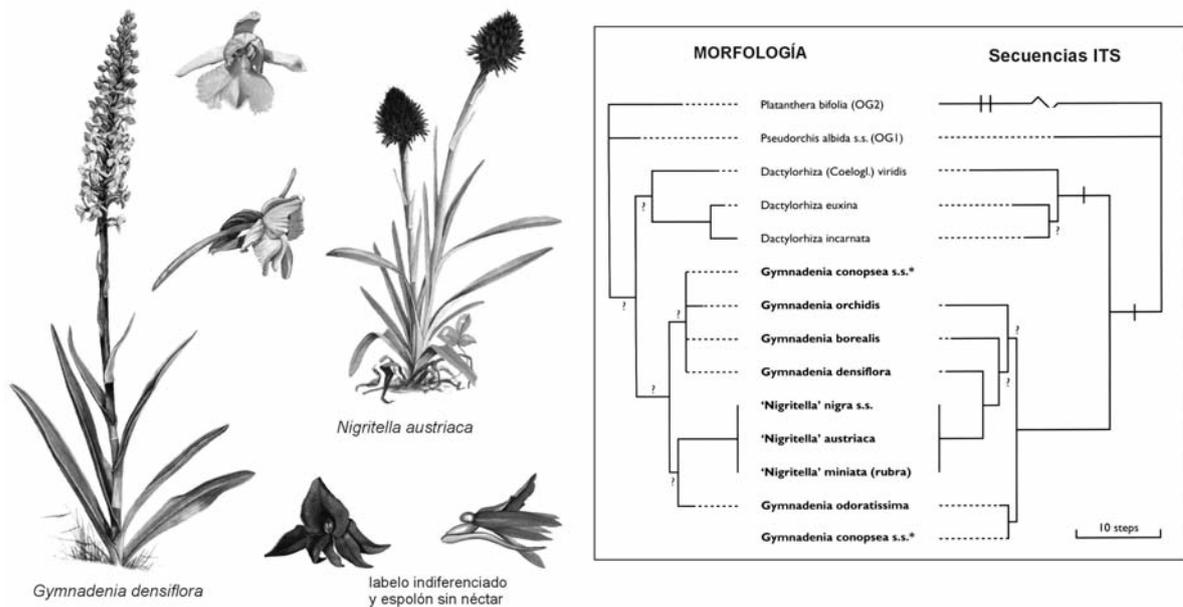


Figura 4.12. Ejemplo de transformación homeótica que produce un nuevo género de orquídeas. *Gymnadenia densiflora* es el ancestro más probable para el grupo *Nigritella*, representado en la imagen por *Nigritella austriaca*. Ambos géneros son muy similares vegetativamente, pero difieren en la morfología floral. Derecha: Nótese la incongruencia entre los cladogramas morfológico y de secuencias ITS. Bateman & DiMichele (2002)

8.5. Expresión génica, arquetipos y homología

La biología molecular tiene ahora la oportunidad de resolver algunas de las cuestiones más enquistadas de la morfología comparada (Cubas 2002) y de la sistemática (Bang et al. 2002, Hawkins 2002). ¿Por qué, por ejemplo, los planes corporales de la mayor parte de los grupos animales y vegetales muestran una diversidad tan baja? En otras palabras, ¿por qué hay unos cuantos arquetipos que se han conservado evolutivamente? Se trata de un fenómeno muy interesante, sobre todo porque ahora sabemos que muchos organismos que comparten el mismo plan corpóreo poseen secuencias génicas homólogas que regulan sistemas de desarrollo similares (DeSalle et al. 2002).

En genética del desarrollo vegetal, las investigaciones recientes más relevantes puede que sean las efectuadas sobre la familia de genes *MADS-box*, la cual controla muchos procesos del desarrollo vegetativo y reproductor en angiospermas. La característica definitoria de estos genes es la presencia común de una secuencia conservativa de DNA de unos 180 pares de bases llamada a su vez *MADS-box* (Theiben et al. 2002). “MADS” es un acrónimo relativo a las cuatro proteínas “fundadoras”: *MCM1* de *Saccharomyces cerevisiae*, *AGAMOUS* de *Arabidopsis*, *DEFICIENS* de *Antirrhinum* y *SRF* de *Homo sapiens* (aunque

resulte sorprendente, esta familia génica incluye segmentos homólogos de angiospermas con humanos). A diferencia de los genes *HOX* de animales, los cuales se estructuran en grupos, los genes *MADS-box* de plantas se disponen de forma dispersa a través del genoma, aunque la mayor parte de ellos ejercen funciones relacionadas y tienen pautas de expresión similares.

El conocimiento actual sobre el control del desarrollo floral de angiospermas es fundamentalmente el resultado de las investigaciones que se han llevado a cabo en dos especies modelo: *Arabidopsis thaliana* y *Antirrhinum majus*. El control genético de las diferentes etapas de la ontogenia floral (inducción floral, formación de meristemos, desarrollo de órganos) se alcanza a través de la acción jerarquizada de genes reguladores en interacción, la mayor parte de los cuales codifican factores de transcripción (Fig. 3.21). Cerca del ápice de la jerarquía génica se sitúan genes temporizadores de la floración, cuya acción es modulada por factores de desarrollo como la edad de la planta, o ambientales como la temperatura y el fotoperíodo. Bajo inducción floral, los genes temporizadores median el paso del desarrollo vegetativo al reproductor, activando genes de identidad de meristemos.

Los genes *MADS-box* de *Arabidopsis* y *Antirrhinum* actúan a un nivel superior: son genes de identidad de órganos. Esto se sabe gracias al estudio de mutantes. Dichos mutan-

tes se categorizan en tres clases: A, B y C. Los mutantes A tienen carpelos en el primer verticilo, en vez de sépalos. Los mutantes B tienen sépalos en vez de pétalos en el segundo verticilo y carpelos en vez de estambres en el tercer verticilo. Los mutantes C tienen pétalos en vez de estambres en el tercer verticilo, y reemplazan los carpelos por pétalos en el cuarto verticilo. Basándose en estas clases de mutantes y en todas las combinaciones de mutantes dobles y triples, el denominado *Modelo ABC* propone tres clases de genes de identidad de órganos, llamados también A, B y C (Weigel & Meyerowitz 1994). Un modelo más reciente implica dos clases añadidas de elementos homeóticos, los denominados D y E (Theiben et al. 2002). En realidad, los *MADS-box* en *Arabidopsis* activan una especie de programa genético completo para cada órgano particular.

Durante los últimos años, los genes *MADS-box* han sido estudiados con un detalle similar en otros grupos de plantas, incluyendo orquídeas como *Cleisostoma*, *Aranda* y *Dendrobium* (Johansen & Frederiksen 2002), asteráceas como *Gerbera* (Teeri et al. 2002). Las interacciones entre estos genes se utilizan para proveer la información posicional (“etiquetas de dirección molecular”) durante la organogénesis. El

corolario sería que, aunque las estructuras que se desarrollan en el eje floral de una angiosperma pueden diferir en apariencia de una especie a otra, las secuencias de genes y las señales de desarrollo que las inspiran son básicamente las mismas.

Pero hay situaciones, en cierto sentido, contrapuestas. Por ejemplo, se ha descubierto que algo tan crucial taxonómicamente como la determinación de la regularidad o irregularidad floral en las asteráceas depende únicamente de una unidad de la familia de genes *TCP* denominada *CYCLOIDEA* (la cual controla también el zigomorfismo de *Antirrhinum* y de muchas otras especies de angiospermas, entre ellas bastantes escrofulariáceas, solanáceas, gesneriáceas y geraniáceas: Cubas 2002, Gillies et al. 2002). Casos similares se han observado en la regulación del desarrollo floral que ejercitan sobre *Begonia* *LEAFY* y *KNOTTED*, dos grupos génicos observados en todos los espermatófitos (McLellan et al. 2002).

Estos hallazgos son provocadores: ¿deberíamos establecer las homologías con criterios morfológicos o, por el contrario, sobre la base de correlaciones genéticas? (Fig. 4.12). Volvamos, por ejemplo, al caso de los vasos en traqueófitos. Como vimos, la mayoría de los

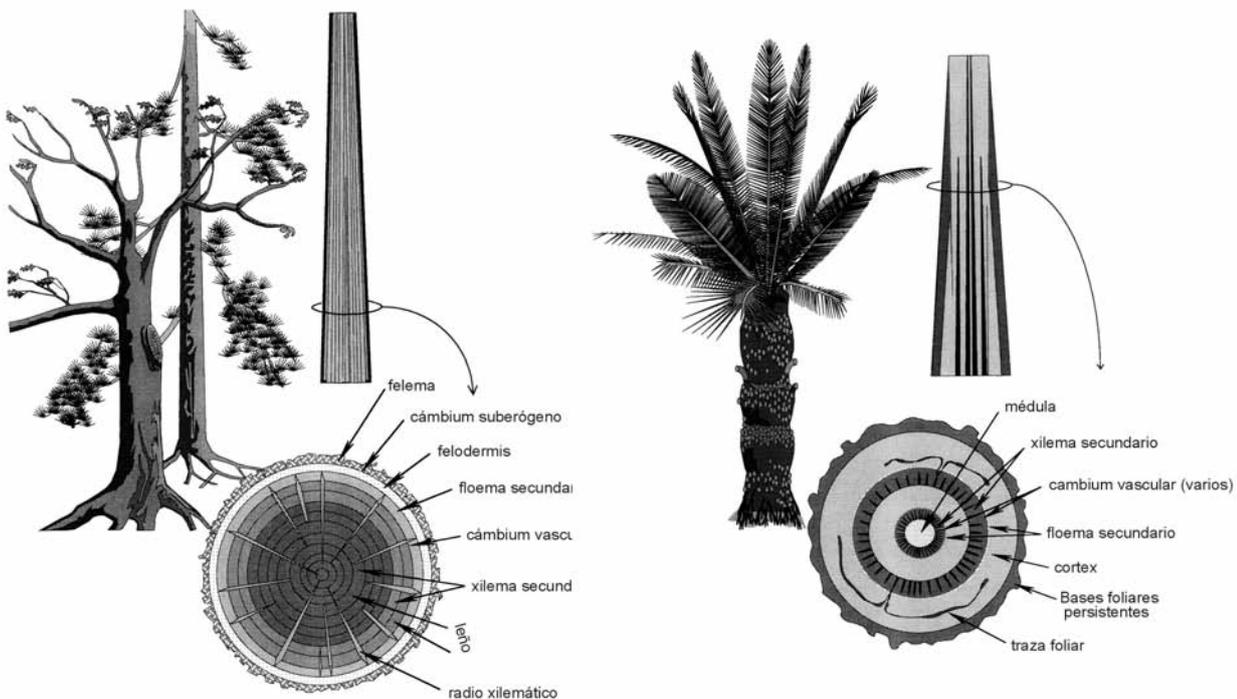


Figura 4.13. Convergencia en la anatomía caular. Izquierda: anatomía caular de angiospermas y coníferas. El cámbium vascular produce de forma concéntrica capas de xilema secundario (leño), el cual ejerce la función de soporte del tronco. El floema secundario se produce hacia el exterior. Derecha: la mayor parte de la masa del tronco en los cicadófitos es de naturaleza cortical y medular. Cada cámbium produce una cantidad limitada de leño comparativamente blando hacia el interior y de floema secundario hacia el exterior. El soporte es ejercido sobre todo por la capa externa de trazas foliares persistentes. Niklas (1997)

investigadores suponen que éstos son el resultado de la convergencia adaptativa, dado que su desarrollo difiere de modo significativo entre los diferentes grupos (DiMichele & Aronson 1992, Niklas 1994). Basándonos en lo que se sabe hoy sobre genes *MADS-box*, no es inconcebible que los sistemas reguladores del desarrollo de los vasos estén controlados por secuencias homólogas de genes que deriven del ancestro común a todos los traqueófitos (Price 1996, Sanderson & Hufford 1996). Si fuera así, entonces los vasos serían homólogos en términos de correspondencia genética.

El debate será largo (Baum 2002). En la agenda investigadora, cabe ahora plantearse dónde reside la variación nucleotídica responsable de la diversidad fenotípica, o sobre la cual actúa la selección para producir rasgos fenotípicos adaptativos. Igualmente, ignoramos cómo las diferentes pautas de desarrollo son filtradas por el ambiente, es decir, dónde son adaptativos los rasgos fenotípicos. Una de las grandes lecciones de la biología evolutiva actual es que los organismos difieren principalmente porque varían las combinaciones de un número relativamente pequeño de rasgos, más bien que como resultado de una capacidad ilimitada para generar nuevas características desde las ya existentes. En este sentido, *la diversidad de la vida es más el resultado de la permutación que de la adición*.

9. Consideraciones finales

Algunos aspectos de la sistemática moderna parecen haber venido a reforzar el viejo debate sobre las incompatibilidades entre clasificación e información filogenética. El ejercicio de la clasificación y la nomenclatura implica, a menudo, disputas interminables que no favorecen la imagen del taxónomo de cara a la sociedad. Por añadidura, muchos científicos han alimentado interesadamente *la noción de que los botánicos son gente que se dedica a discutir sobre nombres*. La fitosociología sufre de la misma agresión y hay algunos que contribuyen poco a buscar una salida honrosa.

Desde luego, la botánica sistemática no es ni un "catálogo" ni un código de nomenclatura; tampoco un servicio de identificación. Es precisa su acreditación definitiva como lo que es, la ciencia que se ocupa de poner orden en el conocimiento biológico que se va adquiriendo desde las diversas especialidades. En este sen-

tido, quizá sea pertinente la toma de iniciativas como la que constituyen los proyectos *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, German Federal Ministry of Education and Research: <http://www.gbif.org/>), *Global Taxonomic Initiative* (GTI) y algunas bases de datos de Internet de acceso libre como la *International Plant Names Index* (IPNI, Royal Botanic Gardens, Kew - The Harvard University Herbaria, The Australian National Herbarium : <http://www.ipni.org/index.html>), *BioCode* (<http://www.rom.on.ca/biocode/>) y *PhyloCode* (<http://www.ohiou.edu/phylocode/html>) (Stevens 2000).

Sin embargo, algunas de estas iniciativas encierran peligros reales. El *PhyloCode*, por ejemplo, representa un intento de un sector de cladistas (Philip Cantino, Kevin de Queiroz, David Baum, Peter Crane, Michael Donoghue, Michael Lee, Richard Olmstead, entre otros) por adoptar una "nomenclatura filogenética". Surgió en una reunión en la Universidad de Harvard en agosto de 1998 y pretende confeccionar un catálogo formal de reglas nomenclaturales que, supuestamente, estarán operativas en unos cuantos años (ahora se encuentra en fase de enmienda). El *PhyloCode* está diseñado para dar nombre a las diferentes partes de los cladogramas: nodos, ramas, apomorfías, etc. Se proponen nuevos niveles de control: la prioridad residiría en el primer nombre aprobado durante el "*proceso de redefinición cladística*".

Se puede demostrar que ésto es impracticable. El lenguaje de la ciencia es importante y los esquemas de clasificación tienen un impacto sobre un grupo mucho más amplio de personas que las que se dedican a la elaboración de los mismos. La clasificación de la vida es un instrumento utilizado por muchos biólogos y personas ajenas al mundo científico; es comprensible que se hagan intentos para mejorarla y darle mayor rigor y poder informativo. Pero la introducción de la nomenclatura filogenética en la botánica implicaría una gran confusión, como ya se observado cuando se ha intentado en pájaros y mamíferos (<http://palaeo.gly.bris.ac.uk/phylocode/biolrev.html>).

El lado legislativo de la nomenclatura filogenética, como se traza en el *PhyloCode*, abre un escenario de pesadilla para el futuro de la sistemática. Hasta la fecha, los taxónomos han dado nombre a unos 1,7 millones de especies. Si incluimos todos los nombres genéricos y supragenéricos, las entidades taxonómicas lle-

gan a los 3 millones. Lo que pretende el *PhyloCode* es que cada una de ellas sea redefinida y situada en un registro global sobre la base de criterios de filogenia cladística. Estimulante,... sobre todo para aquellos que organicen la empresa que se encargue de redefinir y registrar. En un momento en que la sociedad demanda que los taxónomos se dediquen a "cosas útiles", algunos parecen estar deseosos de meternos en el mayor fiasco nomenclatural de la historia de la biología. Sin duda, las propuestas del *PhyloCode* oscurecerían el trabajo sistemático habitual, pues una vez que "algo" (por no decir *taxon*) quedara registrado, sería difícil revocarlo sin abrir un proceso legal, con los retrasos de tiempo que ello supone.

La nomenclatura filogenética parte de consideraciones filosóficas, no prácticas. El impulso parece haber venido de la inestabilidad en la clasificación. Pero, ¿estamos buscando estabilidad en los nombres de los *taxa* o estabilidad en los contenidos de los mismos? En realidad, lo que se propone es sólo estabilidad lexicográfica, con un coste considerable en términos de utilidad. Pero si se trata de filosofía, hay un principio anglosajón anterior al *PhyloCode*: *si no se rompe, no lo arregles*.

La utilización indiscriminada de secuencias moleculares para trazar filogenias que, luego, pretenden reordenar las "viejas" clasificaciones, no es más que otro aspecto del mismo problema. En realidad, más que de ciencia real, es una cuestión de modas y complejos psicosociales, una consecuencia de la búsqueda del *glamour* y el ejercicio del poder.

Como todas las restantes iconografías, la cladística encarna una teoría y, por tanto, es tan

capaz de romper dogmas como de introducir nuevos prejuicios, aunque éstos parezcan sutiles al principio. No se puede negar que la cladística ha terminado con algunos aspectos negativos de la especulación filogenética, pero tampoco podemos obviar que su adhesión acrítica ha introducido algunas distorsiones desafortunadas. La cladística y la taxonomía molecular han producido una revolución filogenética, con evidentes implicaciones evolutivas. Pero en el estado actual de los conocimientos, ni la una ni la otra tienen capacidad real para producir un sistema de clasificación y nomenclatura que represente una alternativa real a la práctica tradicional (Takhtajan 1996).

Decía Richard Dawkins que hay tres malas razones para creer en algo, a saber, la tradición, la autoridad y la revelación; y una sólo razón buena: la evidencia. La supervivencia actual de algunos sistemas de pensamiento evolutivo (como la teoría ranaiana), que tienen sus orígenes en los principios del siglo XX, se debe, sin duda, a factores de *tradición*. La cladística molecular, cuando se torna exclusivista, exhibe elementos de *autoridad científica* (editores, comités editoriales de revistas con mayores índices de audiencia, directores de grandes instituciones, sociedades científicas, etc). El componente de *revelación* se aprecia por doquier en la adopción de actitudes sectarias entre muchos seguidores de Hennig. En particular, resulta negativa la defensa celosa del método cladístico cuando se aferra a la idoneidad del principio de parsimonia. Finalmente, la *evidencia* es que la *filogenia*, la *evolución* y la *taxonomía* son algo más que una *secuencia de ramificaciones*.

1. Introducción

Los cambios de organismos a través del tiempo geológico son los datos que proporcionan las bases fundamentales para el estudio de la evolución de plantas y animales. En un sentido muy general, los métodos de reconstrucción del cambio evolutivo se pueden dividir en dos grupos. El primero se basa en la premisa de que “*el pasado es la clave del presente*” y, por tanto, hace consideración primordial al registro fósil, incluyendo organismos, estructuras y biomoléculas. *La historia devora al presente*, afirmó literariamente Fernand Braudel. El segundo se basa en el postulado inverso, “*el presente es la clave del pasado*” (actualismo) y por ello, prioriza el estudio de las similitudes y diferencias entre organismos actuales como punto de partida para elaborar hipótesis evolutivas. Esta segunda aproximación también recurre a todos los niveles de organización disponibles, desde el supraorgánico hasta el molecular.

2. ¿Qué es un fósil?

El término “fósil” ha sido definido de formas muy diferentes y también con mayor o menor precisión. Seguiremos aquí la interpretación amplia de Stewart & Rothwell (1993), según la cual un fósil es “*cualquier evidencia, directa o indirecta, de vida pasada*”. Esto implica que la fosilización no tiene por qué suponer una sustitución de la materia viva original por materia inorgánica de la roca madre. La perspectiva de Stewart & Rothwell (1993) asume que el estado de preservación no tiene relevancia respecto a la consideración de un objeto fósil. Así, apreciaremos también como fósiles las huellas e improntas, los coprolitos, gastrolitos o incluso algunas sustancias químicas que son el producto del metabolismo de ciertas algas y bacterias.

Algunos fósiles o asociaciones de fósiles pueden ser utilizados para identificar unidades estratigráficas (fósiles indicadores, fósiles índice o *fósiles guía*). Para serlo, un fósil guía tiene

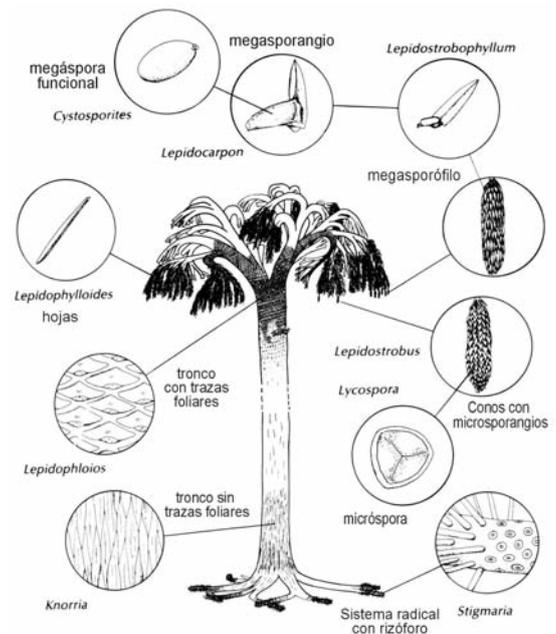


Figura 5.1. Sólo muy raras veces las plantas llegan a fosilizar intactas. Las reconstrucciones suelen estar basadas en evidencias de partes desprendidas, cada una de las cuales tiene su propio nombre en la nomenclatura paleobotánica. Es el caso de los licopodiófitos arbóreos del Carbonífero. Briggs & Crowther (1990)

que ser abundante y fácilmente identificable, con una amplia distribución espacial, pero una estrecha amplitud cronológica que normalmente no debería superar el millón de años. Hasta muy recientemente, los macrorrestos apenas habían sido usados como fósiles guía, debido a su escasa distribución y a las dificultades habituales en la identificación. Durante las últimas décadas, el estudio combinado de macro y microfósiles ha tenido mucho éxito en la caracterización de estratos fosilíferos.

Es preciso tener en cuenta que la paleobotánica trabaja con evidencias fragmentarias y que varios "fósiles", pueden corresponder a la misma especie biológica (Fig. 5.1). Conforme se avanza en el conocimiento paleobotánico, las piezas del puzzle se van encajando y no es infrecuente que varias "morfoespecies" acaben por reconocerse como monoespecíficas. Entre las plantas, los fósiles que tienen mayor valor cronoestratigráfico son las esporas y granos de polen. Así, cuando un palinólogo analiza los

palinomorfos contenidos en un estrato, a menudo es capaz de deducir la edad geológica en que esos palinomorfos fueron incorporados al depósito.

3. Paleobotánica y paleoecología

En su estructura y distribución, los organismos extinguidos a menudo reflejan las características del ambiente en que vivieron. Asumimos que los organismos del pasado, como los actuales, llegaron a estar adaptados a sus ambientes. Así, podemos interpretar la presencia de anillos de crecimiento en un fragmento

historiográficas (Tabla 5.1). Otra fuente de información paleoecológica viene del estudio de las características sedimentarias de los materiales que contienen los fósiles. Sin embargo, es preciso ser muy cautelosos a la hora de basar las interpretaciones de las interacciones entre los seres vivos y su ambiente en nuestras observaciones actuales. En otras palabras, el principio del actualismo de Lyell no tiene por qué ser la panacea en paleobiología.

Los *estudios paleoflorísticos* (composición de las vegetaciones fósiles) también tienen un valor paleoecológico indiscutible. Por ejemplo, una flora fósil puede contener elementos de una pluviselva, de una vegetación templada cálida, de un bosque boreal, etc. Estos mismos estudios proporcionan información sobre los

Archivo	Intervalo mínimo de muestreo	Rango temporal	Parámetros
Registros históricos	día/año	10 ³	T, P, B, V, M, L, S
Anillos de crecimiento	Año/estación	10 ⁴	T, P, B, V, M, S
Sedimentos lacustres	1-20 años	10 ⁴ -10 ⁶	T, B, M, P, V, C _w
Corales	1 año	10 ⁴	C _w , L, T, P
Testigos hielo	1 año	5 x 10 ⁵	T, P, C _a , B, V, M, S
Polen	20 años	10 ⁵	T, P, B
Espeleotemas	100 años	5 x 10 ⁵	C _w , T, P
Paleosuelos	100 años	10 ⁶	T, P, B
Loess	100 años	10 ⁶	P, B, M
Rasgos geomorfológicos	100 años	10 ⁶	T, P, V, L, P
Sedimentos marinos	(100)-500 años	10 ⁷	T, C _w , B, M, L, P

T= temperatura, P= precipitación, humedad o balance hídrico, C= composición química del aire (C_a) o del agua (C_w), B=biomasa, V=erupciones volcánicas, M=variaciones en el campo magnético, L=nivel del mar, S=actividad solar

Tabla 5.1. Características de las fuentes de evidencia paleoclimática (Bradley 1999).

de madera petrificada como una evidencia de la existencia de variaciones estacionales en la disponibilidad de agua, normalmente acompañadas por cambios en las paleotemperaturas. Por el contrario, su carencia refleja un paleoambiente con un régimen térmico y pluviométrico estable a lo largo del año. Las cutículas gruesas y los estomas hundidos también reflejan carencias hídricas, en tanto que las raíces y tallos con tejidos aerenquimáticos indican ambientes palustres o inundados. Este tipo de información es la base de la *paleoecología*.

Una rama de la paleoecología que ha tenido gran desarrollo durante las últimas décadas es la *paleoclimatología*, para cuyas variables existen datos experimentales que apoyan el valor de numerosas funciones de transferencia desde bases de datos biológicas, geológicas o

cambios en la distribución de los tipos de vegetación que conocemos actualmente, sus migraciones, sus respuestas a los cambios ambientales, procesos de sucesión, etc. A gran escala, la paleoflorística ha desempeñado su papel para probar la deriva continental (Archibold 1995).

Uno de los principios más importantes que hacen de un investigador un buen paleobotánico, o que permitirán a un estudiante adentrarse en el terreno de la paleobotánica con paso firme, es el de tener en cuenta que uno debería esperar lo inesperado. No hay por qué sorprenderse si encontramos ramas que envuelven óvulos, especímenes de plantas con anatomía gimnospérmica y al mismo tiempo reproducción pteridofítica, etc. Aunque muchos taxónomos lo olvidan con frecuencia, ésto ya vino reflejado por

Lamarck hace siglo y medio: “*Nature exceeds on all sides the limits we so gratuitously impose on her*”.

4. Rocas fosilíferas

Uno de los grupos de rocas fosilíferas más frecuentes son las calizas y las dolomías, las cuales pueden tener un origen físico, químico o biogénico (Martin 1998). Las rocas sólidas del carbón (turba, hulla, lignito, antracita) suelen contener muchas estructuras vegetativas, trozos de corcho, cutículas de hojas, colonias de células algales, granos de polen y esporas, etc.

Las diatomitas y el ámbar son menos frecuentes. La diatomita es una roca formada por los frústulos de diatomeas, que suele contener otros organismos acuáticos bien preservados. El ámbar es bien conocido; se trata de una resina vegetal que sufre cambios químicos durante su fosilización, aunque estos cambios no se conocen muy bien. Suele presentar insectos, partes florales, granos de polen, esporas de hongos, etc.

5. Ambientes fosilíferos

Se podría pensar que los fósiles se pueden formar en cualquier roca sedimentaria, pero no es así. Las rocas sedimentarias que contienen fósiles son muy raras. En otras palabras, hay condiciones de fosilización que son tanto o más importantes que el tipo de matriz. No es suficiente tener una masa de agua, una fuente de sedimento inorgánico y un resto animal o vegetal. Lo más habitual cuando un organismo muere es que sea desintegrado por bacterias y hongos. Hay que concebir un ambiente donde la descomposición se retarde, donde los restos puedan permanecer inalterados bajo el agua y donde haya sedimento subacuático. Es el caso de los ambientes pantanosos, marismas, lagunas, etc. En estos ambientes, la descomposición ralentizada causa una acidificación del medio, lo cual a su vez genera un *feedback* positivo hacia la reducción de la actividad de los descomponedores. Si la planta cae por debajo del metro de agua, la actividad aeróbica se halla severamente restringida. Finalmente, debe haber materia inorgánica solubilizada o en forma de partículas. Normalmente en ambientes palustres suele haber silicatos y carbonatos solubles, compuestos de hierro, etc. Los silica-

tos solubles se pueden originar de aguas termales y volcanes. Los carbonatos solubles pueden venir de aguas marinas, salobres o dulces, incluso del agua de acuíferos.

6. Fosilización

Permineralización. Resulta de la infiltración y penetración de los tejidos vegetales por agua cargada con elementos minerales (carbonatos, silicatos, compuestos de hierro solubles, etc). A lo largo del tiempo, tiene lugar la precipitación intracelular e intersticial de dichos elementos, produciendo un endurecimiento del resto vegetal, que llega a tener el aspecto de una roca. Así, aunque las paredes celulares todavía estén constituidas por materia orgánica, existe alteración química en ellas, al tiempo que los espacios intercelulares y lúmenes celulares están rellenos de mineral precipitado (Fig. 5.2). La permineralización tiende a preservar intacta la estructura tridimensional del resto fosilizado. El proceso es análogo a la inclusión en parafina que tanto se usa como técnica histológica para hacer secciones microscópicas.

Dentro de los especímenes permineralizados, los silicificados y calcificados son los más importantes. La inmensa mayoría de los ejemplares permineralizados son restos leñosos. Esto ha dado lugar a una especialidad bien caracterizada, la *paleoxilología*, con una literatura abundantísima (Thomas & Spicer 1987, Taylor & Taylor 1993). Un caso extremo de permineralización es la *petrificación*, en la cual las paredes celulares también se mineralizan (Fig. 5.2).

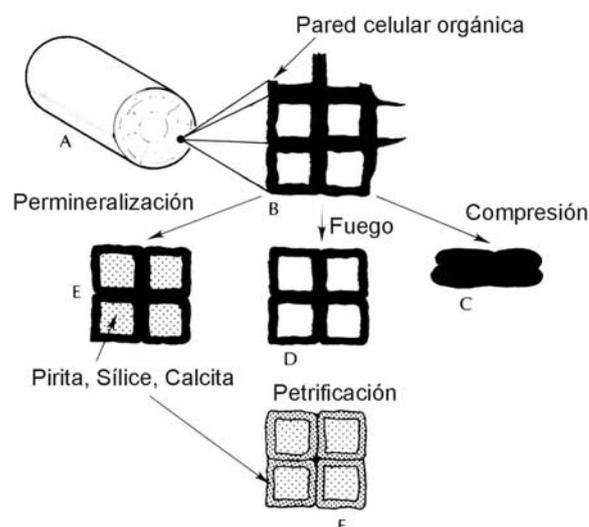


Figura 5.2. Preservación anatómica de plantas fósiles, según Scott (1987)

Uno de los tipos más famosos de permineralización lo constituyen los llamados “coal balls” (bolas calcáreas del carbón). Se trata de especímenes esferoidales de tamaño variable compuestos de numerosos fragmentos de plantas en una matriz carbonatada. Existe discusión sobre cuál es su proceso de formación (Taylor & Taylor 1993), pero parece claro que lo hicieron en un ambiente pantanoso y que representan partes de una roca turbosa que, estando aún poco compactada, se impregnó con carbonato cálcico. La preservación orgánica de las bolas es excelente pero, desgraciadamente, sólo han sido encontradas en el Carbonífero de Europa y Norteamérica (354-290 Ma) y en algunos niveles del Pérmico (290 Ma) de China (Willis & McElwain 2002).

Las permineralizaciones, ciertamente, afectan en su mayor parte a los tejidos más resistentes; solamente de vez en cuando se preservan tejidos blandos. Sin embargo, se conocen casos de preservación de gametófitos, tubos polínicos o floemas “capturados” en estado vivo (Cleal & Thomas 1999). En estos casos, se deduce que el proceso de permineralización tuvo lugar con gran rapidez.

El método clásico para el estudio de las permineralizaciones es la observación microscópica (óptico y barrido) de *láminas delgadas*, un método que se emplea, de forma generalizada, para el estudio de todo tipo de roca, pero que se desarrolló primero para la paleobotánica (Banks 1970).

Compresiones e improntas. Los fósiles por *compresión* se pueden formar bajo una gran variedad de ambientes sedimentarios, incluyendo lagunas, estuarios, ríos, cuencas volcánicas, lagos, o cualquier otro tipo de ambiente donde las plantas puedan ser enterradas con rapidez por una capa de sedimento. Conforme las sucesivas capas de sedimento se acumulan encima, el agua es eliminada, el sedimento fosilífero se compacta y los fragmentos vegetales se aplastan. El tipo de fósil más comúnmente comprimido es una hoja. En algunos fósiles por compresión, si la temperatura de formación no ha sido muy elevada, los contenidos celulares pueden haberse preservado intactos.

La *impronta* es la impresión que deja el vegetal comprimido sobre la roca. En el caso de que ésta sea arcillosa, las improntas pueden preservar detalles morfológicos asombrosos, como la forma celular de la epidermis.

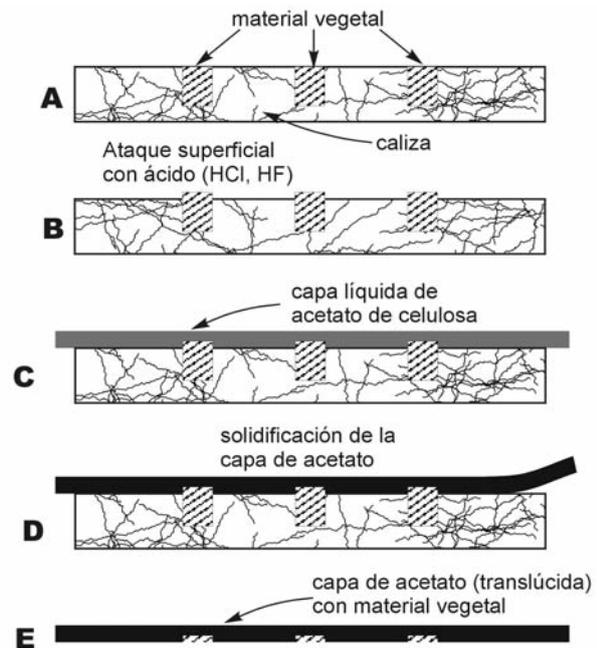


Figura 5.3. Técnica de transferencia para el estudio del material fósil incluido en una matriz carbonatada o silicificada

La *compresión carbonosa* supone la carbonización completa o parcial del resto vegetal. Es un fenómeno que tiene gran interés en paleoecología, porque a menudo los fósiles (compresiones e improntas) se encuentran en grandes cantidades, representando uno o varios tipos de la vegetación existente en el momento del enterramiento. Esto permite el análisis de las tafocenosis desde una perspectiva paleoambiental.

La carbonización suele dejar intacta la cutícula, por ser la parte menos alterable (Fig. 5.2). En muchos casos, ésta se puede recuperar mediante la oxidación de los tejidos carbonizados, eliminándose de esta manera la parte húmica y quedándose la cutícula transparente; después se monta para su visualización microscópica.

El estudio de las compresiones carbonosas a menudo requiere el uso de la llamada *técnica de transferencia*, que permite revelar detalles de la venación, pautas de la epidermis, pelos, etc (Fig. 5.3). El espécimen se lava en algún tipo de ácido (clorhídrico si la matriz es carbonatada, fluorhídrico si es silicatada), o simplemente en agua a fin de remover partículas minerales sueltas y limpiar la superficie. Entonces se aplica sobre la superficie una película de plástico en forma líquida o una lámina de acetato de celulosa reblandecida en acetona. Después de endurecerse, la película se despega de la superficie de la roca. Si la técnica

ca ha funcionado, el material carbonoso se adherirá a la película, siendo “transferido” desde la superficie de la roca. Las películas de transferencia pueden ser estudiadas al microscopio óptico o electrónico de barrido.

Preservación autógena o cementación. El material vegetal desarrolla una carga eléctrica cuando empieza a descomponerse en un ambiente sedimentario. De este modo, puede atraer partículas coloidales y pequeñas partículas ionizadas de carga opuesta que se van acumulando y cementando alrededor del resto vegetal. Normalmente la estructura interna se degrada y puede ser completamente reemplazada por los sedimentos.

Preservación duripártica. Algunas algas y plantas acuáticas precipitan cubiertas duras de sílice o carbonato cálcico en su superficie exterior. No hay oxidación ni otros factores físicos asociados. Este tipo de fosilización suele ocurrir en algas coralinas, algunas algas verdes y diatomeas. Se ha descrito también en cianófitos.

Restos inalterados. Se producen donde la actividad descomponedora queda inhibida porque las condiciones físico-químicas son muy extremas por la acción del frío, el pH muy bajo, la hiperaridez, salinidad, etc. También, donde el material biológico queda enterrado violentamente y sufre un proceso de deshidratación. Los tres sedimentos más frecuentes en los que se encuentran restos inalterados son los fondos de lago, el ámbar y los depósitos fecales momificados o petrificados (*coprolitos*). A la aparición de restos inalterados, contribuye el hecho de que el material biológico tenga susceptibilidad a la preservación, como ocurre con aquellos palinomorfos que contienen esporopolenina o quitinas. Los fondos de lago y marisma representan un contexto magnífico para la recuperación de testigos sedimentarios poliníferos.

El *ambar fósil* es una fuente importante de restos inalterados, a veces incluyendo órganos reproductores en excelente estado de preservación; ocasionalmente DNA y otras biomoléculas.

En cuevas y abrigos rocosos de zonas áridas, puede tener lugar la *momificación*, debido a un retardo o bloqueo de la actividad descomponedora. En estas condiciones, se han encontrado restos vegetales inalterados en el sedi-

mento de la cueva, en coprolitos de diversos animales (hienas, otros carnívoros, megafauna extinguida), *guano fósil* de aves y quirópteros, y otros depósitos fecales o semi-fecales (Carrión et al. 1999a, 2000a). Entre éstos, los más famosos son los *packrat middens* (diversas especies de *Neotoma*) de los desiertos del suroeste de Norteamérica (Davis 1990) y, en menor medida, los *dassie-rat middens* del Namib (diversas especies de *Petromus*), y los *dassie middens* (*Procapra capensis*, un hirácido africano) (Scott & Cooremans 1992). Estos depósitos están constituidos por material fecal y restos vegetales (o de otro tipo, a menudo se encuentran joyas perdidas por viajeros) recolectados por el roedor; todo ello cementado en una orina densa y de fácil cristalización (*amberafl*).

7. Determinación de la edad de los fósiles

Lo más habitual es usar los isótopos radiactivos (*datación isotópica o radiométrica*) contenidos en varios minerales de la roca madre (Tabla 5.2). Una vez formados, los minerales sufren transformaciones complejas que llevan al establecimiento de isótopos estables. La velocidad de pérdida de estos isótopos (*vida media*) es constante, y por tanto medible. Se puede calcular así el momento desde el que se formó el mineral.

Utilizando circones, se ha desarrollado la técnica de *datación por Uranio-Plomo*. Los isótopos más frecuentemente utilizados son los de uranio (^{238}U , ^{236}U , ^{235}U), torio (^{232}Th) y potasio (^{40}K). Cuando los isótopos de uranio y torio se desintegran, acaban por producir una forma estable de plomo, helio y calor. El ^{236}U , por

Isótopo radiactivo	Isótopo estable	Vida media	Const. Desintegración (año)
^{40}K	^{40}Ar	1250	$5,81 \times 10^{-11}$
^{87}Rb	^{87}Sr	48800	$1,42 \times 10^{-11}$
^{147}Sm	^{143}Nd	106000	$6,54 \times 10^{-12}$
^{176}Lu	^{176}Hf	35900	$1,93 \times 10^{-11}$
^{187}Re	^{187}Os	43000	$1,612 \times 10^{-11}$
^{232}Th	^{208}Pb	14000	$4,948 \times 10^{-11}$
^{235}U	^{207}Pb	704	$9,8485 \times 10^{-10}$
^{238}U	^{206}Pb	4470	$1,55125 \times 10^{-10}$

Tabla 5.2. Tasas de descomposición de varios isótopos radiactivos presentes en la naturaleza y utilizados para determinar la edad de rocas y minerales (según Dalrymple 1991)

ejemplo, después de pasar por catorce estados radioactivos intermedios, acabará por formar ^{206}Pb y 8 átomos de hidrógeno. La tasa de transformación del ^{238}U en ^{206}Pb es tal que en un año se producen 1/7.600.000 gramos de plomo. El ^{235}U es el punto inicial de una compleja serie de desintegración radiactiva que eventualmente produce isótopos estables de ^{207}Pb . Usando esta técnica se ha calculado que la edad de la Tierra es de unos 4700 millones de años y que las rocas sedimentarias más antiguas se depositaron hace unos 3750 millones de años (Ma).

La datación mediante *Potasio-Argón* (método *K/Ar*) está basada en la desintegración radiactiva del potasio (^{40}K) a argón (^{40}Ar). El isótopo de potasio tiene una vida media de 1,3 billones de años, por lo que se trata de una técnica muy recurrida en depósitos antiguos. Eso sí, se requiere un límite mínimo de edad para utilizar este método, el cual está en torno a los 250.000 años.

La datación por *Rubidio-Estroncio* se basa en la desintegración radiactiva del ^{87}Rb al ^{87}Sr . Se suele utilizar para fechar micas y feldspatos potásicos de rocas metamórficas muy antiguas.

La *datación por trazas de fisión* se basa en el hecho de que la fisión espontánea de ^{238}U produce unas marcas de daños en los minerales (trazas de fisión). Estas marcas, aumentadas mediante ataque ácido, pueden verse en algunos minerales utilizando un microscopio petrográfico. El número de marcas por área unidad es función de la edad de la muestra y de su concentración de uranio.

El método radiométrico más utilizado para depósitos recientes es la datación por *Carbono-14* (^{14}C). Se basa en la medición de la proporción de ^{14}C presente en una muestra de sedimento, hueso, madera, etc. En la atmósfera terrestre se mantiene un nivel bastante constante de ^{14}C debido al bombardeo continuo de rayos solares radiactivos. Los seres vivos conservan niveles conocidos y constantes. Al morir, el ^{14}C comienza a desintegrarse a ritmo constante. Al poder predecirse con fiabilidad el tiempo que tardará en cambiar una cantidad dada, la proporción de ^{14}C restante puede decirnos de forma aproximada cuánto tiempo ha transcurrido desde la muerte del organismo en cuestión. La aplicación de esta técnica es válida para muestras que no sean más antiguas de 45.000

años, es decir no excede el límite del Pleistoceno Superior.

La datación mediante *Potasio-Calcio* (Método *K/Ca*) se basa en el proceso de desintegración del ^{40}K en ^{40}Ca . Por problemas técnicos, sólo se utiliza en algunos tipos de rocas como las evaporitas (Tanai 1972).

La datación por *Samarium-Neodimio* se basa en la desintegración del ^{147}Sm en ^{143}Nd . Proporciona información sobre la petrogénesis de la corteza y el manto. Ha sido utilizada en materiales extraterrestres (Willis & McElwain 2002).

También se puede determinar la edad de ciertos materiales a través de sus propiedades magnéticas. La datación por *paleomagnetismo* o *polaridad geomagnética* se basa en el uso de la imanación remanente natural, que por lo general, refleja la dirección del campo geomagnético cuando los materiales estudiados se formaron. A lo largo del tiempo geológico han existido variaciones en el campo geomagnético de la Tierra, incluyendo oscilaciones en la polaridad, donde el Polo Norte magnético ha llegado a ser el Polo Sur y viceversa (Jacobs 1994). Los períodos de reversión magnética se preservan tanto en el registro sedimentario terrestre como en el oceánico, y la datación de estas secuencias usando métodos radiométricos (sobre todo *K/Ar*) ha permitido desarrollar una escala de polaridad geomagnética que se extiende a 300 Ma (Dunlop & Özdemir 1997).

Las técnicas de *termoluminiscencia*, desarrolladas durante las últimas décadas, muestran un rango de aplicación que oscila entre 1000 y 8 Ma. Estas técnicas miden el grado de "daño" radiactivo que acusan los granos de minerales como el cuarzo o el feldespato en una matriz sedimentaria. El daño resulta del bombardeo por radiaciones alfa, beta y gamma desde isótopos radioactivos como los de uranio, torio y potasio que están contenidos en el sedimento. El proceso comienza naturalmente tan pronto como el sedimento es enterrado y tiene como consecuencia inmediata el desplazamiento de electrones desde unos puntos a otros de la red atómica del cristal (Stokes 1999, 2000). El número de electrones desplazados es función del tiempo desde que el sedimento fue enterrado. Dicha carga electrónica se puede medir "estimulando" la muestra con altas temperaturas e intensidades luminosas elevadas.

La *correlación biológica* se basa en la utilización de fósiles guía. Un fósil guía debe ser

fácilmente reconocible, haber existido a través de un período de tiempo relativamente breve, ser abundante y tener una amplia distribución espacial incluso sobre diferentes ambientes sedimentarios. La correlación de palinomorfos es un método preliminar de rutina en la prospección petrolífera (Crowley & North 1991). La correlación de biotipos debería ser un método complementario cuando las características del sedimento permiten una datación geofísica de entre las descritas anteriormente.

8. Registro fósil de biomoléculas

8.1. Diagénesis del DNA y relojes moleculares

La utilización del DNA y otras biomoléculas "fósiles" o preservadas en materiales fosilíferos es uno de los tópicos de mayor interés y, al mismo tiempo, controversia, en la investigación evolutiva de plantas. Con el advenimiento de las recientes técnicas de extracción de DNA, sobre todo la capacidad para amplificar un fragmento específico desde unas cuantas moléculas intactas, han proliferado los estudios de filogenia molecular, predicciones de diagénesis de DNA y modelos de tasas evolutivas (Lewin 1997), incluyendo la calibración de relojes moleculares (Golenberg 1994, Herrman & Hummel 1994).

El DNA fósil, por llamarlo de algún modo, sería de aplicación en la identificación y clasificación de especies extinguidas, verificación de identificaciones previas de fósiles y sistemas de clasificación de grupos fósiles (Soltis et al. 1992, DeSalle 1994). El DNA fósil es un elemento de comprobación y refutación de árboles filogenéticos cuando las relaciones evolutivas han sido establecidas sobre la base de características moleculares y morfológicas de *taxa* actuales. Un ejemplo ha sido el de las termitas, en el que ha tenido lugar un cambio importante en la interpretación tradicional que las ligaba con mántidos (DeSalle et al. 1992).

A efectos de la preservación del DNA en materiales fósiles, es importante conocer la tasa de acumulación de sustituciones de nucleótidos, lo que se conoce en palentología como *diagénesis del DNA*. La diagénesis es característicamente *monotónica* (a más tiempo más sustituciones), pero no está claro si es constante. La *teoría neutral* defiende que la tasa de

mutación no se ve afectada por selección, tamaño de población o eventos de especiación, sino por acumulación pasiva de mutaciones azarosas (Kimura 1983, 1991). Así, la teoría neutral predice que, por término medio, las tasas de especiación permanecerían constantes a lo largo del tiempo (Futuyma 1998).

El punto de vista alternativo es seleccionista, y argumenta que la evolución molecular no es constante porque la tasa de sustitución de nucleótidos depende de los coeficientes de selección y tamaño poblacional: si una mutación es desventajosa, será eliminada debido a la menor aptitud individual. Como quiera que los coeficientes de selección y el tamaño de población varían a lo largo del tiempo, las tasas de sustitución no permanecerían constantes (Gillespie 1991). Existe mucha discusión en torno a estas dos teorías. Teóricamente, el propio DNA fósil presenta el potencial adecuado para servir de test a estas dos hipótesis. Por ejemplo, si fuera posible extraer DNA dentro del mismo género desde varios horizontes geológicos datables, sería viable medir la tasa de sustitución (Golenberg 1994).

Los denominados métodos del "*reloj molecular*" llevan la teoría neutral un paso más allá, para sugerir que si la tasa de evolución es suficientemente constante, llegar a ser posible, no sólo determinar la tasa de sustitución de nucleótidos para una especie particular (número de reemplazamientos/Ma), sino también, comparando la diferencia genética entre dos especies relacionadas, calcular el tiempo que ha transcurrido desde que compartieron un ancestro común (Zuckerkandl & Pauling 1965) (Fig. 5.4).

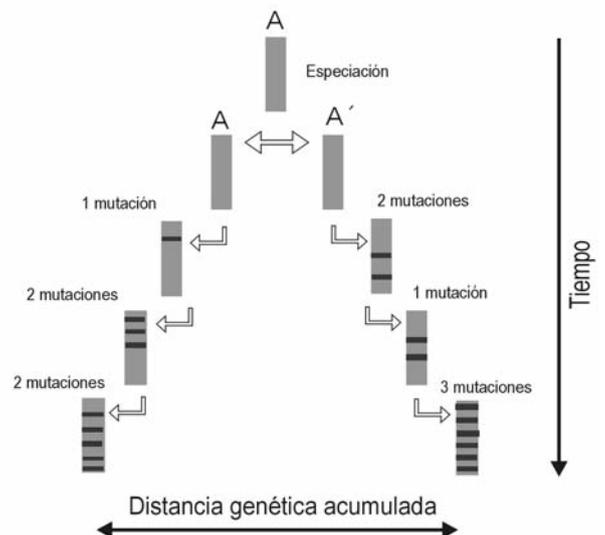


Figura 5.4. Acumulación de sustituciones de nucleótidos a lo largo del tiempo, según Lewin (1997)

Genoma	Taxa comparados	Sustit./10 ⁹ años
Mitocondria	Maíz/Trigo	0.2-0.3
Mitocondria	Monocot./Dicot.	0.8-1.1
Cloroplasto	Maíz/Trigo	1.1-1.6
Cloroplasto	Monocot./Dicot.	2.1-2.9
Cloroplasto		1.4-1.6
Nuclear	<i>Spinacia/Silene</i>	15.8-31.5
Nuclear	Monocot./Dicot.	5.8-8.1

Tabla 5.3. Tasas de sustitución comparativa en genomas de mitocondria, cloroplasto y núcleo (según Wolfe et al. 1987)

¿Cómo hacer la calibración desde el registro fósil? En principio, la tasa de sustitución se puede concebir como el número de sustituciones que han tenido lugar desde un evento particular reconocible en el registro fósil, dividido por el tiempo de permanencia del grupo en dicho registro (Langley & Fitch 1974). Evidentemente, tanto el evento inicial como los límites de permanencia deben estar bien establecidos cronológicamente. El problema es que este método de calibración varía según el genoma utilizado (mitocondria, núcleo, cloroplasto) (Futuyma 1998).

En el registro de plantas se han construido dos relojes moleculares para calibrar el tiempo desde que las monocotiledóneas y dicotiledóneas compartieron un ancestro común. El primero se basó en el cálculo del número de sustituciones en una enzima glicolítica de evolución lenta. Con este método, el origen de la divergencia se situó hace unos 300 Ma, o sea, muy anterior a lo que dice el registro fósil (Martin et al. 1989). El segundo método se basó en calcular el número de sustituciones en el DNA de cloroplastos. Con este método, el origen de la divergencia se situó entre 200 y 140 Ma (Wolfe et al. 1989). Como vemos, hay unos 100 Ma de discrepancia. En cualquier caso, ambos muestran fechas mucho más antiguas de lo que, como veremos en el capítulo correspondiente a la evolución de angiospermas, sugiere el registro fósil.

Lo que parece claro es que las tasas de sustitución varían enormemente en función de los diferentes genomas vegetales (Tabla 5.3). Está claro que se necesitan métodos más directos de calibración si se quiere que el modelo de los relojes moleculares tenga cierta exactitud. Esta es la razón por la que algunos recurren al DNA fósil como elemento de calibración directa de la

distancia genética a través del tiempo (Golenberg 1994).

8.2. Preservación del DNA y proceso de extracción

La extracción del DNA "fósil" se ha realizado a partir de especímenes de herbario, semillas y frutos carbonizados, embriones y semillas momificadas, fósiles anóxicos y ámbar (Brown & Brown 1994, Austin et al. 1997a). Los fósiles de plantas son más susceptibles que los de animales para la preservación del DNA, porque la probabilidad de que se trate de restos muertos en el momento de la deposición es bastante menor y, por tanto, también es menor la probabilidad de que exista un contingente bacteriano descomponedor en el interior.

Las condiciones de deposición son muy importantes en la preservación del DNA. Lo ideal es que la incorporación del material vegetal sea muy rápida y directa (desde fuentes locales), a fin de reducir el daño físico y minimizar las reacciones de degradación. Por añadidura, se requiere un sellado rápido para reducir el riesgo de exposición a la degradación biótica. Si la incorporación tiene lugar en contexto sedimentario, es muy importante que éste sea de grano fino y que la compactación sea notable a fin de aislar el DNA del ambiente circundante y prevenir la percolación (Golenberg 1994).

La extracción del DNA implica un protocolo técnico bien establecido (Pääbo 1989, Golenberg 1999), requiriéndose condiciones estériles libres de contaminación biológica. Una vez que el fósil ha sido extraído de los depósitos fosilíferos (rocas sedimentarias, ámbar, etc) la muestra se macera en un mortero y se transfiere a tubos de centrífuga con la ayuda de un búfer de extracción. Esta parte del proceso se lleva a cabo en el campo. En el laboratorio, se utilizan los métodos de extracción de DNA, incluyendo una técnica previa de purificación para eliminar compuestos co-precipitantes que puedan inhibir la amplificación enzimática. Dicha amplificación se lleva a cabo sobre *loci* concretos por PCR.

El tipo de problema que se pretenda resolver determinará el genoma o los genomas que se utilizarán: el de las mitocondrias (mtDNA), cloroplastos (cpDNA) o núcleos (DNA) (Rollo et al. 1994) (Tabla 5.3). El mtDNA tiene la ventaja de tener varios cientos de copias por célula y de heredarse uniparentalmente. Sin embargo, hay estudios que indican que el mtDNA evoluciona

muy lentamente y, además, la tasa de mutación puede ser hasta 100 veces más lenta en plantas que en animales (Palmer et al. 2000). La consecuencia es que el mtDNA extraído de fósiles vegetales relativamente recientes (por ejemplo, semillas de depósitos arqueológicos datados en menos de 2000 años) no indicará ningún cambio apreciable en términos evolutivos (Rollo et al. 1994). El cpDNA es también bastante conservativo en su tasa de mutación pero, debido a su localización en el genoma del cloroplasto, es abundante en el tejido fotosintético de la hoja y así, si el fósil analizado es una hoja, es el mejor tipo de genoma para ser analizado. Sin embargo, si se trata de una semilla, la probabilidad de extraer cpDNA es muy baja, ya que en las semillas, el cpDNA representa, por término medio, apenas un 1% del DNA celular. El DNA nuclear tiene una tasa de evolución mucho más alta (al menos el doble que la del cpDNA) y, por tanto, es muy útil a la hora de discriminar entre especies incluso a partir de fragmentos muy pequeños.

8.3. Potencial y limitaciones del DNA fósil en evolución vegetal

Hasta el momento, existen pocos ejemplos en los cuales el DNA fósil se haya utilizado para establecer modelos de *tempo* evolutivo. Durante la década de los noventa, se hicieron algunos estudios prometedores, pero debido a la controversia generada sobre la verdadera antigüedad del material (Austin et al. 1997), estos trabajos se han ralentizado. El primer ejemplo vino del estudio de unas hojas de *Magnolia latahensis* de 17-20 Ma de antigüedad, encontradas en depósitos lacustres expuestos al norte de Idaho, USA (Golenberg et al. 1990, Golenberg 1991). Las hojas tenían un excelente estado de preservación; incluso contenían intacta la estructura celular, los cloro-

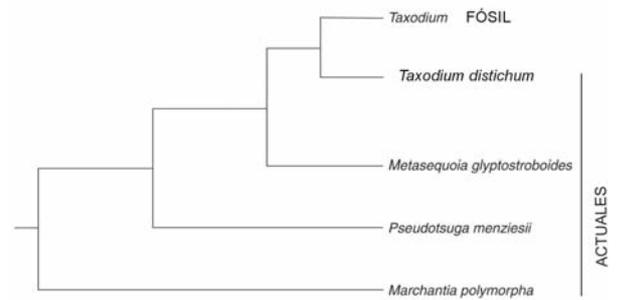


Figura 5.6. Relaciones filogenéticas entre un espécimen fósil de *Taxodium* y la especie actual *Taxodium distichum* basadas en la comparación de secuencias de DNA. Se compara también con otros dos géneros de gimnospermas (*Metasequoia*, *Pseudotsuga*) y con uno de briófitos (*Marchantia*). El fragmento de cpDNA fósil es de 17-20 millones de años de antigüedad (Soltis et al. 1992)

plastos y algunos metabolitos secundarios (Niklas et al. 1985). Se extrajo el cpDNA y se estudió un fragmento que contenía 820 pares de bases. Los resultados fueron idénticos en las dos hebras del DNA amplificadas por separado. La comparación de esta secuencia fósil con las de otras cuatro especies vivientes de angiospermas basales (*Magnolia macrophylla*, *Liriodendron tulipifera*, *Persea americana* y *Platanus racemosa*) reveló la máxima similitud con *Magnolia macrophylla* y la mínima con *Platanus racemosa* (Fig. 5.5). Los resultados encajaban con las consideraciones taxonómicas del grupo (Cronquist 1988).

El segundo ejemplo lo proporcionan los fósiles de hojas de *Taxodium* de 17-20 Ma de los mismos niveles de Idaho (Soltis et al. 1992). En este caso, se amplificó un fragmento de cpDNA de 1380 pares de bases, el cual representaba el gen completo *1431 rbcL* del cloroplasto. La comparación de esta secuencia con una secuencia de la especie viviente *Taxodium distichum* (ciprés de los pantanos), reveló diferencias sólo a nivel de 11 sustituciones. La conclusión fue que si las dos especies de *Taxodium* compartían un ancestro común de hace 17-20 Ma, entonces la tasa mínima de divergencia debía ser de unas 0.55-0.65 sustituciones/Ma. Las secuencias anteriores también se compararon con las del mismo gen en *Metasequoia glyptostroboides*, *Pseudotsuga menziesii* y *Marchantia polymorpha*, produciendo un cuadro coherente taxonómicamente, como en el caso anterior (Fig. 5.6).

El problema fundamental de estos estudios es la excepcionalidad de los ambientes sedimentarios que se requieren para preservar el DNA. La controversia, sin embargo, se ha establecido más sobre las propias posibilidades de preservación del DNA: el material que se anali-

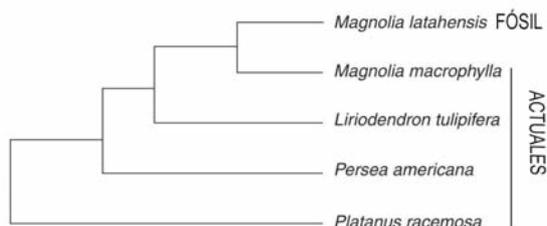


Figura 5.5. Relaciones filogenéticas entre la especie extinguida *Magnolia latahensis* y otras especies vivientes de angiospermas basales. El cladograma se basa en la comparación de secuencias de DNA (especies actuales) con un fragmento de 820 pares de bases de DNA de hojas fósiles de *Magnolia latahensis*, cuya edad se estima en torno a 17-20 millones de años (Golenberg et al. 1990)

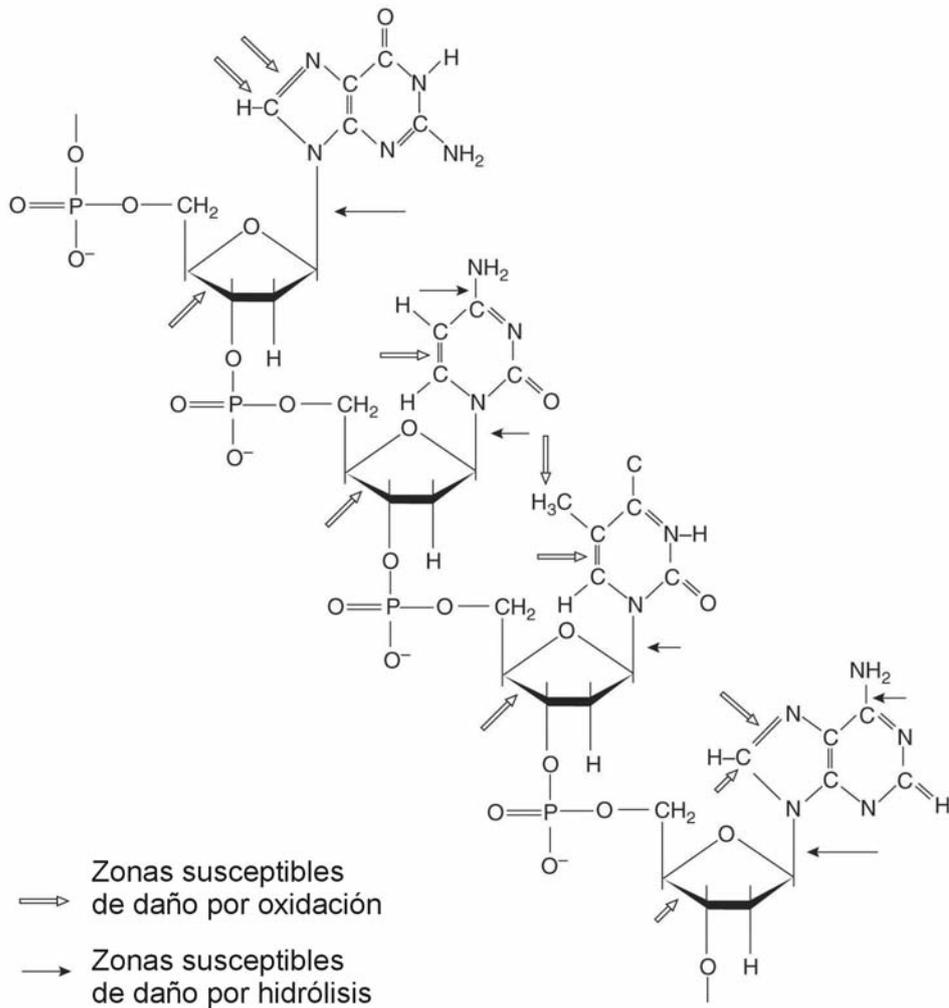


Figura 5.7. Pequeño fragmento de una hebra de DNA, mostrando los lugares más susceptibles de daño intracelular (oxidativo e hidrolítico). Willis & McElwain (2002)

za ¿es realmente coetáneo del sedimento o resulta de la contaminación posterior?

Para algunos, el DNA no puede haber permanecido intacto. Se argumenta que una vez que el organismo muere, las hebras del DNA quedan privadas de sus mecanismos de reparación y, por tanto, tiene lugar una degradación inmediata (Lindahl 1993, 1997). En particular, habría dos tipos esenciales de degradación en depósitos fósiles, a saber, la ruptura de los enlaces que unen las bases por exposición al agua (hidrólisis) y al aire (oxidación) (Fig. 5.7). Según este modelo, las purinas no podrían preservarse más allá de unos 4 Ma, mientras no quedarían fragmentos mayores de 150 pares de bases durante más de 2700 años. Así, aunque el DNA sobreviviera, estaría altamente fragmentado y modificado (Austin et al. 1997).

Otra fuente de error potencial deriva del proceso de amplificación, durante el cual puede

haber contaminación por otros materiales fósiles o recientes. El problema se incrementa cuando lo que se pretende amplificar es un fragmento corto. La contaminación no tiene por qué tener lugar solamente durante el proceso de manejo en el laboratorio. Los hongos y las bacterias del depósito sedimentario también pueden contaminar el material en el momento de su deposición, o después, incluso durante la extracción del fósil (Brown & Brown 1994).

Todo ello hace que los árboles filogenéticos mostrados anteriormente sean vistos con sospecha por muchos científicos. Algunos han intentado examinar las biomoléculas preservadas en los mismos depósitos, pero con poco éxito (Poinar et al. 1996). En el caso de los aminoácidos, la racemización (paso de formas L a D) es casi inmediata en muchos casos experimentales. Una de las conclusiones generales es la de que las secuencias genéticas no podrí-

an, en cualquier caso, preservarse más allá de los 100.000 años (Bada et al. 1999).

Evidentemente, hay argumentos en contra (Golenberg 1999) y el debate parece que continuará. Una respuesta inmediata a los experimentos de degradación es la de que no es posible simular en un laboratorio las condiciones que tienen lugar en un proceso de fosilización a largo plazo. El trabajo de Lindahl (1993, 1997), por ejemplo, se llevó a cabo bajo condiciones de pH entre 4.5 y 7.5 y T de 80-45 °C, y aplicando un modelo de extrapolación lineal. Sin embargo, la ruptura de enlaces en el DNA preservado no tiene por qué haber seguido estas condiciones. De hecho, las condiciones de preservación de algunos tejidos en los niveles de Idaho, requirieron un contexto físico bajo el cual el DNA podría haberse preservado perfectamente. La despurinación puede haber sido de mucha menor magnitud de lo presumido.

Algo sobre lo que muchos se han puesto de acuerdo es sobre el hecho de que el DNA se puede preservar en ámbar durante largos períodos de tiempo. El ámbar de coníferas y leguminosas, por ejemplo, contiene glucosa, galactosa y azúcares de arabinosa, así como diversos ácidos, alcoholes y ésteres. Cuando un ser vivo queda incluido en ámbar, los azúcares de la resina extraen el agua del tejido original e inician el proceso de deshidratación propio de la fosilización. Teóricamente, el DNA quedaría deshidratado y protegido del oxígeno atmosférico y de la exposición a contaminantes bacterianos. Algunos estudios sobre racemización de aminoácidos en insectos fósiles apoyan la veracidad de este escenario de preservación del DNA (Poinar et al. 1996, Bada et al. 1999). La racemización es prácticamente inexistente en

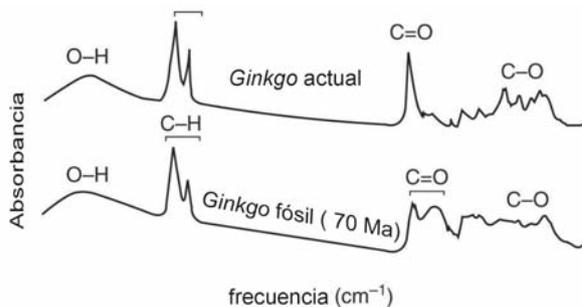


Figura 5.8. Espectros infrarrojos de la cutícula de hojas de *Ginkgo* actuales y fósiles. Existen claras similitudes en los enlaces químicos entre las dos muestras, lo cual sugiere que éstos han permanecido casi intactos en la muestra fósil, aunque algunos enlaces C=O hayan sufrido cierta alteración. Según Collisen et al., NERC Ancient Biomolecular Initiative. Willis & McElwain (2002)

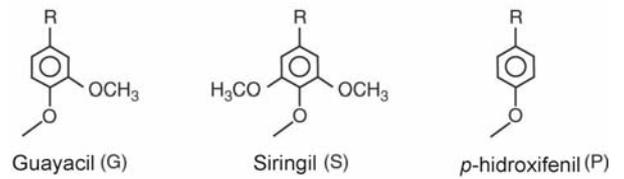


Figura 5.9. Composición química de algunas unidades de lignina en plantas vasculares: guayacil (G), siringil (S) y p-hidroxifenil (P). Las gimnospermas sólo contienen unidades G, algunas angiospermas (dicotiledóneas) contienen unidades G y S, y otras angiospermas poseen las tres (monocotiledóneas y leguminosas). Estos tipos de ligninas pueden, por tanto, ser utilizadas como unidades diagnósticas en paleoquímica (De Leeuw et al. 1995)

muchos restos de ámbar y se piensa que otro tanto podría ocurrir con la despurinación.

En la investigación del pasado más reciente, sobre todo en contexto arqueológico, las técnicas de extracción del DNA están siendo más utilizadas que en estudios de tipo evolutivo (Brown 1999, Stone & Stoneking 1999, Jones 2001). El DNA está siendo utilizado para relacionar información genética (tasa de sustitución) con cronologías arqueológicas (Jones & Brown 2000), y sobre todo, para estudiar la tasa de cambio genético asociada con el proceso de domesticación de plantas. Un ejemplo nos lo da el análisis de las tasas de evolución del maíz

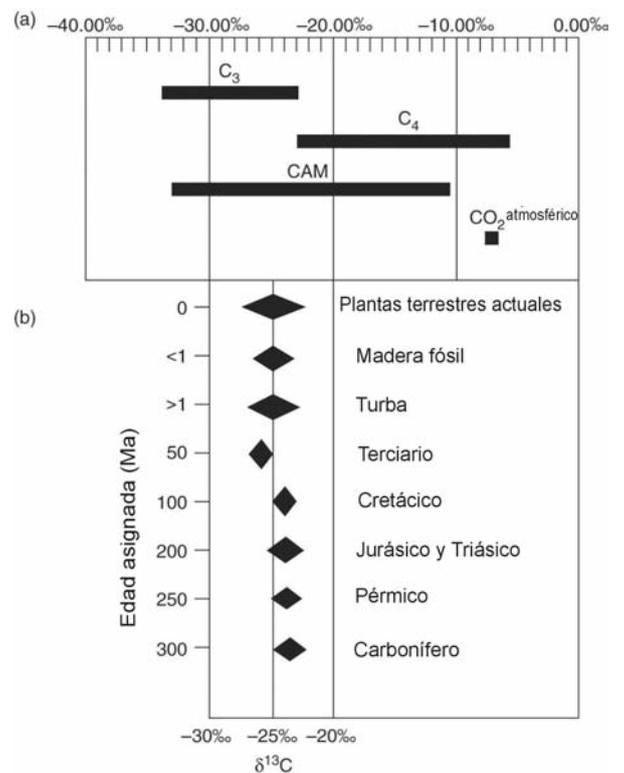


Figura 5.10. (a) Rangos de $\delta^{13}C$ (relación $^{13}C/^{12}C$) para plantas actuales C₃, C₄ y CAM. (b) Rangos de $\delta^{13}C$ para plantas terrestres actuales, madera fósil, turba y rocas del carbón de diferentes edades. Jones (1993)

(*Zea mays*) (Goloubinoff et al. 1993), habiéndose demostrado que la domesticación no fue un evento aislado, sino que tuvo lugar a través de varias rutas taxonómicas y que, en cualquier caso, la diversidad de tipos genéticos no ha variado durante los últimos 4500 años. En otras palabras, que la domesticación no ha acelerado la evolución molecular de la especie.

8.4. Otras moléculas fósiles

Existen otros biopolímeros y compuestos químicos extraíbles de tejidos vegetales fósiles que están siendo utilizados en la interpretación de pautas evolutivas en plantas. Entre los más susceptibles, se comprende que se encuentren las macromoléculas que proporcionan soporte estructural y protección (Fig. 5.8). Cabe mencionar las ligninas, que forman parte de muchos tipos celulares, tales como el xilema y la cutícula; las cutinas y cutanos de algunas cutículas foliares y caulinares, testas y endocarpos, las alginas de paredes celulares de algas, la esporopolenina de las paredes de polen y esporas, la suberina de la peridermis, etc. Estos compuestos aparecen, de hecho, en tejidos fosilizados, como se ha demostrado a través de análisis químicos en pteridospermas, ginkgofitos, licopodiófitos y angiospermas (Collinson et al. 1994, Tegelaar et al. 1995, Van Bergen et al. 1995). Se ha podido evidenciar, también, que estos biomarcadores tienen una extraordinaria capacidad de preservación (Farrimond & Eglinton 1990, Van Bergen 1999).

Estas investigaciones geoquímicas se han utilizado sobre todo para la reconstrucción de condiciones ambientales en paleoecosistemas. Algunos de estos compuestos son específicos de grupos concretos, por lo cual representan evidencias extraordinarias de vida pretérita en ausencia del elemento morfológico convencional (Fig. 5.9). Algunos ejemplos notables derivan del uso de ligninas (O'Donogue et al. 1996) para inferir la proporción de coníferas *versus* angiospermas. En

Era	Sub-Era	Período	Época	Ma
CENOZOICO	Terciario	Neógeno	Cuaternario	1.8
			Plioceno	5.3
			Mioceno	23.8
		Paleógeno	Oligoceno	33.7
			Eoceno	54.8
			Paleoceno	65
				144
MESOZOICO	Cretácico		206	
	Jurásico		248	
	Triásico		290	
PALEOZOICO	Pérmico		323	
	Carbonífero	Pensilvaniense	354	
		Misisipiense	417	
	Devónico		443	
	Silúrico		490	
	Ordovícico		543	
	Cámbrico		4600	
	PRECÁMBRICO			

Figura 5.11. Escala geológica simplificada, según la Sociedad Geológica Americana (1999)

otros casos, se han identificado especies que no estaban presentes en el contingente macroscópico por la aparición de un tipo especial de lignina, cutano, alcano o esporopolenina (De Leeuw et al. 1995).

La relación entre los isótopos estables del carbono (¹³C/¹²C: ¹³) contenidos en un tejido

Era	Sub-Era	Período	Fito-Era	Eventos	Ma	
CENOZOICO	Terciario	Neógeno	CENO-FÍTICO	Evolución de angiospermas	1.8	
		Paleógeno			5.3	
	MESOZOICO	Cretácico			MESO-FÍTICO	23.8
		Jurásico				33.7
Triásico	54.8					
PALEOZOICO	Pérmico	Carbonífero	PALEO-FÍTICO	Expansión de espermatófitos	65	
					Devónico	144
	Silúrico	Ordovícico	PROTERO-FÍTICO	Evolución de plantas vasculares	206	
					417	
					443	
	Cámbrico	ARQUEO-FÍTICO	Evolución de algas	490		
				543		
PRECÁMBRICO				4600		

Figura 5.12. Alternativa a la escala geológica convencional, según Traverse (1988a). El énfasis se sitúa aquí en los eventos más importantes de evolución vegetal

vegetal es diferente según se trate de plantas C₃, C₄ o CAM (Fig. 5.10). Se sabe que dicha relación permanece inalterada en el material fósil (Jones & Chaloner 1991), sean cuáles sean las condiciones post-deposición, si bien hay que tener en cuenta ciertas diferencias internas entre los tipos de tejido. Esta relación ha sido utilizada para investigar fenómenos biológicos y ambientales, como la aparición inicial de las pautas fotosintéticas C₃, C₄ y CAM (Bocherens et al. 1994), cambios en la composición de ecosistemas (Cerling et al. 1993), incluso cambios en la composición isotópica de la atmósfera (Karhu & Holland 1996). Además, estas variaciones proporcionan información sobre fluctuaciones en la salinidad o en el con-

tenido de humedad del suelo en el que vivieron las plantas (Ngyuyen Tu et al. 1999), cambios en la temperatura y procesos fisiológicos asociados al intercambio de gases y fotosíntesis (McElwain et al. 1999). El potencial es, por tanto, muy amplio. El problema está en descifrar cuáles, de entre la gran variedad de factores biológicos y ambientales, son los responsables directos de cada tendencia apreciable en la variación de δ^{13} en los materiales fósiles.

9. Escala geocronológica

La escala geológica compartimenta los últimos 4700 Ma (edad considerada para la formación de la Tierra) en divisiones jerarquizadas: eras, períodos y épocas (Harland et al. 1990), todas ellas basadas en estratigrafías de fósiles (bioestratigrafías) (Fig. 5.11), fundamentalmente microfósiles o palinomorfos (Fig. 5.13). Hay tres grandes eras, dos de las cuales se definen por extinciones en masa en el registro animal y una tercera por la rápida expansión de los animales multicelulares (Gould 1989). La frontera entre Mesozoico y Cenozoico se ha datado en 65 Ma, que fue cuando desaparecieron el 75% de los invertebrados marinos y todos los dinosaurios. El límite entre Paleozoico y Mesozoico se data en 248 Ma, en coincidencia con la extinción del 96% de las formas vivientes marinas. La separación entre el Paleozoico y el Precámbrico se sitúa en 543 Ma (“explosión cámbrica”) y viene caracterizada por un incremento extraordinario en el número de formas de animales multicelulares incluyendo algún tipo de estructura esquelética.

En todos los niveles de esta jerarquía es preciso señalar que la mayoría de los límites están basados exclusivamente en los cambios del registro fósil de animales. Traverse (1988a) ha considerado una escala de tiempo diferente basándose en los eventos de cambio vegetal (Fig. 5.12). Por razones prácticas, usaremos la escala convencional, ya que, a pesar de asumir las diferencias en el registro de plantas, no que-

remos descontextualizar su estudio del resto de procesos biológicos y ambientales. Los límites y términos geocronológicos se basan en la pro-

puesta de la Sociedad Geológica Americana (<http://www.ucmp.berkeley.edu/fosrec/TimeScale.html/>).

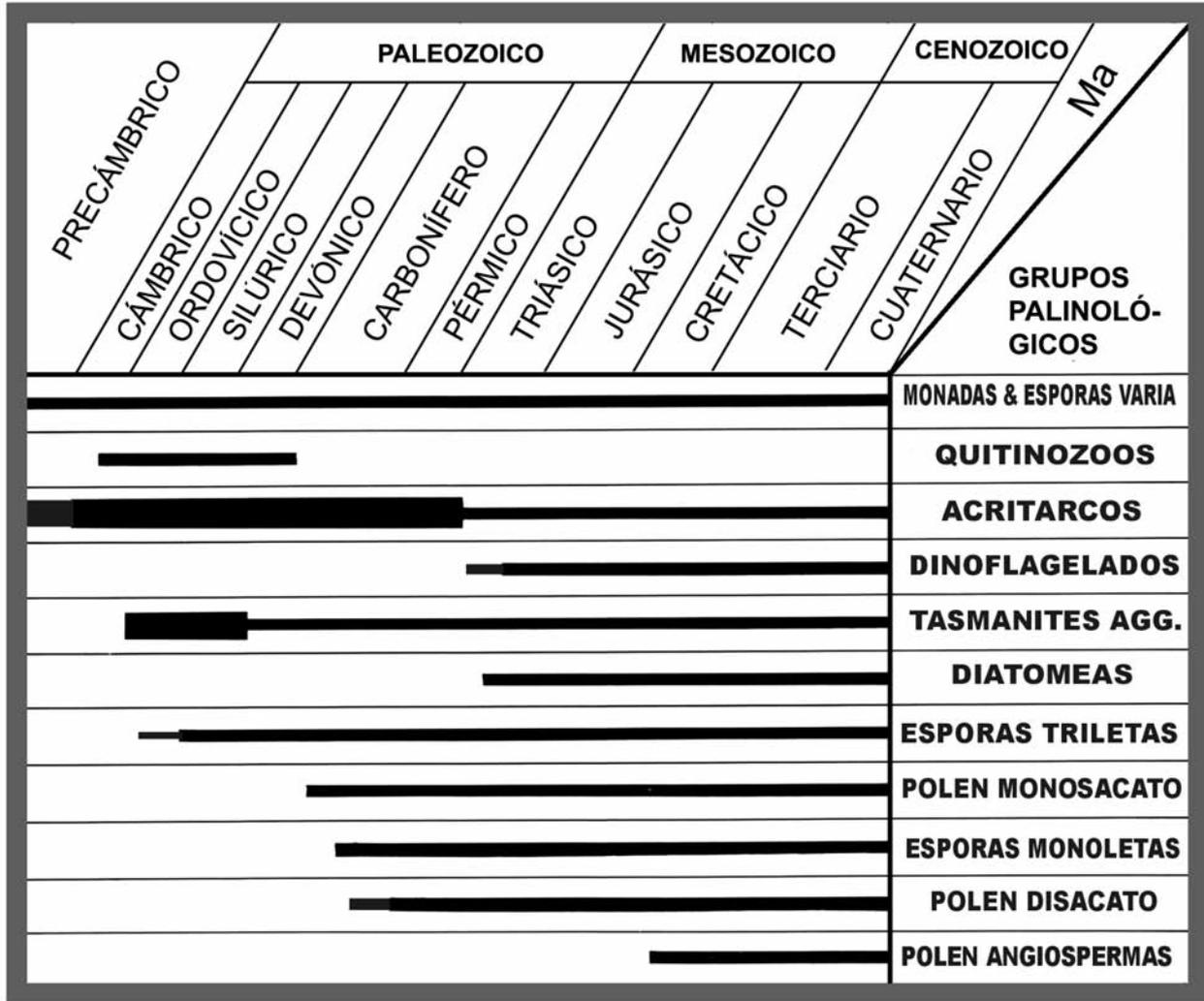


Figura 5.13. Distribución cronológica de los principales palinomorfos de valor estratigráfico

6

PRIMEROS EVENTOS EVOLUTIVOS Y "EXPLOSIÓN PRECÁMBRICA"

1. Introducción

La historia de la vida vegetal se puede compartimentar en ocho eventos principales: (1) origen y evolución de las *primeras formas* de vida, (2) origen y desarrollo de las *células fotosintéticas*, (3) aparición de los *orgánulos* celulares, (4) adquisición de la *estructura multicelular*, (5) conquista del *medio terrestre*, (6) evolución de los *tejidos conductores*, (7) evolución de la *semilla* y (8) aparición y radiación de *angiospermas*. Este capítulo trata sobre los cuatro primeros eventos, circunscritos cronológicamente al *Precámbrico* (4500-543 Ma), período que representa la "explosión biológica" por excelencia. Se ha hablado mucho de la "explosión cámbrica", en parte porque, como ya hemos comentado, la investigación evolutiva está mayoritariamente dirigida al estudio de la evolución animal. Sin embargo, los organismos fotosintéticos aparecen y experimentan importantes episodios de radiación muchos millones de años antes del comienzo del Cámbrico.

La cuestión del origen de la vida vegetal es la misma que la del origen de la vida, pues hemos de remontarnos, en cualquier caso, a la aparición de las primeras células. Los eventos históricos posteriores al origen de la vida parecen banales si los comparamos con el propio problema del origen. Sin embargo, su importancia en la configuración del mundo que conocemos es extraordinaria. Quizá el más llamativo de todos es la evolución de la *fotosíntesis*, ese proceso químicamente complejo mediante el cual las plantas convierten la energía luminosa en energía química. De una forma u otra, casi todas las formas de vida son una consecuencia de la fotosíntesis. Por añadidura, la evolución de los organismos fotosintéticos, particularmente la de aquellos que producen oxígeno, cambió dramáticamente el ambiente físico y biológico de la Tierra.

De una enorme importancia fue también la evolución de esas estructuras microscópicas intracelulares y provistas de membrana, los

orgánulos. Su configuración interna y composición química son altamente especializadas y tienen la responsabilidad de los diferentes procesos bioquímicos y genéticos de la célula. La ausencia o presencia de orgánulos divide a los seres vivos en dos grandes grupos: los *procariotas*, cuyas células carecen de orgánulos, y los *eucariotas*, cuyas células los contienen. Los procariotas comprenden las *arqueobacterias* o arqueas y las *eubacterias* (incluyendo cianobacterias, micoplasmas y rickettsias). Los eucariotas comprenden todas las formas restantes, o sea, hongos, algas, protozoos y mixobiontes, plantas y animales. Los procariotas son las formas de vida más antiguas y, sin duda, de mayor resistencia fisiológica y éxito ecológico. Las teorías actuales sostienen que los primeros eucariotas evolucionaron desde agrupaciones simbióticas de formas de vida bacteriana. La gran distancia orgánica que hoy separa a los procariotas de los eucariotas debió ser menor en el pasado.

La reproducción sexual debió aparecer al mismo tiempo o muy poco después de la evolución de la eucariosis, aunque, como veremos, hay autores que piensan que existe un hiato significativo entre ambos eventos. Lo único que se puede asegurar es que la reproducción sexual requiere la aparición de la meiosis, un tipo de división celular en dos fases que produce células con la mitad del contenido cromosómico que el de las células originales. La meiosis permite la recombinación genética, la cual tiene unas tremendas consecuencias evolutivas. Los eucariotas pueden mezclar en diferentes combinaciones los caracteres de los parentales a través de la meiosis y la reproducción sexual.

Puede parecer sorprendente, pero todavía persiste el debate acerca de la importancia de la reproducción sexual en evolución. No existe acuerdo sobre si ha sido realmente beneficiosa. Las bacterias siguen siendo las formas de vida más exitosas y no presentan reproducción sexual. Sin embargo, la recombinación genética continúa siendo un modo muy efectivo de adap-

tar organismos a nuevos hábitats y de adoptar formas novedosas de organización biológica. El sexo podría haber evolucionado como consecuencia de una disminución en la velocidad de mutación asociada al incremento del tamaño. Los organismos grandes se reproducen con mayor lentitud. La reproducción sexual podría haber sido la solución para incrementar la variación genética conforme las tasas de mutación iban decreciendo al aumentar el tamaño en los organismos eucariotas. En cualquier caso, lo que parece claro es que la aparición de los eucariotas unicelulares presajó la multicelularidad y la evolución de todas las formas de plantas y animales.

2. Origen y evolución de las primeras formas de vida

2.1. Aspectos históricos

La preocupación sobre los orígenes de la vida es tan antigua como la propia historia del hombre. Sin embargo, antes del siglo XIX, ésta no tomó forma científica. Las nociones precientíficas sobre los comienzos de la vida fueron una amalgama de ideas bíblicas, filosofía, alquimia y folklore (Cairns-Smith 1982). La Biblia sostenía que todas las formas de vida habían sido creadas por Dios durante los primeros días de la existencia de la Tierra. La *teoría de la generación espontánea*, que hunde sus raíces en el mundo helénico y tuvo una larga prevalencia, se basaba en la observación de que "la vida podía surgir casi espontáneamente", como los mohos surgen del pan o algunos gusanos de la carne podrida.

Llegados al siglo XIX, nos encontramos con cuatro descubrimientos que contribuyeron a hacer del origen de la vida un problema científico: (1) la asunción de que la célula es la unidad fundamental de la biología, introduciendo un cisma entre lo vivo y lo inerte, (2) la teoría de Darwin, implicando que todos los seres vivos provenían de seres vivos preexistentes, (3) la refutación por parte de Pasteur de las teorías sobre generación espontánea de la vida microscópica, (4) los descubrimientos de Mendel y la instauración de la genética.

2.2. Primeros ambientes y atmósfera primitiva

Cómo surgió la vida continúa siendo un misterio, particularmente porque las condiciones

ambientales de la Tierra primitiva eran poco propicias a la vida en el modo en el que la concebimos actualmente. Esa Tierra "embrionaria" fue, desde hace 4600-4500 Ma, una especie de protoplaneta carente de suelo sólido y atmósfera, agitado por continuas erupciones volcánicas y enormes tormentas, inundada por radiación ultravioleta, sometida a lluvias de partículas provenientes de diversas partes del sistema solar (el cual se podía considerar entonces relativamente joven). El sol sería más grande que hoy y tendría una gran actividad explosiva emitiendo partículas radiactivas en forma de vientos solares. La Tierra no tendría capa de ozono y se encontraría desprotegida ante estas avalanchas. Se han sugerido también amplios desiertos de lava y una geomorfología de grandes valles y cañones (Goodwin 1991).

Se ha establecido que los océanos se formaron entre 4400 y 3900 Ma, por acumulación de las lluvias torrenciales que seguían a la condensación del vapor de agua en la atmósfera (Chang 1994). El agua también habría venido del espacio en forma de bolas congeladas, como rocas, que después se acumularían y diluirían; es un hecho que en los magmas puede haber hasta un 10% de agua. Inicialmente, el agua oceánica habría alcanzado temperaturas de entre 80 y 100 °C, conteniendo altas proporciones de hierro, dióxido de carbono disuelto y bicarbonato, con pHs en torno a 6 (Lowe 1994). No hay rocas terrestres que hayan sobrevivido a esta primera fase. El eón Hadeano ha sido datado a partir de meteoritos que los astronautas del Apolo trajeron de la Luna, la cual carece de atmósfera y empezó a enfriarse hace unos 4600 Ma.

Las rocas más antiguas se han datado en 4500-4400 Ma en Canyon Diablo Crater (Arizona). A través de diversas formaciones de circones (Mount Narryer, Australia) y gneises (Acasta, Canadá), se ha establecido que la corteza continental comenzó a formarse en torno a 4200 Ma. Inicialmente, ésta habría sido muy delgada y alcanzaría temperaturas muy altas debido al flujo calórico desde el manto. Se ha estimado que, entre 4000 y 3500 Ma, este flujo sería hasta tres veces superior al actual (Goodwin 1991). La corteza primitiva tenía unos 40 km de espesor y estaba compuesta por rocas ígneas, sedimentos meteorizados, sobre todo arenas volcánicas, y compuestos meteoríticos resultantes del intenso bombardeo por cometas (Anders 1989).

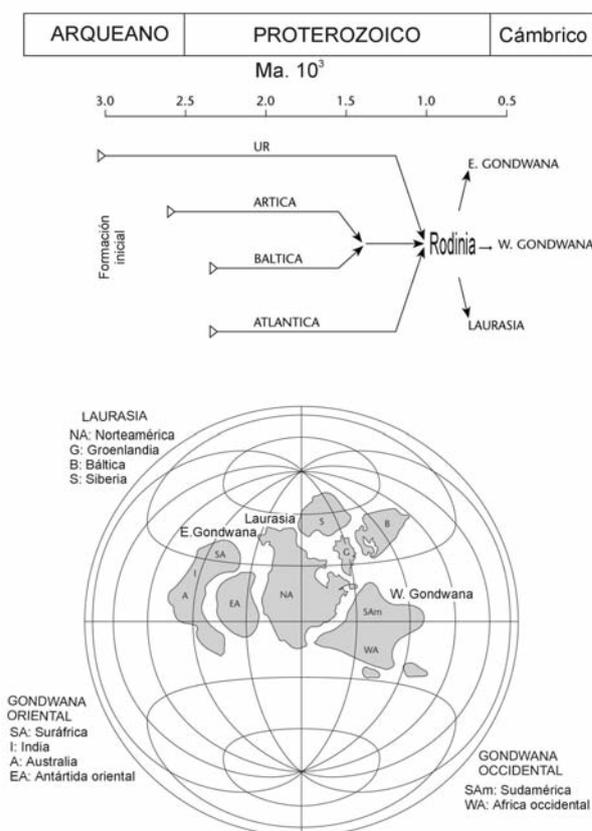


Figura 6.1. Formación de las primeras placas continentales durante el Precámbrico y fragmentación del supercontinente de Rodinia, según Rogers (1996) y Mallard & Rogers (1997)

Alrededor de 1900 Ma, ya se había formado una masa continental en forma de lenteja (Condie 1997) (Fig. 6.1). En torno a 1500 Ma, este primer supercontinente, que ha sido denominado *Rodinia*, estaba localizado en torno al cinturón ecuatorial, aproximadamente en la misma posición que el actual continente africano (Briggs 1995). Hace unos 1000 Ma, tuvo lugar la fragmentación de Rodinia en tres partes, *Laurasia* (consistiendo en Norteamérica, Groenlandia, Báltica y Siberia), *Gondwana Oriental* (Suráfrica, India, Australia y Antártida Oriental) y *Gondwana Occidental* (Sudamérica y Africa Occidental) (Mallard & Rogers 1997) (Fig. 6.1).

Aunque la corteza continental estaba muy caliente, se ha calculado que la temperatura del aire habría estado controlada en gran medida por la composición atmosférica, abundante en vapor de agua, nitrógeno y dióxido de carbono, los cuales habrían favorecido la existencia de un importante efecto invernadero (Kasting 1988). En ese tiempo, habría pequeñas proporciones de hidrógeno, monóxido de carbono y dióxido de azufre. Se ha estimado que entre 3500 y 3200 Ma, la temperatura media global oscilaría entre 30 y 50 °C (Lowe 1994). El oxí-

geno atmosférico era menos abundante que en la actualidad: algunas estimas determinan que, en torno a 2200 Ma, el contenido en oxígeno libre representaba el 1% de la composición total de la atmósfera (Holland 1994). Por añadidura, no había capa de ozono y, por tanto, no existía la posibilidad de proteger a los organismos de la radiación ultravioleta. Otros gases de la atmósfera inicial estarían en proporciones pequeñas y son el hidrógeno, formaldehído, amoníaco, sulfuro de hidrógeno, todos ellos resultantes de las erupciones volcánicas, reacciones fotoquímicas de la atmósfera y aporte de cometas (Hayes 1994).

Una mayoría abrumadora de los libros de texto sostiene categóricamente que la primera atmósfera sería fuertemente reductora. Como veremos, esto se debe en parte a experimentos de laboratorio cuyo objetivo era inducir la formación de aminoácidos de forma abiótica. Estos experimentos requerían mucha menos energía libre en una atmósfera reductora (ej. metano, amoníaco, vapor de agua, hidrógeno) que en una oxidante (dióxido de carbono, vapor de agua, nitrógeno y oxígeno). Algunos experimentos geoquímicos y astronómicos recientes sugieren que la atmósfera primitiva pudo no haber sido tan reductora como previamente se había sospechado. La cuestión es que desconocemos las proporciones exactas de cada uno de los componentes. Lo que parece claro es que el oxígeno atmosférico fue aumentando progresivamente (Fig. 6.2). Entre 2400 y 1800 Ma, ya se presentan diversos tipos de depósitos que requieren oxígeno libre para su formación (areniscas con alto contenido de óxidos de hierro y paleosuelos oxidados) (Eriksson &

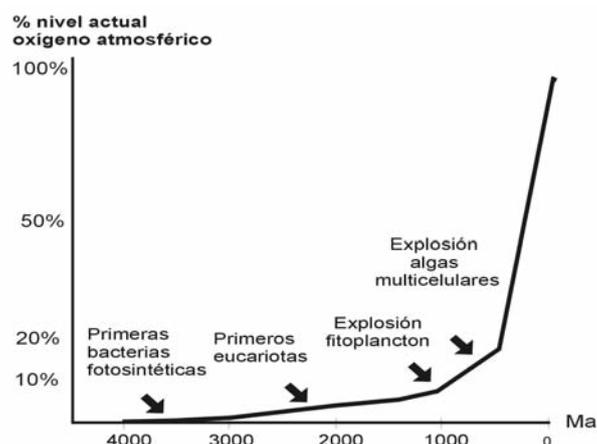


Figura 6.2. Variación en los niveles de oxígeno atmosférico durante la historia geológica. Modificada de <http://www.ucmp.berkeley.edu/precambrian.html>

Cheney 1992). Las concentraciones actuales del 20% tardarían más de 1500 Ma en alcanzarse (Fig. 6.2).

2.3. Experimentos de síntesis prebiótica

Las primeras aproximaciones científicas al origen de la vida vinieron del bioquímico ruso Alexander I. Oparin (1924) y del genético británico J.B.S. Haldane (1929). El argumento central era que en la atmósfera primitiva, carente de oxígeno libre, podía haberse sintetizado una amplia gama de compuestos orgánicos con la energía de la radiación ultravioleta y de las descargas eléctricas. Ambos autores sugirieron que, en ausencia de organismos vivos, el mar pudo haber alcanzado la consistencia de una sopa cálida y diluida.

La mayoría de las teorías sobre el origen de la vida establecen cuatro fases encadenadas en su consecución: (1) acumulación de *pequeñas moléculas orgánicas* sintetizadas en ambiente abiótico, (2) unión de estos monómeros en *polímeros* como proteínas, lípidos y ácidos nucleicos, (3) aparición del *RNA* y del *DNA*, y (4) agregación de todas estas moléculas en *protobiontes* consistentes en membranas que

envolvían un ambiente químico diferente del externo.

De estas cuatro fases, la primera es la más fácil de simular en el laboratorio. Los *monómeros orgánicos pueden ser sintetizados abióticamente* usando una amplia variedad de fuentes de energía y de composiciones atmosféricas hipotéticas. Históricamente, la primera simulación fue la de Stanley Miller y Harold Urey (1953), en la Universidad de Chicago. Su atmósfera artificial era muy reductora y consistía en vapor de agua, hidrógeno gaseoso, metano y amoníaco. Esta atmósfera estaba suspendida sobre un "océano" simulado de agua hirviendo. Después de someter a descargas eléctricas continuas (simulación de tormentas) a dicha atmósfera, Miller y Urey analizaron su océano en miniatura y encontraron una amplia variedad de compuestos orgánicos (Fig. 6.3). El más abundante fue la glicina, un aminoácido bastante común. Adicionalmente se identificaron otros veinte aminoácidos. Posteriores experimentos consiguieron sintetizar abióticamente azúcares y lípidos además de los aminoácidos de Miller y Urey. Más adelante se sintetizaron del mismo modo purina y pirimidina, las bases del RNA y DNA (Miller & Urey 1959). Asimismo, cuando se añadía fosfato al océano simulado, se formaba espontáneamente ATP, la molécula transmisora de energía más importante que se conoce.

Sobre la fase de polimerización, cabe destacar también los trabajos de Sidney Fox (1988), el cual sintetizó abióticamente polipéptidos calentando mezclas de aminoácidos sobre arenas y arcillas inundadas con agua caliente. Los polipéptidos y otros polímeros orgánicos habrían sido sintetizados durante las primeras fases de la historia de la Tierra cuando los monómeros arrastrados por las olas eran repetidamente deshidratados y rehidratados sobre la superficie de una línea costera volcánica en fase de enfriamiento. La síntesis abiótica de polímeros pudo también haber tenido lugar sobre la superficie de arcillas frías (Cairns-Smith 1982). Los átomos metálicos como el zinc y el hierro, fundamentales en la polimerización de algunos monómeros, serían proporcionados por la superficie de las arcillas, las cuales son ricas en estos elementos. Experimentos posteriores demuestran que, en un ambiente arcilloso, se puede sintetizar abióticamente RNA desde sus constituyentes elementales (Cairns-Smith et al. 1992).

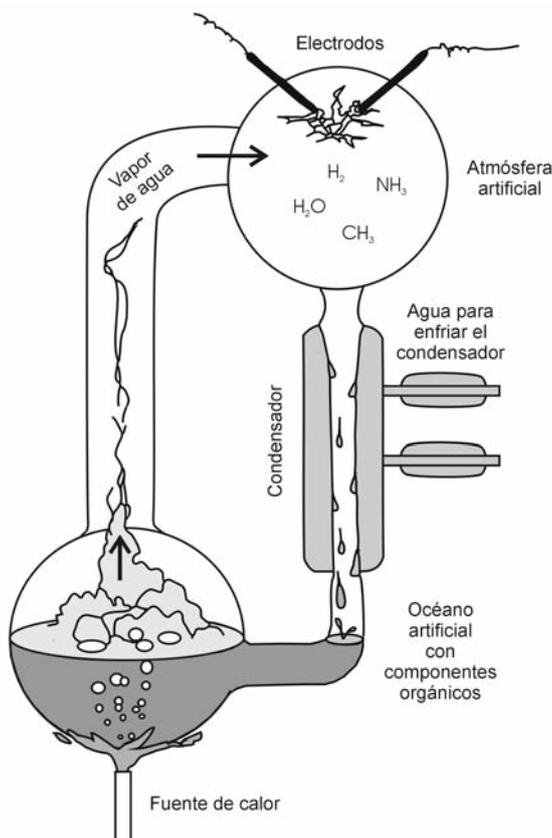


Figura 6.3. Sistema experimental de síntesis abiótica utilizado por Miller & Urey (1959)

2.4. Un "mundo de RNA"

Desde una perspectiva genética, los biopolímeros más importantes son el RNA y el DNA. La evolución del código genético fue obviamente un evento trascendental porque todos los organismos vivos portan un código en forma de RNA o DNA. Entre los organismos actuales, el DNA es la molécula más importante en la herencia. El DNA transcribe información genética al RNA, el cual después traslada esta información durante la biosíntesis de enzimas específicas y otras proteínas que regulan y participan en las reacciones químicas dentro de las células. Esencialmente, ambas biomoléculas usan el mismo código genético (secuencias de nucleótidos dispuestas en fila) (Figs. 2.3, 2.4).

La mayoría de los científicos sostienen que la primera molécula de la herencia fue RNA y que ésta quedaría posteriormente desplazada por DNA como molécula principal para la transmisión del código genético (Gesteland & Atkins 1993). En los últimos años este "mundo de RNA" ha ido ganando adeptos. Por ejemplo, aunque el tipo de experimentos de Miller y Urey mostraron que las bases purínicas adenina y guanina se forman fácilmente, una pauta química para la síntesis abiótica de bases pirimidínicas permanece todavía sin ser descubierta. Recientemente, sin embargo, Michael Robertson y Stanley Miller (1995) han mostrado que conforme se incrementa su concentración en el agua, la urea puede reaccionar con cianoacetaldehído para formar citosina, la cual a su vez se transforma en uracilo. Estos autores especulan que la urea y el cianoacetaldehído, los cuales se habrían sintetizado con facilidad en las condiciones primitivas de la Tierra, podrían haber reaccionado en masas de agua para formar citosina. Los experimentos citados intentan mostrar, por tanto, que las condiciones fueron susceptibles para una síntesis inicial de RNA.

Uno de los argumentos que se utilizan para apoyar la mayor antigüedad del RNA es que éste tiene mayor número de funciones metabólicas. En la base de esta idea está la teoría de Morowitz (1992) según la cual *el metabolismo recapitula la química prebiótica*; una especie de ley de Haeckel al nivel molecular.

La hipótesis del mundo RNA ha sido apoyada sobre todo tras el descubrimiento de las *ribozimas*, enzimas compuestas de RNA. Hasta entonces, el término "enzima" estaba reservado para proteínas que sirven como catalizadores. Ahora el concepto se ha expan-

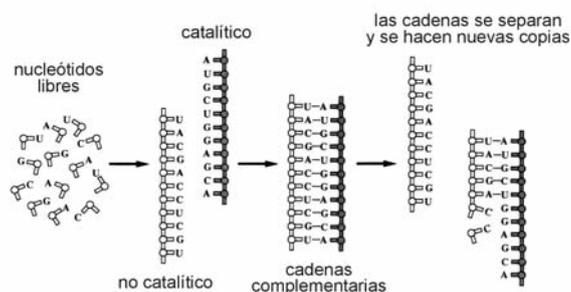


Figura 6.4. Secuencia hipotética que muestra cómo puede "evolucionar" una molécula autocatalítica y autoreplicante del tipo RNA. Este proceso ha sido observado *in vitro* (Wilson & Szostak 1995)

dido para incluir a las ribozimas, las cuales, en un tubo de ensayo, son capaces de unir trozos cortos de RNA y sintetizar cadenas de RNA de hasta 40 nucleótidos en presencia de zinc. Ahora sabemos también que el RNA en los ribosomas actúa como un enzima. Los ribosomas consisten en proteínas y RNA ribosómico (rRNA) y mueven cadenas de mRNA, enlazando aminoácidos libres en la construcción de proteínas. Se sabe que el rRNA puede por sí mismo catalizar algunas reacciones, lo cual da mayor credibilidad a la hipótesis de que el RNA fue una de las primeras moléculas autocatalíticas que aparecieron en la historia de la Tierra. Recientemente, se ha mostrado en el laboratorio cómo ciertos fragmentos de RNA (oligonucleótidos) pueden conectar otros oligonucleótidos en un tubo de ensayo y, al mismo tiempo, autorreplicarse (Fig. 6.4). Se trata de una excelente simulación del primer "aparato genético".

El descubrimiento de las propiedades catalíticas del RNA (Wilson & Szostak 1995) demuestra que un sólo tipo molecular puede funcionar simultáneamente como genoma y como enzima, lo cual facilita mucho la solución de la paradoja del "huevo y la gallina", relativa a si fueron antes las proteínas o los ácidos nucleicos, el elemento operativo o el elemento portador de la información.

2.5. Hiperciclos y origen del DNA

No se sabe cómo ese hipotético mundo de RNA habría evolucionado hasta construir células tal y como las conocemos hoy día, pero los investigadores han proporcionado alguna que otra historia plausible basándose en leyes químicas y matemáticas (Eigen 1992). En general, se asume que los primeros océanos contenían varios tipos de RNA autocatalítico cuyas diferencias radicarían en la velocidad de reacción.

Con el tiempo, un tipo molecular de RNA llegaría a gobernar las tasas de reacción en cadena de sus compatriotas. Ese tipo asumiría, por tanto, el papel de molécula autocatalítica "directriz". No obstante, todas las moléculas de RNA serían esencialmente "genes desnudos" y actuarían exclusivamente con el objetivo de la autorreplicación. Tanto los experimentos como los modelos teóricos muestran que las cadenas muy cortas de RNA no se pueden autorreplicar con fidelidad sin proteínas que las asistan (enzimas en el sentido tradicional). Consecuentemente, para que la vida evolucionara, las moléculas autorreplicantes deben haber evolucionado especificando proteínas que las ayudaran en sus propios procesos de autorreplicación.

La solución a esta aparente paradoja es un "hiperciclo" (Eigen 1992). Un hiperciclo consiste en una red compleja de procesos químicos que mutuamente se refuerzan (ej. A ayuda a B, B ayuda a C y C ayuda a A) hasta que se alcanza un punto en el que el proceso completo crea un ambiente molecular que expande su capacidad sintética para producir moléculas más complejas. Sin embargo, para que esta expansión tenga lugar, debe surgir del hiperciclo una molécula almacenadora de información. A este respecto, *el DNA es mucho más estable termodinámicamente que el RNA*, y por ello se trata de una molécula mejor como reservorio del código genético. Modelos teóricos de hiperciclos muestran que, una vez que ha evolucionado desde RNA, el DNA asume el papel de "molécula directriz" por virtud de su notable capacidad de almacenamiento. Las diferencias químicas entre el RNA y el DNA son relativamente pequeñas y se pueden salvar por leves mutaciones químicas. Una vez que el DNA apareciera como molécula directriz, la longitud de sus cadenas de nucleótidos podría haberse incrementado.

2.6. Membranas y protobiontes

La cuarta fase en la evolución inicial de la vida habría sido la agregación de toda la maquinaria descrita en una especie de *protobionte* parecido a una célula, una estructura cuya composición química interna diferiría de la de su entorno. Los protobiontes tienen una propiedad esencial de la vida llamada "frontera": la segregación de reacciones químicas desde el ambiente externo por algún tipo de "contenedor" orgánico. Los protobiontes se forman espontáneamente en el laboratorio bajo las

condiciones descritas para los inicios de la vida en la Tierra; pueden llegar a quedar rodeados por fosfolípidos, los cuales son los constructores naturales de las membranas. Asimismo, suspensiones de proteinoides como las descritas por Sidney Fox, pueden autoensamblarse en esférulas, las cuales, cubiertas por una membrana lipídica se hinchan en presencia de una solución salina, se rodean de una membrana y catalizan reacciones químicas cuando se añaden enzimas a la solución (Niklas 1997). Los protobiontes aumentan de tamaño absorbiendo proteinoides y lípidos del ambiente local, adquiriendo la morfología de células tras alcanzar un tamaño crítico muy similar al de la mayor parte de las células.

Un evento crucial en la formación de la primera célula debe haber sido el desarrollo de la *membrana plasmática*. Para ello se hizo necesaria la existencia de moléculas anfipáticas (una parte hidrofóbica y otra hidrofílica). Las moléculas anfipáticas tienen la forma y las características físico-químicas apropiadas para agregarse formando bicapas, las cuales crean unas vesículas cerradas cuyos contenidos acuosos se aíslan del medio externo (Fig. 6.5).

Un tramo autorreproductor de RNA está todavía muy lejos de ser una célula organizada. Para que la vida progresara más allá del estado de moléculas simples que se replican, tuvo que evolucionar una red de interacciones cooperativas entre genes. Maynard-Smith & Szathmáry (2001) han elaborado una hipótesis plausible, la denominada del "*corrector estocástico*". El modelo, que asume la compartimentación de moléculas y descansa en la simulación por ordenador y el análisis matemático, sugiere que hay una selección de grupo que favorece a las protocélulas con sinergia molecular interna.

2.7. La "vida" surge...

La mayoría de los biólogos han eludido una definición precisa de "vida" (<http://www2.bc.edu/strother/GE/lectures.html>). Otros han sido quizá demasiado escuetos: capacidad de multiplicación, heredabilidad y variación (Maynard-Smith 1987), complejidad organizada (Eigen 1992), propiedades genéticas (Horowitz 1986), polímeros con capacidad de organización propia (Kauffman 1993).

"*Life makes its own environment*", afirmó Margulis (1993). La versión oficial de la NASA es la de que la vida es un sistema químico auto-sostenido capaz de evolucionar según la teoría

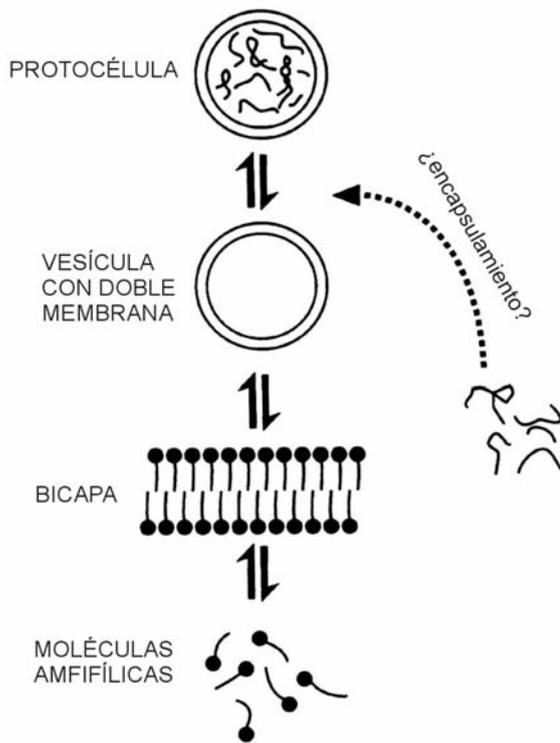


Figura 6.5. Fases hipotéticas en la transición desde moléculas anfifílicas hasta vesículas con bicapa lipídica y sistemas protocelulares capaces de encapsular monómeros y oligómeros orgánicos. Deamer et al. 1994)

de Darwin (Joyce 1992). Es pertinente aquí recordar la “hipótesis de Gaia” (Lovelock 1988), según la cual, la Tierra por sí misma sería un sistema vivo con capacidad de regulación ambiental en respuesta a los cambios y las presiones externas e internas.

Quizá una de las definiciones más completas es la de Morowitz (1992), según el cual, las entidades vivientes tienen los siguientes atributos: (1) tendencia a la complejidad, (2) compartimentación interna, (3) naturaleza orgánica basada en la química del carbono, (4) homociclicidad, (5) capacidad de comunicación con otras entidades vivientes y con el ambiente a través de flujos de materia y energía, (6) separación del ambiente por una “frontera” (en los organismos actuales, una bicapa lipídica), (7) capacidad de autocatálisis y replicación (autopoyesis), (8) mutabilidad, (9) carácter evolutivo, (10) homeostasis.

Sin duda, las definiciones varían considerablemente, sobre todo, según se considere a los virus como seres vivos o no (Lahav 1999). Lo que está claro es que los protobiontes alcanzados en el laboratorio por los procedimientos descritos no constituyen seres vivos, pues carecen del sofisticado juego de pautas biosintéti-

cas coordinadas por enzimas, las cuales a su vez son sintetizadas desde las instrucciones genéticas codificadas en moléculas de DNA por medio de otras moléculas intermediarias de RNA. Sin embargo, en algún momento de la historia, este sofisticado mecanismo sería incorporado a una entidad similar a una célula. Dicho ensamblaje no tuvo por qué ocurrir una sola vez.

El metabolismo de las primeras entidades vivientes podría haber residido en la propia síntesis abiótica que estaba teniendo lugar en el exterior (Margulis & Dolan 2002). A lo largo del tiempo, sin embargo, la provisión externa de moléculas orgánicas habría ido disminuyendo, quizá conforme fueran utilizadas por las poblaciones en expansión de los primeros seres vivos y al mismo tiempo que el ambiente externo fuera cambiando y las tasas de síntesis abiótica en los primitivos océanos decrecieran. El supuesto anterior implica que los primeros “organismos” habrían sido heterótrofos, una idea que goza de amplia aceptación (Dyer & Obar 1994), pero que, como veremos, tiene también detractores (Niklas 1997).

En cualquier caso, la mutación y la selección natural habrían favorecido las variantes biosintéticas de células que fueran metabólicamente autosuficientes (Horowitz 1986). De este modo, la materia viviente se iría distanciando progresivamente de su ancestral dependencia fisiológica de una síntesis abiótica extrínseca. Evidentemente, el distanciamiento de la vida requeriría una amplificación de la “librería” genética que codifica las pautas químicas del interior celular. Como ocurre con los ordenadores: si quieres trabajar con las últimas versiones de los programas modernos (que contienen numerosas opciones), debes adquirir una máquina con mucha memoria o incrementar la memoria existente. El proceso habría sido como si la maquinaria de síntesis extrínseca se incorporara al interior de la célula. En ello, la vida primitiva debió adquirir cuatro características esenciales compartidas por todas las células: *capacidad de crecimiento, autorreplicación, heredabilidad de caracteres y mutabilidad*. Con estas cuatro propiedades emergió la vida, cruzando la delgada, pero esencial línea que separa un sistema puramente químico de otro vivo, capaz de evolucionar.

Una consecuencia plausible del paso de lo inanimado a lo animado, podrían haber sido los virus. Los virus actuales son los seres más

pequeños autorreplicantes que se conocen y algunos de ellos tienen exactamente las mismas capacidades enzimáticas visionadas para las primigenias moléculas de RNA autocatalítico. De hecho, algunos investigadores creen que *los virus son "fósiles vivientes"* que datan de ese mundo del RNA descrito anteriormente. Los virus son extremadamente variables en tamaño, estructura y organización genómica. Sin embargo, todos ellos son parásitos intracelulares obligados cuyos genomas consisten en DNA o RNA, o ambos, a los cuales se añade una cubierta proteica.

Se han propuesto tres teorías para el origen de estas formas de vida (Joyce 1992). La primera es de naturaleza regresiva y sostiene que los virus son formas degeneradas de parásitos intracelulares. La segunda argumenta que los virus surgieron desde componentes celulares normales que adquirieron la habilidad de replicarse autónomamente y evolucionar de forma independiente. Finalmente, hay quienes defienden que los virus se originarían y evolucionarían junto con las moléculas más primitivas que tuvieran la habilidad de autorreplicarse (Lahav 1999). Algunos virus de RNA, por tanto, serían los descendientes evolutivos de formas de vida extremadamente antiguas que habrían coevolucionado con ellos. En cierta manera, los virus serían aquellas estructuras vivientes que no habrían dado el "gran salto" de hacerse incorporar la maquinaria biosintética al interior.

2.8. Conflictos epistémicos con el modelo de Miller-Urey

Los experimentos de Miller y Urey (Fig. 6.4) tienen su origen en las ideas del Oparin (1924) y Haldane (1932). Hay que significar que los escenarios planteados por estos dos últimos para el origen de la vida fueron los primeros realmente bien estructurados, a diferencia de todas las teorías anteriores. Ello no quiere decir que tengan mayor validez científica en nuestros días. A poco que uno lea los tratados originales, hay un montón de interpretaciones erróneas en relación con la naturaleza de los genes, virus, protoplasmas, mecanismos de replicación, etc. Sin embargo, en términos generales, las teorías de Oparin y Haldane fueron tan interesantes que, de un modo u otro, su influencia ha llegado hasta nuestros días.

El problema es que *el escenario oceánico de Oparin ha llegado a ser casi un catecismo*. Comienza con una atmósfera primitiva anóxica

que comprende gases como el dióxido de carbono o el metano, nitrógeno o amoníaco, hidrógeno, sulfuros, agua e hidrógeno. Hoy día se acepta una atmósfera primigenia levemente reductora pero no en la medida descrita por Oparin, Haldane, Miller y Urey (Lahav 1999). Por ejemplo, las concentraciones relativamente elevadas sugeridas para el metano y el amoníaco han sido descartadas. Además, tuvo que haber trazas de oxígeno, el cual se formaría por fotodisociación desde el vapor de agua.

Se asume que los productos de la química atmosférica finalizaron en una especie de océano, que llegó a ser una especie de almacén de elementos orgánicos, un "caldo hirviendo". La base de esta conjetura tiene sus raíces culturales en la creencia decimonónica de que la Tierra se habría formado a partir de un fragmento del sol. Recientemente, como ya se ha comentado, se han sugerido modelos de acreción en ambiente frío (Cairns-Smith et al. 1992), pero no dejan de presentar dificultades.

Puede que hayan existido razones culturales que hayan mantenido este modelo durante décadas. Aunque el mismo se planteó como una alternativa científica a las versiones precientíficas, lo cierto es que *su similitud con el mito del Jardín del Edén* resulta preocupante. Se postula una especie de paraíso oceánico en el cual los organismos pueden desarrollarse a salvo en medio de la abundancia. Al tener "comida disponible" en cantidades considerables, los primeros organismos no tendrían competidores en la lucha por la existencia. Los científicos, desde entonces, han tendido a considerar el primer organismo como algo que surgía a través de una serie de eventos altamente improbables. Y curiosamente, ninguno de ellos fue considerado como "milagroso". Se puede incluso detectar algo de bíblico en la siguiente asunción científica: "debido a que los organismos finalmente acabaron con su paraíso oceánico (consumiendo las reservas de productos químicos), estos fueron obligados a competir en un mundo duro donde tuvieron que proveerse a sí mismos de los mecanismos adecuados como el metabolismo, el autotrofismo y eventualmente el fototrofismo" (Oparin 1924). Es la visión de la existencia competitiva que se instala en el mundo occidental durante los últimos tres cuartos del siglo XX. Cuanto antes tengamos en consideración la influencia de estos aspectos culturales, antes estaremos listos para proporcionar una visión realmente científica sobre el origen de la vida.

Por resumirlos de algún modo, los problemas del planteamiento convencional son los siguientes:

1. *En cuanto a las fuentes de energía.* La luz ultravioleta y las descargas eléctricas invocadas son, de hecho, tan energéticas que suelen producir ionizaciones espontáneas y generar numerosos radicales libres. Ello supondría la aniquilación indiscriminada para cualquier compuesto orgánico de cierto tamaño. Mucho más para cualquier ser viviente. En este sentido, las explicaciones biogenéticas del modelo clásico no son mejores que las que aduce M. Shelley en su famosa obra literaria sobre los experimentos de Victor Frankenstein. Claro está, como ésto suponía un dilema físico-químico reconocido por los propios autores, la solución fue generar un modelo con dos escenarios: uno atmosférico donde se producían las reacciones (y el peligro, en cierto modo) y otro oceánico donde se depositaban las moléculas (que se encontraban "a salvo"). Pero necesitar dos escenarios plantea una paradoja: el propio proceso de reactividad química está en conflicto con el de su transporte a larga distancia desde las altas capas atmosféricas hasta el océano. La hidrólisis y la sedimentación son fenómenos que no parecen haberse tenido en cuenta. Y cuando se han tenido, la solución ha pasado por crear escenarios adicionales: superficies minerales, sobre todo de arcillas, figuran entre los preferidos (Cairns-Smith et al. 1992). Pero la única solución al dilema debería pasar por aproximar la fuente de energía al sistema que la utiliza y, consecuentemente, evoluciona. La proximidad de ambos fenómenos es el único escenario posible para que un flujo energético pueda generar de forma constante elementos bioquímicos susceptibles de ser modificados y almacenados.
2. *En cuanto a la dicotomía organismo-ambiente, heterotrofismo y autoensamblaje.* Para cualquier sistema suficientemente primitivo, la dicotomía organismo-ambiente no existe. La dicotomía surge solamente cuando el sistema que evoluciona ha llegado a ser suficientemente complejo y físicamente separado de su entorno, tanto que el mismo puede ser contemplado como una entidad propia. Sin embargo, la hipótesis convencional suele asumir esta dicotomía desde el principio: lo que ocurre en el organismo se distingue "con claridad" de lo que ocurre fuera. La dicotomía hace

del océano un almacén pre-existente de alimento para los organismos originales. De hecho, se les considera heterótrofos y, por ello, acaban al final con las reservas de nutrientes. En otras palabras, esta distinción prematuramente forzada entre organismo y ambiente tiende a situar el aspecto replicativo del sistema primitivo a un lado, y el metabólico a otro.

En dicho mundo dicotómico, el ambiente no da lugar de forma automática o natural al organismo. El organismo tiene que afanarse para conseguir su propia existencia. El organismo es el producto de un autoensamblaje casual desde componentes simples tomados del ambiente. Un proceso tan prolongado como improbable. Sujeto a los caprichos del azar, el proceso evolutivo tendría, de este modo, que pasar a través de una fase de inestabilidad o incerteza que va en contra de todas las leyes de la probabilidad.

Si la vida se hubiera originado de forma autotrófica en vez de heterotrófica, el escenario habría sido marcadamente diferente. La evolución autotrófica se basa en redes de reacción autocatalíticas, en pautas metabólicas sobre las cuales descansa todo el resto del desarrollo orgánico. Se trata de un sólo escenario en el cual la fuente de energía, la producción de compuestos químicos, y las condensaciones para formar estructuras orgánicas complejas, ocupan el mismo local. Cuando hacemos comenzar el modelo con pautas autotróficas, nos quitamos de encima ese tipo de dicotomía que existe entre el organismo y su ambiente. Un sistema autotrófico es una *fente* de energía bioquímica y complejidad, no un sumidero para ellas, como ocurre con un sistema heterotrófico. Con el modelo autotrófico no necesitamos depender de ese período tan impredecible como inseguro.

3. *En cuanto al origen de la genética y la dicotomía genotipo-fenotipo.* El descubrimiento de Mendel de que la célula tiene un aspecto fenotípico-funcional que viene determinado por otro aspecto críptico genotípico-reproductor, también ha influenciado nuestra visión del origen de la vida. Con el descubrimiento de que cada gen corresponde a una sólo enzima, pudo ser establecida la cuestión central en torno a qué fue primero, el gen o la enzima. Con el descubrimiento del DNA por Watson y Crick la pregunta dejó de tener

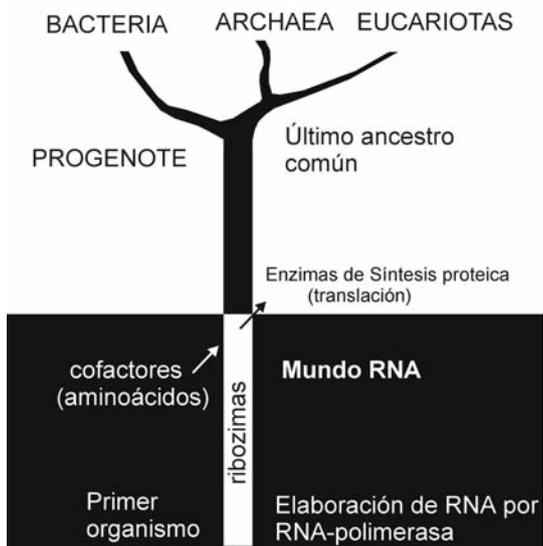


Figura 6.6. Emergencia del progenote, de acuerdo con Benner et al. (1989). El proceso tendría lugar en tres fases: (1) Mundo RNA con ribozimas autorreplicantes y autocatalíticas, a las cuales se van uniendo aminoácidos como cofactores. (2) Transformación de las ribozimas en las primeras enzimas de síntesis proteica y aparición de la translación, de acuerdo con Maynard-Smith & Szathmáry (2001). (3) Estado de transición caracterizado por el primer organismo (“*breakthrough organism*”) que contuviera un mRNA codificado genéticamente para dirigir la síntesis proteica. Este organismo probablemente utilizó DNA como almacén de información genética, presentaba reacciones redox, transmetilación, capacidad de formar enlaces carbono, metabolismo energético basado en ésteres de fosfato, biosíntesis de porfirinas y uso de terpenos como principal componente lipídico (no presentaba síntesis de ácidos grasos). (4) Aparición del último ancestro común

importancia. Puesto que todos los genes parecían tener la misma estructura básica, sería improbable que cada gen tuviera un fenotipo exclusivo, y que los genes funcionaran por sí solos. Pero también sería improbable que las proteínas evolucionaran sin la acción de los genes.

Llegados a este punto, la pregunta a plantear debería haber sido ¿cómo surge la relación genotipo-fenotipo?. Sin embargo, el atractivo del mecanismo específico para la replicación del DNA nos llevó en una dirección opuesta. El origen del genotipo se separó completamente del origen del fenotipo (metabolismo) y la primera cuestión ensombreció a la segunda.

Recientemente, como hemos visto, se ha hecho popular la creencia en una vida inicial con RNA, en la cual este ácido nucleico habría ejercido el papel del genotipo y del fenotipo al mismo tiempo. Esto se apoya en el hecho de que algunos RNA poseen ciertas propiedades enzimáticas y autocatalíticas. El problema de la hipótesis del mundo RNA es que los ribozimas son demasiado grandes para ser concebibles

como elementos prebióticos y sus repertorios catalíticos no son tan amplios como se había pensado inicialmente (Lahav 1999). Además, la hipótesis no postula ninguna pauta química para la síntesis prebiótica de las moléculas de RNA. El modelo se basa en la genética de Watson y Crick y supone un paso más, de hecho una parte integral, del paradigma de la sopa prebiótica.

Una conceptualización adecuada del proceso que define la relación genotipo-fenotipo es fundamental para integrar un nuevo concepto del origen de la vida. Desafortunadamente, los mecanismos de translación son amplios y complejos y, por tanto, sus detalles moleculares en términos de posible evolución no se conocen con claridad. El hecho de que algunas proteínas implicadas en la translación sean también componentes de ciertos enzimas de replicación de ácidos nucleicos sugiere, sin embargo, la existencia de conexiones primitivas entre ambos procesos (Gillespie 1991). Por otro lado, el hecho de que las células actuales contengan moléculas del tipo tRNA como partes esenciales de los procesos de *polimerización no translacional*, o sea “no programada” (por ejemplo, el proceso de síntesis de pared celular) también incrementa nuestra percepción de las conexiones evolutivas entre genotipo y fenotipo.

Algunos científicos han sugerido durante los últimos años que las polimerizaciones programadas (es decir, por replicación y translación de ácidos nucleicos) se podrían haber desarrollado evolutivamente con posterioridad a los primeros tipos de interacciones metabólicas. Basándose en análisis estadísticos de la sensibilidad de diferentes propiedades de aminoácidos a las mutaciones génicas, varios autores han sugerido que el código genético no se originó repentinamente, sino que apenas se habría completado en el momento de la separación de eucariotas y arqueobacterias (Lahav 1999). Por ejemplo, las asignaciones de codones podrían haber cambiado, aunque muy lentamente.

En esta línea de pensamiento, Maynard-Smith & Szathmáry (2001) han elaborado una hipótesis para el origen del código a partir del mundo RNA. La idea es que los ribozimas adquirieron aminoácidos como “cofactores”, es decir, un aminoácido se fijó a un ribozima y lo convirtió en un catalizador más eficiente. En la actualidad los enzimas proteínicos suelen tener cofactores (que ya no son aminoácidos) ligados

a la superficie del enzima. Los cofactores aumentan la gama y especificidad de la actividad catalítica. En la hipótesis de Maynard-Smith y Szathmáry, los ribozimas se transformarían gradualmente en enzimas proteínicos, a través de una sucesión de intermedios funcionales y, por tanto, bioquímicamente plausibles (Fig. 6.6).

2.9. Alternativas al escenario convencional

En la teoría epistemológica de Karl Popper (1954) hay una regla esencial: *cada nueva teoría debería tener un poder explicativo superior al de sus predecesoras*, es decir, debería poder explicar muchos hechos con un mínimo de supuestos. Sin duda alguna, la teoría más aceptada actualmente sobre el origen de la vida es poco más que una versión enmendada del escenario de Oparin-Haldane, lo cual viola la regla de Popper. No necesitamos más correcciones de ese postulado, sino alternativas reales.

Günter Wächtershäuser (1990) propuso una de esas alternativas, la cual prescinde del teatro múltiple, del almacén oceánico, de la asunción del heterotrofismo original y del autoensamblaje modular. Wächtershäuser es un científico bastante insólito. Se trata de un abogado de patentes químicas, no de ningún investigador adscrito a un laboratorio, instituto o investigación (es curioso que también Einstein trabajara en una oficina de patentes cuando desarrolló la teoría de la relatividad).

La *teoría de Wächtershäuser* fue expuesta inicialmente con detalle suficiente como para permitir su contraste conforme se fue disponiendo de más datos sobre la evolución de las primeras pautas bioquímicas (Wächtershäuser 1997). Se asume que los primeros organismos son realmente autótrofos y no el producto de ensamblajes moleculares accidentales. La idea central sería que la vida comenzó con procesos metabólicos autocatalíticos que tenían lugar en un contexto bidimensional, dentro de monocapas orgánicas de carga aniónica. Mediante esta carga, las monocapas se unían a *superficies minerales cargadas como la pirita, en un contexto acuático a temperatura muy alta*. La adherencia a la superficie mineral no sería el resultado de ninguna adsorción sino de un crecimiento autotrófico *in situ* de constituyentes orgánicos que adquieren su superficie aniónica al mismo tiempo que se forman. Es muy impor-

tante reseñar que, según el modelo, la concentración de constituyentes orgánicos disueltos en la fase acuosa habría sido muy baja y, en consecuencia, si uno de los constituyentes perdía su vínculo con la superficie rocosa eso significaba su desaparición.

Esta presión “de selección” por mantener el vínculo superficial, habría hecho que, sobre estas superficies de pirita, se seleccionaran polímeros aniónicos cada vez mayores, cuyos vínculos superficiales serían cada vez más fuertes. Al principio tendríamos coenzimas polianiónicas y, al final, ácidos nucleicos y polipéptidos. El sistema primitivo crecería ocupando las vacantes en la superficie de la roca, se reproduciría produciendo coenzimas autocatalíticas, y su evolución sería dirigida ambientalmente. El sistema habría evolucionado hacia una mayor complejidad porque el equilibrio termodinámico en un metabolismo superficial habría favorecido la síntesis y no la degradación, como ocurriría si las reacciones se produjeran en el contexto de una disolución. Para la formación de enlaces covalentes no se requieren necesariamente grupos fosfato de alta energía. Los grupos fosfato, obtenidos del sustrato mineral, habrían tenido como única función mantener el vínculo superficial. La energía para la fijación del carbono habría sido proporcionada por los procesos redox que resultan de convertir los iones ferrosos y el sulfuro de hidrógeno en pirita, la cual no solo sería un producto de deshecho sino que proporcionaría la superficie de unión para los constituyentes orgánicos.

Este organismo laminar inicial sería sucedido por dos tipos orgánicos más complejos. En primer lugar, aparecerían organismos semicelulares todavía sostenidos por una superficie de pirita, pero con una capa extra, lipídica y producida autotróficamente. En su interior, habría una especie de caldo de constituyentes segregados. En esta fase, aparecen un metabolismo de membrana y otro de citosol, primero como un complemento y después como un sustituto del original metabolismo de superficie. Las cadenas de transporte electrónico en las membranas habrían permitido la explotación de otras fuentes de energía y finalmente de energía luminosa. El metabolismo del citosol permitiría la destrucción de los productos flotantes por procesos catabólicos y el desarrollo de nuevas moléculas por síntesis derivada de un acoplamiento energético. Eventualmente, aparecería el heterotrofismo como un subproducto de la aparición de estas pautas catabólicas.

Así pues, según Wächtershäuser, la maquinaria genética de la célula se habría desarrollado desde metabolitos de superficie. En esta superficie se habrían producido enzimas capaces de autorreplicarse y competir con la superficie mineral por el anclaje de constituyentes metabólicos. Lo vivo y lo ambiental no habrían estado tan dicotomizados en estas primeras fases de la existencia de la vida. Además, llegaría un momento en que la selección intervendría a dos niveles: por un lado cambiando las pautas metabólicas; por otro asegurando cada vez más la eficiencia del anclaje para los constituyentes producidos. La auténtica vida celular, tal y como la conocemos en la actualidad, habría comenzado cuando se abandonara el soporte de pirita.

Lo cierto es que *el problema del origen de la vida permanece sin solución*, casi tanto como cuando Darwin habló del mismo. Quizá buena parte del problema del origen de la vida radique en nuestra propia definición de vida, la cual ha estado fuertemente influenciada por las teorías particularistas que derivan de los descubrimientos en genética y de lo que se sabe sobre pautas metabólicas, pero apenas hace intervenir la opción de un posible mundo bioquímico por descubrir. El metabolismo también puede haber cambiado con el tiempo y puede que haya pautas desaparecidas. La bioquímica es una ciencia joven, como la genética, como la propia paleontología molecular.

En la definición de vida ha existido también un *excesivo reduccionismo*. Se ha pensado que conociendo la naturaleza física de las partes más pequeñas se iba a conocer el proceso por sí mismo. El modelo que reúne la síntesis abiótica y la intervención de un azar caprichoso, el cual funciona episódicamente proporcionando el camino para la evolución conocida, se nos ha quedado viejo. Fue fascinante durante muchas décadas, pero empieza a no ser convincente a la luz de los nuevos conocimientos sobre termodinámica, bioquímica y paleontología. Necesitamos nuevas explicaciones.

Pierre Laszlo (1997) puede que haya resumido brillantemente todos los problemas fundamentales que plantean los experimentos de química prebiótica. Según este investigador, "ante un fenómeno histórico y contingente como fue el origen de la vida, nunca se puede estar seguro de que el protocolo elegido sea pertinente, esto es, que las cosas ocurrieran efectivamente como un experimento exitoso tiende a sugerir". Laszlo enfatiza uno de los grandes problemas por resolver, el de la quiralidad:

"Recordemos que las moléculas orgánicas, en su inmensa mayoría, son quirales: no superponibles a su imagen en un espejo. ¿Cómo es posible que la naturaleza no utilice más que aminoácidos de la serie levógi- ra, mientras que toda síntesis química, en ausencia de asimetría, debe conducir a mezclas iguales de las formas izquierda y derecha?" ... "La incertidumbre sobre el origen de la quiralidad es generalizable a los demás elementos del origen de la vida. ¿Dónde? En el cosmos, hipótesis de la panspermia, en granos de polvo interestelar, en partículas de hielo sucio de un cometa, en el océano, en una laguna, en un charco, en una fisura de roca, entre capas de arcilla, cerca de fuentes termales, en una dorsal oceánica, bajo el hielo de los polos, ... ¿Por medio de qué fuente de energía? "Geotérmica, luz ultravioleta del sol, vulcanismo, descargas eléctricas atmosféricas, alternancias día-noche, ... ¿En qué tierra primitiva? con atmósfera reductora, con atmósfera oxidante, sin agua, cubierta por el océano, con manto basáltico uniforme, con corteza arcillosa, como hoy. ... ¿Bajo qué forma la primera materia orgánica fue compartimentada y protegida de la destrucción de los UV solares? En los coacervados de Oparin, en el espacio interfoliar de las arcillas, en esférulas fotosintéticas, en liposomas, en vesículas inversas. ... ¿Cuál fue el sistema redox primitivo? La asociación de hierro y fotones, la del oxígeno y el agua, el par sulfuro de hierro e hidrógeno sulfurado, ... ¿Con qué catalizador para formar los primeros enlaces peptídicos o entre nucleótidos? El RNA, arcillas, multímeros, oligopéptidos, péptidos de formación autocatalítica según los más recientes datos, ... ¡Y así sucesivamente! En definitiva, combinando todas estas hipótesis de partida se llega fácilmente a la noción de un enorme número de escenarios posibles, de los que cabe advertir que casi todos son plausibles y que por lo tanto ninguno se impone a la objetividad y al espíritu crítico, de los que ningún investigador puede prescindir. Este escepticismo queda reforzado por una analogía profunda: todo escenario relativo al origen de la vida es por naturaleza de tipo narrativo. Se le aplican, pues, las reglas a que obedece todo relato. ... Por ello, el que los guiones relativos al origen de la vida puedan ser tan distintos no sorprende mucho: los guiones prebióticos son otras tantas narraciones de tipo histórico y no se puede evitar moldear una narración dentro de una estructura tipo".

2.10. Registro cosmológico y teoría de la panspermia

Una teoría radicalmente opuesta a las anteriores viene a sugerir que los primeros materiales orgánicos llegaron a la Tierra desde otros planetas, en concreto a través del impacto de meteoritos y cometas. La idea original (teoría de la panspermia) es, de hecho, muy antigua, pero durante la mayor parte del siglo XX fue considerada simplemente materia de ciencia ficción. Ha sido durante las últimas décadas cuando ha resurgido el interés por esta teoría sobre la base de evidencias cosmológicas y quizá en parte, por haber recibido apoyo por

parte de tres científicos eminentes: Francis Crick, Leslie Orgel y Fred Hoyle.

Hoy tenemos pocas dudas de que buena parte de los primeros materiales orgánicos pudieron haberse formado de esa manera (McKay et al. 1996). El análisis de meteoritos minúsculos (condritas carbonáceas) caídos recientemente sobre capas de hielo de la Antártida indica que éstas contienen entre 1 y 4% de carbono, principalmente en forma de grafito, pero también en torno al 1% de moléculas orgánicas incluyendo hidrocarburos, aminoácidos, ácidos carboxílicos, cianuro de hidrógeno, urea, amidas, aminas, alcoholes, formaldehído y acetaldehídos (Dalrymple 1991).

Durante el eón Hadeano (4500-3800 Ma), la Tierra fue bombardeada por grandes cantidades de condritas carbonáceas. El estudio de su concentración en la superficie lunar ha proporcionado un patrón de referencia para calcular la frecuencia con la que éstas impactaron sobre la Tierra. También se ha podido demostrar que la frecuencia de llegada de condritas disminuyó drásticamente hace unos 4000 Ma, coincidiendo con la regresión del número de cráteres en la superficie lunar y precediendo la fase prebiótica arqueana (Des Marais & Walter 1999).

La cantidad de rocas extraterrestres que colisionaron con la superficie terrestre durante el Hadeano puede haber sido impresionante; se estima que entre 4500 y 3800 Ma, las condritas se habrían acumulado a una velocidad de entre 106-107 kg/año (Chyba et al. 1990). Incluso hoy, los investigadores calculan que unas dos toneladas de material de Marte aterrizan en nuestro planeta cada año y que lo mismo sucede a la inversa (Des Marais & Walter 1999).

El problema real estriba en calcular la proporción de materia orgánica contenida en estas partículas y qué parte de esa proporción puede sobrevivir a la entrada en la atmósfera terrestre. La presión atmosférica de la Tierra hadeana puede haber sido diez veces más alta que la actual. Siendo así, la mayor parte de los materiales orgánicos contenidos en meteoritos y asteroides se habrían quemado. Sin embargo, esto se aplica sobre todo con los meteoritos grandes; aquellos de tamaño muy pequeño (10-6-10-9 gramos) pierden muy poca masa durante su penetración en la atmósfera y podrían haber soportado esas presiones atmosféricas (Deamer 1993).

Este modelo panspérico carece de componentes explicativos para el origen de la vida,

limitándose al establecimiento de fuentes extraterrestres de materia orgánica. Según Lahav (1999) es probable que la importación de materiales extraterrestres proporcionara compuestos orgánicos, agua y fósforo para la vida primordial, pero la vida terrestre se formaría en la Tierra. Las teorías sobre el origen de la vida deberían combinar fenómenos terrestres y, por supuesto, la intervención de un aporte orgánico exógeno.

Puede que nunca sepamos si los compuestos orgánicos contenidos en las condritas y otras rocas extraterrestres sobrevivieron a su caída en la Tierra, ni si dicha deposición contribuyó o determinó la fase prebiótica de vida terrestre. Lo que podemos asegurar con certeza es que, tanto las condritas carbonáceas, como ciertos materiales de las lunas de Júpiter y Saturno, así como gases interestelares mucho más alejados, revelan abundantes proporciones de compuestos orgánicos sintetizados abióticamente en el espacio exterior (Des Marais & Walter 1999). De hecho, la diversidad química y cantidad de estos compuestos sugiere que *la química de la fase prebiótica terrestre es una consecuencia natural, probablemente ubiquista, de la evolución de la materia inorgánica*.

Cabe finalmente, señalar la existencia de una tercera opción, más controvertida, la cual postula que la evolución de la primera célula habría tenido lugar en otro planeta, posiblemente en Marte. Estas células habrían llegado a la Tierra a través de algún meteorito (Sleep & Zahnle 1998). En relación con el problema de las altas presiones atmosféricas, los partidarios de esta teoría sostienen que "una sola célula con éxito habría bastado" para la colonización (Nisbet & Sleep 2001).

2.11. Exobiología: crónicas marcianas

La precocidad geológica de las primeras formas de vida sobre la Tierra y el hecho de que las moléculas orgánicas complejas puedan ser fácilmente sintetizadas de forma abiótica mediante diversas mezclas de productos químicos, son hechos que continúan alimentando la especulación científica acerca de la probabilidad y aparición de vida extraterrestre. Muchos científicos coinciden en que la vida en otros planetas no sólo es posible sino altamente probable.

Esta creencia se ha reforzado por los estudios bioquímicos y mineralógicos llevados a

cabo sobre un meteorito de Marte llamado "Allan Hills 84001" o simplemente *ALH84001* (McKay et al. 1996). Esta roca, encontrada en la Antártida en 1984, tiene unos 4500 millones de años de antigüedad y es uno de los doce meteoritos que presumiblemente fueron expelidos desde Marte cuando una gran asteroide colisionó con ese planeta hace unos 15 millones de años. Estos meteoritos viajaron a través del espacio dentro del sistema solar antes de llegar a la Tierra hace unos 13000 años. El *ALH84001* es el más antiguo de estos meteoritos en contener cantidades significativas de unos minerales carbonatados que los científicos de la NASA creen haberse formado sobre la superficie de Marte hace unos 3600 Ma.

El meteorito, que tiene el tamaño de una patata grande, presenta fracturas que parecen deberse a los impactos con otras rocas antes de ser expelido de la superficie de Marte. Secciones petrográficas del mismo incluyendo estas fracturas contienen hidrocarburos aromáticos policíclicos, pequeñas estructuras alargadas y ovoideas, y glóbulos de sulfuro de hierro y magnetita. Se ha podido comprobar que los carbonatos no son el resultado de una contaminación terrestre: el origen marciano del meteorito se basa en la composición química de los gases atrapados en su interior, la mezcla de los cuales coincide perfectamente con la atmósfera de Marte muestreada por el *Viking* en 1976.

El asunto en litigio es la interpretación de los científicos de la NASA (Meyer & Kerridge 1995). Los hidrocarburos policíclicos aromáticos se pueden generar de forma abiótica durante la formación inicial de una estrella, o bióticamente a través de la actividad o posterior fosilización de organismos vivientes. En la Tierra, estos compuestos orgánicos son abundantes en rocas sedimentarias que contienen fósiles, pero también se producen espontáneamente durante la combustión parcial de materiales orgánicos, como cuando arde una vela o se calienta la comida en un horno. Quizá la línea de evidencia más controvertida para la existencia de antigua vida en Marte está en relación con las microestructuras vistas sobre la superficie de las grietas con el microscopio electrónico. Estos objetos ovoideos y alargados recuerdan vagamente a las nanobacterias terrestres. Por añadidura, las partículas de magnetita y sulfuros de hierro son química, estructural y morfológicamente similares a los magnetosomas producidos por algunas bacterias terrestres. La magnetita y el sulfuro de hierro se forman por la oxi-

dación y reducción del hierro respectivamente, y a menudo (pero no necesariamente) se producen por la actividad de organismos vivientes.

No hay evidencias concluyentes sobre la presencia de vida en Marte, ni a través de los datos químicos, ni mineralógicos, ni morfológicos. Las partículas ovoideas y alargadas no han sido seccionadas para ver si poseen una estructura celular interna. Muchas estructuras vistas en rocas extraterrestres muy antiguas han sido interpretadas como fósiles y después se ha visto que ni siquiera tenían un origen orgánico.

Los científicos de la NASA concluyeron que estas estructuras eran restos de vida bacteriana en Marte que vivieron hace unos 3600 Ma (<http://www.resa.net/nasa/origins.htm>), lo cual se correlaciona con la de los fósiles terrestres más antiguos (Fig. 6.7). Ello también encaja con los hechos de que la Tierra y Marte se consolidaron como planetas al mismo tiempo, tuvieron probablemente atmósferas similares, e indudablemente contenían grandes cantidades de agua en movimiento durante sus primeras fases geológicas. De hecho, Marte fue entonces un planeta cálido y húmedo. Las fotografías enviadas por el *Mariner 9* revelaron grandes cañones y canales que pueden perfectamente ser el resultado de erosión hídrica. No es, por tanto, irrazonable creer que la vida en Marte y en la Tierra evolucionó de forma concurrente y puede haber inicialmente procedido en líneas bioquímicas y morfológicas muy similares.

Sin embargo, si la vida evolucionó en Marte, como muchos creen (Sleep & Zahnle 1998), la evolución habría dado oportunidades para la elaboración orgánica y diversificación que tuvieron lugar en la Tierra. Marte tiene una masa menor que la Tierra en un 11% y la fuerza de la gravedad en su superficie es solo un 38% de la de la Tierra. Por estas razones, Marte perdió la mayor parte de su atmósfera y todos sus océanos. La atmósfera marciana actual es muy delgada, consiste principalmente en dióxido de carbono y trazas de nitrógeno con una presión atmosférica de solo el 1% de la de la Tierra y escasa protección térmica.

Las formas adscritas a bacterias puede que existan todavía en Marte, o en *Europa*, el satélite de Júpiter, quizá bajo el suelo o en grietas de rocas de la zona "tropical" (Des Marais & Walter 1999). En la Tierra, muchas bacterias viven en condiciones muy hostiles. Algunas cianobacterias crecen y sobreviven en aguas ter-

males, otras donde los niveles de rayos X y gamma causarían la muerte de cualquier organismo eucariótico. Una cianobacteria del orden Nostocales fue “resucitada” después de más de un siglo de almacenamiento en un pliego de herbario (Nisbet et al. 1995). Otras son capaces de soportar un pH de 13. Las bacterias crecen en el hielo de la Antártida, en surgencias de agua hirviendo, en desiertos, en el sustrato infraoceánico. Dada esta notable resistencia ecológica, si algún tipo de vida bacteriana fuera descubierta en Marte, ello no representaría ninguna sorpresa para los biólogos, aunque la existencia de grandes formas de vida parece descartada. En cualquier caso, las interpretaciones de la NASA deben permanecer dentro del terreno de la conjetura.

3. Registro arqueano y evolución de la fotosíntesis

3.1. Antigüedad de la vida y evidencia fósil de procariontes fotosintéticos

Aún manteniendo ciertas dudas sobre la cronología de partida, parece claro que la primera atmósfera y los océanos ya se habían formado hace unos 3900 Ma, cuando la caída de material extraterrestre y la actividad volcánica disminuyeron considerablemente (Fig. 6.7). Algunas de las rocas sedimentarias más antiguas de la Tierra se encuentran en lo que se conoce como *Formación Greenstone Isua*, al este de Labrador y suroeste de Groenlandia, en el límite del Casquete Polar Ártico. Estas rocas podrían ser los cementerios de espumas bacterianas del Arqueano. Con una antigüedad de 3900-3800 Ma, se vieron sometidas a presiones y temperaturas tan enormes que era imposible que se conservara intacto fósil alguno. Pero pueden haber quedado huellas de vida.

Para muchos, resulta significativo que los minerales del fosfato de Isua y otras localidades groenlandesas como *Aquilla Island*, presenten inclusiones carbonosas con una *proporción de ^{12}C que sólo puede ser explicada sobre la base de su biogenicidad* (Mojzsis et al. 1996). De hecho, este aumento de ^{12}C pudo haber sido la consecuencia de la fotosíntesis bacteriana: la conversión del CO_2 en compuestos orgánicos por medio de la fotosíntesis implica un enriquecimiento en ^{12}C (Schidlowski 1988). En otras palabras, *las primeras surgencias de vida (fósi-*

les químicos), en torno a 3800 Ma, implican la actividad de organismos fotosintéticos.

Un signo evidente de que la producción de oxígeno existía mucho antes de lo que se ha creído durante muchas décadas nos lo proporcionan las mismas rocas de Isua y Aquilla Island, donde se han encontrado formaciones rocosas bandeadas constituidas por capas alternas de distintos tipos de óxidos de hierro (Fig. 6.7). Las *BIFs* (*banded iron formations*) tienen importancia económica porque representan la fuente principal de hierro explotable. Más del 90% de la provisión mundial de hierro explotable lo constituyen menos de 20 BIFs, datados todos del Proterozoico. Para que se produjeran esas formaciones, tuvieron que coincidir grandes masas de agua con oxígeno en concentraciones fluctuantes. Las bacterias fotosintéticas productoras de oxígeno pueden haber abundado en las proximidades de fumarolas o bordeando orificios y grietas en aguas ricas en hierro. Las explosiones estacionales de crecimiento de estas bacterias habrían producido las capas coloreadas del mineral.

Las BIFs señalan la existencia de fuentes locales de oxígeno en interfases agua-sedimento. Dichas formaciones aparecen desde 3700 Ma y se hacen muy abundantes entre 2200 y 1700 Ma, siendo sustituidas después por los “lechos rojos” (*red beds*), sedimentos con hierro oxidado presentes en todo el mundo. Antes de ello, en torno a 2500-2400 Ma, se datan las primeras plataformas carbonatadas y calizas arrecifales biogénicas, indicadoras del comienzo de los procesos geológicos modernos (Fig. 6.7). Estos cambios indican el paso a una atmósfera globalmente rica en oxígeno.

Ni que decir tiene que las BIFs sólo evidencian la fotosíntesis oxigénica en contexto local, del mismo modo que ocurre con los depósitos precámbricos de pirita, uranita y dióxido de manganeso, abundantes hasta hace unos 2300-2000 Ma (Fig. 6.7). La pirita (sulfuro de hierro) y la uranita (óxido de uranio), por ejemplo, son muy inestables bajo presiones atmosféricas elevadas de oxígeno. Su presencia en paleoecosistemas fluviales confirma que el oxígeno hasta ese momento no era muy abundante. La fotosíntesis oxigénica había ya comenzado, pero cuantitativamente no debió ser muy importante. El oxígeno debió ser absorbido por el mar y otros minerales, sobre todo hierro. Otro aspecto importante es que a partir del 1% de oxígeno atmosférico ya se puede empezar a

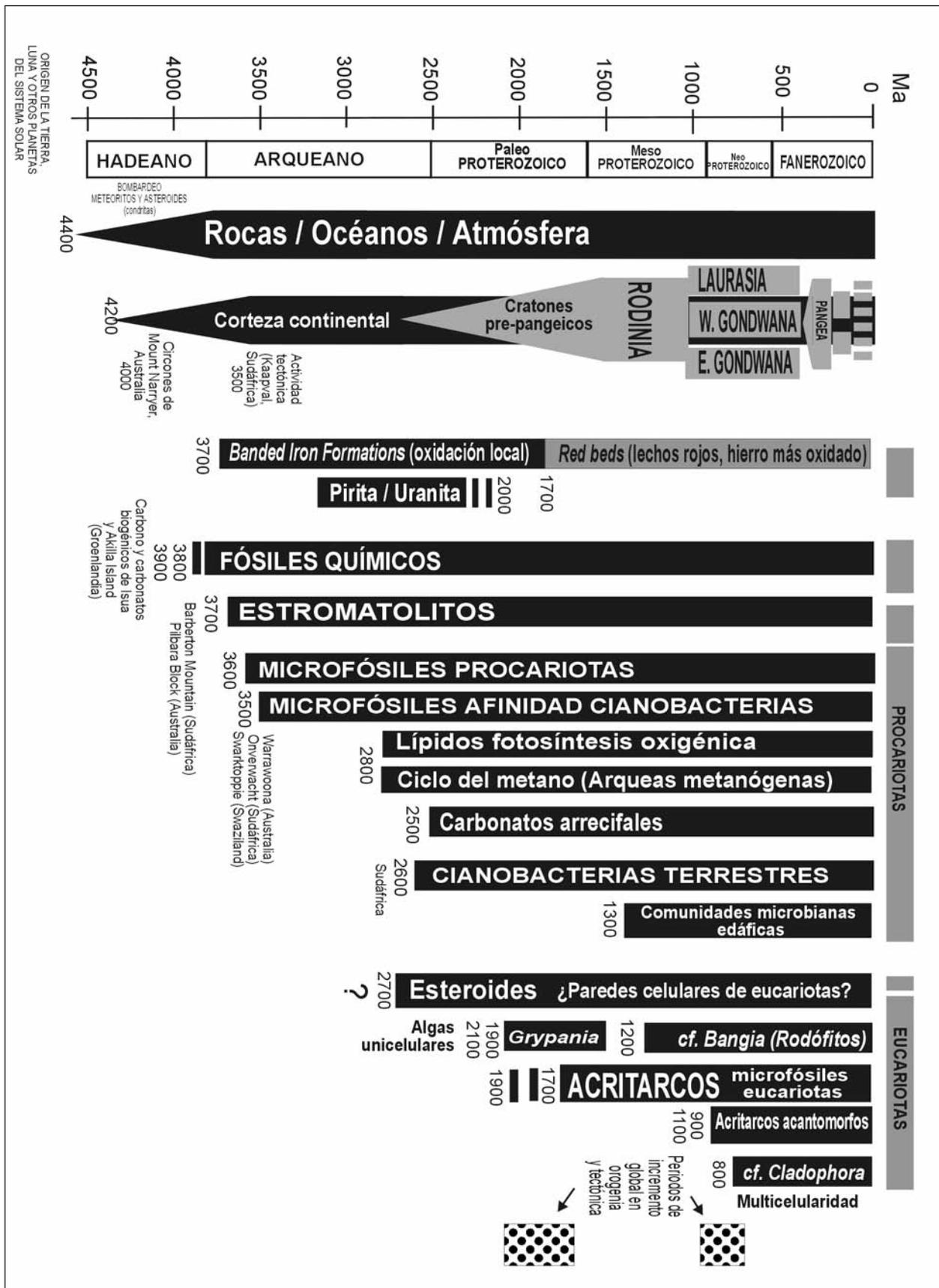


Figura 6.7. Cronología y secuencia de los principales eventos precámbricos

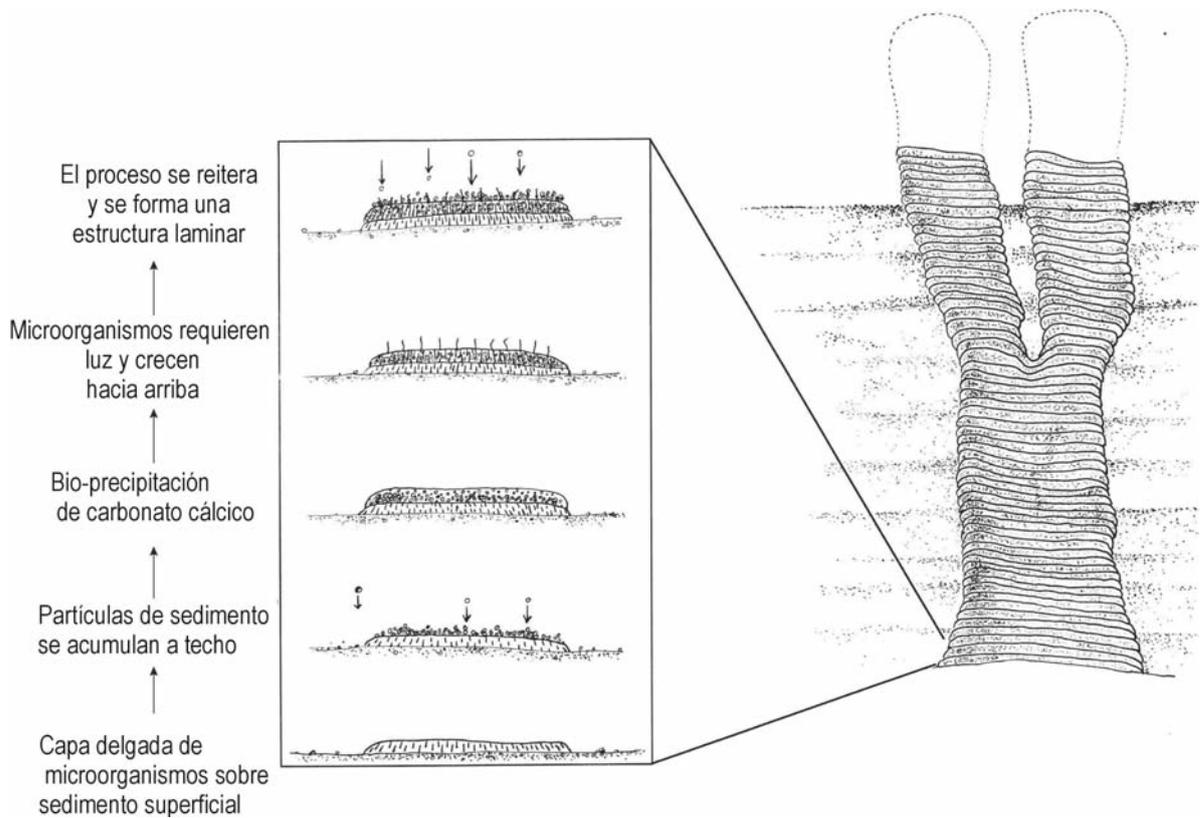


Figura 6.8. Procesos de formación de estromatolitos en la costa oeste de Australia. Willis & McElwain (2002)

formar ozono. El ozono estratosférico absorbe la radiación ultravioleta, lo cual es muy importante para la conquista del medio terrestre por cianobacterias. Quizá la evidencia de cianobacterias terrestres en torno a 2600 Ma sea un buen indicador de la existencia de una capa incipiente de ozono (Fig. 6.7).

Pero la prueba más clara de la existencia de antiguas y extensas asociaciones de bacterias son los *estromatolitos*, los cuales representan en el paisaje del Precámbrico lo que los arrecifes coralinos en los mares del presente (Walter 1994). Se trata de rocas abovedadas, cónicas, columnares o en forma de coliflor, que se han encontrado en todos los grandes episodios del registro fósil y aún existen en la actualidad. Los estromatolitos se componen de estratos de rocas que fueron antes tapetes microbianos y se forman cuando se unen las masas de microorganismos que crecen sobre la superficie del sustrato en la zona intermareal. La precipitación de carbonato cálcico se produce por la propia actividad microbiana, pero entonces, los microorganismos que buscan la luz se dedican a crecer hacia arriba. Así, son atrapados entre las capas de sedimento formando una estructura laminar (Fig. 6.8).

En zonas muy limitadas de la Tierra puede verse hoy día que, en los estratos superiores de estos estromatolitos, de unos pocos centímetros de anchura, predominan las cianobacterias. Esta es la parte viva del tapete. Todo lo que hay por debajo se compone de bacterias en estado latente, greda, arena, yeso y otros restos unidos por las matrices de los tapetes más antiguos. La capa superior presenta franjas horizontales y está constituida por bacterias fotosintéticas. Por debajo de ella se encuentran abundantes poblaciones de bacterias fotosintéticas anaeróbicas fijadoras de azufre. Y por debajo de éstas se desarrollan bacterias que dependen de los productos o de los restos de otros organismos (Fig. 6.8). En la actualidad pueden encontrarse estromatolitos en el Golfo Pérsico, en el oeste de Australia y en las islas Bahamas. Son famosos los de Shark Bay, en la costa oeste de Australia.

En los últimos años, las investigaciones paleobiológicas de las rocas arqueanas se han concentrado en dos sucesiones de 3700 Ma de antigüedad: *Barberton Mountain* (Sudáfrica) y *Pilbara Block* (Australia) (Walsh 1992, Grotzinger & Knoll 1999). Ambas sucesiones muestran diferentes tipos de formas estromatolíticas, pero en ninguna de estas formas hay

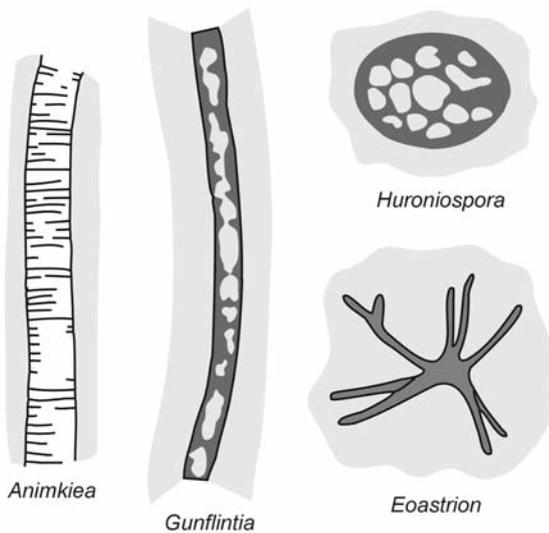


Figura 6.9. Microfósiles de la *Formación Gunflint*, Ontario (Canadá), encuadrada en el Proterozoico Inferior (1900 Ma). Taylor & Taylor (1993) y Stewart & Rothwell (1993)

microfósiles (Fig. 6.7). La biogenicidad de estos depósitos es defendida por el hecho de que todos los estromatolitos de formación actual contienen células (Ramussen 2000). Sin embargo, no se pueden descartar alternativas abióticas para la formación de los mismos.

De las sucesiones *Warrawoona* (Australia), *Onverwacht* (Sudáfrica) y *Swartoppie* (Swazilandia), las cuales incluyen rocas silíceas no estromatolíticas datadas en torno a 3600-3500 Ma, sí se han descrito microfósiles (Schopf & Packer 1987, Knoll 1992, Nisbet & Sleep 2001). En la mayoría de los casos se trata de esferoides o estructuras alargadas filamentosas, carbonáceas y de tamaño variable, recordando considerablemente a muchas cianobacterias actuales, como *Oscillatoria* (Schopf 1993). En algunas situaciones, como en las rocas del *Grupo Fig Tree* (Sudáfrica, 3100 Ma) se han visto células en fases de crecimiento y división primaria (Knoll 1985). La biogenicidad se basa en los siguientes criterios: la frecuencia media del tamaño de los esferoides da un diámetro crítico de 2.5 micras; hay claras evidencias de división binaria, ambiente sedimentario similar al de los microfósiles conocidos actualmente, características producidas por diagénesis y degradación tales como aplastamiento de membranas alrededor de los residuos carbonáceos. En cualquier caso, para los paleontólogos del Fanerozoico, estos primeros microfósiles suelen resultar decepcionantes, pues se pre-

servan bien las vainas y envueltas, pero las estructuras internas aparecen colapsadas.

Los estromatolitos llegan a ser mucho más abundantes durante el Proterozoico, habiéndose descrito en torno a 3000 localidades, con ambientes deposicionales muy diferentes (Taylor & Taylor 1993). Hasta hace poco, la información obtenida desde estas capas fósiles ha sido principalmente inferencial, puesto que sólo en contadas ocasiones había evidencia de microorganismos en su interior. Sin embargo, Summons et al. (1999) han extraído de algunas capas de 2800 Ma, ciertos lípidos característicos de cianobacterias, confirmando la existencia de fotosíntesis oxigénica en este momento (Fig. 6.7).

Los depósitos del Proterozoico, entre 2500 y 540 Ma, indican un incremento progresivo de la diversidad morfológica en la vida procariótica. Se estima que en el Cámbrico, en torno a 590 Ma, ya había al menos 122 taxa de procariotas agrupados en unos 40 biotas (Knoll 1992). Uno de los mejores ejemplos de incremento en la diversidad morfológica deriva de los estudios sobre la *Formación Gunflint* en el sur de Ontario, Canadá (Barghoorn & Tyler 1965, Stewart & Rothwell 1993), datada en torno a 1900 Ma (Fig. 6.9). Se han reconocido en torno a 12 especies, algunas de las cuales corres-

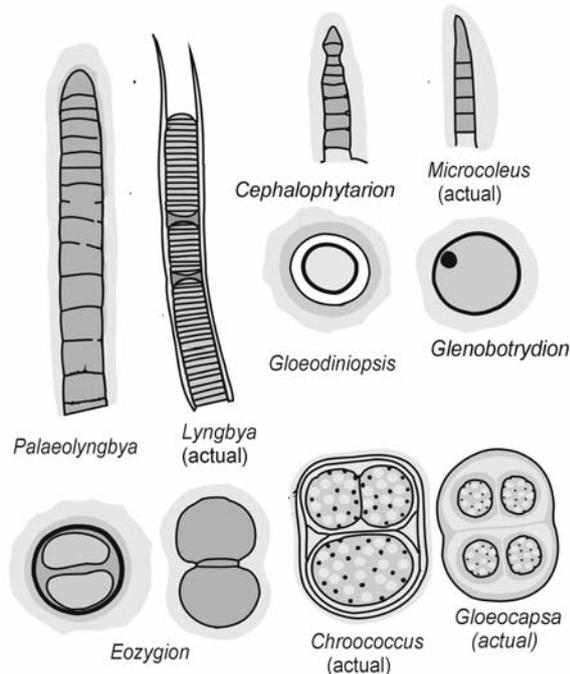


Figura 6.10. Microfósiles de la *Formación Bitter Springs*, Australia central, encuadrada en el Proterozoico Superior inicial (850-900 Ma). Se comparan con algunas cianobacterias actuales. Stewart & Rothwell (1993)

ponden fielmente a formas actuales. Se incluyen formas filamentosas como *Animkiea* (similar a los cianófitos *Lyngbya* y *Oscillatoria*), *Gunflintia* (similar a *Crenothrix*), o el tipo multifilamentoso *Eoastrion*, similar a ciertas bacterias ferruginosas. En la *Formación Duck Creek* (Australia, 2000 Ma), se ha sugerido una comunidad microbermónica; incluye fósiles espectaculares, como *Oscillatoriopsis*, que a veces excede las 700 m de longitud y presenta zonas localmente infladas que se han asociado con acinetos y heterócitos. También hay fósiles esferoidales (*Huroniospora*) y otros microfósiles problemáticos. En el Proterozoico Superior inicial, en la *Formación Bitter Springs*, Australia central (850-900 Ma), se encuentra una enorme diversidad de microorganismos similares a cianobacterias, como *Palaeolyngbya*, *Cephalophytarion*, *Gloeodiniopsis* y *Eozygion* (Fig. 6.10). Algunos, como *Glenobotrydion*, presentan un corpúsculo interno, del cual se duda que pueda ser un núcleo; más probablemente se trata de un pirenoide colapsado (Schopf 1994).

Estos microorganismos debieron poseer una amplia gama de capacidades metabólicas y adaptativas, incluyendo la habilidad para fermentar, soportar temperaturas muy elevadas (termofilia) y para respirar sin oxígeno (anaerobiosis). Todas ellas serían cruciales en la configuración de los primeros ecosistemas. Desde un punto de vista de evolución vegetal, sin embargo, las más relevantes serían las cianobacterias o “algas verde-azules”, caracterizadas estructuralmente por poseer clorofila a, carotenoides y ficobilinas, capas de tilacoides fotosintéticos y ribosomas (Raven et al. 1992). Es importante considerar que *no hay evidencias fósiles de arqueobacterias*. En cualquier caso, la señal de carbono isotópico de sedimentos carbonatados indica que el comienzo del ciclo del metano tuvo lugar al menos en 2800 Ma (Hayes 1994) (Fig. 6.7), lo cual es una evidencia indirecta de la presencia de arqueobacterias metanógenas.

Así pues, el registro fósil proporciona elementos suficientes para asegurar que *la vida fue algo extraordinariamente precoz*. Los paleontólogos nos dicen que las células más antiguas aparecen hace unos 3600 Ma, mientras que las primeras evidencias litológicas (estromatolitos) y químicas (inclusiones de Isua) han sido datadas en 3700 y 3800-3900 Ma respectivamente. La exploración del registro fósil nos marca el reto de encontrar células en períodos anteriores. En el peor de los casos, la separación

entre los primeros experimentos de “ensayo y error” a partir de síntesis abiótica y la aparición de la vida celular, sería solamente de unos 200-300 Ma, -un suspiro en la historia geobiológica. La vida habría surgido tan pronto como el contexto ambiental necesario para su desarrollo.

3.2. Fotosíntesis

La vida obtuvo una gran independencia fisiológica cuando evolucionó la habilidad para convertir la energía luminosa en energía química. Esta habilidad, llamada *fotosíntesis*, se encuentra actualmente tanto en procariotas como en eucariotas. Con pocas excepciones, todos los procariotas fotosintéticos pertenecen a las eubacterias y de éstas, sólo las cianobacterias producen oxígeno como resultado de la fotosíntesis. En contraste con las cianobacterias (oxigénicas), todas las demás bacterias fotosintéticas son organismos anoxigénicos.

Aunque no es descartable que las primeras entidades vivientes hayan sido fermentadores (Dyer & Obar 1994, Margulis & Sagan 1995, Margulis & Dolan 2002) o quimioautotrófos que evolucionaran en microambientes bajo temperaturas elevadas (Lahav 1999, Wills & Bada 2000), lo cierto es que, como hemos visto, el registro fósil sugiere que *los procariotas fotosintéticos evolucionaron muy pronto en el curso del Precámbrico*. Es especialmente significativa la señal isotópica característica de la fijación autotrófica de carbono en rocas de Groenlandia de 3800 Ma de antigüedad (Mojzsis et al. 1996). No se sabe si estos primeros organismos fueron procariotas fotosintéticos oxigénicos como las cianobacterias, o procariotas anoxigénicos como la mayor parte de las eubacterias. Debido a que la atmósfera entonces era más reductora que la actual y a que la gran mayoría de los taxa de bacterias fotosintéticas actuales ni producen ni consumen oxígeno molecular, se piensa que *los procariotas fotosintéticos anoxigénicos aparecieron con anterioridad*. Además, estos organismos serían muy probablemente anaerobios obligados, como ocurre con algunas sulfobacterias. Lo que es seguro es que una vez que los procariotas arqueanos se habían diversificado fisiológicamente, algunos llegaron a adquirir el sofisticado nivel de organización metabólica capaz de usar la energía de la luz para manufacturar compuestos orgánicos.

Los intentos de reconstrucción de la evolución de la fotosíntesis necesariamente han de

tener en cuenta las comparaciones entre eubacterias actuales, ya que estos organismos poseen muchas de las características que se consideran primitivas y, por otro lado, *el registro fósil no ha preservado la historia química de la fotosíntesis con detalle suficiente*. Entre las eubacterias fotosintéticas, hay tres características que son casi universales: (1) una organización en forma de unidad fotosintética, (2) el uso de pigmentos clorofílicos como principales moléculas captadoras de luz, y (3) la presencia de una proteína heterodimérica dentro del centro de reacción o fotosistema.

Precisamente por la universalidad de estos tres caracteres, se piensa que todos los procariontes fotosintéticos evolucionaron directamente desde un ancestro común. Sin embargo, el origen evolutivo y el desarrollo de la fotosíntesis parecen haber implicado la *transferencia lateral de genes entre diferentes linajes bacterianos*. Esto se encuentra en relación con la hipótesis de que los cloroplastos de eucariotas evolucionaron cuando un organismo del tipo de las cianobacterias se instaló dentro de un hospedante procariótico heterotrófo. Esta hipótesis de la endosimbiosis se tratará más adelante. Por ahora, el hecho más importante es que el origen y "ajuste" de la fotosíntesis no procedieron a través de una pauta evolutiva lineal.

Dicha falta de linealidad evolutiva se percibe mejor volviendo a esas tres características universales señaladas anteriormente. La fotosíntesis implica la participación de pigmentos que absorben la energía luminosa y liberan electrones como consecuencia de sus estados energéticos activados. La fotosíntesis también implica que hay proteínas que aceptan y transfieren los electrones desde pigmentos excitados por la energía luminosa. Estas proteínas y pigmentos están organizados en una "*unidad fotosintética*" que consiste en una especie de sistema de captación de energía luminosa. Esta organización es general a todos los organismos fotosintéticos, tanto procariontes como eucariotas. La única excepción son las *halobacterias* (Blankenship 1992). Estos procariontes viven en hábitats extremadamente salinos y usan una proteína llamada bacteriorrodopsina para atrapar la energía luminosa. La *bacteriorrodopsina* está unida directamente a la membrana y no se encuentra organizada en ningún centro de reacción como en el resto de organismos fotosintéticos. Debido a que no hay posibilidad de comparación directa entre el aparato fotosintético

de halobacterias y el del resto de procariontes, está claro que la fotosíntesis, en un sentido literal, *ha evolucionado de forma independiente al menos dos veces*.

La segunda característica virtualmente universal de los organismos fotosintéticos es que contienen uno o más tipos de pigmentos conocidos como *clorofilas*. Puede haber otros pigmentos adicionales, los cuales serán usados para atrapar y canalizar la energía luminosa hasta el centro de reacción. Estos pigmentos accesorios son los responsables de las diferencias de color de las células fotosintéticas. Pero el principal pigmento en todos los organismos fotosintéticos, aparte de las halobacterias, es siempre clorofílico: clorofilas y bacterioclorofilas. El tipo de pigmento clorofílico encontrado en los procariontes fotosintéticos es diferente según si éste es anoxigénico u oxigénico. Si es oxigénico hay clorofila a, si es anoxigénico no hay *clorofila a* y, en su lugar, encontramos *bacterioclorofila*.

La presencia de bacterioclorofilas en cuatro grupos de procariontes anoxigénicos que, además, difieren en otros aspectos muy importantes, sugiere que estos pigmentos son más antiguos que las clorofilas (Niklas 1997). Curiosamente, sin embargo, la clorofila a es un intermediario más bien que un paso final en la biosíntesis de las bacterioclorofilas y de la clorofila b. Así, *las pautas biosintéticas de los pigmentos clorofílicos producen un dilema filogenético* (Fig. 6.11). Si "la biosíntesis recapitula la filogenia", entonces los procariontes que emplean clorofila a precedieron evolutivamente a los que usan bacterioclorofilas. Alternativa -y plausiblemente, la pauta metabólica podría haber evolucionado hacia atrás. Es decir, si los organismos generan modos de sintetizar compuestos químicos esenciales desde compuestos cada vez más simples conforme el stock ambiental de recursos químicos va disminuyendo, entonces los fotoautótrofos con bacterioclorofilas son realmente más antiguos que aquellos con clorofilas.

Ambas hipótesis tienen defectos. Por un lado, es difícil imaginar que una molécula tan compleja como la clorofila (o su precursor, la protoclorofila) se pueda haber sintetizado abióticamente. Por otro lado, los precursores más simples de los pigmentos clorofílicos son aminoácidos y otros compuestos incoloros que no tienen valor como pigmentos (ej. ácido aminolevulínico). Una salida posible es la de que la pauta biosintética evolucionara desde el centro

hacia la periferia en ambos sentidos (Blankenship 1992).

Las recientemente descubiertas *heliobacterias*, que contienen el pigmento *bacterioclorofila g*, dan credibilidad a esta hipótesis. Las heliobacterias son eubacterias Gram+ formadoras de endosporas, taxonómicamente próximas a géneros como *Clostridium*, *Bacillus* y *Lactobacillus* (Margulis & Swartz 1998). *Heliobacterium* puede comportarse como fotoautótrofo y como heterótrofo, una opción rara entre los procariontes, pero frecuente entre algunos grupos de protistas. La bacterioclorofila g tiene las propiedades químicas de la clorofila a y bacterioclorofila b. Así, podría haber servido como posible pigmento intermedio, derivado de una antigua pauta biosintética que se complejó subsiguientemente para dar lugar, por un lado a las clorofilas, y por otro lado, a las bacterioclorofilas. *Las heliobacterias son organismos fotosintéticos anoxigénicos y encajan bien con la idea de que los primeros procariontes fueron bacterias anaeróbicas*. Desgraciadamente, se sabe poco acerca de la biosíntesis de la bacterioclorofila g en *Heliobacterium* y, por tanto, esta hipótesis está todavía en fase de demostración (Xiong & Bauer 2002).

Una parte sustancial de la hipótesis de Wächtershäuser (1997) implicaba que la bacterioclorofila evolucionó entre bacterias que vivían cerca de sistemas hidrotermales, como una adaptación para permanecer cerca de su fuente de energía. Hay datos moleculares que apoyan la idea de que las primeras eubacterias fueron organismos hipertermófilos, adaptados incluso a corrientes hidrotermales turbulentas, las cuales estuvieron ampliamente extendidas durante el Arqueano inicial (Nisbet et al. 1995). En la actualidad, estos ambientes están ocupados por bacterias quimiótrofas, las cuales sufren de inanición cuando pierden el contacto con su fuente de nutrientes. Una consecuencia es que estos organismos han llegado a ser termotácticos, moviéndose hacia la luz que se desprende por el agua en movimiento.

Algunas investigaciones demuestran que *los espectros de absorción de las bacterioclorofilas encajan con los espectros de emisión termal de un cuerpo caliente sumergido en agua* (Nisbet & Sleep 2001). Estas investigaciones especulan sobre el hecho de que los precursores químicos de las bacterioclorofilas pueden haber evolucionado en bacterias termófilas quimiótrofas como una adaptación al hecho de tener que

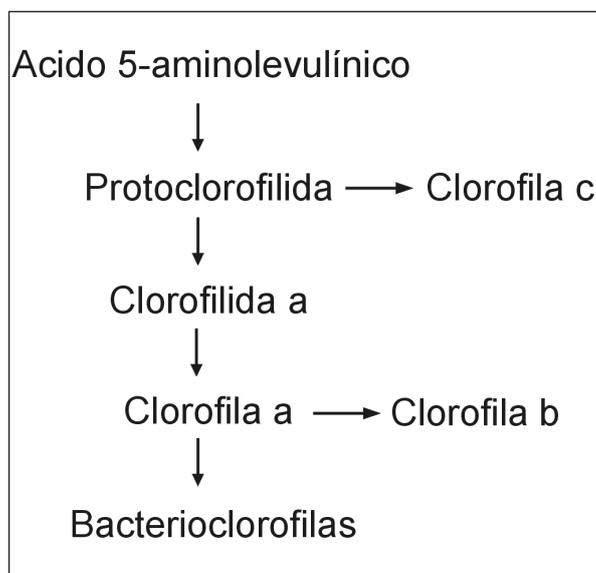


Figura 6.11. Pauta biosintética de los pigmentos clorofílicos

permanecer cerca de las fuentes hidrotermales. *Las bacterias termotácticas habrían evolucionado hacia organismos fotosintéticos fototácticos* que usaran la porción infrarroja del espectro de luz solar en cuerpos de agua someros con abundante hidrógeno y sulfuro de hidrógeno proporcionados por la fuente hidrotermal. Para un organismo que sobrevive como quimiótrofo, un cambio comparativamente pequeño que lleve a la fototaxis infrarroja resultaría ventajoso. A su vez, la fototaxis infrarroja podría “preadaptar” a un organismo para una fotosíntesis infrarroja opcional basada en bacterioclorofila y, después, para el desarrollo de clorofila que utilizara luz visible.

Cualesquiera que fueran las rutas evolutivas que les dieran lugar, todos los pigmentos clorofílicos absorben la luz visible de forma eficiente. Además estos pigmentos pueden deslocalizar la energía absorbida desde fotones, es decir, la energía puede ser expandida a través de sus estructuras electrónicas. Desde esta perspectiva, las bacterioclorofilas y las clorofilas parecen tener una ventaja selectiva sobre otros pigmentos candidatos a la fotosíntesis. Aún así, los pigmentos clorofílicos andan lejos de ser “ideales” como compuestos absorbentes de luz; parte de la energía absorbida se pierde como calor y fluorescencia. Los pigmentos clorofílicos son eficaces pero no perfectos.

En cuanto a la evolución del centro de reacción, Blankenship (1992) apunta que todos los centros de reacción se pueden reunir en dos categorías: aquellos que contienen feofitina y un par de quinonas como receptores iniciales

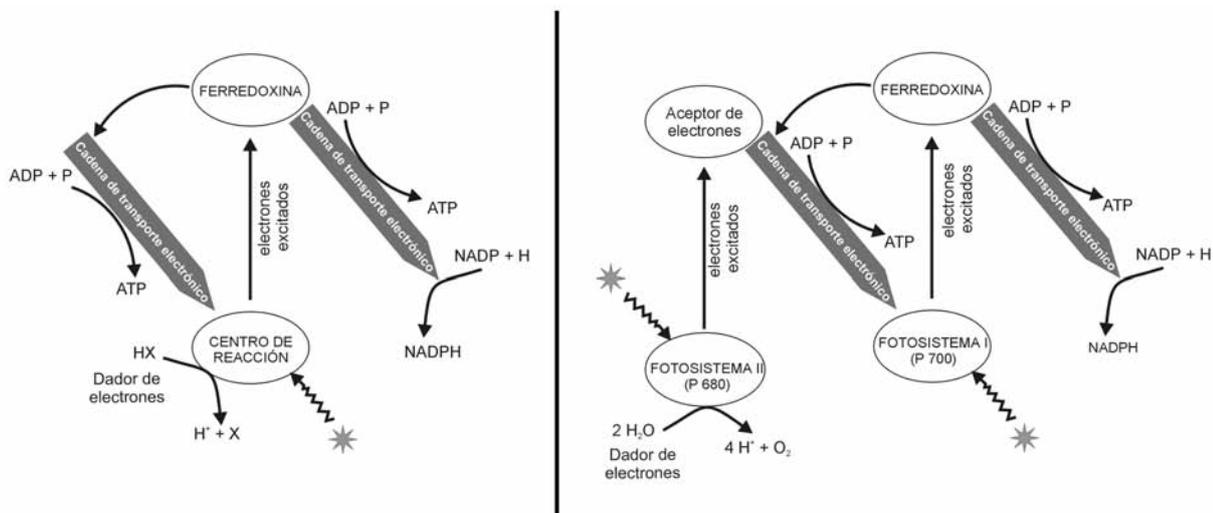


Figura 6.12. Pautas fotosintéticas de transporte electrónico, producción de ATP y NADPH. Izquierda: bacterias fotosintéticas anaeróbicas (excepción halobacterias); el dador de electrones suele ser sulfuro de hidrógeno o hidrógeno molecular. Derecha: fotosíntesis oxigénica en cianobacterias, algas y plantas terrestres; el dador de electrones es el agua

de electrones, y aquellos otros que usan azufre-hierro. Pero ambos comparten algunas características importantes como el hecho de tener algunas proteínas que si bien son diferentes, están muy relacionadas. Ambos centros de reacción contienen un *complejo proteico heterodimérico*. Es interesante el que los dos tipos se encuentren en grupos muy diferentes de eubacterias, lo cual sugiere que el ancestro de los procariontes fotosintéticos actuales puede haber tenido un complejo proteico mucho más simple, quizá monomérico. De hecho, se ha sugerido que la duplicación genética de este hipotético ancestro puede haber provocado el paso desde un conjunto proteico homodimérico hasta otro heterodimérico.

La noción de que todas las eubacterias derivan de un ancestro común fotosintético se ve reforzada por otra similitud entre los dos tipos de centros de reacción. En ambos tipos, una quinona sirve como aceptor inicial de electrones y se ve precedida por una molécula de pigmento clorofílico en la cadena de transporte electrónico. Así, además del núcleo de la proteína heterodimérica, los primeros pasos en la cadena de transporte electrónico son similares entre todos los procariontes fotosintéticos conocidos. *Esta similitud sugiere que todos los procariontes fotosintéticos comparten un ancestro común que presentaba una molécula de pigmento clorofílico precediendo a un aceptor de electrones de tipo quinona.*

Los dos centros descritos se asocian a dos sistemas fotosintéticos diferentes que coexisten hoy día en las cianobacterias y en los eucariotes foto-

sintéticos (Fig. 6.12). El escenario evolutivo más simple para la existencia de dos tipos de centros de reacción en las cianobacterias, es que los dos tipos de bacterias, uno poseyendo el tipo feofitina-quinona y el otro hierro-azufre, se fusionaran genéticamente para dar lugar a un procarionte fotosintéticamente quimérico. Inicialmente, los dos fotosistemas pueden haber operado independientemente, y solo después llegar a ligarse como ocurre hoy día en las cianobacterias.

Esta hipótesis viene bien para explicar cómo pueden haber evolucionado las reacciones luminosas en plantas y cianobacterias. Las reacciones implican la participación de dos fotosistemas, llamados fotosistema I y fotosistema II, cada uno de los cuales se asocia con su propia cadena de aceptores y dadores de electrones (Fig. 6.12). El fotosistema I tiene un centro de reacción que contiene una proteína de hierro y azufre, mientras que el fotosistema II lo tiene del tipo feofitina-quinona. Con la excepción de las cianobacterias, los procariontes poseen aparatos fotosintéticos que son análogos o bien al fotosistema I o al fotosistema II, pero no ambos.

Como hemos señalado, la hipótesis más simple es la de que las cianobacterias evolucionaran desde algún tipo de procarionte quimérico que resultara de la fusión de ambos tipos de bacterias. Evidencias recientes indican que el *fotosistema I* puede optimizar la eficiencia del *fotosistema II* bajo condiciones aeróbicas. Siendo así, la fusión de ambos tipos de bacterias puede haber sido preadaptativa en un mundo fotosintético con una atmósfera que inicialmente careciera de mucho oxígeno.

Lo que no se sabe es si el ancestro quimérico de las cianobacterias fue oxigénico, como las especies actuales, o evolucionó posteriormente para usar el agua como dador de electrones y reducir el dióxido de carbono, liberando oxígeno. Las bacterias anoxigénicas no utilizan agua como dador de electrones sino otras moléculas como sulfuro de hidrógeno, tiosulfato o hidrógeno. Una posibilidad es que el ancestro quimérico, que poseería rudimentariamente los fotosistemas I y II, adquiriera la capacidad de usar compuestos químicos menos reducidos que el sulfuro de hidrógeno pero más que el agua. Sería el caso del catión Fe^{+2} , el cual sería oxidado a Fe^{+3} . Los electrones liberados habrían sido utilizados por el ancestro para oxidar el dióxido de carbono, mientras que el flujo electrónico habría sido utilizado para bombear protones a través de membranas y establecer los gradientes necesarios para fabricar ATP.

Sin duda, *la innovación metabólica más importante en la historia del planeta fue la evolución de la fotosíntesis*. Pero necesitamos saber mucho más sobre el origen evolutivo de los procariotas fotosintéticos oxigénicos y anoxigénicos. En la actualidad hay sólo aspectos aislados de información. Lo único claro es que la fotosíntesis tuvo efectos biológicos y físicos muy dramáticos, los cuales modularon el curso posterior de la historia evolutiva.

De los datos paleogeoquímicos se deduce que, tras su aparición inicial, los procariotas productores de oxígeno se multiplicaron y diversificaron ampliamente durante el eón Arqueano (Knoll 1992) (Fig. 6.7). Como consecuencia, la productividad global de éstos se incrementó y así, a principios del Proterozoico, la tasa de producción de oxígeno excedía la del consumo. En algún momento entre 2800 y 2400 Ma, la atmósfera de la Tierra llegó a tener ya entre el 1-2% de la concentración actual (Fig. 6.2). El resultado físico fue la generación de una atmósfera enriquecida en oxígeno que, sin duda, restringió los hábitats para la vida anaeróbica y favoreció la proliferación de los organismos aeróbicos. Desde entonces, ha tenido lugar una diversificación de las pautas aeróbicas del metabolismo siguiendo diferentes vías evolutivas. De esta forma, *el oxígeno, el producto de desecho de las ciano-bacterias arqueanas, se definió como agente selectivo, provocando la evolución de muchos organismos tolerantes al mismo*.

4. Origen y evolución inicial de los eucariotas

4.1. Endosimbiosis

La oxigenación de la atmósfera proterozoica por las cianobacterias generó un ambiente físico desfavorable para las bacterias incapaces de tolerar oxígeno libre. Algunos procariotas aeróbicos poseen en su cadena respiratoria todas las características esenciales que se encuentran en las mitocondrias, los orgánulos de los eucariotas donde tiene lugar la respiración celular. Esta es la pauta metabólica más importante de consumo de oxígeno, degradación de glucosa y generación de ATP. En este sentido, la mitocondria utiliza el producto de desecho de la fotosíntesis, produciendo dióxido de carbono y agua. Por otro lado, el cloroplasto produce carbohidratos y libera oxígeno como resultado de la fotosíntesis. En cierto modo, los primeros "ecosistemas" de la Tierra pueden haber consistido en asociaciones de bacterias consumidoras de oxígeno (tipo "mitocondria") y bacterias productoras de oxígeno (tipo "cloroplasto") (Fig. 6.13). Estas comunidades procarióticas habrían usado la energía de la luz solar y reciclado compuestos químicos esenciales para la fotosíntesis y la respiración celular.

Dicho ecosistema podría tener algo que ver con el origen de las primeras células eucarióticas. Este es precisamente el fundamento de la denominada "*teoría de la endosimbiosis*", propuesta a finales del siglo XIX y relanzada por

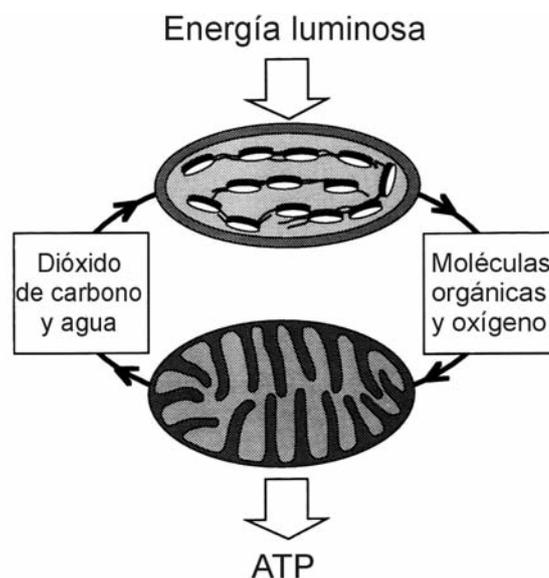


Figura 6.13. Relaciones recíprocas entre los requerimientos fisiológicos de cloroplastos (arriba) y mitocondrias (abajo). Niklas (1997)

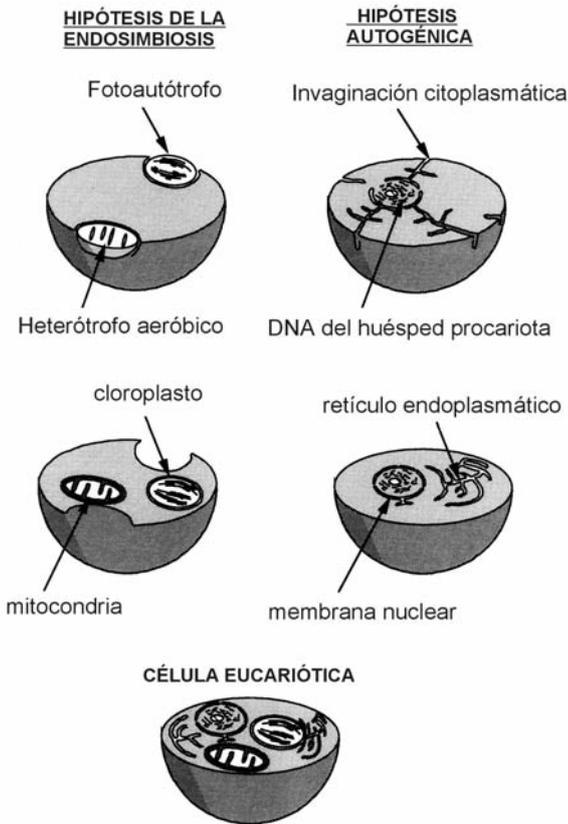


Figura 6.14. Comparación entre la teoría endosimbiótica y la teoría autogénica. Niklas (1997)

Lynn Margulis en la década de los setenta. Dicha teoría sostiene que las células eucarióticas son la consecuencia evolutiva de asociaciones previas de tipos diferentes de procariotas (Margulis 1970). Más concretamente, la teoría argumenta que las mitocondrias evolucionarían desde bacterias aeróbicas autónomas y que los plastos lo harían desde bacterias parecidas a las actuales cianobacterias (Fig. 6.14). Se han propuesto diversos modelos bacterianos entre las especies actuales. Por ejemplo, un organismo similar a *Paracoccus denitrificans* pudo ser el ancestro de los simbioses mitocondriales. *Paracoccus* perteneciente al grupo alfa de las proteobacterias o bacterias púrpura, posee un metabolismo muy similar al de las mitocondrias y quizá más importante es que tiene un rRNA muy parecido (Margulis & Swartz 1998). Otro ancestro posible para las mitocondrias es el género *Bdellovibrio*, una gamma proteobacteria. Para los plastos, los ancestros más plausibles son cianobacterias cocoides o afines (ej. cloroxibacterias) (Fig. 6.27). En cualquier caso, una vez que las protomitocondrias y protocloroplastos consiguieran entrar en una célula huésped, ambos continuarían funcionando

del mismo modo, pero en el interior de la nueva célula.

Existen varias propuestas para el modo en que la endosimbiosis pudo haber tenido lugar. Uno de ellos es por *endocitosis*, la habilidad para incorporar una partícula exterior a la célula rodeándola con una porción de membrana externa y después invaginando la partícula encapsulada dentro de una microvacuola. El argumento endocítico se apoya en la presencia de una membrana doble tanto en mitocondrias como en plastos. Quizá el hospedante no pudo digerir a los organismos que introducía por carecer de rutas metabólicas adecuadas, y entonces se adaptó a sobrevivir con ellos en su interior (en este sentido, las mitocondrias y plastos serían el resultado de una “cena indigesta”). Sin embargo, la habilidad para flexionarse y formar microvacuolas apenas está desarrollada en las células procarióticas. La limitada endocitosis de procariotas es un argumento en contra de la teoría de la endosimbiosis. Salvo, claro está, que el organismo hospedante en realidad fuera un eucariota o un organismo similar, con capacidad citótica.

Como alternativa está la posibilidad de que las protomitocondrias y protocloroplastos evolucionaran desde parásitos procariotas internos. Esta hipótesis se apoya en los propios procariotas parásitos actuales tales como las bacterias aeróbicas de los géneros *Bdellovibrio* o *Daptobacter*, las cuales tienen la capacidad de atacar a otras y meterse en su interior para acabar con su material genético. Alternativamente, se instalan durante un tiempo en el espacio periplasmático de la célula hospedante (Margulis & Swartz 1982). Quizá en el pasado, un parásito similar se metió dentro de una célula hospedante anaeróbica que le proporcionara algún tipo de nutriente. A su vez, el endoparásito podría haber beneficiado a su huésped consumiendo oxígeno y desintoxicándolo. En este sentido, el primer eucariota sería el resultado de una enfermedad curada con beneficio mutuo.

Cualquiera que fuera el caso, los primeros endosimbiontes probablemente no fueron completamente benignos. Debido a su replicación interna, la célula huésped tendría que haber adoptado algún mecanismo genético de control de esta replicación. Esto puede tener que ver con la pérdida de trozos del genoma de plastos y mitocondrias que se observa en los eucariotas actuales. Los endosimbiontes también libe-

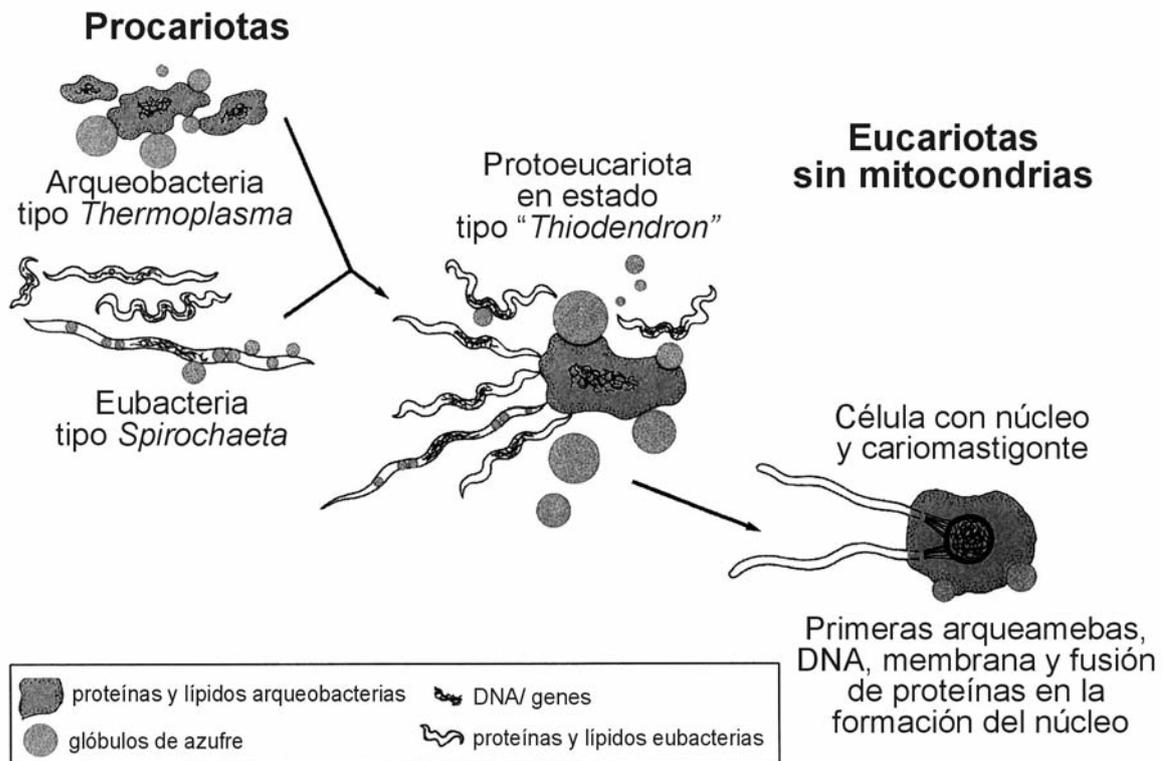


Figura 6.15. Origen de la quimera eucariótica con cariomastigote a partir de un consorcio bacteriano. Margulis et al. (2001)

raron materiales “exóticos” que pueden haber sido tóxicos para sus células huésped; por ejemplo, las mitocondrias actuales producen abundantes agentes oxidantes que pueden, de hecho, dañar a los organismos procarióticos. En consecuencia, debe haber muchas relaciones genéticas y fisiológicas implicadas en el proceso mediante el cual las antiguas agregaciones evolucionaran hacia células eucarióticas.

La endosimbiosis es un fenómeno real en la naturaleza (Margulis & Swartz 1998). Muchos experimentos demuestran que es posible simbiotizar amebas con bacterias patógenas, con beneficios para ambos organismos. Se ha visto, además, que suele tener lugar la transferencia de material desde el cromosoma bacteriano hasta el núcleo de la ameba. Por otro lado, hay pruebas de que el DNA se mueve con bastante facilidad entre compartimentos celulares (Bell 1992).

La hipótesis de la endosimbiosis tiene detractores, los cuales argumentan que los orgánulos evolucionaron por diferenciación e invaginación de áreas de membrana que llegaron a quedar atrapadas en el interior de la célula (Cavalier-Smith 1975, Scagel et al. 1987). Esta alternativa se llama *hipótesis autogénica*

(Fig. 6.14). Es particularmente atractiva para la evolución del núcleo y del sistema de endomembranas (retículo endoplasmático, aparato de Golgi, lisosomas y otros orgánulos de membrana simple). Pero la hipótesis autogénica encuentra el mismo problema que la anterior en cuanto al mecanismo de endocitosis. De hecho, para que cualquiera de las dos hipótesis fuera correcta, habría que admitir que la flexibilidad y fusibilidad de las membranas de las primeras células habría diferido de las de las actuales. La hipótesis autogénica no tiene en cuenta las dramáticas diferencias en el genoma de los actuales plastos y mitocondrias, ni tampoco la naturaleza conservativa de las secuencias de DNA de los plastos.

Hay que señalar que las hipótesis autogénica y endosimbiótica no son mutuamente excluyentes. Las mitocondrias y plastos podrían haber evolucionado por endosimbiosis y la envuelta nuclear y el retículo endoplasmático por autogénesis. Un tamaño celular mayor puede también haber favorecido una amplificación de los sistemas de membranas (Niklas 1994).

Existen también hipótesis endosimbióticas para el origen del núcleo eucariótico y de los sistemas internos de membranas, en este caso

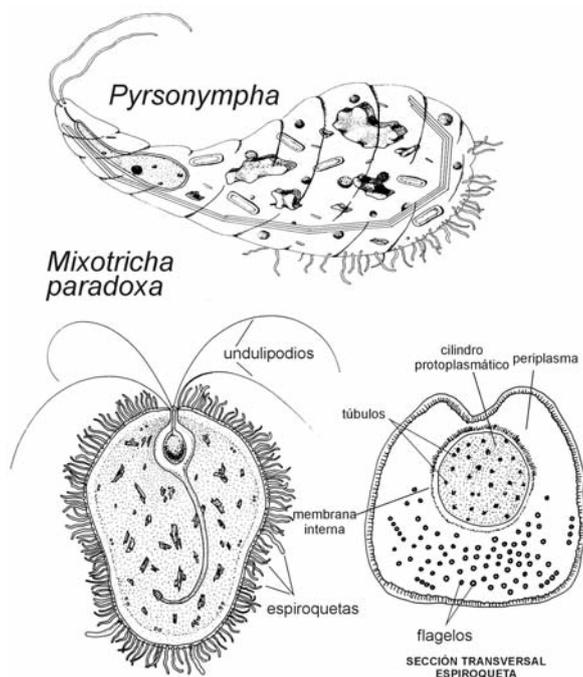


Figura 6.16. Algunos de los organismos implicados por Lynn Margulis en la explicación del origen de los eucariotas premitocondriales. Dyer & Obar (1994)

en asociación con la génesis de los undulipodios (Fig. 6.15). El estudio detallado de los undulipodios revela una asombrosa uniformidad de estructura a lo largo de una gran variedad de organismos (algas, ciliados, mixomicetos,...) (Margulis et al. 2001). Estos siempre tienen un diámetro aproximado de un cuarto de micrómetro y, en sección transversal, muestran una disposición en forma de “disco de teléfono”, con nueve pares de minúsculos microtúbulos que rodean otro par situado en el centro. Este modelo, que se conoce con el nombre de 9+2, se encuentra en la célula reproductora masculina del toro, de la ballena y del ginkgo, en los cilios de nuestros pulmones, tráqueas, en las antenas de las langostas, en los cilios del paramecio, en las zoosporas de los hongos acuáticos. Además siempre surgen de un *cinetosoma*, que se compone de nueve tripletes de microtúbulos dispuestos en círculo. Las paredes de todos estos microtúbulos contienen dos proteínas parecidas, las alfa y beta tubulinas. Se piensa que estas estructuras 9+2 no habrían podido originarse por vías distintas en protistas, plantas y animales, sino que deben tener un origen común.

Los microorganismos candidatos para el origen de los undulipodios son las espiroquetas, las bacterias más veloces del microcosmos. Algunas espiroquetas pueden haber vivido como comensales en torno a cistes, en ocasio-

nes penetrándolas y alimentándose de ellas. Las espiroquetas tienen tendencia a adherirse a superficies y, cuando nadan juntas, suelen hacerlo al unísono. Algunas espiroquetas contienen microtúbulos (Fig. 6.16). Las espiroquetas actuales aún se integran fácilmente en uniones simbióticas a efectos de movilidad. En la porción terminal del intestino de una termita australiana (*Mastotermes*) vive *Mixotricha paradoxa*, una protista que está totalmente cubierto de cilios. Sin embargo, sólo cuatro de ellos son undulipodios genuinos. El resto son en realidad unas 500.000 espiroquetas del género *Treponema*, que se encuentran adheridas a la superficie, se alimentan juntas y ondulan sincrónicamente (Fig. 6.16). La única misión de los cuatro pequeños undulipodios de *Mixotricha* es cambiar de dirección. La hipótesis de las espiroquetas no ha sido probada, pero sugiere una simbiosis todavía más antigua que la de los plastos y las mitocondrias. Existen eucariotas sin mitocondrias, como *Trypanosoma*, que sin embargo posee mitosis, lo que hace pensar que conserva intactos los sistemas de motilidad de las espiroquetas.

Para el origen del núcleo, Lynn Margulis ha sugerido un modelo a través de la asociación entre una arqueobacteria y una eubacteria (Fig. 6.15). La primera sería un termoacidófilo como *Thermoplasma* o *Sulfolobus*, el cual generaría sulfuro de hidrógeno para proteger a la segunda, una eubacteria heterótrofa móvil comparable a *Spirochaeta* u *Hollandina*, la cual oxidaría los sulfuros hasta azufre. El consorcio se generaría por la presión de selección en favor de una natación rápida para evitar el oxígeno en ambiente acuático. Existe una contrapartida actual de dicho consorcio, denominada “*Thiodendron latens*”. El núcleo se originaría como un componente del cariomastigonte, un sistema común en protistas actuales sin mitocondrias (Fig. 6.15). Según Margulis et al. (2001), a través de este proceso, el núcleo habría evolucionado en ancestros cariomastigotes al menos cinco veces (arqueamebas, calonífidios, clorófitos, ciliados y foraminíferos). Este modelo de fusión quimérica sintrófica encuentra apoyo en la comparación de secuencias de las proteínas de la motilidad (Margulis & Sagan 1995). Quizá el problema fundamental sigue siendo la confirmación de que la célula huésped inicial era una arqueobacteria (Niklas 1997).

Los orígenes endosimbióticos de mitocondrias y cloroplastos son confirmados de forma

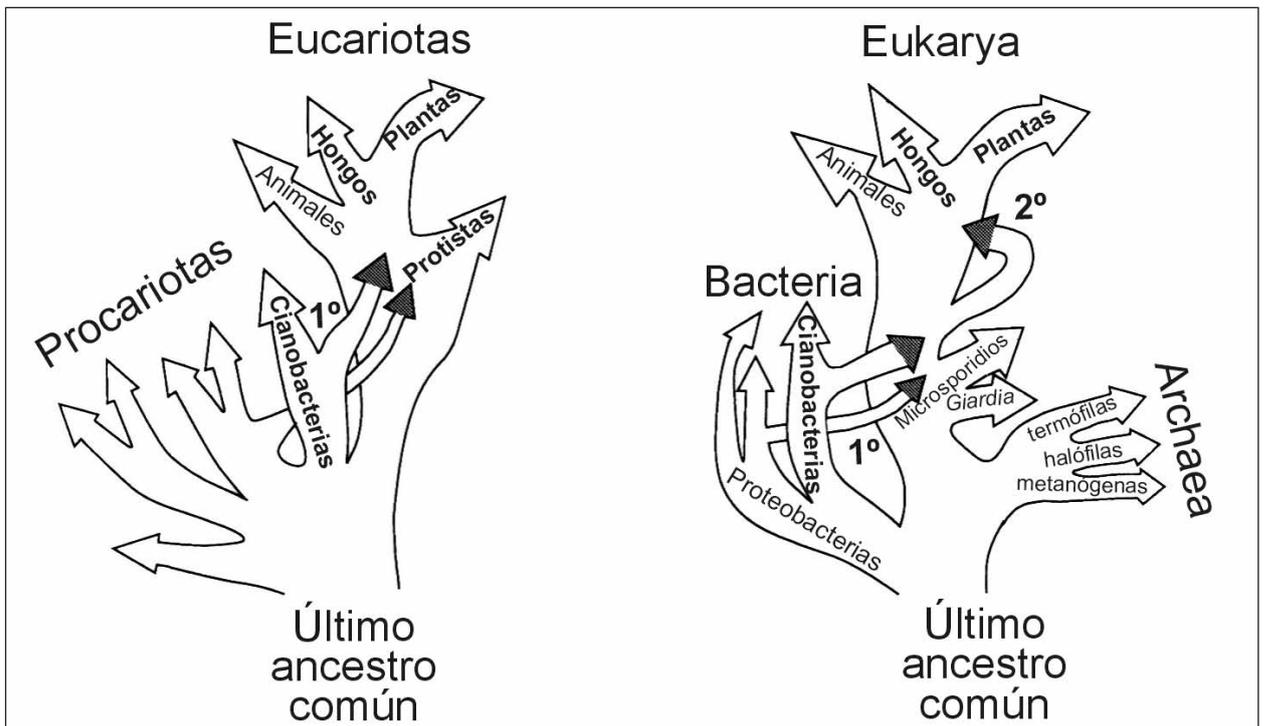


Figura 6.17. Representación de las teorías de filogenia molecular de Woese et al. (1990) y Rivera & Lake (1992) para el origen de los eucariotas

incuestionable por muchos datos. En los años sesenta, Carl Woese construyó una hipótesis filética para los orígenes de eucariotas a través de las secuencias de nucleótidos de rRNA de eucariotas y procariotas actuales. Sus datos indican que los plastos y las mitocondrias de eucariotas extinguidos descienden de grupos muy diferentes de procariotas de vida libre. En concreto, las secuencias del cloroplasto se alinean a la perfección con las de cianobacterias actuales, mientras que las de mitocondrias lo hacen con proteobacterias (Woese & Fox 1977, Lang et al. 1999). Esta hipótesis filética sigue encajando con todos los datos que se van descubriendo sobre la bioquímica y biología molecular de procariotas. Es también compatible con los rasgos esenciales de la clasificación de las bacterias (Woese 2000). Por añadidura, los plastos y mitocondrias son del tamaño apropiado para haberse generado a partir de procariotas; sus membranas internas tienen varios enzimas y sistemas de transporte que recuerdan a aquellos encontrados en la membrana externa que encapsula las bacterias actuales (Cattolico 1986). Ambos orgánulos se duplican durante la división de la célula eucariótica por un proceso que se parece mucho a la división binaria de las bacterias, tienen ribosomas de tamaño bacteriano y con la misma sensibilidad a los antibióticos, como la estreptomycinina; y ambos contienen DNA en forma de molécula circular no asociada

con histonas u otras proteínas, como ocurre en eucariotas.

La versión moderna del árbol de la vida es reticulada, y no invariablemente ramificada, como creyó Darwin. Toda la evidencia disponible indica que los eucariotas son el resultado de la transferencia lateral de linajes procarióticos separados (Woese et al. 1990, Margulis & Swartz 1998) (Fig. 6.17). Pero el árbol reticulado de la vida es todavía más curioso porque hay una gran cantidad de pruebas de que algunos linajes fotosintéticos eucarióticos pueden haber derivado desde eventos endosimbióticos secundarios (Lee 1999). El evento endosimbiótico primario fue una relación establecida entre procariotas del tipo de las cianobacterias y otros de tipo no-fotosintético, durante la cual el endosimbionte fotosintético transfirió parte de su autonomía a la célula huésped cediéndole parte de su genoma (Lipps 1993). Este evento al final daría lugar a las algas rojas y verdes. En cada uno de estos linajes, el plasto es un orgánulo de doble membrana, cuya membrana interna deriva de la membrana externa del endosimbionte fotosintético, y cuya membrana externa deriva de una vesícula creada por el procariota hospedante.

Sin embargo, los cloroplastos de otros grupos algales tienen más de dos membranas (tres en euglenófitos y dinófitos, cuatro en crip-

tófitos, haptófitos, heterocontófitos y clorarcariofitos). Estas membranas “supernumerarias” habrían podido producirse cuando un eucariota no fotosintético adquiriera por endocitosis a un eucariota fotosintético y consiguiera su cloroplasto como evento endosimbiótico secundario. El *nucleomorfo*, un orgánulo similar a un núcleo que aparece entre la segunda y la tercera membrana de los cloroplastos, puede ser un vestigio del núcleo del eucariota fotosintético ingerido. Así, aún cuando el plasto de doble membrana evolucionara una sola vez como consecuencia de una endosimbiosis primaria, los organismos tradicionalmente denominados algas probablemente son polifiléticos debido a que algunos linajes tienen plastos que son claramente los vestigios reducidos de eucariotas fotosintéticos.

4.2. Reproducción sexual y meiosis

La evolución del núcleo eucariótico presagió un cambio importante en el modo en que las células se dividían y reproducían. Los procariontes se reproducen por *división binaria*, durante la cual, el único cromosoma bacteriano se replica y cada una de las copias nuevas se instala en cada célula (Fig. 6.18). Ambas copias del cromosoma duplicado se unen a la superficie interior de la membrana celular y después son separadas por el propio crecimiento de la porción de membrana que interviene en el proceso. Durante las fases finales de esta fisión binaria, la célula bacteriana se estrangula y acaba por dividirse.

En eucariotas, la división celular es mucho más compleja, aunque también implique la duplicación de los cromosomas y la producción de dos células nuevas. A diferencia del caso anterior, los duplicados de cada cromosoma eucariótico, o cromátidas homólogas, están unidos entre sí por una estructura denominada *centrómero*. Los eventos que resultan en la duplicación de los cromosomas de los eucariotas y la división del núcleo en dos nuevos núcleos reciben el nombre de *mitosis*. Se trata de un proceso mediante el cual se obtienen dos nuevos núcleos genéticamente idénticos. La distinción entre mitosis y *citocinesis* es importante porque la mitosis no siempre es seguida por la separación celular o citocinesis. Cuando la citocinesis no tiene lugar, la célula incrementa en tamaño y duplica el número de núcleos. Cuando hay mitosis repetidas en ausencia de

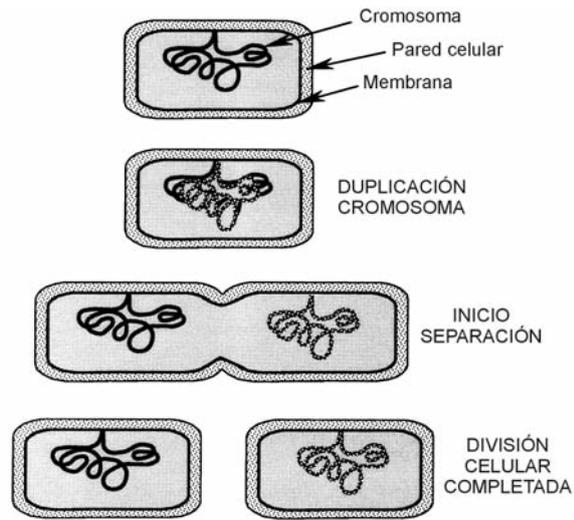


Figura 6.18. División binaria bacteriana. Nótese como el cromosoma se encuentra unido a la membrana. Niklas (1997)

citocinesis se produce una célula multinucleada.

Se ha sugerido que el centrómero es homólogo de la zona terminal de la replicación bacteriana (Maynard-Smith & Szathmáry 2001). Esta sugerencia se basa en la comparación entre la replicación bacteriana y una forma atípica de mitosis llamada *pleuromitosis*. Hay que recordar que el cromosoma bacteriano es un haz simple y circular de DNA. La replicación cromosómica comienza en un sólo lugar, procede en ambas direcciones alrededor de la tira de DNA, y finaliza en un sólo lugar denominado “*terminus*”. Por contraposición, la replicación cromosómica en la mayor parte de los eucariotas implica un aparato bipolar que surge de los dos finales opuestos de la célula en división. Cada cromosoma eucariótico está unido al ecuador por su centrómero. Parece difícil de predecir cómo lo segundo podría evolucionar desde lo primero. Sin embargo, algunos eucariotas primitivos tienen una forma inusual de mitosis llamada *pleuromitosis*. En estos organismos las dos mitades del aparato mitótico (huso) se hallan dispuestas una enfrente de la otra. Los centrómeros se unen a la cara interna de la membrana nuclear de forma muy parecida a lo que ocurre con el cromosoma bacteriano. Así, es posible que el centrómero de los cromosomas lineales eucarióticos haya derivado del *terminus* del cromosoma circular procarionte que, en algún momento, adquirió carácter lineal.

Las ventajas selectivas de la transformación desde un cromosoma circular a uno lineal no

parecen obvias a primera vista. Sin embargo, si hay limitaciones para la tasa de replicación cromosómica, el hecho de tener un solo lugar de replicación puede haber limitado el incremento del tamaño genómico de procariontes, porque sabemos que éste aumenta con la tasa de división celular en la mayor parte de los organismos (Niklas 1997). Así, una ventaja de la linealidad del cromosoma eucariótico sería la existencia de varios sitios para la replicación, lo cual podría haber permitido un incremento en el tamaño del genoma con un incremento concomitante en la duración de la división celular.

Resulta predecible que los escenarios evolutivos de la mitosis tengan relación con el origen de los cromosomas, los cuales independientemente de su forma y tamaño, no son más que agregados de genes. Cómo y por qué se produjeron estos agregados son preguntas que de momento no tienen una respuesta clara. En principio parece lógico que los genes no conectados necesiten más tiempo para replicarse que aquellos que están conectados. Sin embargo, la agregación de genes puede ser selectivamente positiva. En primer lugar, porque los genes independientes pueden que sean partidos de forma desigual durante la división celular, por lo que las células resultantes tendrían composiciones genéticas muy diferentes. En segundo lugar, mientras que los genes no ligados podrían replicarse a velocidades diferentes y, por tanto, competir entre sí por los recursos dentro de la misma célula, los genes ligados mantienen la misma tasa de replicación. Una tercera ventaja de los genes ligados sería la supresión de la replicación genética "egoísta" a través de mutaciones en otros *loci*. En cierto sentido, *la unión de genes serviría a la "democratización"* de las agregaciones de moléculas genéticas potencialmente competitivas. Sigue siendo materia de conjetura cómo los genes se unieron para formar los primeros cromosomas y cómo se las arreglaron para disponerse en una secuencia ordenada. Es obvio, sin embargo, que ello ocurrió antes de la evolución de la mitosis y de los primeros eucariotas.

La mitosis no está diseñada para producir variación genética, aparte de posibles mutaciones aleatorias o daños accidentales a los cromosomas. Los individuos genéticamente idénticos pueden que sean ventajosos para un organismo muy bien adaptado a un ambiente estable. También pueden ser útiles cuando el organismo es capaz de migrar si las condiciones cambian. Igualmente lo serán para un organis-

mo cuya fisiología y morfología sean suficientemente plásticas como para modificarse en función de cambios ambientales (plasticidad fenotípica).

Sin embargo, en los grandes períodos de cambio, la habilidad de muchos organismos para migrar o dispersarse a lo largo de grandes distancias presenta importantes limitaciones. Por tanto, la variación genética es deseable en una población debido a que proporciona oportunidades para producir variantes fisiológicas y morfológicas que puedan sobrevivir a los grandes cambios ambientales o colonizar ambientes nuevos. Así, la reproducción sexual y la recombinación genética han evolucionado independientemente en varios linajes; probablemente porque producen una variación genética importante entre los individuos de una población biparental.

La reproducción sexual y la asexual no son mutuamente exclusivas. Muchos eucariotas unicelulares se reproducen asexualmente por mitosis. Estos tipos de organismos se benefician de la variación genética resultante de la reproducción sexual cuando las condiciones ambientales cambian, y de los de la reproducción asexual cuando el ambiente se mantiene estable y no amenaza al crecimiento y la supervivencia.

La reproducción sexual ha evolucionado solamente entre los eucariotas debido al hecho de que se precisa la consecución de la meiosis y una organización nuclear. Para comprender el significado de la meiosis hay que considerar, en primer lugar, que dentro del ciclo vital de todos los organismos que se reproducen sexualmente existe al menos una célula cuyo núcleo contiene parejas homólogas de cromosomas. Durante la meiosis, el número diploide queda reducido a la mitad, produciéndose cuatro células haploides. La importancia de reducir el número cromosómico a la mitad es elemental: las nuevas células haploides acabarán por fusionarse en una nueva célula diploide durante el proceso de la reproducción sexual. Por otro lado, si el número cromosómico no se redujera a la mitad, en cada reproducción sexual dicho número se doblaría indefinidamente.

Como ya hemos comentado, existe un debate enconado sobre si la variación genética que resulta de la reproducción sexual es siempre beneficiosa desde el punto de vista evolutivo (Wesson 1993). Se puede pensar que no

desde la visión de que la reproducción sexual origina un porcentaje de organismos que no estarían bien adaptados al ambiente de los parentales. Por tanto, habría un coste energético importante. En contraposición, hay que tener en cuenta que el coste en descendientes inadaptados sólo será alto cuando los dos parentales tengan rasgos genéticos muy diferentes. Y, por otro lado, no debemos olvidar que *la reproducción asexual no queda excluida por el hecho de que un organismo incorpore la reproducción sexual*. Normalmente existe cierta interacción con el ambiente, el cual determina las frecuencias y tasas de uno y otro tipo de reproducción (Ridley 1993).

Debido a que la reproducción sexual requiere células diploides y la división meiótica, las cuestiones críticas son: (1) ¿cuál fue la primera ventaja selectiva de la diploidía? (2) ¿cómo evolucionó la diploidía? A la primera podemos responder aduciendo que la diploidía enriquece el acervo genético de una población. Cada célula diploide contiene parejas de homólogos que pueden portar alelos diferentes. Una población puede consistir en células diploides con individuos homocigóticos y heterocigóticos, lo cual puede definir una gran variabilidad bioquímica, fisiológica, morfológica y de comportamiento. De hecho, *existe correlación entre la diploidía y la complejidad de las interacciones del desarrollo* (Patterson 1999). Otra ventaja de la diploidía es que los cromosomas dañados pueden usar sus homólogos para reparar los trozos de DNA afectados. Recordemos que durante la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos se emparejan y, durante esta unión, se puede producir esta reparación. Algunos autores sostienen que la meiosis y el sexo han evolucionado como mecanismos de respuesta a la presión del DNA para ser reparado (Niklas 1997). Esta hipótesis gana credibilidad si tenemos en cuenta que muchos organismos unicelulares extinguidos (y antiguos, de hecho) muestran un ciclo vital que implica un célula haploide de vida larga y una célula diploide de vida corta. Una alternativa es la conocida como *hipótesis del transposón* (Levin & Bergstrom 2001). La denominación deriva de que la primera misión de los transposones parece ser la de hacer copias de sí mismos (Fedoroff 2000); es decir, en cierto sentido son “parásitos genómicos”. La hipótesis argumenta que la fuerza directriz para el origen del sexo fueron secuencias parásitas de DNA que resul-

taron exitosas promoviendo ciclos de fusión cromosómica y segregación meiótica.

No se sabe con seguridad cómo evolucionaron la diploidía y la meiosis, pero es concebible que las primeras células diploides que resultaran de la fusión de dos haploides (singamia), se beneficiaran del equivalente a lo que ha sido denominado “*vigor híbrido*”: la mayor parte de las mutaciones deletéreas son total o parcialmente recesivas y afectan menos al organismo heterocigótico que al homocigótico. Las primeras células diploides pueden haber evolucionado por fusión accidental de células haploides, que luego permanecieran unidas dando lugar a una entidad más eficaz. Por supuesto, una ventaja adicional del mantenimiento de la condición diploide puede haber sido la habilidad para reparar cualquier daño en la doble hélice del DNA.

Asumiendo que los primeros eucariotas fueron haploides, *las células diploides podrían haber evolucionado como consecuencia de una mitosis no disyuntiva* (Maynard-Smith & Szathmáry 2001). Esto es, las primeras células diploides eucarióticas pueden haber sido autopoliploides. Este fenómeno se llama *endomitosis* y es frecuente en muchos organismos unicelulares. En oposición a los beneficios de la heterosis o cruzamiento, la ventaja selectiva inmediata de esta diploidización puede haber sido la de conferir una relación superficie-volumen más pequeña en relación con la condición haploide. Esta puede haber permitido a las células diploides una mayor eficiencia metabólica que la de sus contrapartidas haploides.

La meiosis puede también haber sido seleccionada como método de división celular que readquiere la condición haploide ancestral, lo cual podría haber sido ventajoso cuando hubiera limitación de nutrientes, ya que las células haploides crecen más rápidamente que las diploides. Se ha sugerido que los ciclos vitales primitivos en los que se alternan fases haploides y diploides en organismos de reproducción asexual pueden estar en el origen del sexo ya que proporcionarían un mecanismo pre-existente para una reducción regular del número cromosómico (Margulis & Sagan 1998).

El registro fósil no arroja mucha luz sobre si los primeros eucariotas fueron diploides o dicarióticos. Se puede comprender que resulte complicado estimar el número cromosómico de una célula fósil. De hecho, el “núcleo” identificado para algunas células proterozoicas podría no

ser un núcleo de hecho sino un artefacto de la degradación de alguna parte del citoplasma (Schopf 1993). Tampoco dice mucho el registro fósil sobre la evolución de la meiosis y de la reproducción sexual, excepto en el hecho de identificar el momento en que evolucionaron los primeros organismos sexuales. Aunque algunas células eucarióticas fósiles parecen haber sido preservadas en el momento de “fusionarse”, ello podría también no ser más que el final de una mitosis (Broogs et al. 1999). Existen muchas ambigüedades en este terreno, las cuales frustran con frecuencia a los paleontólogos.

4.3. Registro proterozoico de eucariotas

Para la mayoría de los paleobotánicos, el fósil eucariótico más antiguo es *Grypania*, un organismo cilíndrico de 0,5 m de longitud y 2 mm de diámetro, encontrado en Michigan, con una cronología de 2100-1900 Ma (Han & Runnegar 1992), con rasgos que sugieren un alga verde unicelular sifonada próxima a algunas dasicladáceas (Runnegar 1994). Hay quienes sostienen que algunos palinomorfos de la *Formación Gunflint* (1900 Ma) son en realidad, eucariotas con el núcleo colapsado (Stewart & Rothwell 1993) (Fig. 6.9). Parece, pues, que los eucariotas inician su andadura evolutiva en la última fase precámbrica, el Proterozoico (2500-543 Ma). Algunos autores prefieren recurrir a los hallazgos geoquímicos, en particular algunos tipos de *esteroides*, para sostener que las pri-

meras evidencias de vida eucariótica se remontan al Arqueano terminal, en torno a 2700 Ma (Brocks et al. 1999, Summons et al. 1999) (Fig. 6.7). La síntesis de esteroides puede haber sido una propiedad emergente de la endosimbiosis mitocondrial (Margulis & Dolan 2002). Para fabricar membranas flexibles, los eucariotas utilizan esteroides, moléculas complejas de lípidos tetracíclicos que precisan oxígeno atmosférico para su proceso de síntesis. Los esteroides lubrican las proteínas de las membranas, facilitando la flexibilidad y la formación de vesículas.

En torno a 1200 Ma, en rocas con carbonatos silicificados de la *Formación Huntington*, en el ártico canadiense (Butterfield et al. 1990, Butterfield 2000), se han descrito *Bangiomorpha pubescens* y otros fósiles permineralizados de afinidad con bangiofícidas (Fig. 6.7). Los fósiles tienen un estado de preservación excelente y se han podido cortar en secciones finas en varios planos. Se trata de filamentos uniseriados de 15-45 mm de diámetro y hasta 2 cm de longitud. Los filamentos consisten en células discoidales envueltas en una vaina transparente con constricciones regulares. Las células se disponen en grupos de ocho sobre el eje central del filamento. Un hallazgo posterior, aunque relevante por la presencia de multicelularidad, es el de Spitzbergen, *Formación Svanbergfjellet* (Butterfield et al. 1994), 800-700 Ma (Fig. 6.7). Aquí hay algas de afinidad con Cladophorales: talo filamentososo muy ramificado de hasta 1 cm de longitud, y células cilíndricas grandes (50-

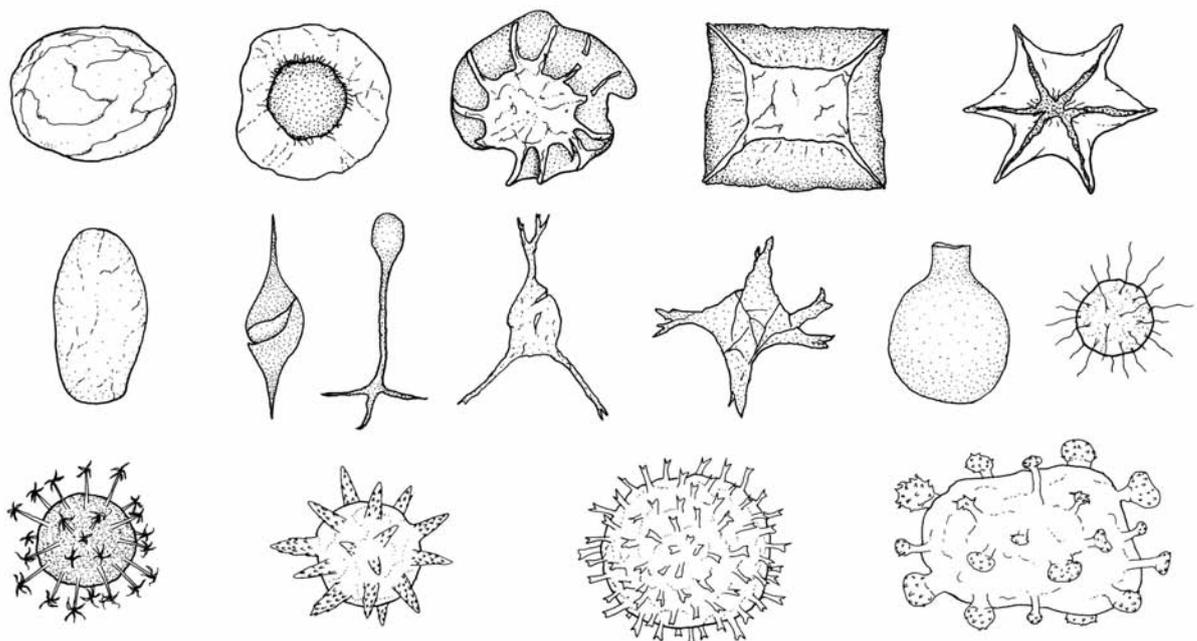


Figura 6.19. Variabilidad morfológica de acritarcos precámbricos

800 mm de diámetro), unidas a las células adyacentes por placas septales.

Los primeros microfósiles relevantes para la evolución de eucariotas son los denominados *acritarcos*, cuya aparición más temprana se sitúa en torno a 1900-1700 Ma, en China, siendo difusas las evidencias previas (Knoll 1992). Las rocas que los contienen, incluyen igualmente algunos derivados característicos de esteroides. Los acritarcos exhiben características estructurales que dejan pocas dudas de su origen eucariótico (Fig. 6.19). En algunas microfotografías se aprecia cómo tenían núcleos separados por una membrana. La mayor parte de ellos representan endocistes de paredes gruesas y cubiertas de células móviles de protistas planctónicos, aunque algunos podrían ser estructuras reproductoras de talófitos (cistes, aplanósporas, zigotos) o quizá carcasas de huevos de zooplancton. Algunos son, sin duda, ficomas de prasinofíceas (grupo de algas verdes unicelulares), como el género devónico y post-devónico *Tasmanites*. El *ficoma* es un estado vegetativo sin motilidad del ciclo de ciertos flagelados, caracterizado por una pared que contiene esporopolenina.

La aparición de los acritarcos es explosiva, lo cual sugiere, para muchos, un cierto éxito ecológico, una radiación. Igualmente importante es que no se constata continuidad estratigráfica entre bacterias y acritarcos, es decir, no

la hay entre formas procariotas y eucariotas. Para Margulis & Dolan (2002), esta brusquedad es una prueba de que *la endosimbiosis es más importante que la selección natural en la evolución biótica*. Una idea sugerente, aunque discutible, pues los acritarcos plantean problemas filogenéticos y evolutivos de gran alcance, exacerbados porque se desconoce la naturaleza biológica de la mayor parte de los microfósiles con el grado de discriminación deseado. Lo que realmente se mide son morfoespecies o paleoespecies y la diversidad es *diversidad* de morfos, no sabemos si de especies, géneros, o quizá familias. Por otro lado, cabe la posibilidad de que los hiatos bioestratigráficos se deban a problemas tafonómicos más que a discontinuidades bióticas reales.

Los acritarcos del Paleoproterozoico o Proterozoico Inferior (2500-1600 Ma) muestran pocos rasgos de provincialidad y, entre ellos, predominan las formas de paredes psiladas (*leiosféridos*) (Knoll 1994) (Fig. 6.19). Durante el Mesoproterozoico o Proterozoico Medio (1600-900 Ma), hay una mejor preservación, así como incremento del tamaño (hasta 2 mm) y de la diversidad, con aparición de *esferomórficos estriados* y *acantomórficos*, los cuales presentan una ornamentación a base de procesos superficiales, a veces ramificados. Los acantomorfos son, sin embargo, más típicos del Neoproterozoico o Proterozoico Superior (900-

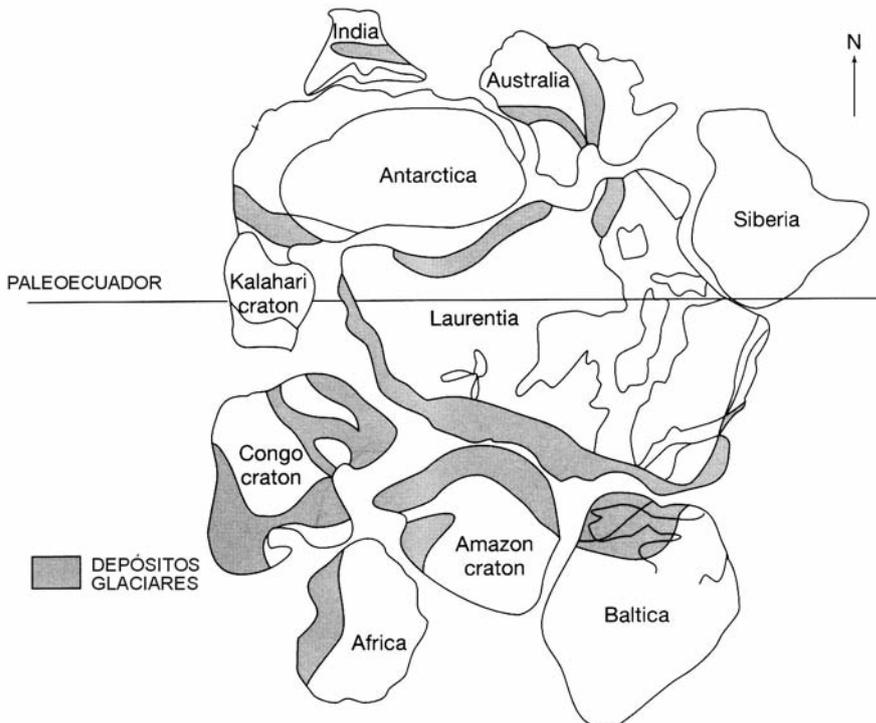


Figura 6.20. Distribución de tillitas (evidencias de glaciación) durante el Proterozoico Superior. Willis & McElwain (2002)

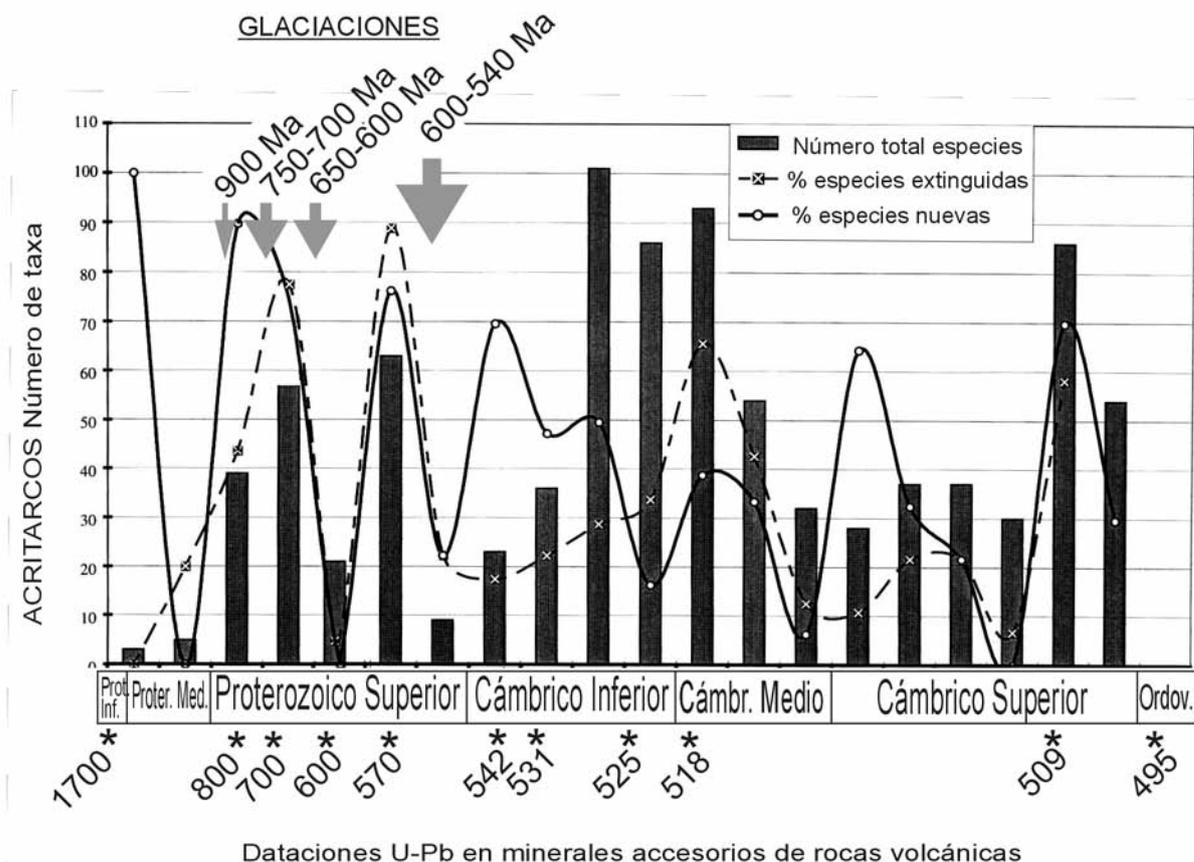


Figura 6.21. Relaciones entre la diversidad y las tasas de extinción y creación de especies de acritarcos durante el Proterozoico y el Cámbrico. Las glaciaciones del Proterozoico Superior parecen relacionadas con la variación en el número total de especies. Adaptado de Vidal & Moczydlowska-Vidal (1997) y Knoll (1994)

543 Ma) y períodos posteriores (Fig. 6.19). De hecho, no se han encontrado antes de 1100 Ma. Los acritarcos *vasiformes* son también típicos del Neoproterozoico (Fig. 6.19) (Vidal & Moczydlowska-Vidal 1997). Es de resaltar que, globalmente, los acritarcos precámbricos son mayores que los paleozoicos. En la bioestratigrafía del Precámbrico los acritarcos tienen un gran valor, mucho mayor que los estromatolitos.

A partir de la variación de acritarcos, se ha establecido que una parte del Proterozoico Superior, entre 800 y 650 Ma, representa uno de los hitos más importantes en la evolución de los organismos eucariotas, teniendo lugar una extraordinaria diversificación, en concordancia con las primeras evidencias de vida multicelular (Knoll & Lipps 1993). Sin embargo, el 75% de los taxa que se originan entre 800 y 650 Ma, desaparecerán durante la glaciación Varangeriense (650-600 Ma, máximo en 610-600 Ma). Los acritarcos posteriores también incluyen formas ornamentadas, pero pertenecientes a especies diferentes. Se han encontrado depósitos glaciares de esa edad en Argentina, Uruguay, Brasil y Namibia (Fig.

6.20). En realidad, el Varangeriense supone sólo la conclusión de una serie sucesiva de crisis glaciares, cuyos mecanismos climáticos siguen siendo un puzzle para los paleoclimatólogos (Harland et al. 1990, Briggs 1995). Así, precediendo a la glaciación Varangeriense, hay signos de dos períodos glaciares más atenuados durante el Congo Inferior (900 Ma) y Esturtiense (750-700 Ma). La última pulsación fría proterozoica, durante el Siniense inferior (600-543 Ma), representó nuevamente una catástrofe para los biota marinos (Fig. 6.21).

En el Cámbrico Inferior (543-520 Ma), se dan circunstancias de recalientamiento global, intensa fosfogénesis y eustasia. Estos cambios implican también variaciones en los isótopos de oxígeno y estroncio de sedimentos marinos (Schopf 1994). Puede que sea también el momento de la máxima fragmentación de Rodinia, la cual ocasionó la apertura de nuevos mares someros y océanos y afectó a la composición atmosférica y pautas de circulación marina y atmosférica (Eerola 2001). Es el momento de la "explosión cámbrica" de invertebrados marinos, y coincide con una nueva diversifica-

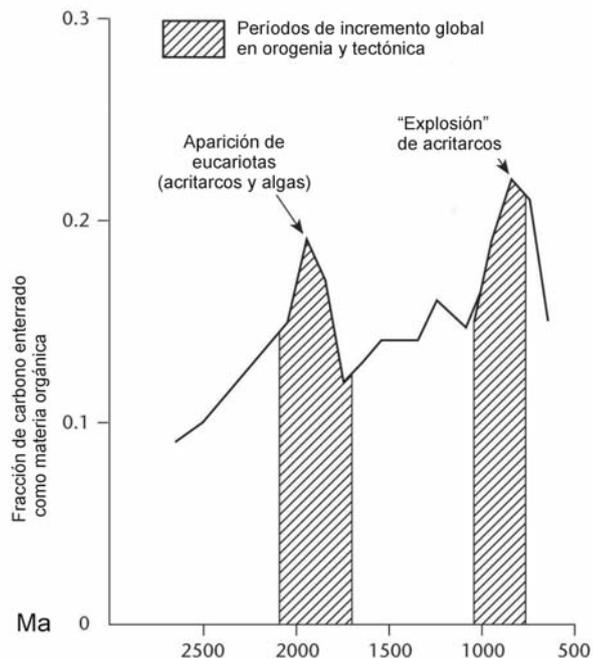


Figura 6.22. Tasas de enterramiento de carbono entre 3000 y 500 Ma, de acuerdo con los análisis isotópicos de carbonatos en rocas sedimentarias (Des Marais et al. 1992). El enterramiento de carbono orgánico es un indicador de la tasa de incorporación de oxígeno a la atmósfera

ción de fitoplancton acantomórfico (Fig. 6.21). Es obvio que debe haber alguna conexión entre ambas "explosiones". Por ejemplo, los acritarcos pudieron representar la base alimentaria de los invertebrados cámbricos (Butterfield 2001). Hay que notar, por otro lado, que la tasa de renovación de especies es muy elevada durante todo el Proterozoico Superior y la mayor parte del Cámbrico (Fig. 6.21).

Aparte de la indudable importancia de las glaciaciones como factor de estrés climático que puede causar extinción y reapertura de nichos ecológicos, se ha sugerido que la aparición y diversificación inicial de los eucariotas puede haber tenido lugar bajo la influencia de un incremento en el oxígeno atmosférico (Knoll 1994a, 1994b, 1996). Para demostrar esta hipótesis necesitamos algo más que evidencias de organismos aeróbicos, pues ello derivaría exclusivamente en una argumentación circular. Existen dos indicadores geoquímicos que proporcionan registros independientes para esos períodos: la fracción isotópica de carbono y la de sulfuro.

Los análisis isotópicos de carbono de carbonatos en rocas sedimentarias pueden dar una indicación de los momentos de enterramiento del carbono orgánico. Cuando el carbono orgánico es enterrado, queda blindado de los proce-

sos de oxidación, permitiendo la liberación del oxígeno (el que antes estaba como dióxido de carbono) hacia la atmósfera. Sabemos que entre 2200 y 1800 Ma y entre 1000 y 700 Ma, hubo incrementos episódicos en la tasa de enterramiento de carbono orgánico (Des Marais et al. 1992, Willis & McElwain 2002) (Fig. 6.22). Por otro lado entre 1050 y 640 Ma se ha detectado que hay un cambio en el proceso de producción de sulfuros, desde una situación bajo condiciones anaeróbicas hasta otra en condiciones más aeróbicas (Canfield & Teske 1996). Ambas líneas de evidencia apuntan hacia un incremento en la disponibilidad de oxígeno libre entre 2200 y 540 Ma. Cuando estas tendencias se confrontan a las evidencias geológicas de orogenia y movimiento de placas, se hace bastante aparente la existencia de una relación (Fig. 6.22).

Si asumimos que los eucariotas vienen representados por la aparición de los acritarcos, hay que asumir que existía la mitosis. Esto genera las bases para la aparición de la meiosis y, por tanto, de los ciclos de vida con reproducción sexual, la cual está necesariamente acompañada de la meiosis. Lo cierto es que la enorme diversificación de formas que acontece a finales del Precámbrico y luego continúa durante el Cámbrico tiene mucho que ver con el advenimiento de la reproducción sexual y es un argumento en favor de que la eucariosis debió ya estar establecida a finales del Precámbrico. Schopf (1992) ha descrito la existencia de formas que podrían representar tétradas post-meióticas de algas. Es el caso de *Eotetrahedron*. Así, las esporas triletas resultantes serían meiósporas. De hecho, la cicatriz trirrasgada suele ser el resultado de la existencia de contacto en una fase tetraédrica.

5. Adquisición de la estructura multicelular

La multicelularidad se presenta cuando dos o más células vecinas se adhieren, interactúan y comunican fisiológicamente. Entre los organismos multicelulares, el contacto físico directo entre células adyacentes se produce mediante algún tipo de conexión especializada (desmosomas, plasmodesmos, etc), que implica la existencia de filamentos y diferentes tipos de proteínas a través de las cuales se pueden establecer procesos de transporte selectivo.

No se conoce ningún procarionta que produzca ninguno de los tipos de conexión que caracterizan a los eucariotas. Hay procariontas coloniales y filamentosos, sobre todo entre los cianófitos y las mixobacterias, pero no conexiones citológicas. No obstante, se han descrito algunos canales citoplásmicos denominados *microplasmodesmos*, entre algunos procariontas, aunque sigue sin estar claro si se produce transporte de metabolitos a través de ellos. Si fuera así, la multicelularidad en un sentido amplio no sería un fenómeno exclusivo de los eucariotas. Si no, la ausencia de vida multicelular entre los procariontas sugeriría que la evolución del núcleo y de los demás orgánulos fue un requisito previo o una condición colateral de la multicelularidad.

Parece claro que *la multicelularidad evolucionó varias veces entre los eucariotas*, hecho que debe estar ligado a la existencia de alguna ventaja selectiva. Margulis (1981) ha ofrecido una explicación interesante. Esta autora señala que las células pueden dividirse y moverse, pero no hacer las dos cosas al mismo tiempo, lo cual sería un problema para los organismos

unicelulares suspendidos en agua porque las células en división podrían hundirse hasta profundidades donde la fotosíntesis es imposible. Asimismo, no pueden escapar de los predadores. Algunos organismos, como los ciliados, han elaborado mecanismos que se apartan algo de la división mitótica convencional. Otros han retraído sus cilios de forma permanente y abandonado la motilidad. Otros tienen fases móviles en diferentes momentos de su ciclo vital. Sin embargo, una solución evolutiva de gran valor sería dejar que las células en mitosis permanecieran unidas y especializar una de ellas en la motilidad y la otra en la división celular. De acuerdo con este modelo, *la evolución de la mitosis habría creado un dilema que se resolvió con la multicelularidad*.

Pero esta presión de selección no debe haber sido tan importante, porque hay muchos organismos unicelulares que sin poder dividirse y moverse al mismo tiempo, continúan siendo exitosos. Estamos obligados a contemplar la evolución de la multicelularidad como algo que aconteció por diferentes razones y en diferentes grupos. En circunstancias ideales, a uno le gus-

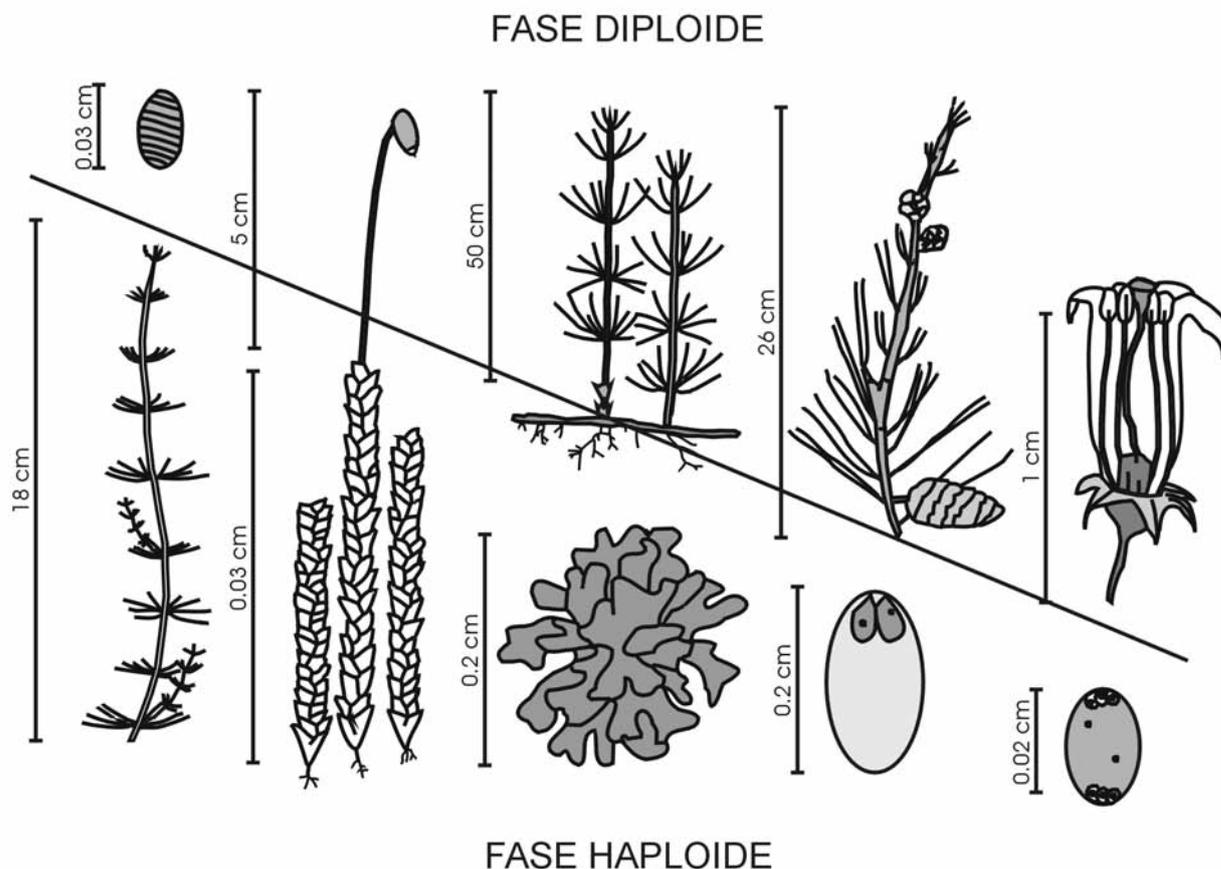


Figura 6.23. Relaciones dimensionales entre la generación esporofítica y gametofítica en diversos grupos de plantas. De izquierda a derecha: carófitos, musgos, *Equisetum*, *Pinus*, angiospermas. Niklas (1997)

taría explicar cada origen por separado, pero ello no es posible porque no tenemos formas transicionales entre la condición ancestral unicelular y la condición derivada multicelular. No se conocen, por ejemplo, algas pardas unicelulares, y si se encontraran en el registro fósil sería muy difícil separarlas de las rojas o verdes (Taylor & Taylor 1993).

A primera vista, las ventajas de la multicelularidad parecen obvias. Una planta multicelular puede continuar viva después de su reproducción sexual. Por el contrario, una planta unicelular con reproducción sexual debe convertirse a sí misma en un gameto o célula sexual y, desde la perspectiva de su población, deja de existir. *La multicelularidad puede haber sido favorecida al concurrir la persistencia genética.* Incluso, en algunos ciclos vitales hay fases multicelulares que alternan con otras unicelulares. La multicelularidad en una o dos fases incrementaría la oportunidad de divergencia morfológica y anatómica, lo cual a su vez la de adaptarse a un contexto ambiental cambiante. Por añadidura, la multicelularidad puede haber sido intercalada en diferentes fases del ciclo.

Otra ventaja de la multicelularidad sería la de adquirir la habilidad para especializar células en tejidos, y tejidos en órganos. Por otro lado, compartimentar el cuerpo en células incrementa el volumen de un organismo y la superficie total de membranas celulares, lo cual aumenta la capacidad de intercambio de productos químicos entre las células y el ambiente externo. Otra ventaja sería la de incrementar la resistencia de un organismo al movimiento del agua o del aire. Otra sería que cualquier porción de la planta puede quedar aislada si ha sido atacada por un patógeno o dañada de algún otro modo. La multicelularidad permite un mayor tamaño y se sabe que los organismos grandes se ven menos afectados por pequeños cambios en la temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes: *la multicelularidad posibilita la homeostasis.* Finalmente, un tamaño grande se suele correlacionar con una vida más larga (Niklas 1997). En términos generales, la multicelularidad ha sido una precondition para la supervivencia y el éxito reproductor de la vida al aire libre.

Quedan muchas cuestiones por resolver. Por ejemplo, por qué las fases diploide y haploide de los ciclos vitales tienen diferentes duraciones. Jenkins & Kirkpatrick (1995) han propuesto un modelo evolutivo, según el cual *los*

ciclos vitales que retienen ambas fases serían evolutivamente inestables. Los componentes del modelo son las mutaciones, la recombinación genética y otros aspectos de la biología de la reproducción. La citada inestabilidad explicaría por qué la mayor parte de las algas verdes tienen un ciclo dominado, bien por la fase haploide o bien por la diploide, y por qué, en el curso de la evolución de plantas terrestres, la fase diploide ha ido incrementando progresivamente su duración y tamaño (Fig. 6.23). Técnicamente, todas las plantas tienen ciclos vitales mixtos, en los cuales la fase multicelular haploide alterna con la fase multicelular diploide, pero hay una clara línea evolutiva hacia la reducción de la fase haploide.

6. Consideraciones filogenéticas y delimitación de los grandes grupos de organismos

6.1. Hipótesis sobre LUCA

¿Cuál es el origen del genoma ancestral de los eucariotas? ¿Existe algún organismo actual que pueda representarlo? Tanto la hipótesis autogénica como la endosimbiótica sugieren que el primer eucariota apareció desde algún tipo de genoma bacteriano. Así, el último ancestro común a todos los organismos vivos (*LUCA, last universal common ancestor*) debe haber sido algún tipo de procariota cuyo genoma nuclear tuviera cierta similitud con el primer organismo eucariótico (Cairns-Smith 1982). Si hubiera estado implicado un sólo genoma procariótico nuclear, entonces podríamos decir que los eucariotas son monofiléticos, a pesar de haberse diversificado tan enormemente. Sin embargo, los intentos de identificar ese ancestro común a través de datos moleculares han llevado a resultados muy controvertidos a pesar de los grandes esfuerzos empleados (<http://www.archabac.u-psud.fr.html>).

Muchos modelos se basan en la comparación de secuencias de rRNA, pues los ribosomas tienen una presencia universal en todos los tipos celulares. Woese & Fox (1977) relacionan el último ancestro común con el concepto de *progenote*, una entidad viviente con relaciones rudimentarias entre genotipo y fenotipo; quizá un organismo modular, no celular, inexistente en la actualidad (Fig. 6.6). Hay, sin embargo, quien ha discutido sobre si el progenote era el último ancestro común o era anterior al

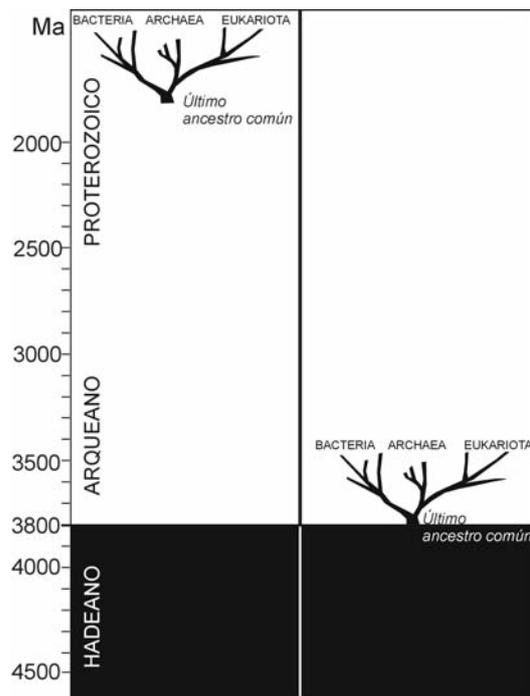


Figura 6.24. Discrepancia entre dos estimas cronológicas de la base del árbol filogenético. Izquierda: comparación de secuencias de proteínas (Doolittle et al. 1996); derecha: calibración de la edad de microfósiles (Mooers & Redfield 1996). Se han desarrollado modelos que producen estimas intermedias (Gu 1997)

mismo. El progenote, para muchos, sería el antecesor del primer organismo celular, el cual para muchos sería un *eocito*, es decir, una arqueobacteria hipertermófila, como *Sulfolobus* o *Thermoplasma* (Howland 2000).

Los relojes moleculares pueden producir cuadros filogenéticos muy dispares. Doolittle et al. (1996) han estudiado diferentes enzimas metabólicas para quince grupos filogenéticos basales. Sus conclusiones sitúan a LUCA en torno a los 2000 Ma de antigüedad (Fig. 6.24). En otro estudio, calibrando la edad de microfósiles precámbricos, Mooers & Redfield (1996), establecen que LUCA tendría una antigüedad de 3500 Ma, es decir casi 1500 Ma de diferencia con los resultados de Doolittle et al. (1996) (Fig. 6.24). Hay que decir que en el trabajo de Doolittle se asumió una tasa constante de sustitución de aminoácidos, lo cual no es aceptable. Gu (1997), utilizando la misma base de datos de Doolittle, ha corregido algunos supuestos errores y estimado que la divergencia tendría lugar en torno a 2500 Ma.

Las implicaciones del debate son importantes y parece claro que las técnicas de calibración deben refinarse todavía considerablemente si se quiere ofrecer un cuadro coherente con

la evidencia paleontológica. Los relojes moleculares presentan muchas limitaciones, especialmente cuando se aplican a eventos muy tempranos de la evolución. En particular, las tasas evolutivas no son constantes, las estimas de la distancia se ven influenciadas por procesos de transferencia horizontal y las sustituciones dobles o múltiples son difíciles de detectar. Incluso si se estiman bien las distancias evolutivas, el factor tiempo suele permanecer indefinido. Quizá por ello, algunos árboles, como veremos, resultan incongruentes con el registro fósil. Sería deseable encontrar alguna propiedad interna en las propias secuencias que indicara la edad evolutiva.

En este sentido se han orientado algunas investigaciones que han establecido preliminarmente un rango cronológico de aminoácidos (Trifonov & Bettecken 1997). Hipotéticamente, desde dicha secuencia temporal se podría configurar un árbol filogenético más realista. La idea parte de la base de que los aminoácidos más antiguos deberían estar sobrerrepresentados en las primeras proteínas; o sea, que la composición de aminoácidos sería una estima de la edad de la proteína. Así, a través, de un “reloj de glicina” aplicado a 100 especies, Trifonov (1999) ha concluido que las eubacterias son más antiguas que las arqueobacterias y que los hongos lo son más que las plantas y los animales (Fig. 6.25).

El trabajo de Trifonov contradice la opinión general de que las arqueobacterias extremófilas son los candidatos ideales para LUCA. No existe la menor prueba directa de que los primeros organismos eran hipertermófilos, pero las evidencias indirectas parecen ser abrumadoras (Dyer & Obar 1994, Margulis & Swartz 1998). Hace unos 3500-4000 Ma, cuando la vida pudo comenzar, el planeta estaba caliente. Las arqueobacterias hipertermófilas habrían soportado las altas temperaturas gracias a la existencia de chaperoninas, las cuales se pegan al DNA para impedir su desestructuración molecular. Como muchas veces antes, las dudas podrían ser mejor resueltas a través del trabajo de campo. Recientemente, Huber et al. (2002) han descubierto un nuevo organismo en surgencias hidrotermales de Islandia, *Nanoarchaeum equitans*, cuya afinidad taxonómica con las arqueobacterias no está clara. El tamaño (unos 400 nm) y genoma (unas 500.000 bases) de este extremófilo serían intermedios entre los micoplasmas y algunos virus como el CVK2 de *Chlorella*. ¿Deberíamos buscar a

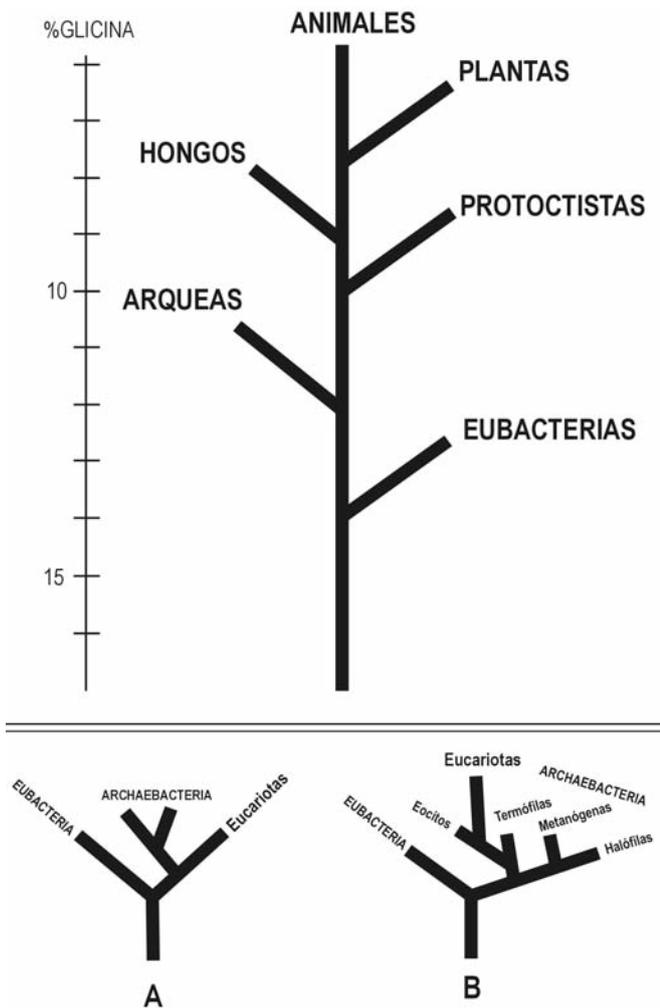


Figura 6.25. Filogenia y cronología de los principales eventos evolutivos, según un reloj de glicina, aplicado a cien especies (Trifonov 1999). Se parte de la base de que la composición relativa de aminoácidos supone una estima de la edad de la proteína. Compárese (abajo) con los modelos convencionales establecidos por comparación de secuencias de rRNA y proteínas: A (Woese et al. 1990), B (Rivera & Lake 1992)

LUCA entre las recientemente descubiertas nanoarqueas?

Hasta el momento, ningún grupo de procariontes actuales aparece claramente identificado como la fuente de ese primer genoma eucariótico. Esto sugiere que esa separación entre eucariotas y procariontes podría haberse producido casi al mismo tiempo o muy poco después del comienzo de la propia evolución orgánica. Alternativamente, esta incapacidad para identificar el ancestro puede ser una consecuencia de algún problema metodológico, por ejemplo relacionado con la escasez de datos moleculares disponibles. Otra posibilidad es la de que *la transferencia lateral del genoma haya ocurrido varias veces, tantas que la memoria filética de las moléculas usadas para proporcionar hipótesis filogenéticas (rRNA, proteínas, y demás) se*

haya “deteriorado” por la multiplicidad de eventos.

6.2. Estimando los tiempos de divergencia de eucariotas

Una idea bastante generalizada supone que hubo una evolución eucariótica previa a la aparición de los primeros fósiles indicadores de eucariosis (*Grypania*, acritarcos). La paleontología se encuentra ahora con el reto de encontrar organismos nucleados en períodos anteriores a 2100 Ma (Fig. 6.7). Un reto esperanzador, pues durante la última década, la “edad mínima” del contingente eucariótico se ha reducido casi 400 Ma. Los dilemas surgen a la hora de calibrar durante cuánto tiempo estuvieron esos protoeucariotas en la Tierra antes de ser descubiertos como fósiles. Para ello se recurre de nuevo a la comparación de secuencias de ácidos nucleicos entre especies actuales de procariontes y eucariotas unicelulares amitocondriados (Woese et al. 1990, Schlegel 1994, Sidow & Thomas 1994, Woese 1994, Dyer & Obar 1994).

Los estudios citados sostienen que los eucariotas son un grupo casi tan antiguo como los procariontes, y que la divergencia entre procariontes y protoeucariotas puede haber tenido lugar en torno a 3500 Ma (Fig. 6.26). Tal y como los conocemos hoy, los eucariotas no comenzarían su andadura hasta hace unos 2800 Ma, justo cuando se dan las primeras evidencias de aparición del ciclo del metano y la presencia de esteroides en los sedimentos bituminosos del Arqueano final (Fig. 6.7). El citoesqueleto y el núcleo habrían surgido en torno a 2800-2400 Ma, la adquisición de simbiontes se desarrollaría entre 2800 y 1900 Ma. Estos autores, así como muchos otros, suponen que, como los primeros fósiles de eucariotas ya serían fotosintéticos y la endosimbiosis del cloroplasto se considera un evento tardío, los fósiles representan eucariotas relativamente complejos. Se argumenta que las mitocondrias se incorporarían antes, porque éstas podrían haber sido necesarias para ciertas actividades de los cloroplastos como el procesado del glicolato y otros productos de desecho. Otra razón puede ser la toxicidad del oxígeno (las mitocondrias son desintoxicadores de oxígeno al usarlo

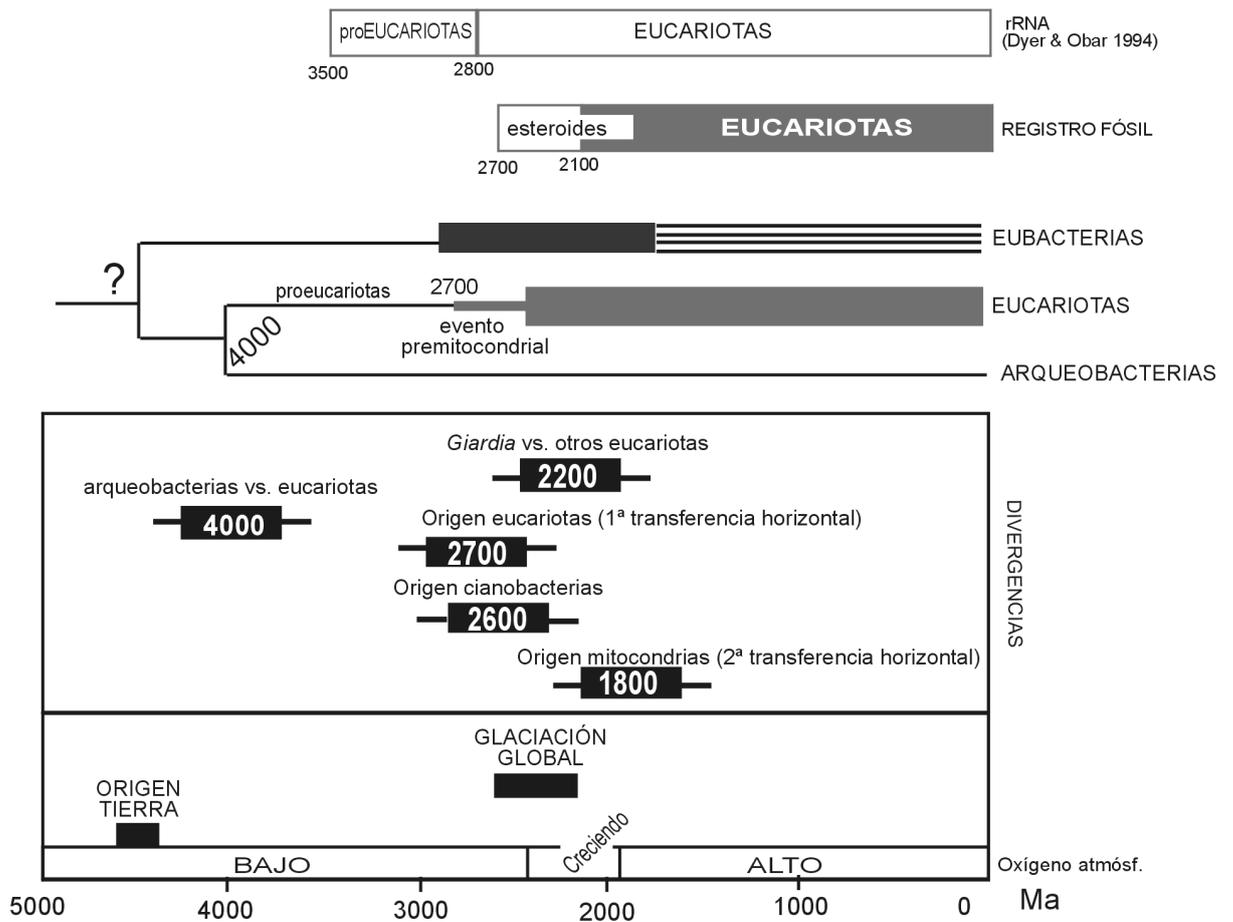


Figura 6.26. Modelo cronoevolutivo de Hedges et al. (2001), basado en la implicación de procesos de transferencia génica horizontal. El modelo es contradictorio con el de Dyer & Obar (1994) basado en la comparación de secuencias de rRNA y con el registro fósil, especialmente con el de cianobacterias. También con la idea general de que la incorporación de las mitocondrias fue anterior a la de los cloroplastos

en la cadena de transporte electrónico). Ello estaría en consonancia con la evolución de los esteroides. La selección puede haber tenido lugar primero para captar el oxígeno molecular y desintoxicar la célula. Una ventaja secundaria sería la flexibilidad de las membranas. En este caso, estaríamos ante un ejemplo de *preadaptación a nivel molecular*.

El problema con la comparación de secuencias genómicas, nuevamente, es que produce modelos a veces contrapuestos. Así, Hedges et al. (2001), sobre otra base de datos e implicando la existencia de procesos de transferencia génica horizontal, llegan a la conclusión de que habría una primera divergencia en torno a 4000 Ma para arqueobacterias y protoeucariotas, así como dos episodios de transferencia (Fig. 6.26). El primero sería premitocondrial, en torno a 2700 Ma, y el segundo mitocondrial y en torno a 1800 Ma. Las cianobacterias se habrían originado alrededor de 2600 Ma y la divergencia del primer eucariota sin mitocondrias (*Giardia*) en 2200 Ma. El modelo es contradictorio con la

temprana aparición de las cianobacterias en el registro fósil de estromatolitos (Fig. 6.7) y con la idea general de que la incorporación de las mitocondrias fue anterior a la de los cloroplastos.

Muchos de estos estudios asumen también que los eucariotas unicelulares que carecen de mitocondrias y peroxisomas representarían el legado evolutivo de esos primeros eucariotas, aunque se trataría ya de una fase evolutiva relativamente avanzada. Sería el caso de los diplomónidos *Giardia* y *Vairimorpha*. *Giardia* es un parásito intestinal de mamíferos, que carece de mitosis típica. *Vairimorpha* es un parásito de invertebrados, que no posee ni lisosomas, ni aparato de Golgi, ni motilidad. *Pyrrsonympha*, un simbionte obligado de termitas, sería otro ejemplo (Fig. 6.16). Otros géneros sobre los cuales se está investigando esta hipótesis son *Entamoeba*, *Caducea*, *Pelomyxa* y *Trichomonas* (Margulis & Dolan 2002). La hipótesis alternativa establece que todos estos organismos son el resultado de una evolución regresiva-

va que habría conllevado la pérdida o vestigialización de orgánulos (Cavalier-Smith 1998).

6.3. Filogenia y delimitación de los grandes grupos de organismos

El objetivo de la sistemática pasa por estructurar la diversidad biológica. Linneo (1735) distinguió los animales (*Animalia*) de los vegetales (*Plantae*) por el tipo de nutrición y la capacidad de desplazamiento. Una dicotomía útil, pero que no respeta el conocimiento actual sobre los grupos de seres vivos y sus relaciones de

parentesco: las plantas verdes, cuyas células están provistas de núcleo, están más relacionadas con los animales que, por ejemplo, con los cianófitos, que no son más que bacterias con capacidad de fotosíntesis.

Los dos criterios más antiguos en la definición de *reinos* de seres vivos han sido los niveles de organización y las formas de nutrición. Así, desde el esquema linneano, Haeckel (1866, 1894) propuso la creación de un tercer reino, *Protista*, para los organismos unicelulares. Dentro de los protistas, Haeckel separó los

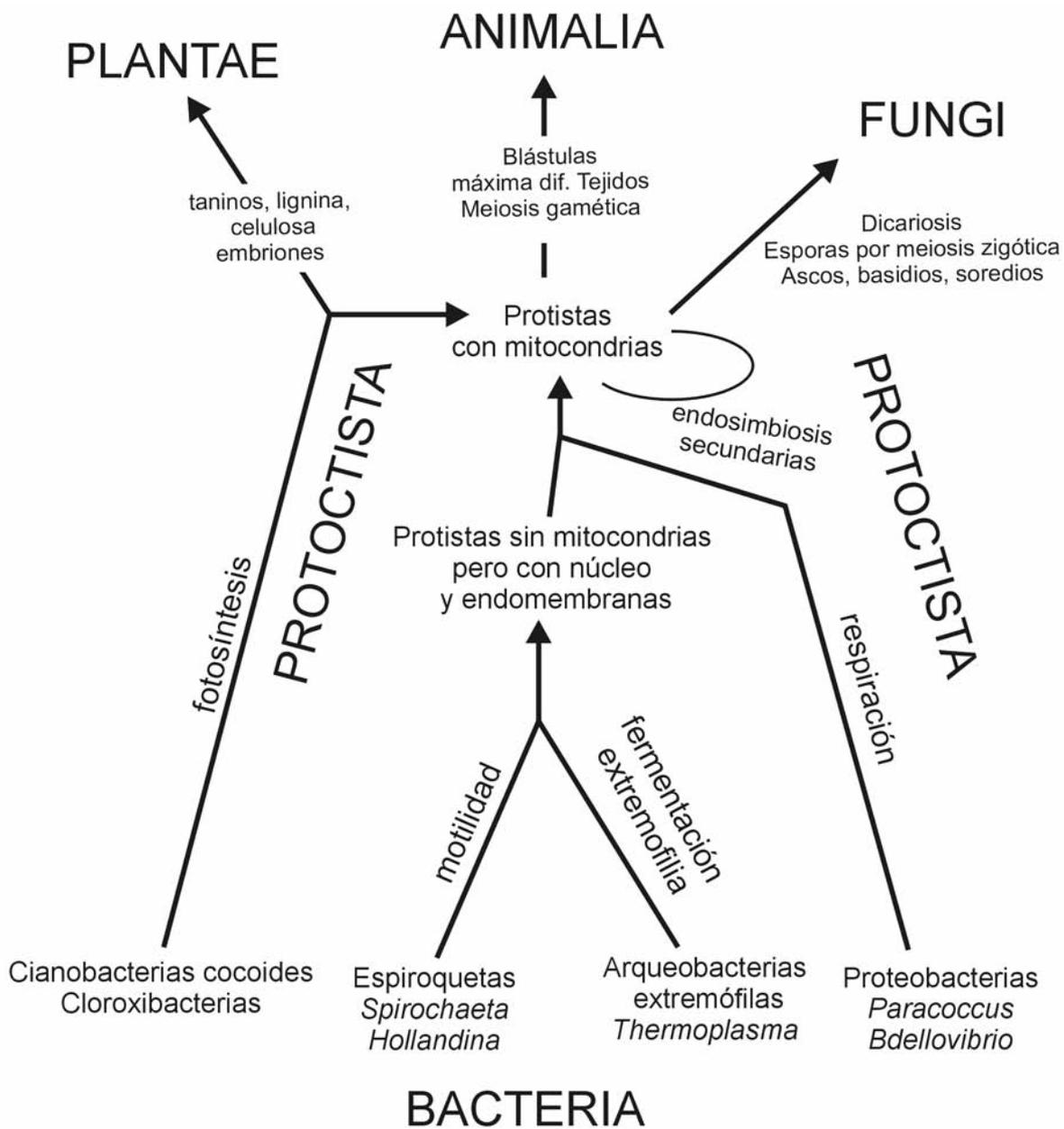


Figura 6.27. Relaciones evolutivas y endosimbiosis entre grupos basales de organismos, según Margulis & Dolan (2002) y Margulis & Swartz (1998)

Monera para incluir aquellos que carecen de núcleo (procariotas). Copeland (1938) distingue cuatro reinos: *Monera*, que incluye los organismos unicelulares sin núcleo, *Protoctista*, donde se agrupan los organismos unicelulares, coloniales o multicelulares simples (hongos, protozoos y algas), *Metaphyta* (*Plantae*), constituidos por organismos más complejos multicelulares, fotosintéticos y *Metazoa* (*Animalia*), que reúne a seres pluricelulares que carecen de clorofila y pasan en su desarrollo por los estadios de blástula y gástrula.

Whittaker (1959) incrementó el número de reinos de cuatro a cinco, por consideración especial de los hongos. Así, dos reinos agrupan a los organismos unicelulares, bien procariotas (*Monera*) o eucariotas (*Protista*), mientras que los pluricelulares se definen en función de la vía nutricional (*Plantae*, *Fungi* y *Animalia*). El sistema de Whittaker ganó popularidad después del trabajo de Margulis & Schwartz (1982) (Fig. 6.27).

Otros autores han fundamentado su estructuración primaria del mundo vivo en los procesos de simbiosis celular, así como en los avances que se han ido produciendo en citotaxonomía y quimiotaxonomía. Jeffrey (1982) reconoció un sistema con tres superreinos: *Acitota* (virus), *Procitota* (procariotas con dos reinos: *Bacteriobiota* y *Cyanobiota*) y *Eucitota* (eucariotas con cinco reinos: *Rhodobiota*, *Chromobiota*, *Chlorobiota*, *Mycobiota* y *Zoobiota*). Leedale (1974) creó un sistema denominado "pterópodo" (pie de ave), que coincide bastante con el sistema de Whittaker, pero excluye a los protistas de rango taxonómico; resultan así cuatro reinos: *Monera*, *Plantae*, *Fungi* y *Animalia*.

Whittaker & Margulis (1978), siguiendo un esquema similar al propuesto anteriormente por Whittaker, consideran dos superreinos, *Prokaryonta*, que incluye solamente el reino *Monera*, y *Eukaryonta* para comprender los reinos *Protista*, *Fungi*, *Plantae* y *Animalia*, con objeto de dar rango taxonómico a la que se ha considerado mayor discontinuidad sistemática de los seres vivos. Esta última idea ha sido recogida también más recientemente por Bold et al. (1989). Cavalier-Smith (1981), tomando en consideración la teoría autógena del origen de los eucariotas (Cavalier-Smith 1975) y las vías biosintéticas de la lisina, propuso la creación de nueve reinos. Consideró el reino *Prokaryota* con *Bacteria* y *Cyanophyta*, a partir del cual se originaría el reino *Eufungi*, que constituiría la

raíz para el resto de los eucariotas: *Uniflagellata*, *Animalia*, *Viridiplantae*, *Euglenida*, *Biliphyta*, *Chromophyta* y *Protozoa*. En un esquema posterior, Cavalier-Smith (1983) redujo el número de reinos a seis (*Bacteria*, *Protozoa*, *Plantae*, *Fungi*, *Animalia* y *Chromista*), y más adelante, planteó de nuevo la división de los seres vivos en 8 reinos (Cavalier-Smith 1989), dos para procariotas: *Archaeobacteria* y *Eubacteria*, y seis para eucariotas: *Archezoa* (protistas sin mitocondrias y peroxisomas), *Protozoa* (protistas con mitocondrias y peroxisomas), *Chromista* (heterocontos), *Plantae*, que incluye *Viridiplantae* (plantas y algas verdes) y *Biliphyta* (algas rojas y glaucófitos), *Fungi* (hongos verdaderos con pared de quitina) y *Animalia* (heterótrofos pluricelulares con colágeno).

Los trabajos recientes de secuenciación genética en eubacterias y arqueobacterias han inducido al mismo autor a reducir de nuevo el número de reinos a seis, como en el esquema de 1983 (Fig. 6.28). Aquí, Cavalier-Smith (1998) establece una filogenia en la que los cianófitos (*Prokaryota*, *Bacteria*, *Negibacteria*) aparecen en la base. A partir de un grupo de *Negibacteria* (bacterias Gram-) por pérdida de la pared externa y ciertas modificaciones en los ácidos nucleicos, derivaría el primer grupo de eucariotas: *Archezoa*, incluido en el reino *Protozoa*. Entre las principales innovaciones de este grupo se pueden citar la adquisición de un citoesqueleto desarrollado, flagelos y algunos orgánulos rodeados de membrana como el núcleo. Estos orgánulos derivarían, según Cavalier-Smith (1998), en un sistema de endomembranas (*teoría autógena*). Este grupo no poseía mitocondrias, sin embargo, por endosimbiosis, adquirieron las mitocondrias, peroxisomas y cloroplastos. Los primeros organismos así formados constituyen el reino *Protozoa*, donde se encuentran varios grupos tradicionalmente estudiados en Botánica como Euglenophyta, Dinophyta, Glaucophyta y Myxomycota. En este reino está también el origen de las principales líneas de seres pluricelulares. Así, a partir de un grupo de *Protozoa*, *Sarcomastigota*, se originó por un lado el reino *Fungi*, formado por hongos verdaderos, con pared celular de quitina, el reino *Animalia* y por endosimbiosis con un alga roja, el reino *Chromista*. Este último fue considerado necesario para incluir los oomicetos y un buen número de algas que tienen sus cloroplastos en el lumen del retículo endoplasmático rugoso (*Crysophyta*, *Cryptophyta*) y no en el

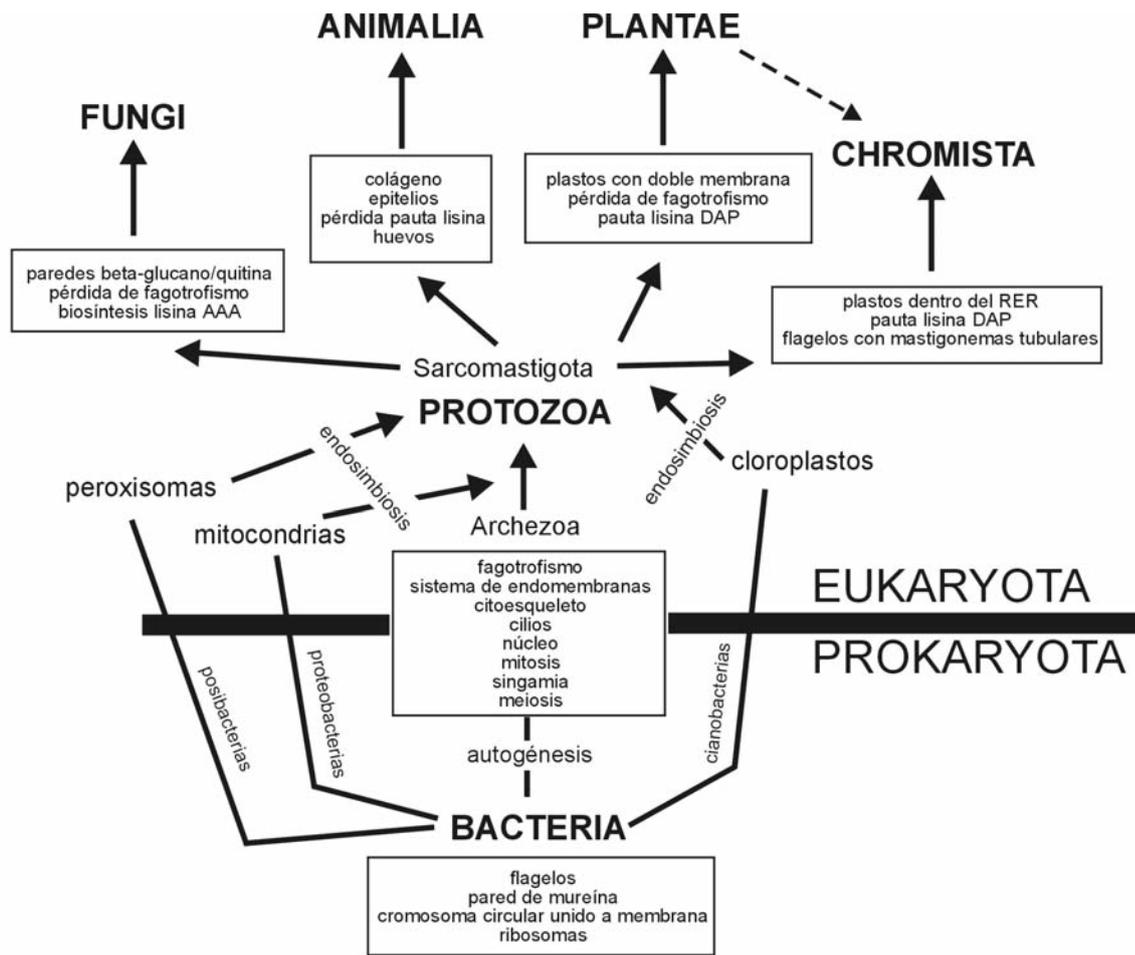


Figura 6.28. Relaciones evolutivas y endosimbiosis entre grupos basales de organismos, según Cavalier-Smith (1998)

citosol, como las plantas. Por último, el reino *Plantae* incluye las algas rojas (Rodophyta) y verdes (Chlorophyta), así como las plantas terrestres (Embriophyta), todos ellos organismos autótrofos con los cloroplastos rodeados por dos membranas (Fig. 6.28).

Para Cavalier-Smith, el origen de los cloroplastos es monofilético, pero las algas serían polifiléticas, por estar incluidas tanto en *Plantae*, como en *Chromista* o *Protozoa*. Hay que destacar que Cavalier-Smith no modifica su sistema de plantas desde 1981. En cuanto a los hongos, en el trabajo de 1998 ha decidido incluir los microsporidios, unos parásitos intracelulares sin mitocondrias, debido a las secuencias de proteínas, comunes con hongos, no con protozoos. La nueva clasificación de hongos es, como veremos, muy diferente a nivel de subclases.

En cuanto a las relaciones filogenéticas basales, en la actualidad existen dos tendencias contrapuestas. Una de ellas, defendida por Carl Woese, y basada en la comparación de

secuencias de rRNA, sostiene que existe una radiación tripartita inicial entre arqueas, bacterias (eubacterias) y eucariotas, con los tres dominios (*Archaea*, *Bacteria*, *Eucaria*) al mismo nivel de distancia evolutiva (Woese et al. 1990, Woese 1994, 2000, Lahav 1999), siendo mayor la afinidad filogenética de eucariotas con arqueas, sobre todo con los eocitos (Rivera & Lake 1992) (Fig. 6.25).

La otra de ellas, defendida sobre todo por Lynn Margulis, sostiene que las diferencias en la estructura celular que separan a procariontes de eucariotas representan la mayor discontinuidad evolutiva. Este principio ha llevado a considerar dos superreinos: *Procarionta* y *Eucariota* (Margulis 1974, Edwards 1976, Mayr 1995, Cavalier-Smith 1998). Los procariontes presentan división binaria, material genético (DNA) distribuido por toda la célula, no condensado en un núcleo, representan las formas de vida más antiguas y constituyen la mayor parte de la biomasa terrestre. Los eucariotas tienen células de mayor tamaño, núcleo, membrana nuclear, división celular por mitosis, proteínas envolviendo

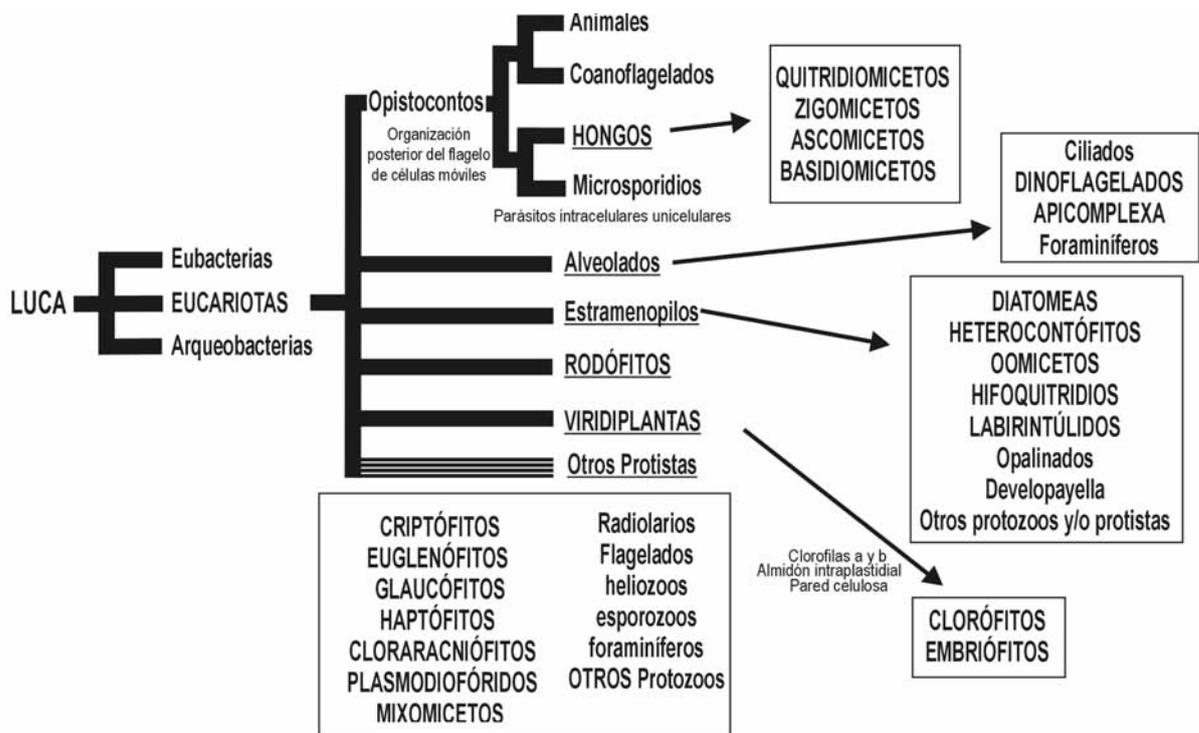


Figura 6.29. Relaciones filogenéticas entre plantas, hongos y organismos relacionados, según el proyecto Tree of Life (<http://tolweb.org/tree>), basado principalmente en datos moleculares, ultraestructurales, morfológicos y del registro fósil

al material genético, centríolo, haz mitótico, reproducción sexual en sentido estricto, movilidad intracelular, diferenciación celular, desarrollo a partir de un cigoto, diferencias metabólicas sustanciales, undulipodios (cilios y flagelos) que contienen 9+1 pares de microtúbulos (el flagelo bacteriano es simple), cuando hay fotosíntesis las enzimas están “empaquetadas” en cloroplastos, las enzimas oxidativas están “empaquetadas” en mitocondrias, los ribosomas son 80S (no 70S como en las bacterias), y hay una importante cantidad de esteroides (ausentes u ocasionales en procariontas).

Recientemente, Margulis & Schwartz (1998), mantienen la división en dos superreinos: *Prokarya* y *Eukarya*. Engloban en el primero un único reino *Bacteria* (= *Monera*), con dos subreinos (*Archaeobacteria* y *Eubacteria*). Las arqueobacterias, en general organismos extremófilos, carecen de ácido murámico en la pared, e incluyen las metanobacterias, halobacterias y sulfobacterias (eocitos). Entre la eubacterias se incluyen las cianobacterias y los proclorófitos, afines a las anteriores. En el superreino *Eukarya*, sitúan cuatro reinos, *Protoctista* (que engloba a las algas eucariotas, los euglenófitos, mixobiontes, quitridiomycetos y oomicetos), *Animalia*, *Fungi* (zigomicetos, ascomicetos, basidiomicetos, deuteromicetos y líquenes) y *Plantae* (briófitos, pteridófitos y espermatófitos).

Esta es una clasificación fuertemente enfrentada a los principios cladistas (Planet 2000), pues rompe, entre otras cosas, la conexión entre algas verdes y plantas terrestres. Sin embargo, respeta la idea de las endosimbiosis sucesivas (Fig. 6.27).

En este sentido, Cavalier-Smith (1998) muestra un cuadro algo diferente al de Margulis & Swartz (1998) al sugerir que aquellas serían cuatro: (1) origen simbiogénico de las mitocondrias desde una α -proteobacteria, (2) origen de los peroxisomas desde una posibacteria, (3) origen monofilético de los cloroplastos desde una cianobacteria, y (4) origen del cromista ancestral como una quimera eucariota-eucariota entre un endosimbionte tipo alga roja y un huésped protista biciliado. No está claro si el huésped fue o no un protozoo, pero él lo asume.

A menudo se ha hablado de las diferencias entre las ideas del inglés Cavalier-Smith y las de la escuela americana de Whittaker y Margulis, pero lo cierto es que en los últimos trabajos hay bastante aproximación. Las diferencias más importantes son: (1) el reino Protista/Protoctista de la escuela americana está repartido en dos reinos (Chromista y Protozoa) en los esquemas de Cavalier-Smith, (2) para los americanos, los hongos más sencillos son los zigomicetos, mientras que para

Cavalier-Smith serían los quitridiomicetos, (3) el reino Plantae tiene una concepción más amplia según Cavalier-Smith, pues no solo engloba los embriófitos sino también las algas verdes y rojas.

Vemos que no existe acuerdo general en la concepción del número, límites y relaciones evolutivas de los grupos principales de seres vivos. El aluvión de nuevos descubrimientos está provocando una transitoriedad cada vez más acusada de los sistemas de clasificación. Es lógico que esta situación mantenga los planes de estudios universitarios en una situación de obsolescencia permanente. Las plantas, por ejemplo, han sido consideradas como los organismos multicelulares fotosintéticos, los organismos unicelulares y multicelulares fotosintéticos, los embriófitos, la suma de embriófitos y algas verdes, la suma de embriófitos, algas verdes y algas rojas, la suma de embriófitos, algas verdes, algas rojas y algas pardas, etc.

En este contexto, no es de extrañar la consolidación de proyectos internautas, como el *Tree of Life*. Dicho proyecto surge en los años ochenta por iniciativa de David Maddison como una idea para generar árboles filogenéticos sobre una estructura hipertextual, a través de un programa específico que Maddison había diseñado, el *MacClade*. Desde 1996, el proyecto se ha visto impulsado por la entrada en escena de más de 400 colaboradores de 28 países. Las alteraciones siguen una pauta de "peer-review" similar a la de la publicación de textos científicos. El proyecto incluye elementos educativos y conexiones con muchas otras páginas sobre sistemática filogenética. Cada segmento del árbol es coordinado por un científico de prestigio: David Patterson en los eucariotas ([wysiwyg://48/http://tolweb.org/tree](http://tolweb.org/tree)), R.M. McCourt en las viridiplantas ([wysiwyg://51/http://tolweb.org/tree](http://tolweb.org/tree)), Paul Kenrick y Peter Crane en los embriófitos ([wysiwyg://59/http://tolweb.org/tree](http://tolweb.org/tree)), Michael J. Donogue en las angiospermas ([wysiwyg://64/http://tolweb.org/tree](http://tolweb.org/tree)), etc. Hay también que mencionar el peso de las contribuciones de Patricia Gensel (registro fósil y cormófitos), Angela Newton

(briófitos), Larry Hufford (hipótesis cladísticas), Richard Olmstead (registro fósil de espermatófitos), Pamela Soltis (organización de datos moleculares), Russell Chapman (algas) y Robert Bauer (hongos).

Dando un peso sustancial a las bases de datos sobre rRNA y ultraestructura celular (crestas mitocondriales, tilacoides, organización flagelar, del axonema y microtúbulos, inclusiones, etc), pero sin olvidar la morfología y el registro fósil, se puede decir que el *Tree of Life* representa la versión más actualizada de la filogenia de seres vivos (Fig. 6.29). Lógicamente, se mantiene una actitud abierta en la cuestión de las relaciones basales, incluyendo la compartimentación interna de los eucariotas. En el proyecto, se asume la idea de Cavalier Smith (1998) de que muchos eucariotas amitochondriados (microsporidios) son el resultado de la vestigiación asociada al endoparasitismo. Los protistas quedan segmentados por su naturaleza decididamente parafilética; todo aquello que no son plantas, ni animales, ni hongos verdaderos. Las viridiplantas excluyen las algas rojas, pero mantienen la integridad de un grupo comprendido por algas verdes y plantas terrestres. Próximos al concepto convencional de cromistas, destacan en *Tree of Life* los *estramenopilos*, los cuales incluyen un buen número de algas unicelulares y organismos tradicionalmente situados entre hongos, como los oomicetos.

En el contexto del *Tree of Life*, la evolución vegetal, en un sentido tradicional y académico, se habría de ocupar de grupos dispares y distantes filogenéticamente (Fig. 6.29): algunos más próximos a los microsporidios, como sería el caso de los hongos; otros a los protozoos, como ocurriría con los euglenófitos, glaucófitos y criptomonadales, y muchos de afinidad incierta, pero ciertamente primitivos, como los rodófitos, dinoflagelados, diatomeas, crisófitos, feófitos, xantófitos, oomicetos, hifomitridiomicetos, etc. El núcleo central, sin duda, estaría formado por los clorófitos y los embriófitos.

7

ASPECTOS DE MICOLOGÍA EVOLUTIVA

1. Introducción

La *micología* ha experimentado un progreso considerable durante la última década, sobre todo desde una perspectiva experimental (Esser & Lemke 2001). Sin embargo, persisten numerosos problemas relacionados con el origen, la diversificación y la especiación de hongos. En 1985, Alexopoulos y Mims afirmaban: “conviene insistir en que nadie sabe cuándo, cómo o dónde se originaron los hongos, ni cómo han evolucionado. La filogenia se basa en conjeturas y más conjeturas de distintos micólogos que no siempre coinciden. El gran peligro estriba en que, aún cuando admitamos que nuestras teorías filogenéticas son conjeturas, estemos tan convencidos de su corrección que lleguemos a creer que representan los hechos”. Dicho esto, admitamos que la suma de algunos descubrimientos recientes en el terreno de la paleobotánica y las nuevas técnicas moleculares de análisis filogenético, permiten al menos esbozar un cuadro general y coherente de la evolución fúngica; algo impensable hace unos años.

Los hongos, por el parecido en la estructura celular del talo y en la reproducción por esporas, se han relacionado tradicionalmente con las plantas. No en vano, la micología es una rama de la botánica criptogámica. La adscripción disciplinar se debió, además, al hecho de que los hongos, como las plantas, y a diferencia de los animales, no tienen movilidad. Veremos como el estudio de secuencias del gen 18S rRNA ha puesto de manifiesto que los hongos están más próximos filogenéticamente a los animales, aunque constituyendo una *entidad filo-genética bien diferenciada* (Berbee & Taylor 2001).

Bajo la denominación de “*hongos*” reunimos un grupo heterogéneo de eucariotas heterótrofos, unicelulares o talofíticos; saprófitos, parásitos o simbioses; con células vegetativas y/o esporas de paredes celulares glucídicas rígidas (quitina y alfa-glucanos), o sin paredes (endobiontes) y grandes vacuolas, acumuladores de glucógeno, raramente micolaminarina; con una eficaz dispersión por medio de esporas (aéreas

o nadadoras, pero también por animales, sobre todo artrópodos); la mayoría con un cuerpo vegetativo filamentosos dotado de una gran capacidad de transporte interno de sustancias.

Algunas estimas establecen que podrían existir más de un millón de especies de hongos (Hawksworth et al. 1995), habiéndose descrito unas cien mil especies para una amplísima gama ecológica que incluye saprófitos, parásitos, simbioses, e incluso depredadores de nemátodos y pequeños artrópodos (Llimona 1997). Los hongos son, principalmente, *descomponedores primarios*, actuando sobre sustratos de cualquier índole: madera, suelo, hojarasca, animales muertos, exudados, restos fecales, etc. La mayoría son algo acidófilos y tienen su óptimo entre un pH de 5,5-5,7, pero también los hay basófilos; la temperatura óptima de desarrollo oscila entre 25-30 °C, pero algunos aguantan hasta los 50 °C.

En general, los hongos tienen un metabolismo aeróbico, pero cuando baja la presión de oxígeno, se pueden comportar como fermentadores. En cuanto al metabolismo secundario, presenta un aspecto notable en la producción de antibióticos (*micotoxinas*), los cuales tienen un papel esencial en la guerra química contra las bacterias por el proceso de humificación. En cualquier caso, si bien las bacterias y los hongos pueden entrar en competencia en determinadas situaciones, lo cierto es que los hongos penetran en el sustrato a través de las hifas, mientras que las bacterias suelen ejercer un ataque más a nivel de superficie. Los hongos son los descomponedores naturales “a escala industrial”. Por ejemplo, hoy día, los principales degradadores de lignina y celulosa en los ecosistemas terrestres son basidiomicetos (Taylor & Osborn 1996). Ya en las primeras etapas de la evolución biológica, *existía una “razón ecológica” para la aparición de los hongos*.

El otro aspecto crucial de la evolución fúngica viene representado por su intervención como *simbioses* con plantas (incluyendo algas), animales (especialmente artrópodos) y procariontes. Los ejemplos más notables son los *líquenes* y las

micorrizas. Recientemente, se han descubierto hongos *endófitos en hojas y tallos*, los cuales tienen la capacidad de proteger a la planta del herbivorismo, e incluso influenciar la floración y otros aspectos de la biología reproductora (wysiwyg:/8/http://tolweb.org/tree/Fungi).

Los hongos presentan gran importancia económica y sanitaria. No sólo son importantes como productores de *antibióticos* y otros compuestos bioactivos, sino que algunos (levaduras) son *fermentadores* en la producción de pan, cerveza, vino y queso. Hay muchos hongos comestibles, aunque algunos sean alucinógenos o mortales por su toxicidad. Otros son conocidos como *patógenos* humanos (*Pneumocystis*, *Ajellomyces*, *Cryptococcus*, *Candida*) y, sobre todo, de plantas (royas, carbones, mildius, podredumbres, tizones, etc). Algunas especies representan excelentes modelos para la investigación básica en genética, fisiología, bioquímica y biología molecular, produciendo información que resulta extrapolable a muchos organismos. Es el caso de *Neurospora crassa*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Allomyces* y *Ustilago maydis* (Taylor et al. 1993).

2. Grupos principales de “hongos”

Durante mucho tiempo, los organismos fúngicos fueron incluidos en una (*Mycota*: Martin 1961) o dos divisiones (*Myxomycota*, *Eumycota*: Ainsworth 1973) dentro del reino vegetal. Whittaker, en 1959, había ya establecido un reino particular (*Fungi*), dentro del cual Bresinsky (1994) consideraría después dos modelos de organización; por un lado los tipos ameboides o mixófitos, próximos a los protozoos y, por otro, los tipos con organización estrictamente fúngica (miceliar), dentro de los cuales reconoció dos divisiones, *Oomycota* y *Eumycota*.

En torno a estas ideas, Cavalier-Smith (1983, 1988, 1998), ha ido restringiendo el reino Fungi para los eumicetos, tratando a *Myxomycota* s.l. dentro de Protozoa y a *Oomycota* s.l. dentro de Chromista. En efecto, las grandes diferencias de organización celular trófica, bioquímica y morfológica, que existen entre estos grupos son demasiado grandes como para poder explicar sus relaciones filogenéticas sin admitir un origen polifilético para el conjunto. Esta propuesta ha recibido bastante aceptación por la comunidad micológica internacional y, de hecho, forma las bases de trata-

dos recientes de micología (Hawksworth et al. 1995, Esser & Lemke 2001), y de algunas publicaciones botánicas esenciales en lengua española (Llimona 1997). Dicha propuesta implica, por tanto, la concurrencia de tres grandes líneas evolutivas independientes (Llimona 1997):

- (1) *Hongos ameboides, fagotróficos o mucilaginosos*. Presentan un aparato vegetativo desnudo, fagotrófico, ameboides y plurinucleado (*plasmodio*), esporas y cistes con paredes de celulosa y diferentes tipos de esporocarpos (esporangios, plasmodiocarpos, etalios, etc). Se trata de organismos ameboides que se han adaptado a la dispersión de las esporas por el aire. En un sentido metafórico, son “amebas que han aprendido a esporular”.
- (2) *Hongos lisotróficos*. Practican la digestión externa (*lisotrofia*), con cuerpo vegetativo filamentosos (*hifas*), septado o sifonado, y una pared rígida de quitina o celulosa. La lisotrofia requiere la presencia de agua y consiste en la degradación enzimática del alimento fuera del cuerpo y posterior absorción tras la oligomerización de las macromoléculas. El *micelio* podría ser considerado como una adaptación a la vida lisotrófica puesto que las hifas aseguran la suficiente superficie de contacto y presentan una gran capacidad de penetración y transporte. Dentro de los hongos lisotróficos, se consideran dos líneas que convergen en su organización miceliar, pero con notables diferencias metabólicas, ultraestructurales y bioquímicas:
 - (a) *Pseudohongos*. Células con pared de celulosa, formas móviles con 2 flagelos, uno de ellos con mastigonemas tubulares, mitocondrias con crestas tubulares, cisternas asociadas en dictiosomas, acúmulo de micolaminarina, síntesis de lisina por la vía del ácido diaminopimérico (ADP) y ciclo diplonte con meiosis gametangial. Las hifas suelen ser cenocíticas y es muy frecuente la reproducción sexual por contacto gamentangial.
 - (b) *Hongos Verdaderos*. Presentan un talo constituido por filamentos más o menos ramificados, pared celular de quitina, no hay formas móviles, o cuando las hay, presentan 1 sólo flagelo, mitocondrias con crestas aplanadas, síntesis de lisina por la vía del ácido alfa-aminoadípico (AAA), y ciclo haplonte o haplo-dicarionte con meiosis zigótica.

3. Relaciones filogenéticas en Hongos Ameboides

Los hongos ameboides representan un grupo heterogéneo que, debido al hecho de tratarse material susceptible de herborizar y a los esporangios y tipos de esporas, se ha relacionado durante mucho tiempo con los hongos verdaderos (Fig. 7.1). Lo cierto es que *las esporas están presentes en los seis reinos de Cavalier-Smith (2001) (Fig. 6.28)*, por lo que se trata de un rasgo poco válido para dicha catalogación. Lo que interesa son los detalles de la estructura de la espora y su bioquímica y aquí, hay divergencias profundas entre hongos ameboides y verdaderos.

Hoy sabemos que *las similitudes entre hongos ameboides y hongos verdaderos son más bien el resultado de procesos de convergencia*. Las estructuras asimilativas ameboides desnudas, las crestas mitocondriales predominantemente tubulares, la fagotrofia y la fisión de las células nadadoras y de las mixamebas, apoyan la hipótesis molecular de que estos organismos se encuadran o distribuyen mejor dentro de protozoos (Cavalier-Smith 1998), protozoos y cromistas (Cavalier-Smith 2001), protoctistas (Margulis & Schwartz 1998) o protistas (Alexopoulos et al. 1996).

Las relaciones internas dentro de los hongos ameboides son complejas y han producido una taxonomía inestable (Ainsworth 1973, Webster 1980, Bresinsky 1994). En una revisión reciente,

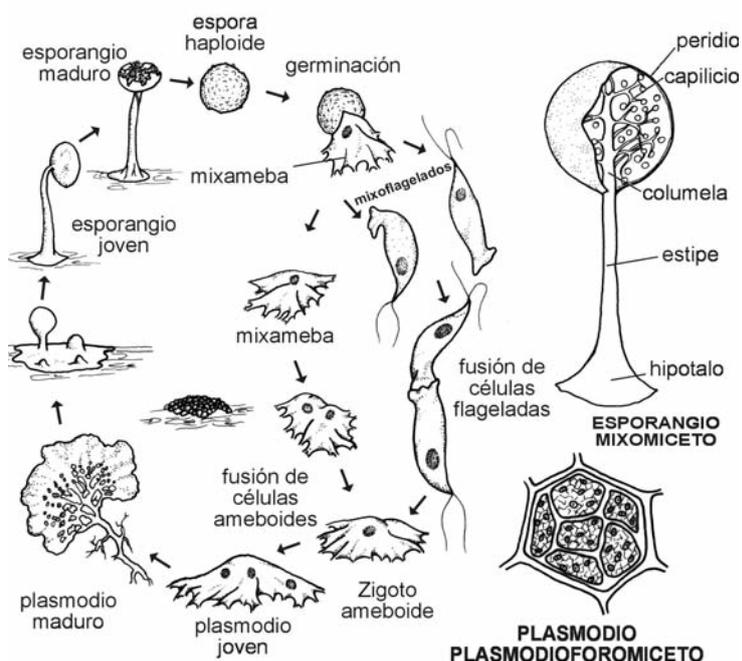


Figura 7.1. Ciclo vital de un mixomiceto típico, esporangio de mixomicetos y forma endobionte de un plasmodióforomiceto. Llimona et al. (1991)

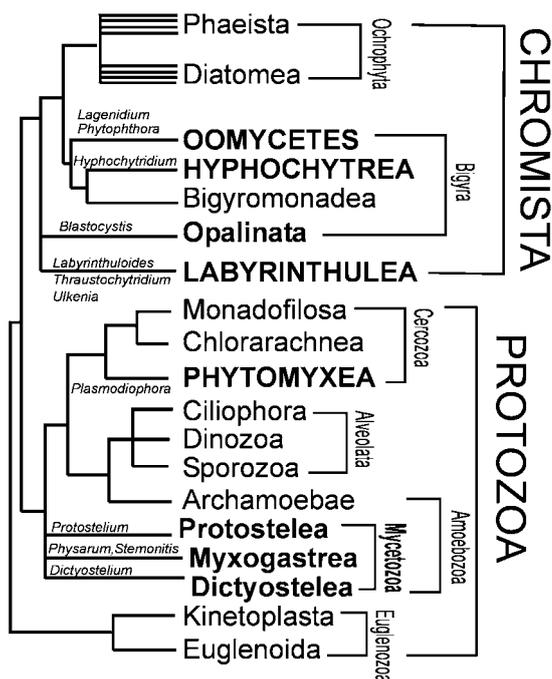


Figura 7.2. Esquema simplificado de la filogenia de 120 eucariotas basada en el gen 18S rRNA para mostrar el origen polifilético de los organismos “fungoides”. Los grupos que incluyen taxa históricamente tratados como hongos (cursiva) aparecen en negrita. Obsérvese como los hongos ameboides se incluyen en varios grupos dentro del reino Protozoa, mientras que los pseudohongos quedan repartidos dentro de Chromista. Según Cavalier-Smith (2001)

Llimona (1997) admite tres divisiones: *Acrasiomycota*, *Myxomycota* y *Plasmodiophoromycota*. Hawksworth et al. (1995) consideran una cuarta división: *Dictyosteliomycota*, al igual que hacen Kirk et al. (2001). El principal problema radica en la posición de plasmodióforomicetos, los cuales se han llegado a encuadrar dentro de Eumycota, debido a su ecología (endoparásitos no fagotróficos de angiospermas, carófitos y oomicetos), tipo de mitosis y ausencia de esporocarpos (Alexopoulos & Mims 1985). La evidencia molecular indica que *Plasmodiophora* y otros géneros próximos son protozoos fisiológicamente especializados (Braselton 2001), divergentes dentro de los ameboflagelados (Cercozoa), próximos a *Monadofilosa* (Cavalier-Smith & Chao 1997, *Phytomyxa* ss. Cavalier-Smith 2001). El resto del grupo (*Mycetozoa*), ancestral al anterior, sería más próximo a las arqueamebas (Cavalier-Smith 2001). Este esquema (Fig. 7.2) implica la *parafilesis de Phytomyxea* y *Mycetozoa*, en contra de otras ideas anteriores basadas en secuencias de proteínas (Baldauf & Doolittle 1997).

4. Relaciones filogenéticas y registro fósil de Pseudohongos

Aunque sin alcanzar la relevancia cuantitativa de los hongos verdaderos, los pseudohongos representan una parte importante del contingente descomponedor, e igualmente, incluyen especies de parásitos, algunos de los cuales acarrear importantes pérdidas económicas en agricultura (*Phytophthora infestans*, *Plasmopara viticola*, *Albugo candida*, *Peronospora*, *Pythium*) y piscicultura (*Saprolegnia*) (Fig. 7.4). Debido al hábito filamentoso y al tipo de nutrición lisotrófica, los pseudohongos han tomado parte del sistema de clasificación fúngica, a menudo como una sola división, Oomycota y tres clases (*Oomycetes*, *Hyphochytridiomycetes*, *Labyrinthulomycetes*) (Llimona 1997), o como tres divisiones (*Oomycota*, *Hyphochytridiomycota*, *Labyrinthulomycota*) (Kirk et al. 2001). Pero, como en el caso de los hongos ameboides, las estructuras por las cuales los pseudohongos se asemejan a los hongos verdaderos no son homólogos.

Una de las diferencias básicas entre pseudohongos y hongos se hizo evidente con el descubrimiento de pelos rígidos sobre el flagelo anterior de oomicetos y sobre el flagelo único de hifocitridiomycetos, lo cual llevó a la separación de éstos y quitridiomycetos (grupo de hongos verdaderos). La presencia de un flagelo anterior barbulado y de uno posterior liso en

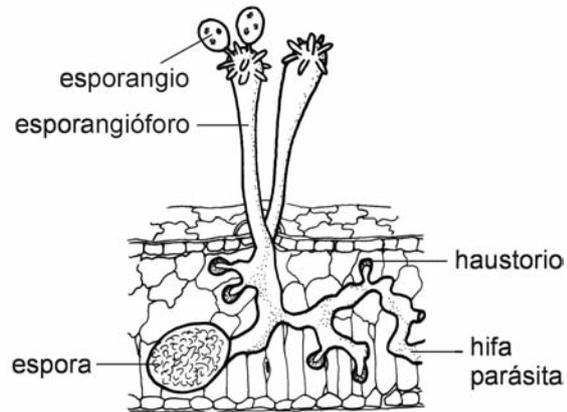


Figura 7.4. Esporangióforos de *Basidophora entospora* (Peronosporales, Oomicetos, Pseudohongos), emergiendo a través de la epidermis de la planta huésped (*Erigeron*, *Solidago*). Llimona et al. (1991)

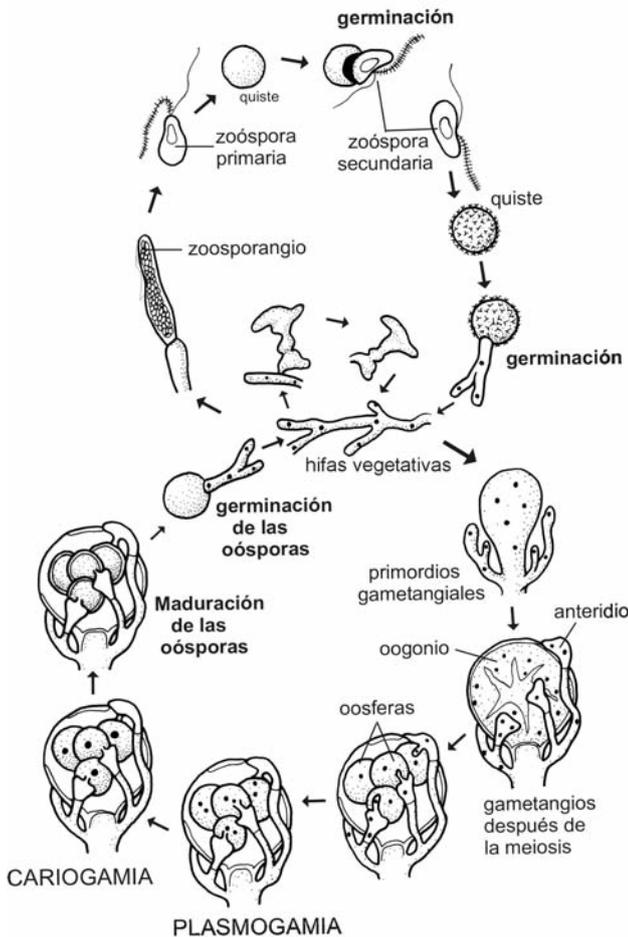


Figura 7.3. Ciclo vital de *Saprolegnia* (Saprolegniales, Oomicetos, Pseudohongos). Adaptado de Llimona et al. (1991)

las zoósporas de los oomicetos (*disposición heterocontá*) era similar a la que aparecía en las zoósporas algales de xantofíceas, rafidofíceas y crisofíceas, así como en los espermatozoides de las algas pardas (Fig. 7.2).

Teniendo en cuenta, además, que había oogonios y anteridios similares, así como paredes de celulosa y acumulación de una sustancia similar a la crisolaminarina, se pensó que los oomicetos habrían evolucionado desde algún grupo de crisófitos s.l. (*Oomycota* significa "hongos con huevos", en referencia a los oogonios) (Fig. 7.3). Bessey (1942) pensó que los quitridiomycetos e hifocitridiomycetos habrían evolucionado desde oomicetos por pérdida, respectivamente, de las bárbulas y del flagelo liso. La microscopía electrónica acabaría por mostrar que las bárbulas de oomicetos y algas heterocontas eran estructuras tripartitas sorprendentemente similares, incluso en el complejo cinetosómico basal. Por eso, Copeland (1956) segregó los pseudohongos de los hongos, formando un nuevo filum en compañía de las algas heterocontas.

El acierto de Copeland resultaría palpable con el descubrimiento de las pautas de biosíntesis de lisina, completamente diferentes en ambos grupos. Los hongos siguen la ruta del ácido alfa-aminoacetoadípico (AAA), conocida

sólo en protozoos euglenoides, mientras que los pseudohongos tienen la pauta del ácido diaminopimélico (DAP), como los cromistas algales y las plantas. Otra diferencia vendría a ser la forma de las crestas mitocondriales; aplanadas en hongos y en animales, tubulares en pseudohongos, algunos protozoos y algas heterocontas (Cavalier-Smith 2001). Finalmente, las secuencias del gen 18S rRNA (Cavalier-Smith 1998), de proteínas codificadas en el núcleo (alfa y beta tubulinas, actinas) (Baldauf & Palmer 1993), y de algunos genes del mtDNA (Lang et al. 1999), han confirmado que *los pseudohongos están relacionados con algas heterocontas*. Esto ha llevado a clasificaciones como las de Margulis & Whittaker (1997), dentro de Protoctista, Cavalier-Smith (1998) dentro de Chromista (Fig. 7.2) y Alexopoulos et al. (1996), dentro de Stramenopila. En *Tree of Life*, forman parte también de los estramenopilos (Fig. 6.29). Algunos autores, como van den Hoek et al. (1997), llegan a incluir los Oomycetes y los Hyphochytridiomycetes en la división algal Heterokontophyta. Los mismos análisis han acabado por desacreditar entidades como Mastigomycotina (Ainsworth 1973; Webster 1980) o Mastigomycota (Alexopoulos & Mims 1985), basadas en la presencia común de células flageladas.

Aunque los pseudohongos tuvieran ancestros algales filamentosos, no hay razón alguna para pensar que evolucionaron directamente desde uno de ellos. Es más probable que surgieran desde algún fagótrofo desnudo como *Developayella*, un zooflagelado marino recientemente descubierto (Cavalier-Smith 2001). El problema crucial es conocer si los diferentes grupos de pseudohongos lo hicieron de forma independiente. No está nada claro que los pseudohongos sean monofiléticos. Los oomicetos e hifocitridiomycetos son, sin duda, grupos muy relacionados (Fuller 2001), pero no es descartable que evolucionaran independientemente desde un ancestro tipo *Developayella* por adquisición de paredes celulares vegetativas y abandono de la fagotrofia. Por otro lado, parece clara cierta distancia filogenética para los labirintulomicetos, sobre todo para el orden Thraustochytriales (Cavalier-Smith et al. 1994; Leipe et al. 1994), básicamente un grupo de parásitos epibiontes de algas (*Laminaria*) o fanerógamas marinas (*Zostera*), con ciertas diferencias en la pared celular. Cavalier-Smith (2001) ha situado *Labyrinthulea* como grupo externo al resto de los pseudohongos, los cua-

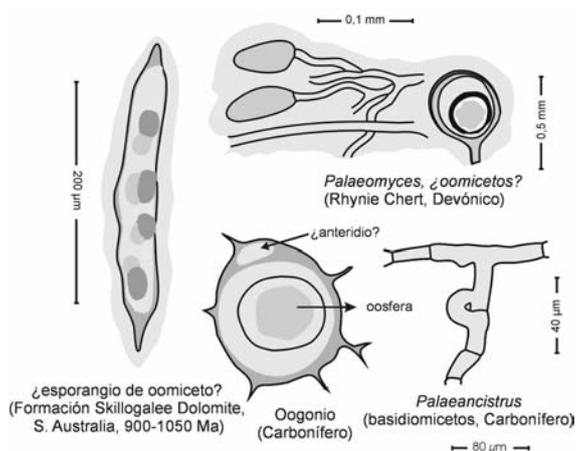


Figura 7.5. Reconstrucción de algunos de los primeros fósiles de hongos y pseudohongos. Redibujado de Stewart & Rothwell (1993)

les serían a su vez parafiléticos por su relación con otros cromistas (Fig. 7.2). Todo ello parece confirmar la polifilesis del grupo.

Desgraciadamente, no tenemos más argumentos para mantener la posición filogenética de pseudohongos que los datos morfológicos, ultraestructurales (sobre todo el aparato flagelar) y moleculares de las especies vivientes. El registro fósil es muy escaso, prácticamente inexistente para hifocitridiomycetos y labirintulomicetos, y discutible para oomicetos (Fig. 7.5). En la *Gunflint Chert* (1900 Ma), Barghoorn & Tyler (1965) sugirieron la posibilidad de que algunas estructuras filamentosas sin tabiques podrían ser hifas cenocíticas de oomicetos acuáticos, pero lo cierto es que también podría tratarse de vainas vacías de cianobacterias, como ha demostrado Schopf (1992) en Bitter Springs en relación con la paleoespecie *Eomycetopsis robusta*. En la Formación *Skillogalee Dolomite* (sur de Australia, 900-1050 Ma), Sherwood-Pike & Gray (1985) entendieron que una de las estructuras con forma de esporangio podía tratarse de un oomiceto.

La asignación de fósiles fúngicos a oomicetos continúa durante el Devónico, en la *Rhynie Chert*, con el género *Palaeomyces*, un micelio sin septos rematado por vesículas ovales con paredes multiestratificadas (Kidston & Lang 1921) (Fig. 7.5). Dichas vesículas fueron interpretadas como esporangios. Durante el Carbonífero, Stidd & Cosentino (1975) describen hifas con oogonios y anteridios dentro del óvulo *Nucellangium*, en el cual hay una disrupción celular del tejido parenquimático típica de una respuesta del huésped a la invasión parasítica. Estas estructuras fueron homologadas con formas del género actual *Albugo*, pero exis-

ten dudas sobre este particular (Taylor & Taylor 1993). Formas similares han sido encontradas en ámbar del Cretácico y en depósitos neógenos (Kirk et al. 2001). La mayor parte de esta micoflora debe ser contemplada con la lógica cautela de un registro fragmentario y poco resolutivo en términos taxonómicos. Se comprende que el problema de la discriminación sea especialmente acentuado entre las especies parásitas.

Para algunos autores (Stewart & Rothwell 1993), sobre la base de esos hallazgos, y desde una perspectiva paleoecológica, resulta razonable asumir que, como muy tarde, los descomponedores saprofitos y los parásitos similares a los oomicetos acuáticos actuales, estarían presentes al final del Proterozoico, en torno a 600 Ma. Esta visión entra en contradicción, como veremos a continuación, con las estimas producidas a partir de relojes moleculares (Berbee & Taylor 1994, 2001).

5. Hongos y “fungoides”: un caso de convergencia

La convergencia evolutiva es un fenómeno generalizado dentro de los eucariotas primitivos y se manifiesta palpablemente en la comparación entre pseudohongos y hongos verdaderos. Adoptando cierta perspectiva histórica, conviene recordar que, en su momento, hasta los actinomicetos fueron considerados hongos, debido a una morfología filamentosa similar a un micelio. Después se vio que, en realidad, se trataba de organismos procariontes, con una estructura celular completamente diferentes. Los hongos y los actinomicetos evolucionaron sus “micelios” de forma independiente, como una adaptación para optimizar la digestión extracelular, la explotación de medios semisólidos con materia orgánica.

Sin duda, *el éxito fúngico debe mucho a las propiedades de las hifas*, lo cual alcanza su clímax con la capacidad para anastomosarse libremente que aparece en ascomicetos y basidiomicetos. Sin embargo, las hifas no deben ser contempladas como la característica crucial de los hongos, por dos razones. En primer lugar, hay varios grupos importantes dentro de los hongos que poseen otras morfologías, incluyendo bióticos unicelulares uninucleados, hifas sincitiales multinucleadas (con o sin septos), talos quitridiáceos, diferenciados en una o más

porciones globulares y nucleadas y rizoides anucleados; cenocitos desnudos, sin pared de quitina, y talos multicelulares de células uninucleadas, como los de Laboulbeniales (Fig. 7.6). Se considera que las formas quitridiáceas son ancestrales y que las levaduras derivan de formas hifales (Cavalier-Smith 2001).

En segundo lugar, *las hifas de pseudohongos y hongos verdaderos no son homólogas sino convergentes*. Sin duda, la similitud entre las hifas de ambos grupos es mucho mayor que la que hay entre los micelios de hongos y actinomicetos, pero surge solamente del hecho de que ambos grupos son eucariotas, y por ello, presentan procesos similares de crecimiento terminal, condicionamientos similares producidos por los procesos de exocitosis, así como por la disposición y actividad de microtúbulos. La acumulación de vesículas secretoras en los ápices hifales de oomicetos y hongos no es un rasgo más unitario que el que resultaría de sumar las acumulaciones similares que se observan en los ápices de los axones de los nervios de animales, en los tubos polínicos o en los filamentos cenocíticos de algas. Por lo demás, hay un buen puñado de diferencias ultraestructurales y bioquímicas (Howard & Gow 2001). La visión de que las hifas de hongos y pseudohongos evolucionaron desde filamentos algales con crecimiento terminal es, por tanto, incorrecta. Las hifas, el talo quitridial y las células de tipo levadura, evolucionaron convergentemente en hongos y pseudohongos.

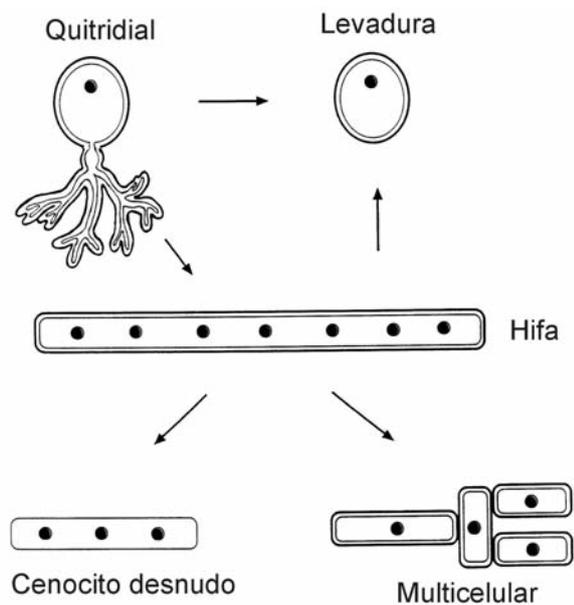


Figura 7.6. Cinco tipos de anatomía fúngica y sus relaciones evolutivas. Nótese cómo el talo quitridial, con rizoides anucleados, se considera una forma primitiva (Cavalier-Smith 2001)

Aunque varios protistas, además de los coanoflagelados, han adoptado estilos de vida fungoide, ninguno de ellos ha sido tan exitoso como los hongos. Uno podría pensar en la existencia de un potencial evolutivo superior, pero no parece demasiado plausible que haya sido así. Más probablemente se trata de un accidente histórico que consistió en que *los hongos explotaron antes que otros grupos el nicho de los heterótrofos con digestión externa y pared de quitina*, diversificándose rápidamente antes de que los demás tuvieran la oportunidad de hacerlo.

Los únicos organismos “fungoides” que se han diversificado sustancialmente han sido los oomicetos. Debido a que no hay un registro fósil adecuado, no sabemos cuál es su antigüedad, pero algunos datos sugieren que sus principales fases de radiación pueden ser mucho más recientes que las de los hongos. Los árboles filogenéticos elaborados con secuencias de rRNA muestran que la divergencia entre algas heterocontas y oomicetos tiene lugar al mismo tiempo que la que se da entre diatomeas y otros ocrófitos (Cavalier-Smith & Chao 1996). Como las diatomeas tienen un registro fósil más que aceptable (Battarbee et al. 2001), y éste arranca en el Jurásico-Cretácico, Cavalier-Smith (2001) sugiere que el origen de los oomicetos no debe haber sido muy posterior. Su principal radiación habría sido, en cualquier caso, mucho más reciente. La separación entre *Saprolegniomycetidae* y *Peronosporomycetidae*, de acuerdo con los árboles moleculares, representa sólo dos tercios la distancia cronológica de la radiación primaria de las diatomeas pennadas con rafe (Berbee & Taylor 1994), lo cual nos lleva al Paleoceno, hace unos 66 Ma. Así, *la principal radiación de oomicetos habría sido hace menos de 50 Ma*, mucho tiempo después del origen de angiospermas. Esto contrasta con la divergencia de quitridios de los demás hongos, la cual ha sido datada en torno a 550 Ma (Berbee & Taylor 1994). Esta estima puede que sea demasiado antigua, puesto que las comparaciones con el registro fósil de animales le hacen a uno pensar que la radiación primaria de hongos debió tener lugar contemporáneamente con la explosión cámbrica de animales, en torno a 530 Ma. En cualquier caso, según este modelo, *los oomicetos serían mucho más recientes que los hongos*, unas diez veces más. Por ello, lo que hicieron fue *invadir zonas adaptativas de hongos por medio de la competencia*.

El nicho primario para un oomiceto es el saprofitismo en agua dulce y suelos húmedos, donde sus principales competidores son los quitridiomycetos y alomicetos. Por el número de especies y su distribución, es evidente que los oomicetos han competido con cierto éxito. Quizá la evolución de las angiospermas acuáticas caducifolias, con hojas de composición química diferente abrió nuevas posibilidades para saprótrofos acuáticos. De cualquier manera, esta radiación apoya la hipótesis de que no existe ninguna superioridad inherente en el nivel de organización fúngico respecto al de pseudohongos. La diferencia principal es que los quitridiomycetos y alomicetos dieron lugar a los zigomicetos y, por tanto, forman las bases evolutivas de la aparición de los microsporidios y demás hongos verdaderos (Fig. 6.29), mientras que los oomicetos acuáticos no lo hicieron.

6. Hongos verdaderos

6.1. Integridad y relaciones basales del reino Fungi

La literatura micológica reciente coincide generalmente en considerar la monofilesis del reino Fungi (Sugiyama et al. 1996, Cavalier-Smith 2001). El árbol eucariota en *Tree of Life* muestra a los animales y los hongos como parte del clado opistoconto, el cual reúne además a los microsporidios y coanoflagelados (Fig. 6.29). Los hongos verdaderos comparten algunas características con animales tales como las estructuras quitinosas, el almacenamiento de glucógeno y el código mitocondrial para el triptófano. La rama que une los hongos y los animales queda sobre todo confirmada por la secuenciación del gen 18S rRNA y de algunas proteínas, como la actina y las alfa y beta-tubulinas (Baldauf & Palmer 1993, Wainright et al. 1993). Algunas discrepancias vienen de la secuenciación de la RNA-polimerasa y el rea-

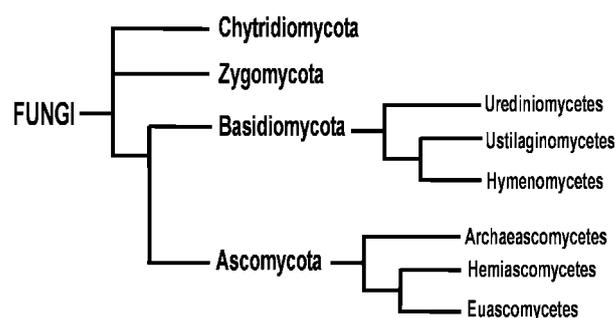


Figura 7.7. Relaciones filogenéticas en hongos, según el proyecto *Tree of Life* (wysiwyg://8/http://tolweb.org/tree/Fungi)

nálisis de datos de la subunidad menor del DNA ribosómico (*SSU rDNA*) (Rodrigo et al. 1994, Sidow & Thomas 1994).

No estamos diciendo que exista una línea evolutiva directa entre animales y hongos. Lo que los análisis moleculares vienen a sugerir es

que existe mayor afinidad con los animales que con las plantas, mientras que los hongos y los animales habrían surgido de manera independiente desde algún grupo de protozoos, muy probablemente similares a los actuales coanoflagelados (Cavalier-Smith 1989, 1998). Desde

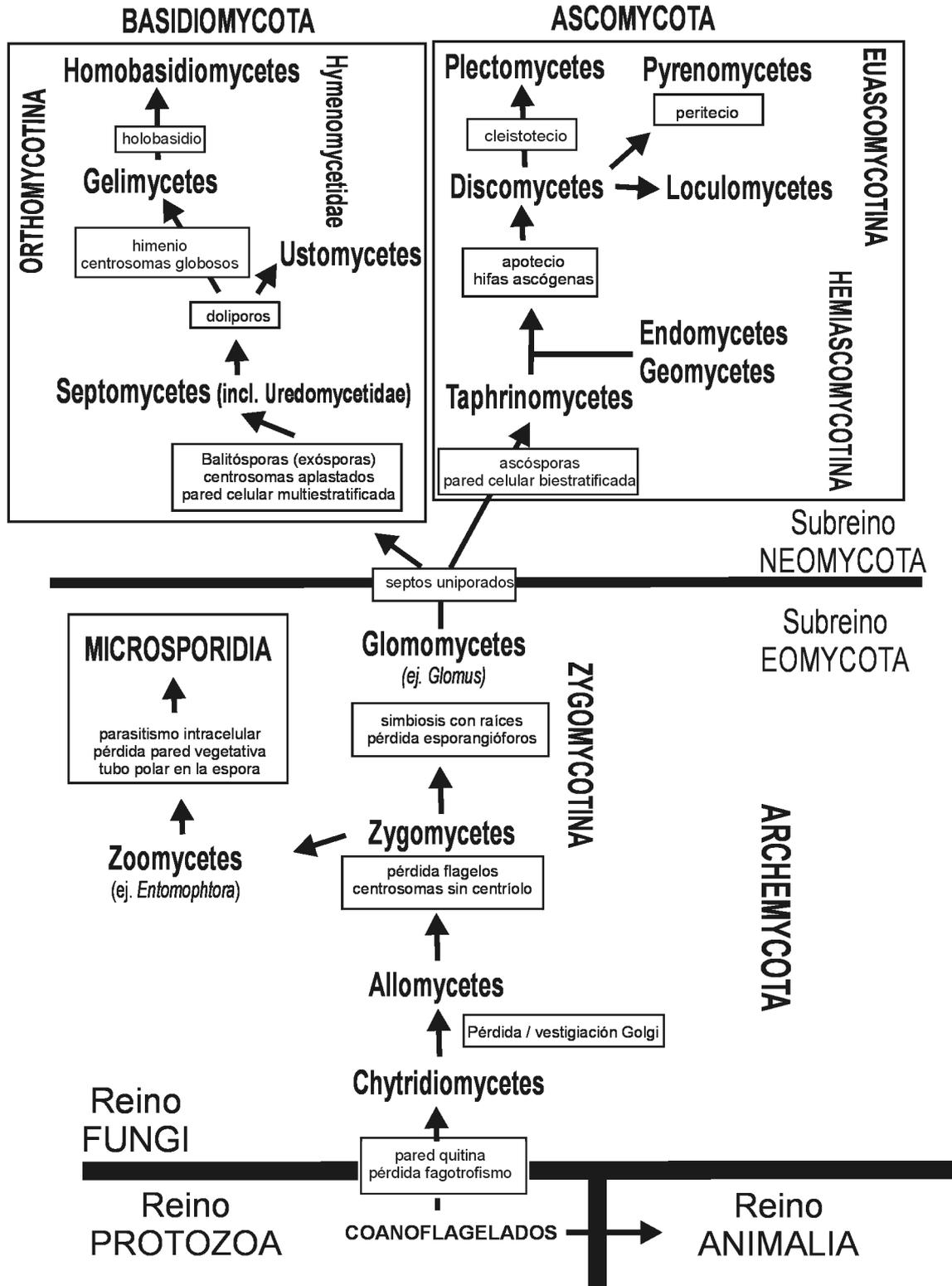


Figura 7.8. Eventos clave en la diversificación de hongos verdaderos. Simplificado de Cavalier-Smith (2001)

una perspectiva puramente biológica, no podemos olvidar tampoco que el ciclo haplo-dicariote no existe en ningún otro grupo de seres vivos (Llimona 1997).

En una publicación reciente, Cavalier-Smith (2001) modifica la compartimentación de su antiguo reino Fungi, estableciendo dos subreinos: (1) *Eomycota* para incluir los phyla *Archemycota* (tradicionales quitridiomycetos-alomicetos y zigomicetos-glomomicetos) junto a *Microsporidia*, incorporado desde Protozoa; y (2) *Neomycota*, para los phyla Basidiomycota y Ascomycota (Fig. 7.8)). Este nuevo planteamiento responde principalmente a la opinión del autor de que los microsporidios son realmente organismos fúngicos, mientras que los “hongos fagotróficos” son protozoos y, por ello, deberían pasar a ser materia del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. *Este nuevo reino Fungi, tras incluir los microsporidios, quedaría comprendido por organismos heterotróficos con digestión externa.* Por tanto, los hongos serían más homogéneos que las plantas, las cuales contienen tanto fotosintetizadores como heterótrofos; o que los protozoos y cromistas, que incluyen fagótrofos, fotosintetizadores y heterótrofos lisotróficos.

La taxonomía de Cavalier-Smith (2001) intenta adecuarse a su modelo de filogenia, basada principalmente en datos moleculares y ultraestructurales. El resultado es una reestructuración importante de las categorías suprafamiliares (Fig. 7.8). Igualmente, se sitúan, parece que ya de forma definitiva, dos parásitos humanos que habían estado saltando desde Fungi a Protozoa: *Pneumocystis* viene a ser un ascomiceto (Taphrinomycetes), mientras que *Blastocystis* es un heteroconto no ciliado, un opalinado, o sea ni un protozoo ni un hongo, sino un cromista (Fig. 7.2).

El hecho de que otras clasificaciones recientes, a veces también basadas en datos moleculares (Dick 2001, [wysiwyg://8/http://tolweb.org/tree/Fungi](http://tolweb.org/tree/Fungi)) (Fig. 7.7), muestren tan poca correlación con Cavalier-Smith (2001), sugiere que nos encontramos en una fase transicional que podría llevarnos en unos años a una sistemática inusualmente diferente. Existe un problema inherente al hecho de que el rRNA haya sido la única molécula utilizada sistemáticamente para la comparación de grandes grupos de hongos. La molécula tiene una tasa de evolución altamente variable, y así, ni el proceso de secuenciación ni el de comparación están libres

de distorsiones o subjetividad, lo cual ocasiona que existan numerosos “puntos calientes” en el cladograma fúngico. Cavalier-Smith (2001) sugiere la selección del principio de máxima probabilidad antes que un seguimiento acríptico de la parsimonia.

Los datos moleculares resultan esenciales en todos aquellos casos en los que los caracteres morfológicos son convergentes o hay casos de reducción o pérdida de rasgos (Taylor 1995). Los casos más notorios de éxito vienen constituidos por las especies para las cuales sólo se conoce la fase *anamórfica*, es decir aquellas para las que la reproducción sexual no ha sido observada. Estas especies, exclusivamente conidiales o mitóticas, han sido tradicionalmente clasificadas dentro de los *Hongos Imperfectos* o *deuteromicetos*, subsidiariamente desde varios grupos de ascomicetos. Hoy día, no paran de establecerse conexiones anamorfo-telomorfo, gracias a la ayuda de la sistemática molecular. Así, el anamorfo *Alternaria* ha sido conectado con los telomorfos *Embellisia*, *Gibbago*, *Pleospora* y *Ulocladium*, el anamorfo *Botrytis* con los telomorfos *Dichobotrys* y *Peziza*, el anamorfo *Fusarium* con los telomorfos *Gibberella* y *Plectosporium*, el anamorfo *Penicillium* con los telomorfos *Geosmithia*, *Merimbla*, *Talaromyces*, *Eupenicillium*, etc (Seifert & Gams (2001)).

6.2. Origen de los hongos desde coanoflagelados

Las filogenias moleculares trazadas para los eucariotas muestran que el ancestro más probable de los hongos verdaderos es un zooflagelado, en particular un coanoflagelado (Fig. 7.9) o, en su defecto, un organismo muy similar miembro del filum *Neomonada* (Cavalier-Smith 1998). Una mayor exactitud es imposible en estos momentos, porque necesitamos todavía saber mucho más sobre la ultraestructura, taxonomía, biología y bioquímica de los coanoflagelados.

Los coanoflagelados son organismos unicelulares transparentes y flagelados, típicos de aguas dulces y océanos. El grupo está compuesto apenas de unas 150 especies de organismos unicelulares, para los cuales no hay registro fósil, ni reproducción sexual conocida. Los coanoflagelados toman su nombre de una especie de “collar” constituido por proyecciones digitiformes que rodean al flagelo único. Estas proyecciones están tan bien empaquetadas que

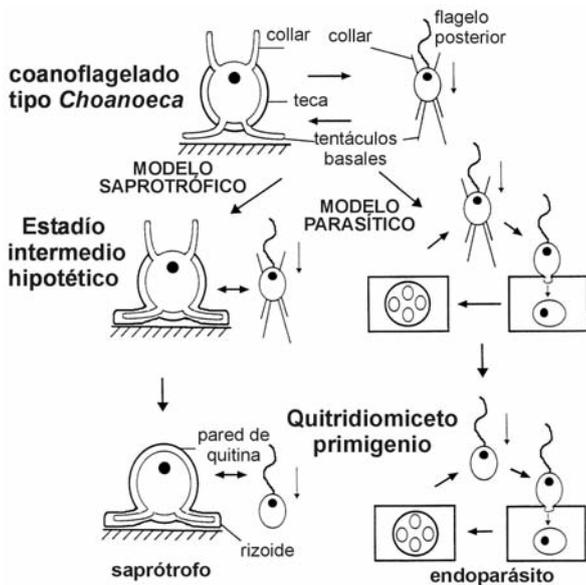


Figura 7.9. Origen de hongos verdaderos desde coanoflagelados, según Cavalier-Smith (2001). Izquierda: teoría saprótrófica; derecha: teoría parasítica

la impresión microscópica es la de una lámina con forma de copa. Los animales más próximos filogenéticamente son las esponjas.

Cavalier-Smith (2001) propone que, a diferencia de casi todos los coanoflagelados, el ancestro de los hongos carecería de flagelo en la fase asimiladora adulta, como ocurre con *Choanoeca* (Fig. 7.9). En este género, los adultos, epífitos de algas filamentosas, son tecados, pero sin flagelos. Solamente la fase dispersante presenta un flagelo posterior, como las zoósporas de los quitridiomicetos. El coanoflagelado en cuestión ya poseería un ciclo vital con alternancia heteromórfica antes de sufrir la transformación crucial, la adquisición de la pared celular de quitina, la cual caracterizaría al primer quitridio y, por tanto, al hongo ancestral. El programa epigenético que produce la alternancia de generaciones estaría, por tanto, ya disponible entre los antepasados de los hongos.

La hipótesis de *Choanoeca* permite dos escenarios alternativos, dependiendo de si el quitridio ancestral fue saprótrofo o parásito. En el *modelo saprótrófico*, los tentáculos del coanoflagelado pueden servir como material evolutivo de partida para los rizoides quitridiáceos. La teca se habría desarrollado alrededor de ellos para constituir una pared completamente envolvente (Fig. 7.9). Los tentáculos basales persisten en la fase sedentaria de algunas especies. El cambio genético esencial puede haber implicado una simple mutación que causara que la pared pegajosa se extendiera alre-

dedor de los tentáculos basales, de manera que éstos se constituyeran en rizoides. Sabemos que los rizoides de los quitridios tienen un diámetro similar al de los tentáculos de coanoflagelados (Cavalier-Smith 1998). Esta teoría elimina la necesidad de integrar organismos de morfología intermedia, cuya selección parece difícil de concebir. Los rizoides no se constituirían *de novo*, sino que serían una modificación de estructuras previamente existentes. Después sólo se requeriría otra mutación para disolver la pared en el comienzo de la fase móvil (Fig. 7.9).

El *modelo parasítico* podría tener a su vez dos versiones, porque hay dos tipos de quitridios parásitos. En aquellos que tienen rizoides, el origen podría haber seguido un curso similar al explicado por la teoría saprótrófica, excepto en que habría que postular algún mecanismo enzimático para la penetración en la célula huésped. En el caso de que los primeros quitridios carecieran de rizoides, no es necesario postular una conversión directa de las tecas coanoflageladas en la pared quitinosa. Al contrario, el quitridio ancestral podría posarse sobre las células del huésped en forma de células desnudas, retraer su flagelo y penetrar en el huésped después de secretar una pared continua a su alrededor (Fig. 7.9). En este caso, el ancestro podría haber sido un organismo no tecado; los hongos podrían haber heredado sus esporas de resistencia desde esta parte del ciclo del ancestro. Los dos modelos son igualmente plausibles –y conjeturales-. Para salir del dilema necesitamos un análisis filogenético molecular detallado de quitridiomicetos, así como un avance en el conocimiento sobre la química de las tecas y estructuras enquistadas de coanoflagelados.

6.3. Radiación de arqueomicotas y “conquistista del medio terrestre”

Los *quitridiomicetos* (abreviadamente quitridios) son hongos lisotróficos unicelulares, coloniales o filamentosos, caracterizados por una fase móvil compuesta de zoósporas con un flagelo posterior. Algunas especies tienen zoósporas bi o poliflageladas. Los gametos móviles no aparecen en ningún otro grupo de hongos verdaderos (Fig. 7.10). Se suelen catalogar como hongos acuáticos, parásitos de algas y rotíferos, pero la mayoría de las especies en realidad aparecen en el suelo como saprófitos, y también hay algunos parásitos de plantas vasculares (Barr 2001). Estos (*Olpidium*, *Rhizophy-*

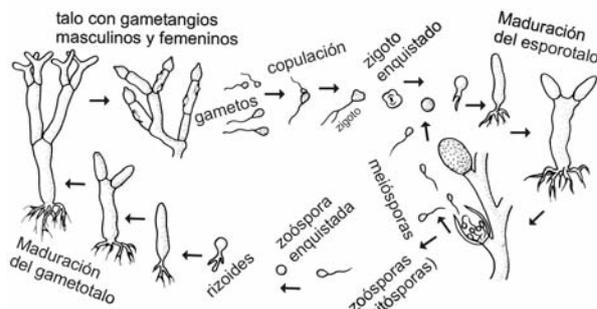


Figura 7.10. Ciclo de *Allomyces* (Blastocladales, Quitridiomycetes, Hongos). Limona et al. (1991)

dium, *Synchytrium*) no suelen ser excesivamente perniciosos; es más problemático el hecho de que muchos sean vectores de virus (*Olpidium brassicae*). Algunos anaerobios obligados viven en el tracto digestivo de herbívoros y son muy importantes en la digestión de la celulosa y la hemicelulosa. La identificación de las especies de quitridios es muy problemática; son organismos muy pequeños que carecen de rasgos distintivos en la mayor parte del ciclo biológico, suelen ser asexuales y en cultivo exhiben una considerable disparidad ecomorfológica (Barr 2001).

Los quitridios han sido tratados como subdivisión Chytridiomycotina o división Chytridiomycota (Hawksworth et al. 1995, Kirk et al. 2001), a menudo también como clase Chytridiomycetes (Alexopoulos et al. 1996, Bresinsky 1994). La definición molecular implica que algunas especies tradicionalmente situadas entre zigomicetos se incluyan en

Chytridiomycetes (Nagahama et al. 1995). La separación de Allomycetes (Cavalier-Smith 2001) (Fig. 7.8), un grupo fúngico con ciclo diplohaplonte, se basa sobre todo en diferencias ultraestructurales (aparato de Golgi), aunque éstas coinciden con las secuencias mitocondriales en señalar que Allomycetes estaría más próximo a zigomicetos que a quitridios (Lang et al. 1999). El nuevo taxon coincidiría con lo que ha sido tradicionalmente el Orden Blastocladales (Llimona 1997).

Como ya hemos comentado, las secuencias de ácidos nucleicos sugieren que los quitridios evolucionaron desde alguna forma de coanoflagelado (Cavalier-Smith 2001). El registro fósil arranca del Devónico de la famosa Rhynie Chert, Escocia (417-354 Ma). Los especímenes encontrados recuerdan mucho a ciertos taxa actuales como *Olpidium*, *Entophlyctis*, *Endochytrium* y *Spizellomyces* (Taylor 1992). También ha sido descrito de la misma formación un espécimen bien preservado de *Allomyces* (Taylor et al. 1994). Tanto durante el Devónico, como sobre todo en el Carbonífero (354-290 Ma), se observan zoosporangios de quitridios en el interior de esporangios de coonoioides (ej. *Horneophyton*) y también parasitando granos de polen y esporas (Taylor & Taylor 1993). Durante el Terciario, especialmente en el Eoceno, los fósiles de quitridios siguen apareciendo, aunque nunca llegan a ser elementos comunes en las micofloras cenozoicas (Stewart & Rothwell 1993).

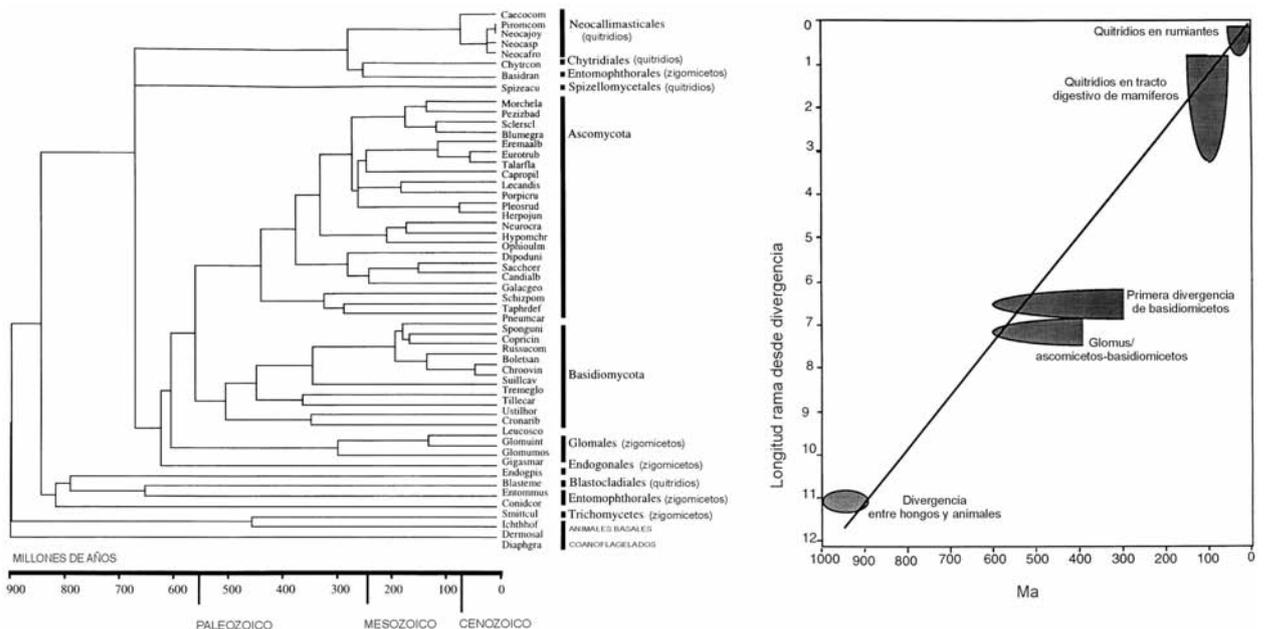


Figura 7.11. Arbol de divergencias fúngicas basado en secuenciación de rRNA y calibración del reloj molecular con las diversas evidencias fósiles. La tasa de sustitución de nucleótidos es de 1,26% por cada 100 Ma. Berbee & Taylor (2001)

Estas observaciones podrían estar indicando que *los quitridios han cambiado poco durante 400 millones de años*. Siendo evidente que se trata de un grupo primitivo, todo parece indicar que la vida fúngica comenzó en el agua y que la ocupación terrestre fue una consecuencia de la invasión de los huéspedes o materiales a descomponer. No hay otros hongos que tengan zoósporas flageladas, lo cual sugiere que perdieron esta capacidad, del mismo modo que las plantas terrestres cuando evolucionaron desde algas verdes. Esto también es consistente con el hecho de que los parientes más próximos de los hongos sean organismos flagelados.

Resulta pertinente describir los resultados del reloj molecular propuesto por Berbee & Taylor (2001), el cual se basa en el porcentaje de sustituciones de nucleótidos en el 18S rRNA, calibrados sobre la cronología de la evidencia fósil disponible hasta al momento (Fig 7.11.). Estos autores han estimado una tasa de sustitución de 1,26% cada 100 Ma, mayor que la determinada en un trabajo previo (1% Berbee & Taylor 1993). El modelo sugiere que la divergencia de animales (coanoflagelados) y de hongos tendría lugar en torno a 965 ± 140 Ma y que algunos quitridios (Blastocladales) y la mayor parte de zigomicetos, se encuentran ya entre los organismos proterozoicos de 800 y 650 Ma.

Coincidiendo quizá con las expectativas de muchos paleomicólogos (Taylor & Taylor 1993), esta cronología es inconsistente con la evidencia fósil de estos grupos, que arranca en 400 Ma. Se asume como punto de calibración que los quitridios que viven en el estómago de los mamíferos aparecieron, con éstos, hace unos 150-200 Ma, y que los asociados a rumiantes habrían especiado no antes de 40 Ma.

El flagelo quitridial, siendo típico de eucariotas, es probablemente una característica retenida de protozoos ancestrales. No sabemos con certeza si los flagelos se perdieron una o varias veces durante la evolución de los quitridios hasta zigomicetos; los árboles filogenéticos entran en conflicto a menudo sobre este particular. En Berbee & Taylor (2001), se observa como *los ancestros de zigomicetos habrían colonizado la tierra -y perdido los flagelos- al menos tres veces, en asociación con huéspedes animales*. La aparición de *Glomales-Endogonales* (Glomomycetes), en torno a 600 Ma, representaría la cuarta pérdida, en este caso en asociación con huéspedes vegetales (Fig. 7.12). En cualquier caso, existe un dilema cronológico aparente: las primeras evidencias fósiles de plantas terrestres no se encuentran hasta finales del Ordovícico, y de forma muy fragmentaria. En ningún caso se puede aceptar, con la información paleobotánica disponible,

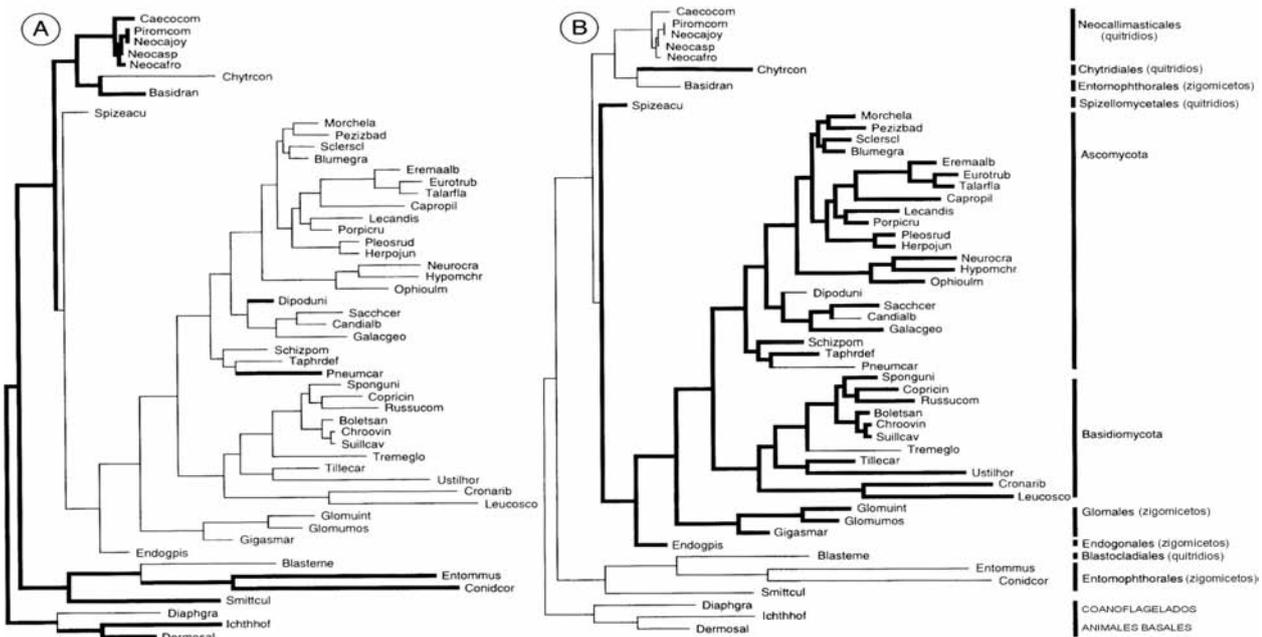


Figura 7.12. Comparación de la distribución de asociaciones de plantas y animales sobre un árbol de filogenia fúngica basado en secuencias de 18S rRNA, según Berbee & Taylor (2001). El árbol de la izquierda muestra en negrita las líneas que conducen a parásitos y comensales animales, mientras el de la derecha lo hace con los endosimbiontes, patógenos y saprófitos vegetales. La asociación con animales aparece en la base del árbol, mientras que la asociación con plantas es característica de la mayor parte de los miembros de un grupo monofilético que comprende Ascomycota, Basidiomycota y Glomales

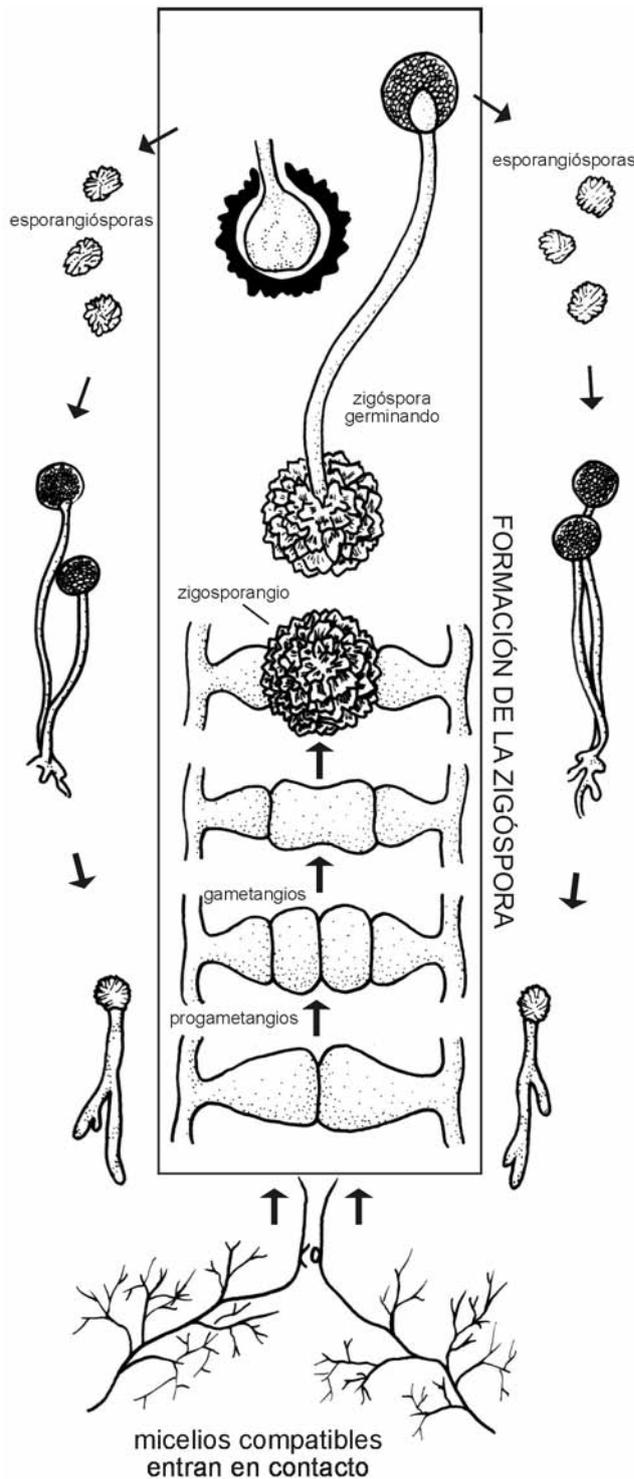


Figura 7.13. Ciclo de *Rhizopus stolonifer* (Mucorales, Zigomicetos, Hongos). Llimona et al. (1991)

que las plantas terrestres aparecieran antes de 470-430 Ma (Willis & McElwain 2002). Descartando que el dilema cronológico refleje una edad más antigua para las plantas vasculares, se puede pensar en un error en la tasa de variación estimada por Berbee & Taylor (2001), o en que los hongos terrestres se asociaran, saprófita, parasítica o simbióticamente, con

los ancestros algales de las plantas vasculares, siguiéndolas después a la tierra.

El registro paleobotánico de zigomicetos no es, desde luego, posterior al de quitridios y resulta bastante coherente con la primera gran radiación de plantas vasculares, durante el Devónico, y con la formación de los primeros bosques, en el Carbonífero (Fig. 7.11). Los zigomicetos son hongos saprófitos, parásitos o depredadores, caracterizados por un micelio cenocítico, paredes de quitina y glucano, esporas sin flagelos y reproducción sexual por gametangiogamia (Fig. 7.13). El taxon Zygomycota, tradicionalmente definido sobre la base de sus hifas sin tabiques y la producción de zigósporas, no parece ser, en cualquier caso, monofilético (Benny et al. 2001). La posición de algunos linajes avanzados como Glomales, Endogonales y Entomophtorales no está clara a la luz de los análisis moleculares (Nagahama et al. 1995, Sugiyama et al. 1996). Cavalier-Smith (2001) ha establecido una separación conspicua entre Zygomycetes, Zoomycetes y Glomomycetes (Fig. 7.8). Estos últimos constituyen el 80% de las endomicorizas arbusculares.

Existe un importante volumen de evidencia fósil para las glomáceas y endogonáceas durante el Devónico (Hass et al. 1994), en asociación con la radiación de cooksonioides (Fig. 7.14). De ello se concluye que la interacción micorrícica fue coetánea de la conquista de la tierra por las plantas (Taylor & Taylor 1997). Los especímenes incluyen fundamentalmente clamidósporas, pero también arbusculos fosilizados (*Glomites*), cuya antigüedad máxima se estima en torno a 390 Ma (Remy et al. 1994), la cual representaría la fecha más plausible para el origen de Glomales (Berbee & Taylor 2001). La idea de una relación mutualista entre hongos y plantas terrestres se desarrolla precisamente a partir del Devónico, consolidándose durante el Carbonífero, aunque no es inconcebible en períodos anteriores (Taylor & Taylor 1993). El hongo pudo ser muy útil para incrementar la capacidad de absorción de agua y nutrientes en un escenario donde el ambiente terrestre sería muy oligotrófico. Las plantas proporcionarían carbohidratos y protección contra la desecación y la radiación ultravioleta.

Las hifas sin tabiques aparecen desde el Cámbrico y son habituales en el Silúrico (Pirozynski 1976, Taylor & Osborn 1996), pero, como se puede comprender, su adscripción a

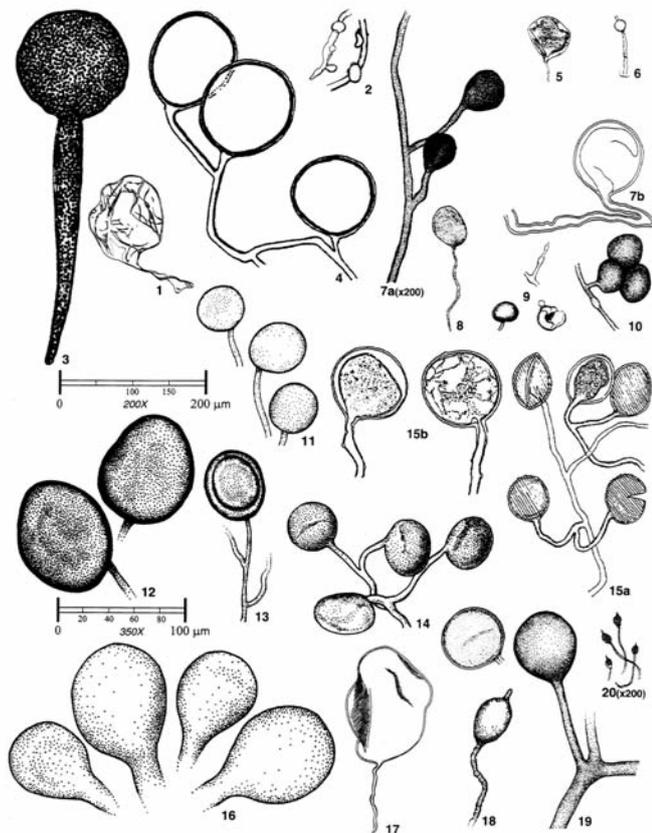


Figura 7.14. Evidencias fósiles de zigomicetos (clamidósporas y vesículas). 1: *Pilula*. 2: *Palaeodikaryomyces*. 3-19: *Palaeomycites*. 20: *Oochytrium*. Kalgutkar & Jansonius (2000)

zigomicetos, oomicetos o quitridios resulta problemática. Tampoco se puede decir que exista una diacronía fosilífera que apoye las hipótesis filético-moleculares (Figs. 7.11, 7.12), pues ya durante el Devónico, y más explosivamente durante el Carbonífero, existen evidencias fósiles de todos los grandes grupos de hongos, incluyendo basidiomicetos y ascomicetos (Fig. 7.5) (Taylor & Taylor 1993).

La evolución inicial de las principales clases de Fungi pudo ser extraordinariamente rápida. Quizá por esa razón, el modelo de Berbee & Taylor (2001) despierta tantas expectativas. En la Fig. 7.11 se puede apreciar como, por ejemplo, la divergencia de Ascomycota y Basidiomycota llegaría justo después del origen de Glomales. La fecha aducida para el evento (500-600 Ma) no encaja con el registro fósil, pero éste es quizá un aspecto menos relevante que la configuración de las divergencias dentro del cladograma.

6.4. ¿Son hongos los microsporidios?

Con el avance de la microscopía electrónica y la multiplicación de estudios de secuenciación molecular, existen ya pocas dudas de la proxi-

midad filogenética entre los microsporidios y los hongos verdaderos. Los microsporidios han sido objeto tradicional de la protozoología. Se trata de parásitos intracelulares obligados de animales, principalmente artrópodos y muy frecuentemente, insectos. Se han descrito unas mil especies, pero podría haber cientos de miles en el bosque tropical infectando los millones de especies de himenópteros que quedan por describir. El parasitismo por microsporidios causa todos los años pérdidas económicas considerables en colonias de abejas melíferas. A veces, actúan como parásitos sobre vertebrados, especialmente peces; mientras que algunas especies oportunistas, junto con *Pneumocystis*, pueden afectar a enfermos de SIDA.

A diferencia de los “demás” hongos, los microsporidios no tienen mitocondrias, ni peroxisomas, hidrogenosomas o flagelos; existe un aparato de Golgi residual, formado por cisternas aisladas; se trata de organismos anaeróbicos. Por semejanza con los hongos, son organismos lisotróficos, con esporas de paredes quitinosas y altas concentraciones citoplasmáticas de trehalosa (lo cual les confiere larga viabilidad), y pautas mitóticas muy similares a las de algunos zigomicetos y ascomicetos (y muy diferentes de las de protozoos). No se sabe si fabrican lisina o la consiguen de sus huéspedes. Las esporas son el elemento invasor, que acaba por emitir una célula infectante desnuda, con capacidad de incorporación a la célula huésped a través de una inyección de protoplasma, como si se tratara de una aguja hipodérmica. La ontogenia y ultraestructura de la espora es similar a la de los ascomicetos y diferente de la de los cistes de protozoos. Sin embargo, se trata de exósporas, como las de los basidiomicetos, conidios y tricósporas, no endósporas como las de los ascomicetos.

Otra comparación interesante surge del hecho de que, en muchos ciclos de microsporidios, se produzca la alternancia de una fase uninuclear con otra dicariótica. Esta fase dicariótica difiere de la de Neomycota en algunos aspectos básicos, los suficientes para que Cavalier-Smith (2001) haya afirmado que las dicariofases de ambos grupos son más convergentes que homólogas. En realidad, este autor sitúa a los microsporidios como un filum terminal de Archemycota, derivando de Zoomycetes (Fig. 7.8).

Sobre la posición filogenética de microsporidios hay dos posturas contrapuestas que surgen del tipo de dato molecular que discrimina el cladograma. Las secuencias de rRNA sitúan a los microsporidios en la base del árbol eucariótico (Vossbrink et al. 1987), dando a entender que se trata de organismos primitivos, previos al evento de endosimbiosis mitocondrial (Margulis & Swartz 1998). Esta es la situación adoptada en *Tree of Life* ([wysiwyg:/8/http://tolweb.org/tree/Fungi](http://tolweb.org/tree/Fungi)) (Fig. 6.29). La comparación de secuencias proteicas (tubulinas y actina) produce un cuadro diametralmente opuesto, que es el adoptado por Cavalier-Smith (1998, 2001). En este escenario filogenético, se trataría de organismos que han sufrido reducción por efecto del parasitismo intracelular (Edlind et al. 1996, Li et al. 1996, Hirt et al. 1999). En cierto sentido, serían *hongos degenerados*, que habrían perdido la pared vegetativa y algunos orgánulos básicos para la vida eucariótica autónoma.

6.5. Origen de Neomycota

La aparición de septos perforados en las hifas y la intercalación de una fase dicariótica más o menos larga en el ciclo vital, marcan un hito en la evolución fúngica, ya que se asociaron al origen de los dos grupos que hoy exhiben mayor diversidad específica (Fig. 7.15). Se han descrito más de 22.000 especies de basidiomicetos y unas 32.000 de ascomicetos, incluyendo unas 14.000 de formas liquenizadas y excluyendo unas 15.000 de anamorfos relacionados (Llimona 1997). Los septos hifales con perforaciones representan una ventaja adaptativa, al proporcionar una mayor resistencia física sin que se pierda capacidad de transporte. La presencia de una fase dicariótica podría haber tenido algo que ver con el aumento en los niveles de complejidad que se da en estos dos grupos, apreciable sobre todo en la enorme diversidad de esporocarpos, ascos, basidios, tipos esporales, composición química, ciclos vitales, etc. La variabilidad de los esporocarpos alcanza su clímax en órdenes como Pezizales, Agaricales o Afiloformales, mientras que, por ejemplo, los conidios son increíblemente variables en hongos mitospóricos. En el micelio dicariótico, cada célula contiene dos núcleos, derivados del gameto correspondiente en cada caso (masculino o femenino).

Siendo importante en ascomicetos, la fase dicariótica no tiene una larga duración, pues el

fenómeno afecta principalmente a las hifas ascógenas, que producen ascos en sus extremos tras la fusión de los núcleos (cariogamia) (Fig. 7.15). La duración de las hifas dicarióticas es mayor en basidiomicetos. En realidad, las hifas monocarióticas, que no producen conidios tan a menudo como en ascomicetos, experimentan pronto la fusión (somatogamia) y el micelio dicariótico puede persistir durante años, formando la base del aparato vegetativo. Este retraso en la cariogamia hace que se multiplique el efecto de una sola somatogamia, consiguiendo un elevado número de cigotos y, por tanto, de esporas.

Los basidiomicetos también se diferencian de los ascomicetos en otros aspectos importantes. En primer lugar, las hifas dicarióticas crecen por fibulación, no por uncinulación, como las hifas ascógenas (Fig. 7.15). En segundo lugar, los tabiques de las hifas de basidiomicetos presentan el *complejo doliporo-parentesoma* (excepto en royas), el cual consta de sacos perforados de retículo endoplasmático que regulan la circulación por el poro. En ascomicetos, los septos presentan una perforación central simple, a menudo flanqueada por unos orgánulos, los *corpúsculos de Woronin*, que tienen la capacidad de obturar los poros. En tercer lugar, cabe tener en cuenta que, después de la meiosis, los basidiomicetos no suelen experimentar una mitosis, por lo que el número de esporas que se forman por "esporangio" es de cuatro, no de ocho. Más relevante todavía es que las ascósporas son *endósporas*, mientras que las basidiósporas son *exósporas*. Dentro de estas últimas, además, se ha descrito un mecanismo muy sofisticado de dispersión, la *abscisión esporal*, basada en la acción de una gota producida en la base de la espora, en el punto de conexión con el *esterigma*. Parece ser que dicha gota impulsa a la espora para su incorporación en las corrientes atmosféricas (*balistosporia*).

Las diferencias entre ambos grupos son considerables, tanto que no resulta sencillo encontrar mecanismos evolutivos que conduzcan desde ascomicetos a basidiomicetos. Se trata de dos líneas aparentemente muy especializadas que han evolucionado en paralelo. En cambio, *por una sola mutación que retrase la cariogamia respecto a la plasmogamia, se puede producir la aparición del micelio dicariótico* (Llimona 1997). Este proceso debe estar en la base del origen de ambos grupos desde zigomicetos.

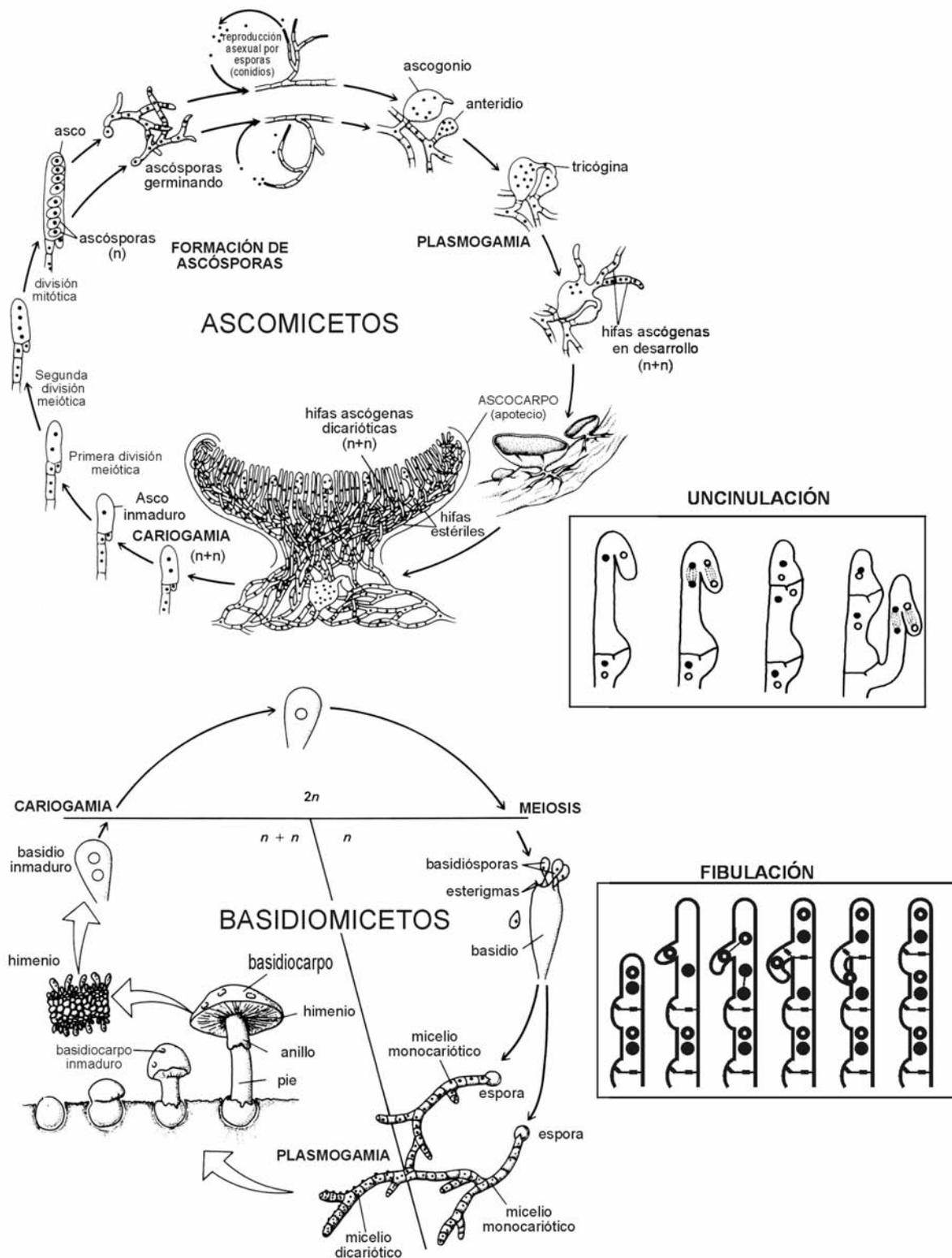


Figura 7.15. Ciclos de ascomicetos y basidiomicetos

Los árboles de rRNA y las secuencias mitocondriales parecen confirmar la monofilia de Neomycota desde Glomomycetes (Cavalier-Smith 2001) (Fig. 7.8) y rechazan la hipótesis previa de que Ascomycota y Basidiomycota evolucionaron independientemente desde Zygomycota. Por otro lado, confirman la estre-

cha relación filogenética entre Ascomycota y Basidiomycota (Berbee & Taylor 2001), sugerida tradicionalmente por la común aparición de hifas septadas y fase dicariótica. La transición entre Eomycota y Neomycota tendría lugar a través de hongos simbiotes asociados con plantas vasculares.

6.6. Registro fósil de ascomicetos y basidiomicetos

Hay varios elementos que confluyen en que la paleomicología no haya adquirido el desarrollo suficiente para resolver problemas filogenéticos en hongos. En primer lugar, los fósiles fúngicos son raros y casi siempre microscópicos, muy raras veces se han encontrado carpóforos completos. Los restos de micelios suelen abundar en muchos sedimentos desde el Devónico, pero lo más habitual es la imposibilidad de adscribirlos a grupos concretos por la falta de rasgos diagnósticos. La quitina, como la esporopolenina y otros “plásticos no degradables”, puede aislarse de algunos materiales y sedimentos, pero se trata de un carácter compartido por los hongos con los microforaminíferos, poliquetos y artrópodos. Además, no hay evidencias claras de estructuras fúngicas con quitina antes del Pérmico (Traverse 1992).

En el Silúrico (443-417 Ma) se encuentran hifas septado-perforadas y esporas multicelulares similares a las de los actuales ascomicetos, como parte de asociaciones con microartrópodos (Sherwood-Pike & Gray 1985). Se ha sugerido que tanto ascomicetos como basidiomicetos

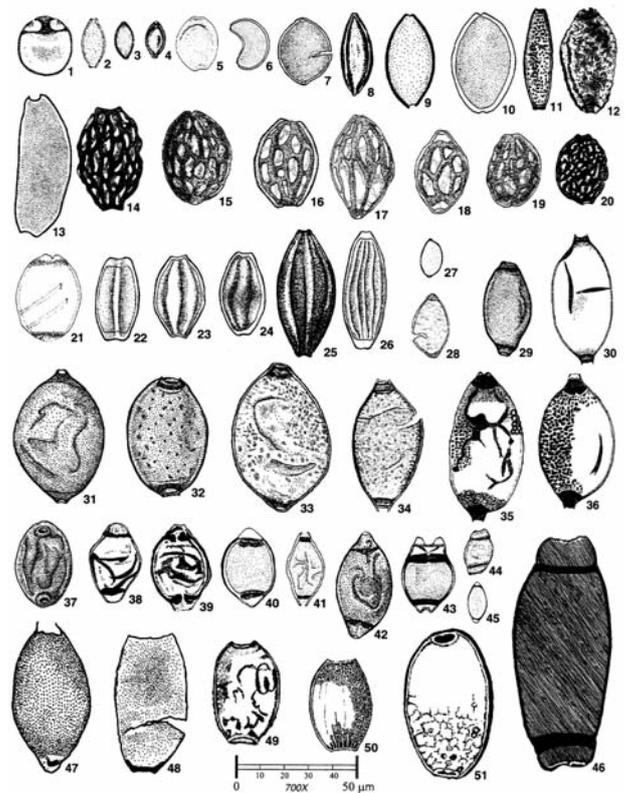


Figura 7.17. Esporomorfos fúngicos fósiles. 1: *Biporisporites*. 2-13: *Diporisporites*. 14-26: *Striadiporites*. 27-36: *Foveodiporites*. 37: *Diporoconia*. 38-47: *Biporipsilonites*. 48-49: *Psilodiporites*. 50: *Banksiaeidites*. 51: *Retidiporites*. Kalgutkar & Jansonius (2000)

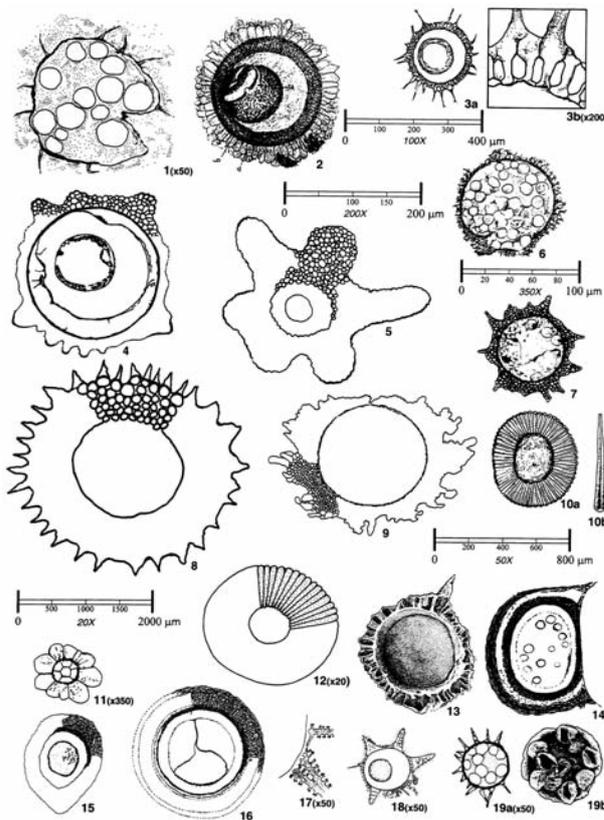


Figura 7.16. Cuerpos fructíferos fósiles de ascomicetos. 1: *Coleocarpon*. 2-13: *Sporocarpon*. 14-16: *Myocarpon*. 17-19: *Traquairia*. Kalgutkar & Jansonius (2000)

tuvieron sus comienzos en los ambientes acuáticos de los mares cámbricos y ordovícicos como saprófitos y parásitos de algas. El modelo de Berbee & Taylor (2001) encaja perfectamente con esta idea, pues el reloj estima la divergencia entre ascomicetos y basidiomicetos en torno a 500 Ma, es decir a finales del Cámbrico (Fig. 7.11).

Cuando las plantas terrestres evolucionaran, los hongos que vivían sobre los ancestros continuarían viviendo como saprófitos y parásitos de las formas derivadas (Pirozynski 1976). Es decir, los hongos acuáticos habrían alcanzado el ambiente terrestre como “pasajeros de vehículos autótrofos”. Si esto fuera así, podemos decir que el saprofitismo y la relación parásito-huésped ya estaban perfectamente establecidas en el Silúrico terminal.

La diversidad fúngica estimada del registro fósil aumenta conforme avanza el Paleozoico, de modo que casi todas las clases taxonómicas actuales estarían representadas desde el registro pensilvaniense (323-290 Ma) en adelante, incluyendo hifas con fíbulas (*Palaeancistrus*, *Palaeofibulus*), peritecios, cleistotecios, ascotromas y otros órganos reproductores

(*Endochaetophora*, *Coleocarpon*, *Traquairia*, *Dubiocarpon*, *Mycarpon*) (Fig. 7.16) y, por encima de todo, una ingente diversidad de esporas (Kalgutkar & Jansonius 2000) (Figs. 7.17, 7.18). En muchas especies, como *Mycarpon bimuratus*, la cavidad central del cleistotecio está ocupada por pequeñas esporas. *Dubiocarpon* y *Traquairia* se distinguen por la presencia de células alargadas, dispuestas radialmente desde las paredes del cleistotecio (Fig. 7.16).

El registro de hifas, ascósporas y conidios de ascomicetos se consolida en el Cretácico y es especialmente abundante durante el Terciario. Las evidencias previas son puntuales, siendo la espora septada *Felixites*, uno de los elementos más reiterados durante el Carbonífero (Elsik 1990) y *Reduviasporonites* durante el Pérmico (Elsik 1999). Los carpóforos completos o parciales (partes del píleo) de grupos como Agaricales son rarísimos y se limitan al Jurásico, Cretácico y Terciario (Fig. 7.19). En algunos casos, el hallazgo está relacionado con depósitos de ámbar (Hibbett et al. 1995).

Desde el Pensilvaniense hasta el Cretácico hay pocas evidencias de radiación fúngica. Sin embargo, el análisis palinológico de sedimentos nos indica que *hay una segunda explosión de*

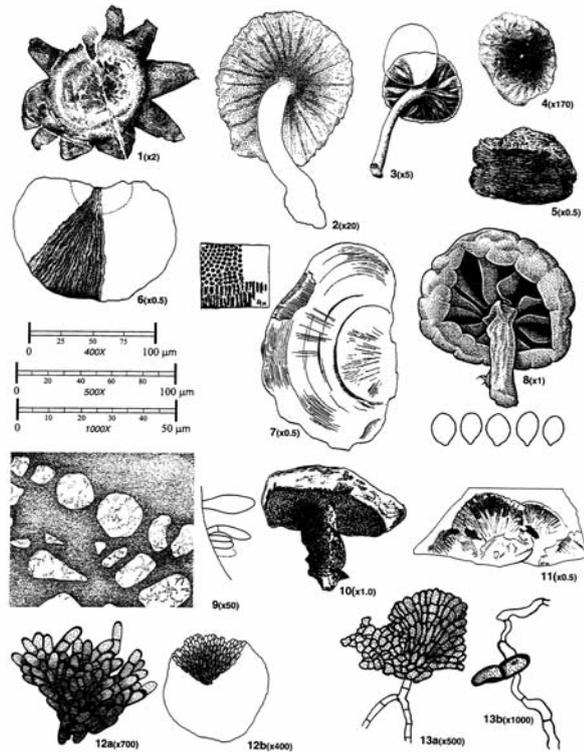


Figura 7.19. Basidiomicetos fósiles. 1: *Geastrum*. 2: *Coprinites*. 3: *Protomyces*. 4: *Dictyotpileos*. 5-6: *Tramenites*. 7: *Fomes*. 8: *Archaeo-marasmius*. 9: *Phellinites*. 10: *Pseudopolyporus*. 11: *Eopolyporoides*. 12: *Patoullardiella*. 13: *Trichopeltina*. Kalgutkar & Jansonius (2000)

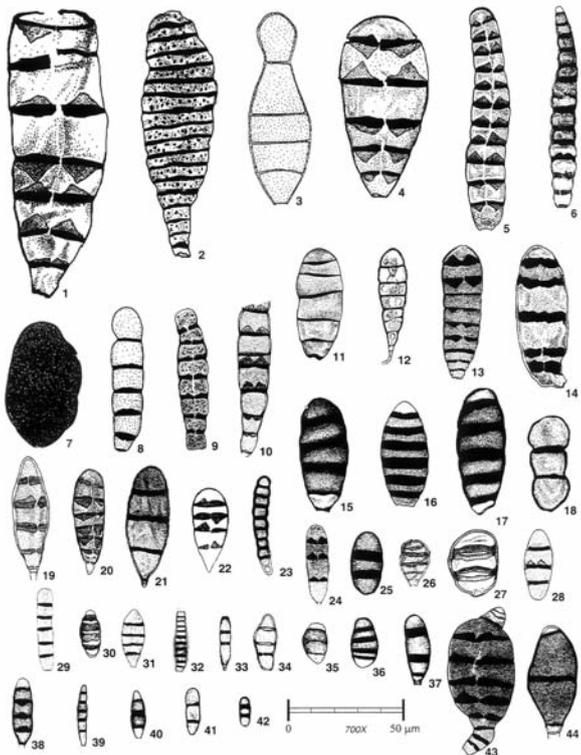


Figura 7.18. *Pluricellaesporites*, una espora fúngica común en depósitos desde el Paleozoico hasta el Holoceno. Kalgutkar & Jansonius (2000)

formas cuando se diversifican las angiospermas, entre el Cretácico (144-65 Ma) y el Oligoceno (34-24 Ma). En muchos casos, las nuevas especies se corresponden con especies folícolas actuales (Sherwood-Pike 1991). Hay muy pocas dudas de que ésto fue el resultado de la coevolución de hongos y angiospermas. Se ha sugerido que pudo haber habido un *cuello de botella en relación con el almacenamiento de ligninas durante el Paleozoico.* Muchos creen que los ascomicetos y basidiomicetos descomponedores de ligninas, aunque presentes, no fueron componentes ecológicos importantes de la biota del Carbonífero (Pirozynski 1976). Quizá por ello, los síntomas de descomposición fúngica sobre maderas fósiles no se aprecian hasta el Pérmico (Willis & McElwain 2002) y sobre todo a partir del Triásico, en sincronía con la concentración de quitinas en los estratos correspondientes (Traverse 1992).

Se comprende que, debido a los procesos de preservación diferencial, algunas estructuras, como las esporas y los cleistotecios, sean particularmente abundantes. La identificación de palinomorfos fúngicos es complicada, pero se ha desarrollado muchísimo durante los últimos

años. Muchos de ellos proporcionan información insustituible en estudios de reconstrucción paleoambiental, desde el Paleozoico hasta el Cuaternario (van Geel 1978). De hecho, todavía se siguen descubriendo numerosos tipos esporales cuya adscripción taxonómica no se conoce, aunque el contexto sedimentario y palinológico permita una definición paleoecológica a veces bastante precisa (Elsik 1980, 1983, Carrión & Navarro 2002, van Geel et al. 1989).

Un caso fascinante de investigación paleomicológica lo dio el género *Palaeosclerotium*, del Pensilvaniense (323-290 Ma) (Rothwell 1972). En principio se describió la estructura central como un esclerocio (Fig. 7.20). Esta es una estructura esférica compuesta de hifas vegetativas, que parece funcionar como una estrategia de resistencia en los ciclos vitales de varios ascomicetos y basidiomicetos. Reinvestigado, resultó que el supuesto esclerocio contenía ascos en su interior, en algunos casos con las típicas ocho ascosporas incluidas. Por lo tanto, se trataría más bien de un cleistotecio. Pero lo más resaltable son las características de las hifas vegetativas de las paredes del cleistotecio. Estas presentan un micelio con filamentos septados con doliporos y fíbulas, rasgos típicos de las hifas dicarióticas de basidiomicetos. En otras palabras, *Palaeosclerotium* combinaría rasgos de ascomicetos y basidiomicetos y viene a ser la única sugerencia fósil de que ambos grupos tuvieron un ancestro común (Stewart & Rothwell 1993). En los últimos años, se ha sugerido que en la descripción original podrían haberse mezclado dos o más especies y que no existe continuidad histológica real entre las hifas y el supuesto cleistotecio (Kalgutkar & Jansonius 2000).

El registro fósil proporciona también evidencias directas de las relaciones ecológicas en las que participan los hongos. Las relaciones de mutualismo, como ya se ha comentado, se verifican más bien a través de endomicorrizas, la mayor parte de ellas afines a formas actuales de *Glomus* y *Sclerocystis* (Taylor & Taylor 1993) (Fig. 7.14). El saprofitismo se ha documentado desde el Devónico Superior en especímenes de *Callixylon*, cuyas traqueidas mostraban numerosas hifas con estructuras de resistencia, así como áreas de deslignificación producidas probablemente por la actividad enzimática del hongo (Taylor & Taylor 1993). Otros casos bien conocidos incluyen la aparición de estructuras de degradación de leño en especímenes paleozoicos y mesozoicos de Gondwana como

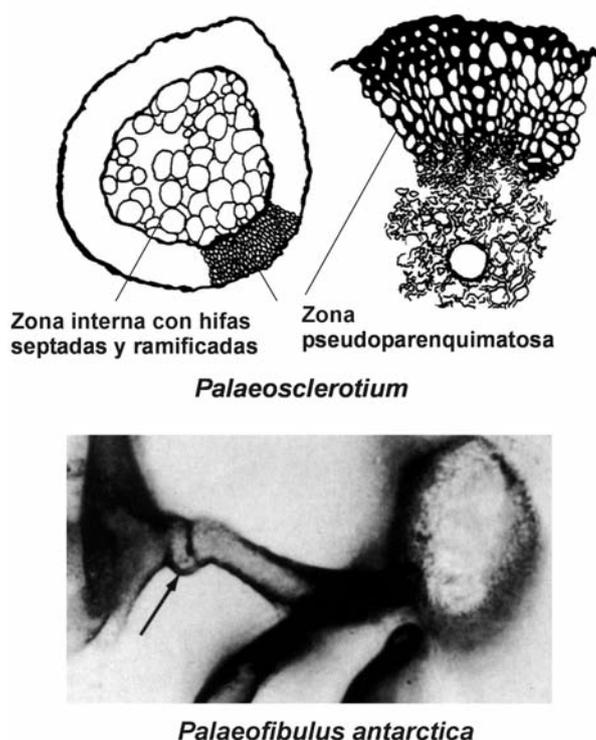


Figura 7.20. Más paleodiversidad fúngica: *Palaeosclerotium* y *Palaeofibulus*. Kalgutkar & Jansonius (2000) y Stewart & Rothwell (1993)

Araucarioxylon y *Vertebraria*. Estas estructuras aparecen asociadas a menudo a hifas con septos y fíbulas.

El parasitismo es más difícil de demostrar, porque requiere que se hayan fosilizado los componentes anatómicos de la respuesta del huésped. En la mayor parte de los troncos del bosque petrificado del triásico de Arizona aparecen perforaciones tubulares típicas del parasitismo por géneros como *Armillaria*. Más frecuente es la aparición de oogonios dentro de óvulos carboníferos como *Nucellangium* (Stidd & Cosentino 1975). Curiosamente, casi todos los óvulos que presentan oogonios muestran también disrupción celular del tejido parenquimático gametofítico. Finalmente, cabe señalar la presencia de haustorios en muchas hojas de angiospermas durante el Eoceno (Dilcher 2001).

6.7. Características y relaciones filogenéticas en ascomicetos

Los ascomicetos representan el 65% de todos los hongos descritos, incluyendo algunos parásitos de plantas (oidios, mildius), muchos que simbiotizan con algas y líquenes, y la mayoría de los que han sido tradicionalmente considerados como especies "asexuales" (hon-

gos imperfectos o deuteromicetos). El grupo incluye taxa tan importantes económicamente como *Saccharomyces cerevisiae*, *Morchella*, *Neurospora crassa* y *Penicillium chrysogenum*, entre otros. Otros son perjudiciales para el hombre: *Aspergillus flavus* produce uno de los carcinógenos naturales más potentes que se conocen (contamina muchos frutos secos y cereales), *Candida albicans* provoca vaginitis reincidentes, infecciones respiratorias y circulatorias en situaciones de ingesta continuada de antibióticos, *Cryphonectria parasitica* es responsable de la muerte de 4000 millones de castaños en Estados Unidos (Alexopoulos et al. 1996).

En su reproducción asexual es característica la formación de conidios sobre conidióforos y conidiomas (*picnidios*, *acérvulos*, *sinemas*). En la reproducción sexual, intervienen fases de crecimiento de hifas dicarióticas por uncinulación, formación de ascomas (*cleistotecio*, *peritecio*, *apotecio*, *ascostroma*), ascos (*unitunicados*, *bitunicados*, etc, con diferentes tipos de dehiscencia, ...) y ascósporas (Fig. 7.15). La reproducción sexual puede producirse por *contacto gametangial*, *gametangiogamia*, *espermatización o fusión de células vegetativas*.

Los análisis de secuencias moleculares postulan la *monofilesis de Ascomycota*, *Hemiascomycotina* y *Euascomycotina* (Gargas et al. 1995). Según Cavalier-Smith (2001), Hemiascomycotina incluye las clases Endomycetes, Geomycetes y Taprinomycetes, mientras que Euascomycotina incluye Discomycetes, Loculomycetes, Plectomycetes y Pyrenomycetes (Fig. 7.8). Ni que decir tiene que no es la única sistemática disponible y que ésta, al igual que en los casos anteriores, ha mostrado gran inestabilidad en el curso de la historia reciente (Bresinsky 1994, Hawksworth et al. 1995, Alexopoulos et al. 1996, Kirk et al. 2001).

Lo cierto es que, en los niveles de clase y subdivisión, no existe acuerdo unánime ni a nivel taxonómico ni filogenético. Cavalier-Smith considera que Taphrinomycetes, un pequeño grupo de parásitos de cormófitos, sería ancestral a las demás clases (Fig. 7.8), compartiendo con Endomycetes y Geomycetes la carencia de ascomas. Los endomicetos incluyen un grupo de gran importancia económica, las levaduras, que intervienen en la fermentación del vino, la cerveza y la leche, y se caracterizan por la simplicidad de su aparato vegetativo. El hábito uni-

celular de las levaduras, no obstante, no es un carácter exclusivo de Endomycetes, pues existen otros grupos de ascomycetos (*Candida*) e incluso algunos basidiomicetos (*Cryptococcus*, *Sporobolomyces*, *Rhodotorula*) y zigomicetos (*Mucor*) que han preservado la potencialidad de adoptar este modo de vida, generalmente como respuesta a las condiciones del medio. Los geomycetos son un pequeño grupo de hongos cenocíticos sin fase sexual conocida, que presentan *Nostoc* como endosimbionte intracelular.

Los euascomycetos incluyen el 90% de las especies, y son hifales, casi todos con ascomas. La filogenia interna de este grupo presenta grandes problemas, pero lo más habitual es que los plectomicetos (con cleistotecio) y los pirenomicetos (con peritecio) aparezcan como monofiléticos, mientras que los discomycetos (con apotecio), loculoascomycetos (con ascostroma) y líquenes se resuelvan como polifiléticos (Barr 2001). Por estudios de ontogenia comparada, se ha sugerido que las barreras evolutivas entre peritecios y cleistotecios son relativamente lábiles y que *la pérdida o apertura de ostíolos debe haber ocurrido repetidas veces en euascomycetos* (Samuels & Blackwell 2001).

6.8. Características y relaciones filogenéticas en basidiomicetos

Los basidiomicetos suponen un componente importante de los ecosistemas terrestres. Algunas de sus características distintivas incluyen la existencia de un basidio como meiosporangio, micelio dicariótico persistente, hifas frecuentemente con fíbulas y pared celular multiestratificada (Fig. 7.15). El basidio es la célula en la que tiene lugar la cariogamia y la meiosis, sobre la cual se forman las basidiósporas haploides. Hay gran variación en su morfología, en el número de esporas que se forman y en cómo éstas se unen a la superficie del mismo. Normalmente se forman cuatro, en el ápice de unas excreciones basidiales llamadas *esterigmas*. El mecanismo de liberación, a través de una gota en el hilum de la espora, parece haber evolucionado ya en los primeros grupos, pero su física permanece bajo controversia (McLaughlin et al. 2001).

La presencia común de balistósporas, basidios y fíbulas en casi todos los grupos, indica un origen común y apoya la hipótesis de la monofilesis (Fig. 7.8). Hay bastantes evidencias de que existen *tres líneas monofiléticas dentro de*

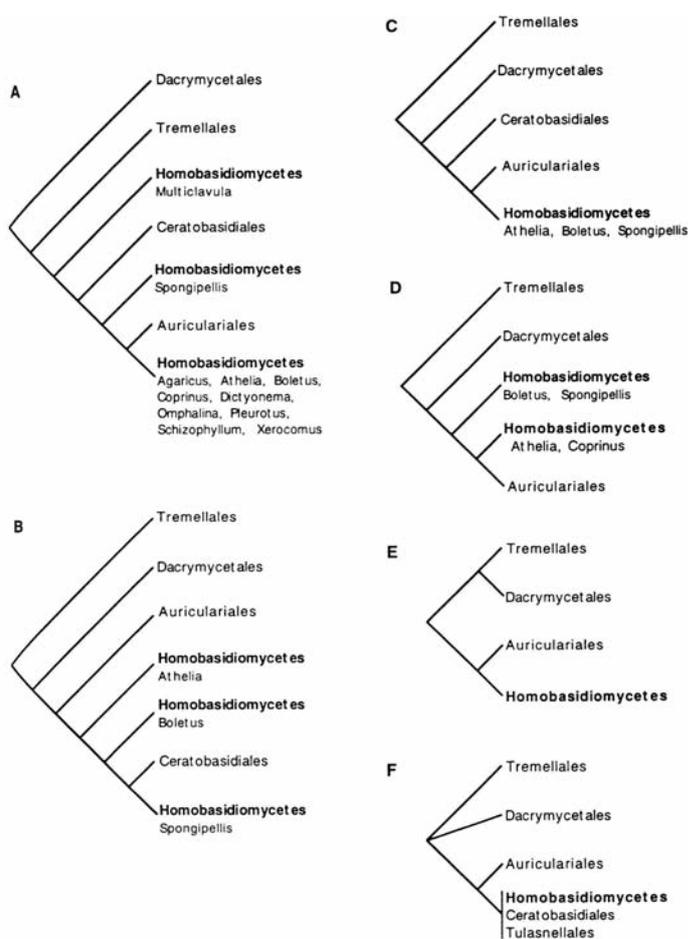


Figura 7.21. Disparidad de las relaciones filogenéticas entre homobasidiomicetos producidas desde secuencias moleculares. A: Gargas et al. (1995). B y C: Swann & Taylor (1993). D: Swann & Taylor (1995). E: Begerow et al. (1997). F: Bruns et al. (1998)

basidiomicetos (Wells 1994, Swann & Taylor 1993, 1995, McLaughlin et al. 2001): *uredomicetos*, *ustilaginomicetos* e *himenomicetos*. La base de esta sistemática es el rRNA, pero los datos ultraestructurales suponen una confirmación esencial. Los dos últimos grupos están más próximos filogenéticamente si se atiende a la ultraestructura del poro septal, la composición de carbohidratos y las secuencias de los diferentes tipos de RNA (Bauer et al. 1997). Esta afinidad es la que ha llevado a Cavalier-Smith (2001) a establecer la subdivisión Orthomycotina, dentro de la cual se presentan como más primitivos los parásitos sin basidioma (Ustomycetes), después aquellos que tienen basidiomas gelatinosos y fragmobasidios (Gelimycetes) y finalmente, los que presentan holobasidios, parentesomas perforados y basidiomas (Homobasidiomycetes) (Fig. 7.8).

Por su parasitismo especializado, con casos excepcionales de adaptación al huésped, las royas (Uredinales), carbonos (Ustilaginales) y tizones (Tilletiales), presentan muchos tópicos

interesantes para la investigación evolutiva. Las royas (*Puccinia*, *Gymnosporangium*, *Phragmidium*) son parásitos de plantas vasculares y se considera que su origen se remonta, como muy tarde, al Devónico. Los carbonos (*Ustilago*) y tizones (*Tilletia*, *Urocystis*) son parásitos de angiospermas, en su mayor parte de monocotiledóneas, y muy habitualmente, gramíneas y ciperáceas. Esta distribución del huésped ha llevado a Bauer et al. (2001) a sugerir que habrían evolucionado como patógenos durante la radiación cretácica de angiospermas (que incluyó a las monocotiledóneas), con subsiguientes saltos a dicotiledóneas a través del Terciario. Es altamente probable que muchas especies tengan un origen paleoceno, en correspondencia con la evolución de las gramíneas hace unos 60 Ma. Dejando aparte las micorrizas, otros casos de interacción ecológica con mecanismos de coadaptación sofisticados se dan en homobasidiomicetos, incluyendo algunos simbiontes de insectos entre Euagaricales (*Amylostereum*, *Cerrena*).

La filogenias moleculares están produciendo cuadros muy dispares en relación con la posible monofilesis y relaciones internas de Homobasidiomycetes (Fig. 7.21). Los intentos de establecer relojes moleculares han resultado frustrantes (Moncalvo et al. 2000). El problema parece complicarse por la falta de correlación entre los datos moleculares y morfológicos, lo cual puede llegar a ser destructivo sobre las sistemáticas tradicionales hasta extremos insospechados hace una década. Un estudio molecular reciente que incluye agaricales, afilofores y gasteromicetos (Hibbett & Thorn 2001), sugiere que los basidiomas angiocárpicos habrían surgido al menos cuatro veces y de distintas fuentes (Fig. 7.22). Además, siete especies de agaricales quedan fuera del clado Euagaricales, donde se incluyen, entre otros, algunos afilofores (*Schizophyllum*, *Typhula*), gasteromicetos (*Lycoperdon*, *Calvatia*, *Crucibulum*), incluso ascomicetos. El cladograma revela que, en general, la evolución de los homobasidiomicetos ha estado marcada por convergencias y paralelismos morfológicos. Hibbett & Thorn sugieren que la macromorfología del cuerpo fructífero en homobasidiomicetos es un carácter artificial que no se corresponde con la filogenia del grupo.

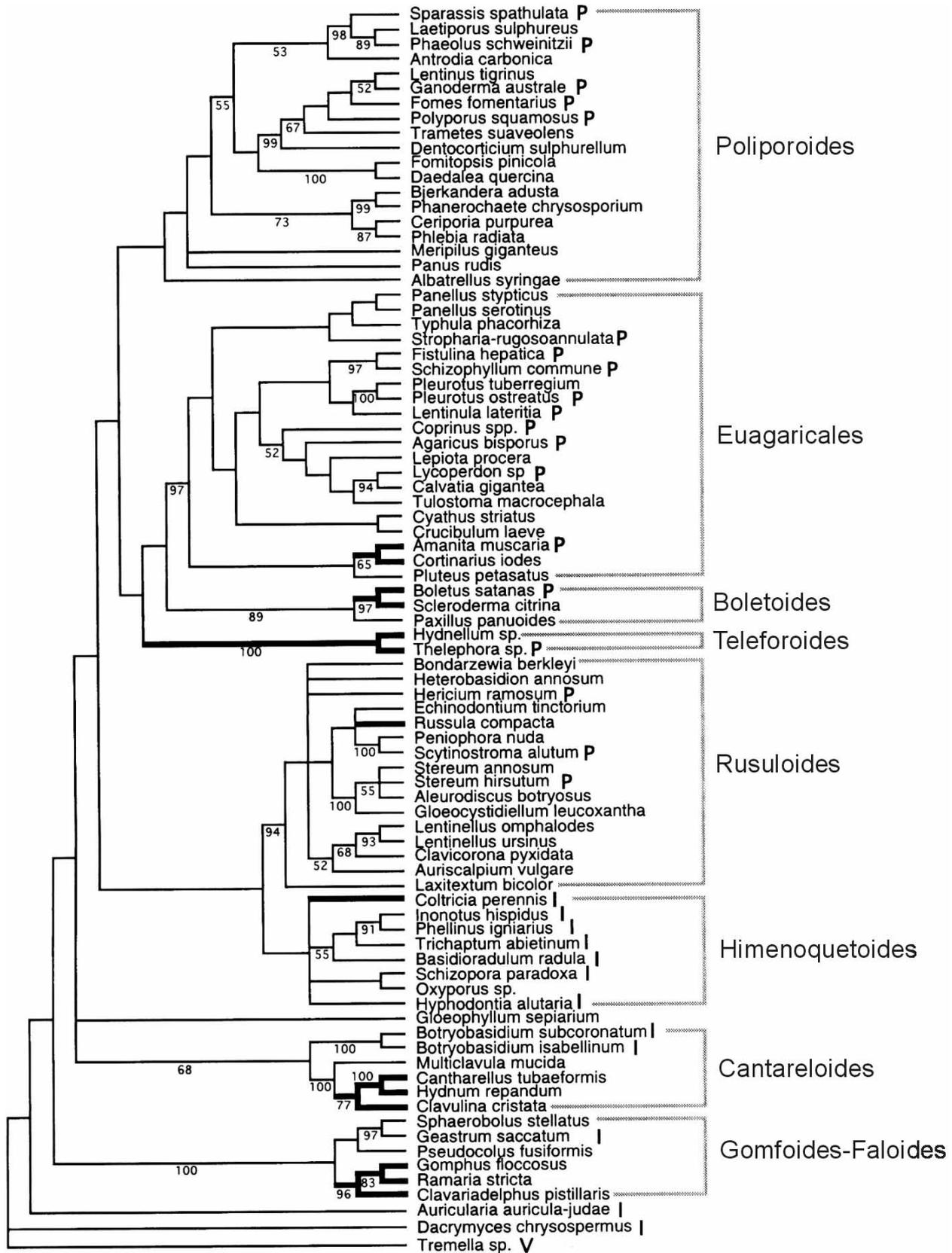


Figura 7.22. Relaciones filogenéticas en homobasidiomycetes basadas en secuencias de mt rDNA, según Hibbett & Thorn (2001). Las líneas gruesas indican linajes ectomicorrícicos. Las mayúsculas detrás de cada taxon indican morfología de parentosoma (P=perforado, I=imperforado, V=vesiculosos). Nótese cómo la distinción tradicional entre Agaricales, Afilóforales y Gasteromicetes queda fuera de lugar. Los basidiomas angiocárpicos habrían surgido al menos cuatro veces, algunas especies de agaricales quedan fuera de Euagaricales, etc

6.9. Micorrizas

La micorrizas son asociaciones que los hongos establecen con las raíces o rizoides de plantas terrestres, produciendo un cambio anatómico (Barreno 1997). El fitosimbionte incluye briófitos (sobre todo hepáticas), un buen número de pteridófitos, todos los grupos de gimnospermas y la mayoría de las angiospermas, excluyendo ciperáceas, juncáceas, cariofiláceas y crucíferas. El micosimbionte se puede encuadrar dentro de zigomicetos, ascomicetos-deuteromicetos o basidiomicetos.

Se ha demostrado que las raíces con micorrizas son más eficaces en la absorción de agua y nutrientes que las que no están no afectadas. Las micorrizas absorben desde el huésped azúcares como la fructosa, la glucosa o la sacarosa y los transforman en carbohidratos de reserva, como manitol o trehalosa. Muchos elementos como el P, N, K, Ca, S, Zn, Cu o Sr son absorbidos por el hongo y cedidos al huésped. La interacción tiene importancia sobre todo en la absorción del fósforo.

Las ectomicorrizas, o micorrizas ectotróficas, son más frecuentes en basidiomicetos, por lo que son importantes a nivel de la rizosfera forestal. Hay que resaltar que no suele haber gran especificidad entre el micosimbionte y el huésped. Las endomicorrizas o micorrizas vesículo arbusculares (VA) suelen ser producidas por zigomicetos, sobre todo Glomales y aparecen en muchas plantas herbáceas, algunos árboles de interés agronómico (*Pyrus*, *Malus*, *Prunus*, ...) y arbustos del matorral mediterráneo (*Thymus*, *Rosmarinus*, *Lavandula*, etc). Hay también algunas asociaciones triples entre micorrizas, leguminosas y bacterias fijadoras de nitrógeno (*Rhizobium*).

A pesar de su abundancia en los ecosistemas actuales, la literatura paleobotánica sobre ectomicorrizas brilla por su ausencia. Una notable excepción la constituye el trabajo de LePage et al. (1997), los cuales han encontrado ectomicorrizas fosilizadas típicas de suilloides en torno a 50 Ma (Eoceno Medio). En cambio, como ya hemos comentado en relación con el registro de glomáceas, la información sobre micorrizas VA es considerable, sobre todo por el hallazgo de clamidósporas asociadas a sistemas radicales de cormófitos primitivos (Stewart & Taylor 1993, Taylor & Taylor 1993, 1997, Hass et al. 1994) (Fig. 7.14).

Algunos aspectos de la ecología evolutiva de micorrizas VA están recibiendo ahora la con-

sideración que merecen. Hoy sabemos que las redes de micelios micorrizógenos pueden transportar sustancias químicas (fósforo, compuestos de carbono, etc) entre plantas individuales y, por ello, afectar a la diversidad vegetal de un ecosistema (Eriksen et al. 2002). También, que dichas redes ligan no sólo individuos de la misma especie, sino también de especies diferentes. Dichos descubrimientos implican que, en el análisis de la interacción, deberíamos poner mayor énfasis en los procesos de coexistencia y abandonar el enfoque tradicional, basado en la competencia. De hecho, todo parece indicar que la evolución ha tendido a reducir la importancia de las especies agresivas, promoviendo la coexistencia y, por tanto, la biodiversidad. Wilkinson (1998) ha desarrollado un modelo evolutivo sobre mecanismos de selección génica y específica que explica esta circunstancia en ecosistemas forestales.

6.10. Líquenes

Los líquenes demuestran cómo la simbiosis puede llegar a ser un mecanismo de innovación evolutiva con efectos morfogenéticos y adquisición de nuevas propiedades (Barreno 1997). Lo más común es la asociación de una especie de hongo con una especie de alga, pero no es inusual que haya dos especies de hongos que comparten un mismo fotobionte, o dos hongos asociados con dos fotobiontes (Hawksworth 1988). En los *cefalodios*, un hongo se asocia con dos fotobiontes, un clorófito y una cianobacteria (Barreno 1997). Más del 99% de las más de 20.000 especies, son ascolíquenes. Los cianobiontes más comunes son especies de *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Gloeocapsa* y *Calothrix*. Entre las algas, cabe destacar los clorófitos *Trebouxia*, *Trentepohlia*, *Coccomyxa* y *Myrmecia*. Presentan una estructura vegetativa exclusiva, una particular composición química y rasgos ecológicos y fisiológicos peculiares.

Es característica la gran variación en el tipo de talo (crustáceo, escumoso, foliáceo, umbilicado, fruticuloso, compuesto, gelatinoso), estructuras de nutrición, aireación, reproducción asexual y sexual, sobre todo en los ascomycetos. Los ascos y las ascósporas han sido, en cualquier caso, los elementos liquénicos más sujetos a diversificación evolutiva. Las relaciones entre ontogenia y filogenia liquénica han sido poco estudiadas, pero algunos casos sugieren que éste puede ser un tópico de inves-



Figura 7.23. Sinopsis de los mecanismos de evolución fúngica, según Lemke (2001)

tigación interesante para los próximos años (Egea 1994, Egea & Theler 1997).

Los líquenes están muy mal representados en el registro fósil. Es evidente la existencia de problemas con la preservación de macrorrestos, así como la incapacidad de los paleobotánicos para reconocer microfósiles que podrían ser liquénicos, como las esporas. Por otro lado, se trata de organismos que suelen vivir en contextos poco o nada fosilíferos. El registro de cianobacterias apoya la idea de que las simbiosis liquénicas pueden haber surgido en el Precámbrico. Hallbauer & van Warmelo (1974) describieron un fósil presumiblemente liquénico del Precámbrico de Sudáfrica bajo el nombre de *Thuchomyces lichenoides*. Dicho organismo consistía en un talo horizontal con columnas erectas rematadas en una diáspora vegetativa. El tejido cortical de las columnas constaba de hifas septadas, pero no aparecían restos del posible fotobionte. La evidencia bioquímica, sin embargo, apuntaba a la existencia de un alga. El hallazgo ha estado rodeado de controversias relacionadas con la diagénesis de la roca madre (Taylor & Taylor 1993). En cualquier caso, hay sugerencias geoquímicas de actividad liquénica en estromatolitos desde el Paleozoico (Klappa 1979).

Algunos talófitos del Devónico Medio (400 Ma approx.) han sido descritos como líquenes (*Spongiophyton*). Otros fósiles paleozoicos como *Prototaxites*, *Nematothallus* y *Nemataketum* pueden encuadrarse en el nivel de organización liquénico, pero en ningún caso se ha identificado un fotobionte. Quizá algunos de los fósiles raros del Ordovícico (Taylor & Taylor 1993), una vez reinvestigados con microscopía electrónica, produzcan algo de información

sobre la evolución inicial de líquenes. Los fotobiontes no se encuentran fosilizados hasta el Eoceno (Garty et al. 1982).

Para Berbee & Taylor (2001), la liquenización habría tenido lugar al menos dos veces de forma independiente en el curso de la evolución fúngica, dando lugar a Arthoniales y Lecanorales. En este modelo de reloj molecular, la liquenización no aparece como un fenómeno antiguo; se estima en sólo 240 Ma. La comparación de patrones de distribución sugiere, sin embargo, una gran antigüedad para los hongos liquenizados, unos 400 Ma. La distribución de los líquenes está muy relacionada con los procesos de tectónica de placas, aunque hay ciertas pautas que sugieren dispersión a larga distancia.

La polifilesis liquénica viene a demostrar el éxito adaptativo de esta interacción. De hecho, la convergencia morfológica es un fenómeno común en líquenes (Barreno 1997). Las ventajas para los simbioses son bien conocidas. Aparte de regular la intensidad luminosa, el córtex fúngico produce sustancias como el ácido úsnico o la parietina que protegen el aparato fotosintético del fotobionte. El micobionte adquiere hidratos de carbono del ficobionte y es capaz de colonizar medios ambientales extremos. Los cianolíquenes, además, pueden fijar nitrógeno atmosférico. Se desconoce con exactitud el papel adaptativo de las sustancias liquénicas, las cuales, por otro lado, tienen un elevado valor taxonómico. Podrían tener que ver con la defensa frente a las infecciones por microorganismos o en la alteración de sustratos.

7. Especiación fúngica en el contexto de la *Síntesis*

El concepto biológico de especie (Mayr 1963) resulta difícil de aplicar en muchos grupos fúngicos, para los cuales la reproducción sólo ha sido estudiada bajo condiciones de cultivo, conociéndose poco o nada sobre los procesos que tienen lugar en la naturaleza. Necesariamente, pues, *la unidad evolutiva en micología experimental viene a ser la población*. En este contexto, el cambio evolutivo se define por los componentes convencionales de la *Síntesis*: mutación, recombinación y selección (Fig. 7.23).

La recombinación en la mayor parte de los hongos está bajo control genético estricto a tra-

vés de sistemas de incompatibilidad, los cuales determinan el potencial de cruzamiento de una especie en ausencia de dimorfismo sexual. Se reconocen dos tipos funcionales de incompatibilidad en hongos. El sistema de *incompatibilidad homogénea* favorece la recombinación de alelos diferentes y, por tanto, promueve la alogamia. Este sistema se asocia con la *heterotalia*, es decir, la determinación genética del tipo de gametangio (uno por micelio). La incompatibilidad puede ser *dipolar*, si se basa en un solo gen, y *tetrapolar*, cuando se basa en dos genes. En cierto modo, la incompatibilidad homogénea es *análoga a la sexualidad*, en tanto confiere auto-esterilidad (imposibilidad en la fusión de núcleos del mismo micelio) y fertilidad en cruza-mientos de individuos dentro de una población.

El sistema de *incompatibilidad heterogénea* restringe la recombinación de alelos diferentes y, por ello, promueve la auto-fertilidad, la auto-gamia y la homozigosis. Este sistema se asocia con la *homotalia*, es decir, la existencia de dos gametangios (masculino y femenino) en el mismo micelio. Este sistema es el prevalente entre los hongos. Muchas de las barreras de esterilidad son genéticas y operan a diferentes niveles del ciclo vital: pueden influenciar la formación del heterocarión, del cigoto, etc.

Pero el escaso potencial de los hongos en relación con el flujo génico puede que tenga que ver también con otros factores. En plantas y animales se conocen mecanismos citogenéticos, principalmente inversiones y translocaciones, que controlan los niveles de recombinación genética (Valdés 1997), pero se sabe muy poco al respecto en poblaciones fúngicas. No es descartable, en cualquier caso, que éstas puedan llegar a fragmentarse como consecuencia de aberraciones cromosómicas operando subyacentemente al aislamiento post-zigótico, tal y como sucede en otros organismos.

Lo que parece claro es la prevalencia del aislamiento prezigótico en muchas especies de hongos. Dicho aislamiento se dirige sobre todo a la formación y mantenimiento de heterocarios. La regulación de la heterocariosis proporciona a los hongos una oportunidad única para experimentar con el aislamiento genético, del mismo modo que ocurre con las pautas de comportamiento en animales a la hora de reforzar el reconocimiento de la especie propia. Hay que decir que los controles de la heterocariosis y del dimorfismo sexual operan no sólo entre especies sino también dentro de ciertas especies. El

asunto es extremadamente complejo desde una perspectiva genética. En *Podospora*, por ejemplo, tales controles son poligénicos (Esser 1971).

En comparación con las plantas, *los hongos tienen un potencial limitado para la hibridación entre especies*. En general, hay restricciones potentes para la formación de un heterocarión interespecífico. Algunas excepciones han sido documentadas en *Allomyces*, *Neurospora*, y algunos basidiomicetos como *Sistroneuma* (Raper 1966). En estos casos, se sabe que existe un coste considerable en términos de viabilidad de la progenia, lo cual indica que hay mecanismos de aislamiento postzigótico.

Como contrapartida, algunos hongos incrementan sus índices de variación por medio de la *parasexualidad*, la cual resulta de las interacciones que tienen lugar entre los cromosomas de los núcleos durante las frecuentes mitosis (Llimona 1997). Estas interacciones son, en cierto modo, *recombinaciones somáticas*, no meióticas, habitualmente fallos en los procesos de disyunción durante la mitosis. No en vano, suponen una alternativa eficaz a la sexualidad convencional y una originalidad fúngica que debe ser tenida en cuenta en cualquier modelo evolutivo. La recombinación somática o parasexual se descubrió en *Aspergillus nidulans* en los años cincuenta y, desde entonces, ha sido observada en muchas especies (Kirk et al. 2001).

Se han descrito también barreras ecológicas asociadas con el descenso del flujo génico y la divergencia poblacional. Estas concurrirían a través de diferentes escalas geográficas y bióticas. La especialización sobre el huésped es una de las mejor conocidas. En muchos casos, existe un balance entre huésped y parásito en términos de virulencia y resistencia. La barrera se establece porque, a menudo, este balance resulta restrictivo para los individuos alógamos, tendiendo a mantener las razas fisiológicas. Este fenómeno puede llegar a ser espectacular, como ocurre en *Fomes pinicola*, donde se han descrito razas diferentes entre árboles contiguos (Lemke 2001).

Existiendo un importante vacío conceptual sobre la tasa de evolución en poblaciones de hongos, hay tres pautas que, sin duda, resultan evidentes con relación a su potencial para el intercambio de genes a lo largo del tiempo. En primer lugar, la que exhiben los *hongos anamórficos*. La evolución en éstos es princi-

palmente dependiente de la mutación y la selección, con algo de actividad parasexual, pero escaso flujo génico. Todo parece indicar que los anamorfos son especies derivadas de formas ancestrales sexuales. Se puede decir que han evolucionado desde sus telomorfos. El hecho de que haya tantas especies de hongos anamórficos sugiere que la estrategia ha resultado exitosa desde una perspectiva adaptativa. El aspecto "creativo" de esta pauta sería la explotación de mecanismos de aislamiento prezigótico o más correctamente, azigótico, para mantener la integridad de la especie.

La segunda pauta viene tipificada por *Schizophyllum commune*, e implica sexualidad, flujo génico continuo e intervención de mecanismos de incompatibilidad homogénica. Teóricamente, esta pauta sería correlativa de muchos casos de dimorfismo sexual, entre los cuales las tendencias evolutivas hacia la prevalencia de la apomixis serían recurrentes. El tercer patrón se ha estudiado en *Podospora anserina*. Esta especie combina los efectos de la recombinación y el flujo génico discontinuo. Previsiblemente, este contexto podría producir especiación cuántica.

Conviene resaltar, finalmente, que *no disponemos de información suficiente para producir un cuadro mecanicista de la evolución fúngica a*

nivel general. La producción de modelos adecuados al paradigma evolutivo de la *Síntesis* todavía está muy lejos de alcanzar el nivel de sofisticación disponible para las plantas, las bacterias o los animales. Digamos que hay tres aspectos que podrían influenciar enormemente la especiación en hongos. En primer lugar, el hecho de que la mayoría sean organismos haploides. En segundo lugar, el que empleen gran cantidad de energía en mantener la condición heterocariótica. Finalmente, los hongos son organismos biológicamente paradójicos: exhibiendo una extraordinaria variedad de ciclos vitales, algunos de ellos aparentemente extravagantes, tienen una marcada tendencia a restringir el flujo génico y la recombinación. La tendencia a minimizar la recombinación no es exclusiva de los hongos anamórficos. El éxito de la apomixis, combinado con el hecho de que muchos cigotos no lleguen nunca a germinar, ocasiona que muchas especies de hongos sean esencialmente asexuales en la naturaleza.

La prevalencia de la haploidía, el control estricto de la heterocariosis y una irregular, pero clara tendencia, hacia la apomixis son atributos habituales de la biología de los hongos. Estos detalles, sin duda, influyen su evolución y deben ser acomodados en cualquier modelo que intente explicar el origen de las especies fúngicas por selección natural.

8

ORIGEN, DIVERSIFICACION Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS EN ALGAS Y ORGANISMOS RELACIONADOS

1. Introducción

Si utilizáramos el registro fósil como evidencia exclusiva en la búsqueda de los orígenes de los seres vivos, habría pocas dudas de que la vida comenzó en el agua. El estudio de la vida precámbrica, nos llevó a la conclusión de que las formas fotoautotróficas se encontraban ya entre los primeros microorganismos. Por mecanismos más o menos complicados, algunos de los cuales estamos sólo ahora empezando a comprender, las algas son los descendientes directos de estos primeros fotótrofos.

Incluyendo especies unicelulares de una micra de diámetro y “hierbas marinas” de más de 50 m de longitud, las algas son organismos tan antiguos como abundantes en la biosfera,

encontrándose prácticamente en todos los ecosistemas, aunque en algunos sólo llegan a ser aparentes en episodios de proliferación masiva (“*blooms*”). Durante miles de millones de años, las algas han estado modificando la faz del planeta y continúan haciéndolo, en algunos casos con la ayuda involuntaria del hombre.

Aunque son esenciales en la historia de la clasificación botánica (Gayral 1975, Bell 1992), las algas *no constituyen hoy día una categoría taxonómica*. Bajo este término, se incluyen unas 45.000 especies de organismos, tanto procarióticos como eucarióticos, con gran diversidad morfológica y reproductora, y fuertes similitudes bioquímicas y fisiológicas con las plantas terrestres: poseen rutas metabólicas idénticas, clorofila a y producen proteínas y carbohidratos similares (Tabla 8.1). Algunos gru-

DIVISIÓN	CLOROFILA	PIGMENTOS ACCESORIOS	SUSTANCIAS DE RESERVA	PARED CELULAR
CYANOPHYTA	a	β -caroteno, ficocianina, ficoeritrina, aloficocianina	almidón, gránulos de cianoficina	mureína
PROCHLOROPHYTA	a, b	β -caroteno, zeaxantina, criptoxantina	almidón	mureína
GLAUCOPHYTA	a	β -caroteno, ficocianina, aloficocianina, zeaxantina	almidón de florídeas	vestigial
EUGLENOPHYTA	a, b	β -caroteno, astaxantina, diadinoxantina	paramilo	película proteica
CRYPTOPHYTA	a, c2	β -caroteno, ficocianina, ficoeritrina, diatoxantina	almidón	proteínas (periplasto)
HAPTOPHYTA	a, c	β -caroteno, fucoxantina	β -glucano	celulosa
DINOPHYTA	a, c1, c2	β -caroteno, peridina, fucoxantina, diatoxantina, diadinoxantina	almidón	celulosa
HETEROCONTOPHYTA	a, c1, c2, c3	β -caroteno, diatoxantina, fucoxantina, diadinoxantina, violoxantina	crisolaminarina, lípidos, paramilo, manitol	celulosa, sílice, ácido algínico, o carecen
RHODOPHYTA	a, d	α y β -caroteno, ficoeritrina, ficocianina, aloficocianina, luteína, zeaxantina	almidón de florídeas	celulosa y pectina, galactanos
CHLOROPHYTA	a, b	α β y γ -caroteno	almidón	celulosa o carecen
CHLORARACHNIOPHYTA	a, b	luteína, violoxantina, neoxantina	polisacáridos	carecen

Tabla 8.1. Clorofilas, pigmentos accesorios, sustancias de reserva y pared celular en las divisiones de algas (incluyendo cianofíceas)

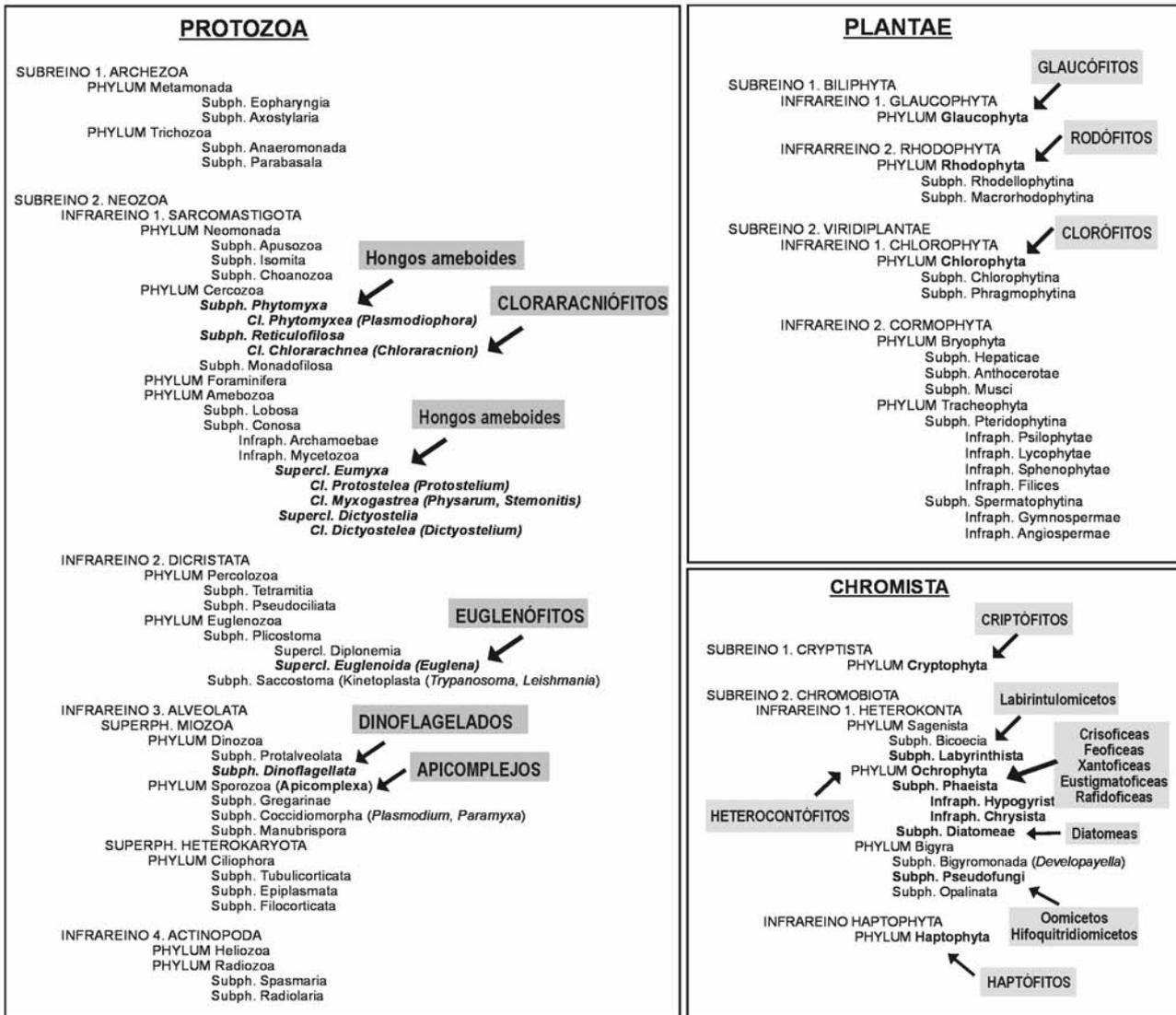


Figura 8.1. Relaciones taxonómicas y filogenéticas en algas y grupos relacionados según Cavalier-Smith (1998)

pos incluyen especies que han perdido su capacidad fotosintética y viven como saprobios o parásitos; otros permanecen como mixótrofos (Uno et al. 2001). Un rasgo distintivo (con la sola excepción de algunas carófitas) es la ausencia de una envuelta multicelular alrededor de los esporangios y gametangios, y sobre todo la carencia de un embrión; es decir, no hay retención del esporófito maduro en el gametangio femenino.

Un aspecto general de la evolución de algas proviene de su hábito predominantemente acuático. Sin olvidar que los cambios ambientales han influenciado enormemente la evolución de todos los biotas a lo largo de la historia geológica, hemos de señalar que, sin embargo, las plantas acuáticas, y sobre todo las marinas, están en buena medida protegidas de algunos de los efectos que, en los biota terrestres, han resultado catastróficos. El volumen del mar es tan grande que los cambios en la temperatura y

en la salinidad han de ser necesariamente graduales. Las algas han explotado esta condición protectora del ambiente, el cual parece haber demandado una adaptación comparativamente lenta a las condiciones cambiantes. Esto probablemente explicaría la persistencia de numerosos estados de organización algal intermedios entre las formas más simples unicelulares y las más complejas multicelulares, la frecuencia de la homoplasia en el talo, o la abundancia de ciclos de vida isomórficos como los de *Ulva* o *Ectocarpus*, que no tienen esporas o cigotas para resistir los períodos desfavorables.

Pero el contexto acuático está lejos de ser uniforme y, como hemos comentado, el protocolo adaptacionista tampoco explica toda la variación que se registra en los seres vivos. De hecho, una inspección más detallada de los grupos de algas, nos revelará que *la continuidad de estructuras y pautas es más bien una ilusión que una realidad.*

La taxonomía moderna segrega las algas dentro de reinos diferentes, a saber *Bacteria*, *Protozoa*, *Chromista* y *Plantae* (Cavalier-Smith 1998, Margulis & Schwartz 1998, Lee 1999, Graham & Wilcox 2000). Esto sugiere que estamos ante un grupo fuertemente polifilético. En cierto sentido, los ficólogos han sido los biólogos sistemáticos más desgraciados por la dispersión a que ha sido sometido su objeto de estudio inicial. Primero, las algas verde azuladas o cianofíceas (ahora cianobacterias) fueron transferidas a Eubacteria. Después, el reino Chromista quedó separado del reino Plantae porque todas las algas cromistas surgen, como veremos, no por origen simbiótico de cloroplastos, como las plantas, sino por la simbiosis secundaria de un alga roja con un huésped flagelado.

Más aún, un miembro del filum de protozoos Cercozoa incorporó secundariamente un alga verde para producir un nuevo grupo, los clorarciniófitos, el cual, junto con euglénidas y dino-flagelados, es clasificado por muchos dentro del reino Protozoa (Cavalier-Smith 2001), no en plantas ni cromistas, como la gran mayoría de las algas eucarióticas (Cavalier-Smith 1995). Una distinción fenotípica sencilla entre protozoos y cromistas no es posible porque el cromista ancestral no abandonó la fagotrofia cuando adquirió el simbionte rodofítico; así muchas algas cromistas son también fagotróficas. Para enturbiar todavía más la sistemática, hubo múltiples pérdidas de cloroplastos en cromistas, las cuales acabaron por generar unos cuantos fagótrofos parecidos a protozoos. El origen independiente de las paredes celulares por uno de estos grupos produjo los pseudohongos. Así, una combinación entre adquisiciones múltiples de cloroplastos y paredes celulares, y pérdidas múltiples de cloroplastos, fagotrofia, paredes celulares, peroxisomas, mitocondrias y multicelularidad, ha producido un cuadro solapado de fenotipos superficiales entre los cinco reinos de eucariotas.

2. “Algas procarióticas”: cianobacterias y cloroxibacterias

2.1. Características generales

Las cianobacterias están relacionadas con las eubacterias Gram negativas (Margulis & Schwart 1998). Comprenden unos 150 géneros y unas 2000 especies de procariotas fotosinté-

ticos oxigénicos, ubicuistas; unicelulares, coloniales o filamentosos, a veces mucilaginosos, con capacidad para fijar nitrógeno atmosférico, adaptabilidad cromática y facultad de realizar la fotosíntesis en ausencia de oxígeno (Whitton & Potts 1999). El grupo incluye muchas especies de extremófilos, así como un componente importante del plancton marino y continental; especies que actúan como simbioses de líquenes y asociaciones mutualistas con algunas hepáticas, helechos (*Azolla*), algas eucariotas y animales acuáticos (Gallardo 1997).

Dada su organización procariótica, la vinculación taxonómica de cianobacterias y cloroxibacterias con algas no deja de ser un anacronismo, pero sirve a un propósito didáctico y encaja con la tradición disciplinar de la ficología (Mota 2001). Las últimas tendencias en sistemática suelen considerar a las cianobacterias como una división, bien *Cyanobacteria* (Rippka et al. 1981) o *Cyanophyta* (Bell & Hemsley 2000).

Las cloroxibacterias o proclorófitos presentan diferencias bioquímicas y ultraestructurales con las cianobacterias (Tabla 8.2). Resulta distintiva la presencia de clorofila b y la falta de ficobiliproteínas, así como el hecho de que algunos tilacoides se agrupan de dos en dos, o más, formando bandas (los tilacoides de cianobacterias están libres en el citoplasma). La mayoría de las cloroxibacterias corresponden a especies de *Prochloron* simbioses de ascidias tropicales (Lewin 1977). Los tratados de sistemática de algas suelen establecer una división, *Prochlorophyta* (Bold & Wynne 1985, van den Hoek et al. 1999, Lee 1999, Bell & Hemsley 2000) y, sólo algunos autores, principalmente microbiólogos, subordinan las cloroxibacterias a *Cyanobacteria*, con la categoría de clase (Giovanni et al. 1988, Morden & Golden 1989, Penny 1989).

	CIANOBACTERIAS	CLOROXIBACTERIAS
Pigmentos	clorofila a, β-caroteno c-ficoeritrina, alofico-	clorofila a, clorofila b, β-caroteno, zeaxantina, criptoxantina
Sustancias de reserva	almidón, cianoficina	amilosa
Aparato fotosintético	tilacoides libres en el citoplasma, ficobili-	tilacoides libres en el citoplasma, algunos apilados, ficobiliso-
Pared celular	cuatro capas de péptidoglicano	cuatro capas de péptidoglicano
Flagelos	ausentes	ausentes

Tabla 8.2. Diferencias entre cianobacterias y cloroxibacterias

2.2. Relaciones filogenéticas

La implantación de las técnicas de taxonomía molecular ha permitido la comparación de secuencias de DNA entre cianobacterias y otros procariotas y eucariotas, con vistas a erigir hipótesis filogenéticas. Estos análisis indican, por ejemplo, que las cianobacterias representan uno de los once clados principales de eubacterias (Olsen et al. 1994).

Dentro del grupo, se han establecido diferentes hipótesis de divergencia (Wilmotte 1994), coincidiendo generalmente en la monofilesis de los taxa que presentan heterocistes (ej. *Scytonema*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Calothrix*),

mientras que aquellos unicelulares, coloniales y filamentosos serían parafiléticos (Fig. 8.2). Parece ser que los cambios moleculares requeridos para mantener la integridad de los filamentosos son muy pequeños, a diferencia de los que se precisan, por ejemplo, para alterar las pautas de división celular.

Algunos autores han considerado que las cloroxibacterias podrían derivar de cianobacterias por pérdida de ficobiliproteínas y adquisición de clorofila b, procesos que podrían servir también de punto de partida para la evolución inicial de Chlorophyta (Lewin 1976, 1981). Esta relación se vio apoyada por estudios realizados

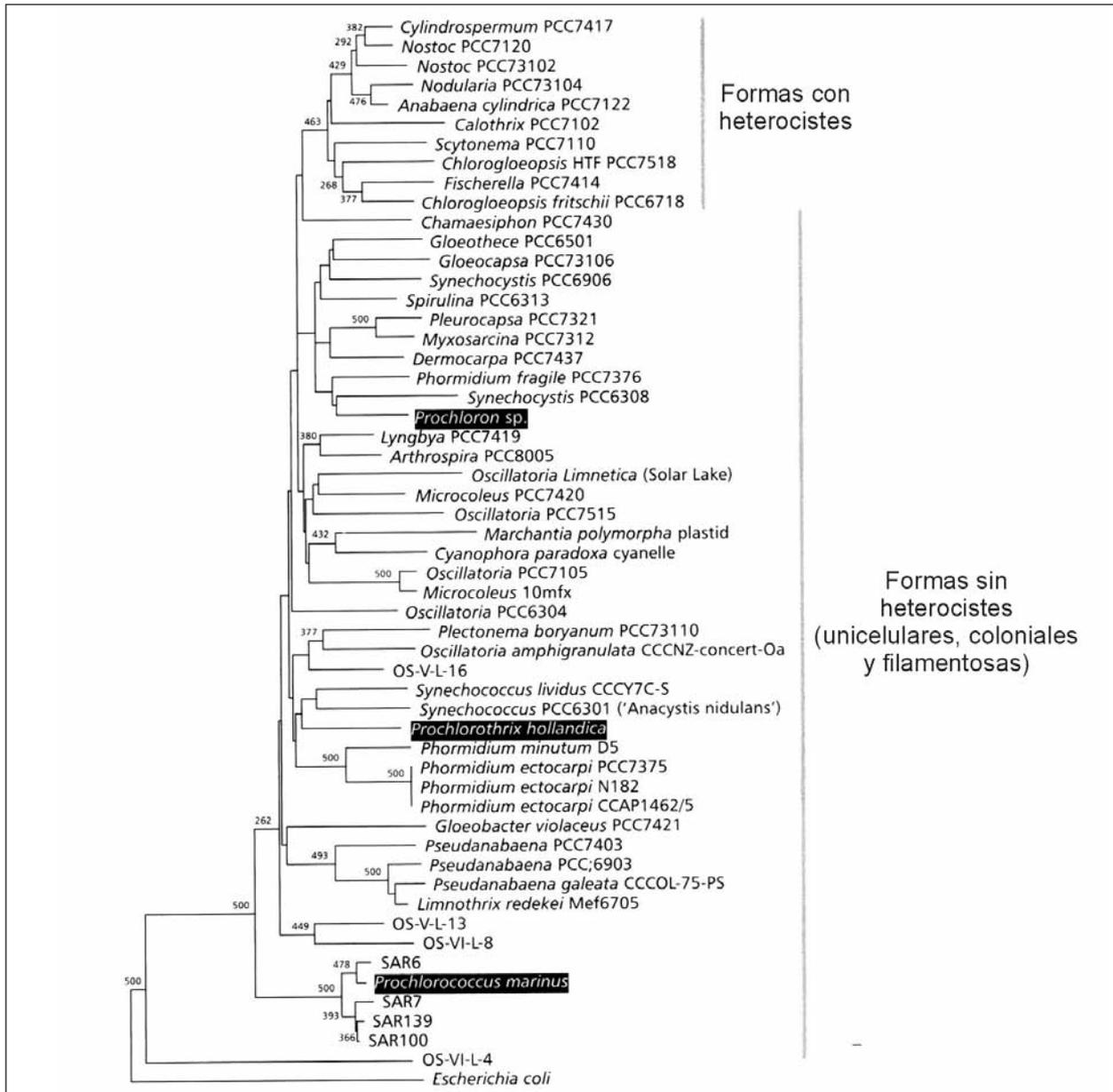


Figura 8.2. Árbol filogenético de cianobacterias inferido desde secuencias de 16S rDNA. Nótese la monofilesis de las formas heterocísticas, y la polifilesis de los grupos unicelulares, coloniales y filamentosos, así como de las especies convencionalmente clasificadas entre proclorófitos (Wilmotte 1994)

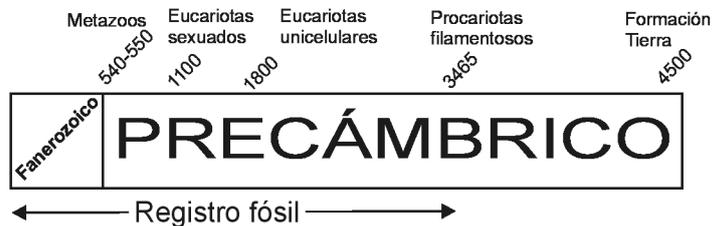
con los genes *psbA* que codifican la proteína D1 del fotosistema II (Morden & Golden 1989). Estudios moleculares más recientes han venido a demostrar que *Prochlorophyta* es un grupo artificial y heterogéneo, en el que cada representante se ha originado independientemente a partir de distintos grupos de cianobacterias (Palenik & Haselkorn 1992, Urbach et al. 1992, Wilmotte 1994) y que la clorofila b se adquiere paralelamente en cloroxibacterias y clorófitos.

2.3. Hipobraditelia y versatilidad ecológica en cianobacterias

El registro fósil nos indica que las cianobacterias son organismos de origen arcaico (Schopf 1992, Taylor & Taylor 1993). Como ya vimos, las primeras evidencias morfológicas se remontan a 3500-3600 Ma, mientras que los datos geoquímicos sugieren una existencia incluso anterior, en torno a 3800 Ma (Mojzsis et al. 1996). Las primeras cianobacterias de vida terrestre se han datado en 2600 Ma, coincidiendo con las prime-

ras sugerencias de arqueas metanógenas, lípidos indicadores de fotosíntesis oxigénica y acumulación de ozono en la estratosfera (Fig. 6.7).

Cualquier consideración evolutiva de las cianobacterias requiere que hagamos una importante distinción entre las pautas temporales y morfológicas de evolución del Fanerozoico y del Precámbrico (Fig. 8.3). Podríamos decir que la evolución de las cianobacterias responde a un patrón de *hipobraditelia*, lo cual viene a significar una tasa de cambio excepcionalmente baja. En otras palabras, las morfoespecies de cianobacterias apenas muestran modificación durante cientos de millones de años (Schopf 1993). Es el caso de paleoespecies como *Lyngbya*, *Palaeolyngbya*, *Cephalophytarion*, *Microcoleus*, *Gloeothoece*, etc., en relación con su contrapartida actual (Fig. 6.10). Evidentemente, se trata de un concepto estrictamente morfológico que debería confirmarse con estudios de biomarcadores químicos, composición isotópica y pautas de distribución. Tampoco es descartable que estemos adscribiendo organismos precámbricos



CARACTERÍSTICAS BIOTA DOMINANTES

	Vida fanerozoica	Vida precámbrica
DURACIÓN	543 Ma (15%)	> 2915 Ma (>85%)
ORGANISMOS	Megascópicos, multicelulares EUCARIOTAS	Microscópicos, unicelulares PROCARIOTAS
FISIOLOGÍA	Aerobiontes	Aerobiontes
REPRODUCCIÓN	Sexual	Asexual
ECOLOGÍA	Especialistas Pequeñas poblaciones	Generalistas Poblaciones grandes
TEMPO	Horotelia Especies de vida corta	Hipobraditelia Especies de vida larga
MODO	Morfológico (órganos) Ontogenético Extinción/Radiación	Bioquímico-intracelular Metabólico Estasis

Figura 8.3. Pautas y ritmos de evolución comparada entre la vida precámbrica y fanerozoica (Schopf 1994)

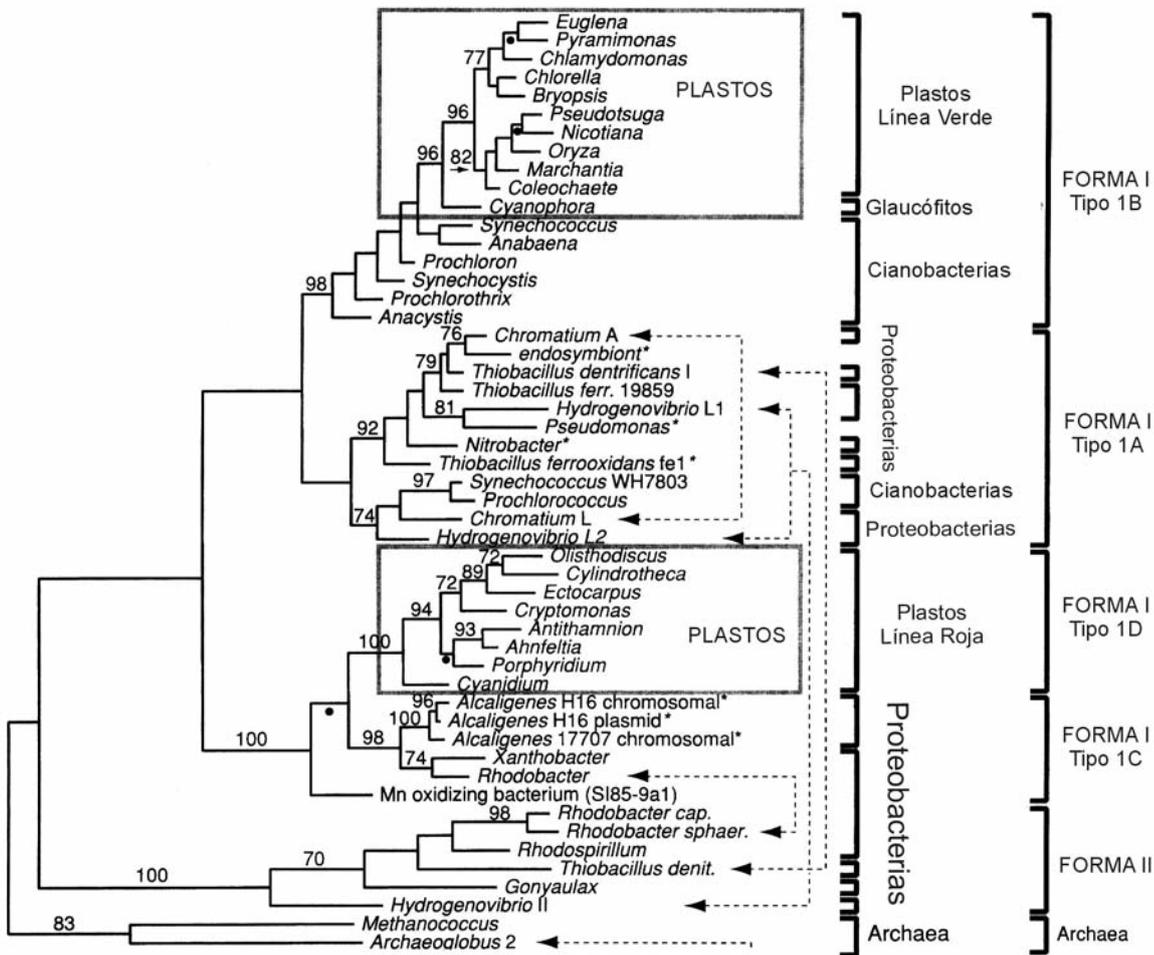


Figura 8.4. Transferencia génica horizontal y duplicación de genes Rubisco. Nótese la incongruencia entre la filogenia de Rubisco y las clasificaciones basadas en otros genes. Los plastos aparecen en dos grupos, a pesar de que otras líneas de evidencia los sitúan a todos junto a cianobacterias. El árbol de Rubisco aparece a la izquierda. A la derecha se muestra una clasificación de organismos basada en datos de SSU rRNA y otros genes, así como una clasificación de las formas génicas de Rubisco de acuerdo con su estructura y propiedades catalíticas. Según Delwiche (1999)

cos a cianobacterias sin que realmente lo sean (Schopf 1994).

En cualquier caso, *la estasis es el factor predominante en el registro precámbrico de cianobacterias* (Fig. 8.3). Quizá se deba a la extraordinaria versatilidad ecológica del grupo, aparte de su capacidad de supervivencia. Por ejemplo, una nostocácea fue revivida después de más de un siglo de almacenamiento en estado seco (Graham & Wilcox 2000). Las cianobacterias tienen mecanismos muy efectivos para la reparación del DNA, capacidad de absorción de la radiación ultravioleta por la presencia de escitonemina, habilidad para sobrevivir a la desecación por secreción de mucílago extracelular, motilidad fototáctica, capacidad de adherencia a sustratos, formación de estromatolitos, etc. También pueden adaptarse desde la fotosíntesis oxigénica a la anoxigénica, vivir en ambientes con amplios gradientes

de iluminación, contenido en sales, temperatura, pH, humedad, etc.

La *amplia tolerancia ecológica* de las cianobacterias parece ser el resultado de su temprana historia evolutiva, pues tuvieron que adaptarse a muchos ambientes diferentes, algunos de ellos abióticamente muy estresantes y quizá con escasa competencia. Tampoco podemos, sin embargo, obviar que algunas de ellas pueden llegar a ser ecológicamente agresivas. Debido a que la biosíntesis de bacterioclorofilas se inhibe en presencia de oxígeno molecular, las cianobacterias desplazarían a otros fotoautótrofos anoxigénicos muy rápidamente en muchos ecosistemas arqueanos y proterozoicos. En el mundo fotosintético, *las cianobacterias pueden ser contempladas como los grandes triunfadores de la carrera evolutiva, así como los responsables indirectos de las primeras extinciones biológicas de carácter global.*

3. Endosimbiosis y origen de los grupos de algas eucarióticas

3.1. Aspectos generales

Las algas eucarióticas son un grupo polifilético muy heterogéneo. El establecimiento de grupos taxonómicos basados exclusivamente en los pigmentos fotosintéticos (Tabla 8.1) ha llevado históricamente a establecer conexiones que han resultado tener escaso significado filético, como la que unía euglenófitos con clorófitos por la presencia común de clorofilas a y b (Bold & Wynne 1985), o dinófitos con cromófitos por tener clorofilas a y c (Bourrelly 1957). Las clasificaciones modernas (Gayral 1975, Bold & Wynne 1985, Llimona et al. 1985, Scagel et al. 1987, Lee 1999, van den Hoek et al. 1999, Graham & Wilcox 2000) tienden a valorar los siguientes rasgos (Egea & Torrente 1997, Mota 2001) (Tablas 8.1, 8.3):

- (a) complejo pigmentario, formado por clorofila a y otros tipos de clorofilas, xantofilas, carotenos y ficobilinas
- (b) número de cubiertas plastidiales, de dos a cuatro
- (c) sustancias de reserva, entre las que se encuentran el almidón, la crisolaminarina, el paramilo, el manitol y el almidón de florídeas
- (d) composición de la pared celular, mayoritariamente celulósica y con diversas impregnaciones de sustancias minerales; a veces proteica, otras ausente
- (e) dotación flagelar; se tiene en cuenta el número, tipo, lugar de inserción, raíces flagelares, etc.
- (f) comparación de secuencias de ácidos nucleicos.

Después de muchos años de incertidumbre sobre el origen de los diferentes grupos de algas eucarióticas, parece que se va conformando un cuadro filogenético coherente con la información disponible en citología y taxonomía molecular. En principio, no hay ninguna duda de que las algas participan de la radiación inicial de protistas y de que, en el origen de las algas eucarióticas, *el fenómeno prevalente es la adquisición de endosimbiontes fotosintéticos por protistas heterotróficos.*

El número de membranas juega un papel esencial a la hora de comprender el origen de la diversidad de los plastos. Hay variaciones interesantes entre los grupos algales. Los plastos

División	Niveles organización			
	unicelu-	colonial	filamen-	mazizo
GLAUCOPHY-	+	+		
EUGLENO-	+	+		
CRYPTOPHY-	+	+		
HAPTOPHYTA	+	+	+	
DINOPHYTA	+	+	+	
HETERO-CONTOPHY-	+	+	+	+
RHODOPHY-	+		+	+
CHLOROPHY-	+	+	+	+
CHLO-RARACHNIO-	+			

División	Reproducción				
	desconocida	isogamia	anisogamia	oogamia	otros
GLAUCOPHY-	+				
EUGLENO-	+				
CRYPTOPHY-	+				
HAPTOPHYTA		+			
DINOPHYTA		+	+		
HETERO-CONTOPHY-		+	+	+	
RHODOPHY-					+ 1
CHLOROPHY-		+	+	+	+ 2
CHLO-RARACHNIO-	+				

- 1. Gameto-gametangiogamia
- 2. Sifonogamia

División	Nº membranas cloroplastos
GLAUCOPHYTA	2
EUGLENOPHYTA	3
CRYPTOPHYTA	4
HAPTOPHYTA	4
DINOPHYTA	3
HETEROCONTOPHY-	4
RHODOPHYTA	2
CHLOROPHYTA	2
CHLORARACHNIO-	4

Tabla 8.3. Algunos aspectos diferenciales de las divisiones de algas eucarióticas

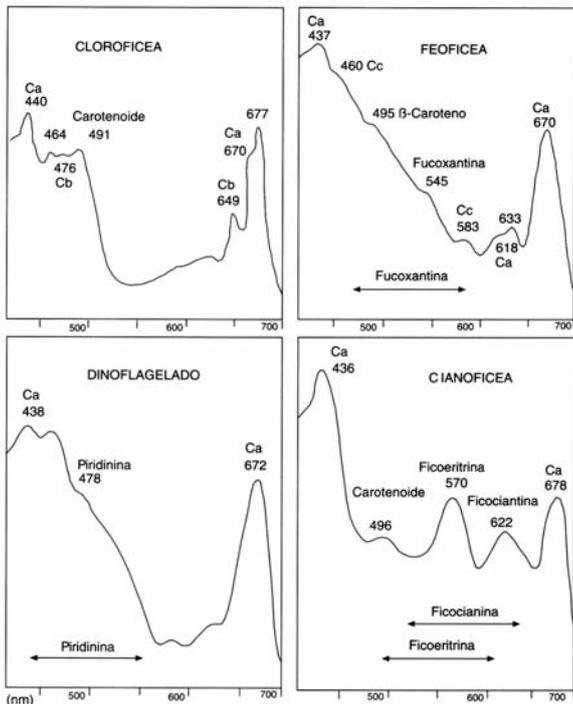


Figura 8.5. Espectros de absorción pigmentaria de diferentes tipos de algas. Se señalan los picos de absorción de los pigmentos en cada grupo. Obsérvese como el espectro de las clorofíceas se parece al de los embriófitos, los cuales presentan una escasa eficiencia en la banda de los 500-600 nm. (Gallardo 1997)

de glaucófitos, clorófitos y rodófitos tienen dos membranas, los de euglenófitos y dinoflagelados tienen tres, los de criptófitos, clorarcniófitos, heterocontófitos y haptófitos tienen cuatro membranas (Tabla 8.3). Esta es una situación bien diferente de lo que ocurre con las mitocondrias, todas las cuales tienen dos membranas. La variación en los plastos algales puede reflejar soluciones divergentes al problema de las membranas adquiridas por fagocitosis. De hecho, su presencia es una prueba de la propia fagocitosis. La *endosimbiosis primaria*, es decir, el proceso de adquisición de cianobacterias por huéspedes eucarióticos, estaría relacionada con el origen de grupos como los glaucófitos, rodófitos, clorófitos y, por extensión, los embriófitos. *Synechococcus*, una cianobacteria halotermófila, ha sido considerada como el homólogo del cloroplasto de clorófitos y del rodoplasto de rodófitos, debido a ciertas similitudes en la cadena de transporte electrónico (Fig. 8.4). Se piensa que los rodoplastos, más que ningún otro grupo de plastos, podrían representar un vestigio directo de las primeras cianobacterias simbiotes.

La *endosimbiosis secundaria* implica que el endosimbionte es, a su vez, un eucariota. Los

grupos cuyos plastos parecen derivar de procesos de endosimbiosis secundaria son los euglenófitos, criptófitos, clorarcniófitos, haptófitos, heterocontófitos y algunos dinoflagelados pigmentados, así como ciertos parientes próximos de éstos, los parásitos de Apicomplexa. Algunos autores han considerado la hipótesis de que los plastos de algas verdes y rojas, con dos membranas, deriven también de endosimbiosis secundarias, con pérdida posterior de dos de las membranas resultantes de ésta (Stiller & Hall 1997).

La evidencia molecular señala que *los plastos de las euglenas pigmentadas derivan de clorófitos endosimbiontes, mientras que los de criptófitos, heterocontófitos y haptófitos derivan de rodófitos endosimbiontes* (Fig. 8.12). En los apicomplejos, los cuales incluyen protistas con plastos, pero sin actividad fotosintética, el genoma nuclear del endosimbionte habría también desaparecido completamente.

Las cianobacterias a menudo viven como endosimbiontes en otros organismos (Graham & Wilcox 2000). Algunas de ellas, como *Aphanocapsa*, funcionan como plastos en la fijación de carbono en el interior de esponjas. Otras asociaciones se basan más bien en la capacidad de fijación de nitrógeno atmosférico por parte de la cianobacteria. Así, las diatomeas *Epithemia*, *Rhopalodia* y *Denticula* contienen orgánulos intracelulares que se piensa son cianobacterias fagocitadas, *Nostoc* es frecuente dentro de las especies del hongo *Geosiphon*, etc.

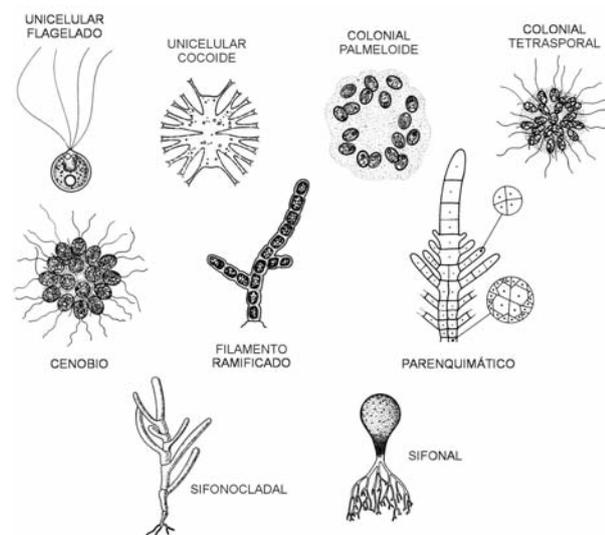


Figura 8.6. Tipos de organización en algas eucarióticas (Gallardo 1997)

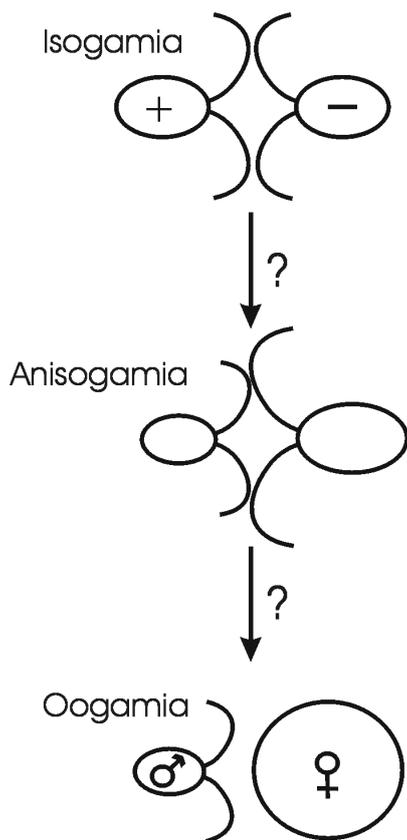


Figura 8.7. Relaciones morfológicas entre los gametos algales

Como las cianobacterias, muchas algas eucarióticas (criptófitos, diatomeas, crisofíceas, clorófitos, haptófitos) representan endosimbiontes de otros organismos, como protozoos (foraminíferos, radiolarios), esponjas, celentéreos, platelmintos, moluscos y otros animales. En agua dulce, el endosimbionte más común es *Chlorella*, mientras que en el mar son muy frecuentes las especies del dinoflagelado *Symbiodinium* (Lee 1999). La ubicuidad de estas endosimbiosis demuestra el valor adaptativo de la interacción, la cual proporciona un modelo actual para comprender los procesos de endosimbiosis secundaria y terciaria, sobre los que ha pivotado la evolución de varios linajes algales.

Es interesante que la mayor parte de los organismos fotosintéticos encontrados en simbiosis con animales o protistas sean cianobacterias o algas eucariotas (de hecho, derivadas de cianobacterias). A pesar de la gran diversidad de mecanismos de autotrofia y quimiotrofia que hay en las bacterias, solo los fotosintetizadores oxigénicos “cazaron” vehículos dentro de otros reinos. Una excepción es el ciliado *Kentrophorus*, que se asocia con una bacteria púrpura del azufre. Otras excepciones son algu-

nos gusanos abisales que dependen de bacterias quimioautótrofas que oxidan sulfuros.

La característica más importante que distingue los plastos de las cianobacterias es la tremenda reducción en el tamaño y contenido génico de los genomas plastidiales (Palmer & Delwiche 1998). Así, mientras el genoma de la cianobacteria *Synechocystis* contiene unos 3200 genes, el del plasto del alga roja *Porphyra purpurea* contiene sólo 250 genes. Los genomas de los plastos del linaje verde están incluso más reducidos: la hepática *Marchantia polymorpha* tiene un genoma plastidial de 120 genes. Esta reducción en el genoma del plasto y su dependencia concomitante de la célula huésped, es lo que distingue a un orgánulo de un endosimbionte obligado. *Los mecanismos que subyacen a esta reducción del genoma del plasto son la pérdida de genes y la transferencia horizontal* (Fig. 8.4).

3.2. Endosimbiosis primaria y origen de glaucófitos (Plantae)

Los glaucófitos (Glaucophyta, Glaucocystophyta) incluyen 3 géneros y 13 especies de algas unicelulares o coloniales, flageladas o no, todas ellas dulceacuícolas, sin reproducción sexual conocida. Los glaucófitos son clasificados dentro del reino Plantae por Cavalier-Smith (1998). Los plastos, denominados *cianelas*, son característicamente verde-azulados y recuerdan mucho a las cianobacterias. Como en éstas, las paredes de la cianela pueden ser destruidas con lisozima y su elaboración puede impedirse con penicilina (Lee 1999).

Las similitudes ultraestructurales son también notables. En *Cyanophora*, por ejemplo, hay una delgada cubierta externa similar a la de las

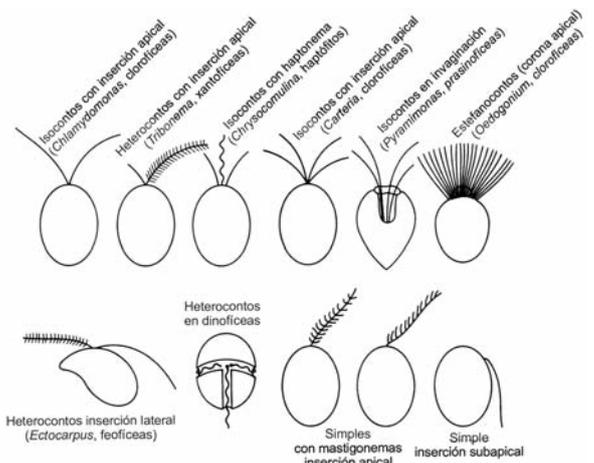


Figura 8.8. Tipos de flagelos en algas eucarióticas (Gallardo 1997)

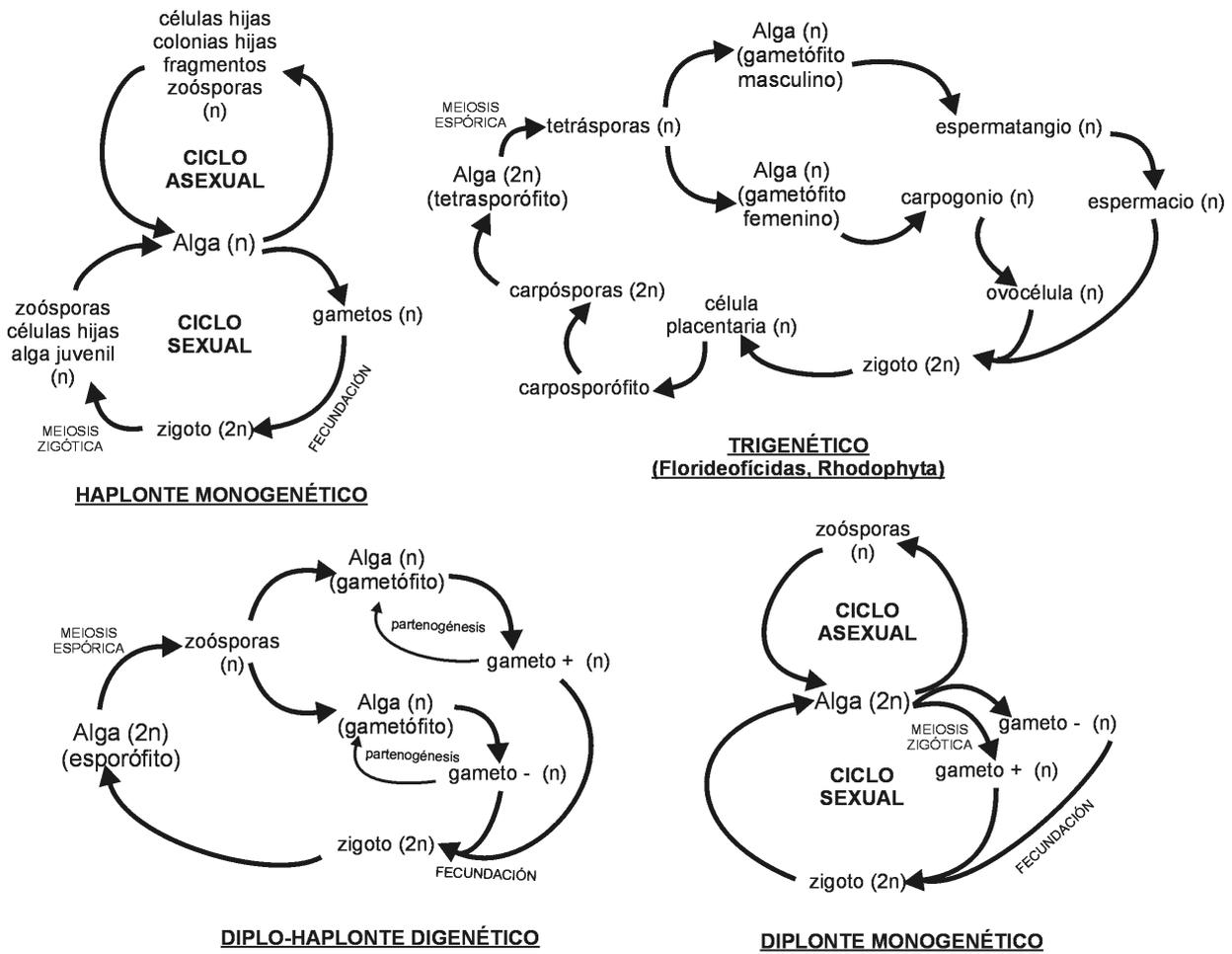


Figura 8.9. Esquema de ciclos vitales más importantes en algas eucarióticas

bacterias Gram negativas (péptido-glicano), y una membrana interna mucho más parecida a la membrana plasmática de cianobacterias que a la de los plastos de las demás algas. Por otro lado, los plastos contienen clorofila a, ficobilinas (ficocianina, aloficocianina) y carotenoides. Finalmente, existen sectores del genoma y aspectos de la síntesis proteica de glaucófitos que sólo se comparten con cianobacterias (Bhattacharya & Schmidt 1997) (Fig. 8.4). Todo ello demuestra que *las cianelas se originaron por endosimbiosis primaria de una cianobacteria* (Fig. 8.10).

Por otro lado, los glaucófitos tienen algunas similitudes con criptófitos, principalmente las secuencias nucleares de SSU rDNA y la ultraestructura de la pared de las células flageladas y de los propios flagelos (Graham & Wilcox 2000). El genoma de la cianela codifica parte de la enzima Rubisco, del mismo modo que ocurre en cianófitos, rodófitos, criptófitos y heterocontófitos (Bhattacharya & Schmidt 1997). Sin duda, existen relaciones evolutivas entre estos cinco

grupos, como han enfatizado Bell & Hemsley (2000), quienes defienden que algunos glaucófitos pueden ser descendientes de ancestros flagelados de las algas rojas. Para ello se apoyan en la presencia de flagelos rudimentarios en *Glaucocystis*. Lo que parece claro, a raíz de los análisis de la SSU rDNA, es la monofilia de las cianelas y de los glaucófitos (Bhattacharya & Schmidt 1997).

3.3. Endosimbiosis secundaria en cloracniófitos (Protozoa)

Los *cloracniófitos* (Chlorarachniophyta) son protistas unicelulares de aguas marinas tropicales y templadas, con pigmentación de color verde. Comprende cuatro géneros y seis especies descritas, siendo *Chlorarachnion reptans* la mejor conocida. Son ameboides, con pseudópodos y, a veces forman colonias plasmodiales reticuladas en las que las células ameboides se conectan por filopodios. El ciclo vital incluye estadios cocoides y flagelados. Presentan mixotrofia, capturando bacterias, fla-

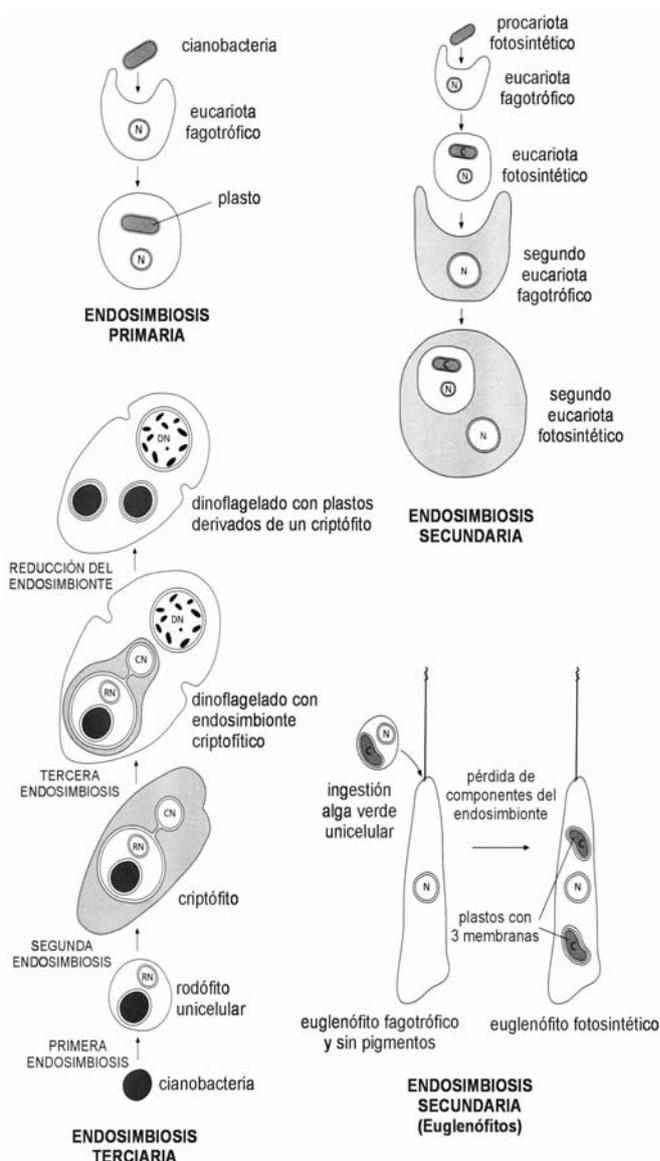


Figura 8.10. Esquema de los procesos de endosimbiosis primaria, secundaria y terciaria. Graham & Wilcox (2000)

gelados y algas eucarióticas. Es típica la presencia de un compartimento entre los dos pares de membranas del plasto, en el cual se aloja un nucleomorfo con membrana nuclear. La reproducción sexual ha sido observada en algunas especies, pero no ha sido estudiada en detalle.

Los plastos de clorarcniófitos son similares a los de clorófitos en cuanto a la secuencia de su SSU rDNA y al hecho de contener clorofilas a y b (van den Hoek et al. 1995, Bell & Hemsley 2000). Se piensa que *los clorarcniófitos obtuvieron sus plastos por endosimbiosis de un clorófito unicelular* (Fig. 8.11). Como en el caso de criptófitos, una evidencia importante de la endosimbiosis secundaria surge de la presencia de *nucleomorfo* y ribosomas entre los dos pares de membranas que rodean los

plastos (Fig. 8.10). El nucleomorfo, todavía con DNA y cierta actividad codificadora, se ha interpretado como *el núcleo degenerado del endosimbionte* (McFadden et al. 1997). La mayor parte del citoplasma se habría perdido, mientras que buena parte de los genes del núcleo del endosimbionte se transferirían al núcleo de la célula hospedadora. En otras algas resultantes de la endosimbiosis secundaria (heterocontófitos, haptófitos), no hay vestigios del nucleomorfo.

No está completamente discriminado cuál fue el organismo hospedador de esta endosimbiosis secundaria, pero los análisis moleculares sugieren que se trata de un *protozoo ameboflagelado encuadrable dentro del filum Cercozoa*. Para los clorarcniófitos, Cavalier-Smith (1998) establece la clase de protozoos *Chlorarachnea*, dentro del subfilum *Reticulofilosa*, muy próximo a los plasmodioforomicetos (Fig. 8.1).

3.4. Más protozoos fotosintéticos: los euglenófitos

Los *euglenófitos* (Euglenophyta) incluyen unas 900 especies unicelulares, raras veces coloniales, morfológicamente complejas, de las cuales dos tercios son heterotróficas, la mayoría dulceacuícolas, flageladas (uno o más flagelos), con *estigma* (relacionado con la fototaxis), algunas con plastos incolores o ausentes; los plastos fotosintéticos contienen clorofila a y b, no hay pared celular típica, sino una película proteica rodeando a la membrana plasmática. Los

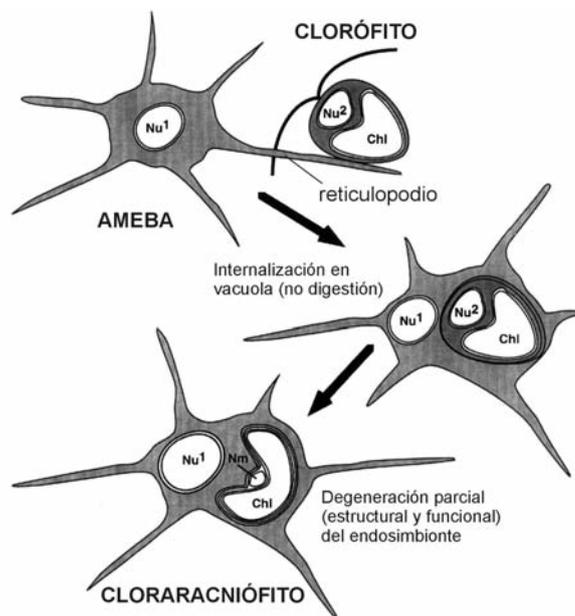


Figura 8.11. Endosimbiosis en clorarcniófitos. Graham & Wilcox (2000)

plastos están rodeados por tres membranas y no se conoce reproducción sexual.

Las ideas sobre el origen y evolución de euglenófitos se encuentran todavía en una fase bastante conjetural. Los fósiles son raros, probablemente por la inexistencia de estructuras calcificadas. Los más antiguos corresponden a *Moyeria*, un acritarco del Ordovícico Medio al Silúrico, hace unos 410-460 Ma. Algunos fósiles similares a *Phacus* y *Trachelomonas* han sido encontrados en el Terciario (Graham & Wilcox 2000).

La mayor parte de lo que sabemos acerca de la evolución de las euglenas se debe a estudios comparativos de ultraestructura y sistemática molecular de representantes actuales. Estos estudios sugieren que el grupo queda bien encuadrado dentro del reino Protozoa, formando la superclase *Euglenoida*, dentro del filum *Euglenozoa*, el cual incluye también los sacóstomos, entre los cuales unos ejemplos conocidos son los parásitos del género *Tripanosoma* o *Leishmania* (Cavalier-Smith 1998). Resulta así curioso que, filogenéticamente, las euglenas se encuentren más próximas a los tripanosomas que al resto de algas (Fig. 8.1). Los euglenófitos llegarían a ser fotosintéticos adquiriendo un simbiote de doble membrana, supuestamente un clorófito (Fig. 8.12), el cual quedaría envuelto por una membrana adicional derivada de la fagocitosis. El núcleo, el citoplasma y la membrana plasmática del endosimbionte habrían degenerado.

3.5. Origen de criptófitos (*Chromista*)

Los *criptófitos* o *criptomonadales* (Cryptophyta) son algas flageladas, sin pared celular, con clorofilas a y c, así como varios pigmentos accesorios, a veces con estigma. La aloxantina es una xantofila exclusiva. El grupo incluye unas 200 especies, principalmente del fitoplancton de aguas frías o profundas. Generalmente tienen un sólo cloroplasto bilobulado, encerrado en el retículo endoplasmático, con un pirenoide en el punto de unión de los dos lóbulos, así como un *nucleomorfo*. Los flagelos presentan mastigonemas y se alojan en una depresión, el *vestíbulo*. En sustitución de la pared celular, hay una capa proteica a base de placas (*periplasto*). Hay escasas evidencias de reproducción sexual (Douglas et al. 1991).

Los criptófitos comparten muchas características con las euglenas: requerimientos de vitamina B, carácter biflagelado con flagelos

emergiendo de una depresión apical, capacidad de enquistamiento, pared proteica, registro fósil precario, presencia de formas primitivas sin pigmentos, endosimbiosis secundaria para la formación de plastos, almacén de sustancias de reserva en gránulos citoplasmáticos. Sin embargo, estas semejanzas son el resultado de la convergencia, más que de la homología. Los datos ultraestructurales y moleculares, ligan a los criptófitos más bien con los glaucófitos, rodófitos y heterocontófitos que con las euglenas (Fig. 8.12). De hecho, la hipótesis endosimbiótica establece que los criptófitos derivarían de la incorporación de un alga roja unicelular por parte de un flagelado ancestral incoloro (Fraunholz et al. 1997, Lee 1999). Este es uno de los aspectos por los que Cavalier-Smith (1998) incluye los criptófitos dentro de su reino *Chromista* (Fig. 8.1).

3.6. Haptófitos (*Chromista*): registro fósil y relaciones filogenéticas

Los *haptófitos* o *primnesiófitos* incluyen unas 300 especies de formas flageladas, coloniales o filamentosas, la mayoría marinas. Es típica la presencia del *haptonema*, un apéndice de ultraestructura diferente a los flagelos. En un grupo de especies, las denominadas *cocolitofóridos*, resulta característica la presencia en la superficie externa de escamas procedentes del aparato de Golgi, que posteriormente se calcifican. En paleontología, estas escamas se conocen como *cocolitos* y representan uno de las principales fuentes de carbonato cálcico al sedimento del fondo oceánico, así como la aportación más duradera de carbono inorgánico sedimentario sobre la superficie del planeta (Graham & Wilcox 2000).

El grupo es igualmente importante en cuanto a las simbiosis en que participa. La mayor parte de los haptófitos contienen plastos y son fotosintetizadores primarios. Sin embargo, muchas especies son también osmotróficas o fagotróficas. Por tanto, la *mixotrofia* es relativamente común. La *fagotrofia* es prominente entre las especies que no producen cocolitos, pero sin embargo presentan haptonema, el cual está implicado en la captura de presas.

Los haptófitos tienen uno de los mejores registros fósiles de las algas eucarióticas y son excelentes trazas dado *su bajo nivel de endemicidad y su extraordinaria abundancia y ubicuidad*. Muchas especies tienen interés como indicadores en petrología (Green et al. 1994).

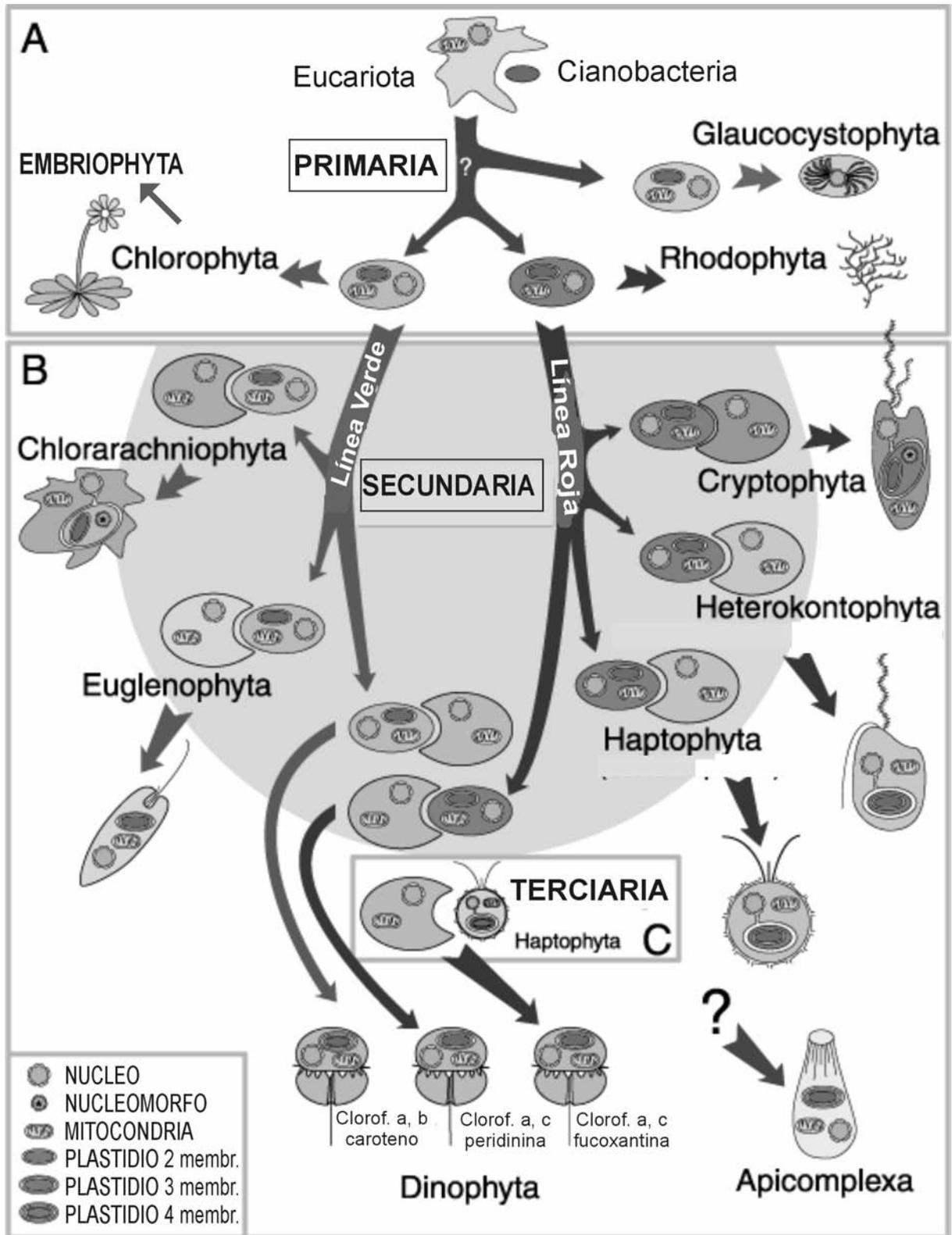


Figura 8.12. Hipótesis de Delwiche (1999) en relación con los eventos evolutivos que dieron lugar a los plastos de algas eucarióticas. Los plastos derivarían de cianobacterias de vida libre. La figura asume que el origen es único, pero este asunto permanece sin resolver. Los rodófitos, clorófitos y glaucocistófitos derivarían los plastos por endosimbiosis primaria. El resto, por endosimbiosis secundaria o terciaria. Los dinófitos presentan una historia especialmente complicada, exhibiendo plastos de origen diferente. En *Lepidodinium*, los plastos derivan de la línea verde. En la mayor parte de los dinófitos fotosintéticos, derivan de la línea roja e incluyen el pigmento peridinina. Un pequeño grupo de especies parece haber adquirido sus plastos por endosimbiosis terciaria desde un haptófito. Los plastos de Apicomplexa no tienen pigmentos y su adquisición evolutiva permanece bajo investigación

Las evidencias arrancan del Carbonífero y continúan ininterrumpidamente hasta la actualidad (Winter & Sieser 1994). La gran radiación del grupo tiene lugar después de uno de los grandes episodios de extinción biológica, el evento de finales del Pérmico, hace unos 250 Ma. Tras la extinción, puede que los coccolitofóridos tuvieron oportunidades para diversificarse en contexto marino. Durante el Cretácico final, entre 95-65 Ma, tiene lugar otro pulso de generación de especies. Sin embargo, el 80% de éstas se extinguen durante la frontera K/T (65 Ma). En contraste, los dinoflagelados y las diatomeas parece que escaparon a este evento de extinción.

Se considera que *las especies más primitivas son aquellas que tienen células biflageladas con haptonema, mientras que la producción de cocolitos parece un carácter derivado* (Cavalier-Smith 1995). Esta idea implicaría que los haptófitos serían más antiguos de lo que indica su registro fósil, basado exclusivamente en los coccolitofóridos.

Los haptófitos poseen pigmentos fotosintéticos similares a los de las algas heterocontas, lo cual se ha utilizado como criterio taxonómico para establecer la clase Haptophyceae dentro de Crysophyta u Ochrophyta (Gallardo 1997). La separación surge de la evidencia molecular y ultraestructural, que pone de relieve que los plastos se originaron independientemente (Medlin et al. 1997). Los plastos de haptófitos son coincidentes con los de heterocontófitos, criptófitos y cloraracniófitos en la posesión de cuatro membranas, las dos externas formando un retículo endoplasmático periplastidial. Esto sugiere que *los plastos de haptófitos surgieron por endosimbiosis secundaria*, como los de criptófitos y cloraracniófitos.

3.7. Consideraciones evolutivas en algas heterocontas

Los grupos algales reconocidos en las clases crisofíceas, diatomeas, rafidofíceas, eustigmatofíceas, xantofíceas y feofíceas han recibido tratamientos taxonómicos muy dispares en la historia reciente de la ficología. Últimamente, hay un cierto acuerdo en reunir las dentro de una misma división o filum con el nombre de *Heterocontophyta* (Van den Hoek et al. 1999, Lee 1999), *Chrysophyta* (Gallardo 1997) u *Ochrophyta* (Graham & Wilcox 2000). No obstante, hay quienes consideran a las feofíceas, crisofíceas, xantofíceas y diatomeas con el

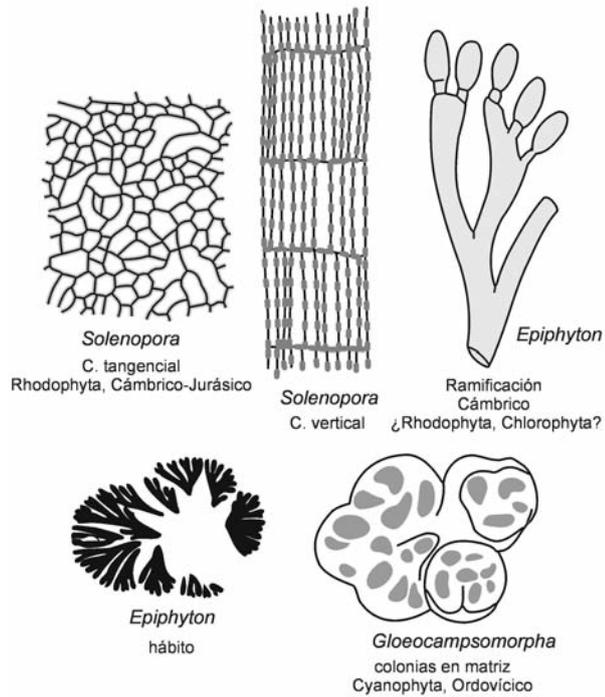


Figura 8.13. Fósiles de algas cámbricas y ordovícicas. Stewart & Rothwell (1993) y Taylor & Taylor (1993)

rango de división (Bell & Hemsley 2000), es decir, Phaeophyta, Chrysophyta, Xantophyta y Bacillariophyta. Como en el caso de los criptófitos y haptófitos, el grupo ha sido incluido en el reino *Chromista* (Cavalier-Smith 1998), *Protoctista* (Margulis & Schwartz 1998) o entre los *Estramenopilos* ([wysiwyg://48/http://tolweb.org/tree](http://tolweb.org/tree)) (Fig. 6.29).

Los *heterocontófitos* abarcarían un amplio espectro de algas unicelulares o coloniales, con clorofilas a y c, xantofilas y carotenos, paredes de celulosa, acúmulo de crisolaminarina y presencia de células flageladas heterocontas. Los organismos heterocontos, por otro lado, no son exclusivamente fotosintetizadores. De hecho, el nombre adoptado en *Tree of Life*, los estramenopilos, ha sido utilizado para englobar a los heterocontófitos algales en el mismo grupo que los pseudohongos (Fig. 6.29). El concepto unificador se debe a la arquitectura de los flagelos, uno dirigido hacia adelante y provisto de mastigonemas rígidos tripartidos y el otro dirigido hacia atrás y liso. Atendiendo a este criterio se han incluido aquí no sólo los pseudohongos, sino también los *bicoécidos*, un grupo de flagelados unicelulares, en los cuales se incluye el género *Cafeteria*, que puede considerarse la versión incolora del alga *Ochromonas* (Fig. 8.1). Esta estrecha relación ha sido confirmada

recientemente por estudios de secuenciación de DNA (Cavalier-Smith & Chao 1996).

Las relaciones filogenéticas entre los grupos de heterocontas están todavía por dilucidar. Las secuencias de DNA sugieren que las rafidofíceas y las eustigmatofíceas, pueden haber sido las heterocontas cuya radiación es más antigua (Cavalier-Smith & Chao 1996), mientras que las xantofíceas permanecen como un enigma filogenético. Las rafidofíceas o cloromonadales son unas 15 especies de algas flageladas unicelulares con pigmentos similares a las crisofíceas, pero con tricocistes como los dinófitos. Las eustigmatofíceas están formadas por unas 12 especies unicelulares cocoides, casi todas planctónicas, dulceacuícolas, con estigma extraplastidial y *violoxantina*. Las xantofíceas presentan gran variación en los tipos de organización, desde ameboides hasta sifonales. Tienen paredes de celulosa, acumulan crisolaminarina, xantofilas, nunca fucoxantina, generalmente carecen de clorofila c. La mayoría de las casi 600 especies conocidas son dulceacuícolas.

Las crisofíceas incluyen más de 1000 especies de formas unicelulares o coloniales, a menudo flageladas, con fucoxantina y crisolaminarina. Algunas especies (*silicoflagelados*) tienen un esqueleto interno de sílice. Esta sustancia también aparece en las formas enquistadas o en los zigotos que pasan por una fase de reposo (*estatósporas*). Estas estructuras silicificadas suelen formar parte del contingente de microfósiles de los depósitos continentales desde el Cretácico, aunque las primeras evidencias se remontan al Cámbrico, hace unos 500 Ma. Por otro lado, parece haber una radiación importante de silicoflagelados durante el Mioceno (Kristiansen & Andersen 1986).

Las bacilariofíceas o diatomeas incluyen unas 12.000 especies de algas unicelulares, bentónicas y planctónicas, tanto de agua dulce como marinas. Son el grupo responsable del 25% de la producción primaria del mar (Gallardo 1997). Presentan una pared de sílice (*frústulo*) con dos partes o *valvas*, la *epiteca* y la *hipoteca*, cuya configuración y ornamentación tienen elevado valor taxonómico. Los frústulos de simetría bilateral definen a las *diatomeas pennadas*, mientras que aquellos radiosimétricos son característicos de las *diatomeas céntricas*. La reproducción sexual es poco frecuente y se asocia a la necesidad del crecimiento celular y a la producción de zigotos con gruesas paredes síli-

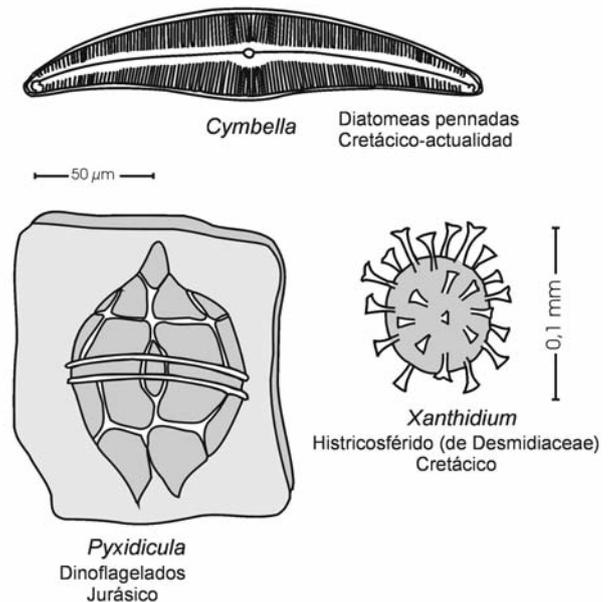


Figura 8.14. Fósiles de algas mesozoicas. Stewart & Rothwell (1993)

ceas (*auxósporas*). La auxosporulación también puede relacionarse con cambios ambientales o con la autogamia (fusión de núcleos haploides derivados del mismo núcleo diploide).

La información molecular (SSU rDNA) sugiere la existencia de dos principales linajes o clados dentro de las diatomeas, uno para un grupo de diatomeas céntricas y el otro para las pennadas y el resto de las céntricas (Medlin et al. 1997). El registro fósil apoya esta hipótesis filogenética. Los frústulos de diatomeas céntricas aparecen desde comienzos del Cretácico (140 Ma), mientras que las primeras pennadas aparecen en el Cretácico Superior (80 Ma) (Fig. 8.14). Durante el Paleoceno (65-54,8 Ma) tiene lugar una importante expansión ecológica de estas últimas, aunque *la prominencia en los ecosistemas marinos de las diatomeas sólo se adquiere durante el Mioceno, hace unos 24 Ma.*

Respecto al origen evolutivo de las diatomeas, lo cierto es que sigue siendo un puzzle. Los últimos trabajos (Guillou et al. 1999) postulan que la mayor proximidad filogenético-molecular se produce con un grupo de flagelados marinos fotosintéticos y heterocontos, las *bolidofíceas*, las cuales carecen de pared celular y depósitos de sílice. Las diatomeas aparecen dentro de las heterocontas como una clase altamente especializada, relacionada con crisofíceas y xantofíceas, pues comparten caracteres bioquímicos y metabólicos básicos. Bell & Hemsley (2000) sostienen que si existió un ancestro común para estos grupos, probablemente las diatome-

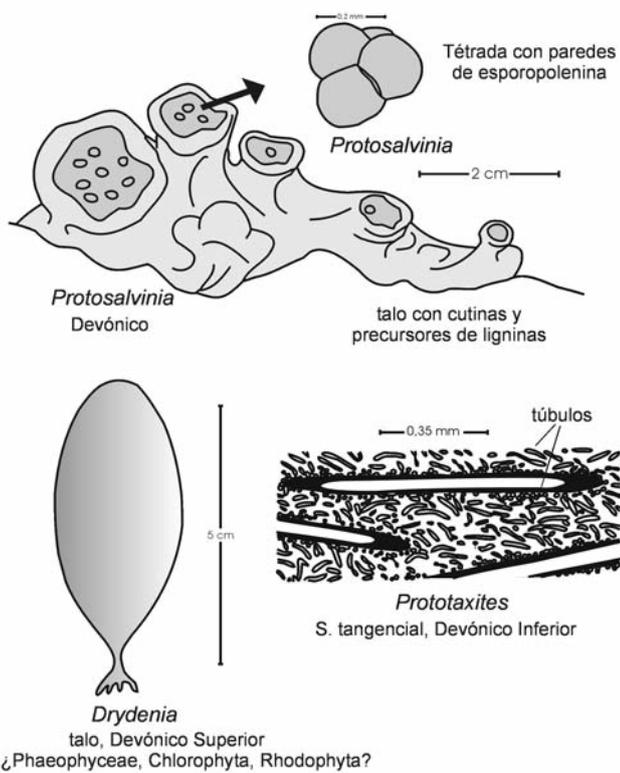


Figura 8.15. *Protosalvinia*, *Prototaxites* y *Drydenia*. Stewart & Rothwell (1993)

as divergieron en un estadio temprano. Según estos autores, las formas más primitivas de diatomeas serían las céntricas, debido a la presencia exclusiva de gametos masculinos flagelados.

Las diatomeas proporcionan un contexto ideal para la investigación del control evolutivo de la morfogénesis celular, especialmente en lo que concierne a la configuración de la forma y simetría de los frústulos (Cox 2002). Esto es debido a (1) la posibilidad de cultivo en condiciones definidas, (2) presentan tiempos de generación (división vegetativa) muy cortos, (3) los cultivos pueden sincronizarse para producir células al mismo tiempo, (4) muchas células tienen tamaño suficiente para su observación al microscopio óptico, (5) la forma y la simetría muestran "sensibilidad" taxonómica suficiente para la discriminación genérica, a veces incluso específica, (6) se han desarrollado técnicas de fluorescencia y microscopía electrónica específicas para la observación del citoesqueleto y los procesos de morfogénesis de la pared.

Las feofíceas o algas pardas son talófitos filamentosos ramificados, aplanados o flabelados, pseudoparenquimatosos o parenquimáticos, con laminarina, fucoxantina enmascarando el resto de los pigmentos y dando al talo un

color entre amarillento y negro grisáceo, pared celular de celulosa con una capa mucilaginosa externa de alginatos y fucoidano, a veces acumulando carbonato cálcico (*Padina*), zoósporas heterocontas como las de crisófitos. El ciclo vital es haplodiplonte isomórfico (*Ectocarpales*) o heteromórfico (*Laminariales*), con predominio del gametófito o del esporófito, más raramente diplonte (*Fucales*), reproducción por isogamia, anisogamia u oogamia.

Las algas pardas tienen gran importancia ecológica; la mayoría son marinas, muy a menudo bentónicas. Algunas, como las Fucales, son características de zonas intermareales. Otras, como las Laminariales forman extensos "bosques" infralitorales. Es característica en algunos géneros la presencia de vesículas aeríferas, las cuales facilitan la flotación, como ocurre con *Sargassum*, que dio nombre a la región del Atlántico conocida como "Mar de los Sargazos" (Gallardo 1997).

Estudios moleculares sugieren que el parénquima evolucionó varias veces dentro de las algas pardas y que los plasmodesmos son necesarios, pero no suficientes, en el origen evolutivo de estos tejidos (Graham & Wilcox 2000). Por la diversidad de ciclos vitales y morfologías, las relaciones filogenéticas internas parecen complejas, y el registro fósil no es de gran ayuda. A diferencia de las algas rojas y verdes, no existe calcificación en los talos de feofíceas, lo cual supone un problema intrínseco en relación a su potencial de preservación. Quizá por ello, sólo son comparativamente abundantes en algunos depósitos miocenos y, sobre todo, pliocenos; hecho que llevó a Estes & Steinberg (1988) a sugerir que las feofíceas de gran tamaño (ej. Laminariales) no "explotaron" evolutivamente hasta el Terciario final. El problema de la aparición quizá pueda ser resuelto a través de estudios geoquímicos apoyados en la posible preservación de la fucoxantina.

Uno de los primeros fósiles supuestamente feofíticos es *Drydenia*, un talo laminar del Devónico Superior, de gran parecido con *Laminaria* (Fig. 8.15). La adscripción, sin embargo, no ha sido confirmada, y permanecen las dudas respecto a si no se trata más bien de un rodófito o un clorófito. En el Ordovícico y Silúrico, se han descrito varios especímenes similares, cuya tafonomía se asocia con cuerpos de agua someros. Estos han sido agrupados bajo los géneros tipo *Winnipegia* y

Thalassocystis (Stewart & Rothwell 1993). Otro fósil enigmático es *Prototaxites*, del Devónico Inferior (410 Ma). A pesar de su etimología gimnospérmica, que se debe a su aspecto de “tronco”, *Prototaxites* es un talófito, caracterizado por una maraña de tubos de dos tamaños diferentes, produciendo un tejido pseudoparenquimático similar al de Codiaceae (Fig. 8.15). Algunos autores sugieren que podría tratarse también de un rodófito, o incluso de un hongo (Stewart & Rothwell 1993).

Otro “fucoide” reiterativo en la literatura paleobotánica es *Protosalvinia* (Devónico Superior), un fósil que recuerda vagamente a los talos dicotómicos de *Fucus*, con sus típicos conceptáculos (Fig. 8.15). Este género, sin embargo, tiene características que dificultan su encuadre taxonómico entre los grupos establecidos: el que sus ramas estén cortadas implica que estaban unidas a algo, pero ¿a qué? En lo que parecen conceptáculos se han encontrado tétradas con esporas de paredes muy gruesas (adaptación a la “vida aérea”). Además se han analizado bioquímicamente y contienen esporopolenina, un elemento típico de los embriófitos o plantas terrestres. Los análisis del talo indican, la presencia de cutina y compuestos similares a la lignina.

Se ha intentado relacionar a *Protosalvinia* tanto con algas pardas como con hepáticas (Taylor & Taylor 1993). Las hepáticas del género *Riccia* tienen también un talo parenquimatoso dorsiventral, dicotomías en el crecimiento y, como *Protosalvinia*, una zona meristemática en el ápice de cada dicotomía. Además, las esporas son muy parecidas, tanto en la esporodermis como en la presencia de una rasgadura trilobeta en la cara proximal. Sin negar cualquier afinidad con algunas Fucales, está claro que *Protosalvinia* creció en un ambiente transicional entre la tierra y el agua. El fósil presenta características combinadas de planta acuática y terrestre, justo lo que cabe esperar para el ancestro de las plantas terrestres. En cierto modo, viene a ser una planta “cazada” en el proceso de evolución hacia la tierra. *Protosalvinia* se extinguió, como probablemente le sucedió a muchas plantas con características intermedias entre algas y embriófitos. Serían *experimentos fallidos* pero, a grandes rasgos, bien encaminados a la conquista de ambientes emergidos.

3.8. Registro fósil y evolución de rodófitos

Los *rodófitos* o *algas rojas* (Rhodophyta) son un amplio grupo de algas, desde unicelulares hasta talófitos histológicamente complejos, con tilacoides libres, ficobiliproteínas (*ficoeritrina*) en ficobilisomas, almidón de florídeas, sin retículo endoplasmático en el cloroplasto ni células flageladas, pared celular con celulosa y mucílagos (de los cuales se obtiene el agar). Hay unas 6000 especies, la mayoría marinas. Muchas cristalizan el carbonato cálcico y forman parte importante de los arrecifes coralinos. La ficoeritrina tienen capacidad para reflejar la luz roja y absorber la luz violeta y azul, de ahí que algunas vivan a grandes profundidades. Las bangiofícidas incluyen formas sencillas con ciclos haplontes o diplohaplontes (ej. *Porphyra*). Las florideofícidas o florídeas comprenden los tipos más complejos con un ciclo vital trigenético (Fig. 8.9). Dicho ciclo consta de una fase haploide, el gametófito, y dos diploides, una parásita del gametófito (*carposporófito*) y otra libre (*tetrasporófito*). La reproducción sexual se denomina *gameto-gametangiogamia* y es característica por la presencia de gametos masculinos inmóviles (*espermacios*) y *tricóginas* en el gametangio femenino.

La evidencia molecular (SSU rDNA, *rbcL* y *psbA*) ha corroborado que los rodófitos son monofiléticos, que las bangiofíceas divergieron antes que las florideofíceas, que éstas constituyen un grupo monofilético y que las bangiofíceas son polifiléticas (Oliveira & Bhattacharya 2000). Las relaciones de rodófitos con los demás grupos de algas eucarióticas están todavía por dilucidar. Respecto a las líneas evolutivas dentro de florideofícidas, nos encontramos todavía en una fase inicial de la investigación. De momento, los resultados de los análisis de 5,8 rDNA, *rbcL* y SSU rDNA proporcionan cuadros taxonómicos muy diferentes de los tradicionales (Saunders & Kraft 1997).

Los cloroplastos de algas rojas se habrían originado por *endosimbiosis primaria desde cianobacterias* y, así, carecen de retículo endoplasmático y sólo tienen dos membranas (Van den Hoek et al. 1999). Como hemos comentado, un alga roja unicelular sería, a su vez, el punto de partida para las endosimbiosis secundarias de que originaron los plastos de criptófitos, heterocontófitos y haptófitos (Fig. 8.12). Las algas rojas son únicas entre los eucariotas por carecer completamente de centríolos y flagelos en sus células, ya sean vegetativas,

esporas o gametos. Un caso paralelo de pérdida se encuentra en zigomicetos, ascomicetos y basidiomicetos. La ausencia de flagelos podría haber tenido un profundo impacto sobre la evolución de los sistemas de reproducción de los rodófitos, ocasionando la presencia característica de ciclos vitales con tres fases multicelulares. *El origen del ciclo trigenético se ha considerado una compensación a la pérdida de flagelos, sirviendo para aumentar la fecundidad* (Graham & Wilcox 2000).

Las algas rojas representan un grupo natural de gran antigüedad, sobre el que existe un impresionante registro fósil. Esto se debe a que el carbonato cálcico precipita intracelularmente, a diferencia de lo que ocurre con otros grupos algales. Los fósiles más antiguos son del Precámbrico (750-1250 Ma) de la Isla de Somerset, *Formación Huntington*, en el Canadá ártico. Estos fósiles, entre los que se incluye *Bangiomorpha pubescens*, incluyen filamentos uni- y multiseriados de células dispuestas radialmente que parecen derivar ontogénicamente de filamentos uniseriados por divisiones longitudinales, similarmente a las del rodófito actual *Bangia* (Butterfield et al. 1990, Butterfield 2000). Pero quizá el hallazgo más sobresaliente sea el de Xiao et al. (1998), quienes han descubierto en fosforitas del sur de China (Formación Doushantuo, Neoproterozoico, 570 Ma) embriones fosilizados de supuestas algas rojas.

Algunos fósiles más recientes corresponden ya con estructuras calcificadas del Cámbrico pertenecientes a la familia Solenoporaceae, supuestamente los ancestros de las algas coralinas, que alcanzan su climax en el Jurásico y se extinguen a principios del Paleoceno (Brooke & Riding 1998) (Figs. 8.13, 8.16). El Ordovícico es un período importante en la evolución de las algas rojas, pues tiene lugar una considerable diversificación, especialmente en lo referente a los géneros coralinos, como *Petrophyton* (Riding 2001). Muchas algas de origen ordovícico, sin embargo, aparecen mejor preservadas en algunos depósitos del Devónico, como ocurre con *Manitobia*, *Thallites* o *Archaeoamphiroa*, esta última muy similar al género moderno *Amphiroa*. A pesar de esta profusión de formas del Paleozoico Inferior, lo cierto es que las estructuras reproductoras son raras hasta el Jurásico.

Los geólogos nos aseguran que durante el Paleozoico Inferior los continentes consistieron

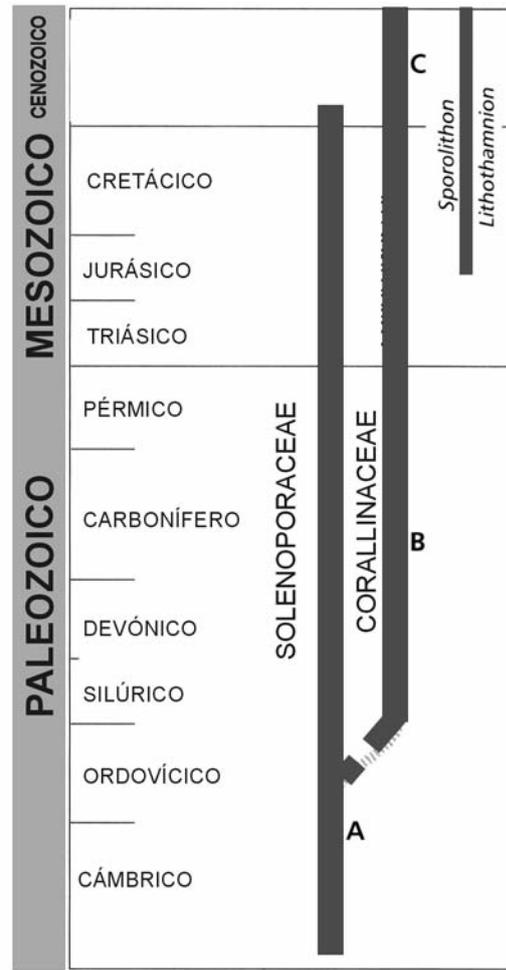


Figura 8.16. Relaciones cronológicas entre Solenoporáceas (grupo de antiguas algas rojas coralinas) y las modernas Coralináceas. Sporolithon y Lithothamnion son géneros actuales comunes en los arrecifes coralinos. (Brook & Riding 1998)

en amplios geosinclinales de escasa altitud y cubiertos de agua. Estos formaron mares someros en los cuales la diversificación de plantas y animales pudo tener lugar. Hay muchos datos que demuestran que, durante el Cámbrico, los mares fueron poco profundos y el agua bastante cálida, un ambiente ideal para el crecimiento y reproducción de organismos autótrofos. Para los paleoecólogos, sin embargo, el Cámbrico no es un período importante en la evolución algal, debido a que las algas calcificadas son muy escasas y mucho menos diversas que las cianobacterias (Zhuravlev & Riding 2001). *Durante el Cámbrico, ciertamente, existen grandes constructores de coral, pero éstos no son las algas eucarióticas, sino las cianobacterias.* Sin duda, la mayor radiación de las algas rojas y de otros grupos que habían adquirido su multicelularidad durante el Proterozoico, tiene lugar durante el Ordovícico (Riding 2001).

3.9. Registro evolutivo de clorófitos

Los *clorófitos* o *algas verdes* (Chlorophyta) incluyen más de 8000 especies, generalmente dulceacuícolas, raramente marinas (Ulvofíceas), que se caracterizan por la presencia de clorofilas a y b, reserva de almidón, pared de celulosa y doble membrana en los cloroplastos. Morfológicamente son muy variables, desde tipos unicelulares flagelados (prasinofíceas, *Chlamydomonas*) o inmóviles (*Chlorella*), hasta talos laminares de estructura parenquimática (*Ulva*), pasando por formas coloniales (*Volvocales*), filamentos ramificados (*Cladophora*), talos heterótricos (*Frittschiella*), pseudoparenquimáticos (*Codium*). La reproducción sexual tiene lugar, como es habitual, en un rango de variación que va desde la isogamia hasta la oogamia, pasando por la anisogamia; en algunas especies (Zygnematales) es característica la *conjugación*. Los flagelos de las células móviles son isocontos.

Las *carofíceas*, una clase dulceacuícola de clorófitos, merecen una mención especial por su complejidad morfológica y similitudes bioquímicas y ultraestructurales con las plantas terrestres. Las carofíceas se caracterizan por presentar estructuras multiestratificadas, mitosis abierta, huso mitótico persistente, superóxido dismutasa de Cu y Zn, aldolasas de la clase I y una glicolato-oxidasa contenida en peroxisomas que estructuralmente recuerdan a los de las plantas terrestres. Uno de los órdenes de carofíceas, las Zygnematales, comprende unas 4000 especies, con algunos géneros como *Zygnema*, *Spirogyra*, *Cosmarium*, *Micrasterias*, o *Closterium*, constituyendo una parte esencial del fitoplancton de aguas continentales. El orden Charales incluye las especies de mayor especialización, con rizoides, ejes con nudos y entrenudos, incrustaciones de carbonato cálcico, oogamia, sifonogamia, espermatozoides espiralados y cigotos calcificados (*girononitos*), con gran capacidad de fosilización (Carrión & van Geel 1999). Como veremos, el orden Coleochaetales y, más particularmente, el género *Coleochaete*, ha sido sometido a una intensa investigación bioquímica y citológica, dada su afinidad con los embriófitos (Gensel & Edwards 2001).

La mayoría de los ficólogos admiten que *los cloroplastos de clorófitos surgieron por endosimbiosis primaria de una cianobacteria* (Fig. 8.12), pero recientemente se han manifestado algunas disensiones, como la planteada por

Stiller & Hall (1997), que sugieren la intervención de un proceso de endosimbiosis secundaria con posterior vestigiación.

Sin duda, los clorófitos son el grupo de algas que mayores cambios sistemáticos han experimentado durante los últimos años. Las clasificaciones morfológicas tradicionales (ej. Mattox & Stewart 1984), han sido demolidas con la llegada de nuevos datos sobre ultraestructura, sobre todo los detalles del aparato flagelar, mitosis, citoquinesis, así como información sobre los enzimas que participan en las principales rutas bioquímicas (Van den Hoek et al. 1999). Todos los datos confluyen en presentar a los clorófitos en dos linajes principales, ambos con formas multicelulares (Mishler et al. 1994). Uno de estos linajes o clados estaría constituido por las carofíceas, el otro incluiría las ulvofíceas, trebouxiofíceas y clorofíceas.

En general, se ha llegado a admitir que las formas unicelulares son ancestrales en casi todos los grupos, lo que ha sido apoyado por estudios de secuenciación de rRNA (Mishler et al. 1994). Los procesos de diversificación habrían ido acompañados de una progresión hacia la organización colonial, cenobial y filamentosa a lo largo de varias líneas paralelas que podrían corresponder con las clases mencionadas. En otras palabras, los grupos multicelulares de ulvofíceas, trebouxiofíceas, clorofíceas y carofíceas habrían evolucionado a partir de flagelados relacionados con las actuales prasinofíceas (McCourt 1995, McCourt et al. 1996, Friedl 1997). Los análisis moleculares (SSU rDNA, rbcL y otros) también confirman que los órdenes de carofíceas Charales y Coleochaetales estarían más cercanos a las plantas terrestres que al resto de los clorófitos (Karol et al. 2001, Delwiche et al. 2002).

La convergencia es muy frecuente en clorófitos. Dentro de cada línea aparece una amplia gama de tipos morfológicos, cada una con linajes multicelulares. Formas muy similares pueden caer dentro de diferentes líneas. Por ejemplo, *Coleochaete* (carofíceas) se parece muchísimo a *Ulvella* (ulvofíceas), *Klebsormidium* (carofíceas) tiene filamentos no ramificados muy similares a los de *Ulothrix zonata* (ulvofíceas) y *Uronema flaccidum* (clorofíceas). Además de ellos, muchos clorófitos se parecen a algunas xantofíceas. Especialmente las formas unicelulares cocoides, tradicionalmente situadas en Chlorococcales, quedarían repartidas en varios linajes. Se trata siempre de procesos de

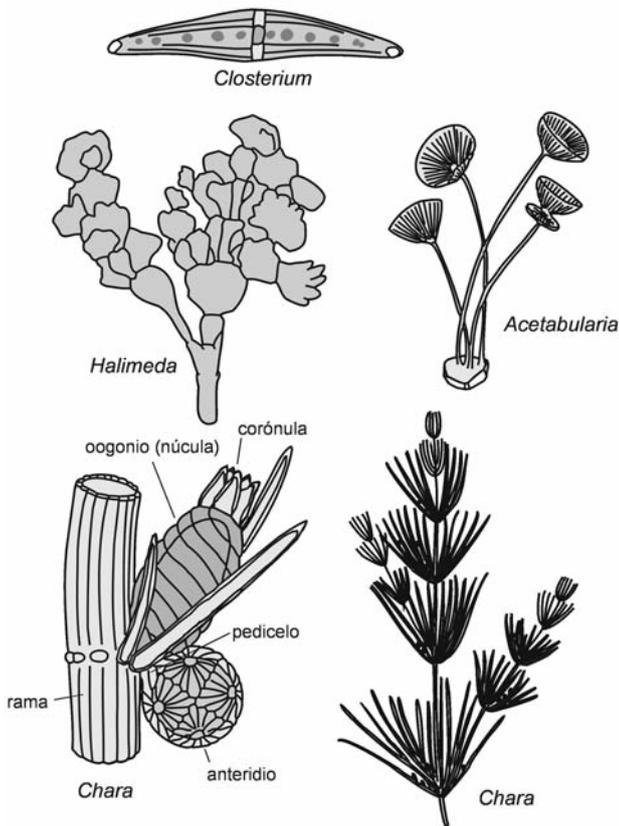


Figura 8.17. Fósiles de clorófitos. Stewart & Rothwell (1993)

paralelismo y convergencia, no de homologías como se admitió en el pasado. Parece ser que la influencia es ambiental. Por ejemplo, factores como el tipo de sustrato, intensidad luminosa, variación térmica, herbivoría y competencia con otras algas, pueden ser suficientemente similares en hábitats someros como para dirigir la evolución de tipos morfológicos idénticos (filamentos no ramificados o talos discoidales) durante radiaciones separadas en aguas dulces y marinas.

El registro fósil de clorófitos, por su abundancia y por el significado filogenético del grupo, ha sido objeto de un mayor esfuerzo investigador que el de ningún otro grupo de algas (Fig. 8.17, 8.18). Existen pocas dudas de que los clorófitos son organismos precámbricos, sobre todo tras el descubrimiento de *Grypania*, de hecho, el fósil eucariótico más antiguo, con una cronología de 2100-1900 Ma (Han & Runnegar 1992), y rasgos que sugieren un alga verde unicelular sifonada próxima a las dasycladáceas (Runnegar 1994). La multicelularidad también se adquiere en el Proterozoico, como demuestran algunos fósiles afines a las Cladophorales en la Formación *Svanbergfjellet* (Butterfield et al. 1988, 1994), datada en torno a 800-700 Ma.

Algunos fósiles de clorófitos son particularmente abundantes desde principios del Paleozoico. En primer lugar, cabe mencionar, durante el Cámbrico, la existencia de un grupo heterogéneo de dasycladáceas calcificadas que comprende géneros como *Amgaella*, *Cambroporella*, *Coelosphaeridium*, *Edelsteinia*, *Lenaella*, *Mejerella* y *Seletonella*. Se trata de formas filamentosas ramificadas, con perforaciones, forma de pera, de tamaño centimétrico (Zhuravlev & Riding 2001). En segundo lugar, destacaríamos la abundancia de las colonias de *Botryococcus* desde el Ordovícico. Estas colonias aparecen típicamente con una morfología irregular y envueltas en una matriz rica en hidrocarburos. El Ordovícico es también profuso en fósiles de dasycladáceas, como *Seletonella* y *Palaeoporella*. A partir del Devónico, son repetitivos los especímenes permineralizados de *Closterium* (desmidiáceas), *Geminella*, *Paleogeminella* y *Rhynchertia* (Ulothricales) y *Courvoisiella* (Siphonales) (Fig. 8.18). Las prasinofíceas podrían estar representadas sobre todo a través de la espora *Tasmanites*, cuya cronología cubre desde el Cámbrico hasta el Mioceno.

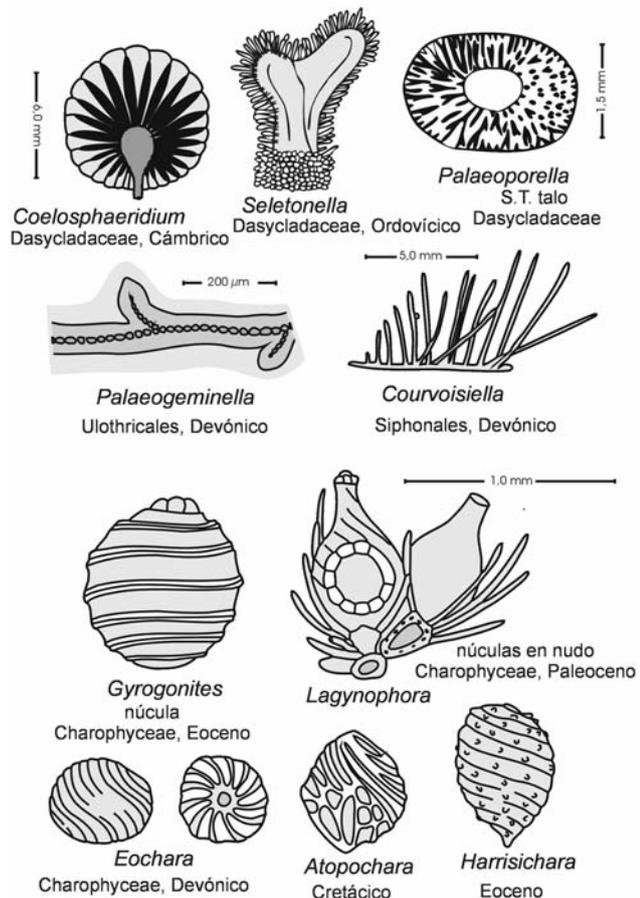


Figura 8.18. Fósiles de clorófitos. Stewart & Rothwell (1993) y Taylor & Taylor (1993)

Finalmente, destacaríamos los girogonitos de carofíceas, los cuales incluyen al zigoto rodeado por filamentos corticales dispuestos en espiral y envueltos a su vez por una capa de carbonato cálcico que reproduce la escultura de la cubierta (Fig. 8.18). Los girogonitos resultan especialmente abundantes durante el Eoceno (*Gyrogonites*, *Harrisichara*) (Soulié-Märsche 1991). Muchos microfósiles, como *Botryococcus*, *Closterium*, *Zygnema*, *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Tetraedron*, etc, resultan también de gran valor indicador en paleoecología cuaternaria (Carrión & Navarro 2002).

Las algas verdes han experimentado pulsos de diversificación durante el Ordovícico (carofíceas), Silúrico (carofíceas calcificadas), Devónico (desmidiáceas), Carbonífero (origen de *Botryococcus* y afines), Pérmico-Triásico (dasicladáceas marinas), Cretácico (carofíceas actuales, origen de *Pediastrum* y afines) y Eoceno (radiación de formas similares a *Tetraedron*). En conjunto, los máximos de diversidad se detectan en el Pérmico (250 Ma), Triásico Medio (230 Ma), Cretácico Inferior (130 Ma) y principios del Terciario (55 Ma), los cuales se correlacionan con la elevación del nivel marino y con la existencia de amplios mares continentales. El evento K/T no afectó a la diversidad de dasicladáceas.

El registro fósil apoyaría la idea de que las algas verdes vivieron primero en el mar y luego colonizaron las aguas más continentales y someras. Resulta muy interesante que en las algas marinas sea general la producción de zigotos con paredes muy delgadas. Como quiera que estos organismos vivían en ambientes con abundancia de agua, la formación de zigotos con paredes gruesas sería de poca utilidad. Sin embargo, su aparición en algas de agua dulce tendría una gran ventaja selectiva puesto que el ambiente acuático podría ser más o menos temporal y es concebible la necesidad de supervivencia temporal al aire libre. Tiene cierto sentido presumir, por tanto, que los ancestros de las plantas terrestres eran dulcea-cuícolas y ya se habían adaptado a un ambiente temporalmente desecante.

3.10. Endosimbiosis terciaria y transferencia horizontal en dinoflagelados

Los *dinófitos* o *dinoflagelados* (Dinophyta) comprenden unas 4000 especies de organismos unicelulares y biflagelados, abundantes tanto en el mar como en las aguas continenta-

les, con clorofilas a y c, así como varios pigmentos accesorios como la *peridina*, o sin pigmentos. Aunque algunos son desnudos, la mayoría presentan una pared (*teca*) a base de placas poligonales de celulosa, con dos surcos, uno longitudinal y otro transversal (*cíngulo*), en el cual se alojan los flagelos. La configuración de las placas tiene alto valor taxonómico. Los plastos están rodeados por tres membranas. La pared celular está perforada por poros a través de los cuales se descargan los *tricolocistes*, orgánulos en forma de filamentos, que cuando se excita la célula, se proyectan al exterior impulsándola en sentido contrario. Cuando las condiciones del medio son desfavorables, los dinoflagelados se enquistan. Los quistes fósiles, a veces muy abundantes, se conocen como *histicósporas*, y se utilizan a menudo como indicadores paleoambientales (<http://agcwww.bio.ns.ca/dinoflaj.htm>). Algunas especies son de gran tamaño, como *Noctiluca*, que alcanza los 2 mm. Otras son bioluminiscentes y algunas parásitas de otros protistas.

Los plastos de los dinoflagelados se habrían adquirido desde varios tipos de eucariotas, incluyendo clorófitos, criptófitos, diatomeas, crisofíceas y haptófitos. En algunos casos, por endosimbiosis secundaria. Sin embargo, la mayoría de las situaciones descritas reflejan la intervención de una *endosimbiosis terciaria* (Palmer 2000), o sea, que los plastos habrían derivado por la incorporación de células eucarióticas cuyos plastos a su vez derivarían de una endosimbiosis secundaria (Fig. 8.12).

Es interesante que la mayoría de los dinoflagelados pigmentados tengan plastos que difieran dramáticamente de los de otras algas (incluyendo las cianofíceas) en la configuración de la enzima Rubisco (*Rubisco Forma II*) y que, además, esta enzima sea codificada en el núcleo, no en los plastos. Se ha sugerido que los genes de la Forma II podrían haberse transferido al núcleo, bien directamente desde una proteobacteria o indirectamente desde las mitocondrias (las cuales son de origen proteobacteriano), mientras que los de la Forma I se habrían perdido desde los plastos (Delwiche 1999). En cualquier caso, hay muchas otras explicaciones, la mayor parte de las cuales sugieren transferencia horizontal (Graham & Wilcox 2000) (Fig. 8.4).

Los genes *rbcL* de algas rojas y pardas también son más similares a los de ciertas proteobacterias que a los de cianobacterias, lo cual

vuelve a sugerir la intervención de mecanismos de transferencia génica horizontal, duplicación génica y pérdida de genes. Durante bastantes años, los ficólogos se han estado preguntando por qué las filogenias de algas basadas en secuencias rbcL eran tan diferentes de las obtenidas usando otras secuencias génicas, incluyendo las de SSU rDNA. Esta discrepancia puede que tenga que ver con la reiteración de procesos como los descritos. Se sabe ahora de varios genomas eucarióticos que contienen genes transferidos desde endosimbiontes y también de genomas que han llegado a degenerar. Estos se interpretan como el resultado de endosimbiosis crípticas (Palmer & Delwiche 1998).

Existe cierto consenso sobre el hecho de que los dinoflagelados, como los euglenófitos y criptófitos, se originaron desde ancestros heterotróficos (Graham & Wilcox 2000); una hipótesis que explicaría la ocurrencia habitual de heterotrofia entre las especies actuales. Filogenéticamente, los dinoflagelados están más cerca de los protozoos ciliados y de los parásitos de la malaria que de las demás algas. No en vano, Cavalier-Smith (1998) los incluye dentro de su reino Protozoa, en el filum Dinozoa (Fig. 8.1).

El registro fósil de dinoflagelados es profuso, pero limitado a las estructuras resistentes a la degradación, los quistes, los cuales contienen *dinosporina*, un polímero casi tan resistente como la esporopolenina. Los primeros fósiles provienen del Silúrico. Los quistes son muy abundantes a partir del Triásico superior, hace unos 200 Ma (Taylor & Taylor 1993), momento que representa el inicio del gran episodio de diversificación del grupo, cuyo clímax se alcanza en el Jurásico. Los datos fósiles sugieren también que podría haber habido al menos una línea hacia la reducción de la ornamentación desde el Jurásico (<http://agcwww.bio.ns.ca/dinoflaj.htm>).

Algunos acritarcos *histriscosféridos* tienen una afinidad evidente con los dinoflagelados, pero no es así en otras situaciones, donde por ejemplo, los *histriscosféridos* representan zigotos de desmidiáceas (Spector 1984). En principio, lo

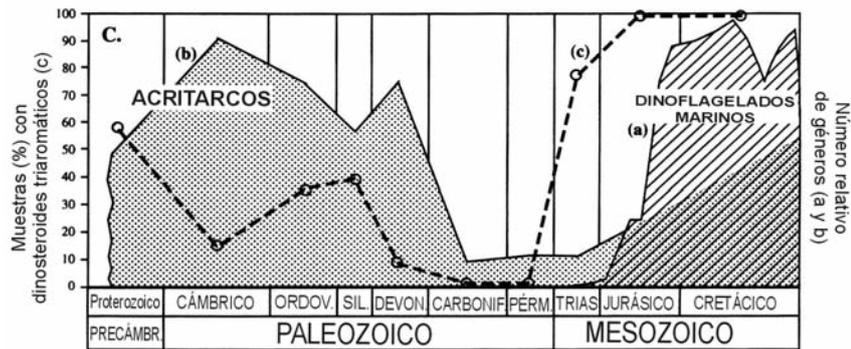


Figura 8.19. Comparación de la diversidad de dinoflagelados y acritarcos con la abundancia de dinosteroides triaromáticos a lo largo del tiempo geológico (Moldowan et al. (2001)

mismo ocurriría con algunas formas precámbricas, menos ornamentadas, de acritarcos, cuya relación morfológica con dinoflagelados no resulta del todo obvia. Sin embargo, la distribución estratigráfica de dinosteranos en rocas marinas supone una evidencia geoquímica importante de la existencia ininterrumpida de dinoflagelados o formas afines desde el Precámbrico (Moldowan et al. 2001). Siendo así, los dinoflagelados se encontrarían entre los eucariotas más primitivos. Las curvas muestran también un incremento importante de la concentración de dinosteranos durante el Mesozoico, así como un descenso importante durante el Devónico, Carbonífero y Pérmico inferior (Fig. 8.19). Estas observaciones sugieren que, o bien los dinoflagelados proterozoicos y paleozoicos no enquistaban, o bien una buena proporción de acritarcos son formas primitivas de dinoflagelados, o bien los dinoflagelados evolucionaron desde formas ancestrales de acritarcos que sintetizaban dinosteroles.

3.11. Apicomplejos: el retorno a la heterotrofia

Muchos protozoos y/o protistas han perdido la capacidad fotosintética, pero todavía poseen plastos y porciones del genoma plastidial. Un ejemplo son algunos euglenófitos. Pero quizá el más llamativo es el de las estructuras plastidiales que aparecen en las células de los apicomplejos.

Los apicomplejos han sido situados por Cavalier-Smith (1998) como un grupo monofilético dentro de los protozoos alveolados, junto a ciliados y dinoflagelados, como filum *Sporozoa* (Fig. 8.1) Para Margulis & Schwart (1998) quedarían dentro de sus protistas alveolados (filum *Apicomplexa*). Se trata de un grupo de parási-

tos unicelulares formadores de esporas, cuya denominación se debe al “complejo apical”, un agregado de microtúbulos, vacuolas y otros orgánulos celulares que se disponen en un extremo de la célula. Los apicomplejos se reproducen sexualmente, con alternancia haplo-diplonte. Tanto la fase haploide como la diploide pueden experimentar lo que se conoce como *esquizogonia*, es decir, una serie rápida de divisiones mitóticas sin que haya crecimiento celular. La esquizogonia produce las esporas responsables de la infección. El cigoto (*oociste*) representa una forma de resistencia ante el calor, la desecación o la radiación, la cual es utilizada como elemento de transmisión al nuevo huésped. Los ciclos pueden ser muy complejos y requerir varios tipos de huésped. Ejemplos conocidos de apicomplejos son *Toxoplasma gondii*, *Eimeria tenella* y, sobre todo, el parásito de la malaria, *Plasmodium falciparum*.

La malaria ha tenido un impacto considerable sobre la historia de las civilizaciones. Algunas estimas consideran que puede haber causado la mortalidad de la mitad de los seres humanos a lo largo del último milenio. El transmisor a la especie humana es el mosquito *Anopheles*, en cuyo aparato bucal tiene lugar la fecundación y la formación del oociste. La transmisión se produce a través de la saliva del mosquito y la infección afecta a las células sanguíneas. La esquizogonia tiene lugar de forma sincrónica y suele ocasionar los síntomas febriles que indican el comienzo de la enfermedad. La taxonomía de *Plasmodium* es complicada, siendo bien conocida la existencia de un número elevado de quimiotipos y de una extraordinaria capacidad de adaptación a los fármacos.

El análisis de genes de la ATPasa sugiere que los plastos de apicomplejos derivan de los de algas rojas (Leitsch et al. 1999), mientras que otras secuencias génicas sugieren una mayor relación con algas verdes (Köhler et al. 1997). Se piensa que los apicomplejos han adquirido los plastos de forma independiente de los dinoflagelados (Köhler et al. 1997) (Fig. 8.12). Algún tiempo después de esta adquisición, debieron experimentar una reducción y perder la capacidad de fotosíntesis. Sin embargo, algunos genes permanecieron porque resultaban esenciales para otros procesos celulares, tales como la síntesis de aminoácidos o el catabolismo lipídico (Palmer et al. 2000).

4. Paisajes adaptativos y evolución morfológica de algas

4.1. "Paisajes acuáticos" y morfoespacio celular

Siguiendo a Niklas (1997), el paisaje acuático daría cabida al más simple de los morfoespacios, el celular, el cual quedaría gobernado por los parámetros “tamaño”, “geometría” y “forma” (Fig. 8.20). Estos tres parámetros representan variables matemáticas potencialmente independientes en el sentido de que la geometría y la forma pueden verse alteradas conforme la célula incrementa su tamaño. En las simulaciones se observa que la máxima relación superficie/volumen al producirse el crecimiento implica cambios de forma y geometría que se corresponden con las observaciones practicadas sobre cultivos de células algales (Fig. 8.21). Las algas unicelulares pequeñas tienden a ser esféricas, las especies mayores oblatas o proladas y las más grandes suelen ser cilíndricas. En todas las categorías puede haber cambios de forma, excepto en la esfera.

Simulando un paseo adaptativo a través del morfoespacio celular que discurra hacia células progresivamente mayores encontramos la misma secuencia que se observa en las algas unicelulares. Este paseo tiene poder explicativo en bacterias y eucariotas unicelulares. Aunque la mayor parte de las células bacterianas son esferoidales y pequeñas, algunas son muy grandes, como *Epulopiscium fishelsoni*, una bacteria Gram+ que puede medir hasta 600 mm de longitud y 80 mm de diámetro. Estas células vienen a ser prolado esferoidales, tal y como predice la simulación.

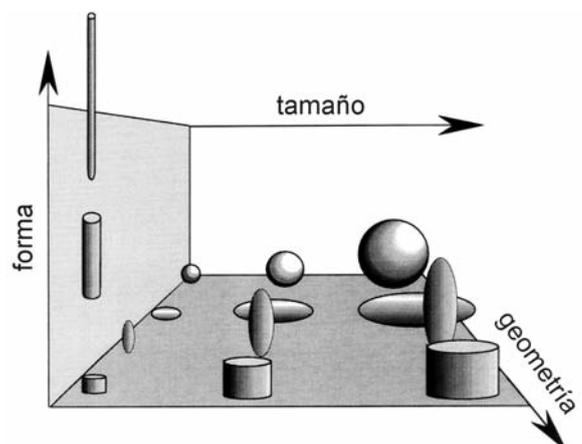


Figura 8.20. Elementos del morfoespacio celular. Niklas (1997)

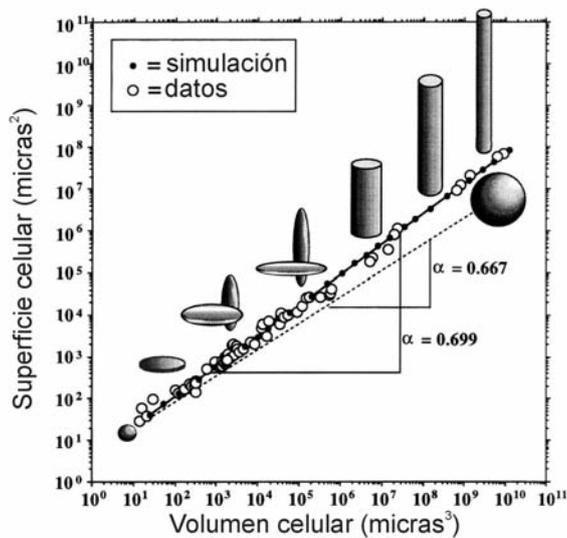


Figura 8.21. Comparación entre las relaciones de superficie y volumen de células algales (datos) y geometrías simuladas por ordenador que maximizan el área superficial con respecto al volumen conforme el tamaño celular se incrementa (simulación). Los cambios requeridos en la geometría celular para maximizar el área superficial se indican con figuras por encima de la línea de regresión. Niklas (1994)

Sería inocente plantear, a la luz de estas observaciones, que las diferencias en la geometría y la forma son la consecuencia de la evolución adaptativa en respuesta a presiones de selección que favorecen la maximización del área superficial con respecto al volumen. Hay muchos otros fenómenos físicos y fisiológicos que se ven influenciados por el tamaño, la geometría y la forma celular. Por ejemplo, la capacidad de la suspensión celular acuosa para interceptar la luz solar también depende de estos parámetros como consecuencia del “efecto empaquetamiento”. Este es llamado así porque sabemos que los pigmentos fotosintéticos que están contenidos en unidades discretas o “paquetes” (cloroplastos, células,...) son menos eficientes en la captación luminosa que aquellos que se presentan en suspensión (Niklas 1994). Así, *las células esféricas grandes son menos eficientes en la captura de luz que las células esféricas pequeñas* (Fig. 8.22).

Mucho más interesante es que los modelos matemáticos del efecto empaquetamiento muestran que las células de tamaños moderados con geometrías oblatas y proladas son más eficientes que las células esféricas grandes y que las células cilíndricas grandes son mucho más eficientes que las pequeñas oblatas o proladas (Fig. 8.22). Las consecuencias de la forma celular sobre la interceptación luminosa son más complejas, pero en términos generales, las formas aplastadas o lineares

tienden a ser más eficaces que sus contrapartidas isodiamétricas. En consecuencia, cuando quiera que se incremente el tamaño celular en especies unicelulares, la predicción de la secuencia que maximiza la relación superficie/volumen es la misma que maximiza la eficacia en la interceptación de luz solar.

El mayor tamaño celular de los eucariotas unicelulares debe estar también relacionado con la contingencia de la endosimbiosis (Fig. 8.23). El modelo señalado se cumple también en otras morfologías. *La denominada Ley de Fick demuestra que una célula puede aumentar de tamaño sin consecuencias negativas mientras su relación superficie/volumen permanezca constante.* Las células cilíndricas, por ejemplo, pueden crecer indefinidamente en longitud sin alterar esa relación. Esta estrategia ha sido adoptada por muchos organismos unicelulares. El alga verde cenocítica *Caulerpa* proporciona un ejemplo excelente (Fig. 8.24). Las especies de este género pueden crecer hasta varios metros y mantener más o menos el mismo diá-

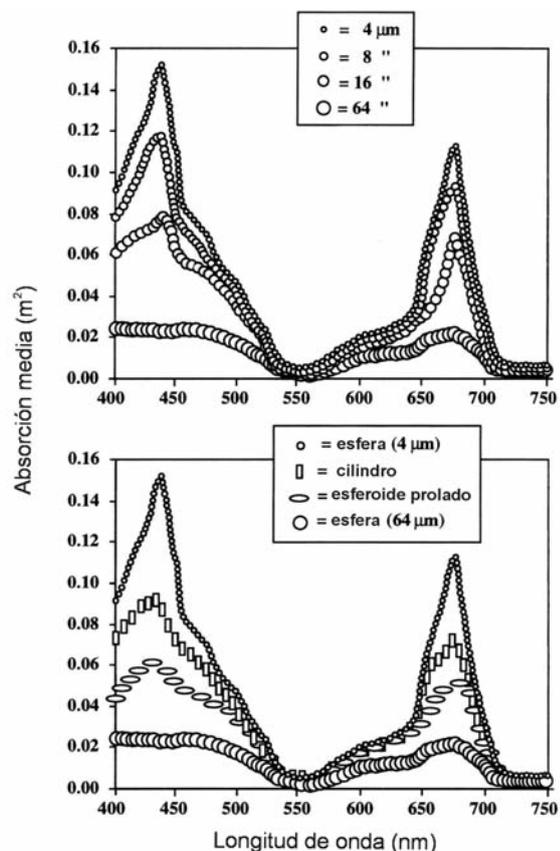


Figura 8.22. Consecuencias del efecto de empaquetamiento sobre la capacidad de las suspensiones de células algales para absorber la luz solar. Las suspensiones de células esféricas muy pequeñas (4 μm) optimizan la absorción luminosa (gráfico superior). La capacidad de absorción decrece conforme las células adquieren geometrías cilíndricas, proladas o esféricas muy grandes (gráfico inferior). Niklas (1997)

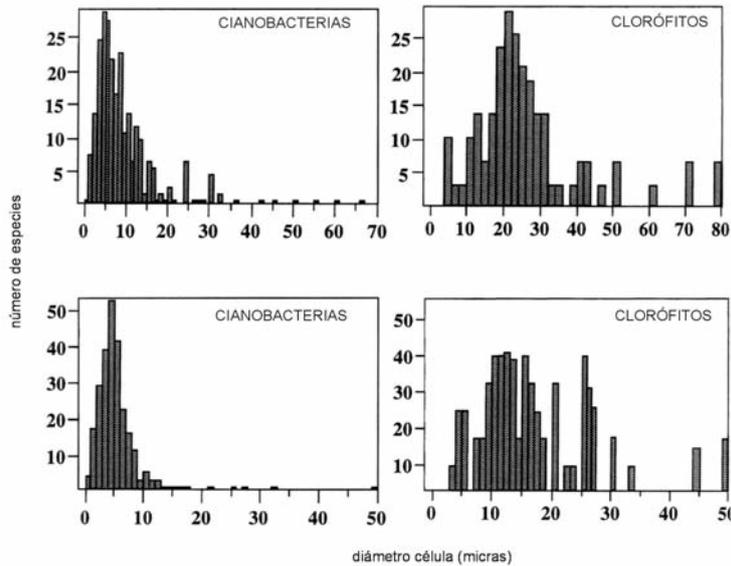


Figura 8.23. Distribución de tamaños en las especies unicelulares de cianobacterias y clorófitos. Niklas (1997)

metro celular. La lección que se extrae de *Caulerpa* es que no es necesario ser pluricelular para ser grande, mientras se mantengan las reglas físicas del “juego”.

Hemos visto como puede haber tendencias evolutivas que favorezcan o posibiliten un incremento de tamaño celular exitoso en organismos unicelulares. Sin embargo, ser pequeño puede también tener sus ventajas. Una de ellas es que la tasa de reproducción puede ser más alta (Fig. 8.25). En la misma línea, un tamaño celular mayor se correlaciona con una reducción importante de los ingredientes metabólicamente activos de la célula. Las células más grandes tienden a tener menores concentraciones intracelulares de proteínas, lípidos, pigmentos fotosintéticos y demás (Willis & McElwain 2002). Esta dilución metabólica surge del hecho de que las especies unicelulares más grandes tienen vacuolas comparativamente mayores que contienen soluciones químicas muy diluidas. Esta característica puede explicar por qué, permaneciendo invariables los demás factores, una planta unicelular más grande requiere un tiempo comparativamente mayor para crecer hasta alcanzar la madurez y reproducirse que sus contrapartidas más pequeñas.

Las tasas de crecimiento y reproducción más altas son ventajosas en hábitats donde las condiciones ambientales cambian rápidamente. Un organismo pequeño puede completar su ciclo vital en una “ventana” temporal muy corta, durante la cual prevalezcan condiciones favorables de corta duración. Por el contrario, los

organismos unicelulares grandes corren el riesgo de ser exterminados cuando las condiciones ambientales cambien de forma drástica e impredecible. Los organismos mayores tenderán a ocupar hábitats cuyas condiciones permanezcan relativamente estables, mientras que las condiciones inestables actúan selectivamente en contra del crecimiento y la reproducción de los mismos.

Estas generalidades ecológicas tienen contrapartidas macroevolutivas. Durante los períodos geológicos caracterizados por inestabilidad ambiental, los organismos unicelulares grandes han evidenciado tasas de extinción más altas que los diminutos, los cuales tienden a sobrevivir (Tiffney & Niklas 1985, Hallam 1994, Hallam & Wignall 1997). No obstante, una explicación estrictamente adaptativa tiene también sus limitaciones, sobre todo porque hay un modelo alternativo al de selección natural. Este viene inspirado por la observación de que *los primeros eucariotas unicelulares fueron probablemente pequeños y comparativamente simples en forma y geometría comparados con los actuales.* Los primeros eucariotas unicelulares estarían en cierto equilibrio al borde de un dominio potencialmente accesible e inicialmente desocupado, el cual vendría definido por la posesión de un tamaño celular grande y una geometría y forma celulares más elaboradas.

Un sistema biológico como éste tiene al menos una propiedad predecible: es de *naturaleza expansiva* en el sentido de que la varianza estadística de cada rasgo fenotípico tenderá a incrementarse a lo largo del tiempo (Gould 1985, Stanley 1988, 1989). Este tipo de sistema

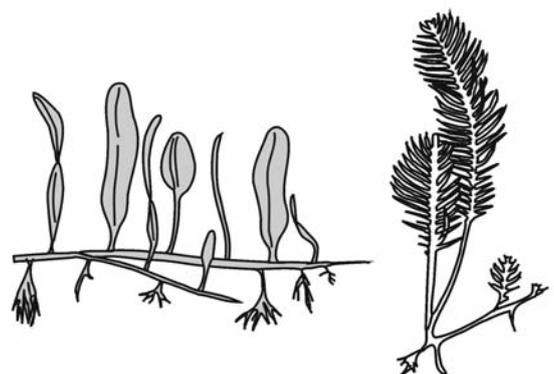


Figura 8.24. *Caulerpa*, una alga cenocítica que puede alcanzar varios metros. Niklas (1997)

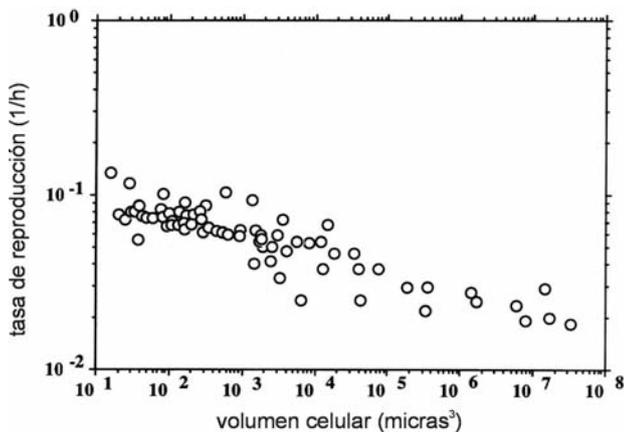


Figura 8.25. Tasa de reproducción de algas unicelulares en relación con el volumen celular. En general, la tasa desciende al aumentar el tamaño celular. Niklas (1994)

biológico es difusivo en el tiempo, es decir, tiende a invadir y ocupar progresivamente más regiones dentro del dominio fenotípico teóricamente accesible (Fig. 8.26). Esta propiedad expansiva es análoga al modo en que las moléculas de un terrón de azúcar se disuelven en un vaso de agua y eventualmente llegan a disponerse como un soluto por difusión pasiva. Del mismo modo, una alternativa al modelo adaptacionista sería un *modelo evolutivo difusivo*, el cual argumenta que *la evolución absorbe los vacíos fenotípicos*: los organismos evolucionarán por azar a fin de ocupar todas las regiones fenotípicas teóricamente posibles, es decir, aquellas compatibles con la supervivencia y el éxito reproductor. Este modelo difusivo es parte del sistema teórico de los equilibrios puntuados, el cual sugiere que la selección a veces no es tan fuerte como sugiere el gradualismo filético.

Siendo así, los eucariotas pueden haber adquirido tamaños mayores no porque las presiones de selección favorecieran mayores tamaños celulares, sino porque no actuaron contra su adquisición. De acuerdo con este modelo, la mayor parte de las especies deberían ser pequeñas, pero el tamaño medio celular se incrementaría con el tiempo dado que algunas especies nuevas evolucionarán azarosamente en el sentido de aumentar su tamaño celular (Fig. 8.26). El intervalo más pequeño de tamaños vendrá definido por el mínimo tamaño celular requerido para contener un complemento individual de orgánulos eucarióticos. La distribución de frecuencias de los tamaños celulares de muchos organismos unicelulares parece encajar bastante bien con el modelo difusivo (Fig. 8.23), y sobre todo con las observaciones

del registro fósil del Precámbrico y Cámbrico (Schopf 1992, 1994).

Los paseos adaptativos se diseñaron para predecir solamente las transformaciones geométricas y morfológicas que se requieren para explorar el morfoespacio celular, con independencia de por qué o cómo el dominio acaba por ser explorado. El modelo de difusión es azaroso en el sentido de que cada linaje puede entrar accidentalmente en el dominio del tamaño celular grande, pero no lo es en el sentido de que la geometría y la forma celular de los organismos que se aventuren hacia un tamaño mayor deben guardar ciertas reglas dictadas por procesos físicos y leyes como las del efecto empaquetamiento o la Ley de Fick. En el modelo de la *Síntesis*, los elementos azarosos serían la mutación, el flujo genético y la deriva genética, mientras que las fuerzas de la selección pondrían el elemento más puramente determinista. Ciertamente, una mutación o la deriva pueden hacer que se explore el contexto dimensional superior. Y ciertamente, la selección puede dictar qué geometrías y formas conferirán la mayor aptitud dentro de este nuevo contexto.

4.2. Morfoespacio acuático multicelular

En su versión más simplista, *dicho morfoespacio vendrá definido por tres componentes o subdominios: la morfología celular, la organización tisular y el tamaño, geometría y forma* (Fig. 8.27). El morfoespacio celular queda embutido dentro del segundo componente del morfoespacio multicelular.

Todos los tejidos vegetales son elaborados en el contexto físico de los planos en los cuales las células pueden llegar a dividirse. Concretamente, las divisiones celulares confinadas a un plano producen *filamentos* celulares sin ramificar; las células que pueden dividirse en dos planos pero no en tres, darán *filamentos ramificados* y *tejidos pseudoparenquimáticos*; y las células con capacidad de división en tres planos pueden dar un verdadero *tejido parenquimático*.

El tercer componente del morfoespacio multicelular describe el modo en que los tejidos se disponen dentro del cuerpo del vegetal, es decir, la *teselación* o reglas por las cuales los objetos pequeños se empaquetan dentro de un objeto mayor con tal de minimizar el espacio ocupado. En cualquier caso, incluso el *morfoespacio multidimensional más elemental* (ocho

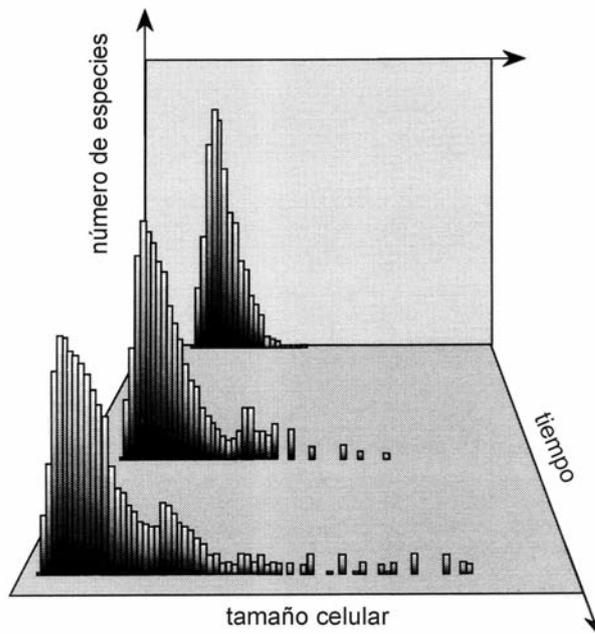


Figura 8.26. Tendencia evolutiva hipotética en el tamaño celular como resultado de evolución difusiva (en vez de adaptativa). El tamaño máximo se incrementa con el tiempo, pero la mayor parte de las especies tienen un tamaño muy pequeño. Niklas (1997)

ejes) supone una pesadilla para el que tiene que interpretarlo con un ordenador en términos de paseo adaptativo (Niklas 1997). La localización de cada fenotipo depende de los valores numéricos de muchas variables, cada una de las cuales tiene que ser calibrada en función de un eje independiente. Los ocho ejes a considerar son: tamaño celular, geometría celular, forma celular, tipo de construcción tisular, tesselación, tamaño de la planta, geometría de la planta y forma de la planta. Para que esto sea manejable en un ordenador se requieren varias asunciones: homogeneidad celular y tisular, que la eficacia se mida por la capacidad para aprovechar la luz e intercambiar sustancias con el ambiente externo por difusión pasiva, etc. Estas asunciones implican ecuaciones complejas, pero minimizan considerablemente la complejidad histológica, fisiológica, anatómica y morfológica observada en muchas plantas. Además, para muchas algas y briófitos son bastante realistas, incluso para partes (órganos o conjuntos de órganos) concretas de algunas plantas terrestres.

Cuando se trata dentro del mismo compartimento computacional un alga multicelular acuática y un briófito terrestre, hay que tener en cuenta las profundas diferencias que existen entre el agua y el aire como medios de vida. La propiedades físicas difieren y esto tiene consecuencias sobre la eficiencia de captación lumí-

nica y sobre la difusión pasiva. El agua atenúa la intensidad de la luz solar y absorbe de forma preferente la luz roja. En contraposición, el aire ni atenúa ni altera las propiedades espectrales de la luz. Por esta razón, las algas que viven unos cuantos centímetros bajo la superficie del agua pueden experimentar intensidades considerablemente más bajas a favor del azul que las plantas que viven en el medio aéreo.

Asimismo, el dióxido de carbono y el oxígeno tienen difusividades moleculares más bajas en el agua dulce que en el aire, y por ello las plantas que viven expuestas al aire pueden adquirir estos gases de forma más eficiente. El agua es unas mil veces más densa que el aire y por ello las algas y plantas acuáticas, cuyas densidades corporales son más próximas a las del agua, tienden a la flotación. En cambio, las plantas terrestres, unas mil veces más densas que el aire, experimentan los efectos compresivos de la gravedad. Otra característica importante es que las plantas acuáticas están continuamente “bañadas” por el agua, mientras que las terrestres están expuestas a un ambiente desecante. Así, las plantas terrestres como los briófitos deben conservar el agua o suspender las actividades metabólicas, mientras que las algas multicelulares y plantas acuáticas no tienen esta restricción y pueden elaborar grandes superficies externas que ayuden a la difusión pasiva y captación lumínica.

También es aparente que las plantas acuáticas pueden expeler productos en su medio externo circundante sin gran esfuerzo, mientras que las terrestres deben secuestrar sus desechos o ingeniárselas para excretarlos. Todas estas expectativas se observan cuando confeccionamos los paseos adaptativos entre el medio acuático, el semiacuático y el terrestre (Fig. 8.27). En términos de máxima aptitud, el paseo adaptativo por el paisaje acuático identifica que el diseño óptimo es un filamento no ramificado compuesto de muchas células pequeñas y esféricas tesseladas en un cilindro flexible. Otros picos adaptativos menores son la esfera hueca, el cilindro hueco y el esferoide oblado a modo de lámina. La mayor ventaja de la esfera hueca es que su capacidad para interceptar la luz solar es independiente de la orientación. El cilindro hueco y el esferoide laminar tienen la ventaja de exponer cada célula al ambiente exterior y, por tanto, a los nutrientes. La desventaja de estas dos morfologías es que la capacidad para interceptar la luz solar depende de la orientación y algunas células son ensom-

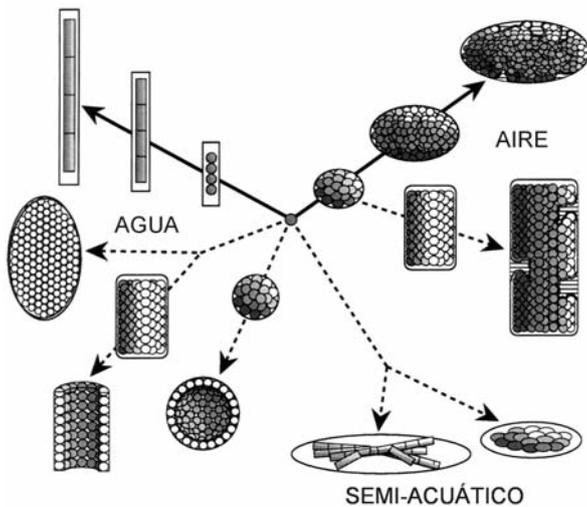


Figura 8.27. Paseos adaptativos por el morfoespacio vegetal multicelular. Comenzamos con una pequeña célula esférica. La divergencia posterior dependerá de si la progresión se realiza en paisaje acuático (izquierda), terrestre (derecha arriba), o semiacuático (derecha abajo). Los itinerarios que alcanzan los máximos de aptitud se representan con líneas gruesas. Niklas (1997)

brecidas por otras. Cualquiera que sea el tamaño o la forma, la orientación de una geometría con respecto al suelo influencia la eficacia relativa de los fenotipos hipotéticos en el morfoespacio multicelular. Por ejemplo, un cilindro vertical que puede presentar su superficie curvada al sol temprano y tardío es más eficiente en la intercepción de la luz que un cilindro horizontal, la mitad de cuya superficie curvada reposa sobre el sustrato.

5. Tendencias generales en la evolución de algas eucarióticas

5.1. Hábito vegetativo y reproducción asexual

En el nivel de *flagelados unicelulares* hay interesantes *variaciones internas* entre euglenófitos, dinófitos y heterocontófitos, pero resulta difícil asignar tendencias evolutivas (Graham & Wilcox 2000). Dentro de crisofíceas hay cierta tendencia a formar estructuras coloniales con caparazones de celulosa, como ocurre en *Dinobryon*.

Aún si aceptamos que el incremento de complejidad morfológica desde formas unicelulares flageladas, a través de formas cocoides, filamentosas y estadios pseudoparenquimatosos hasta formas parenquimatosas como *Macrocystis* es una progresión evolutiva, continuamos teniendo serias dudas sobre las razo-

nes por las cuales se originó y funcionó esta progresión (Fig. 8.6). Presumiblemente, la causa radica en la típica mutabilidad de todos los seres vivos, y la dirección debería ser una consecuencia de la selección natural. Sin embargo, se sabe muy poco sobre la naturaleza de la selección en un ambiente acuático con su típica uniformidad de espacio y tiempo. Esto es particularmente aplicable al ambiente marino y más todavía a las algas planctónicas. Consecuentemente, la discusión de la evolución de algas envuelve un alto grado de conjetura.

No obstante, no hay por qué negarse a una especulación razonable, y las algas muestran muchos rasgos evolutivos que merecen consideración. Entre las formas flageladas, por ejemplo, es notable que el desarrollo de las colonias móviles y organismos agregados no haya continuado más allá de *Volvox*. Presumiblemente, con un diámetro mayor de 1 mm el sistema *Volvox* habría llegado a ser físicamente inestable, y la coordinación del talo algo imposible. Si las primeras formas fueron de hecho flageladas, la evolución de una forma sedentaria desde una móvil traería como consecuencia un excedente de energía que podría ser utilizado para el crecimiento y la reproducción. Esta mayor capacidad reproductora proporcionaría la opción para establecer una línea evolutiva de organismos sedentarios.

En el *paso de flagelados unicelulares a colonias pluricelulares con división de funciones*, el caso mejor conocido es el de clorófitos (línea volvocina), donde *Volvox* alcanza el punto culminante. En este género, se alcanza la diferenciación de un polo anterior y otro posterior en la esfera. Las células del polo anterior poseen manchas oculares normales, las del polo posterior las tienen progresivamente más pequeñas. En el lado posterior se encuentran las células destinadas a la reproducción.

En la *pérdida del movimiento libre*, los estadios inmóviles comienzan como parte de un ciclo adaptativo para enfrentarse a condiciones pasajeras de desecación del biotopo. En el Orden Chlorococcales (clorófitos), se encuentran células que son inmóviles, bien permanentemente o durante la mayor parte de su desarrollo. La reproducción vegetativa no se realiza como en los flagelados por escisión binaria sino que, después de varias divisiones del núcleo, el citoplasma de la célula se divide. Cada núcleo de las células hijas obtiene una porción del cito-

plasma, el resto muere. En *Chlorococcum* las células hijas tienen flagelos, pero luego los pierden y llegan al nivel de organización cocal. En *Chlorella*, se originan células hijas ya inmóviles. Estas células hijas pueden también reunirse en colonias como ocurre en *Scenedesmus* o *Pediastrum*.

En el denominado *nivel de organización de tricales*, las células permanecen unidas después de la división mediante paredes celulares comunes y plasmodesmos. La tendencia evolutiva podría ser definida primero sobre el desarrollo de filamentos celulares y, después, en la aparición de estructuras laminares.

En el *nivel de organización de sifonales* la formación de estructuras tubulares alcanza a veces tamaños considerables. Es el caso de *Caulerpa* (Fig. 8.24). Mediante escisiones del núcleo, sin que medie citoquinesis, se producen células multinucleadas cuyo citoplasma se adhiere a las paredes celulares por la presencia de multitud de grandes vacuolas.

La tendencia *al desarrollo de talos complejos desde filamentos sencillos* podría producirse a través de la aparición de los talos heterótricos. Es el caso de *Coleochaete*. Sería también el caso de los plecténquimas de rodófitos que se forman mediante entrelazado por anastomosis de filamentos adyacentes. Ejemplos de talos más complejos son los de carófitos o los de algunas algas pardas como *Laminaria* o *Macrocystis*.

La *tendencia de las células hijas a permanecer unidas* parece ser general y podría explicar la existencia de algunos tipos de formas coloniales o multicelulares en todas las divisiones de algas (van den Hoek et al. 1999). En las divisiones más importantes, debemos asumir que las ventajas de la asociación probablemente también residieron en la eficiencia reproductora y metabólica, la cual llevaría a la elaboración de talos multicelulares en los cuales aparecerían gradualmente repartos en el trabajo celular. Así, en una forma multicelular como *Ulva*, todas las células, excepto probablemente la basal, se dividen y liberan estructuras reproductoras simultáneamente. No hay tejido somático, y el individuo es destrozado durante la reproducción. Una forma en la cual el organismo parental persiste después de la fase de reproducción tiene claramente una ventaja selectiva en, por ejemplo, una situación ambiental de turbulencia, o donde las condiciones llegan a ser por cierto tiempo intolerables para las células repro-

ductoras, pero tolerables para el organismo parental.

La evolución de talos complejos en los que la reproducción fue confinada a zonas especiales o sistemas de ramificación habría sido, de este modo, favorecida. Adicionalmente, se comprende una cierta tendencia a que los tejidos lleguen a especializarse y asistirse mutuamente para proporcionar soporte y protección a las estructuras reproductoras como ocurre en Florideofícidas, o especializarse en la explotación de hábitats particulares como ocurre con las vesículas aeríferas de algunas Fucales.

No obstante, *el grado hasta el cual el talo algal puede diversificarse está claramente limitado por su simplicidad anatómica*. Esto, junto con la uniformidad del ambiente acuático puede ser considerado responsable del hecho de que en todas las divisiones de algas haya tantas formas similares (ej. *Ulva*, *Punctaria* y *Porphyra*). Asimismo, los paralelismos en los órganos reproductores serán también notables (ej. la tricógina del oogonio de Coleochaetales y Florideofícidas).

5.2. Reproducción sexual y ciclos vitales

Hay pocas dudas de que la oogamia ha evolucionado a partir de la isogamia (Fig. 8.7). En formas que viven en aguas dinámicas, la reproducción isógama parece una estrategia extraordinariamente derrochadora y se comprenden las ventajas de que uno de los gametos permanezca relativamente quieto, especialmente si segrega feromonas quimiotácticas que causan la aproximación de los gametos móviles. Más todavía, un cigoto que comienza su vida con una reserva copiosa tiene una mayor probabilidad de supervivencia (Graham & Wilcox 2000). El incremento del tamaño, sin embargo, limita severamente la movilidad, por lo tanto, también podemos apreciar ventajas en el caso de que el gameto masculino permanezca pequeño y móvil mientras el femenino pierda su motilidad y se especialice en el almacenamiento de sustancias de reserva.

Un cigoto inmóvil puede, por otro lado, resultar desventajoso si se posiciona de una forma desfavorable para la planta. Esto es compensado por algas, como *Coleochaete*, donde el cigoto germina mientras todavía está embutido dentro del gametófito, avanzando en cierto modo una característica de las arquegoniadas.

La reproducción sexual implica inevitablemente una alternancia cíclica entre una condi-

ción haploide y otra diploide (Fig. 8.9). El ciclo más simple es aquel en el cual la condición diploide, generada por la fusión de gametos morfológicamente idénticos, está representada simplemente por el cigoto. La meiosis tiene lugar con la germinación del cigoto iniciándose una nueva fase gametofítica o haploide. Este ciclo se denomina *haplonte* y aparece con frecuencia en los grupos algales más simples, siendo típico de los clorófitos filamentosos. Este ciclo puede haber sido desarrollado y retenido como una adaptación a la supervivencia en condiciones desfavorables, puesto que solo raramente la meiosis sigue de forma inmediata a la singamia y lo que suele suceder es que la fase diploide funcione como estructura de resistencia.

Muy relacionado con el ciclo haplonte, y probablemente una consecuencia evolutiva del mismo a través de un retraso de la meiosis, es el *ciclo diplohaplonte*, mediante el cual el cigoto genera una fase diploide multicelular (esporofítica) (Fig. 8.9). Esta fase produce eventualmente cuerpos reproductores, casi siempre zoósporas, por un proceso de meiosis. De este modo se recupera la condición haploide y el ciclo comienza de nuevo. Cuando, como ocurre en *Ulva*, las plantas haploide y diploide son morfológicamente similares, la alternancia de fases se denomina *isomórfica*. Cuando son diferentes, como en *Cutleria*, el ciclo es *heteromórfico*. Las evidencias disponibles no garantizan ninguna conclusión general respecto a si los ciclos isomórficos han evolucionado desde los heteromórficos o al revés.

Tanto los ciclos haplontes como los diplohaplontes muestran, por añadidura a la isogamia, varios estadios de anisogamia y de oogamia. Las complejidades de los ciclos diplohaplontes trigenéticos de Florideofícidas son únicas entre las algas (Fig. 8.9). La temprana aparición de rodófitos coralinos en el registro fósil sugiere, sin embargo, que esta complejidad del ciclo se adquirió ya en el Paleozoico.

Otro tipo de ciclo vital, similar al de muchos animales, tiene lugar en las diatomeas, Fucales y en varios otros grupos aislados dentro de las algas. La condición diploide predomina y la haploide está representada solamente por

gametos, pues la meiosis ocurre durante la gametogénesis. No hay tampoco evidencias que permitan extraer conclusiones evolutivas sobre este tipo de ciclo denominado *diplonte*. Puede haber, no obstante, y como en el haplonte, varias ventajas selectivas. En *Fucus*, por ejemplo, si se compara con *Laminaria*, quizá haya una cierta ventaja en tener la fase gametofítica reducida a esporangios uniloculares y gametos, ya que dicha fase parece en principio vulnerable a las vicisitudes de la vida intermareal.

Es interesante que, entre las algas, se hayan observado variaciones en el ciclo habitual, tanto *in vivo* como *in vitro*. Los gametos, por ejemplo, se pueden desarrollar ocasionalmente por *apogamia*, dando lugar a plantas con aspecto de esporófito (pero sin fecundación). Lo contrario, es decir el desarrollo de una generación con aspecto de gametófito a partir de un cigoto (*aposporia*) se ha descrito en condiciones experimentales en el género *Oedogonium* (Bell 1992) pero no en la naturaleza, por lo que se presume como un proceso más improbable.

Como conclusión, podemos decir que se pueden trazar tendencias evolutivas en algas desde los organismos más simples y fototróficos, desde la organización unicelular a la parenquimática, desde la isogamia hasta la oogamia, y desde los ciclos simples hasta los más elaborados. Todas ellas representan pasos de importancia fundamental en la evolución de la vida vegetal. En su límite superior, la complejidad estructural y reproductora de un alga se aproxima a la de una planta terrestre. *Laminaria*, por ejemplo, posee un talo con diferenciación no sólo morfológica sino también anatómica, cuyo eje presenta una funcionalidad homologable a la del floema. Por añadidura, el ciclo de vida es marcadamente heteromórfico, y el esporófito se une en sus primeras fases de desarrollo al gametófito. Considerando solamente el nivel de organización, la transición desde un alga compleja como *Laminaria* hasta una arquegoniada o incluso una angiosperma terrestre resulta bastante pequeña si se compara con la evolución interna que han experimentado las algas desde un unicelular flagelado.

9

LA CONQUISTA DEL AIRE Origen y evolución inicial de los embriófitos

1. Introducción

Comparadas con la evolución de la fotosíntesis o la adquisición de la multicelularidad, la conquista del medio terrestre, la evolución de la semilla y la aparición de las angiospermas, apenas tienen relevancia biológica. Sin embargo, si tenemos en cuenta que los primeros organismos eucarióticos capaces de vivir y reproducirse en medio terrestre fueron plantas, al menos el primero de estos eventos adquiere una dimensión especial.

La invasión por las plantas precedió a la de los animales y esto representa una contingencia histórica de gran importancia. En realidad, *la invasión fue más del aire que de la tierra*. Muchos organismos son capaces de vivir en los intersticios húmedos del suelo y de las rocas, pero los primeros en retar a las inclemencias directas de la atmósfera fueron las plantas. La vida al aire libre implicó la evolución de los tejidos vasculares, los cuales proporcionan conductos de escasa resistencia al flujo de agua y nutrientes. Sin estos tejidos, toda la vida terrestre -incluyendo plantas y animales- seguiría estancada en su existencia primordial acuática o semiacuática.

El asalto evolutivo que vamos a considerar es aquel que se enfrenta a los efectos deshidratantes de la atmósfera. Las plantas sobreviven, crecen y se reproducen sobre la tierra porque son capaces de resistir y tolerar la desecación. Esta habilidad implica numerosos rasgos morfológicos y fisiológicos desde la condición ancestral acuática. Por ejemplo, muchas plantas terrestres, como los musgos y las hepáticas, se adosan a los sustratos húmedos sobre los que crecen. Esta postura de crecimiento maximiza el área superficial a través de la cual se puede absorber agua, al tiempo que se minimiza la exposición al aire. Aunque muchas plantas terrestres adoptan esta táctica, adosarse a un sustrato húmedo no es una estrategia ideal ni intrínseca a la supervivencia sobre la tierra. Y además, las plantas postradas pueden deshidratarse en su exposición al viento. Así, muchas

especies de musgos pueden soportar desecaciones periódicas, pero a costa de suspender el crecimiento y la reproducción.

El método que realmente permite la invasión del medio aéreo, reduciendo las pérdidas de agua, implica el recubrimiento de las superficies externas con una cubierta impenetrable, la *cutícula*. Desgraciadamente, la cutícula es impermeable no sólo al agua sino también al oxígeno y al dióxido de carbono. Las plantas han solucionado este problema por medio de los *estomas*, de ahí que la transpiración suponga necesariamente pérdidas de agua, a pesar de la aparición de las *células guarda* para regular la apertura estomática.

La vida al aire libre se encontró adicionalmente asistida por la creación de tejidos laberínticos que proporcionaban un medio de transporte de gases en el interior y a través de un ambiente hidratado. La invaginación topológica

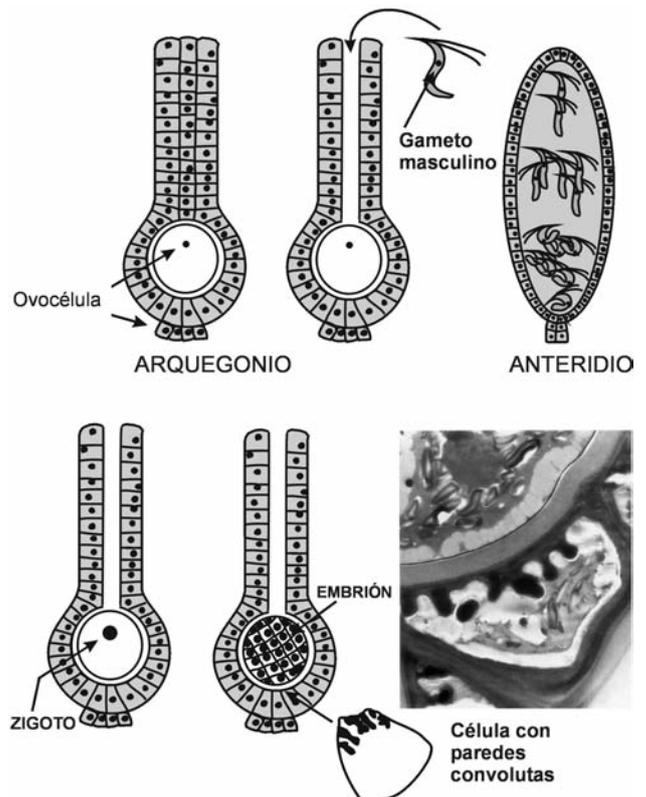


Figura 9.1. Fecundación y embriogénesis en el arqueogonio. (Adaptado de Niklas (1997) y Graham (1993))

de las áreas superficiales externas hacia el interior es un proceso general en seres vivos aéreos, desde los alvéolos pulmonares hasta los aerénquimas de plantas terrestres.

No obstante, la persistencia de las plantas sobre la tierra no fue solo debida a una aclimatación vegetativa al contexto atmosférico. El término "*planta terrestre*" debe reservarse para los eucariotas fotosintéticos capaces de reproducirse sobre la tierra. Esta distinción es importante: *una cosa es la adaptación relativa a la supervivencia de un individuo y otra aquella relativa a su continuidad genética*. Aunque la reproducción no es esencial para la supervivencia de un individuo, es la ruta por la cual cada especie evoluciona históricamente. Como sus ancestros, las primeras plantas terrestres fueron capaces de multiplicarse produciendo individuos genéticamente idénticos en el medio aéreo. Pero la reproducción asexual no puede explicar la aparición de las primeras plantas terrestres, ni los cambios dramáticos que son necesarios desde sus ancestros acuáticos. *La historia de las plantas terrestres no se puede concebir sin el recurso a la reproducción sexual*.

Con las consideraciones anteriores, podemos definir *una planta terrestre como un eucariota fotosintético que puede sobrevivir y reproducirse sexualmente sobre la tierra*.

Esta definición combina los dos elementos adaptativos mencionados anteriormente, al tiempo que enfatiza la necesidad de dos líneas de evidencia para demostrar que una planta es terrestre. Dicha definición también excluye cualquier organismo que intentara la colonización pero no lo consiguiera. A este respecto, hay que decir que el registro fósil indica que el paisaje terrestre puede haber sido ocupado por muchos grupos filéticos de plantas, pero también muestra que *muchos intentos fueron fallidos* (Niklas 1997). Muchas especies no pudieron soportar los efectos desecantes de la atmósfera.

Estos experimentos biológicos son curiosidades que tienden a distraer la atención sobre dos conclusiones importantes: primera, que las únicas plantas terrestres en sentido estricto son los embriófitos, y segundo, que *los embriófitos son un grupo monofilético*. En otras palabras, todos ellos descienden de un ancestro común. La yuxtaposición de estas dos conclusiones revela que la definición ecológica de planta

terrestre tiene una contrapartida taxonómica: las plantas terrestres son los embriófitos.

Sorprendentemente, el término embriófito podría ser poco familiar a muchos biólogos. Los embriófitos incluyen los musgos, hepáticas, antocerotas, helechos, equisetos, licopodios, gimnospermas y angiospermas, aparte de otros grupos menores. A pesar de su tremenda diversidad en tamaño y apariencia, *todos los grupos de embriófitos modernos comparten dos características esenciales del ciclo vital: una alternancia diplohaplonte multicelular y la retención del cigoto y de su embrión dentro de una estructura llamada arquegonio*. El término embriófito literalmente significa "planta que lleva embriones" aludiendo al hecho de que la generación gametofítica de cada embriófito retiene sus embriones dentro de arquegonios.

A diferencia de lo que ocurre en la mayor parte de las algas, los embriófitos encierran sus células productoras de gametos en paquetes estériles de células. La ovocélula está encerrada dentro del arquegonio, los gametos masculinos dentro de los anteridios. Aunque la evolución del anteridio es importante, el significado evolutivo del arquegonio es más importante, porque su estructura es influyente sobre el desarrollo del joven embrión esporofítico. Técnicamente, el arquegonio es un órgano ontogénicamente multicelular derivado de una sola célula haploide del gametofito.

Aunque superficialmente tiene una apariencia simple, *el arquegonio es un producto reproductor muy sofisticado* (Fig. 9.1). Además de proteger a la ovocélula y al embrión diploide, sirve como *interfase fisiológica* para trasvasar los nutrientes del gametofito hasta el embrión en desarrollo. Esta interfase se manifiesta físicamente en forma de células especializadas de transferencia en la base del arquegonio (*ventre*). Estas *células de transferencia* tienen paredes muy ramificadas que incrementan enormemente el área superficial de membranas celulares a través de las cuales han de pasar los nutrientes. Las células del vientre son fisiológicamente activas, transportan azúcares desde el gametofito hacia el cigoto o embrión. A este respecto, las células estériles del arquegonio funcionan de modo análogo a las células placentarias de los mamíferos.

2. Origen de los embriófitos

2.1. Ideas sobre el ancestro

El origen de los embriófitos y del propio arqueonio son asuntos que han sido objeto de intensa investigación y también de mucha especulación (Niklas 1997, Bateman et al. 1998). Sobre lo que no hay dudas es que, a pesar de su compleja apariencia y fisiología, los embriófitos evolucionaron desde algún tipo de alga. Podemos decir esto con absoluta confianza, aunque irónicamente, porque, por definición, las algas son las plantas sin arqueonios. En otras palabras, las algas representan el único tipo posible de plantas desde la que podrían evolucionar los embriófitos. No obstante, contando los fósiles, hay unas 70.000 especies conocidas de algas y, como ya hemos señalado, las algas son polifiléticas.

Durante las últimas décadas, hemos asistido a una considerable reducción de la cohorte de candidatos algales para el ancestro embriófito (Fig. 9.2). En particular, éste debe ser situado entre los clorófitos, y más particularmente entre las carófitas, como demuestran las siguientes líneas de evidencia (McCourt et al. 1996, Hedderon et al. 1998, Gensel & Edwards 2001, Karol et al. 2001, Delwiche et al. 2002):

1. *Similitudes bioquímicas.* Presencia común de clorofilas a, b y carotenoides, ausencia de otros pigmentos, acúmulo de almidón verdadero, paredes celulares de celulosa, enzimas glicolato oxidasa y superóxido dismutasa, sustancias parecidas a la esporopolenina y superficies cutinoides.
2. *Similitudes morfológicas/ecológicas.* Órganos vegetativos con una porción prostrada y otra erecta (talos heterótricos en algas), paredes gruesas en el cigoto, producción de un número elevado de esporas, ubicuidad ecológica y retención del cigoto (Fig. 9.3) (Graham & Delwiche 1992).
3. *Datos ultraestructurales.* Mismo número, localización y tipos de flagelos en las células móviles (dos flagelos apicales o laterales de la misma longitud). Además, entre los clorófitos, sólo las carófitas comparten con los embriófitos el mismo modo de división celular, el cual implica un huso mitótico abierto y persistente (Graham 1990).

4. *Datos ontogenéticos.* Las paredes de los granos de polen y esporas de embriófitos se habrían formado desde las de carófitas por un retraso en la síntesis y deposición de esporopolenina hasta después de la meiosis y por la multiplicación de las unidades trilaterales que forman la esporodermis (Blackmore & Barnes 1987).
5. *Datos genético-moleculares.* Existencia de intrones del grupo II en los cloroplastos de plantas terrestres, *Coleochaete*, *Nitella* y *Spirogyra*. Similitud entre secuencias de genes nucleares para el rRNA 5S, 18S, 23S. El gen *tufA* se localiza en el genoma de los núcleos en carófitas y embriófitos, mientras que en otras algas verdes está en el cloroplasto.
6. *Evidencias geológicas en el Silúrico final-Devónico inicial (415-395 Ma).* La más importante es *Parka decipiens* cuyo tamaño (0,5-7 cm diam.) y morfología son similares a *Coleochaete*: con impresiones celulares que sugieren una organización pseudoparenquimática.

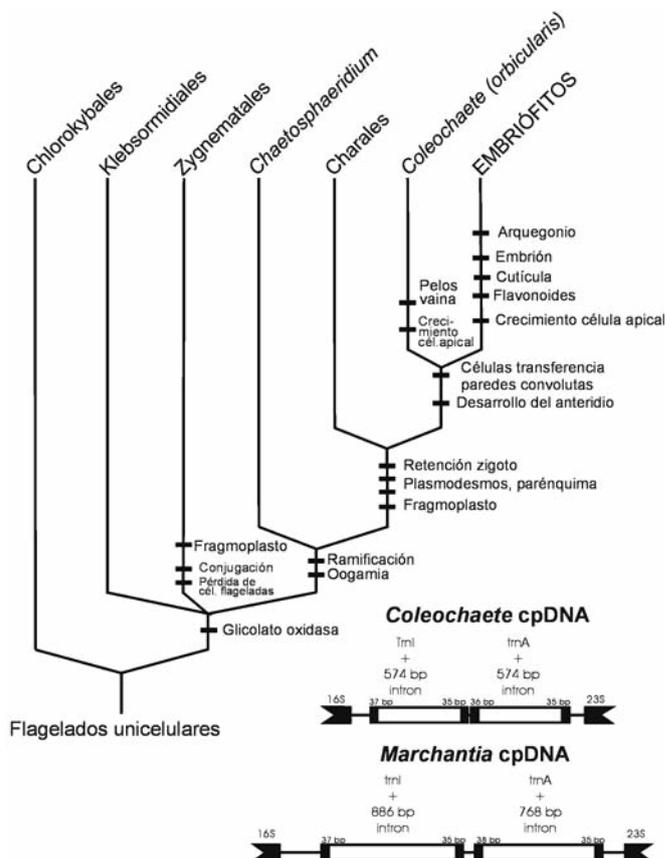


Figura 9.2. Cladograma de Graham (1993) basado en caracteres estructurales y bioquímicos, representando una hipótesis monofilética para los embriófitos desde un ancestro carófito. Abajo: Evidencia molecular (intrón grupo II, cp tRNA) de la estrecha relación filogenética entre *Coleochaete* y los embriófitos. Manhart & Palmer (1990)

mática, estructuras discoidales en la superficie del talo que se han identificado como esporangios, esporas en su interior, celulosa en el talo, almidón, hidrocarburos y dos esteranos que sólo aparecen en plantas terrestres y clorófitos.

En suma, de todas las especies de algas conocidas, solo unas cuantas asignadas al orden Coleochaetales comparten la mayor parte de características biológicas con las 250.000 especies de embriófitos vivientes. Las comparaciones adicionales entre Coleochaetales y embriófitos colaboran en la reconstrucción de los pasos evolutivos que llevan a las primeras plantas terrestres.

Como quiera que todas estas especies tienen ovocélulas grandes e inmóviles como las de los embriófitos, está claro que el ancestro de los embriófitos fue oógamo. Todas las especies de *Coleochaete* retienen sus gametos femeninos, como hacen los embriófitos. Esto tiene lugar por el crecimiento de células corticales alrededor del cigoto, y en al menos una especie, *Coleochaete orbicularis*, estas células desarrollan crecimientos intracelulares simila-

res a los del vientre del arquegonio. Hay cierta evidencia de que las células corticales pueden transportar de forma activa nutrientes a los huevos fertilizados (Graham & Wilcox 2000). Así, hay buenas razones para creer que las células vegetativas y reproductoras tienen la habilidad de transportar azúcares de forma activa. Por añadidura, en las células corticales de todas las especies de *Coleochaete* se han encontrado materiales resistentes a la acetólisis, muy similares a los de las células placentarias de *Anthoceros* (Mishler et al. 1994).

Todas estas similitudes pueden ser el resultado de una evolución convergente, pero vistas en un contexto amplio, y considerando la gran cantidad de caracteres compartidos, parece razonable concluir que el ancestro común de los embriófitos y de *Coleochaete* tuvo la habilidad de producir un paquete de células estériles alrededor de los cigotos, y que estas células funcionaron fisiológicamente de un modo análogo a las células del vientre del arquegonio.

Hay muchos atributos entre las carófitas que podrían haber sido *preadaptativos* para la vida terrestre: divisiones celulares asimétricas de conformación espiralada (en cierto modo, como las divisiones histogénicas), células de transferencia similares a las placentas de embriófitos, compuestos químicos de resistencia en las paredes de las células vegetativas, propágulos tolerantes a la desecación, etc. Los ambientes impredecibles o susceptibles de sufrir desecación, resultarían idóneos para promover presiones de selección que llevaran a la terrestreización en algas acuáticas (Graham et al. 1992). Por el contrario, las pautas evolutivas en hábitats ecológicamente predecibles, como podrían ser las masas de agua persistente, serían más bien susceptibles de especialización morfológica y fisiológica, como ocurre en algunas carófitas actuales, y finalmente, podrían acarrear extinción de especies.

Aunque la evidencia neontológica es consistente con un ancestro carófito para los embriófitos, todavía no disponemos de un registro fósil adecuado para ningún grupo de carófitas. Esto supone algún hallazgo continental en el Paleozoico Inferior, que es cuando se admite que tuvo lugar la terrestreización (Gensel & Edwards 2001). Las carófitas desde el Ordovícico hasta el Silúrico, incluyendo algunas Charales, parecen haber sido primariamente marinas, mientras que la eviden-

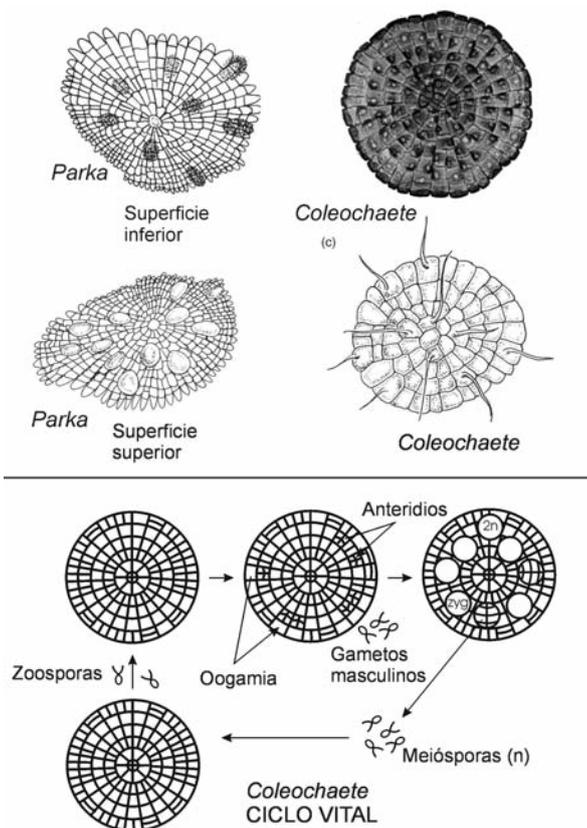


Figura 9.3. Comparación entre *Coleochaete* y una reconstrucción de *Parka decipiens* (Silúrico-Devónico). Stewart & Rothwell (1993) y Graham (1993)

cia neontológica indica una radiación primaria en agua dulce. Para justificar el origen en carofíceas es preciso, por tanto, postular un registro críptico mucho más abajo de la primera evidencia fósil. En cualquier caso, si la derivación tuvo lugar en ambientes dulceacuícolas someros y estacionales, es improbable que los primeros embriófitos dejaran registro fósil *in situ*. Se trata de un contexto sedimentario poco fosilífero.

2.2. Escenarios adaptativos

Resulta obvio que los Coleochaetales, como grupo, carecen de dos características muy importantes, el arqueogonio y una fase diploide multicelular en su ciclo vital. Estas diferencias hacen banal la especulación sobre si la generación diploide multicelular de los embriófitos evolucionó antes, después, o de forma concurrente con la evolución del arqueogonio. Hay que notar que todas las plantas actuales con arqueogonio tienen un individuo diploide multicelular en su ciclo vital. Pero esta correlación puede acarrear una curiosa falacia intelectual. *Solo porque que todos los grupos de embriófitos actuales tengan arquegonios y un esporófito multicelular, no hay razón para suponer que estas dos características evolucionaron de forma conjunta.* De hecho, debido a las numerosas ventajas de ambas innovaciones, no hay razón para asumir que es lo mismo “arquegoniadas” que “embriófitos”. Asimismo, *no hay razón a priori para asumir que todos los embriófitos del pasado fueron plantas terrestres.*

Consideremos una secuencia hipotética de eventos evolutivos que comienza con un organismo como *Coleochaete*, el cual vivía en masas someras de agua dulce o en microhábitats húmedos, quizá cerca de arroyos, ríos o lagos (Fig. 9.4). Basándonos en las consideraciones anteriores, nuestro organismo hipotético debe haber tenido ovocélulas grandes e inmóviles protegidas por células corticales. Las células corticales habrían reducido la probabilidad del ataque microbiano sobre los cigotos, o de que éstos se perdieran o deshidrataran cuando el hábitat se inundara o el nivel del agua descendiera de forma brusca. Asumiremos que

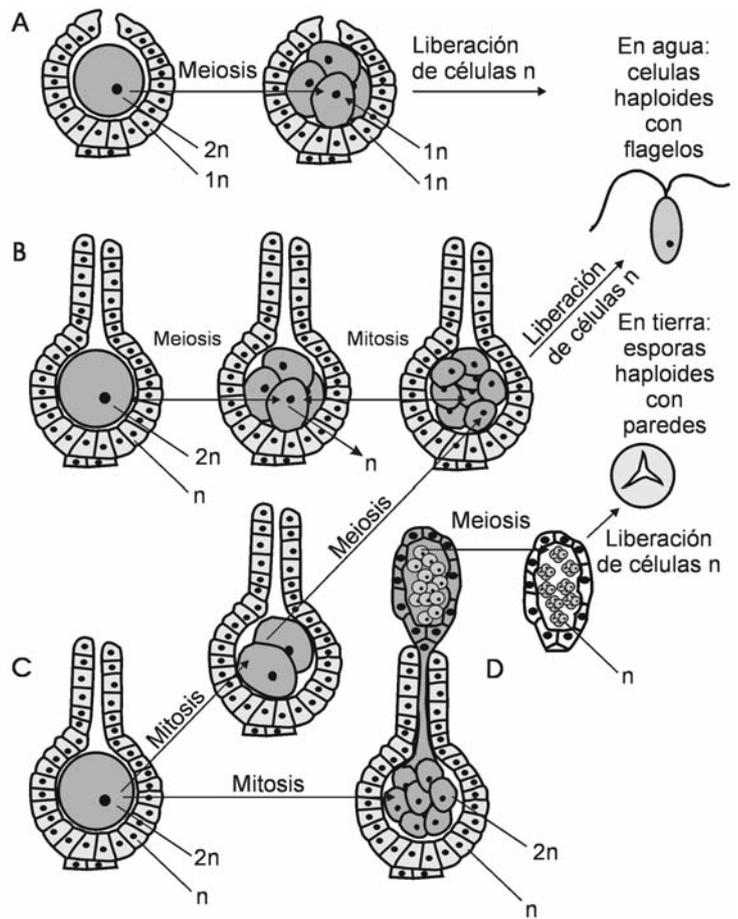


Figura 9.4. Eventos hipotéticos en la evolución de un embriófito desde un ancestro arquegoniado no embriófito. Niklas (1997)

este organismo ya tenía algún tipo de sistema de transporte activo para los azúcares, porque es lo que ocurre con las ovocélulas inmóviles de la mayor parte de las algas verdes (Van den Hoek et al. 1999). A pesar de que su desarrollo fuera modesto, un sistema de transporte activo conferiría un beneficio inmediato para las células flageladas que resultarían de las divisiones meióticas del cigoto -mayor vigor y tamaño y, así, mayor probabilidad de éxito a la hora de establecer la siguiente generación de gametófitos.

El siguiente paso en la secuencia sería un organismo cuyos gametos femeninos quedarán retenidos dentro de un verdadero arqueogonio capaz de transportar nutrientes. Las ventajas son obvias: la ovocélula sería alimentada y protegida incluso antes de la fecundación. El siguiente paso sería *la evolución de una meiosis zigótica retrasada*, la cual resultaría en una fase diploide multicelular en el ciclo vital. La ventaja de esta innovación es que, incluso unas cuantas divisiones mitóticas, amplificarían el beneficio reproductor de cada fecundación, porque cada

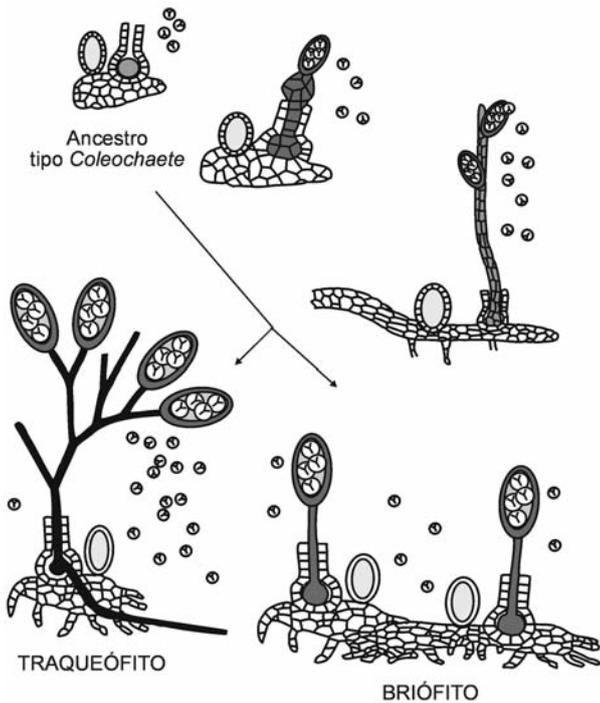


Figura 9.5. Secuencia hipotética de la evolución de traqueófitos y briófitos desde un ancestro algal del tipo *Coleochaete*. Niklas (1997)

célula de la fase diploide sería funcionalmente equivalente a la primera ovocélula. Así, aunque la fecundación fuera difícil, sólo con que sucediera unas cuantas veces, podríamos tener material para la siguiente generación poblacional.

El último episodio de nuestra hipotética secuencia sería *la evolución de un esporófito diploide multicelular* compuesto de células somáticas y reproductoras (Fig. 9.5). El crecimiento y división de las células somáticas podría haber elevado la porción reproductora del esporófito, incrementando la probabilidad de transporte de esporas a larga distancia, así como el establecimiento de nuevas poblaciones de gametófitos lejos de la población parental. Incluso para un organismo acuático, la habilidad para formar esporas resistentes a la desecación sería ventajosa en hábitats tendientes a la desecación estacional.

2.3. Teorías sobre el origen del ciclo embriófito

A priori, no hay ninguna razón por la que el escenario hipotético descrito anteriormente refleje el curso real de los eventos que llevaron a la aparición de los primeros embriófitos (Fig. 9.5). En primer lugar, como veremos más adelante, porque se trata de un escenario gradualista. Es concebible que el arqueogonio y la

meiosis zigótica aparecieran simultáneamente como una consecuencia de algún tipo de macromutación. No obstante, este escenario gradualista tiene interés pedagógico a la hora de enfatizar que no deberíamos asumir que las primeras arquegoniadas fueron embriófitos, o que todos los embriófitos del pasado fueron plantas terrestres.

En segundo lugar, hay que señalar que las explicaciones sobre el origen de los embriófitos deben articularse junto con el propio origen del ciclo vital embriófito. Históricamente, las hipótesis manejadas se agrupan en dos líneas teóricas (Fig. 9.6).

Nuestro escenario estaría enmarcado en la *teoría antitética o de la interpolación*, la cual postula que las plantas terrestres habrían derivado de un antecesor con ciclo haplonte. El esporófito vendría a ser una generación nueva, multicelular, que se “interpolaría” o intercalaría entre dos gametófitos, debido a la retención de la ovocélula y del cigoto y, sobre todo, al retraso en la meiosis zigótica. La interpolación de series más o menos extensas de mitosis y citoquinesis, entre la fecundación y la meiosis, habría dado lugar a células diploides con meiosis esporica.

Alternativamente, la denominada *teoría homóloga o de la transformación* sugiere que

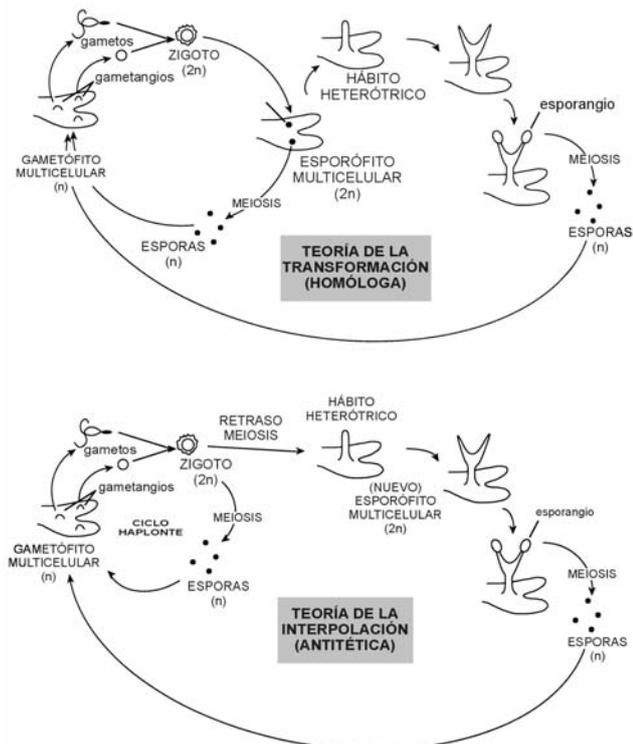


Figura 9.6. Teorías relativas a la aparición del ciclo embriófito. Taylor & Taylor (1993)



Figura 9.7. La teoría de la transformación implica un ancestro algal con alternancia isomórfica de generaciones multicelulares. Adaptado de Zimmermann (1952)

los embriófitos derivaron de especies que ya presentaban alternancia de generaciones, probablemente isomórficas, de manera que el esporófito se habría “transformado” en la fase dominante. Según esta teoría, los gametófitos y esporófitos alternantes son fundamentalmente similares, modificados sólo en relación a la producción de esporas (Fig. 9.7). El esporófito se asociaría de forma secundaria con el gametófito para la nutrición y el desarrollo, por lo que adquirió propiedades parasíticas.

En principio, ambas teorías presentan plausibilidad. En ambas, encontramos elementos suficientes para explicar la aparición de los briófitos, donde acabaría por predominar el gametófito, y de los cormófitos, donde el esporófito adquirió una complejidad mucho mayor. Sin embargo, entre las algas verdes, solamente se conoce la alternancia isomórfica en las ulvofíceas. El resto, incluyendo las carofíceas, presentan un ciclo haplonte en el que el cigoto sufre la meiosis (Graham & Wilcox 2000). Teniendo en cuenta, además, que la mayor parte de las hipótesis filogenéticas actuales apoyan la *monofilesis de las plantas terrestres* y su origen a partir de un grupo de algas verdes próximo a carofíceas, parece más probable que el ciclo de vida de las plantas terrestres surgió por un retraso de la meiosis en formas sin alternancia de generaciones (teoría antitética).

2.4. Cronología y evidencias paleobotánicas de terrestreización

Como señalamos anteriormente, la invasión de la tierra requirió de rasgos que permitieran la supervivencia del individuo (ej. cutículas, estomas) y otros que aseguraran una reproducción exitosa fuera del agua (ej. arquegonios y esporas con paredes de esporopolenina). Aunque la secuencia de eventos históricos que procuraron estas adaptaciones puede que nunca se conozca con absoluta certeza, el registro fósil indica que *las plantas terrestres evolucionaron*

probablemente cerca del Ordovícico y seguro que no después del Silúrico.

Ya en el Ordovícico final, hace unos 460-450 millones de años, aparecen diádas permanentes con paredes de esporopolenina (*Cucullithea richardsonii*, *Fusithea fannin-giae*) y tétradas (*Grisellathea salopensis*, *Tetraedraletes medinensis*, *Velatitetras*), las cuales, aunque no son una evidencia indiscutible de esporófitos terrestres multicelulares, sugieren la existencia de plantas con células reproductoras que podían vivir expuestas al aire (Gray 1985, 1993, Gray et al. 1982, Edwards 2000) (Fig. 9.10). En depósitos silúricos, son ya muy frecuentes las formas triletes libres (Taylor & Taylor 1993). Ambos grupos de esporomorfos son indicadores de división meiótica (Traverse 1988), pues la apertura

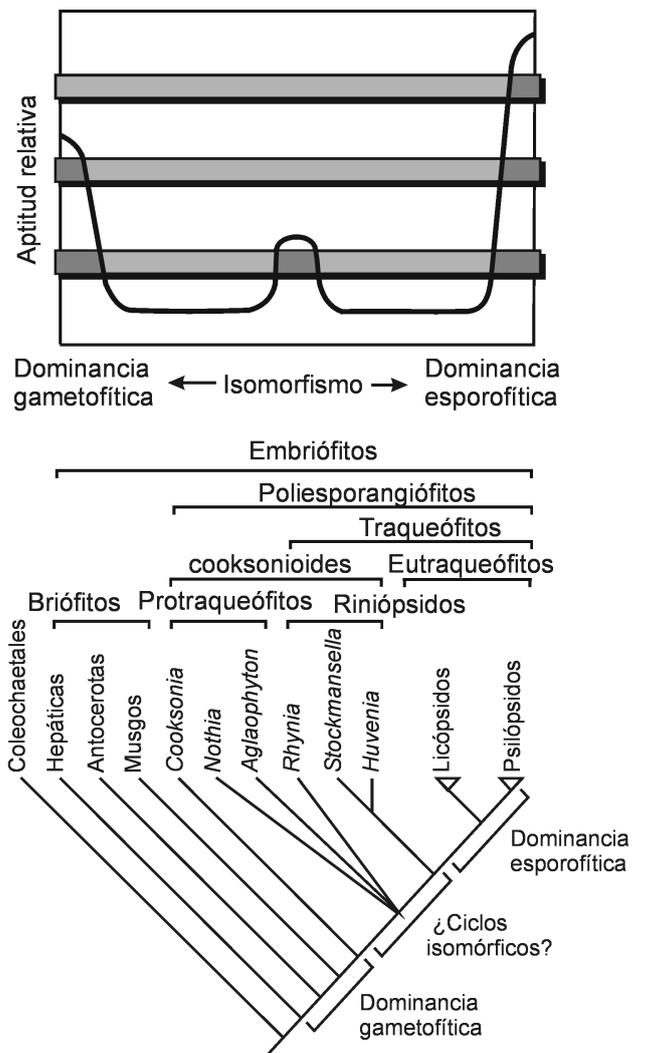


Figura 9.8. Relaciones entre cooksonioides, briófitos y eutraqueófitos, a través de un cladograma elaborado sobre una base de datos morfológica (DiMichele & Bateman 1996). Arriba: Representación de los picos de aptitud relativa de las generaciones gametofítica y esporofítica

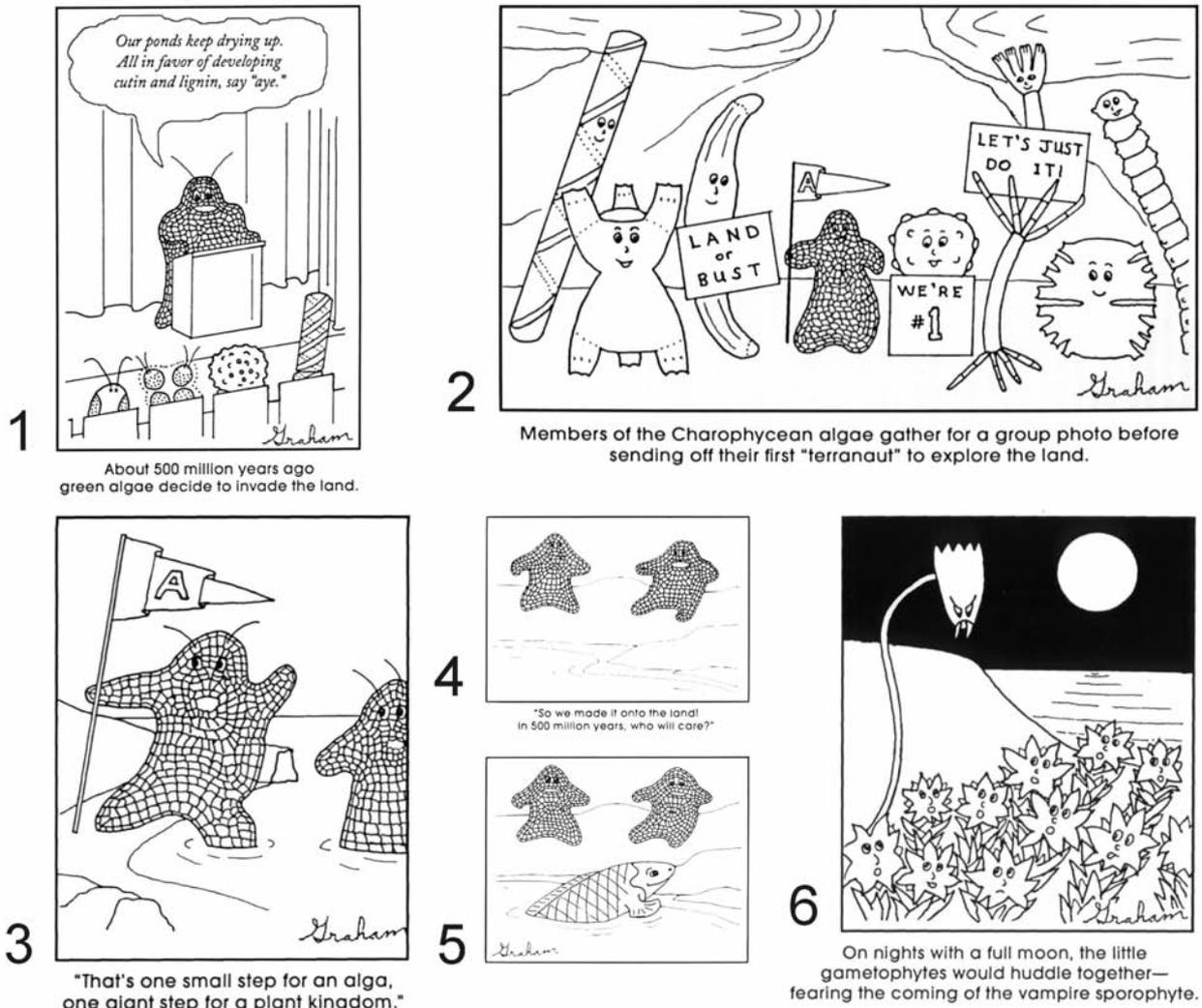


Figura 9.9. Secuencia de "eventos" en la conquista de la tierra por las plantas, según Linda Graham (1993)

trileta revela la impronta de la tétrada. Estas esporas son importantes también porque revelan la elaboración de una fase esporofítica terrestre.

Las esporas ordovícicas mencionadas se encuadran dentro del grupo denominado *criptósporas*, cuya distribución geocronológica queda recogida entre en el Cámbrico Medio y el Devónico Inferior (Strother 2000). Las criptósporas contienen esporopoleninas, no presentan aperturas ni marca alguna en la cara proximal, y no se tiene idea alguna sobre cuáles eran las plantas productoras, aunque todo parece indicar que sus mayores afinidades se dan con hepáticas y, en algunos casos con riniópsidos. Si consideramos a éstas como evidencias de vida terrestre, el registro embriófito se iría hasta el Ordovícico Inferior (~490-480 Ma) (Gensel & Edwards 2001), aunque las primeras criptósporas aparecen en el Cámbrico Medio. La solución al dilema taxonómico de las criptós-

poras probablemente se obtenga a través del estudio de la esporodermis con microscopía electrónica de transmisión.

La existencia de *cutículas* es otro rasgo sugerente de la existencia de vida al aire libre (Raven 1993, 1995). Una cutícula verdadera es inútil, incluso perjudicial, en una planta acuática, porque impide el intercambio gaseoso. En comparación con otras evidencias de terrestriación, como la spora, la cutícula aparece relativamente tarde, en el Silúrico inicial (~440 Ma) (Gray & Shear 1992). Esto sugiere que los mecanismos de defensa contra la desecación aparecieron secuencialmente.

En cuanto a los *estomas*, aparecen por primera vez en el Silúrico, aunque sus densidades son muy bajas tanto durante el Silúrico como durante el Devónico Inferior, en comparación con los períodos posteriores. Parece que la densidad estomática en los fósiles está conectada con los niveles de dióxido de carbono

atmosférico (McElwain 1998) (Fig. 9.17).

Finalmente, durante el mismo período, hay unos microfósiles denominados “*tubos en banda*” que podrían representar células conductoras extremadamente antiguas. Los tubos pueden ser divididos en dos grupos de acuerdo con su tamaño y estructura. Unos son estrechos (8-20 mm de diámetro y 50 mm de longitud) y lisos, mientras otros son más largos (hasta 200 mm de longitud) y con leves engrosamientos anular-helicoidales sobre la superficie inferior (Taylor & Taylor 1993). Lo más habitual es que las paredes internas de estos mesofósiles sean lisas y de grosor uniforme (Edwards 2000).

Desafortunadamente, las afinidades biológicas de las vainas cuticulares y de los “tubos en banda” son ambigüas. Aunque algunos paleontólogos consideran que estos microfósiles son vestigios de plantas arcaicas (Gray & Shear 1992), otros encuentran ciertas afinidades con restos de animales acuáticos y semiacuáticos (Banks 1980). Durante los últimos años, se ha podido demostrar que algunos de estos tubos,

en concreto los denominados *nematoclastos*, se corresponden con paredes esporangiales de plantas terrestres (Gensel & Edwards 2001) (Fig. 9.10).

Hay pocas dudas de que las primeras plantas terrestres evolucionaron durante el Silúrico inicial y de que las plantas vasculares habían ya evolucionado a finales del Silúrico, pero los fósiles ordovícicos son más dudosos en términos de las conclusiones que podríamos sacar de ellos. Niklas (1997) opina que, aunque haya que mantener una cierta actitud de escepticismo, las plantas terrestres es más que probable que evolucionaran durante el Ordovícico. Si estas plantas terrestres eran embriófitos o si eran simplemente “exploradores” del dominio terrestre, es una cuestión que habrá que resolver con futuras investigaciones.

En defensa del origen ordovícico de los embriófitos, Gensel & Edwards (2001), argumentan que (1) no hay grupos actuales de algas (ni siquiera las carofíceas) que produzcan esporopolenina en sus meiósporas (Fig. 9.11), (2) existen similitudes ultraestructurales

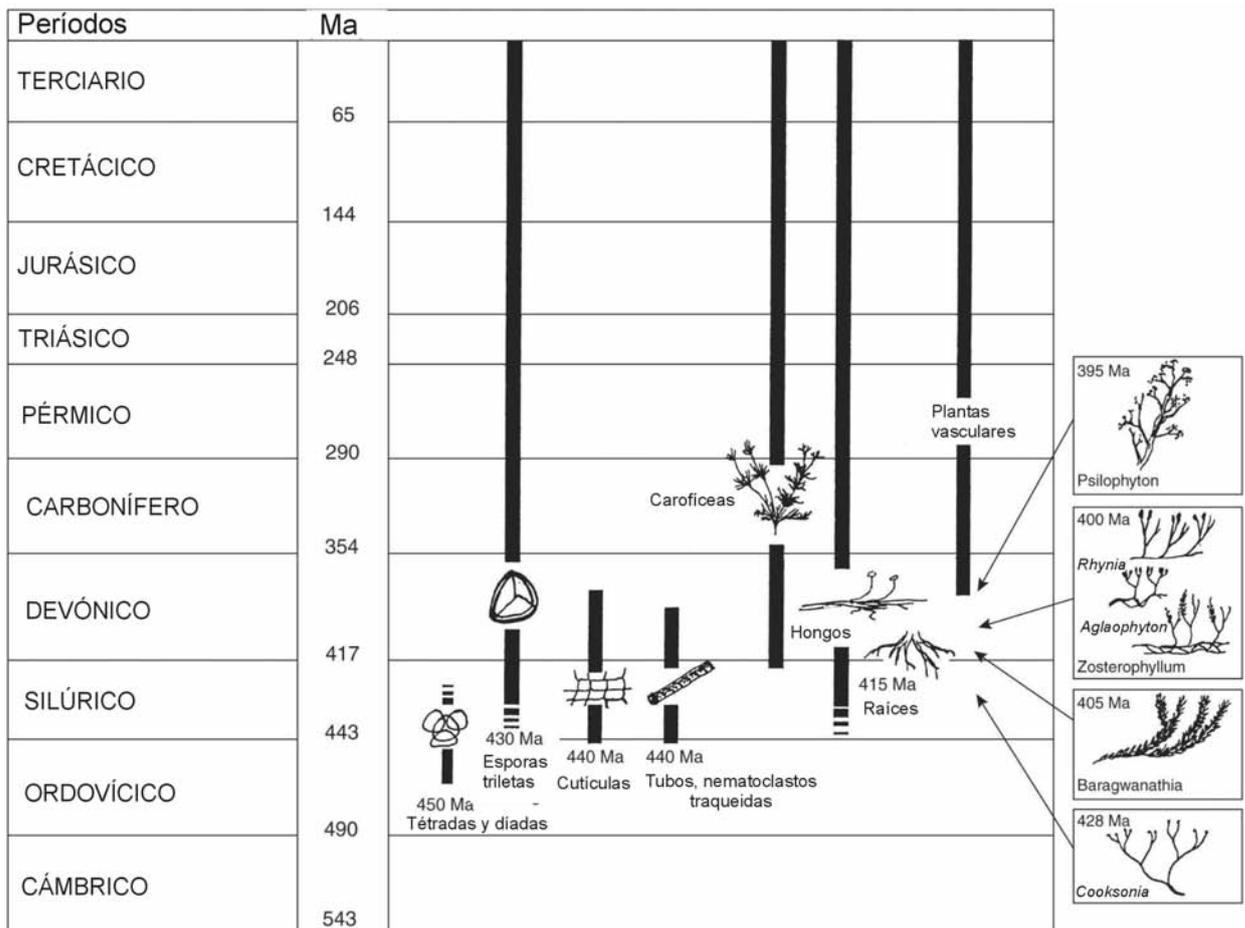


Figura 9.10. Tiempos de aparición de las primeras evidencias de vida terrestre en el registro embriofítico. Gray & Shear (1992)

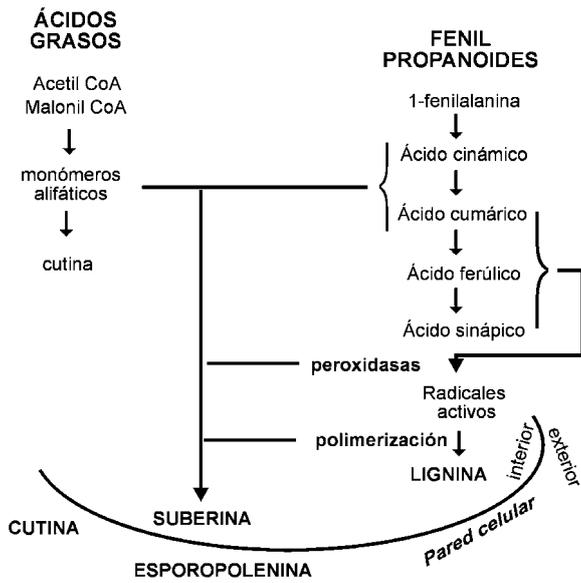


Figura 9.11. Familia de biopolímeros presentes en las primeras plantas terrestres. En la formación de la lignina, la oxidación de los alcoholes fenólicos proporciona radicales fenólicos mesoméricos que rápidamente se polimerizan y forman enlaces covalentes con polisacáridos de la pared celular. Del mismo modo, durante la síntesis de la suberina y la esporopolenina, se generan radicales superóxido en la membrana plasmática que forman otros enlaces covalentes. En la síntesis de la cutina, los monómeros activados se transfieren al polímero en crecimiento con la ayuda de una transacilasa específica. Adaptado de Cooper-Driver (2001)

entre las paredes de las diádas del Silúrico Inferior y las de Sphaerocarpaceas, (3) existencia de megafósiles devónicos que tienen rasgos similares a las hepáticas actuales y que, al mismo tiempo, producen tétradas parecidas a las primeras conocidas en el registro fósil ordovícico, (4) la epidermis de los esporangios de algunas hepáticas modernas es resistente a la hidrólisis y tiene parecido morfológico con los nematoclastos.

Gensel & Edwards (2001) concluyen que las primeras evidencias de vida terrestre se asocian con plantas similares a las hepáticas actuales, aunque los restos de macrofósiles interpretados como hepáticas no se conocen hasta el Devónico Medio. Durante los últimos años se acumula la evidencia de microfósiles en favor de la existencia de una flora briofítica precedente a la de traqueófitos en varios millones de años. Los datos moleculares también apoyan esta hipótesis.

Las evidencias de microfósiles de estos primeros embriófitos desaparecen en el Silúrico

Superior-Devónico, observándose un desplazamiento por pretraqueófitos y traqueófitos. Este recambio se documenta por la transición desde tétradas hasta esporas triletas aisladas (Fig. 9.10), y por algunos cambios estructurales en las esporodermis.

En plantas vasculares actuales, los tejidos conductores de agua tienen paredes celulares engrosadas (lignificadas), las cuales impiden el colapso que se produciría por el movimiento interior de fluidos. A mayor demanda de agua (mayor altura de la planta), el engrosamiento necesita ser más pronunciado, ya que hay un tamaño crítico (Niklas 1997), a partir del cual, el umbral de desarrollo vertical impondrá una selección favorable a la elaboración de tejido conductor. Se ha sugerido, por tanto, que muchos de estos tubos ancestrales con engrosamientos debieron contener ligninas (y, por tanto, deberían ser considerados como traqueidas), pero todavía no ha sido posible demostrar bioquímicamente su existencia en el registro fósil (Thomas 1986). Es necesario enfatizar que la habilidad para sintetizar ligninas parece depender de los niveles de oxígeno atmosférico, y que las estimaciones sugieren que la formación de ligninas, dada esa dependencia, no habría podido tener lugar antes del Cámbrico, hace unos 540 Ma (Chapman 1985).

Algunos trabajos recientes sobre células conductoras de agua del Devónico inicial (~417-391 Ma) de las primeras plantas que aparecen completas en el registro fósil (más bien que tubos descontextualizados) han identificado tres tipos de traqueidas (Kenrick & Crane 1997a, 1997b) de acuerdo con su estructura (Fig. 9.12): (1) pared celular Tipo G, con engrosamientos anular-reticulados, (2) Tipo S, con

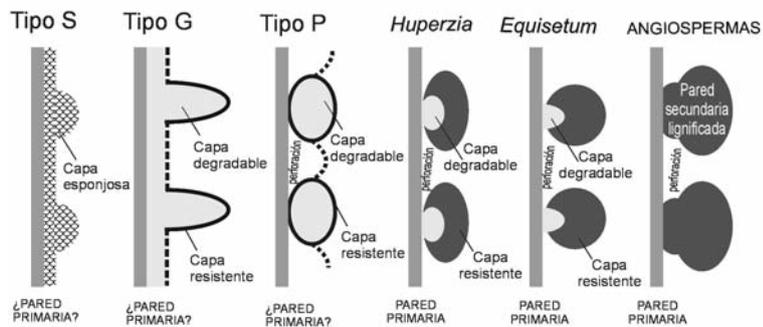


Figura 9.12. Vista longitudinal de los engrosamientos de las paredes celulares en los traqueidas de los tipos S, G y P de *Huperzia*, *Equisetum*, angiospermas actuales (y coníferas). Se piensa que la diversificación inicial de plantas vasculares debe haber producido una primera divergencia en Rhyniopsida (todas extinguidas) con traqueidas tipo S, otra rama en Lycophytina (licópodos y zosterofilófitos) con traqueidas tipo G (Devónico inicial); y otra en Euphylllophytina (el resto de plantas vasculares), con traqueidas tipo P. El lumen celular aparecería a la derecha de cada diagrama. Adaptado de Friedman & Cook (2000)

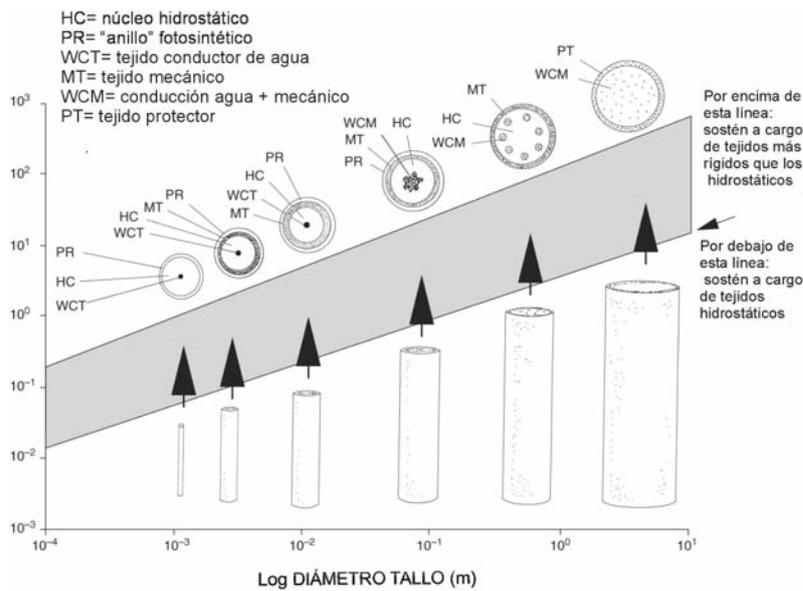


Figura 9.13. Relaciones entre el diámetro del tallo y la configuración estelar. Niklas (1997)

engrosamientos helicoidales, las cuales parecen combinar ciertas características de traqueidas (lignificación) con las de los hidroides de musgos, y (3) *Tipo P*, con perforaciones escalariiformes dispuestas en paralelo, las cuales muestran un eje principal transversal. Es evidente, pues, que a principios del Devónico, las plantas habían desarrollado sistemas de transporte de agua y nutrientes similares a los de las plantas actuales.

Otras observaciones del registro silúrico-devónico son la aparición de estructuras de anclaje y el engrosamiento del tallo. Las primeras evidencias de raíces corresponden al Devónico inicial (415-408 Ma) (Elick et al. 1998). Sabemos que el engrosamiento del tallo puede crear un conflicto entre los requerimientos de sostén y fotosíntesis. En ausencia de hojas, la posición óptima del tejido fotosintético sería justo debajo de la superficie del tallo (Niklas 1986), pero ésta es también la posición óptima para el tejido de refuerzo. En las primeras plantas terrestres, había un tejido hidrostático central (parénquima) y un tejido fotosintético superficial (Niklas 1997). Sin embargo, para ganar una altura mayor de unos cuantos centímetros, habría sido necesario tener algún tipo de tejido especializado. La mejor solución es presentar tejidos mecánicos ligeros (tejidos corticales, colénquimas) entre el anillo fotosintético y el eje hidrostático (Fig. 9.13). Muchas plantas fósiles demuestran la validez de este argumento (Graham et al. 2000). Sin embargo, se calcula que, eventualmente, el engrosamiento requerido para conseguir mayores alturas habría

supuesto una barrera física a la fotosíntesis y la solución podría haber sido compartimentalizar las funciones en fotosíntesis (hojas) y soporte mecánico (tallo).

2.5. Contexto paleoecológico en el Cámbrico y Ordovícico (543-443 Ma)

La colonización del ambiente terrestre fue precedida, en primer lugar, por la *formación de ambientes litorales estables*. El Cámbrico y el Ordovícico fueron períodos de intensa actividad tectónica, resultando en la reorganización de las placas continentales. El supercontinente Rodinia se fragmentó y hubo una colisión entre Gondwana Oriental y Gondwana Occidental, seguida de una rotación y colisión de Gondwana Occidental con Laurasia (Rogers 1996, Condie & Sloan 1998), todo lo cual resultó en el ensamblaje del supercontinente Pangea, hace unos 300 Ma (Fig. 9.14).

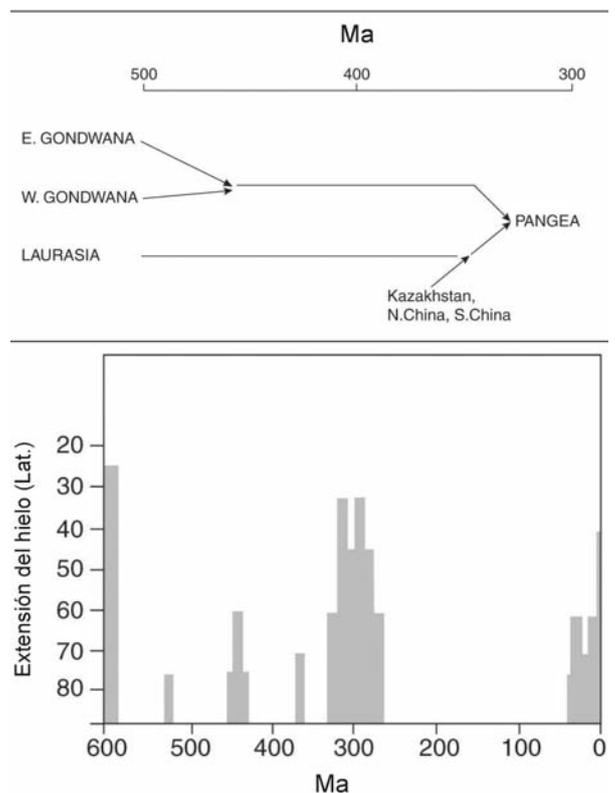


Figura 9.14. Representación del movimiento continental durante el Precámbrico y Ordovícico (543-443 Ma) y extensión latitudinal de los eventos de glaciación durante los últimos 600 Ma. Willis & McElwain (2002)

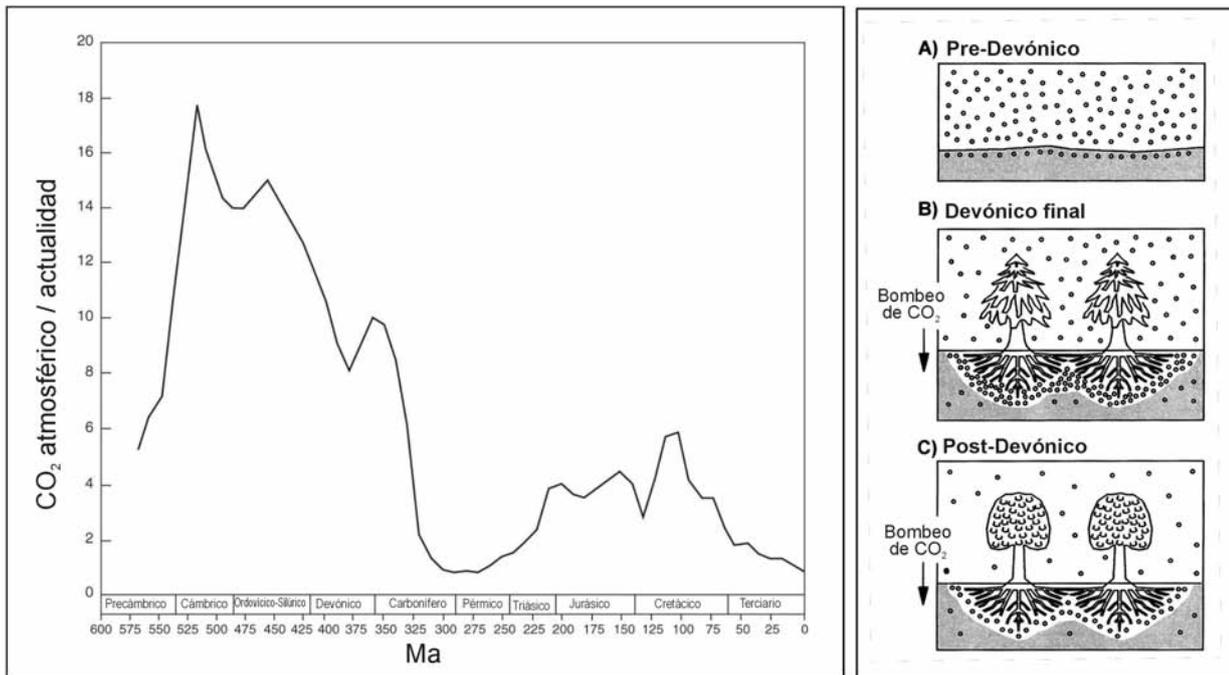


Figura 9.15. Cambios atmosféricos y edáficos en los niveles de dióxido de carbono como consecuencia de la expansión de las plantas vasculares durante el Devónico. Izquierda: Willis & McElwain (2002). Derecha: Algeo & Scheckler (1999)

Durante este intervalo, hubo cambios dramáticos en los niveles marinos. Inicialmente, éstos se elevaron como respuesta a la surgencia de calor desde el manto y la descongelación de las placas de hielo que se habían desarrollado durante la glaciación de Varanger, en el Proterozoico (650-600 Ma, máximo en 610-600

Ma). Ello hizo que muchas regiones continentales incluyeran mares interiores someros (Crowley & North 1991). Sin embargo, a finales del Ordovícico, en torno a 440 Ma, tuvo lugar otro período de glaciación, el cual produjo una reducción dramática en el nivel del mar, que descendió una media de 70 metros. En el regis-

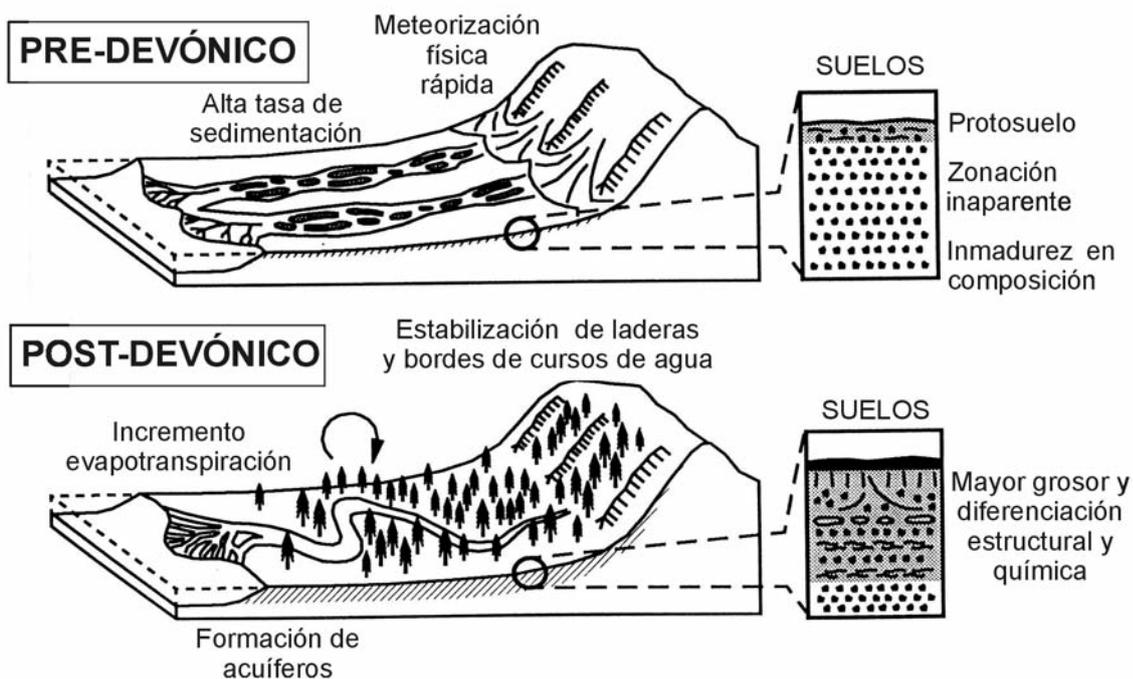


Figura 9.16. Cambios edáficos y geomorfológicos asociados con la evolución de las plantas vasculares durante el Devónico. Algeo et al. (2001)

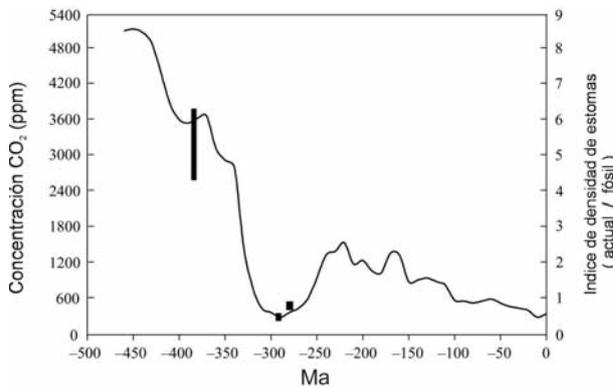


Figura 9.17. Tasas de densidad estomática y su relación con los cambios geológicos en la concentración de dióxido de carbono obtenidos del modelo Geocab II (Berner 1993). McElwain & Chaloner (1995)

tro de animales marinos, ésto trajo como consecuencia una severa extinción (Briggs 1995). Sin embargo, en el registro de plantas, éste coincide con las primeras evidencias de colonización terrestre.

Otro aspecto crucial fue la formación de suelos. Las superficies de los primeros ambientes terrestres no habrían tenido material húmico o elementos minerales biológicamente disponibles (nitrógeno, fósforo, hierro, azufre, ...), un factor que representaría serios problemas para la colonización vegetal. Sin embargo, la evidencia geológica indica que en torno a 440 Ma (finales del Ordovícico), ya se establecen perfiles edáficos. Incluso hay evidencias de oxidación *in situ* de materia orgánica y organismos excavadores (Retallack 1986, Yapp & Poths 1992).

Se piensa que hay varios procesos (biológicos y no biológicos) que habrían intervenido en la formación de los primeros suelos, entre los cuales estaría el aporte de minerales por lluvia ácida o de ácidos orgánicos por los primeros organismos microbianos y los líquenes. Uno de los mecanismos más importantes en el enriquecimiento de estos primeros suelos en hierro y fósforo fue probablemente la meteorización de la roca madre: un proceso en el cual los primeros procariontas y eucariotas habrían sido de gran relevancia.

Los altos niveles de dióxido de carbono en estos primeros ambientes habrían sido igualmente importantes en términos de edafización (Fig. 9.15). Se ha estimado que los niveles de dióxido de carbono atmosférico en el Cámbrico-Ordovícico (543-443 Ma) fueron unas 18 veces más altos que los actuales (Berner 1993). Existen tres mecanismos por los cuales el dióxido de carbono puede contri-

buir a la formación de suelos. El primero, el enriquecimiento de esta molécula habría favorecido un incremento de organismos fotosintéticos, los cuales luego deberían ser descompuestos e incorporados al sistema edáfico. En segundo lugar, los niveles atmosféricos elevados habrían hecho que las lluvias fueran más ácidas. La lluvia ácida en estos primeros ambientes habría incrementado la meteorización química de las rocas, promoviendo la desintegración física de las superficies minerales y la formación de suelos incipientes (Fig. 9.16). En tercer lugar, sabemos por estudios actuales que cuando se incrementa la proporción de dióxido de carbono, aumenta la actividad de la microfauna edáfica (Willis & McElwain 2002) (Fig. 9.18).

Otro proceso importante se relaciona con la evidencia fósil de líquenes, la cual existe desde al menos 400 Ma (Taylor et al. 1995). Los líquenes son agentes importantes de meteorización de rocas y por tanto, de formación de protosuelos. Como ya hemos comentado, existen pocas señales inequívocas de registro fósil de líquenes, pero algunos han sugerido que ciertos fósiles de Ediacara (~650-550 Ma), previamente clasificados como lombrices, pueden ser en realidad líquenes (Retallack 1994).

Otra fuente de azufre y nitrógeno para los suelos habrían sido los productos volátiles derivados del metabolismo de organismos marinos (Raven 1995). En el fitoplancton, por ejemplo, cuando un organismo muere, el óxido sulfuroso se volatiliza y oxida para terminar siendo transferido al continente a través de la lluvia. La fijación de nitrógeno atmosférico por formas biológicas capacitadas habría jugado igualmente un

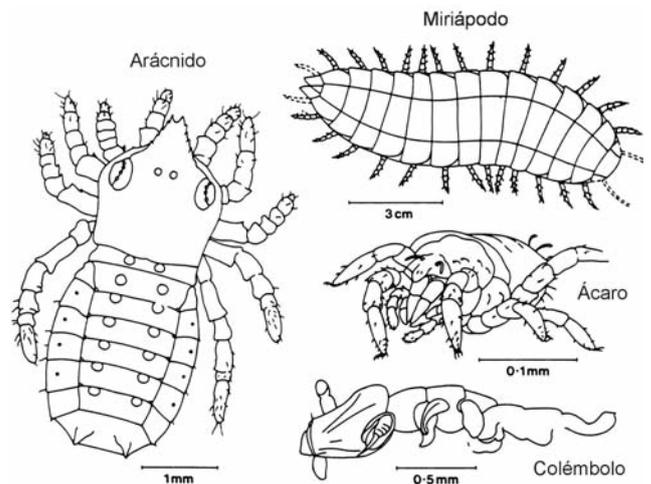


Figura 9.18. Artrópodos indicadores de la edafofauna del Devónico Inferior. Stewart & Rothwell (1993)

papel clave en la edafización de los sustratos terrestres del Cámbrico y Ordovícico. Finalmente, hay que tener en cuenta que el nitrógeno se puede haber incorporado en cantidades muy elevadas a través de tormentas eléctricas; se ha estimado que hasta 1 kg /ha/año (Raven & Sprent 1989).

La paleoecología de las primeras plantas terrestres no se concibe al margen del desarrollo de condiciones climáticas y atmosféricas susceptibles. Inicialmente, los altos niveles de dióxido de carbono atmosférico serían desventajosos para el establecimiento de plantas fuera del ambiente acuático. De hecho, una de las limitaciones más serias para la terrenalización fue seguramente esta concentración tan alta, asociada con temperaturas globales elevadas. Se estima que durante el Cámbrico y Ordovícico, el efecto invernadero contribuyó a generar un temperatura media de verano de unos 40° (Crowley & North 1991), la cual determinó la existencia de multitud de ambientes áridos en regiones hasta los 45° de latitud (Condie & Sloan 1998). Sin embargo, a finales del Ordovícico (~458-443 Ma) hay evidencias de que los climas globales habían llegado a ser mucho más variables y que ciertas regiones habían llegado a ser frescas y húmedas. Los modelos paleoclimáticos indican que hubo una reducción gradual de dióxido de carbono atmosférico, probablemente porque iba quedando asimilado por las rocas y también porque hubo un decremento de la actividad volcánica (Berner 1998). La incorporación masiva a las rocas debe haber sido la consecuencia de una intensa actividad fotosintética del fitoplancton, que fijaría el dióxido de carbono atmosférico y lo convertiría en rocas carbonatadas. Aparte, hace unos 445 Ma hubo una glaciación (*glaciación ordovícica*).

3. Evolución de los primeros briófitos y traqueófitos

3.1. Tamaño crítico y complejidad anatómica de los tejidos vasculares

Si yuxtaponemos la historia evolutiva de los embriófitos no vasculares (briófitos) y las plantas vasculares (traqueófitos), se hace palpable que los embriófitos son un grupo que exploró una u otra de las dos posibles rutas evolutivas, mutuamente exclusivas, que parten del ancestro algal descrito: o bien la amplificación del tamaño de la generación gametofítica, o bien la

de la generación esporofítica. Los briófitos siguieron la primera ruta y los traqueófitos la segunda.

Los briófitos son los embriófitos no vasculares e incluyen musgos, hepáticas y antocerotas, así como el enigmático género *Takakia*. Como grupo, los briófitos tienen gametófitos elaborados y pequeños esporófitos efímeros. Los traqueófitos incluyen helechos, colas de caballo, licopodios y espermatófitos (gimnospermas y angiospermas) así como un gran número de plantas extinguidas. Estas plantas tienen esporófitos complejos y gametófitos comparativamente pequeños de vida corta. La elección refleja el hecho de que la generación esporofítica de los embriófitos está físicamente unida a la generación gametofítica y es incapaz de una existencia independiente durante los inicios de su ontogenia.

Debido a que el esporófito está físicamente unido a su gametófito y, al menos inicialmente, depende fisiológicamente del mismo, el crecimiento indefinido del esporófito tiene necesariamente consecuencias destructivas para la supervivencia y crecimiento del gametófito. En contraste, la complejación de un gametófito puede sólo llevarse a cabo cuando la generación esporofítica es pequeña y de vida corta.

El incremento del tamaño del esporófito o del gametófito tiene dos orientaciones diferentes, debido a que ambas generaciones multicelulares tienen diferentes misiones reproductoras y requerimientos físicos y biológicos. *Las funciones reproductoras del gametófito pasan por la producción de gametos, asegurar la fecundación de ovocélulas y mantener al menos durante un tiempo al esporófito en desarrollo.* Estas funciones requieren acceso continuo al agua líquida para la supervivencia del gametófito, la transferencia de gametos masculinos hacia la ovocélula y el comienzo del crecimiento del esporófito. Por esta razón, los gametófitos de vida libre 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 minimizando las pérdidas de agua. En este sentido, no se puede favorecer el crecimiento indiscriminado del gametófito hacia arriba, pero sí en la horizontal.

Por contraposición, *las misiones reproductoras del esporófito pasan por la producción y dispersión de meiósporas.* En contexto terrestre, el viento proporciona un método "barato" y abiótico

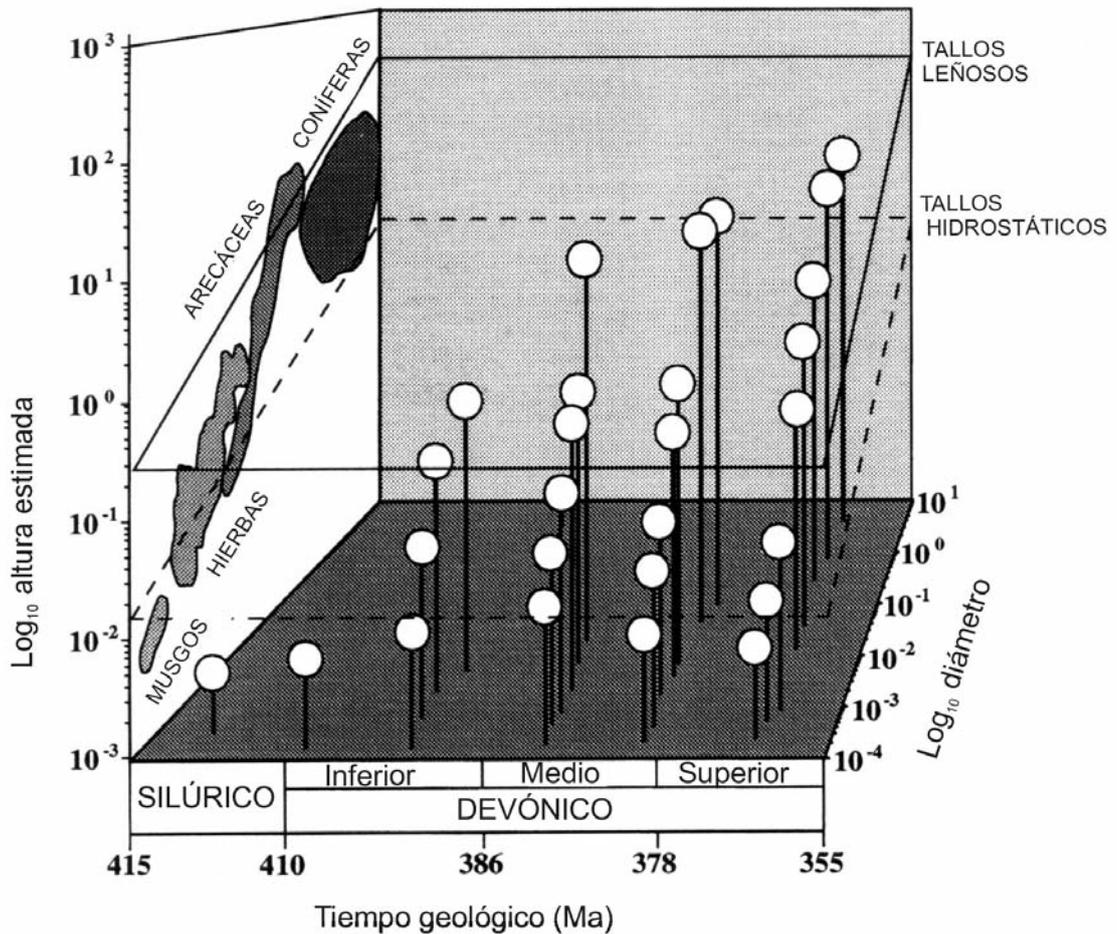


Figura 9.19. Relación entre el tiempo geológico, la altura y el diámetro estimados de plantas fósiles del Silúrico y Devónico (esferas). También se muestra (izquierda) la misma relación en algunos grupos de plantas actuales (manchas). Nótese las condiciones a partir de las cuales las plantas con tallos hidrostáticos tuvieron que formar taños leñosos. Niklas (1997)

camente dependiente para la dispersión de esporas. Debido a que la velocidad del viento disminuye hacia el sustrato y debido al tiempo que necesitan las esporas para incorporarse a las corrientes atmosféricas, el crecimiento en vertical podría haber sido favorecido.

El aumento en el tamaño del gametófito prostrado, o del esporófito vertical, requiere agua y tejidos conductores una vez que el organismo alcanza un tamaño crítico. El significado funcional de los tejidos conductores puede ser explicado en términos de un principio físico básico, a saber una de las *leyes de la difusión de Fick* (Niklas 1994): el tiempo para que incluso moléculas tan pequeñas como el agua y la glucosa se difundan pasivamente a través de células vivas se incrementa con el cuadrado de la distancia que ha de ser cubierta. En ausencia de tejidos conductores, la altura se ve limitada seriamente por el tiempo mencionado. Los cálculos hacen que se necesite “un año” para cubrir una distancia de 25 cm por parte de una

molécula de agua a través de una masa celular compacta. Está claro que la difusión pasiva de agua y glucosa es suficientemente rápida como para mantener los requerimientos metabólicos de las plantas a lo largo de distancias cortas, pero insuficiente para sostener porciones aéreas elevadas. La ley de Fick viene a demostrar que se requiere algún tipo de tejido conductor para que haya crecimiento vertical.

Las leyes físicas y los principios de la ingeniería hidráulica dictan la naturaleza de los tejidos conductores. El paso eficiente de agua requiere conductos tubulares que ofrezcan escasa resistencia al flujo de fluidos. Se sabe que el volumen de agua que pasa a través de un conducto es proporcional a la cuarta potencia del radio del conducto. Así, los tubos con luces amplias son los mejores tejidos conductores. La conducción de agua a través de tejidos conductores está acompañada por la remoción de los protoplastos de células vivas cuyos ejes principales longitudinales se aline-

an en paralelo a la dirección del flujo preferente (ej. hidroides, traqueidas y vasos). En algunas plantas, las paredes terminales de estas células permanecen después de la muerte de los protoplastos (ej. hidroides y traqueidas). En otras plantas, donde la demanda de agua es alta, las paredes terminales de las células conductoras son parcial o totalmente reabsorbidas antes de su muerte (ej. vasos). Esto minimiza la resistencia al flujo y aumenta su velocidad.

Una característica de muchas células conductoras es una pared celular que está internamente engrosada de forma diferencial, como ocurre con las traqueidas y los vasos (Cook & Friedman 1998). Estos engrosamientos refuerzan mecánicamente la pared celular para el momento en que el agua pasa, durante el cual se podría producir la ruptura de las células adyacentes. Estos engrosamientos son importantes cuando la demanda de agua es grande y las velocidades de flujo son altas. Por ello, las células conductoras de agua en musgos no tienen estas paredes y sí la mayoría de los traqueófitos.

Los principios físicos también tienen que ver con la magnitud del tamaño crítico de los tejidos conductoras. En principio, la idea de tamaño crítico es vaga porque depende de las condiciones ambientales (velocidad del viento, temperatura, etc), hasta el punto de que la planta se levanta o rechina contra un sustrato húmedo y hasta el punto de que la superficie de la planta quede protegida contra las pérdidas por evaporación. Los cálculos indican que, en ausencia de cutícula, una planta cilíndrica de 2 cm de alta que crece en una atmósfera al 70% de humedad relativa, requiere un tejido conductor de agua, incluso si la planta tiene acceso libre e ilimitado al agua líquida en su base. Estos cálculos son muy burdos, pero ilustran cual es el orden de magnitud de ese *tamaño crítico a partir del cual la vascularización se hace necesaria*, y por tanto, la altura esperada sobre la cual las presiones de selección habrían favorecido la presencia de tejidos conductoras.

Sobre la base de las consideraciones anteriores, *la tendencia al crecimiento será completamente independiente del hecho de que una planta sea un gametófito o un esporófito*. Cualquier presión de selección que favorezca el crecimiento en altura de gametófitos o esporófitos, debería favorecer la aparición de tejidos conductoras. A este respecto, es apenas sor-

prendente que los gametófitos más altos de briófitos tengan tejidos conductoras de agua y azúcares que son muy similares al xilema y al floema de los esporófitos de plantas vasculares. Por lo mismo, cualquier presión de selección que favoreciera una reducción en el tamaño vertical del gametófito o del esporófito, reduciría en la misma medida la complejidad anatómica. Así, los tejidos conductoras están muy reducidos o casi ausentes en especies de musgos pequeñas, aun cuando éstas estén relacionadas filogenéticamente con especies grandes y poseedoras de tejidos conductoras (Shaw & Goffinet 2000).

La relación entre el tamaño crítico y la complejidad anatómica para las plantas terrestres está también relacionada con la dualidad del ciclo de vida embriofítico. Debido a que la historia vital de un embriofito presenta una u otra elección, una amplificación evolutiva del tamaño y de la anatomía de una generación se verá acompañada con una reducción evolutiva del tamaño y de la anatomía de la otra generación. En otras palabras, el ciclo de vida embriofítico permite cierto "grado de libertad", aunque la elección no es irreversible. Un linaje que ha agrandado su esporófito en el pasado podría revertir esta línea. La única constancia está en las consecuencias de la elección: más allá de un tamaño crítico, incrementar el tamaño de una generación implica la presencia de tejidos conductoras, así como la disminución del tamaño y anatomía de la otra generación.

3.2. Homologías e hipótesis sobre la filogenia basal de embriófitos

Los briófitos y los traqueófitos han sido considerados tradicionalmente como dos líneas evolutivas diferentes, pero en realidad sólo son dos elecciones anatómicas diferentes. Aunque algunos estudios cladísticos sugieren que los briófitos son un grupo monofilético (Garbary et al. 1993, Maden et al. 1997, Renzaglia et al. 2000), la mayoría concluyen en su parafilésis y en que los musgos aisladamente, o con las hepáticas, comparten un ancestro común con los traqueófitos (Mishler & Churchill 1985, Kenrick & Crane 1997b, Lewis et al. 1997, Garbary & Renzaglia 1998, Hedderston et al. 1998), siendo los antocerotos el grupo más basal, mientras que los musgos y las hepáticas formarían un clado monofilético, hermano de los traqueófitos (Fig. 9.20). En otras palabras, *los briófitos serían un nivel de*

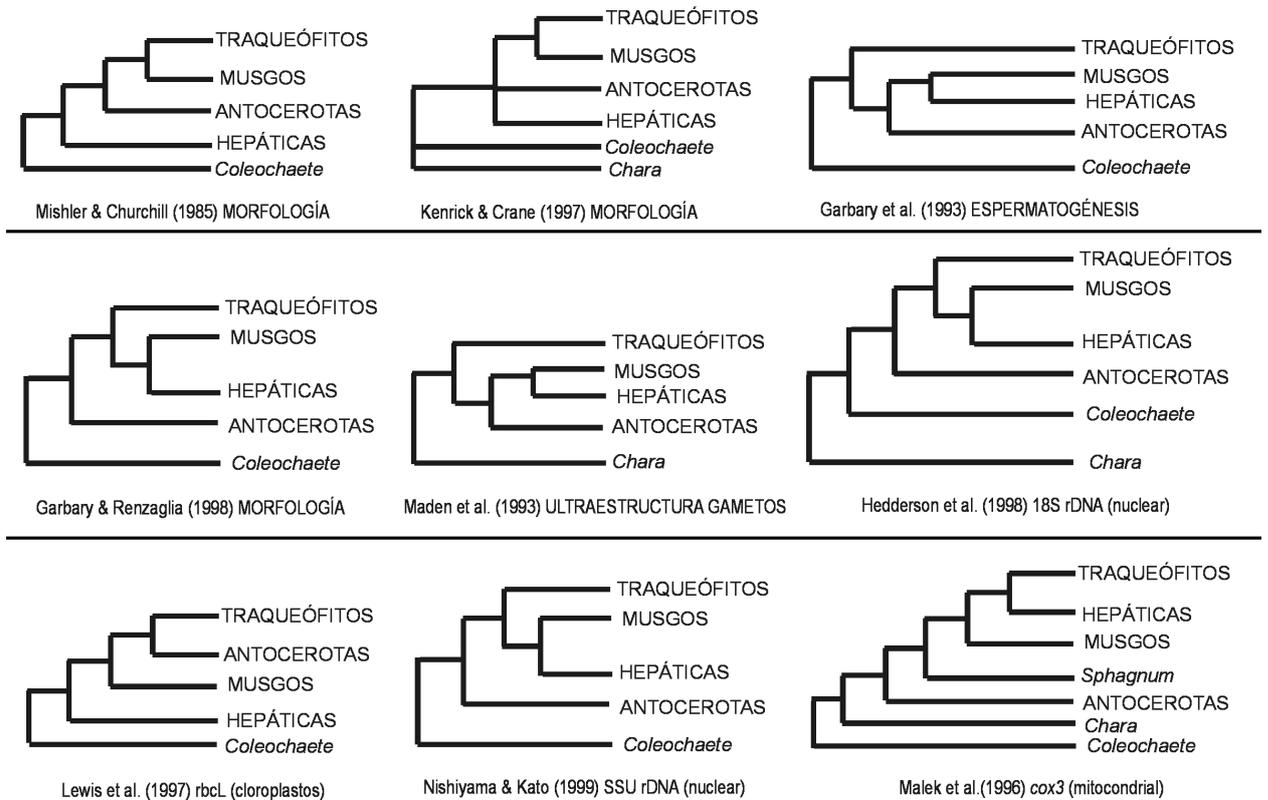


Figura 9.20. Árboles filogenéticos establecidos sobre diferentes bases de datos para mostrar las relaciones entre los grupos basales de embriófitos y el origen desde un ancestro común a carofíceas. <http://www.science.siu.edu/landplants/PhylogReisGen.html>

organización aparte, pero no necesariamente un clado o una entidad taxonómicamente válida.

Sin embargo, ninguno de estos estudios ha derribado la idea de que los embriófitos son monofiléticos. La cuestión a dilucidar es si los briófitos y los traqueófitos representan dos líneas filéticas distintas, como se pensaba anteriormente, o si son simplemente dos grados distintos de organización biológica adquiridos en momentos diferentes y por linajes diferentes dentro de los embriófitos.

El reto central sería decidir si ciertas características biológicas compartidas entre los diferentes linajes son homólogas o análogas. La hipótesis cladística que alinea los musgos con los traqueófitos es un buen ejemplo, porque está basada principalmente en homología entre tejidos conductores encontrados en ambos grupos de plantas (Mishler et al. 1994). Esta hipótesis asume que los tejidos conductores de agua en musgos (hidroides y leptoides) son respectivamente homólogos con el xilema y floema de plantas vasculares.

Estas homología han llevado a especular que los tejidos de musgos son tejidos vasculares reducidos. Hébant (1977) sugirió la neotenia

como un posible mecanismo de desarrollo para la reducción (y en algunos caso pérdida total) de tejidos conductores en musgos. La neotenia haría aquí referencia a la aparición precoz de rasgos reproductores debido a un retraso en el crecimiento somático. A este respecto muchas características de los hidroides de musgos parecen ser rasgos “juveniles” del xilema en desarrollo (ej. ausencia de engrosamientos secundarios y engrosamientos internos lignificados o de perforaciones de la pared). En esta línea, la neotenia podría incluso explicar el pequeño tamaño del esporófito en musgos. A diferencia de los esporófitos ramificados de plantas vasculares que pueden sostener muchos esporangios, los de musgos portan solamente un esporangio terminal. Al menos en teoría, el retraso en el desarrollo somático de un esporófito poliesporangiado podría dar lugar a un esporófito corto, monoesporangiado y no ramificado.

El problema de esta teoría es que *las pautas de desarrollo tienen características muy diferentes en briófitos y en traqueófitos.* Por ejemplo, el hidroma se diferencia antes que el leptoma, mientras que el xilema lo hace después que el floema. Por otro lado, no hay homólogo

entre los briófitos para el meristemo apical del esporófito de traqueófitos. Sin ninguna excepción, los esporófitos de briófitos crecen en longitud como consecuencia de la actividad meristemática de células subapicales, más que apicales (Crandall-Stotler 1986).

En relación con la búsqueda descrita de homologías entre briófitos y traqueófitos, hay que tener en cuenta que las hepáticas y antocerotas se desalinean cladísticamente de los musgos y los traqueófitos sobre la base de la presunción de que los tejidos conductores de las hepáticas evolucionaron independientemente y en paralelo con los tejidos conductores del clado musgos-traqueófitos (Bateman et al. 1998). Además, el meristemo intercalar, la producción no sincrónica de esporas, y los pseudoeláteres de antocerotas, no tienen homólogos entre los restantes embriófitos. No vamos a discutir estas premisas porque escapan a los objetivos de este texto, pero parece claro que algunos análisis cladísticos refuerzan la impresión de que los briófitos son un grupo con numerosos caracteres de evolución regresiva y reducción morfológica y anatómica. Como consecuencia de todo ello, y del hecho de que la divergencia y convergencia hayan sido muy frecuentes, los briófitos son muy difíciles de caracterizar filogenéticamente.

Sin embargo, parece plausible, incluso a la luz del registro fósil, que las primeras plantas terrestres no estuvieran vascularizadas y que

las plantas vasculares evolucionaran con posterioridad (Edwards et al. 1995, Kenrick & Crane 1997a). En primer lugar, las primeras esporas aparecen como tétradas tetraédricas muy similares a las de las hepáticas (Gray 1985, 1993). Además, algunos de los primeros cooksonioides recuerdan mucho morfológicamente al esporófito de algunos musgos y hepáticas (Mishler & Churchill 1985). Muchos de los primeros tubos y traqueidas tienen también cierta similitud con los encontrados en musgos y hepáticas (Kodner & Graham 2001).

La yuxtaposición del registro fósil de las primeras plantas vasculares con la biología de los briófitos actuales apoya la unión de los musgos y traqueófitos que sugieren los cladistas (Graham 1993, Bateman et al. 1998), pero no la creencia de que los musgos son formas reducidas de plantas vasculares. Algunas plantas fósiles que se pensó previamente que eran traqueófitos se sabe que tenían algo parecido a los hidroides y muchas plantas fósiles han mostrado "traqueidas" cuyas paredes celulares difieren de las de las verdaderas traqueidas siendo muy parecidas también a las de los hidroides (Taylor & Taylor 1993). Estas plantas fósiles pueden representar *estadios intermedios en la evolución de los traqueófitos desde un stock ancestral de plantas que también dio lugar a los briófitos*.

Uno de estos "intermediarios" es la planta devónica *Aglaophyton major* (Fig. 9.22). Históricamente, esta planta ha sido tratada

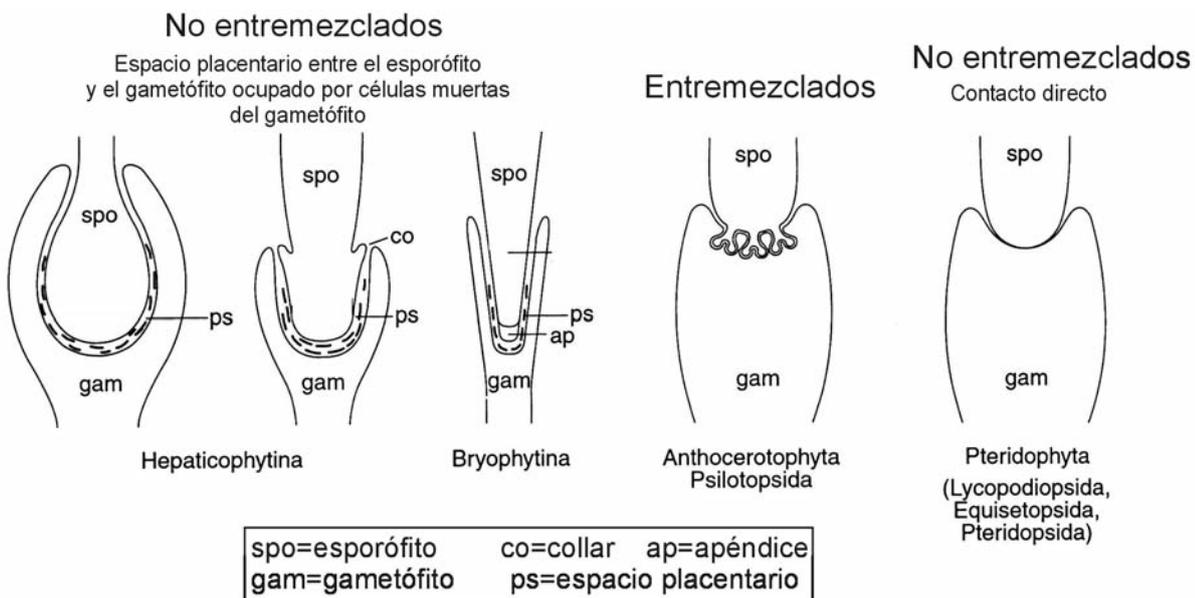


Figura 9.21. Diferencias anatómicas en la unión entre el gametófito y el esporófito en hepáticas, musgos, antocerotas y pteridófitos. Nótese la identidad estructural entre antocerotas y psilófitos. Estas diferencias apoyan las hipótesis cladísticas que separan los antocerotas del resto de los briófitos y favorecen la identidad de Bryophytina en la existencia única de un apéndice placentario. Frey et al. (2001)

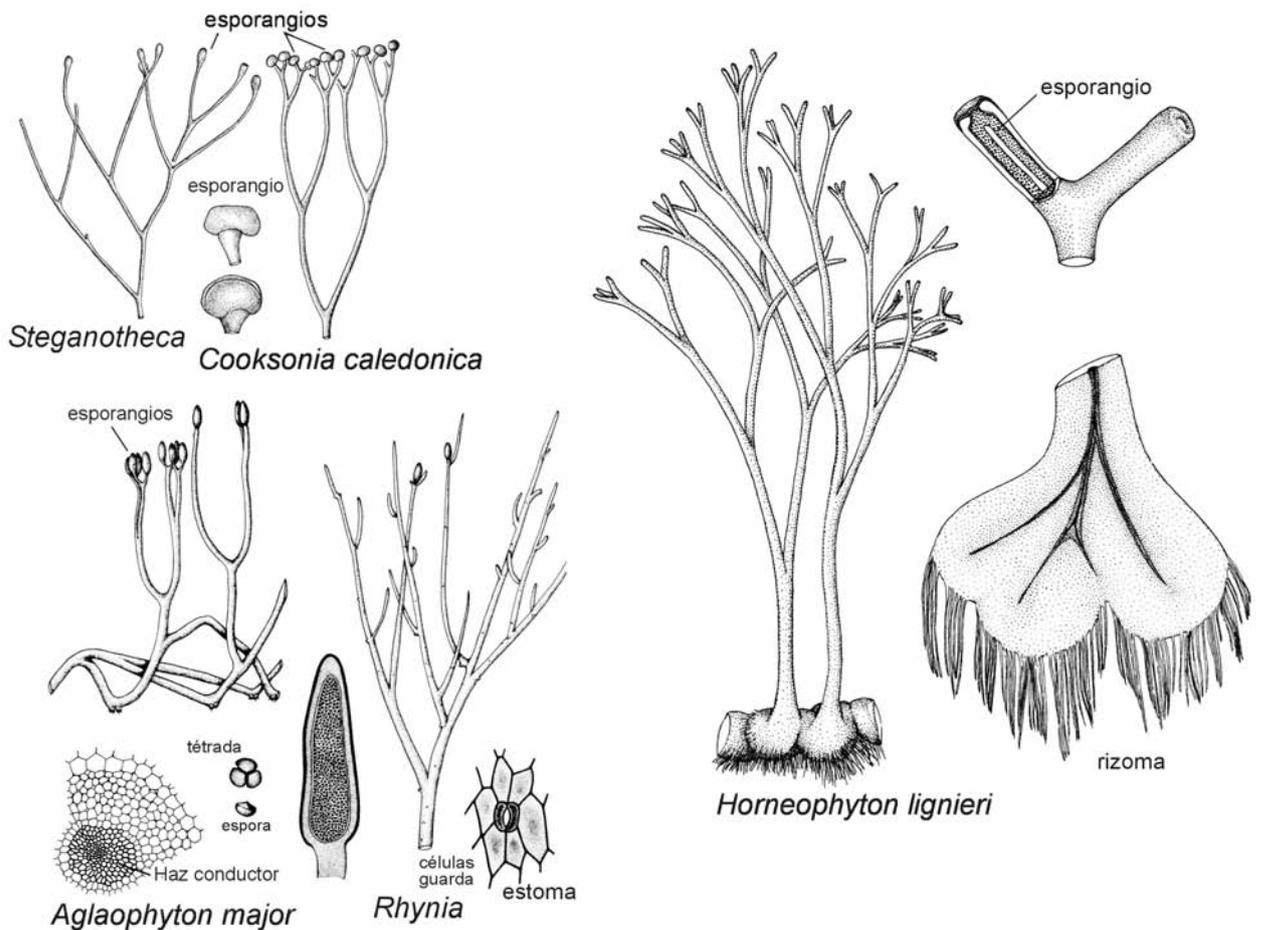


Figura 9.22. Algunos ejemplos de cooksonioides. Stewart & Rothwell (1993) y Taylor & Taylor (1993)

como un traqueófito llamado *Rhynia major*, porque tenía un haz central de tejido conductor de células tubulares agujereadas que se pensaba que eran traqueidas (Kidston & Lang 1921). Recientes estudios microscópicos sugieren, sin embargo, que las células conductoras citadas carecen de paredes secundarias y son más similares a los hidroides de los musgos. Por esta razón, el fósil ha dejado de llamarse *Rhynia* (los riniófitos son traqueófitos, de hecho) y se ha colocado en un género nuevo, *Aglaophyton*, lo que significa no traqueófito. Siendo discutible si esta planta es o no un traqueófito, parece concebible que evolucionara desde un ancestro vascular a través de reducción y que sus células derivaran de traqueidas. Similarmente, las plantas devónicas *Sennicaulis hippocrateriformis* y *Gosslingia breconensis* presentan células que se asemejan a las traqueidas, pero que no son exactamente iguales (Kenrick & Crane 1991).

Aunque estas peculiares paredes vasculares pueden representar situaciones inusuales de preservación fósil, es más probable que reflejen

estadios preliminares en la evolución del xilema desde células hidroídicas de algún ancestro común (Gray & Shear 1992). Siendo así, *los hidroides de musgos reflejarían la condición ancestral del clado más bien que traqueidas reducidas*. Esta hipótesis también resuelve las diferencias de desarrollo entre los esporófitos de musgos y traqueófitos y no hay por qué alegar explicaciones neoténicas, que son muy sugerentes pero no siempre se pueden aplicar con solvencia. La descripción más parsimoniosa de la historia inicial de los embriófitos implica una *divergencia evolutiva muy temprana y una subsiguiente evolución paralela entre dos grupos de embriófitos que compartirían un ancestro no vascular y arquegoniado con un ciclo alternante entre dos generaciones muy similares, ambas multicelulares*. El hipotético ancestro común se puede pensar que tendría un grado de organización biológica muy parecido a un briófito.

La presunción de que las generaciones gametofítica y esporofítica tuvieron una apariencia similar parece razonable. El ciclo vital de

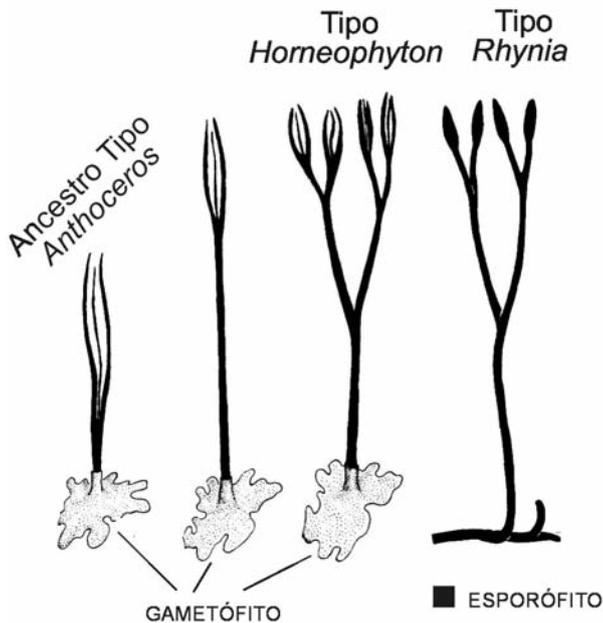


Figura 9.23. Pasos hipotéticos en la evolución del esporófito tipo *Rhynia* desde un ancestro tipo *Anthoceros*, de acuerdo con las ideas originales de Kidston & Lang (1920). Adaptado de Stewart & Rothwell (1993)

todos los embriófitos consiste en una alternancia regular de generaciones que es obligatoria en el sentido de que el cigoto siempre da lugar a un esporófito, y las esporas a un gametófito. Sin embargo, la alternancia de generaciones no es obligatoria en el sentido de que el gametófito y el esporófito tengan que alternar uno con otro. Los gametófitos de los embriófitos tienen la capacidad de producir células que pueden desarrollar una planta que se parece al esporófito (un fenómeno denominado *apogamia*); el esporófito tiene la habilidad de producir células que se desarrollan como un gametófito (*aposporia*). La apogamia y la aposporia ocurren normalmente entre los briófitos y no son infrecuentes en licopodios y helechos. Asimismo, los gametófitos de plantas con semillas pueden desarrollar plantas que son morfológica y anatómicamente indistinguibles de los esporófitos.

La apogamia y la aposporia deben ser consideradas como rasgos primitivos compartidos por todos los embriófitos. Lo que es más importante, estos fenómenos (junto con algunas consideraciones genéticas) indican que el repertorio de desarrollo del gametófito y del esporófito de los embriófitos puede dar lugar a resultados muy similares. Esto puede que explique la habilidad de ambas generaciones para elaborar teji-

dos conductores en los actuales embriófitos, lo cual a su vez favorece la hipótesis de que los primeros embriófitos tenían generaciones esporofíticas y gametofíticas muy parecidas (Bell 1992). Esta hipótesis es consistente también con los gametófitos fósiles recientemente descubiertos denominados *Lyonophyton rhyniensis*, los cuales son morfológica y anatómicamente muy similares a los restos fósiles de *Aglaophyton major*, así como a muchas de las primeras plantas preservadas en los mismos estratos del Devónico (Fig. 9.24). Las extraordinarias similitudes anatómicas entre *Lyonophyton rhyniensis* y *Aglaophyton major* sugieren que la primera planta es el gametófito de la segunda (Gensel & Edwards 2001).

La evolución posterior implicaría divergencias morfológicas y anatómicas entre las dos generaciones del ciclo vital de cada uno de los clados individuales. Esas líneas que, "por azar", elaboraron la generación gametofítica compleja, lo hicieron a expensas de la esporofítica. Colectivamente se pueden denominar briófitos. Dentro de este nivel de organización, la posterior diversificación y especialización ecológica trajo como consecuencia ciertas diferencias anatómicas y de desarrollo que se observan entre musgos, hepáticas y antocerotas actuales. Los linajes que agrandaron el esporófito lo hicieron a expensas del gametófito. Colectivamente, los podemos llamar traqueófitos o cormófitos, y una de sus características sería la condición poliesporangiada.

La divergencia inicial de musgos y traqueófitos puede haber implicado un ancestro común del tipo Cooksonia, el cual se asumió durante mucho tiempo que era una planta vascular. Se sabe, sin embargo, que Cooksonia no presenta traqueidas típicas, pero tampoco exactamente hidroides. Cooksonia representa, sin duda, un organismo intermedio entre briófitos y traqueófitos. Además, su posición estratigráfica (Silúrico-Devónico inicial) es compatible con esta hipótesis filética porque está claro que durante el Devónico medio los traqueófitos y los briófitos (en sentido amplio) coexistieron. Según Niklas (1997), hay evidencias para sostener que ambos tienen un ancestro común (Fig. 9.26). Los traqueófitos verdaderos pueden ser bifiléticos, con una línea que daría lugar a los licopodios a través de organismos similares a zosterofilófitos, y otra que, a partir de organismos similares a trimerófitos, se diversificaría en

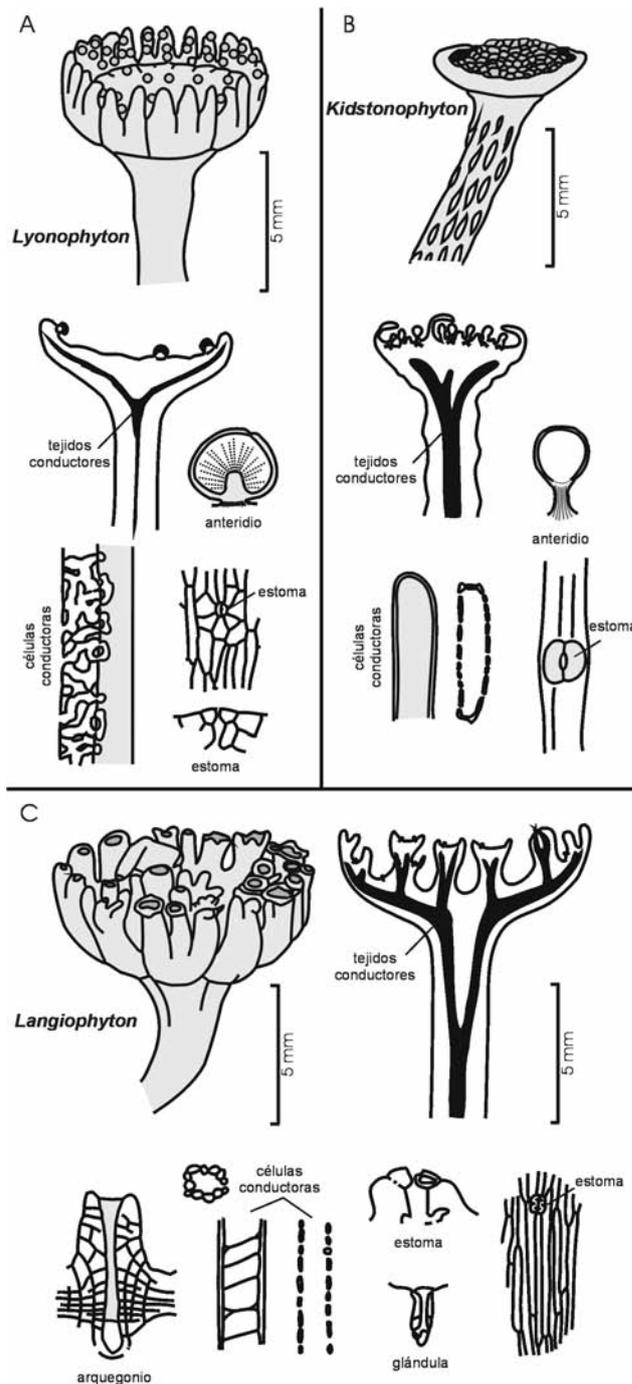


Figura 9.24. Gametófitos de la Rhynie Chert (Devónico Inferior). Los rasgos estructurales (glándulas, tejidos y células conductoras) son similares a los de las contrapartidas esporofíticas. Graham (1993)

los helechos, colas de caballo y espermatófitos (Stewart & Rothwell 1993).

3.3. Registro fósil y relaciones filogenéticas en briófitos

Conforme progresa la recuperación de material fósil, se llega cada vez más a la conclusión de que el registro de las primeras plantas terrestres presenta un sesgo notable en favor de las

plantas vasculares (Willis & McElwain 2002). Hay muy pocos fósiles claramente adscribibles a los briófitos, aunque algunos materiales desarticulados sugieren su presencia (tubos sin lignificar, rizoides y esporas tetraédricas) (Edwards 2000). Este registro sesgado seguro que tiene alguna relación con la menor capacidad fosilífera de los briófitos.

Pallavicinites es el fósil briofítico más antiguo, una compresión del Devónico Superior (Stewart & Rothwell 1993). En el Mesozoico, los fósiles de briófitos, sobre todo hepáticas, son mucho más abundantes. Se supone que la diversificación de briófitos ha sido importante no sólo en las fases de radiación inicial, sino hasta el Terciario (Taylor & Taylor 1993). En cualquier caso, este primer fósil se asocia a las hepáticas y no a los musgos.

El enigma fósil de mayor reputación entre los briólogos es *Naiadita lanceolata*, del Triásico (Fig. 9.25). Se trata probablemente de una hepática, pero con una combinación de caracteres inusual, tanto que no hay familia para ella. Hay cierta afinidad con Sphaerocarpaceae, en concreto con *Riella*. Como *Riella*, *Naiadita* tiene rizoides unicelulares, arquegonios sésiles y células foliares de forma similar. Los gametóforos fueron probablemente erectos con hojas dispuestas en espiral, como las de los musgos. Los arquegonios son laterales, sobre el eje del gametóforo. Algunos arquegonios están encerrados en un "perianto" de lóbulos foliares. El esporófito es similar al de Marchantiales. *Naiadita* tiene características de musgo y de hepática al mismo tiempo. El problema para situarlo como ancestro es que se trata de un fósil triásico y los musgos y las hepáticas aparecieron mucho antes.

En cuanto a los musgos, en el Pérmico ruso se han encontrado muchos (*Sphagnobrya*, *Muscites polytrichaceus*, etc). A comienzos del Cenozoico la mayoría de los géneros conocidos ya son identificables en el registro fósil (Stewart & Rothwell 1993). Otro caso de fósil enigmático es *Sporogonites*. Se trata de un fósil del Devónico Inferior similar a *Protosalvinia*. Presenta una estructura talosa postrada, sin evidencias de haces vasculares, con ramas erectas portando esporangios, esporas de gruesas paredes y una columela en el interior, como ocurre con *Anthoceros*, *Sphagnum* y *Andreaea*.

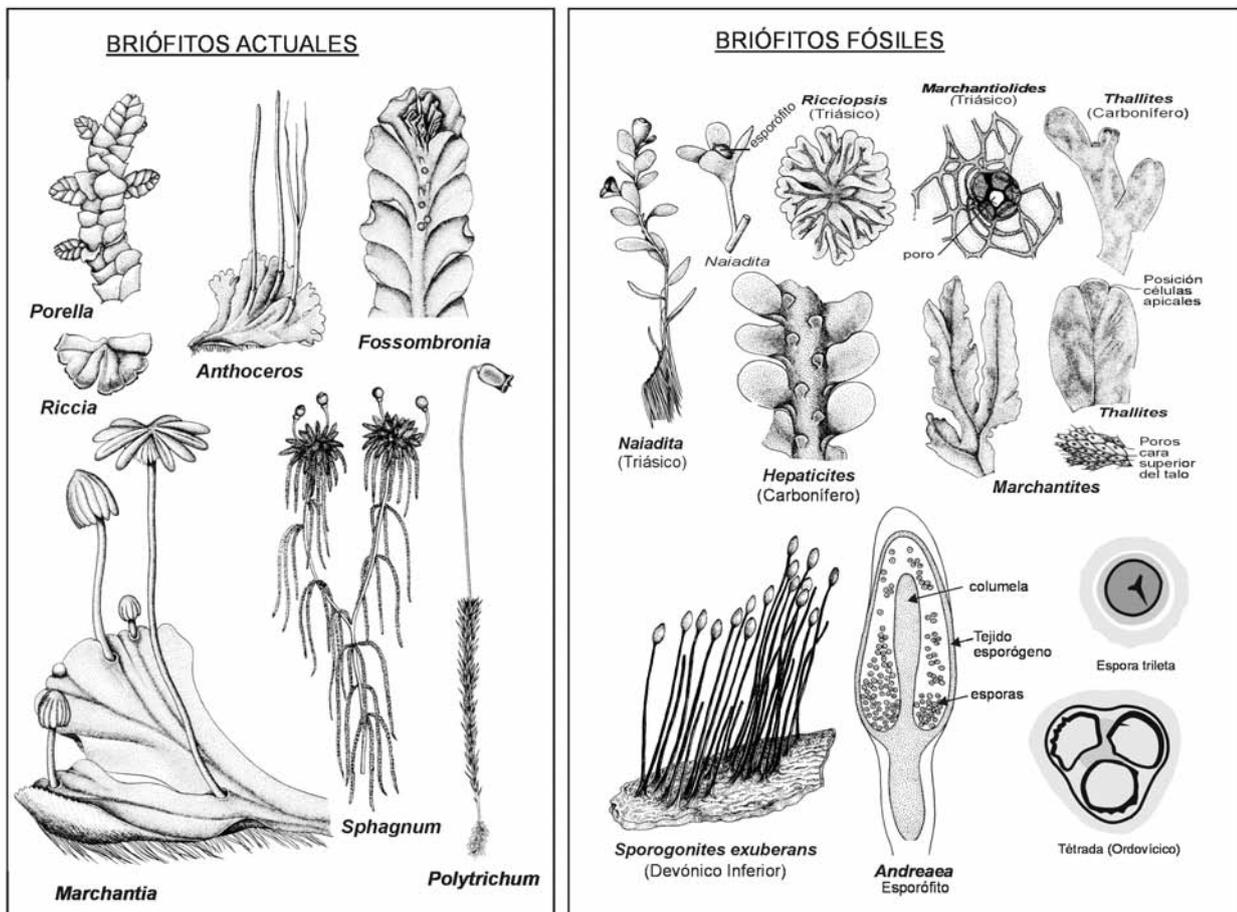


Figura 9.25. Algunos ejemplos de briófitos actuales y fósiles. Stewart & Rothwell (1993) y Taylor & Taylor (1993)

La antigua división Bryophyta (Schuster 1966) no tiene sentido a la luz de los análisis cladístico-filogenéticos recientes. En la actualidad, se suelen proponer tres grupos bien definidos: antocerotas, hepáticas y musgos, aunque bajo rangos taxonómicos no siempre coincidentes (Brugués 1997). Por ejemplo, Vitt (1984) admite dos divisiones, Anthocerotophyta y Bryophyta, mientras que Raven et al. (1999) aceptan una tercera división: Hepatophyta, y Crum (2001) considera además otras dos para los esfagnos y el género *Takakia*: Sphagnophyta y Takakiophyta.

Como grupo artificial, sin embargo, los briófitos comparten rasgos críticos en su diferenciación de los traqueófitos (Proctor 2000, Mishler 2001), como la *dominancia haploide*, una extraordinaria *plasticidad fenotípica* (compensadora de su *baja diferenciación ecotípica*), *poiquiloidria* y tolerancia a la desecación, todos son *plantas C₃*, necesidad de agua para la reproducción sexual, alta incidencia de "*superorganismos*" (clones), ocupación de microhábitats, *bajas tasas de evolución morfológica*, así como reducidas presiones de selección desde el com-

ponente biótico del ecosistema (altas desde el componente físico).

La mayoría de los cladogramas, como hemos visto, sugieren la separación basal de antocerotas (Figs. 9.20, 9.21). Los caracteres de mayor peso en esta discriminación son: (1) presencia única de un cloroplasto central con pirenoide (Vaughn et al. 1992), (2) meristemos intercalares en el esporófito, (3) estomas tanto en el gametófito como en el esporófito, (4) citología de la emisión de mucílagos, (5) simetría bilateral del esporófito, (6) esporangios con dos líneas de dehiscencia, (7) espermatozoides de simetría bilateral, (8) números cromosómicos bajos de $n=5$ ó $n=6$, y (9) ausencia de apéndices externos como filidios, escamas, papilas mucíferas o gametangios superficiales. Este último rasgo viene a suponer la internalización de órganos dentro de antocerotas, proceso que puede ser de naturaleza adaptativa para evitar la desecación.

Los cladogramas mencionados también muestran que las hepáticas y los musgos podrían haber evolucionado paralelamente o a partir de un ancestro común, como viene sugerido

por (1) la ultraestructura de los gametos masculinos, (2) similitud entre gametangios, (3) capacidad del gametófito para desarrollar filidios en tres filas, (4) gametófito de configuración trirradial, (5) esporófito de simetría radial y no ramificado, (6) anatomía axial similar, (7) protonema filamentosos y ramificado, (8) presencia de muchos cloroplastos por célula, y (9) división primaria del cigoto comúnmente transversal.

Otras hipótesis cladístico-moleculares son más complejas y sostienen que las hepáticas serían un grupo parafilético, con las especies foliosas más próximas a los musgos (Kranz et al. 1995). Las propuestas sobre el origen de los musgos tampoco son universalmente concordantes. Los musgos se diferencian de las hepáticas en algunos aspectos importantes como la morfología del gametófito, el cual está compuesto por caulidios portadores de filidios no divididos y generalmente nerviados, mientras que el esporófito remata en una cápsula que se eleva por la elongación de la seta antes de su maduración y cuya boca está rodeada por dientes reguladores de la dispersión de las esporas (Buck & Goffinet 2000).

Todo parece indicar que los musgos han experimentado episodios de especiación importantes durante el Cenozoico, en concordancia con la evolución de los bosques y otras formaciones de dominancia angiospérmica (Buck et al. 2000). Estas radiaciones no se habrían detenido en ecosistemas sometidos a estrés abiótico intrínseco, como queda demostrado por la extraordinaria diversidad específica y adaptativa de los musgos de zonas áridas y semiáridas (Guerra et al. 1991, Cano et al. 1993, Gallego et al. 1999).

Los caracteres adaptativos de musgos sugieren la reiteración de la evolución convergente, algo apreciable en las últimas hipótesis cladísticas (Newton et al. 2000). La convergencia habría sido especialmente significativa en el diseño del gametófito y en algunos rasgos de la ornamentación y apertura de la cápsula, así como en la perina, mientras que algunos tipos de peristoma y la ultraestructura de la espora proporcionan mayores garantías filogenéticas (Carrión et al. 1993).

En cualquier caso, los estudios sobre filogenia de musgos contienen muchos elementos de riesgo, fundamentalmente por la carencia de registro fósil y por la existencia de evolución críptica, la cual ha sido demostrada a través de

análisis de isoenzimas y secuenciación de DNA en géneros como *Leucobryum* y *Plagiomnium* (Shaw 2001). Por otro lado, resulta preocupante que las hipótesis cladísticas sobre filogenia basadas exclusivamente en datos moleculares estén ganando la batalla editorial a los estudios sobre biología de la reproducción o al desarrollo de hipótesis específicas sobre evolución adaptativa. Más lamentable todavía es que, como señalan Guerra & Cano (2000), muchos de esos estudios cladísticos (ej. Zander 1993) pretendan revolucionar las taxonomías convencionales con tan escaso bagaje experimental.

3.4. Registro fósil de cooksonioides y primeras "plantas vasculares"

Desde la primera aparición de las plantas terrestres en el registro fósil, se han hecho muchos intentos por establecer las relaciones filogenéticas entre estos primeros fósiles y las especies actuales. Sin embargo, ha existido un problema crucial: saber si las plantas terrestres en cuestión eran o no vasculares. Algunos estudios cladísticos recientes basados en rasgos morfológicos (Kenrick & Crane 1997b) han incluido un clado basal, los poliesporangiófitos, que incorporan tanto plantas vasculares como no vasculares (Fig. 9.26). De acuerdo con estos estudios, las primeras plantas terrestres pueden ser divididas en tres grupos: *poliesporangiófitos*, *traqueófitos* y *eutraqueófitos*.

Los poliesporangiófitos presentan los esporófitos ramificados con esporangios múltiples y alternancia de generaciones. El grupo incluye a los traqueófitos y, en clado separado, *Aglaophyton*. Los traqueófitos incluyen especímenes con traqueidas bien definidas (engrosamientos helicoidales, anulares o más complejos). Este grupo se divide a su vez en Rhyniopsida y Eutraqueófitos. Los primeros presentan ramificación adventicia, capa de abscisión en la base del esporangio y traqueidas tipo S (Fig. 9.12).

Durante muchos años *Baragwanathia longifolia* fue considerado el fósil cormofítico más antiguo, descrito del Devónico Inferior (405 Ma) de Victoria, Australia (Gensel & Andrews 1984, 1987, White 1990). Este fósil contiene una especie de protostela con traqueidas anulares. Las hojas aparecían en disposición helicoidal como las de los licófitos. Además se hallaron esporangios adaxiales en la base de la hoja. No hay dudas de que *Baragwanathia* es un licófito.

Baragwanathia presenta rasgos relativamente complicados. Sin embargo, de forma coetánea, tenemos otros fósiles con una estructura muy simple (Fig. 9.22). Es, principalmente, el caso de *Cooksonia*, descrita inicialmente del Devónico Inferior de las Islas Británicas (Edwards et al. 1983), y posteriormente datada en sus estratos más antiguos en Norteamérica, en torno a 428 Ma (Kenrick & Crane 1997a). Se trata de una pequeña planta de sólo unos centímetros, con ejes de ramificación dicotómica, sin apéndices foliares y terminados en esporangios cortos y reniformes, con esporas psiladas y triletas. Aunque inicialmente se demostró la presencia de traqueidas anulares en los ejes vegetativos de *Cooksonia*, hasta hoy, no se han encontrado tejidos vasculares en los ejes fértiles. Podríamos estar manejando, por tanto, dos plantas diferentes.

Otros fósiles de cooksonioides incluyen *Steganotheca*, con los esporangios truncados en el ápice, y *Uskiella*, con los esporangios más alargados. En cualquier caso, todos estos fósiles encajan bien en el concepto de *Rhyniopsida* (Kenrick & Crane 1997a). Los riniópsidos más famosos son precisamente los fósiles permineralizados del Devónico Inferior (400 Ma) del yacimiento de Rhynie, en Escocia. Este grupo incluye los géneros *Aglaophyton*, *Rhynia* y *Horneophyton*.

Aglaophyton major es una planta relativamente grande, de unos 50 cm de altura, con una parte postrada con rizoides y ejes erectos dicotómicos, algunos de los cuales terminan en esporangios elipsoidales conteniendo isósporas de pared gruesa (Rice 1994) (Fig. 9.22). En los ejes, se observó una estructura vascular parecida a una protostela. Durante mucho tiempo, esta planta fue denominada *Rhynia major*, y considerada el prototipo de origen para las plantas vasculares. Sobre la base de la carencia de traqueidas, Edwards (1986) le cambió el nombre por el de *Aglaophyton major*. Como hemos comentado, se ha postulado que la especie es isomórfica y que la generación gametofítica también tendría estomas, glándulas, cutícula y el mismo tipo de tejido conductor. El gametófito de *Aglaophyton* parece ser *Lyonophyton*, otra planta de la Rhynie Chert, con ramificación dicotómica, sin hojas y tallos terminados en anteridios. *Lyonophyton* tiene algo de haz conductor en el centro de su eje, pero la naturaleza del mismo es cuestionable (Fig. 9.24). Las dos generaciones se han unido porque comparten características epidérmicas.

Lyonophyton es similar a un briófito en la morfología general del gametóforo, la estructura de sus células conductoras y los rasgos anteridiales.

Los fósiles de *Rhynia gwynne-vaughanii* tienen un estado de preservación tan bueno que permite describir algunas características de la adaptación al ambiente terrestre (Edwards 1986). Las secciones trasversales de sus ejes muestran una organización parenquimatosa diferenciada en epidermis, córtex y estela. La protostela está equipada con traqueidas anulares conductoras y pequeñas traqueidas indiferenciadas en el centro. El tejido de xilema está rodeado por una capa de células a modo de floema. Las superficies de las partes aéreas aparecen cubiertas por algo parecido a una cutícula y también hay estomas y células guarda entre algunas células de la epidermis. Esto es una buena prueba de que los ejes eran fotosintéticos. Se sabe que las células guarda regulan la difusión externa del vapor de agua. Los rizomas prostrados presentan muchos rizoides. Los esporangios de *R. gwynne-vaughanii* son terminales y presentan paredes con varias capas de células, así como esporas con perisporio grueso y pigmentado.

Horneophyton es un esporófito de 15-20 cm de altura, descrito por Kidston & Lang (1920) del Devónico Inferior de Rhynie. La planta presenta ejes desnudos aéreos dicotómicos, con cada dicotomía produciendo un par de ramas en ángulo recto. En la base de cada eje aéreo habría presumiblemente una estructura subterránea cormoide cubierta por rizoides unicelulares. La epidermis presenta igualmente estomas y células guarda. Internamente, los ejes aéreos tienen una protostela con protoxilema en el centro y metaxilema hacia el exterior. Hacia la base cormoide, el haz vascular desaparece para ser reemplazado por un parénquima oscuro y de gruesas paredes. La capa esporógena tendría en el centro una columela y esporas triletas de paredes gruesas. La dehiscencia del eusporangio sería por una fisura apical. Estudios posteriores acabarían por demostrar que tanto la columela como los esporangios de *Horneophyton* eran ramificados y que podía haber hasta 4 ramas por esporangio (Taylor & Taylor 1993).

Horneophyton ha sido el foco de una buena cantidad de especulación acerca del origen de la alternancia de fases (Fig. 9.23). A comienzos de siglo, se había generado la idea de que las primitivas plantas vasculares se habían origina-

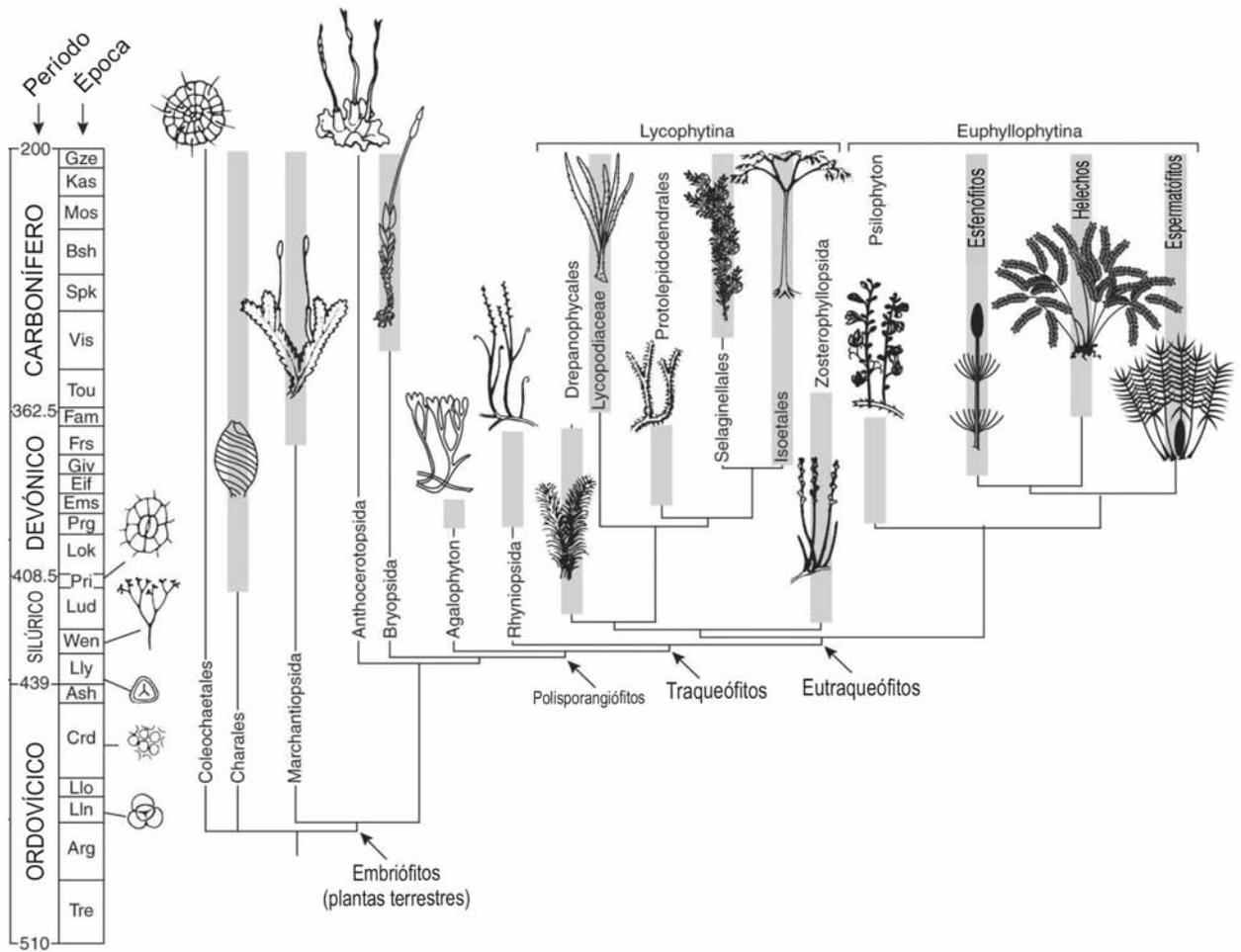


Figura 9.26. Relaciones filogenéticas entre los embriofitos actuales y los principales representantes fósiles. El cladograma se basa en datos morfológicos. Adaptado de Kenrick & Crane (1997b) y Willis & McElwain (2002)

do desde ancestros briofíticos parecidos a *Anthoceros*. El descubrimiento de *Rhynia* y *Horneophyton* parecían proporcionar evidencias que apoyaban esta idea. Desde el registro fósil, parecía que plantas como *Horneophyton* y, en menor grado *Sporogonites*, proporcionaban fases intermedias entre briófitos y plantas vasculares. Sin embargo, es necesario asumir un tipo progresivo de evolución desde un esporófito simple y dependiente hasta un esporófito complejo.

Otro fósil cuya historia botánica ha estado rodeada de controversias ha sido *Psilotum nudum*, un arbusto viviente con ramificación dicotómica tridimensional y esporangios terminales sobre cortos ejes laterales. Hasta hace poco, esta simple planta se consideró como un fósil viviente encuadrable en Rhyniopsida. Sin embargo, la conexión se debe a un análisis exclusivamente superficial. Cabe mencionar, en primer lugar, la completa ausencia de registro fósil para los riniópsidos después del Devónico

Medio. Por otro lado, está la estructura portadora de esporas en *Psilotum*, la cual es en realidad un sinangio. Este representa un sistema de ramas condensado con esporangios terminales asociados con unidades foliares. El descubrimiento de *Rhenalia*, llevó Gensel (1976) a considerar que *Psilotum* derivaría de ancestros como Rhyniopsida, pero no sería un riniópsido.

Rhenalia presenta esporangios similares a los de *Cooksonia* y *Uskiella*, que tienen ramificación dicotómica en todos los ejes aéreos, *Rhenalia* muestra una ramificación dicotómica en las partes distales, pero pseudomonopódica en la base. Lo más interesante es la tendencia a condensarse los esporangios, algo que podría culminar en formas sinangiadadas como *Psilotum*.

Como han enfatizado Stewart & Taylor (1993), estas primeras formas “briocormofíticas” presentan numerosos problemas de encuadre taxonómico, aparte de los dilemas filogenéticos. Muy exitosamente, Taylor (1988)

introdujo el término artificial de *cooksonioides* para aliviar todos los problemas de clasificación de estos grupos ancestrales con características tan ambiguas.

3.5. Distribución biogeográfica de las primeras plantas terrestres

Basándose en el registro palinológico, Kenrick & Crane (1997b) sugieren la existencia de tres biozonas durante el intervalo temporal que cubriría desde el Ordovícico Medio hasta el Devónico Superior:

1. *Epoca Eoembriófítica* (476-432 Ma, Ordovícico Medio-Silúrico Inferior). Evidencia de tétradas con pared resistente y configuración tetraédrica.
2. *Epoca Eotraqueofítica* (432-402 Ma, Silúrico Inferior-Devónico Inferior). Incremento de las esporas triletas libres, con mayor complejidad en los tipos de perisporio. Primeras evidencias incuestionables de tubos, traqueidas, cutículas y estomas. Primeras evidencias de microfósiles incluyendo ejes de hasta 10 cm y estructuras reproductoras.
3. *Epoca Eutraqueofítica* (389-354 Ma, Devónico Medio-Superior). Incremento de esporas y microfósiles, de la diversidad de plantas vasculares, aparición y diversificación de muchos grupos esporofíticos.

En principio, se asumió que la distribución de plantas en la fase eotraqueofítica fue cosmopolita. Sin embargo, durante los últimos años hay muchas evidencias de provincialización ya desde los primeros estadios de evolución de plantas terrestres (Wnuk 1996). Así, se han reconocido cinco unidades biogeográficas para la época eotraqueofítica: la región de Siberia-Laurusia septentrional, Kazakhstan, Laurusia meridional-China, Australia y Gondwana. Cada una tenía una flora distintiva, aunque también un contingente común (Fig. 9.27).

4. Morfoespacios para la vida embriófítica

4.1. Características del paisaje semiacuático

A la hora de interpretar los paseos adaptativos en el sentido de Niklas (1997), el cambio de hábitat supone un problema particular: el organismo terrestre multicelular debe haber pasado a través de un “cuello de botella”, o bien el ancestro acuático puede haber tenido una aptitud baja en su medio original. Estas dos posibilidades no son mutuamente excluyentes, sobre todo si el ancestro de las primeras plantas terrestres vivió en un hábitat periódicamente inundable y periódicamente expuesto al aire.

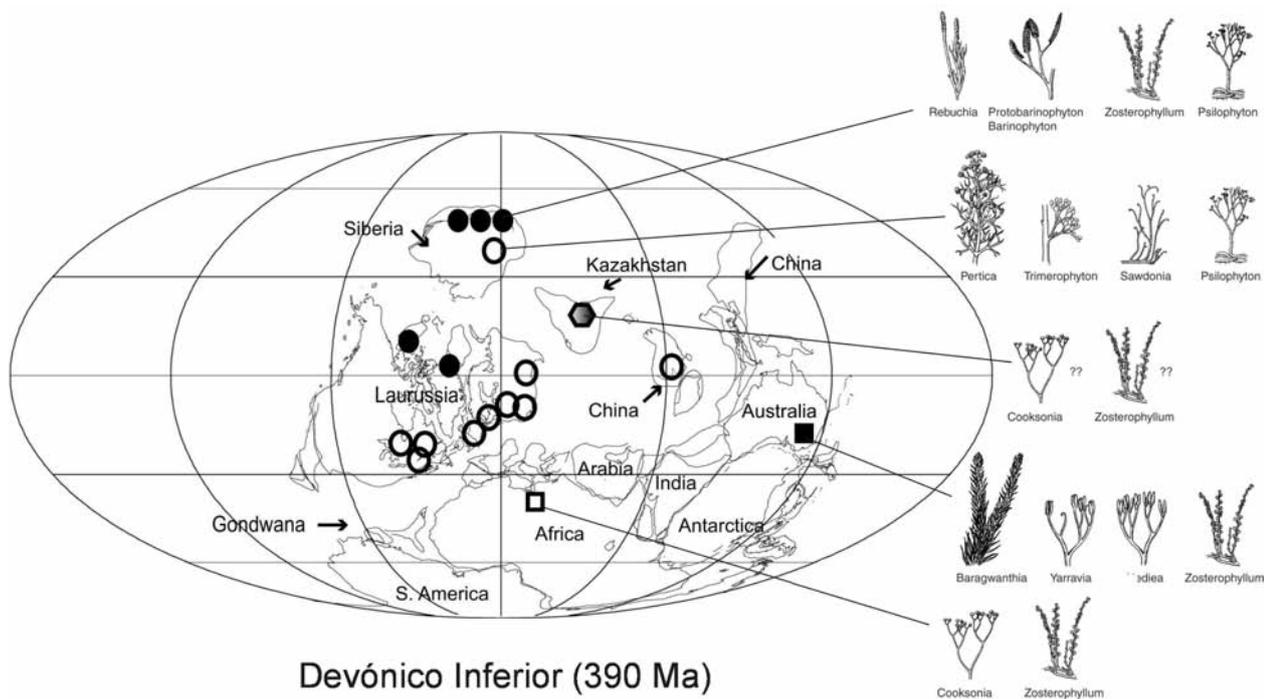


Figura 9.27. Distribución biogeográfica de las primeras plantas terrestres entre 417 y 390 Ma. Proyecto *PaleoMap*. Willis & McElwain (2001) y Raymond (1987)

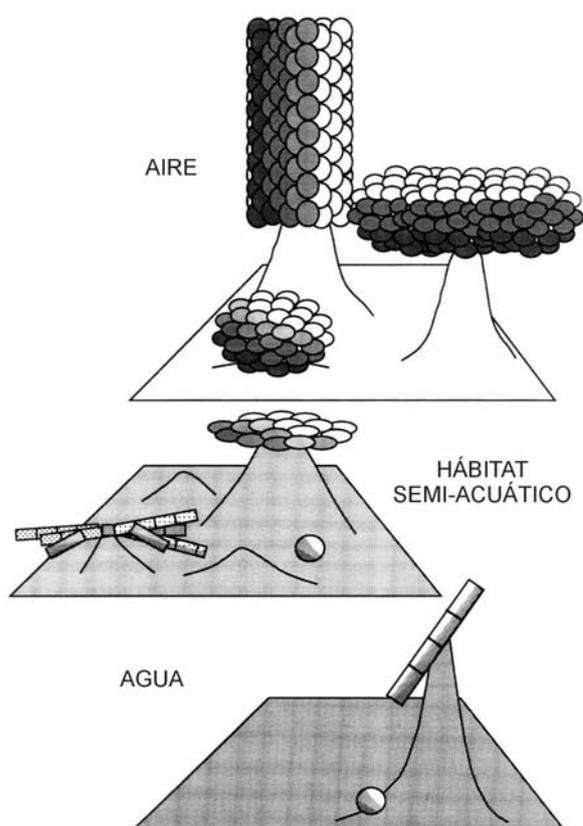


Figura 9.28. Relaciones hipotéticas entre picos y valles de la interfase entre los paisajes acuático, semiacuático y terrestre. En el paisaje acuático, la forma óptima es filamentosos, en el semiacuático un esferoide oblado, y en el terrestre un cilindro y un gran esferoide oblado. Niklas (1997)

Con algunos supuestos que no vamos a detallar, un paseo adaptativo en el paisaje semiacuático indica que *la morfología vegetal óptima es un esferoide oblado y pequeño adpreso al sustrato* (Fig. 9.28). Esta combinación de morfología y orientación resuelve el conflicto entre el aire y el agua. No obstante, el paisaje semiacuático representa un dominio exitoso para una gran variedad de morfologías, entre las cuales podemos mencionar la estructura basada en filamentos densamente ramificados de células cilíndricas cortas. Por otro lado, resulta significativa la semejanza entre *Coleochaete* y la morfología preferente (Fig. 9.3).

4.2. Paseos adaptativos por el paisaje terrestre

La multicelularidad es un requisito previo para la supervivencia, crecimiento y reproducción en el medio terrestre. La compartimentación del cuerpo vegetal en diferentes tipos de células y tejidos resulta necesaria para enfrentarse a los requerimientos fisiológicos, en mutuo conflicto,

que suponen la preservación del agua y el intercambio de gases. La diferenciación celular es también necesaria para regular la difusión pasiva de gases y proporcionar un flujo de agua que compense las pérdidas por los tejidos aéreos. Las especies unicelulares pueden sobrevivir en microhábitats muy hidratados, pero cuando se exponen al aire desecante, mueren o quedan suspendidas en sus actividades metabólicas.

La compartimentación también es necesaria para la reproducción sexual en ambiente terrestre. La formación de espermatozoides y ovocélulas, o esporas adaptadas a sobrevivir al aire libre, requiere una construcción multicelular. Aparte de los clorófitos, otros grupos algales han evolucionado la multicelularidad, pero por razones que no se conocen, la mayoría de estos grupos no fueron tan exitosos a la hora de colonizar los hábitats dulceacuícolas (Van den Hoek et al. 1999). Incluso entre las algas verdes, sólo las carofíceas parece que son realmente exitosas en estos hábitats.

¿Por qué invadir la tierra? Sabemos que ésta presenta un buen cohorte de dificultades fisiológicas. Tengamos en cuenta que las masas de agua efímeras son un ambiente ecológicamente impredecible que se puede desecar rápidamente; un medio que, como hemos visto, tiende a ser ocupado por organismos pequeños que crecen y alcanzan la madurez sexual mucho más rápidamente que los organismos grandes. Así, el borde de una masa de agua temporal proporciona los dos ingredientes principales para invadir la tierra: un hábitat con presiones intensas de selección que favorecerán a las plantas que puedan sobrevivir al aire libre, y pequeñas plantas con altas tasas de reproducción y mutación. Como quiera que las antiguas algas verdes que vivían en ambiente desecante, estaban repetidamente expuestas a estas condiciones, parece coherente que algunas colonizaran la tierra.

4.3. Briófitos

El paseo adaptativo a través del paisaje terrestre identifica las morfologías básicas de la mayor parte de los briófitos. Sin excepción, *la generación esporofítica de las plantas terrestres no vasculares tiene morfología cilíndrica, mientras que la generación gametofítica de vida libre es, o bien taloide, o bien cilíndrica* en su apariencia general (Fig. 9.25). Además de ello, hay que tener en cuenta que estas morfologías concuerdan con los papeles reproductores de

ambos organismos. El gametófito debe producir gametos, permitir la fecundación y alimentar al embrión en desarrollo dentro del arquegonio.

Todas estas obligaciones requieren un acceso más o menos ininterrumpido al agua, el cual puede conseguirse en plantas que se adosen a un sustrato húmedo. El esferoide oblado y el cilindro son igualmente eficientes si la planta está postrada. Las generaciones gametofíticas de algunas especies han adoptado la morfología del esferoide oblado o del cilindro. Así, en contraste con el esporófito, morfológicamente más conservativo, *el gametófito muestra una cierta esquizofrenia morfológica*, la cual puede estar relacionada con el hecho de que se trata de la generación de vida más larga y por tanto la que tiene la responsabilidad primaria del crecimiento vegetativo y la supervivencia, año tras año en algunos casos.

La generación esporofítica vive menos tiempo y depende de la gametofítica para la generación de nutrientes y agua. Su papel reproductor es producir, lanzar y dispersar esporas. Desde una perspectiva geométrica, este papel se ejecuta mejor con una geometría cilíndrica vertical. Cuanto mayor sea la altura desde la que se lancen las esporas, mayor será la probabilidad de que tenga lugar una dispersión a larga distancia. El cilindro, además, es mecáni-

camente muy estable. Quizá el *carácter conservativo de la morfología esporofítica de briófitos sea más la consecuencia de una presión de selección intensa sobre el papel reproductor que sobre su función vegetativa*.

4.4. Plantas vasculares

Ya hemos visto que las presiones adaptativas de un gametófito son diferentes de las de un esporófito y esto puede que explique en términos globales, el éxito o supremacía de la generación esporofítica en el contexto terrestre. Hemos visto también cual es el orden de aparición de las principales innovaciones de los traqueófitos (Fig. 9.31).

Las primeras plantas vasculares se diversificaron rápidamente en términos de complejidad morfológica. Gran parte de esta diversificación tuvo lugar durante el Devónico, un período que contempló las primeras megáfilas, raíces, meristemas laterales y hábito arborescente.

En gran medida, *el Devónico fue el período más importante de la historia de las plantas*. En términos de paseos adaptativos, sin duda que lo es. No obstante, las primeras plantas vasculares tuvieron unos comienzos muy humildes en términos de morfología, con esporófitos ramificados dicotómicamente en ejes cilíndricos con

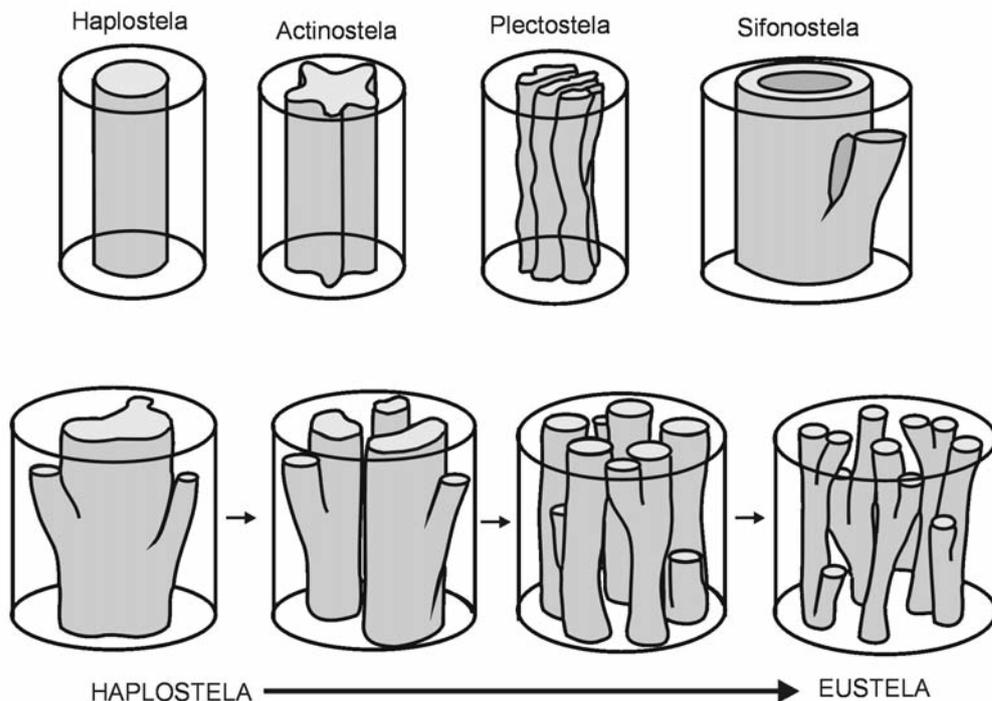


Figura 9.29. Anatomía estelar (zonas con sombra: xilema primario) y transformaciones anatómicas que caracterizan la evolución de la eustela desde una haplostela lobulada. Niklas (1997)

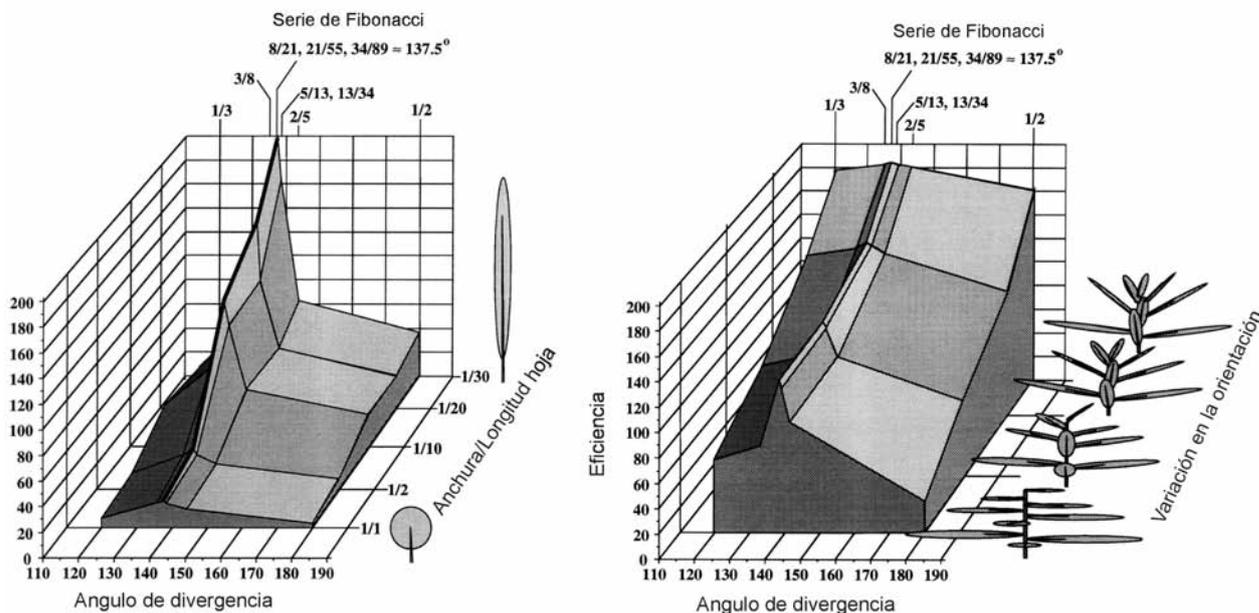


Figura 9.30. Itinerarios adaptativos maximizando la eficiencia de intercepción luminosa a través del morfoespacio filotáctico para el cual varía la forma de la hoja (izquierda) y la orientación relativa sobre el tallo (ángulo de deflacción, derecha). El ángulo de divergencia óptimo es $137,5^\circ$, justo el ángulo previsto en las series de Fibonacci. Las morfologías foliares circulares son las menos eficientes con independencia del ángulo de divergencia, mientras que las morfologías lineares son las más eficientes (izquierda). Las morfologías con hojas orientadas horizontalmente son las menos eficientes (derecha). Niklas (1997)

porciones reproductoras terminales y sistemas rizomatosos basales y horizontales (Fig. 9.22). Los meristemos eran apicales y producían dicotomías idénticas, carecían de meristemos laterales y por lo tanto no podían producir tejidos como el corcho o el leño.

Niklas (1997) ha construido el morfoespacio de los traqueófitos primitivos basándose en sólo seis variables: longitud del eje, grosor del eje, probabilidad de ramificación, ángulo de rotación entre cada par de ejes y el plano horizontal y ángulo de bifurcación entre dos telomas del mismo origen. Después, el modelo se complica enormemente, pero el resultado de las simulaciones tiene un poder explicativo considerable.

Casi todas las simulaciones comienzan con una morfología tipo *Cooksonia* y luego el modelo va identificando picos en los fenotipos de licopodios arborescentes como *Lepidodendron*, los esfenófitos arborescentes como *Calamites*, las progimnospermas como *Archaeopteris*, las pteridospermas como *Medullosa*, los primeros trimerófitos como *Psilophyton*, etc. Todos ellos cumplen una topología adecuada en términos de intercepción de la luz, soporte mecánico y producción y dispersión de esporas.

Uno de los problemas esenciales, no explicado por la teoría de los telomas, es el relativo a la *filotaxis*. La hoja ha evolucionado independientemente en al menos seis grupos de linajes vegetales (hepáticas, musgos, licopodiófitos, esfenófitos, helechos y espermatófitos). La filotaxis es un proceso que está bajo control genético y varía poco como consecuencia de los cambios externos ambientales (con la excepción de la longitud del día). La precisión del desarrollo con el cual las hojas se disponen en los meristemos apicales de algunas plantas es impresionante. Niklas (1994, 1997) ha construido morfoespacios para la filotaxis basándose en las *series de Fibonacci* (Fig. 9.30). También ha considerado otros aspectos como la anatomía vegetal, desde un tallo con un anillo fotosintético justo debajo de la superficie un haz conductor de agua central a través de un tejido interno no fotosintético,.... Estos modelos predicen el tipo de haz vascular, el tamaño vegetal, la distribución de los tejidos de crecimiento en el tallo, la evolución de la estela (Fig. 9.29), los cambios en la anatomía del xilema o incluso la evolución del tegumento ovular. En este último caso, cabe mencionar la integración de las fun-

RADIACIÓN DEVÓNICO-CARBONÍFERA DE TRAQUEÓFITOS Y APARICIÓN DE LOS PRIMEROS BOSQUES

1. Introducción

A finales del Devónico existe ya una gran diversidad de plantas terrestres, cuyo encuadre taxonómico no ha sido todavía resuelto a satisfacción de todos los investigadores. Estas dificultades en el proceso de clasificación no son más que un reflejo de la extraordinaria complejidad de formas existentes y de las intrincadas relaciones evolutivas entre los representantes fósiles y las especies actuales. Por añadidura, la radiación devónica de plantas vasculares fue sorprendentemente rápida y así, la paleosecuencia no proporciona la resolución suficiente en el establecimiento de filogenias.

El Devónico (417-354 Ma), que se puede considerar un período de “excitación” evolutiva homologable con la “explosión cámbrica” de animales, dará paso a una etapa, el Carbonífero (354-290 Ma), durante la cual se acentúan los procesos de diversificación interna en los grupos ya existentes. *Mientras el Devónico supone la ocupación de nichos ecológicos, el Carbonífero es un período de competencia y adaptación, una fase de sofisticación y complejación de relaciones paleoecológicas, la cual tuvo como consecuencia primordial la aparición de los primeros bosques.*

Durante el Carbonífero, amplias extensiones de Europa y Norteamérica, entonces en una posición ecuatorial, estuvieron ocupadas por inmensos bosques pantanosos de pteridófitos. Una de las mayores cuencas carboníferas fue la *parállica*, que se extendía desde Irlanda hasta Polonia, incluyendo Inglaterra, el norte de Francia, Bélgica, Holanda y la mayor parte de Alemania. Las floras carboníferas han sido muy bien estudiadas, en parte por su magnífico estado de preservación, pero principalmente porque se asocian a los mayores depósitos de combustibles fósiles del registro geológico.

2. Diversificación inicial

2.1. Tendencias generales

Las adaptaciones que siguen a la fase inicial de colonización terrestre desde el Ordovícico-Silúrico se pueden resumir como sigue:

1. *Evolución estelar.* Resulta importante para el transporte eficiente de agua y nutrientes, así como para proporcionar soporte. Hay evidencias de estructuras estelares progresivamente más complejas desde el Devónico:

Protostela. Haz macizo de tejido vascular en el cual el floema rodea al xilema o se encuentra esparcido en su interior. Los tallos de muchos traqueófitos primitivos y raíces de algunos helechos son protostélicos; también los tallos jóvenes de licófitos y esfenófitos.

Sifonostela. Hay una médula central, y un xilema y un floema que forman un cilindro alrededor de la médula. En la sifonostela hay a menudo lagunas foliares. Aparece en helechos, licófitos y esfenófitos arborescentes.

Eustela. Sistema de haces discretos alrededor de una médula. Se sugiere que la eustela de espermatófitos evolucionó directamente de la protostela. La eustela se observa por primera vez en progimnospermas.

2. *Evolución de mecanismos de soporte adicionales.* Por añadidura a las ventajas biomecánicas proporcionadas por la evolución estelar, cada uno de los principales grupos evolucionó mecanismos de soporte adicionales. Sería el caso del córtex secundario de licófitos, del crecimiento secundario del xilema y floema en esfenófitos, y del incremento del sistema de rizomas que se da en helechos.

3. *Evolución de las hojas*

Micrófilas. Hojas que contienen un sólo haz de tejido vascular, habitualmente pequeñas.

Se suelen asociar con tallos que poseen protostelas.

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

4. *Evolución del ciclo vital: de la homosporia a la heterosporia.* Desde el Devónico, la evidencia fósil sugiere 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, como veremos, será la *endosporia megasporal*. Antes del Devónico Medio, todas las plantas son homospóricas. En el Devónico Superior, sin embargo, disponemos ya de una gran variedad de ciclos heterospóricos.

2.2. Teoría de los telomas e hipótesis heterocrónicas

La idea de que los organismos están compuestos de módulos morfológicos, los cuales se pueden combinar y metamorfosear en órganos diferentes, es la base del concepto de homología y resulta fundamental para la investigación en biología comparada (Kaplan 2001). En las plantas, como en otros organismos, uno puede concebir una jerarquía estructural, en el ápice de la cual se encuentran las hojas, los pétalos, las semillas y las flores, las cuales no sólo están compuestas de partes estándar sino que parecen estar relacionadas entre sí. La *teoría telomática* pretende explicar el origen y desarrollo de órganos vegetales complejos desde unidades básicas multicelulares llamadas telomas. Dicha teoría fue postulada por Walter Zimmermann (1952), sobre la idea preliminar de que el "tipo *Rhynia*" representaba una morfología primitiva que, por modificación evolutiva de sus partes, había producido las plantas vasculares más evolucionadas con raíces, tallos, hojas, sistemas vasculares más complejos y esporangios protegidos.

Un *teloma* es la porción del sistema de ramificación primitivo desde el punto más distal de la dicotomía hasta el ápice de la rama. Si la rama termina en un esporangio, es costumbre llamarla *teloma fértil*, si no *teloma vegetativo*. Hay porciones del sistema que conectan telomas y *mesomas*. Dos o más telomas, bien fértiles o vegetativos, conectados por mesomas,

comprenden un *haz de telomas*. De acuerdo con la teoría de Zimmermann, los telomas habrían sido sometidos a ciertos procesos evolutivos (Fig. 10.9, 10.17, 10.19, 10.22).

El proceso llamado *culminación* acontece en aquellas partes del sistema donde una rama de un par sobrepasa en crecimiento a la otra. Los ejes principales producidos de esta forma llegan a ser los tallos, mientras que las ramas subordinadas representan los comienzos de las ramas laterales o de las hojas. Los sistemas de ramificación así denominados se denominan *pseudomonopódicos*. La extrapolación de este proceso unida a la reducción de los laterales resulta en un sistema de ramificación donde hay un eje principal reconocible, un raquis y un nervio medio.

El proceso de *reducción* de un haz de telomas ya culminado ha sido usado por Zimmermann para explicar el origen de las hojas de licópsidos y esfenópsidos, así como las hojas aciculares de coníferas. La reducción resultaría si la actividad del meristemo terminal de cada teloma fuera suprimida de modo que la ramificación decreciera o fuera eliminada y las longitudes de los telomas y mesomas se redujeran. Culminación y reducción son procesos muy relacionados, y no se suele poder averiguar si han intervenido por separado o en conjunción.

La *planación* es otro importante proceso. Las ramas tridimensionales acaban por disponerse en un solo plano. Después se produce un relleno con tejidos fotosintéticos entre las ramas aplanadas para formar una estructura foliar con lámina de nerviación dicotómica. De la fusión de dicotomías contiguas surge la nerviación reticulada que aparece en algunos helechos y gimnospermas. En general, cuando hay una fusión lateral de estructuras, al proceso se le llama *singénesis*.

El atractivo de la teoría de los telomas reside en el hecho de su economía explicativa y en su aparente aplicabilidad a lo largo de una amplia variedad de órganos y taxa (Kenrick 2002). En su configuración dialéctica, esta teoría se ha visto influenciada por el desarrollo de la *Síntesis*. No en vano, Zimmermann (1952, 1976) proporciona un buen ejemplo de ascensiones gradualistas. El descubrimiento del papel de las heterocronías en la evolución de los primeros embriófitos (Stewart & Rothwell 1993, Rothwell & Serbet 1994, Crane & Kenrick 1997, Bateman et al. 1998) ha proporcionado hipóte-

sis alternativas, algunas de las cuales quedan bien recogidas en el concepto de parasaltación de Bateman & DiMichele (2002).

De todo ello resulta que, aunque los mecanismos evolutivos podrían tener poco que ver con las descripciones de Zimmermann, la secuencia de eventos no deja de ser plausible. De hecho, algunas de las hipótesis filogenéticas de Zimmermann (1952) han sido confirmadas en los años posteriores. Es el caso de la monofilesis de plantas terrestres o del carácter basal de riniófitos (Kenrick & Crane 1997a, Pryer et al. 2001, Schneider et al. 2002).

2.3. Riniófitos, zosterofilófitos y trimerófitos: características y relaciones filogenéticas

Los elementos primarios en la radiación devónica son los riniófitos, zosterofilófitos y trimerófitos (Kranz & Huss 1996). Casi todas las evidencias fósiles y moleculares sugieren que los licófitos actuales derivan de zosterofilófitos y que tanto los helechos como los esfenófitos y espermatófitos evolucionaron desde trimerófitos (Fig. 10.1).

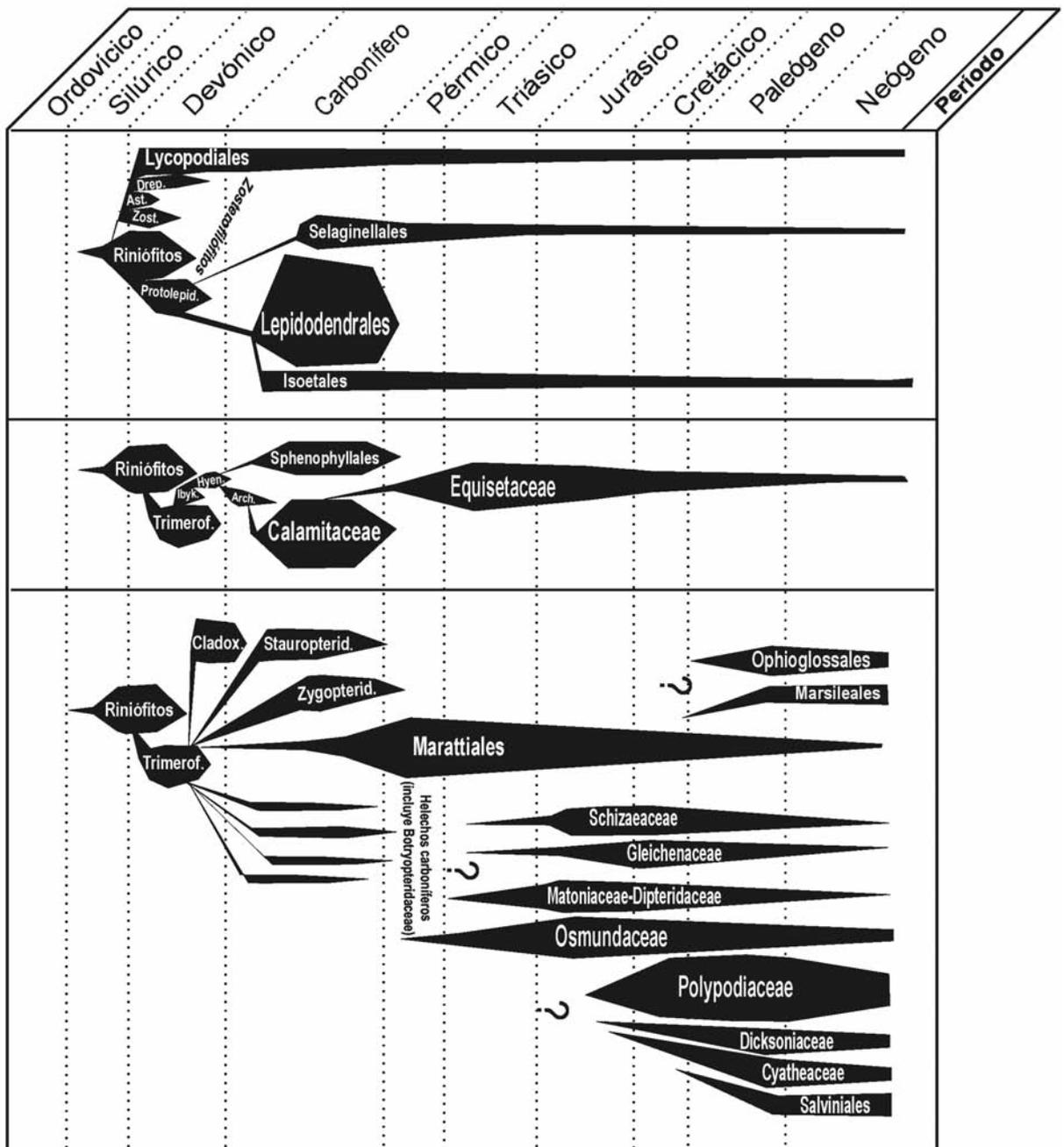


Figura 10.1. Relaciones filogenéticas y cronológicas de licófitos, esfenófitos y helechos. Adaptado de Stewart & Rothwell (1993)

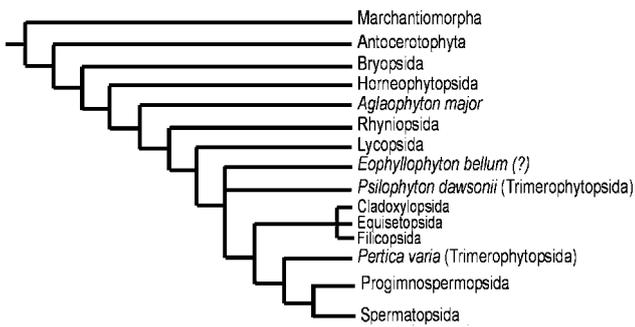


Figura 10.2. Relaciones filogenéticas entre los embriófitos, de acuerdo con el proyecto *Tree of Life* (<http://wysiwyg://59/http://tolweb.org/tree>)

El complejo ancestral común estaría configurado por formas similares a los riniófitos (Fig. 9.22). Como veremos, algunos licófitos y esfenófitos adquirieron un desarrollo anatómico notable y, sobre todo, una importancia ecológica impresionante durante el Carbonífero. El paso de las pequeñas plantas arbustivas, de no más de 60 cm del Silúrico inferior hasta los grandes árboles carboníferos (algunos mayores de 60 m), llevó unos 75 millones de años. Las consecuencias de estas conclusiones filéticas sobre el sistema de clasificación son variopintas (Willis & McElwain 2002) y no serán objeto de discusión aquí. En el esquema de *Tree of Life* se asume la monofilesis de las plantas vasculares y se otorga el rango de subdivisión a los pteridófitos y espermatófitos.

Los riniófitos incluyen las formas ancestrales, anatómicamente más sencillas, como *Cooksonia*, *Rhynia*, *Fusitheca*, *Aglaophyton*, *Horneophyton*, *Steganotheca* y *Uskiella*. Se trata de un grupo de origen silúrico, con algunas especies sobreviviendo hasta el Devónico Superior (354 Ma). Los estudios de Kenrick & Crane (1997a, b) sitúan a los géneros *Aglaophyton* y *Horneophyton* como representantes de un grupo de formas transicionales entre briófitos y traqueófitos (Figs. 9.22, 9.24), en algunos casos, con alternancia isomórfica de generaciones, como sería el caso comentado de *Aglaophyton-Lyonophyton*. Otros géneros, como *Cooksonia* o *Tortilicaulis* podrían representar los ancestros comunes a todas las plantas vasculares. Los riniófitos, por tanto, serían un grupo parafilético.

El registro de riniófitos es fragmentario y existen muchos aspectos oscuros por dilucidar en términos de filogenia. Por ejemplo, la falta de correlación entre mesofósiles y microfósiles y entre la bioestratigrafía de los tipos morfoló-

gicos y ultraestructurales de las esporas (Edwards 2000, Edwards & Wellman 2001).

Los *zosterofilófitos* comparten muchos caracteres primitivos con riniófitos, ya que ambos grupos engloban plantas herbáceas con ramificación dicotómica o pseudomonopódica, esporangios terminales, isosporia y protostela. No obstante, difieren en tres aspectos sustanciales: *la posición lateral de los esporangios*, el hecho de que éstos sean globosos o reniformes y con *dehiscencia transversal* a lo largo del eje distal y, finalmente, la *protostela* exarca y masiva de los ejes aéreos (Fig. 10.3). El género principal es *Zosterophyllum*, una planta devónica de unos 15 cm, que presenta traqueidas anulares y escalariformes y carece de estomas en las ramas basales. Esto sugiere que se trataba de un organismo que vivía en ambientes pantanosos o semiacuáticos. Otros géneros similares son *Gosslingia* y *Rebuchia*, también del Devónico. *Sawdonia* es característico por su

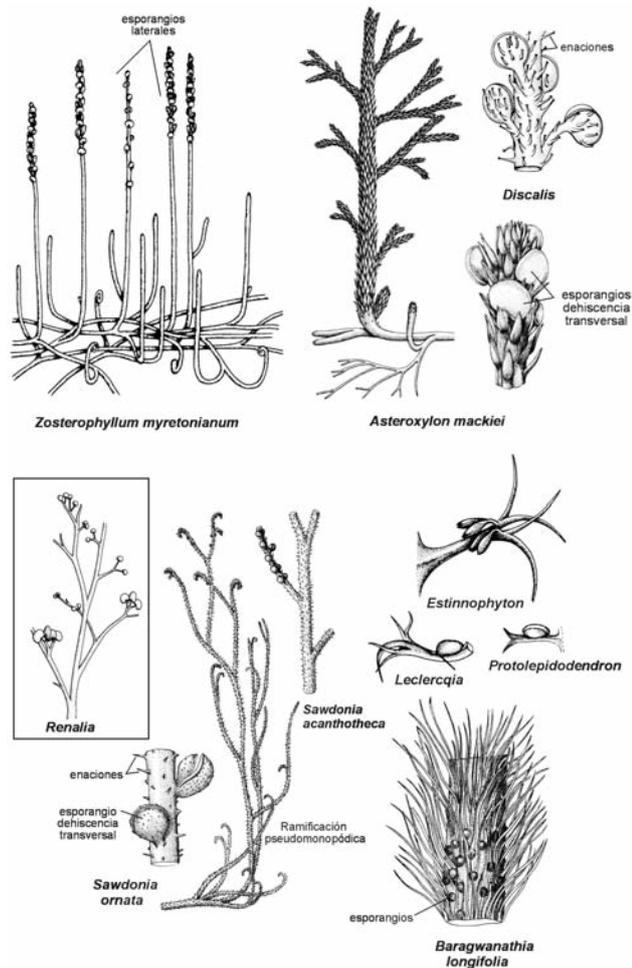


Figura 10.3. Zosterofilófitos y prelicófitos (incluyendo Protolpidodendrales). Stewart & Rothwell (1993), Taylor & Taylor (1993) y Cleal & Thomas (1999)

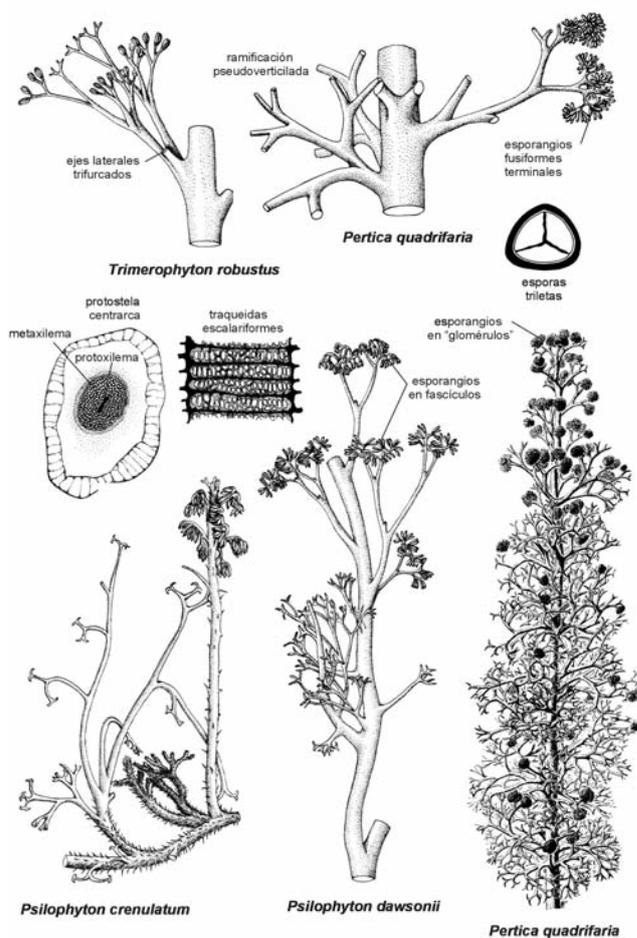


Figura 10.4. Ejemplos de trimerófitos. Banks (1970), Stewart & Rothwell (1993) y Taylor & Taylor (1993)

ramificación pseudomonopódica, los ápices circinados y las enaciones a modo de espinas.

Algunos fósiles han sido considerados *transicionales entre zosterofilófitos y licófitos* (Fig. 10.3). Sería el caso del fósil permineralizado *Asteroxylon mackiei*, de la Rhynie Chert (Gensel & Andrews 1984), superficialmente similar al licófito actual *Huperzia selago*. *Asteroxylon* presenta una actinostela masiva, enaciones de mayor desarrollo que los géneros anteriores y esporangios reniformes con dehiscencia transversal. Stewart & Rothwell (1993) consideran que géneros como *Sawdonia* y *Asteroxylon* representarían un nexo morfológico en la evolución de las micrófilas y esporangios adaxiales desde *Zosterophyllum* hasta los licófitos (o prelicófitos) herbáceos como *Baragwanathia*, *Estinnophyton*, *Leclercqia* y *Protolepidodendron* (Fig. 10.1), generalmente reunidos en los órdenes *Drepanophycales* y *Protolepidodendrales* (Taylor & Taylor 1993).

Los *trimerófitos*, siendo todavía homospóricos, protostélicos y afilos, alcanzan un grado de

complejación mayor en lo que concierne a su sistema de ramificación y a los tipos esporangiales (Fig. 10.4). La ramificación principal es *pseudomonopódica* y las ramas laterales son dicotómicas o trifurcadas, terminando a veces en fascículos de *esporangios fusiformes* emparejados, cuya dehiscencia es longitudinal. La presencia de hipodermis es otro rasgo distintivo de los trimerófitos respecto a los riniófitos, de los cuales se asume que derivan (Kenrick & Crane 1997a). La protostela, como en riniófitos, es centrarca, pero de mucho mayor desarrollo (Fig. 10.4). Los géneros más importantes son *Trimerophyton* y *Psilophyton*, ambos del Devónico. Algunas especies, como *Psilophyton microspinosum*, *P. charientos* y *P. crenulatum*, evolucionaron enaciones, como los zosterofilófitos. Las especies de *Pertica* eran plantas robustas y muy ramificadas que alcanzaron hasta un metro de altura, con ramificaciones secundarias tetrásticas progresivamente condensadas hasta formar una estructura a modo de verticilo, y esporangios agrupados en densos fascículos (Fig. 10.4).

Debido a la versatilidad de sus sistemas de ramificación, los trimerófitos tienen gran importancia filogenética y resultan fundamentales para comprender el origen de los esfenófitos, helechos y progimnospermas. En la mayor parte de los cladogramas, *los trimerófitos se presentan como un grupo parafilético* (Pryer et al. 2001). *Psilophyton dawsonii* es a menudo considerado como la forma inmediatamente ancestral a helechos, cladoxilópsidos y esfenófitos, mientras que *Pertica varia* lo sería para las plantas con semillas (Fig. 10.2).

Existen numerosos fósiles que, compartiendo rasgos de riniófitos, zosterofilófitos y trimerófitos, muestran otras características que dificultan su encuadre taxonómico. Es el caso de *Adoketophyton subverticillatum* y *Eophyllophyton bellum* y *Celatheca beckii*, del Devónico Inferior de la *Formación Posongchong*, en el sureste de China (Shou-Gang & Gensel 2001). Presentando una morfología general primitiva, *Eophyllophyton* y *Celatheca* muestran, sin embargo, los esporangios en estructuras terminales similares a los megasporófilos de algunas pteridospermas (Fig. 10.5).

Otro enigma evolutivo viene dado por las escamas que envuelven parcialmente a los esporangios de *Adoketophyton* (Fig. 10.5). La histología de estas escamas no es concluyente respecto a su posible carácter foliar (Shou-Gang

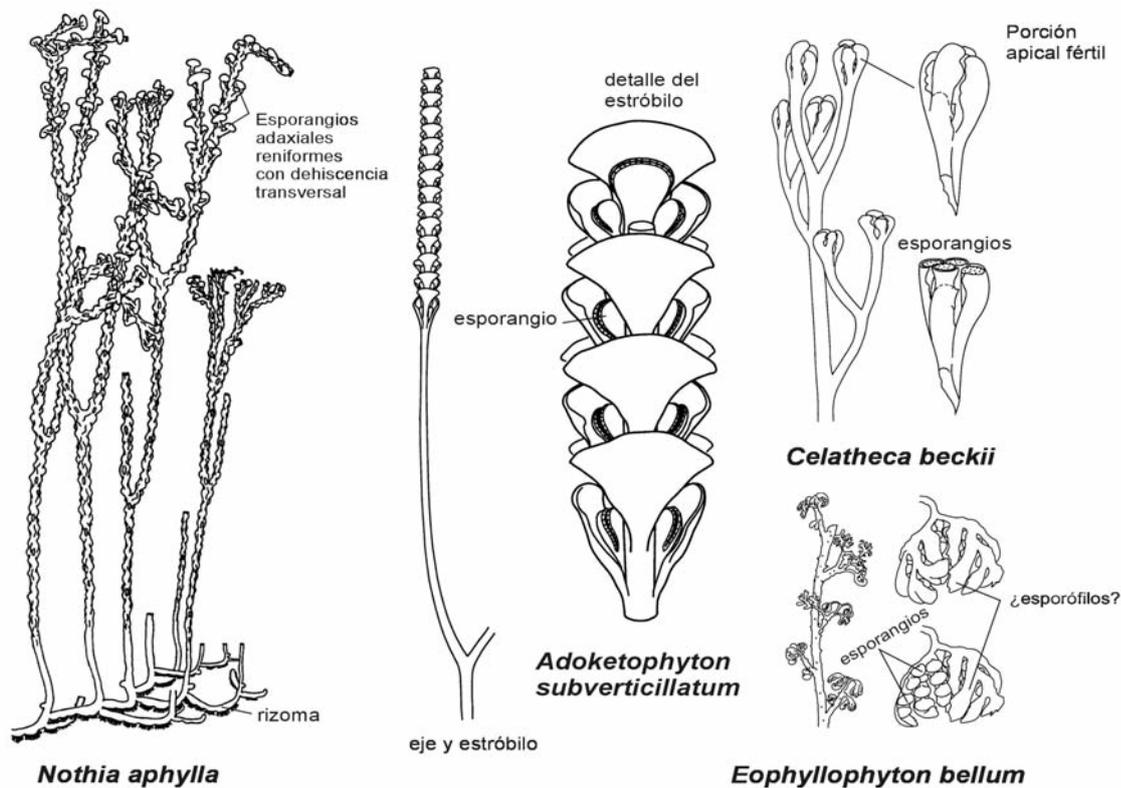


Figura 10.5. Algunos fósiles paleozoicos importantes en la evolución de plantas vasculares, pero de afinidades taxonómicas inciertas. Gensel & Edwards (2001)

& Gensel 2001). El caso de *Nothia aphylla*, una planta del Devónico Inferior de Rhyne (Fig. 10.5), es particular por sus rasgos anatómicos, entre los que se incluyen células de gran tamaño, la presencia de un parénquima vascular en los rizomas y los estomas situados en emergencias de la epidermis (Kerp et al. 2001).

3. Licófitos: evolución de micrófilas y esporangios adaxiales

3.1. Origen desde zosterofilófitos

Los licófitos se caracterizan por la presencia de micrófilas y esporangios adaxiales. Existen tres órdenes con representantes actuales, a saber, Lycopodiales, Selaginellales e Isoetales. De estos representantes, cabe destacar los géneros *Lycopodium*, *Huperzia*, *Selaginella* e *Isoetes* (Fig. 10.6), auténticos fósiles vivientes y representantes herbáceos de una estirpe de grandes árboles que llegaron a dominar los bosques del Carbonífero.

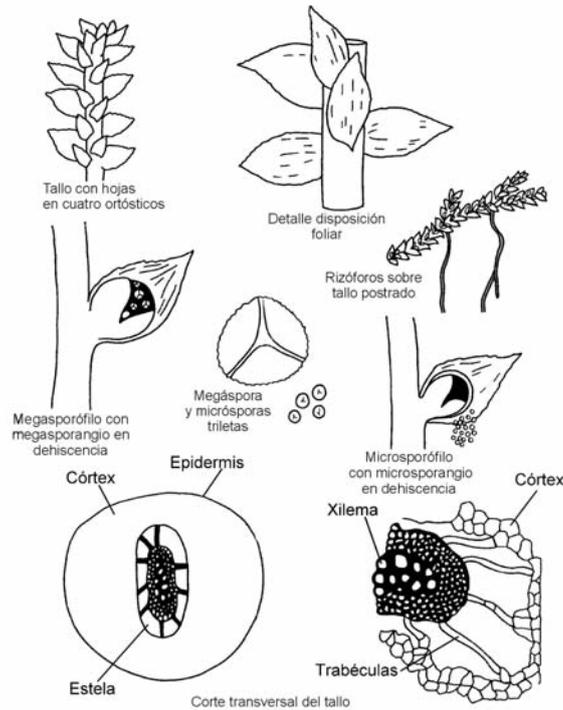
Stewart & Rothwell (1993) han establecido una línea transicional entre zosterofilófitos y licófitos que estaría representada por la secuencia *Sawdonia*, *Kaulangiophyton*, *Discalis* y *Asteroxylon* (Fig. 10.1). Estas formas tenían

enaciones no vascularizadas y esporangios terminales sobre ramas laterales. Como en los licófitos, sin embargo, las protostelas eran masivas y exarcas y los esporangios, reniformes o globosos, se abrían a lo largo de un margen distal convexo (Fig. 10.3).

Algunos autores, como Andrews (1961), Banks (1980), Gensel (1982) y Niklas (1986) utilizan el término “prelicopodios” para hacer referencia a este grupo. No debemos olvidar, sin embargo, que estas formas aparecen en el Devónico, donde ya tenemos licófitos como *Drepanophycus*, *Baragwanathia*, *Protolepidodendron* y *Leclercqia*. Todos estos licófitos muestran afinidades dentro del actual orden Lycopodiales, y podrían representar el siguiente paso evolutivo en la tendencia hacia la arborescencia que se completará en el Carbonífero (Fig. 10.1).

En esta hipotética línea evolutiva, cabe preguntarse si las enaciones de los ejes aéreos de zosterofilófitos y las micrófilas de licófitos son ramas reducidas o han evolucionado por emergencia desde la superficie de los ejes. La idea de que pueden haber evolucionado como emergencias fue desarrollada por Bower (1935). De acuerdo con este autor, las micrófilas se iniciaron, en un sentido evolutivo, como excrecencias

Selaginella denticulata



Isoetes

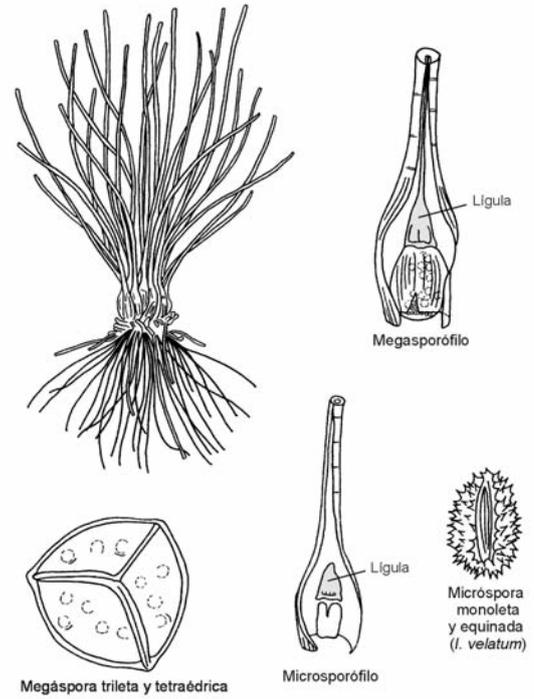


Figura 10.6. Rasgos morfológicos y anatómicos de *Selaginella* e *Isoetes*. Carrión et al. (1997)

no vascularizadas a modo de espina, saliendo de los ejes de plantas primitivas vascularizadas (Fig. 10.9). Los ejemplos fósiles que manifestarían este supuesto arquetipo espinoso serían *Discalis* y *Sawdonia*. Las enaciones de estas plantas no están dispuestas bajo una pauta definida, a diferencia de lo que ocurre en *Asteroxylon*, donde aparecen en espiral. Las enaciones de *Asteroxylon* mostrarían el paso siguiente, donde una traza de tejido vascular se introduce desde la protostela del eje y termina en la base de la enación. Con el incremento en el tamaño de la enación, el haz vascular se habría estirado. De este modo evolucionaría la micrófila, que posee un sólo haz vascular como está ejemplificado en *Baragwanathia*. Se ha sugerido que una mayor elaboración de la micrófila daría lugar a estructuras con ápices fimbriados, como en *Protoliquidodendron*, *Estinnophyton*, *Leclercqia*, etc (Gensel & Andrews 1987) (Fig. 10.9).

Estos ápices ramificados de las micrófilas, sin embargo, también pueden ser interpretados como una modificación de un haz de telomas por culminación y reducción, interpretación sostenida por Grierson & Bonamo (1983). En términos generales, los zosterofilófitos con ejes desnudos o con enaciones dispersas aparecen bien antes, o más o menos al mismo tiempo, en el Devónico Inferior, que los licófitos con hojas dis-

puestas en espiral (Fig. 10.9). El registro fósil apoya mejor la teoría de la enación que la teoría telómica, la cual resulta extremadamente conjetural.

Si aceptamos las hipótesis de Gensel & Andrews (1984) y Banks (1968) de que las micrófilas de todos los licófitos evolucionaron desde enaciones, tendríamos que averiguar cómo las ramas laterales portadoras de esporangios ocuparon una posición axilar en la

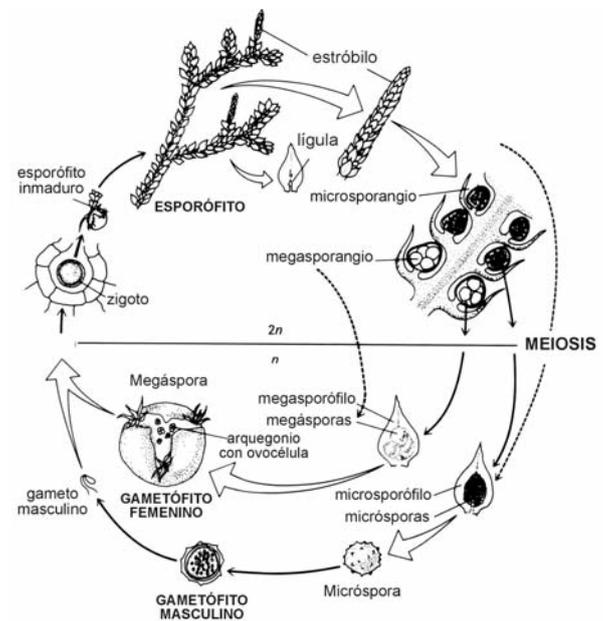


Figura 10.7. Ciclo vital de *Selaginella*. Taylor & Taylor (1993)

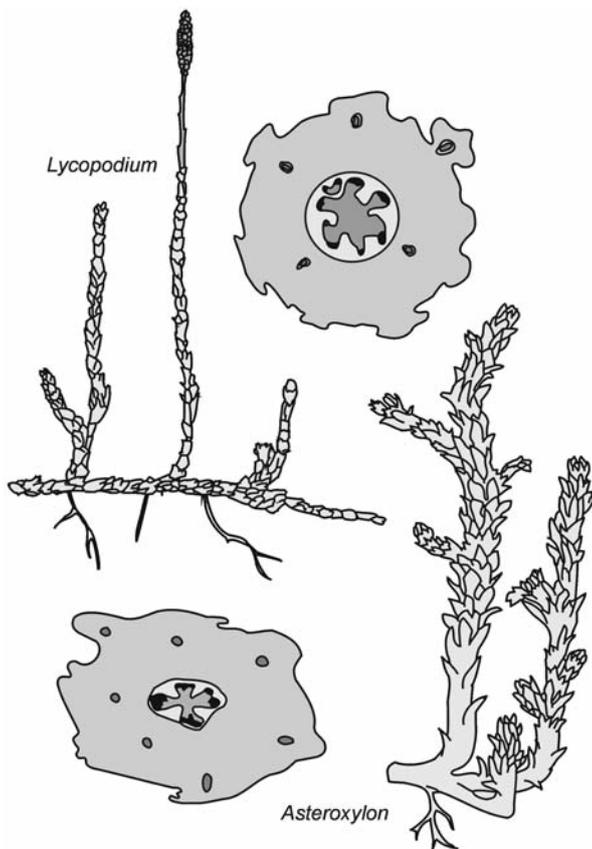


Figura 10.8. Las relaciones entre licófitos y zosterofilófitos se basan en la anatomía caulinar y en las estructuras reproductoras. La pauta exarca de maduración del xilema es un rasgo homólogo de *Lycopodium* y *Asteroxylon*. Niklas (1997)

micrófila. Hay muchas teorías para explicarlo, pero todas ellas contienen el mismo grado de especulación. La ventaja adaptativa, en cualquier caso, parece inmediata: evitar o minimizar la desecación y depredación de los órganos reproductores.

El origen de licófitos, según Stewart & Rothwell (1993) podría haber sido difilético: una línea desde zosterofilófitos (*Asteroxylales*) (Fig. 10.8), culminando en las formas con micrófilas no ramificadas y esporangios adaxiales con dehiscencia transversal distal. La segunda, desde riniófitos, a través de *Lepidodendrales*, incluyendo los licófitos con micrófilas ramificadas dicotómicamente, esporangios adaxiales y dehiscencia longitudinal (Fig. 10.1).

Sin embargo, la hipótesis más aceptada actualmente es monofilética (Niklas & Banks 1990). El tipo cooksonioide, representado aquí por el género *Renalia* (Fig. 10.3) se acepta como el tipo ancestral de zosterofilófitos, que siguiendo las modificaciones de la teoría de la enación, darían lugar a los licófitos. Renzaglia & Garbary (2001) apoyan el origen monofilético

de Lycophytina, en base a caracteres relacionados con la espermatogénesis.

Kenrick & Crane (1997b) postulan que los licófitos surgieron de plantas parecidas a *Zosterophyllum*, que los primeros representantes herbáceos con hojas como *Baragwanathia* y *Asteroxylon* se encontrarían en la base de la línea de Lycophytina y que las actuales Lycopodiaceae serían el grupo hermano de un clado que comprende las herbáceas Protolépido-dendrales, las actuales especies de *Selaginella* y las lepidodendrales arborescentes del Carbonífero junto a *Isoetes* (Fig. 10.2) Hedderson et al. (1998) y Pryer et al. (2001), mediante secuenciación de RNA y DNA respectivamente, concluyen también en la monofilesis del grupo, encontrando igualmente evidencias del carácter ancestral de los licófitos dentro de los traqueófitos (Fig. 10.24).

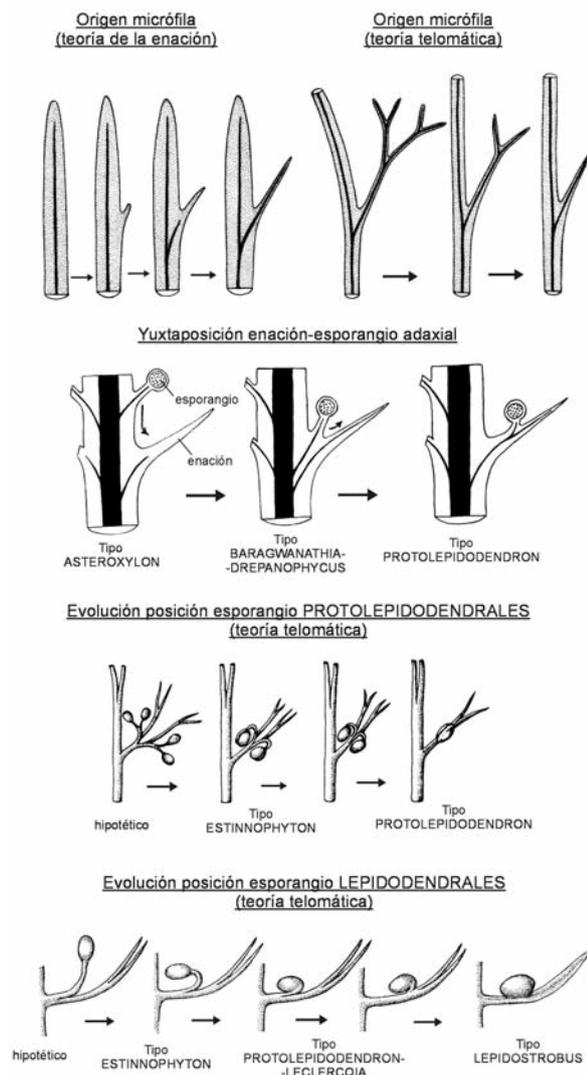


Figura 10.9. Hipótesis de transformación morfológica en licófitos. Stewart & Rothwell (1993) y Zimmermann (1952)

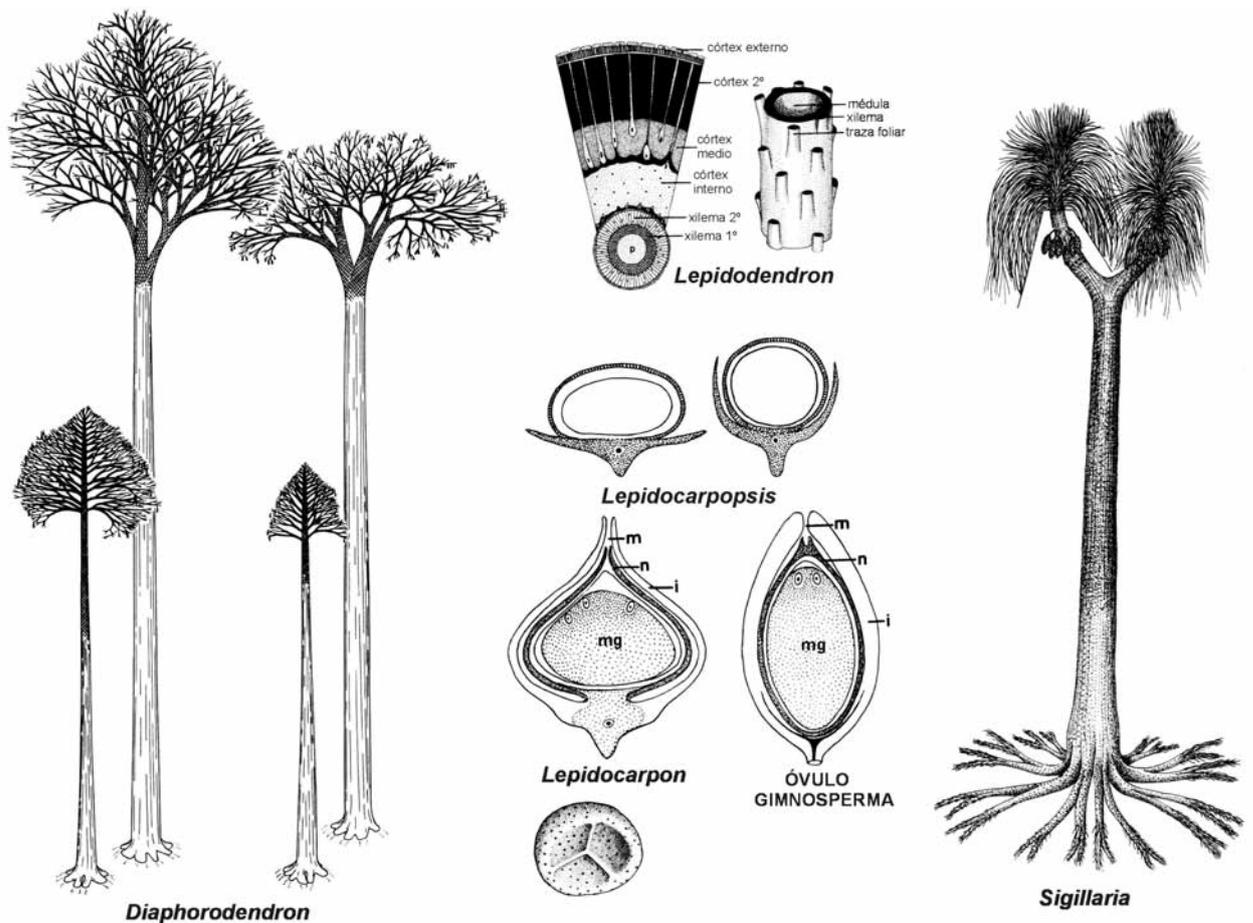


Figura 10.10. Ejemplos de Lepidodendrales. Taylor & Taylor (1993) y Stewart & Rothwell (1993)

En general, como vemos, hay un acuerdo en que *los licófitos derivaron de zosterofilófitos a través de miembros transicionales denominados prelicopodios* (Niklas 1997). Lo más evidente, quizá, es la enorme diversidad inicial de los licófitos. Y resulta muy interesante el hecho de que tanto los zosterofilófitos devónicos como los Protolépido dendrales y Drepanophycales eran homospóricos, porque *durante el Devónico Superior, los licófitos fueron reiterativos en la adopción de la heterosporia* (Fig. 10.13).

3.2. Auge y declive de las formas arborescentes

Resulta fascinante como los pequeños licófitos devónicos llegaron a alcanzar el porte de las especies arborescentes del Carbonífero. Este carácter arborescente está asociado con la aparición de la actividad cambial y la producción de tejidos secundarios, lo cual ha sido otro importante paso evolutivo. El tamaño se asoció también al incremento del número de hojas y supuso una ventaja adaptativa en la emisión y dispersión de esporas. No olvidemos que, en

los licófitos, la planta visible es ya un esporófito y que el vehículo de dispersión era el viento.

El orden más importante en cuanto a la arborescencia, son las Lepidodendrales, las cuales predominan en el Carbonífero Superior de Europa y Norteamérica. *Lepidodendron* es el género leñoso tipo, pero hay muchos otros, como *Lepidophloios*, *Sigillaria*, *Paralycopodites* y *Synchysidendron* (Niklas 1997). En general, había un eje principal que crecía y se ramificaba en dos troncos al final (*crecimiento bipolar*). Las ramas de la parte aérea formaban un sistema tridimensional dicotómico o pseudomonopódico con hojas distales dispuestas en espiral (Fig. 10.10).

Los lepido dendros fueron grandes árboles, de hasta 60 m de altura. Los troncos se unían a una especie de estructura basal o *rizomorfo* sobre la cual aparecían las raíces dicotómicas. Los rizomorfos tenían a veces más de 1 m de diámetro y se extendían en profundidad hasta 12 m. Parece ser que crecían con rapidez y luego cesaban en su crecimiento. Las ramas aéreas muestran *trazas de las bases foliares* en disposición espiralada y en perfecto orden. El

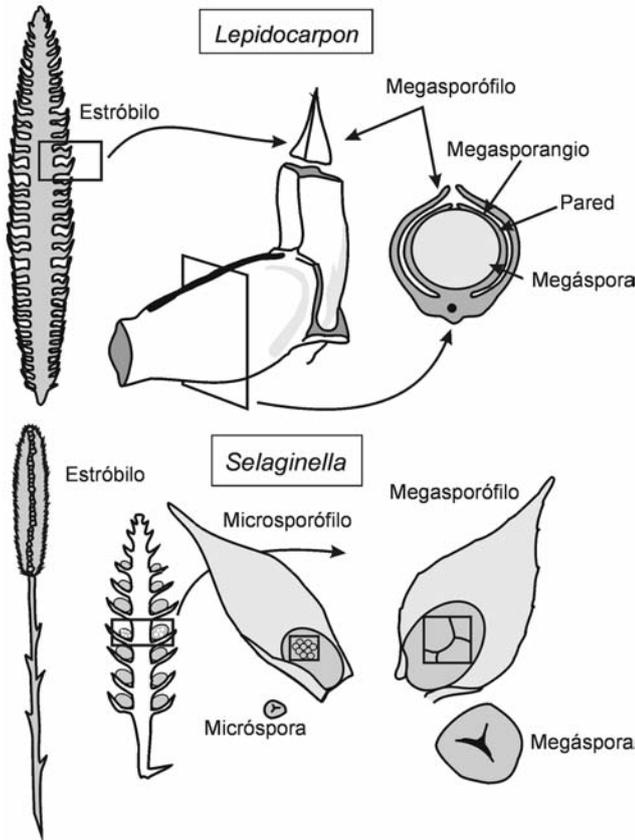


Figura 10.11. Homologías entre los órganos reproductores de *Lepidocarpon* y *Selaginella*. Niklas (1997)

corte del tallo muestra cuatro capas de córtex, una médula, y alrededor de la misma, un protoxilema y metaxilema. La maduración del xilema era exarca y las traqueidas presentaban engrosamientos escalariformes. Las microfílas eran liguladas (Stewart & Rothwell 1993).

Los lepidodendros y sigilarias presentaban heterosporia y sus esporófilos se organizaban en conos (Fig. 10.10). Este fenómeno de la heterosporia aparece ya en el Devónico Superior, en *Cyclostigma*, donde los conos son biesporangiados, con unas 24 megásporas por megasporangio. En otros grupos, había cuatro por megasporangio, o incluso una simple megáspora funcional, como en *Diaphorodendron* o *Synchysidendron* (Fig. 10.13).

Se han descubierto gametófitos femeninos fósiles (*Flemingites*), con hasta 10 arquegonios perfectamente diferenciados por gametófito, incluso embriones en formación (Banks 1970). Los lepidodendros evolucionaron con una gran diversidad de estructuras reproductoras heterosporicas, incluyendo la reducción en el número de megásporas funcionales y adaptaciones para la protección del megagametófito de forma muy parecida a lo que harían los espermatófitos. Es un caso claro de evolución paralela.

Resulta obvio que las estructuras gametofíticas del tipo *Lepidocarpon* tienen la misma configura-

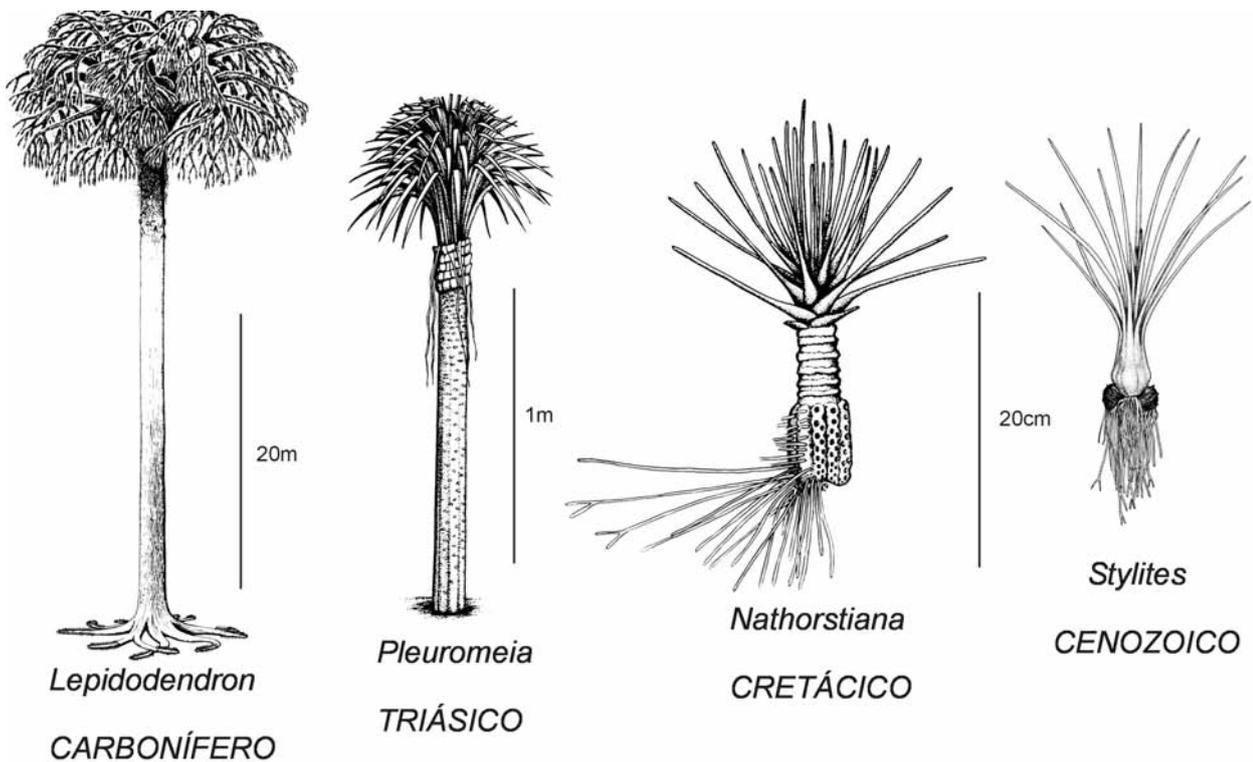


Figura 10.12. Comparación entre diversos fósiles de licófitos desde el Carbonífero hasta el Cenozoico. Se observa una línea regresiva en el tamaño; sin embargo, ésta no tiene significado filogenético. Cleal & Thomas (1999), Taylor & Taylor (1993) y Stewart & Rothwell (1993)

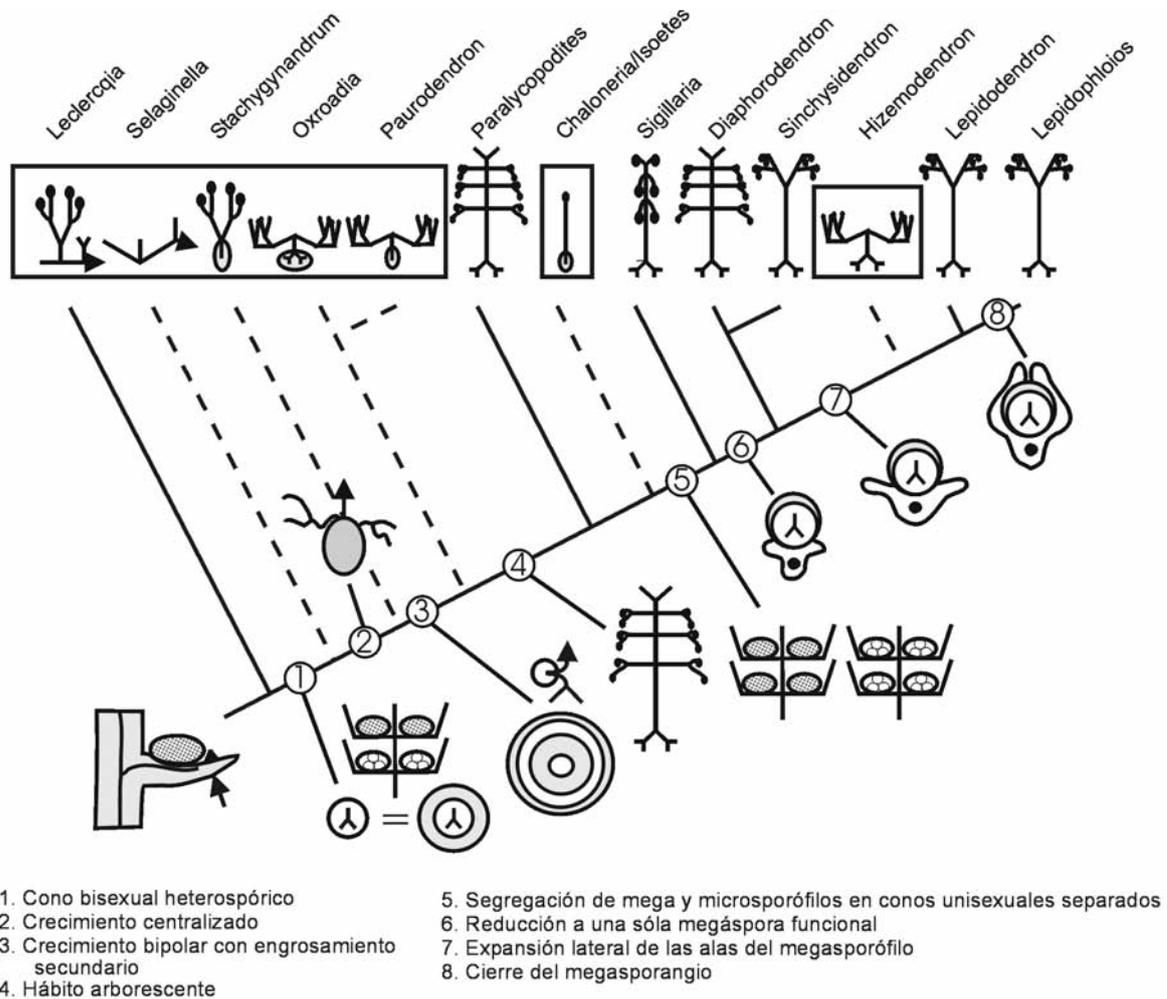


Figura 10.13. Filogenia morfológica de los licópsidos ligulados, de acuerdo con Bateman (1996). Los géneros de pequeño tamaño aparecen encerrados en rectángulos. Nótese cómo el hábito arbustivo ha evolucionado al menos dos veces después de la adquisición del porte arborescente (paso 4). El taxon ancestral se considera que podría ser un licópsido herbáceo rizomatoso como *Leclercqia*

ción que un óvulo gimnospermo (Fig. 10.11). Ambos están tegumentados, ambos presentan endosporia megasporal y una estructura microfilar de protección. Sin embargo, *el megasporangio de los licófitos heterosporicos es dehiscente, a diferencia de lo que ocurre con el de los espermatófitos, que es indehiscente y no hay acceso directo para los espermatozoides hasta el arquegonio.* Esto obligaría al desarrollo de haustorios y, después, tubos polínicos. El óvulo viene a ser, por comparación, un megasporangio tegumentado e indehiscente y con una sólo megáspora funcional que se desarrolla para dar lugar al megagametófito. La homología, sin embargo, es discutible: el tegumento de *Lepidocarpon* es de origen foliar mientras que el de los espermatófitos podría haber derivado de un haz de telomas (Bierhorst 1971, DiMichele et al. 1989).

El registro de licófitos se contrae a partir del Pérmico. Además, los géneros fósiles son pro-

gresivamente más pequeños. Así, durante muchas décadas se ha pensado que habría una línea reductiva desde Lepidodendrales hasta los actuales Isoetales, pasando por géneros como *Pleuromeia* (Triásico), *Nathorstiana* (Cretácico), y finalmente *Stylites* (Cenozoico) (Fig. 10.12). Bateman (1996), a través de análisis cladístico-morfológicos y del descubrimiento de nuevos fósiles, incluyendo embriones permineralizados y órganos radicales, ha demostrado que *la reducción vegetativa es un fenómeno reiterativo entre licópsidos ligulados rizomórficos*, habiendo evolucionado al menos dos o tres veces (Fig. 10.13). No obstante, resulta curioso como *Isoetes*, un género de pequeñas plantas herbáceas rizomatosas, es reminiscente de los gigantes lepidodendros: desarrollo bipolar, rastros foliares sobre el tallo, lígula, anatomía foliar, caulinar y radical idénticas, etc (Fig. 10.6).

4. Origen y diversificación de los esfenófitos

Los esfenófitos o equisetófitos, constituyen otro grupo de traqueófitos de gran antigüedad, con un sólo representante viviente en el género herbáceo *Equisetum*, cuyas especies son comúnmente llamadas “colas de caballo”. El género se caracteriza por un tallo más o menos ramificado, formando nudos y entrenudos, *micrófilas en verticilos* basalmente envainadores. Los entrenudos están marcados por costillas verticales

valeculares (Figs. 10.14, 10.15). Es característica la existencia de una sifonostela.

El origen de los esfenófitos se ha situado en *trimerófitos* por la mayoría de los autores, mientras que algunos (Stein et al. 1984) los relacionan con Cladoxylales, un grupo fósil de fuertes afinidades con los helechos. Skog & Banks (1973) y Stewart & Rothwell (1993) han considerado la existencia en el Devónico Medio de tres etapas desde los trimerófitos hasta Equisetales, las cuales vendrían representadas por la morfología general de los apéndices laterales y las ramas fértiles dicótomas de tres fósiles

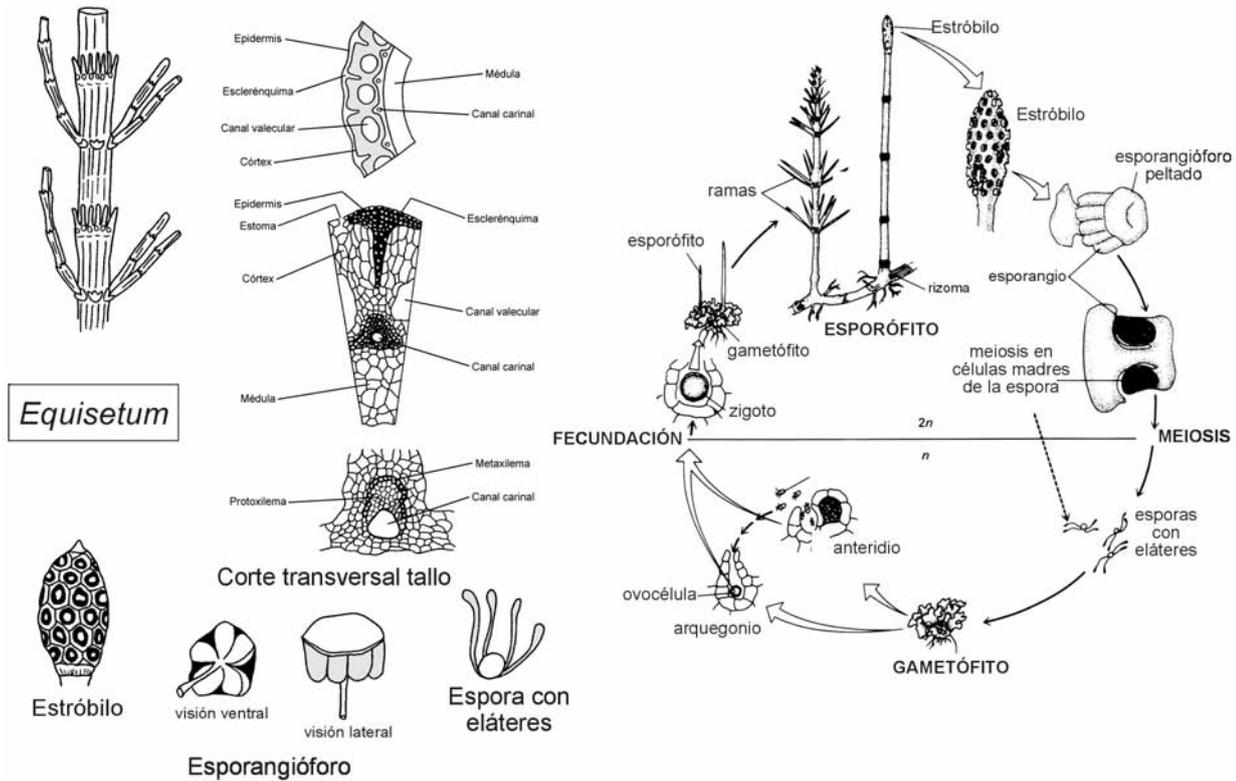


Figura 10.14. Características morfológicas, anatómicas y ciclo vital de *Equisetum*. Guerra et al. (1988) y Taylor & Taylor (1993)

que reflejan la posición del sistema vascular. Los vástagos aéreos crecen desde rizomas horizontales y subterráneos, los cuales producen raíces adventicias en los nudos. Las esporas son producidas en grupos de esporangios situados sobre *esporangióforos peltados*. Éstos se disponen en verticilos sobre tallos aéreos. A su vez, los verticilos aparecen agrupados en *conos*. Las isósporas son peculiares porque tienen una capa externa que se separa a modo de *eláteres*, los cuales tienen propiedades higroscópicas. Los esporangios se abren por un surco longitudinal. En la sección del tallo, se observan costillas, valéculas, canales carinales y canales

les tipo: *Ibyka* (Iridopteridales), *Hyenia* y *Calamophyton* (Hyeniales) (Fig. 10.1).

Ibyka y otros géneros afines como *Protohyenia* (Fig. 10.15), tenían ejes pseudomonopódicos con ramas laterales en espiral, esporangios obovados distales y en fascículos, actinostela con cinco o seis brazos y xilema primario mesarco (Fig. 10.16). De gran interés son las lagunas cerca de los brazos, formadas por desintegración del xilema (como los canales carinales de Equisetales). Las traqueidas son escalariformes.

Hyenia elegans presenta rizomas dicotómicos con tallos aéreos, ejes pseudomonopódicos

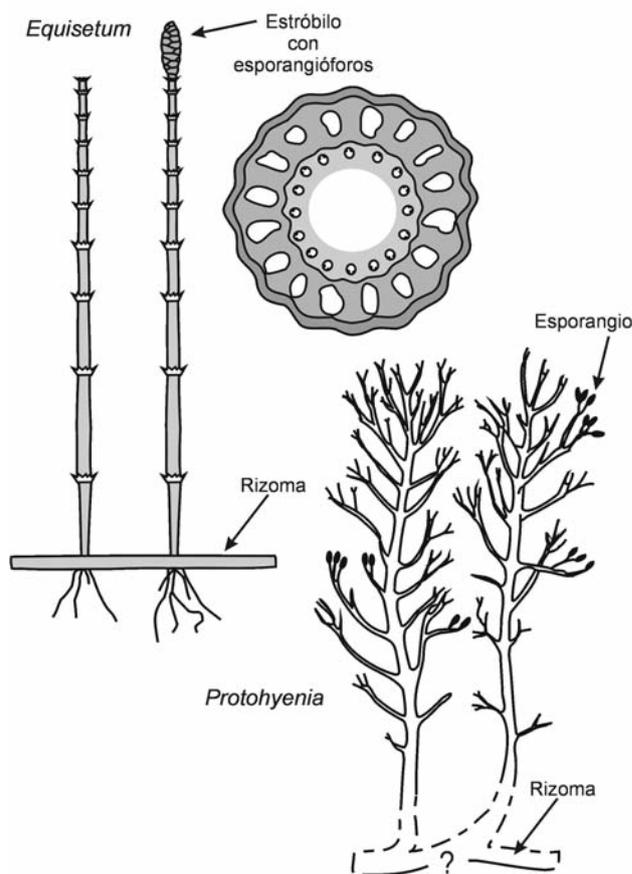


Figura 10.15. Homologías morfológicas entre los esporangios de *Equisetum* y los del fósil *Protohyenia*. Niklas (1997)

o dicotómicos, telomas estériles dicotómicos, apéndices fértiles: esporangióforos dicotómicos con ápices recurvados, cada uno con dos a cuatro esporangios (Fig. 10.16). Estos nacen en pseudoverticilos sobre ejes fértiles donde constituyen algo parecido a una espiga. Cada esporangióforo termina en una proyección estéril filiforme. La dehiscencia se produce por un surco longitudinal. *Calamophyton*, otro género de Hyeniales, muestra rasgos similares a *Hyenia*, pero añade cierta elaboración de los esporangióforos y una mayor complejidad anatómica en los tallos.

Para el origen de la sifonostela de esfenófitos, Thomas & Spicer (1987) supusieron que, desde una actinostela, se puede producir un fallo en la diferenciación de las células centrales del metaxilema. Eso daría una protostela multifascicular (o *plectostela*). Después, puede haber una completa pérdida del metaxilema centripeto (Fig. 10.17). Teorías similares de tipo gradual se han propuesto para el origen del esporangióforo (Zimmermann 1952).

Un grupo fósil de supuestas afinidades filogenéticas con los Equisetales es el que comprende el orden Sphenophyllales, cuyos géne-

ros más característicos son *Sphenophyllum* y *Lilpopia*, ambos del Carbonífero (Fig. 10.16). El orden ha sido bien estudiado gracias a la abundancia de estructuras permineralizadas (Andrews 1961) e incluye plantas rastreras, de varios metros de longitud, con hojas verticiladas. La variabilidad foliar de Sphenophyllales resulta extraordinaria, incluyendo microfílas y también megáfílas, las cuales, siendo siempre pequeñas, tienen una o dos venas basales que se dicotomizan hasta seis veces (Stewart & Rothwell 1993). Stewart & Rothwell (1993) sostienen que el grupo habría evolucionado en paralelo a Equisetales, con un ancestro común en Hyeniales (Fig. 10.1)

Algunos esfenófitos del Carbonífero fueron arbóreos, en particular aquellos situados en las familias Arqueocalamitáceas y Calamitáceas (Fig. 10.18). El más importante es el género *Calamites*, que incluye varios subgéneros de impresiones, compresiones y permineralizaciones caulinares, como *Arthropityx*, *Calamodendron*, *Calamitina* o *Cruciacalamites* (Taylor & Taylor 1993). Los calamites eran árboles prominentes que llegaron a alcanzar los 20 metros de altura, presentaban un rizoma subterráneo horizontal y articulado con raíces adventicias.

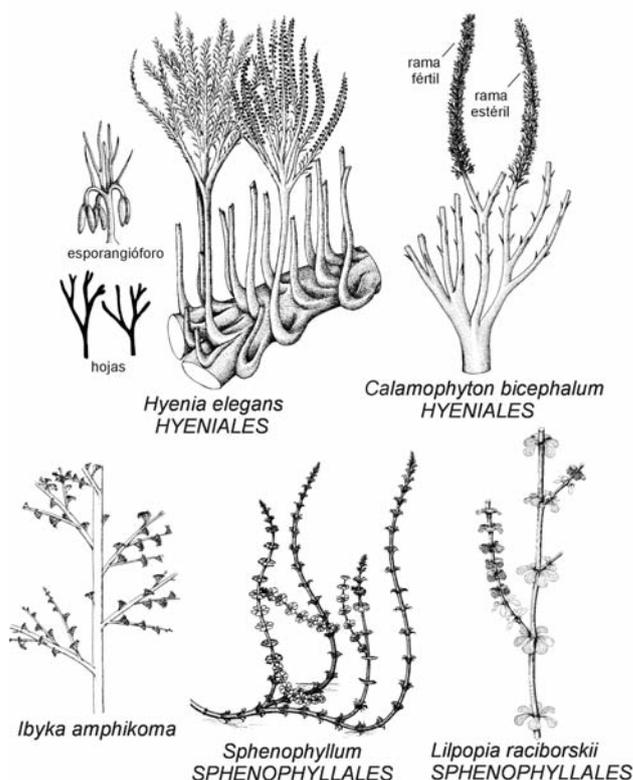


Figura 10.16. Formas ancestrales de esfenófitos. Stewart & Rothwell (1993) y Taylor & Taylor (1993)

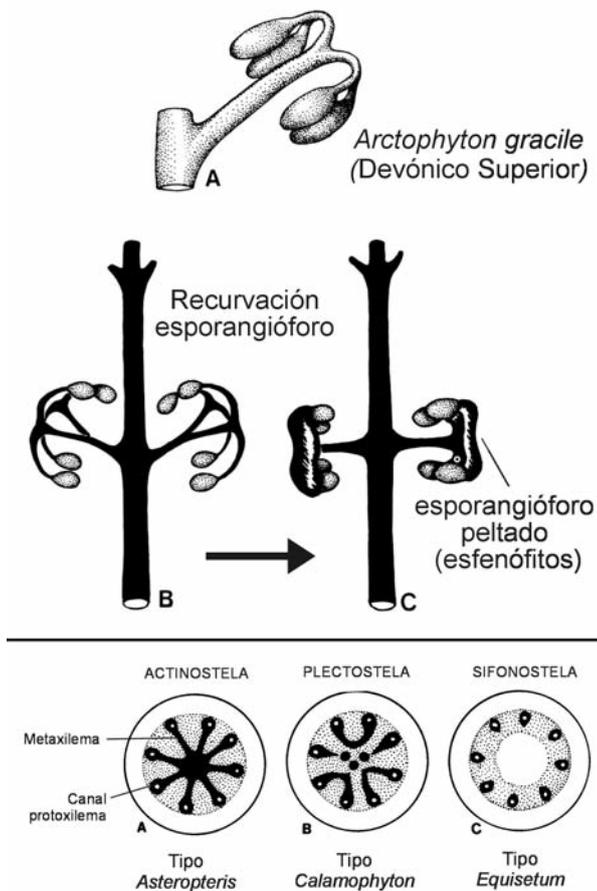


Figura 10.17. Evolución del esporangióforo de equisetáceas y de la sifonostela. Stewart & Rothwell (1993) y Zimmermann (1952)

Existen importantes similitudes entre *Calamites* y *Equisetum*: (1) morfología general en nudos y entrenudos, hojas verticiladas (*Annularia*, *Asterophyllites*), (2) hábito rizomatoso, (3) micrófilas fusionadas formando vainas, (4) estructura interna con canales carinales y valeculares, así como una médula (5) células apicales que dan lugar a los ejes aéreos, (6) desarrollo similar de los ejes aéreos, (7) conos con verticilos de esporangióforos peltados (*Calamostachys*, *Calamocarpon*, *Paracalamostachys*, *Palaeostachya*) y (8) esporas con eláteres (*Calamospora*, *Elaterites*) (Fig. 10.18).

Sin embargo, a diferencia de las equisetáceas, algunas calamitáceas eran heterospóricas (*Calamocarpon*) y presentaban brácteas en los conos. No parece probable que *Equisetum* derivara directamente de calamitáceas por pérdida de la actividad cambial. Es más plausible que el plexo devónico de los esfenófitos herbáceos diera lugar a ambos grupos (Niklas 1997).

Como es habitual, los estudios cladísticos ofrecen escenarios menos unánimes que las interpretaciones convencionales, aunque exis-

ten ciertas conformidades significativas (Raubeson & Jansen 1992, Hiesel et al. 1994). El árbol de cormófitos editado por *Tree of Life* presenta a los esfenófitos como grupo hermano de cladoxilópsidos y helechos, con el ancestro situado entre trimerófitos y afinidades con *Psilophyton* y *Eophyllophyton* (Fig. 10.2).

Algunos estudios (Malek et al. 1996, Wolf 1997) sitúan a *Equisetum* como componente basal entre los traqueófitos. Pryer et al. (1995), a partir de una matriz que incluía datos de 50 taxa en la que se combinaban caracteres morfológicos y moleculares (*rbcL*), encontraron que *Equisetum* estaba más relacionado con helechos leptosporangiados de lo que éstos lo están con Marattiales u Ophioglossales (Fig. 10.24). Estos resultados vienen apoyados por otros estudios sobre caracteres morfológicos y espermatogénesis (Maden et al. 1997, Garbary & Renzaglia 1998) y a partir de secuencias 19S de RNAr (Duff & Nickrent 1999). Estos últimos autores llegan a sugerir la inclusión de *Equisetum* en una subclase de Filicopsida. En esa línea, están también los trabajos de Pryer et al. (2001) y Renzaglia & Garbary (2001).

La mayoría de estas investigaciones apoyan la *monofilésis de un grupo formado por los esfenófitos, los cladoxilópsidos y los helechos*, grupo que resultaría el más próximo filéticamente a las plantas con semillas. Este clado ha sido denominado *Moniliformopses* (Pryer et al. 2001) (Fig. 10.24).

5. Posición filogenética de Psilotáceas

Dado su presumible carácter de fósil viviente, *Psilotum* ha sido objeto de numerosas investigaciones evolutivas y de no poca especulación filogenética (Banks 1970, Rouffa 1973, Stewart & Rothwell 1993). Desde su descubrimiento, las psilotáceas se han relacionado con los cooksonioides, concretamente con riniófitos, debido a sus similitudes morfológicas. La ausencia de raíces y de hojas vascularizadas en *Psilotum*, sólo tienen contrapartida en ciertos fósiles del Devónico (Bold et al. 1987). Además, comparte con ellos la posición de los sinangios en el ápice de un tallo. Otros caracteres primitivos que se pueden citar son: ramificación dicotómica, xilema primario exarco y esporangios de tipo eusporangiado con producción de isósporas (Stewart & Rothwell 1993).

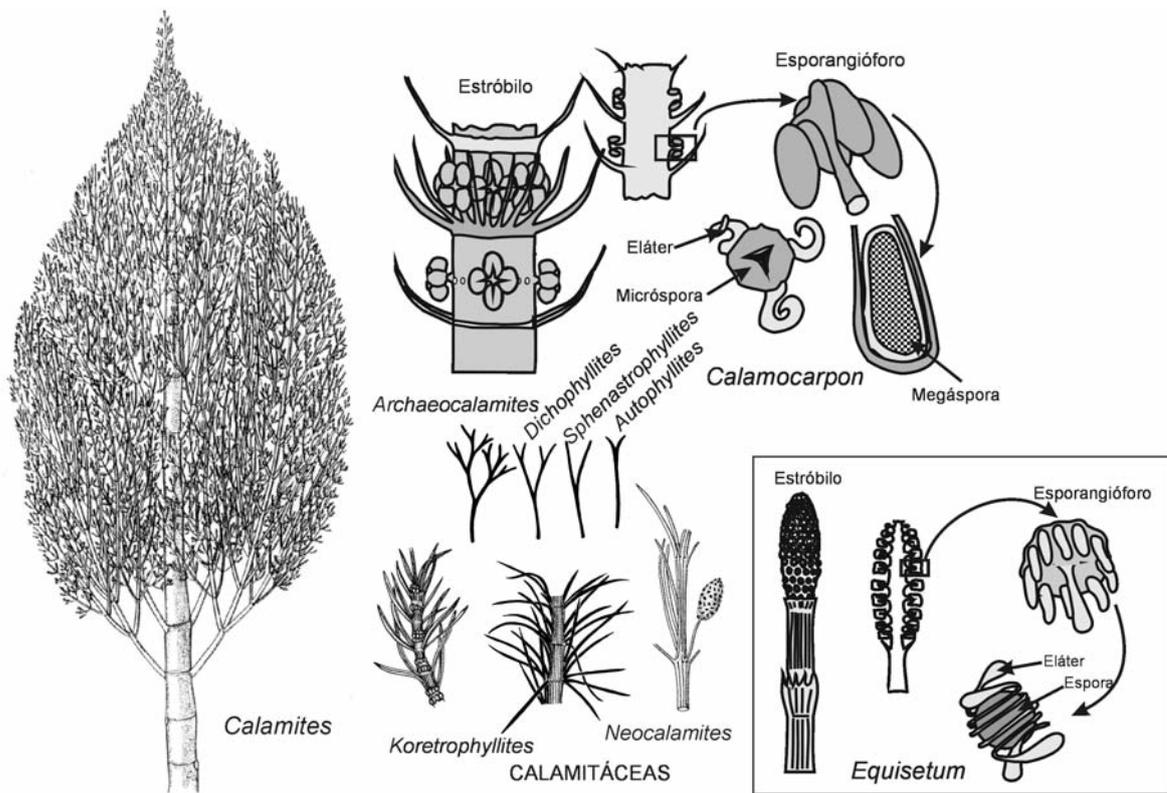


Figura 10.18. A pesar de que se trata de géneros muy diferentes en apariencia y tamaño, los órganos reproductores de *Equisetum* y *Calamocarpon* muestran rasgos homólogos, como el estróbilo, el esporangióforo y la presencia de eláteres en las esporas. *Calamocarpon* era heterospórico y *Equisetum* es homospórico. Sin embargo, las esporas de *Equisetum* poseen heterosporia funcional: unas producen gametófitos con anteridios y otras gametófitos con arquegonios. Niklas (1997) y Taylor & Taylor (1993)

En *Psilotum nudum*, los sinangios terminales suelen estar subtendidos por una estructura bífida que ha sido interpretada como foliar por algunos investigadores (Fig. 10.19). Rouffa (1978) nos ha mostrado, sin embargo, que en especímenes cultivados y clónicos, las estructuras bífidas no aparecen bajo los sinangios sino que tienen el aspecto y desarrollo de ramas modificadas. En la mayor parte de las especies de *Psilotum*, las citadas estructuras bífidas carecen de una vascularización similar a la de las enaciones vegetativas de los ejes principales. En *P. complanatum*, sin embargo, se presenta un haz vascular. ¿Se trata de una enación que ha sido “cazada” en un proceso evolutivo de vascularización o se trata de un eje que se está reduciendo y perdiendo la vascularización?

Rouffa (1978) sostiene que existen suficientes evidencias de que los esporangios de *Psilotum* forman un sinangio que procede de un sistema condensado de ramas fértiles con esporangios terminales, asociados con una unidad “foliar” dicótoma. Las ramas fértiles derivarían de una forma ancestral similar a un riniófito. Esta interpretación está en parte avalada por *Renalia*, un fósil del Devónico inferior, en donde

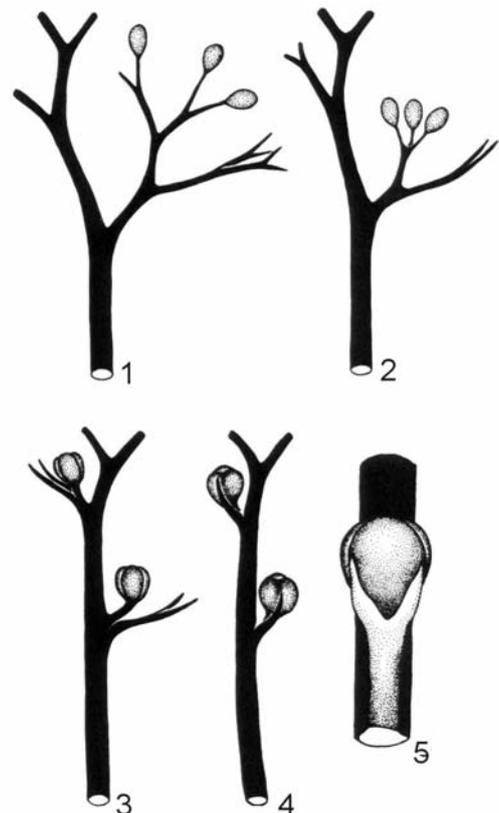


Figura 10.19. Hipótesis de transformación evolutiva del sinangio de *Psilotum*. Stewart & Rothwell (1993)

se observa una tendencia a la condensación de esporangios como resultado de una reducción en las ramas laterales fértiles (Fig. 10.3). Por una reducción posterior, condensación y fusión lateral, sería fácil derivar los sinangios terminales de *Psilotum* (Fig. 10.19).

Muy a pesar de su reputación, no hay evidencias de que *Psilotum* sea realmente un superviviente de las floras devónicas. Por otro lado, se puede decir que las consideraciones de Bierhorst (1971) sobre su evolución resultaron acertadas. Este autor relacionó a los psilópsidos con *Stromatopteris*, un género actual de helechos, debido a ciertas semejanzas en el desarrollo del embrión y en la estructura del gametófito. A estas evidencias se oponen ciertos caracteres, como que el helecho es leptosporangiado y presenta raíces, mientras que *Psilotum* es eusporangiado y sin raíces.

Sin embargo, la conexión con helechos es real y, al día de hoy, todo parece indicar que *Psilotum* no pertenece a ningún grupo de traqueófitos primitivos, a pesar de su supuesta similitud con Rhyniophytina. Los análisis cladístico-moleculares de Manhart (1994, 1995), Hedderon et al. (1998) y Pryer et al. (2001) determinan que *Psilophytina* representa un grupo derivado de los helechos verdaderos, cercano a los eusporangiados del tipo de *Ophioglossales*. La "enación" de *Psilotum* sería un rasgo vestigial.

El cladograma de Pryer et al. (2001) sitúa a los psilópsidos *Psilotum* y *Tmesipteris* (Fig. 10.22) como grupo hermano de *Ophioglossales* y, todos ellos, como ancestrales para los esfenófitos, Marattiales y helechos leptosporangiados (Fig. 10.24). Wolf (1997) menciona una serie de características morfológicas comunes a Psilotaceae y Ophioglossaceae que apoyan los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos: (1) gametófitos subterráneos, (2) esporangios, (3) sinangios, (4) rizoides septados en el gametófito, (5) yemas subterráneas en el esporófito, (6) tipo de ontogenia de los estomas.

Desgraciadamente, el registro fósil de Psilotaceae y Ophioglossaceae es muy escaso (Bierhorst 1971, Tryron & Tryron 1982, Rothwell & Stockey 1989, Rothwell 1999). Por otro lado, Renzaglia & Garbary (2001), sobre una base de datos relativos a la espermatogénesis de pteridófitos, no encuentran evidencias de la relación entre *Psilotum* y los helechos eusporangiados. La relación entre psilotáceas y helechos euspo-

rangiados parece bien establecida, pero debe ser todavía contemplada con cierta cautela.

6. Helechos

6.1. Cuadro filogenético general

De todos los pteridófitos, los helechos, o filicófitos, representan el grupo con mayor número de representantes actuales, especialmente los leptosporangiados homospóricos, con unas 11.000 especies (Wolf et al. 2001). Igualmente, se trata del grupo con un registro fósil más completo (Taylor & Taylor 1993, Rothwell 1999).

Los helechos presentan un esporófito fotosintético, con *megáfilas* (frondes u hojas) emergiendo de un rizoma con raíces adventicias. Las frondes se desarrollan de forma *circinada* y muy a menudo son divididas, con los folíolos denominándose *pinnas* y, en el último grado de división, *pínnulas*. Normalmente la venación es dicotómica y abierta en el margen. Hay también algunos helechos con las hojas enteras y la venación reticulada. Carecen de tejidos secundarios, pero a menudo abunda el esclerénquima en los tallos. Su xilema primario es mesarco. Los esporangios suelen ser abaxiales sobre las hojas o en fascículos denominados *soros*, pero algunos son marginales. Algunos helechos son *eusporangiados* y otros *leptosporangiados*, a veces con *anillos de dehiscencia* (Figs. 10.20, 10.21). La mayoría son homospóricos, pero algunas formas acuáticas son heterospóricas. La mayoría tienen gametófitos de vida libre y son fotosintéticos.

El elemento innovador es, sin duda, la megáfila con esporangios. Sin embargo, los helechos también presentan rasgos que son reminiscentes de su pasado trimerófito, como el xilema primario mesarco y la carencia de xilema secundario. En el árbol filogenético de Pryer et al. (2001), el grupo se presenta como *monofilético* y, junto con los esfenófitos, constituye el grupo hermano de los espermatófitos (Fig. 10.24). Duff & Nickrent (1999) apoyan además la monofilesis de los helechos eusporangiados y leptosporangiados.

Las primeras plantas fósiles asignables a los helechos se han clasificado dentro del orden *Cladoxylales*, del Devónico Superior y Carbonífero Inferior. Stewart & Rothwell (1993) establecen una filogenia de helechos desde trimerófitos, con una *importante radiación en el Carbonífero* que, tras la aparición de

Cladoxylales, daría lugar a Stauropteridales, Zygopteridales, Marattiales y otros grupos menores como Botryopteridaceae y Tedeleaceae (Fig. 10.1). Las osmundáceas tendrían su origen en alguno de los grupos anteriores y se originan en el Pérmico. *El Jurásico Inferior*

supondría una segunda radiación de filicófitos, precisamente la que da lugar a familias como Polypodiaceae, Dicksoniaceae, Cyatheaceae, Gleicheniaceae o Schizaeaceae. Algunos grupos parecen mucho recientes, como es el caso de Ophioglossaceae (Cretácico Medio-

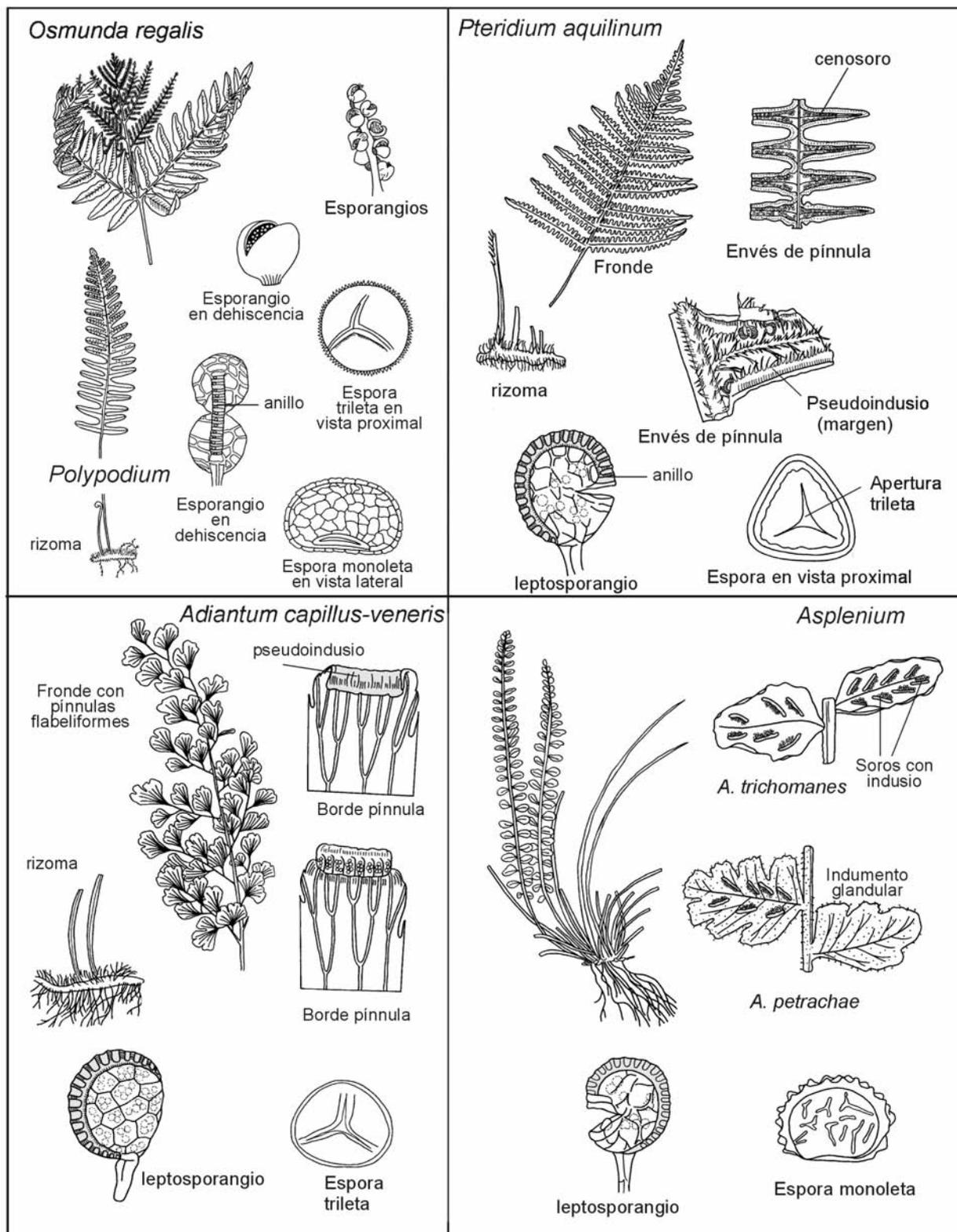


Figura 10.20. Aspectos morfológicos en cuatro especies de helechos. Carrión et al. (1997)

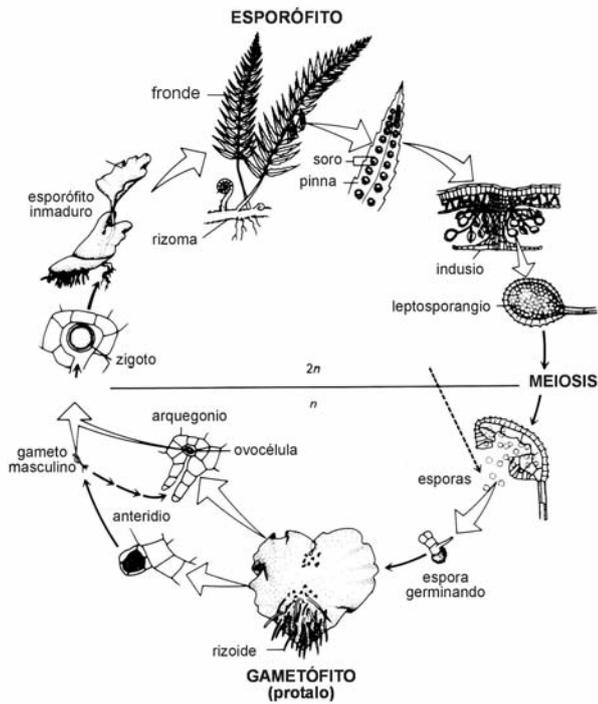


Figura 10.21. Ciclo vital de un helecho homosporico. Taylor & Taylor (1993)

Superior), Marsileales (Cretácico Superior) y Salviniales (Jurásico Superior) (Fig. 10.1).

Este cuadro filogenético tiene detrás una serie de transformaciones morfológicas que suponen la aparición de la megáfila, el leptos-

porangio y la eustela, así como numerosas modificaciones en la posición y configuración global de los esporangios, soros, indusios y pseudoindusios (Figs. 10.20, 10.22).

6.2. Sobre la “subordinación ecológica de los helechos”

El éxito de las plantas puede ser medido por su habilidad para ocupar y mantener individuos en el espacio físico y ecológico. Una medida obvia es la dominancia florística sobre amplias áreas de la superficie de la Tierra. Desde este punto de vista, solamente serán considerados grupos exitosos las angiospermas y, hasta cierto punto, las coníferas. Sin embargo, desde la perspectiva de la historia filogenética, el éxito puede ser medido tanto en el tiempo ecológico como en el geológico. La riqueza en especies de una flora y el porcentaje de cobertura en localidades individuales son medidas adicionales del éxito en el tiempo ecológico. En el tiempo geológico, el éxito se mide registrando la duración de un grupo a nivel estratigráfico.

Una idea arraigada en ecología terrestre es la de que los pteridófitos apenas tuvieron éxito evolutivo más allá del Carbonífero y, por eso, se encuentran actualmente relegados a biotopos muy concretos. Esto entronca dentro de la

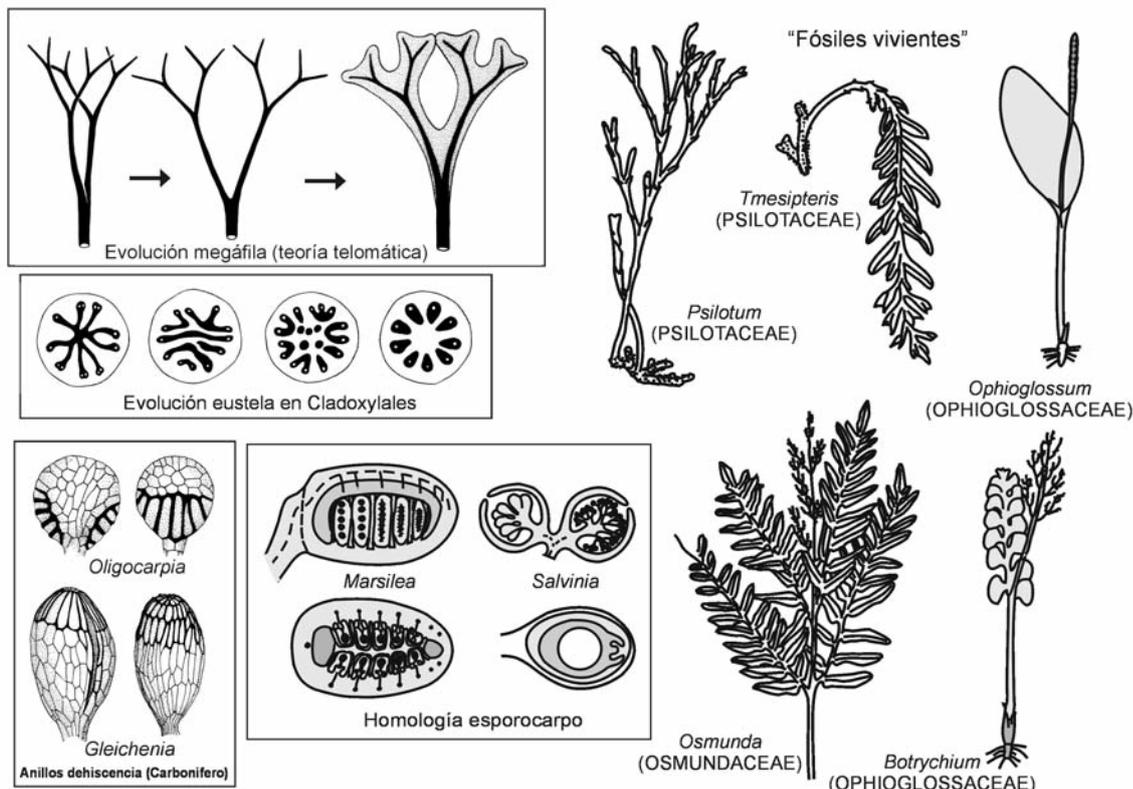


Figura 10.22. Hipótesis de transformación evolutiva en helechos y ejemplos de supuestos “fósiles vivos” (incluyendo Psilotáceas). Stewart & Rothwell (1993), Zimmermann (1952) y Niklas (1997)

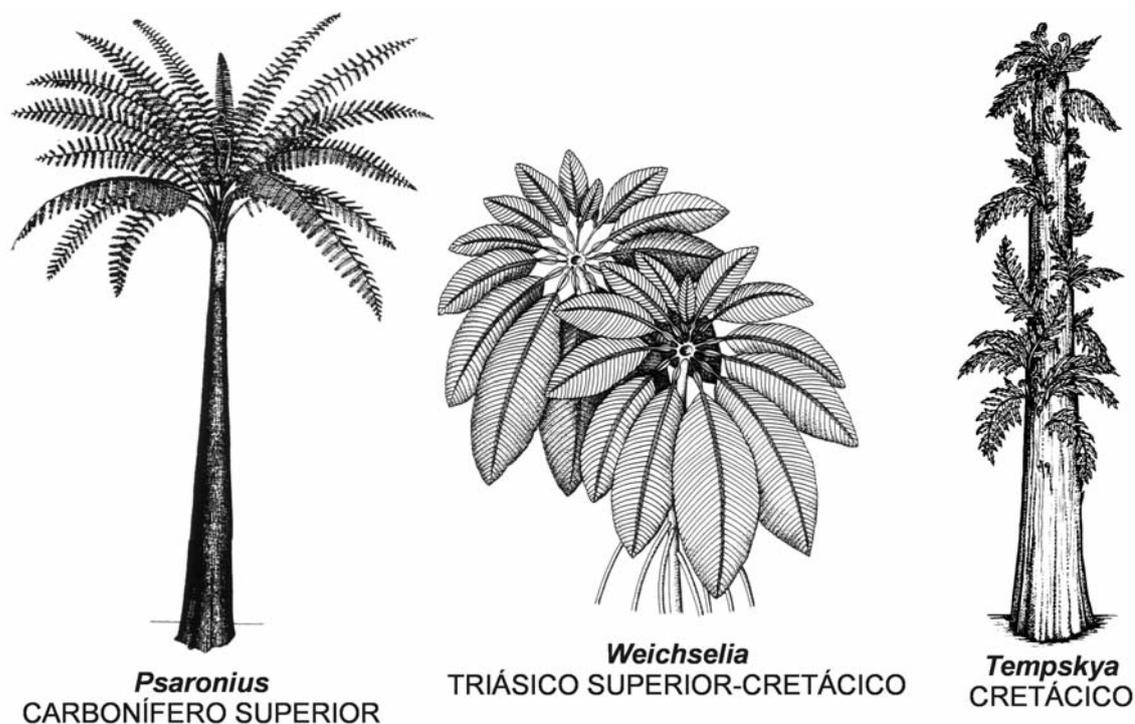


Figura 10.23. Reconstrucción de tres helechos arborescentes fósiles. Cleal & Thomas (1999)

noción general de que la heterosporia es más exitosa que la homosporia, de que las plantas con semillas son más exitosas que los demás cormófitos y de que las angiospermas lo son más que las gimnospermas. En principio, no podemos olvidar que si dejamos aparte a las angiospermas, la riqueza específica de los pteridófitos (incluso hoy día) no tiene parangón entre el resto de los cormófitos.

Así, la impresión popular de que los pteridófitos han ido decreciendo en importancia a lo largo del tiempo, es completamente falsa. De hecho, los helechos, y en particular los helechos homosporicos han sido y continúan siendo plantas enormemente exitosas en diferentes tipos de ambientes. En ellos, además, los fenómenos de evolución reticulada son extraordinariamente frecuentes, como ocurre en el género *Asplenium* (Rothwell 1999).

La mayoría de los helechos actuales son pequeños y herbáceos. Sin embargo, el registro fósil documenta que no siempre ha sido así. Antes de que acabara el Carbonífero, los helechos incluían hierbas rizomatosas, clones rizomatosos, hierbas epifíticas, así como árboles de gran tamaño y muy diversas arquitecturas (Taylor & Taylor 1993) (Fig. 10.23). Es decir, ocupaban todos los nichos ecológicos que caracterizan ahora la ecología angiospérmica.

Algunos adquirieron características propias del gigantismo, como las psaroniáceas, sobre las cuales se desarrollaron multitud de lianas y epífitos.

Una de las claves del éxito evolutivo de muchos helechos es la producción de rizomas, lo cual permite la supervivencia ante multitud de agresiones físicas como la fragmentación, los incendios o la herbivoría (Wolf et al. 2001). Esta misma estrategia es la que poseen actualmente muchas gramíneas y otros pteridófitos como *Equisetum*. En este género, se ha demostrado la existencia de una enorme capacidad de colonización después de situaciones de perturbación ambiental (Stewart & Rothwell 1993). *Equisetum* aparece en todas las floras vasculares del mundo y vive desde los trópicos hasta los bosques boreales. ¿Cómo se puede, por tanto, considerar que se trata de una reliquia? Otros factores de similar importancia evolutiva han sido todos los mecanismos de propagación vegetativa, la longevidad extraordinaria de algunas especies, etc.

El porcentaje relativo de helechos y otros pteridófitos dentro de la flora terrestre ha decrecido de forma significativa desde el final del Paleozoico, lo cual sugiere un descenso de su éxito ecológico y geológico. Sin embargo, durante el mismo período, los helechos parecen

haber incrementado su diversidad específica, especialmente desde el Jurásico (Fig. 10.1). A todo ello habría que sumar el sesgo del registro fósil en favor de las especies leñosas, como las gimnospermas. Rothwell (1999) ha revisado recientemente la cuestión y ha concluido que, en realidad, hay razones para sospechar que los helechos no sólo no han “fracasado” evolutivamente en los períodos posteriores al Carbonífero, sino que deben haber sido dominantes en muchos hábitats durante el Cretácico, y quizá incluso durante el Paleógeno.

7. Síntesis de la innovación morfológica desde el Devónico Medio hasta el Carbonífero Superior

El Devónico Superior (390-365 Ma) contempló la aparición de numerosos grupos vegetales y un incremento rápido en el número de especies

(Niklas et al. 1985) (Fig. 10.26). Las estimas sugieren, por ejemplo, que en unos 20 Ma, se triplicó el número de especies de plantas productoras de esporas (Raymond & Metz 1995). Esta pauta de incremento en la diversidad no continuaría y en torno a 360 Ma, el número de especies comenzó a estabilizarse, con lo cual, unido a la extinciones, acabó por descender (Fig. 10.26).

A lo largo de este período (390-365 Ma), el registro fósil también muestra innovaciones importantes en la morfología de plantas terrestres (Gensel & Andrews 1987, Crane & Kenrick 1997, Algeo & Scheckler 1999, Algeo et al. 2001) (Fig. 9.31). En particular, éstas llegaron a ser mucho más grandes y adquirieron mayor sofisticación en sus estructuras reproductoras. Como hemos visto, hay también evidencias de evolución en los sistemas vasculares, en los mecanismos de anclaje y en los tipos foliares.

Una de las primeras adaptaciones fue el desarrollo de un cilindro vascular central (estela) para el transporte de agua y nutrientes. A finales del Devónico (~374 Ma) se distinguen ya

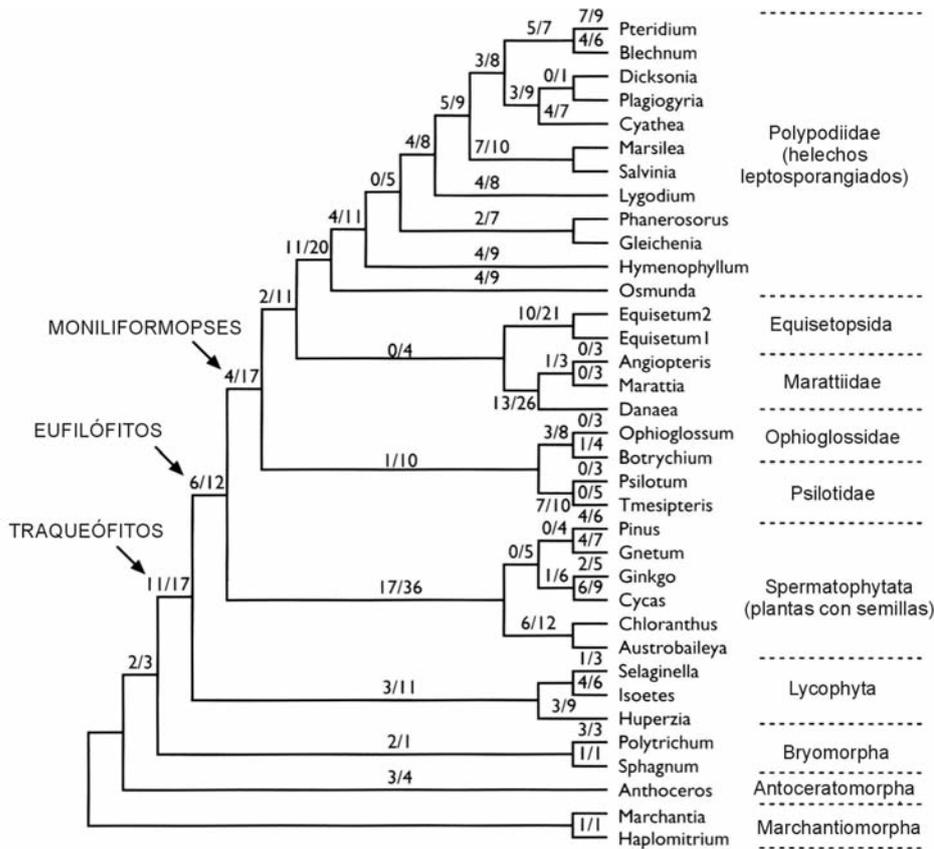


Figura 10.24. Filogenia de plantas vasculares, según Pryer et al. (2001), siguiendo la taxonomía de Kenrick & Crane (1997a). Las plantas vasculares actuales comprenden tres líneas filéticas principales: (1) espermatófitos, (2) licófitos, y (3) el resto de los pteridófitos (clado Moniliformopses). Este último grupo comprende los helechos leptosporangiados (Polypodiidae), dos linajes actuales de helechos eusporangiados (Marattiidae, Ophioglossidae), las psilotidas (Psilotidae) y los esfenófitos (Equisetopsida). Los esfenófitos y Marattiidae forman un clado hermano de las Polypodiidae. La rama basal de Moniliformopses es un clado que incluye Psilotidae y Ophioglossidae

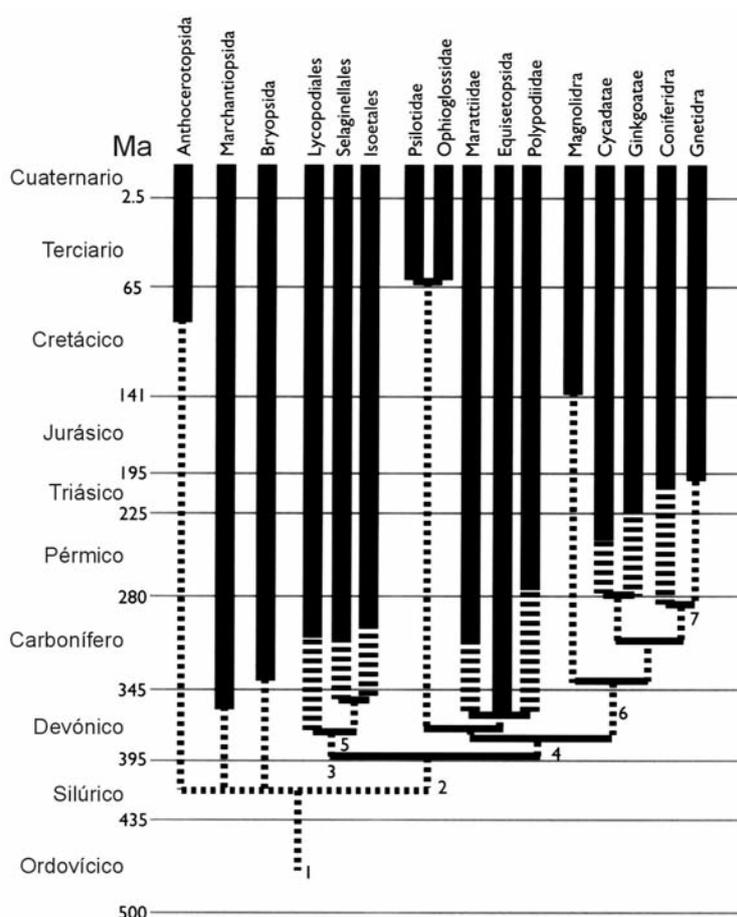


Figura 10.25. Estimaciones de la edad de los principales linajes de plantas terrestres sobre la base de la evidencia estratigráfica (Stewart & Rothwell 1993, Taylor & Taylor 1993, Kenrick & Crane 1997a). Las líneas gruesas continuas indican el registro fósil para un linaje actual, las líneas gruesas discontinuas, el registro fósil para grupos afines a los linajes actuales, y las líneas cortas discontinuas indican cierto conflicto entre el registro fósil y la inferencia filogenético-molecular. Los números indican las primeras apariciones en el registro fósil que han sido utilizadas como puntos de calibración: (1) plantas terrestres, (2) traqueófitos, (3) licófitos, (4) Moniliformopses (ej. *Ibyka*), (5) licófitos ligulados, (6) espermatófitos, (7) coníferas. Esquema taxonómico según Kenrick & Crane (1997a)

tres tipos de configuración estelar: la protostela, la sifonostela (395 Ma) y la eustela (380 Ma). Con todos estos cambios, hubo también un incremento en el diámetro del tallo y en su longitud. Este incremento del tamaño, por lo que ya hemos discutido, provocó la necesidad de que aparecieran las hojas como elementos específicos para el desarrollo de la función clorofílica.

Las formas arborescentes presentan *mecanismos de sostén* variados que incluyen el engrosamiento de los troncos con madera y corcho, mayor desarrollo radical, etc. Estos mecanismos ya se desarrollaron hace unos 380 Ma (Beerling & Woodward 1997). El desarrollo del xilema y floema secundarios desde zonas meristemáticas laterales (*cambium vascular*)

llegaría a ser una innovación de primer orden. Este fenómeno ocurrió en el Devónico Medio, hace unos 380 Ma, y permitió que algunos árboles como *Archaeopteris* alcanzaran los 30 m. (Meyer-Berthaud et al. 1999).

Sin embargo, en muchos otros árboles, el engrosamiento del tronco para aumentar la altura se consiguió por otras vías. Estas incluyen el desarrollo de grandes cantidades de corcho interno (referido usualmente como córtex secundario) (Thomas & Spicer 1987, Taylor & Taylor 1993) y la acumulación de bases foliares (ej. *Lepidodendron*). Otro mecanismo de soporte parece haber sido el desarrollo de masas radicales, que eran más gruesas en la base del tronco (ej. *Psaronius*).

Por añadidura, algunos paleosuelos indican el desarrollo de hasta siete sistemas radicales diferentes durante el Devónico y Carbonífero (Bockelie 1994) (Fig. 10.27), relacionados sin duda con las necesidades de los morfotipos implicados y con las condiciones ambientales asociadas a cada tipo de clima y sustrato.

Las primeras plantas terrestres poseían estomas y cutículas en sus tallos y está claro que tenían tallos fotosintéticos. Durante al menos 40 Ma, estas primeras plantas carecieron de hojas y sólo ocasionalmente aparecían apéndices espiniformes o enaciones (Kenrick 2002).

Las primeras estructuras a modo de hojas comenzaron a aparecer en el Devónico Medio-Superior (~390-354 Ma). Las micrófilas tienden a asociarse con tallos que poseen protostelas. Para su origen, se cifran dos teorías: la de la *enación* y la *telomática* (Fig. 10.9). La primera (Bower 1935) sugiere que la micrófila evolucionó desde enaciones espinosas como las de *Sawdonia*, las cuales llegarían a flexibilizarse. La teoría telomática (Zimmerman 1952) sugiere que la micrófila representa el producto final de una reducción evolutiva de un sistema de ramas que se alinearon por planación (Fig. 10.9). Las megáfilas suelen asociarse a tallos con sifonostela o eustela. La teoría telomática establece que las megáfilas aparecen por fusión de telomas y desarrollo de la lámina pos-

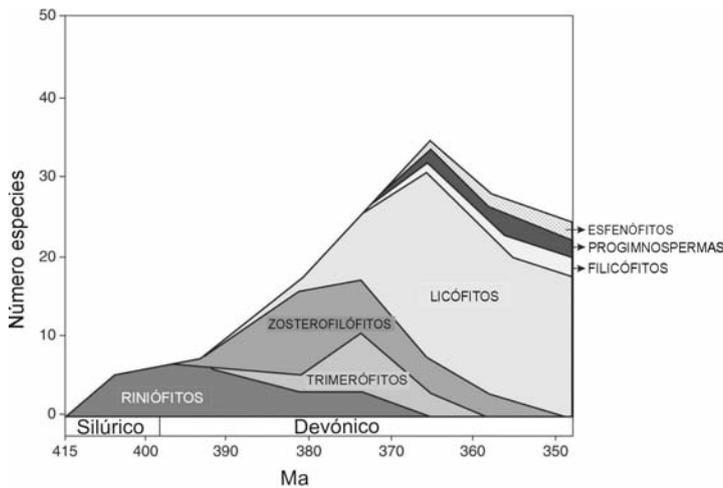


Figura 10.26. Diversificación de los grupos de plantas vasculares durante el Devónico Medio y Superior (390-365 Ma). Compilación de unas 18000 citas de especies fósiles. Niklas et al. (1983)

terior. Algunos estudios sugieren que la evolución de la megáfila puede 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).

Muchos cambios morfológicos observables entre plantas vasculares resultan de mutaciones heterocrónicas (Kellogg 2000, Li & Johnson

2000). Es el caso de los cambios en la longitud de las fases esporofítica y gametofítica. *Los gametófitos de vida corta han surgido al menos tres veces:* en los licófitos ligulados, plantas con semillas y helechos leptosporangiados heterospóricos. Otro ejemplo de heterocronía es el cambio en el período de dormancia desde la espora haploide hasta el embrión diploide encerrado en una semilla. Finalmente, parece claro que las transformaciones heterocrónicas son responsables de la reducción en el número de esporas por esporangio. Las *mutaciones heterotópicas* también han podido ser demostradas, por ejemplo en relación a los cambios posicionales de los polos del protoxilema o

del tejido esclerenquimático (Schneider et al. 2002).

Existiendo varias líneas evolutivas que suponen duplicación y modificación subsiguiente en un sentido complejante (Valentine 2000), lo cierto es que *la simplificación es ubiquista entre las plantas vasculares* (Bateman 1996, Pryer et al. 2001). En concreto, la pérdida de órganos ha sido un fenómeno muy común. Por ejemplo, las

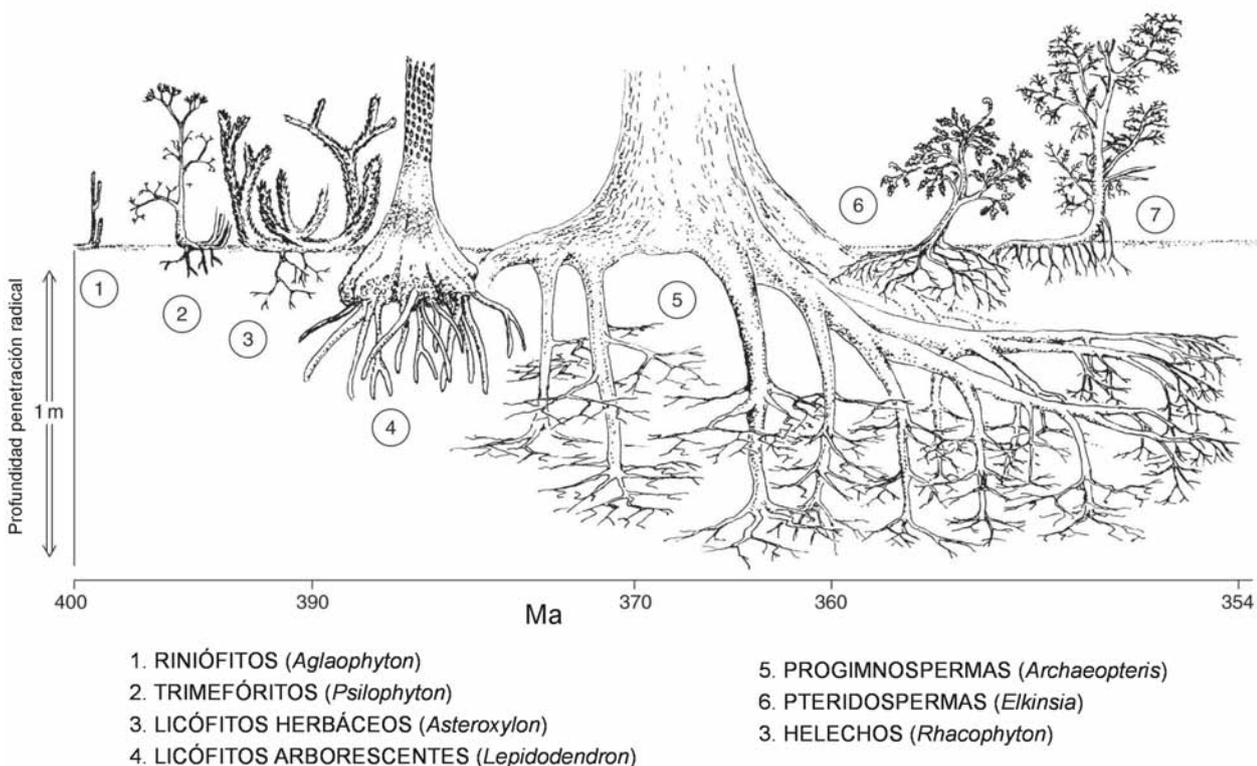


Figura 10.27. Sistemas radiculares durante el Devónico. Algeo & Scheckler (1999)

psilotáceas carecen de raíces, pero las reconstrucciones filogenéticas indican que sus ancestros tuvieron raíces (Fig. 10.24). Otras plantas sin raíces se encuentran en otros clados como Salviniales, incluso en angiospermas. Otras simplificaciones incluyen la ausencia de tejidos de sostén (colénquima y esclerénquima) en ofioglosáceas, la reducción foliar en psilotáceas y equisetáceas, la ausencia de médula radical en Filicales, la reducción del perisporio y el número de esporas por esporangio en helechos leptosporangiados.

8. De la homosporia a la heterosporia

La mayor parte de las plantas del Devónico tenían esporófitos que lanzaban sus esporas directamente al aire para ser dispersadas. En un sentido amplio, a estas plantas se les denomina “pteridófitos”. Los gametófitos de estas especies crecían de modo independiente de las generaciones esporofíticas que los producían. Este estilo de vida independiente dicta en parte la distribución de la mayor parte de los pteridófitos. Aunque el esporófito puede estar bien adaptado a la supervivencia y crecimiento en un hábitat seco, la generación gametofítica requiere condiciones de humedad para el desarrollo vegetativo, la transferencia de gametos masculinos al arqueogonio, la fecundación y la supervivencia del embrión esporofítico. En cierto sentido, los pteridófitos son los “anfibios” del reino vegetal, pues para completar su ciclo sexual necesitan un “retorno” al agua.

La colonización de nuevos hábitats por parte de las plantas vasculares se vio probablemente favorecida por sus esporas comparativamente pequeñas que daban lugar a gametófitos bisexuales. Las esporas pequeñas tienen una probabilidad mayor de ser arrastradas largas distancias por las corrientes atmosféricas. Al mismo tiempo, la elevación de los esporangios pudo ser favorecida por la propia necesidad de competir en esta dispersión. Esta elevación probablemente incrementó la probabilidad de que al menos algunas esporas alcanzaran un refugio húmedo donde pudieran crecer y desarrollar gametófitos sexualmente maduros. Parece razona-

ble por tanto, pensar en ventajas selectivas para los esporófitos altos.

Independientemente del tamaño y densidad de las esporas o del tamaño del esporófito (Fig. 10.28), las esporas que se desarrollaran para producir gametófitos bisexuales habrían inicialmente conferido una ventaja en la colonización. Dado que un gametófito puede producir tanto ovocélulas como anterozoides y que los gametos sean sexualmente compatibles y formar cigotos viables, esto es interesante, porque se requiere un solo gametófito para colonizar un nuevo lugar. Por otro lado, los esporófitos de muchos cormófitos actuales son capaces de reproducirse asexualmente y vivir durante muchos años. Asumiendo que los esporófitos de los primeros pteridófitos también fueron capaces de la reproducción asexual, una vez que un esporófito estaba establecido en un hábitat seco, éste podría haber establecido una población de individuos genéticamente idénticos (clon) y, simultáneamente, colonizar lugares distantes descargando millones de esporas a las corrientes atmosféricas.

Pero, ¿cuál es la base para asumir que las primeras plantas vasculares tenían gametófitos bisexuales? La respuesta radica en las dos características que tienen los pteridofitos que producen gametófitos bisexuales: sus esporas tienden a ser comparativamente muy pequeñas y todas ellas tienen la misma apariencia externa. Las plantas que producen un sólo tipo esporal se denominan *homospóricas*. La asunción de que si las esporas son de apariencia similar la planta es homospórica, tiene sin embargo sus problemas porque algunos briófitos producen esporas idénticas que luego desarrollan gametófitos sexual-

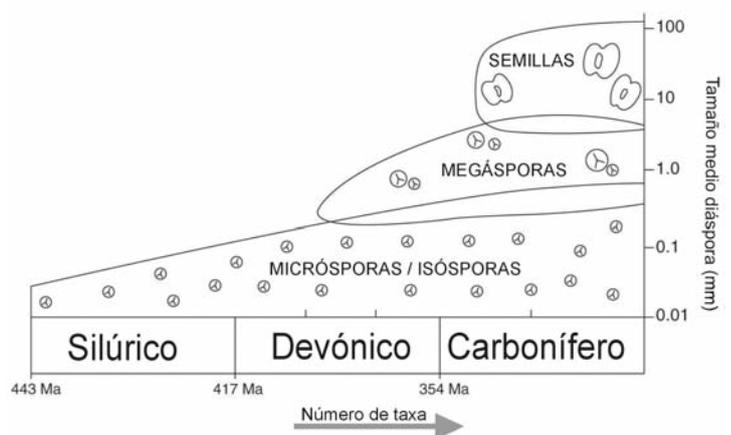


Figura 10.28. Relaciones entre el tamaño esporal y la concurrencia de homosporia o heterosporia. Willis & McElwain (2002)

	Heterosporia	Diecia	Entosporia	Monomegasporia	Integumentación	Legenostomia	Polimización in situ	Fecundación in situ	Sitonogamia
ZOSTEROFILÓFITOS	●	●							
SELAGINELLALES	●	●	●						
LEPIDODENDRALES-ISOETALES	●	●	●	●	●				
EQUISETALES	●	●	●	●					
ESFENOFILALES	●	●							
SALVINALES-MARSILEALES	●	●	●	●					
FILICALES	●	●							
ESPERMATÓFITOS	●	●	●	●	●	●	●	●	●

Figura 10.29. Distribución taxonómica de algunos rasgos reproductores en plantas paleozoicas

mente dimórficos (Mishler 2001). Esta condición, denominada *anisosporia*, pudo haber ocurrido también en el pasado. Puede haber dos tipos de anisosporia, la que desarrolla esporas de tamaño desigual y la que desarrolla gametófitos unisexuales. La primera refleja la *heterosporia*, la segunda presagia el *dimorfismo sexual* (Fig. 10.29).

Existe mucha discusión en torno al origen de la megáspora. La versión más aceptada es la de Thomas & Spicer (1987), los cuales sostienen que se debe a una mutación que produjo anisosporia en el seno de un esporangio. El registro fósil apoya este postulado, puesto que la existencia de dos tamaños esporales se va haciendo más frecuente a lo largo del Devónico (Chaloner 1967, 1970).

Muchas especies actuales de helechos, licopodios y colas de caballo han retenido la antigua condición homosporica y producen gametófitos bisexuales. Sin embargo, una proporción elevada de pteridófitos actuales y fósiles son heterosporicos, produciendo dos tipos de esporas: unas pequeñas (menores de 70 μ m) que desarrollan gametófitos productores de células espermáticas y otras grandes (entre 150-200 μ m) que desarrollan gametófitos productores de ovocélulas. Las primeras se denominan *micrósporas* y las segundas *megásporas*. Las primeras producen *microgametófitos* o *gametófitos masculinos* y las segundas, *megagametófitos* o *gametófitos femeninos*. La característica esencial de las plantas heterosporicas es que producen gametófitos unisexuales.

La heterosporia debe haber conferido alguna ventaja selectiva ya que evolucionó independientemente en varios grupos de plantas:

licófitos, esfenófitos, helechos y espermatófitos; en algunos casos como los licófitos, en varias ocasiones (Fig. 10.29). Bateman & DiMichele (1994) han reconocido *un mínimo de diez a once eventos de origen independientes para la heterosporia*. Asimismo, las primeras plantas vasculares heterosporicas hicieron su aparición muy pronto en el registro fósil. Hacia el Devónico medio, la distribución de las frecuencias en el tamaño de esporas tiende a ser bimodal y los valores medios se incrementan considerablemente (Chaloner 1967): algunas esporas del Devónico final miden 2.200 micras de diámetro. Las plantas heterosporicas debieron evolucionar en el Devónico Inferior, hace unos 386 millones de años (Willis & McElwain 2002). Hoy sabemos *que todos estos eventos de origen de la heterosporia tienen lugar en el período que va de 380 a 310 Ma* (Bateman 1996).

Suponemos saber cuándo y cómo evolucionó la heterosporia, pero es incierta la respuesta al "por qué". Si la colonización de nuevos hábitats fue importante y se vió favorecida por la producción de gametófitos bisexuales, parece evidente que la presión de selección habría de ser hacia la homosporia. No obstante, la heterosporia sucedió y produjo una gran radiación de formas. La razón puede radicar en los beneficios que proporciona el incrementar los recursos metabólicos en favor de los megagametófitos. Las plantas heterosporicas tienden a producir muchas menos megásporas que micrósporas. Es una cuestión de inversión. La misión fundamental de una micróspora es transportar información genética para la producción de gametos masculinos. Sin embargo, la megáspora dará finalmente lugar a ovocélulas y éstas, una vez fecundadas, tienen que tener reservas suficientes durante algún tiempo para el nuevo esporófito. Tener muchos microgametófitos pequeños y pocos megagametófitos grandes incrementa las posibilidades de fecundación y también las de supervivencia de la nueva generación.

La heterosporia es una extensión biológica de la oogamia: favorecer las ovocélulas en relación a los gametos masculinos. Por otro lado, *supone la transferencia del control de desarrollo gametofítico desde el propio gametófito hasta el esporófito*. La fecundación cruzada no sería problema si la dispersión de la micróspora fuera suficientemente eficiente: la probabilidad de que una ovocélula fuera fertilizada por un anterozoide de una planta diferente sería

alta. La heterozigosis y la heterosporia, por tanto, son perfectamente compatibles.

La transición desde plantas homospóricas hasta heterospóricas ha sido extremadamente reiterativa (Bateman 1996) y se considera uno de las tendencias evolutivas más importantes en la consecución de las plantas con semillas (Fig. 10.29). En este sentido, es importante resaltar una segunda y tercera tendencias observables en el registro fósil de pteridófitos: la de reducir el número (y aumentar el tamaño) de megásporas por megasporangio y la de retener la megáspora en el esporófito materno (*endosporia megaspora*) (Niklas 1997). Esta secuencia evolutiva parece haber concluido en la aparición de la semilla. Se considera habitualmente que *la megáspora es el precursor del óvulo y la micróspora del grano de polen* (Trautwiese 1988).

9. Paleoecología de los bosques del Carbonífero

9.1 Cambios ambientales

Entre el comienzo del Devónico y el final del Carbonífero (395-290 Ma), la flora terrestre evolucionaría desde pequeñas plantas herbáceas y arbustivas hasta una vegetación forestal que incluía árboles mayores de 40 m. Fue un momento de dramáticos cambios tectónicos y climáticos. Las placas continentales que habían formado Gondwana y Laurasia durante el Silúrico, se movieron hacia el norte dando lugar a la formación del *supercontinente Pangea* en torno a 300 Ma (Fig. 9.14). Los climas se hicieron más fríos y áridos, con evidencias de glaciación en el hemisferio sur (Crowley & North 1991, Frakes et al. 1992).

Inicialmente, durante el Devónico Inferior-Medio (~395-360 Ma), el Polo Sur se situó sobre lo que hoy es Sudáfrica central, en un contexto de recalentamiento y retención de calor en el polo (Crowley et al. 1987). Desde el Devónico Medio (360 Ma), sin embargo, el Polo Sur llegó a estar mucho más cerca de la costa, lo cual habría causado un enfriamiento global. La mayor capacidad del agua para almacenar calor habría minimizado la magnitud del recalentamiento de las masas terrestres adyacentes. Se han reconocido *al menos cuatro períodos de glaciación en el Hemisferio Sur entre 360 y 290 Ma* (Crowley & North

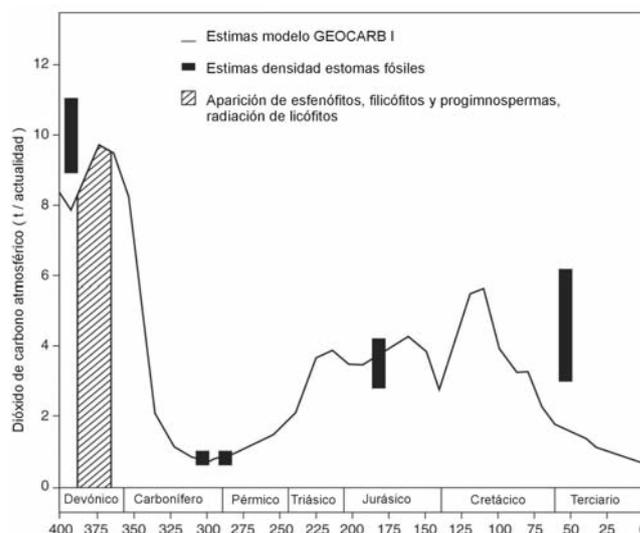


Figura 10.30. Estimaciones del dióxido de carbono atmosférico durante los últimos 400 millones de años y su relación con la aparición de esfenófitos, filicófitos, licófitos y progimnospermas. Berner (1991), McElwain (1998) y Willis & McElwain (2002)

1991), durante los cuales los niveles marinos descendieron unos 100-200 m.

Aunque los climas continentales se aridificaron globalmente, la evidencia fósil también sugiere que *las precipitaciones aumentaron en una estrecha franja ecuatorial* (Raymond 1987). La consecuencia más relevante fue la formación de los extensos *bosques pantanosos* que han dado lugar a los depósitos de carbón del este de Norteamérica, oeste de Europa y Rusia (Chaloner & Hallam 1994). Los movimientos de placas continentales y orogenias asociadas también tuvieron una influencia notable sobre estos procesos. Se ha determinado que existió una *cordillera central pangeica* que alcanzó los 3 km de altitud media (Crowley 1998).

Otro factor que afectó a los climas globales durante este período (395-290 Ma) fue la propia colonización vegetal. Las estimaciones de dióxido de carbono atmosférico en el Devónico Inferior indican que los niveles fueron hasta 8-9 veces más altos que los actuales (Fig. 10.30). No en vano, estos niveles son los más altos registrados durante los últimos 400 Ma (Han & Runnegar 1992, McElwain & Chaloner 1995, Berner 1997).

Estos niveles habrían incrementado la extensión espacial del efecto invernadero. Sin embargo, entre 360 y 286 Ma, el dióxido de carbono descendió desde 3600 p.p.m. hasta 300 p.p.m., y a finales del Carbonífero, los niveles de este gas eran comparables a los actuales (Berner 1993, 1994) (Fig. 10.30). Este descenso tiene que haber contribuido al enfriamiento

global que se hace evidente desde hace unos 360 Ma. Uno de los procesos principales que se creen responsables de este rápido declive sería la expansión global de las plantas vasculares y el efecto que ella habría tenido sobre la aceleración de la meteorización de rocas silicatadas y la producción de materia orgánica resistente a las bacterias (ej. ligninas) (Schidlowski 1983, Berner 1998).

Se supone que la colonización de las superficies terrestres por las plantas vasculares y la liberación consiguiente de ácidos orgánicos (ácidos húmicos y fúlvicos) habría incrementado la meteorización de las rocas silicatadas. Este proceso consume dióxido de carbono atmosférico y resulta en la transferencia de carbono desde la atmósfera hasta los minerales carbonatados. Estos habrían sido luego lavados y depositados en el fondo oceánico donde habrían sido enterrados.

Por añadidura, se ha sugerido que los grandes incrementos en materia orgánica vegetal compuesta de polímeros orgánicos como la lignina, que son muy resistentes a la descomposición, habrían excedido la capacidad recicladora de los descomponedores primarios (Robinson 1991). Esto habría dado lugar a un escenario donde las tasas de acumulación habrían superado a las de descomposición. El enterramiento de estas vastas cantidades de materia orgánica habría resultado de nuevo en la remoción de carbono atmosférico, pero en esta ocasión, acumulándolo a largo plazo en forma de rocas del carbón.

9.2. Componente florístico

Desde la aparición de las primeras plantas arborescentes, en el Devónico Medio, hasta el Carbonífero Superior, los bosques estuvieron dominados por cuatro grupos de árboles productores de esporas y dos tipos de árboles productores de semillas. Entre los primeros, cabe destacar los licópsidos, esfenófitos, filicófitos y progimnospermas. Entre los segundos, los cordaites y pteridospermas.

Los licófitos arborescentes fueron los primeros árboles, apareciendo ya en torno a 370 Ma (Eggert 1961) (Fig. 10.12). Se piensa que representan los dos tercios de la biomasa de los bosques del Carbonífero Superior (Gensel & Andrews 1987). Entre los esfenófitos, las especies más abundantes fueron las del género *Calamites* (Fig. 10.18). Los helechos fósiles aparecen desde el Carbonífero Inferior (~360

Ma). El género dominante en estas paleofloras es *Psaronius* (Fig. 10.23), cuyas especies abundaban en las áreas iluminadas de los bosques de *Lepidodendron*.

Archaeopteris, una progimnosperma, abundaba en ambientes inestables bajo inundación periódica. Este género presentaba ventajas adaptativas importantes: ramas laterales perennes, cámbium vascular, raíces mucho más profundas y megáfilas (Algeo & Scheckler 1999). *Cordaites* se presenta desde el Carbonífero Inferior hasta el Pérmico (~330-250 Ma). Incluye árboles de hasta 30 metros y arbustos, ambos de amplia distribución, desde manglares litorales hasta zonas de montaña (Cleal & Thomas 1999). Las formaciones de *Cordaites* debieron tener una fisionomía similar a la de los actuales bosques australes de *Agathis* (Araucariaceae).

9.3. Aspectos paleobiogeográficos

Estableciendo dos ventanas temporales, Willis & McElwain han reconocido la existencia de seis biomas durante un episodio del Carbonífero inicial (354-342 Ma), y entre seis y ocho durante otro del Carbonífero Superior (300-286 Ma).

Durante el episodio más antiguo, la pluviselva tropical estaría dominada por licópsidos arborescentes (*Lepidodendron*, *Stigmaria*, *Sigillaria*, *Lepidodendropsis*), esfenópsidos (*Sphenophyllum*, *Calamites*) y pteridospermas (Fig. 10.31).

El bosque tropical de lluvias de invierno (*bosque paratropical*) presentaba también licópsidos arborescentes, así como pteridospermas, siendo los esfenópsidos mucho menos abundantes.

El bioma templado cálido constituiría las floras clásicas de Angara y Gondwana, siendo los licópsidos todavía dominantes en este último subcontinente, pero con una menor diversidad específica que en los trópicos. No hay floras descritas para lo que serían los biomas de los desiertos subtropicales, templado frío y ártico.

Durante el Carbonífero final, las pluviselvas presentaban bosques de pteridospermas (*Medullosa noei*), licópsidos (*Lepidodendron*) y helechos arborescentes (*Psaronius*), así como cordaitáceas (*Cordaites*) y otras plantas con semillas (Fig. 10.31). Se constata una clara disminución de la diversidad y abundancia de licópsidos.

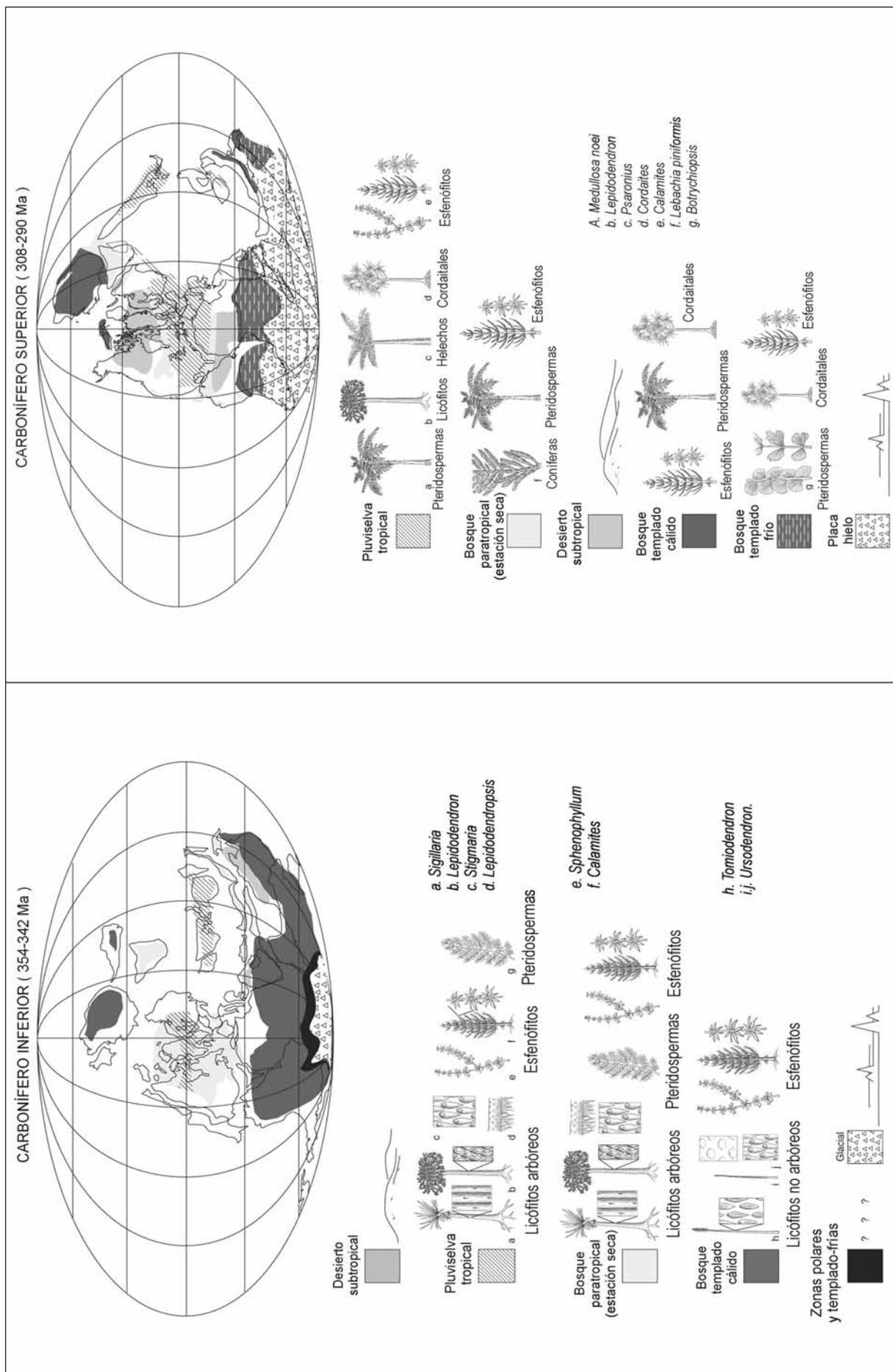


Figura 10.31. Biomas en el Carbonífero Inferior y Superior. Proyecto *PaleoMap*. Willis & McElwain (2002)

El bosque paratropical muestra mayor abundancia de coníferas xerofíticas como *Lebachia* y *Ernestiodendron*, así como esfenófitos como *Phyllothea*. El bioma templado cálido se da en una parte de Angara y representa el dominio de los esfenófitos (sobre todo *Calamites*), Medullosales y Cordaitales. El bioma templado frío contiene fundamentalmente bosques abiertos de pteridospermas (*Botryochiopsis*), *Cordaites* y *Calamites*.

9.4. Ecología del fuego en los biomas de la zona tropical

Las partículas de carbón fosilizado, indicadoras de la ocurrencia de incendios, son relativamente comunes en las rocas carboníferas de Norteamérica y Europa. Durante el Carbonífero, buena parte de estas regiones se situaban en los márgenes meridionales de Laurasia. Algunas investigaciones sobre la distribución e identidad botánica de las facies carbonosas, llevadas a cabo sobre materiales de Canadá, Polonia e Inglaterra, demuestran que las floras quemadas eran dominadas por progimnospermas, mientras que las que carecen de indicios de combustión estaban dominadas por licópsidos. Los restos de estos últimos derivan de comunidades de zonas húmedas que se desarrollaban en las zonas topográficamente más bajas de las cuencas sedimentarias continentales.

Los restos de progimnospermas y cordaitáceas (sobre todo *Dadoxylon*) derivan de paleotopografías bien drenadas situadas en la periferia de estas cuencas (Falcon-Lang 2000). Sobre la base de la distribución vertical de las partículas carbonosas, se ha estimado que, en las zonas dominadas por progimnospermas, los fuegos tenían lugar con una frecuencia media de entre 3 y 35 años. Esto corresponde con la existencia de un clima monzónico-tropical similar al de la actual sabana africana y no es descabellado pensar en la existencia de una vegetación similarmente pirofítica.

Las áreas sometidas a inundación formaron turberas y depósitos sapropélicos. *Lepidophloios* aparecía en las zonas de inundación permanente, mientras que los suelos emergentes bajo influencia clástica soportaban a *Sigillaria*, *Lepidodendron* y *Paralycopodites*, aparte de algunas pteridospermas, helechos y esfenópsidos. Los fuegos aquí tenían una incidencia más baja, estimada entre 105 y 1085 años (Falcon-Lang 2000), en correspondencia

con un clima lluvioso cálido carente de estacionalidad pluviométrica y con una vegetación pluvisilvática similar a los actuales bosques tropicales.

9.5. Respuesta vegetal al cambio climático e interacciones bióticas

El Paleozoico Superior ofrece una oportunidad excelente para estudiar la respuesta de la vegetación terrestre a las fluctuaciones climáticas de tipo glacial-interglacial (DiMichele & Aronson 1992). Los depósitos de origen lacustre, fluvial y deltaico proporcionan una resolución estratigráfica más que aceptable para este período, durante el cual tuvo lugar el declive de magníficas formaciones forestales de licópsidos y esfenófitos, con su reemplazamiento por bosques de plantas con semillas (Burnham 1993). A lo largo de unos 75 millones de años, en concreto durante el Westfaliense y el Sakmariense, hay evidencias litológicas (principalmente *tillitas*) de dos glaciaciones globales que, como durante el Cuaternario, coincidieron con fases áridas en algunos territorios tropicales (Crowley 1998) (Fig. 10.32).

En las investigaciones paleoecológicas del Carbonífero, la *palinología* ha resultado una ciencia fundamental, porque ha permitido asociar una distribución en el espacio con una morfología macroscópica determinada. Hay que tener en cuenta que, muchas veces, los palinomorfos fosilizan en el interior de los esporangios. Así, sabemos que el género polínico *Lycospora* pertenece a *Lepidodendron* y *Lepidophloios*, que *Capposporites* pertenece a *Diaphorodendron*, que *Punctatisporites* y *Laevigatosporites* a helechos maratales del tipo *Psaronius*, que *Endosporites* es el palinomorfo de Isoetales, *Calamospora* de *Calamites* y esfenofitos, *Florinites* es el tipo polínico del orden de gimnospermas Cordaitales, *Vesicaspora* y *Monoletes* son recogidos de pteridospermas, etc (Taylor & Taylor 1993).

Los datos palinológicos y paleobotánicos evidencian que el comienzo del Carbonífero supuso una diversificación específica de los órdenes que radiaron en el Devónico Superior, incluyendo licófitos, esfenófitos, helechos, pteridospermas y cordaitales (Fig. 10.32) (DiMichele et al. 1996). A finales del Carbonífero, se constata una notable segregación de nichos ecológicos, de modo que los licópsidos rizomórficos ocupan principalmente las zonas pantanosas, los helechos arborescentes la mayor parte de

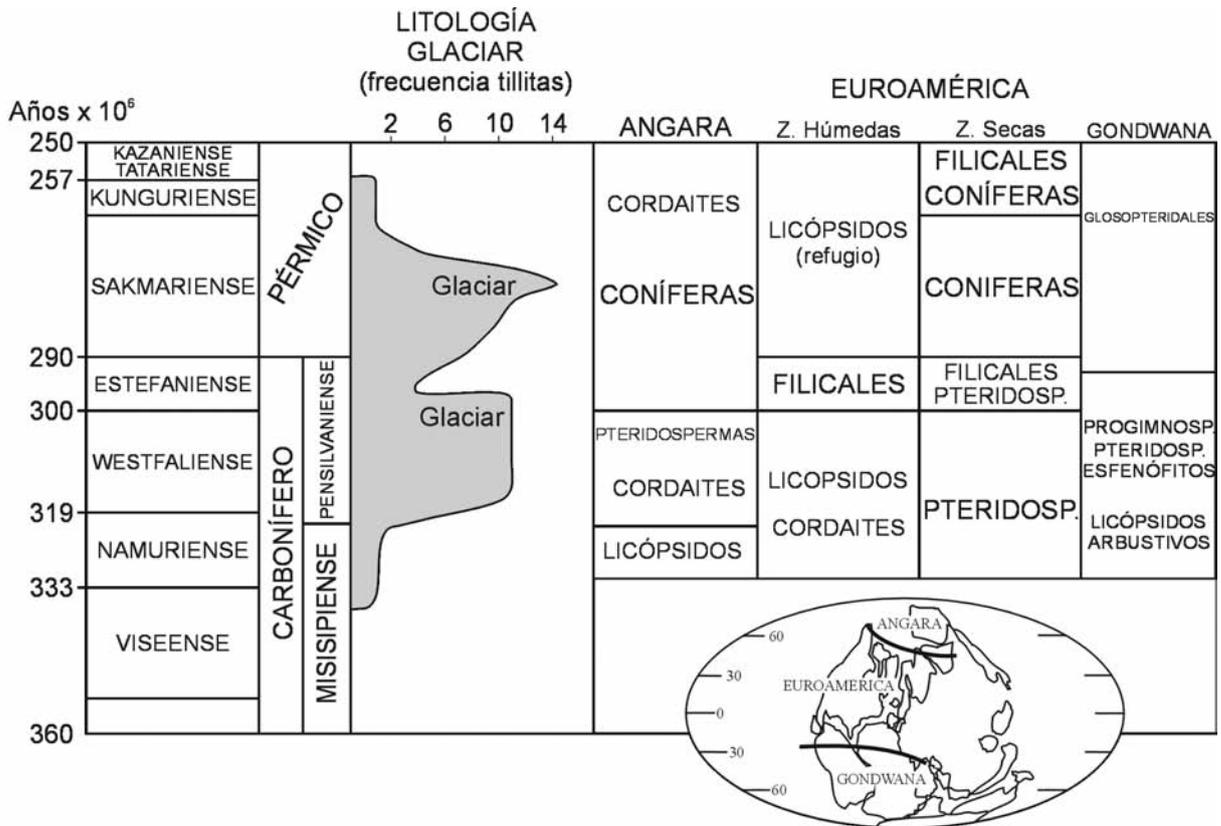


Figura 10.32. Relaciones entre los procesos de glaciación/ recalentamiento global y los cambios en la vegetación del Paleozoico Superior. Los límites entre las biofasas tienen lugar entre uno y diez mil años, mientras que la mayor parte de las etapas cubren varios millones de años. Obsérvese la falta de coherencia estratigráfica en los tiempos de respuesta vegetal a nivel de los diferentes subcontinentes. Modificado de Gastaldo et al. (1996)

los ecosistemas sometidos a algún tipo de perturbación extrínseca, las pteridospermas y cordaitales los suelos bien drenados y los biotopos más áridos, y los esfenófitos una amplia gama de ambientes de transición. A finales del Pérmico, dicha compartimentación de nichos había dado paso a un escenario donde los espermatófitos dominaban ya la mayor parte de los hábitats descritos (Niklas et al., 1983, DiMichele & Bateman 1996).

Las glaciaciones westfaliense y sakmariense provocaron una importante modificación a largo plazo en la composición de las floras paleozoicas a nivel de los tres dominios biogeográficos existentes: Angara, Euroamérica y Gondwana (Fig. 10.32). El significado ecológico del cambio fue idéntico, a pesar de las diferencias florísticas, y supuso promover la dominancia de especies oportunistas o con ciclos vitales similares a los de los espermatófitos actuales. Las glaciaciones representaron situaciones de intensa alteración del contexto físico-químico y parece coherente la expansión de aquellas especies que, precompetitivamente, habían desarrollado estrategias vitales y adaptaciones estructurales

para sobrevivir en ambientes edáfica y climáticamente inhóspitos.

Sin embargo, hubo importantes diferencias en las trayectorias descritas y en la secuencia de eventos. El paisaje vegetal de Angara se modificó sensiblemente con el advenimiento de la glaciación westfaliense. Los bosques de licópsidos rizomórficos dieron lugar rápidamente a formaciones abiertas de pteridospermas y cordaites. La mayor riqueza florística de la flora de Gondwana permitió que el espectro taxonómico de los grupos dominantes no cambiara perceptiblemente durante esta primera fase glaciaria. Las floras tropicales apenas experimentaron variación: los licópsidos (*Lepidophloios*, *Paralycopodites*, *Sigillaria*, *Lepidodendron*, *Diaphorodendron*) y *Cordaites* siguieron caracterizando el paisaje de Euroamérica en los ecosistemas más húmedos, mientras que diversos órdenes de pteridospermas mantuvieron su dominancia en contexto árido.

La glaciación sakmariense provocó la expansión de las coníferas en Angara y en los biotopos áridos de Euroamérica, así como el advenimiento de la flora glosopteridácea de

Gondwana, mientras que se mantuvieron algunos enclaves relícticos de licópsidos en Euroamérica oriental. En cualquier caso, ni los macrofósiles ni el polen muestran tampoco coherencia bioestratigráfica en su respuesta a esta segunda crisis climática. En cuanto al recalentamiento global que tuvo lugar durante el Estefaniense, la reacción casi inmediata de las floras de Angara y Euroamérica contrasta con la inercia de la flora de Gondwana. De hecho, el declive de los esfenófitos, los licópsidos arbustivos, las pteridospermas y las progimnospermas en este subcontinente se produjo con un desfase de 9 millones de años en relación con la invasión de Angara por las coníferas.

En las zonas húmedas de Euroamérica, las fases iniciales de tanto el Westfaliense como el Estefaniense, fueron episodios de incremento de la aridez, teniendo un reflejo en las palinocenosis (Fig. 10.33). La crisis de aridez westfaliense apenas impactó sobre la vegetación. Al comienzo de la crisis estefaniense, tiene lugar una rápida regresión de las vegetaciones dominadas por lepidodendros y cordaites mesófilos (*Mesoxylon*, *Cordaixylon*), siendo reemplazadas por helechos arborescentes, sobre todo *Psaronius*, así como pteridospermas (*Medullosa*) y esfenófitos

(*Sphenophyllum*, *Cala-mites*). Las frondes de *Psaronius* eran villosas, lo cual se supone que es una adaptación a la vida en ambientes secos. Los lepidodendros fueron retrocediendo progresivamente y terminaron por extinguirse al final de la segunda crisis.

Durante el Pérmico, la aridez se incrementó dramáticamente, lo cual tiene que ver con el cambio continuo en la posición de las masas continentales y con una importante glaciación en Gondwana que afectó al nivel del mar y a la salinidad. Esto acabó con la mayor parte de las zonas pantanosas del Carbonífero y proporcionó oportunidades para la expansión de plantas como las coníferas de tipo *Walchia*.

En el caso de las zonas húmedas de Euroamérica, un primer intervalo de aridez durante el Westfaliense apenas tuvo relevancia sobre la configuración ecológica (Fig. 10.33). La respuesta de muchas floras pensilvanienses al advenimiento y la conclusión de fases glaciares estuvo bióticamente condicionada por una gran resistencia a la invasión. En otras palabras, las características adaptativas de los grupos fueron tan importantes o más que el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes después de cada crisis.

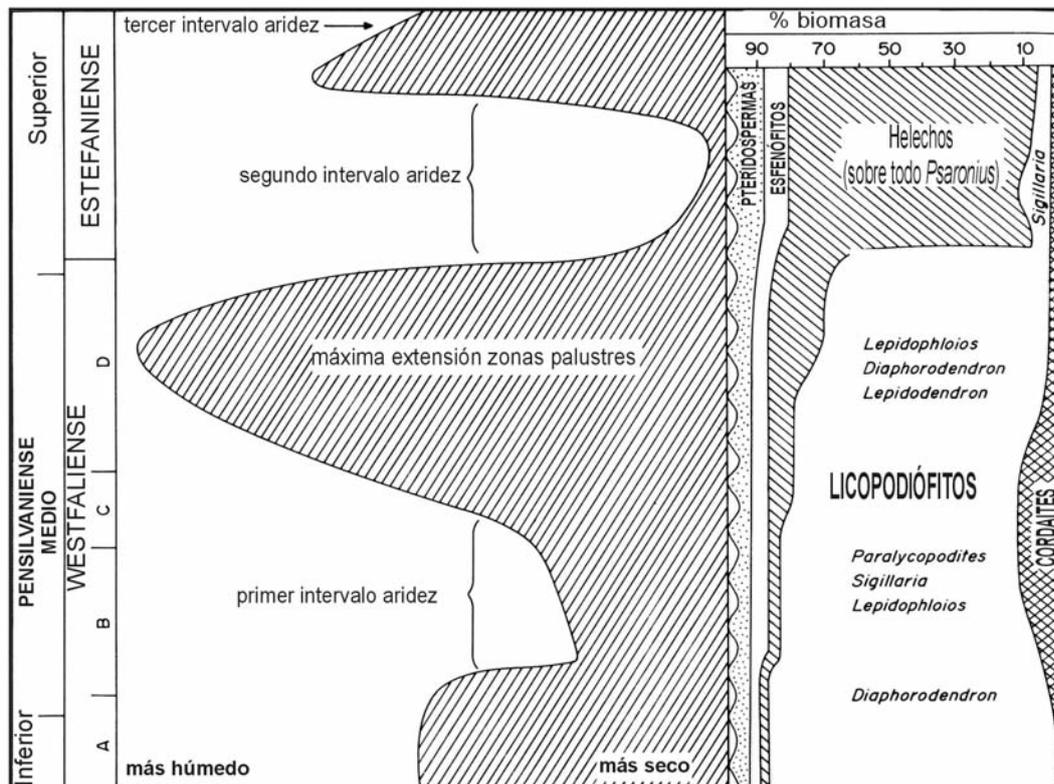


Figura 10.33. Relaciones paleoecológicas entre la abundancia de plantas vasculares y los cambios climáticos durante el Pensilvaniense de la Euroamérica húmeda. Philips et al. (1985)

ORIGEN DE LA SEMILLA Y DIVERSIFICACIÓN DE LOS ESPERMATÓFITOS

1. Introducción

Los espermatófitos, plantas con semillas, o fanerógamas, son cormófitos y, como tales, presentan un sistema radical, tallo y hojas, alternancia de generaciones heteromórfica (con gametófito y esporófito bien diferenciados, como los briófitos y los pteridófitos), así como una alternancia de fases nucleares, con haplofase y diplofase. En la transición desde los pteridófitos, todavía algunos grupos preservan arquegonios en el gametófito femenino.

Los caracteres que distinguen a los espermatófitos de las criptógamas heterospóricas se encuentran en la ontogenia de los gametófitos y del esporófito embrionario. La megáspora de un espermatófito está encerrada permanentemente en el megasporangio y el gametófito femenino completa su desarrollo cuando aún está encerrado en la pared del megasporangio.

Como en los pteridófitos heterospóricos, tras la meiosis, se forman tanto micrósporas (granos de polen uninucleados) como megásporas (sacos embrionarios uninucleados). Realmente, la alternancia de generaciones en los espermatófitos, está bastante "disimulada" y no fue hasta mediados del siglo pasado cuando se reconoció la homología entre las fases de espermatófitos y las de otros cormófitos más primitivos. Esto se debe a que los gametófitos (tubo polínico y saco embrionario plurinucleado) están extraordinariamente reducidos, tanto que no son visibles externamente y deben nutrirse a expensas del esporófito.

Es de suma trascendencia el hecho de que la megáspora, al madurar, no abandone el megasporangio (*nucela*) y no se separe, por lo tanto, de la planta madre. Mientras tanto, en los microsporangios (*sacos polínicos*) van madurando las micrósporas. El desarrollo del gametófito masculino comienza con una división nuclear que tiene ya lugar en el seno del propio grano de polen. Mediante el proceso de polinización, los granos de polen son conducidos hasta las inmediaciones de los megasporan-

gios y, a continuación, forman un *tubo polínico* con espermatozoides o células espermáticas (sin flagelos). Después se produce la fecundación de la ovocélula y el desarrollo del cigoto para dar el embrión. Al mismo tiempo, el esporófito materno forma la *testa* a partir de la cubierta del megasporangio (*tegumento*). Se origina también un tejido nutritivo para el embrión (*endospermo*). De este modo se constituye la *semilla*, como nuevo órgano de multiplicación.

Las grandes ventajas que, en términos de supervivencia, presentan los espermatófitos respecto a los grupos precedentes son fundamentalmente dos: (a) el proceso de fecundación se puede llevar a cabo con independencia del agua atmosférica, debido a la gran reducción del gametófito femenino, el cual queda permanentemente incorporado al esporófito; y (b) se diseminan semillas en vez de megásporas. La aparición de la semilla proporciona, por tanto, mayores probabilidades de subsistir al joven esporófito, por la presencia de una cubierta protectora, de un tejido nutritivo y por la posibilidad de formación del embrión antes de la dispersión.

La mayoría de las definiciones ontogénicas de semilla indican que se trata de un óvulo fecundado, es decir, en él debe haberse iniciado el proceso de embriogenia. Sin embargo, es bien conocido que las semillas con embriones son rarísimas en el registro fósil, por lo que en las discusiones paleobotánicas hablaremos de semilla u óvulo indistintamente: resulta difícil encontrar una característica morfológica que distinga lo uno de lo otro una vez que ha tenido lugar la singamia.

No se puede separar la evolución del óvulo de la de los mecanismos de polinización. El óvulo es una estructura cerrada, indehisciente y la fecundación es posible solamente por el papel activo de los tubos polínicos o gametos provistos de flagelos. De forma muy breve, se podría decir que *un óvulo es un megasporangio indehisciente y provisto de uno o varios tegu-*

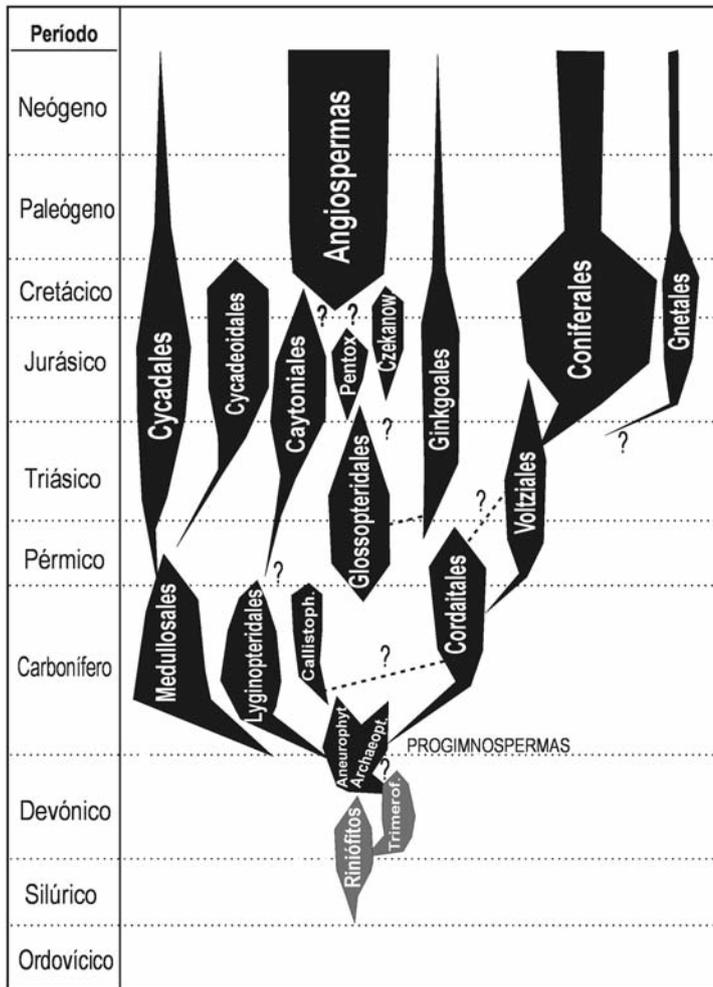


Figura 11.1. Relaciones evolutivas dentro de los espermatófitos. Adaptado de Stewart & Rothwell (1993)

mentos. Esta precisión es importante, como veremos más adelante.

Cabe señalar que las mencionadas homologías entre las partes de una semilla y los megasporangios pteridofíticos no están resueltas de forma concluyente. Herr (1995) ha lanzado una hipótesis provocadora, en la que la nucela deriva de un esporangióforo de naturaleza caulinar que portaría un esporangio en el ápice. En la hipótesis de Herr, al menos uno de los tegumentos tendría su origen en tejidos fértiles del megasporangio. Según este autor, finalmente, los mecanismos ontogenéticos que dieron lugar a la semilla desde un sistema reproductor pteridofítico, se podrían haber iniciado simplemente por una mutación en un gen homeótico.

Como hemos visto en el tema anterior, el nivel de organización espermatofítico aparece por una progresión lógica que comenzaría con la homosporia, seguiría con diversas fases de heterosporia, y culminaría en la aparición de

una estructura a la que denominamos semilla. Resulta más problemático saber cuándo tuvieron lugar estos eventos y qué modificaciones estructurales se produjeron para su consecución. Sin duda, las primeras plantas vasculares o cormófitos fueron homosporicas. Pero no es hasta el tránsito entre el Devónico Inferior y el Medio cuando se comienzan a observar claramente dos tamaños esporales dentro del mismo morfo. Esta diferenciación en las dimensiones es una muestra clara de la aparición de la heterosporia.

Entre las plantas vivientes, se pueden establecer bastantes comparaciones entre el ciclo de un helecho heterosporico y el de un espermatofito. En ambos casos, hay alternancia de fases nucleares y de generaciones heteromórficas. En ambos casos, la fase gametofítica se encuentra relativamente reducida respecto a la esporofítica. Algunos autores sostienen que la gran diferencia estriba en que los espermatofitos tienen *endosporia megasporal*. Sin embargo, esto no es del todo exacto. Haciendo un repaso al registro fósil se puede apreciar como muchos pteridofitos evolucionaron para dar un ciclo vital heterosporico desde otro homosporico (Fig.

10.28). De entre éstos, unos cuantos llegaron algo más allá en el trayecto evolutivo, reduciendo hasta sólo una el número de megásporas por megasporangio. Estas grandes megásporas eran retenidas dentro del megasporangio incluso cuando ya había tenido lugar la fertilización y la posterior germinación del embrión. El caso más típico de esta especialización fue el de *Lepidocarpon*. Sin duda, la planta implicada en este fósil tuvo éxito en su hábitat, pero cuando disminuyeron las zonas pantanosas del Carbonífero, se extinguió (Stewart & Rothwell 1993). La evolución de los megasporangios monosporicos se cortó por esta vía, pero continuó a través de otras plantas preadaptadas a los ambientes más secos. De hecho, durante lo que se ha venido a denominar "período mesofítico" (Fig. 5.12) estas plantas dominarían la vegetación terrestre. En relación con *Lepidocarpon* hay que decir, que aparte de todo ello, su megasporangio era dehiscente. Esta puede ser una diferencia morfológica importan-

te entre este género pteridófito y los auténticos espermatófitos.

Los espermatófitos presentan una micróspora definitivamente diferente de los pteridófitos, especialmente a nivel ultraestructural. Esta es denominada *grano de polen*, y aparece hace unos 364 Ma (Traverse 1988). La pared del grano de polen consta de dos capas, la *intina* y la *exina*, mientras que la pared pteridofítica está habitualmente compuesta de perisporio, exosporio y endosporio. Hay que decir que la exina e intina de los musgos no representa una homología evidente con estas capas, del mismo modo que la perina no es homóloga del perisporio de los helechos.

2. Precisiones conceptuales sobre la flor y los espermatófitos

En el sistema linneano, *Phanerogamia* es la denominación dada al taxon que agrupa a las fanerógamas, las cuales comprenderían plantas "*cuyos órganos reproductores son fácilmente observables, en oposición a las criptógamas*". En el diccionario científico y tecnológico publicado por Academic Press (Morris 1992) no se reconoce el término "phanerogamy" ni tampoco el de "phanerogam", pero sí el de "spermatophyte" (*seed-producing plant*). Font-Quer (1982) hace referencia a la Fanerogamia como el "*grupo de plantas que comprende las clases I-XXIII del sistema sexual de Linneo, todas ellas con los órganos de fructificación perceptibles a simple vista*". Este mismo autor recuerda que el término aparece oponiéndose al de "Criptogamia", y que no subsiste por la falta de homogeneidad de su contenido.

Evidentemente la posibilidad o no de distinción a simple vista de un órgano determinado no puede ser mantenida como criterio moderno para la definición de un grupo taxonómico, aparte de que realmente los "órganos sexuales" de las fanerógamas serán o no visibles a simple vista en función de lo que se estime que es el "órgano sexual de las fanerógamas". Sin embargo, en su deseo de resultar explícito, Font-Quer (1982) no deja de añadir confusión al término cuando lo señala como sinónimo de antófitos, embriófitos sifonógamos y espermatófitos. En primer lugar, porque el término antófitos hace referencia a "plantas con flores" y la mayor parte de los autores actuales prefieren guardar esta denominación exclusivamente

para las angiospermas o, como veremos, para las angiospermas y algunos grupos de gimnospermas. En segundo lugar, porque los embriófitos sifonógamos incluyen aquellas plantas en las que, acaeciendo la endosporia megasporal, la fecundación tiene lugar por gámetas imposibilitadas para el movimiento autónomo, es decir guiadas por un tubo polínico. Esta característica englobaría a las angiospermas y sólo parcialmente a las gimnospermas; tanto los ginkgófitos como los cicadófitos presentan zoidogamia. La única aproximación coherente sería, por tanto, la de sinonimizar las fanerógamas con los espermatófitos, pero más que por una proximidad etimológica, por el hecho de que lo que nos queda después de excluir los hongos, las algas, los briófitos y los pteridófitos (las criptógamas, en suma), son las plantas portadoras de semillas o espermatófitos.

El concepto de "flor" sugerido por Ehrendorfer (1994) homologaría los antófitos con los espermatófitos, pero lo cierto es que, aparte de consideraciones puramente morfológicas, el peso de la tradición se impone para que términos como el de "flor", "perianto" o "fruto" se acepten mayoritariamente como relativos a las angiospermas. Algunas obras que tratan exclusivamente de angiospermas (Heywood 1985, Cronquist 1988, Takhtajan 1980, 1997), representan excelentes exponentes de esta visión más aceptada.

La perspectivas que consideran que también son flores los esporófilos y órganos reproductores de gimnospermas son una fuente de controversia, y de la lectura de algunos autores (Weberling & Schwantes 1981) se infiere que las unidades del androstróbilo de pinófitos serían estambres, que las escamas seminíferas serían carpelos y que el tubo micropilar de Gnetales sería un estilo. Si buscamos una definición puramente morfológica, hay que ser rigurosos en su aplicación: estrictamente, Ehrendorfer (1994) debería haber hecho referencia a "flores" incluso dentro del apartado correspondiente a pteridófitos. Estaríamos entonces autorizados para hablar de estambres en los esporangios dispuestos sobre la prologación nerval de Hymenophyllaceae y de carpelos para las megáfilas de Isoetales.

Si se examina atentamente el texto de Ehrendorfer (1994) veremos como, en el concepto de flor, hay también una connotación de tipo ontogenético. Las flores, según este autor, se originarían desde "*braquiblastos de creci-*

miento limitado provistos de microsporófilos y megasporófilos". También en este sentido surgen algunas contradicciones. Para empezar, los braquiblastos son, casi por definición, de crecimiento limitado; su otra característica generalizable es la posesión de entrenudos relativamente cortos. Por otro lado, hay estructuras braquiblasticas en grupos no espermatofíticos. El esporangióforo de *Equisetum*, o incluso las estructuras vegetativas de algunas rodofíceas, responden a este tipo de desarrollo.

Una definición de flor no puede eludir el componente taxonómico: las flores serían los órganos reproductores de las angiospermas. En el mismo sentido, tanto el perianto como los estambres y carpelos serían estructuras propias de una flor. Habría que seguir utilizando los términos morfológicamente más ambiguos de microsporófilo y megasporófilo, para designar las estructuras foliares o escuamiformes asociadas respectivamente a los sacos polínicos y primordios seminales de espermatófitos no angiospérmicos.

3. Aspectos taxonómicos

Es tradicional la contraposición sistemática de gimnospermas y angiospermas (Sporne 1974). Como caracteres diferenciales se han considerado la existencia de primordios seminales desnudos en gimnospermas y encerrados en pistilos en angiospermas. Por otra parte, en las primeras, los gametófitos masculino y femenino presentan un menor grado de reducción y la estructura del xilema y del floema es más primitiva. Esta sería la perspectiva adoptada por Cronquist et al. (1966), Zimmermann (1976), Takhtajan (1980), Meyen (1984), o Devesa (1997), los cuales consideran a ambos grupos con categoría de división. Otros autores, como Banks (1968, 1970), Bierhorst (1971), Scagel et al. (1987), Bold et al. (1987), Stewart & Rothwell (1993), consideran a las gimnospermas separadas en varias líneas, concediéndoles a cada una un tratamiento independiente y equiparable en rango taxonómico a las angiospermas. Esta última postura deriva de un enfoque fuertemente paleobotánico. Ehrendorfer (1994), como ya hemos comentado, es uno de los pocos en sostener la existencia de una sola división, Spermatophyta. Bell & Hemsley (2000) las incluyen dentro de la subdivisión Spermatophytina, en la que reconoce 8 clases, 5 de gimnospermas y 2 de angiospermas, más

las Progymnospermopsida, como precursoras del resto.

Así, por una parte tendríamos una tendencia unificadora, en cuanto las gimnospermas se han considerado una división independiente, Pinophyta o Coniferophyta, se han incluido junto con las angiospermas en la división Spermatophyta, o junto con los pteridófitos, en la división Tracheophyta. Por otra parte, existiría una tendencia a la escisión, habiéndose considerado seis o más divisiones dentro de espermatófitos. Taylor & Taylor (1993), en el mejor compendio publicado de paleobotánica, enfatizan en su sistema el hecho de que la producción de semillas sea una capacidad que se consiguiera en plantas con un origen diferente. Cabe comentar, finalmente, que la sistemática de gimnospermas de Meyen (1984) resulta muy divergente en tanto excluye a las progimnospermas del conjunto de gimnospermas, crea la clase Ginkgopsida y segrega las pteridospermas en diversos grupos.

4. Primeras semillas y reproducción hidraspérmica

La estructura más antigua reconocida de forma definitiva como una semilla es *Archaeosperma arnoldii*, un espécimen del Devónico Superior de Pensilvania (Cleal & Thomas 1999). Consiste en dos cúpulas biseminadas producidas en parejas de ramas dicotómicas. Cada cúpula mide aproximadamente 1,5 cm. de longitud y las semillas unos 4,5 mm. En el ápice de cada semilla, el tegumento se separa en un número de lóbulos que podrían formar un micrópilo rudimentario. No se sabe nada acerca del mecanismo de recepción polínica de esta estructura, porque son fósiles producidos por compresión y es imposible averiguar su estructura histológica. Tampoco se conoce con exactitud cómo era vegetativamente la planta que producía esta estructura. Recientemente han sido descubiertas otras semillas fósiles similares (*Elkinsia*, *Moresnetia*) en el mismo período. Sin embargo, estos géneros muestran un menor grado de dicotomización en las estructuras vegetativas asociadas (Erwin et al. 1994).

Durante el Carbonífero, el hábito espermatofítico se hace mucho más frecuente. Se conocen muchas estructuras a modo de óvulos, que habitualmente se asocian con aparatos cupuliformes (Stewart & Rothwell 1993, Erwin et al.

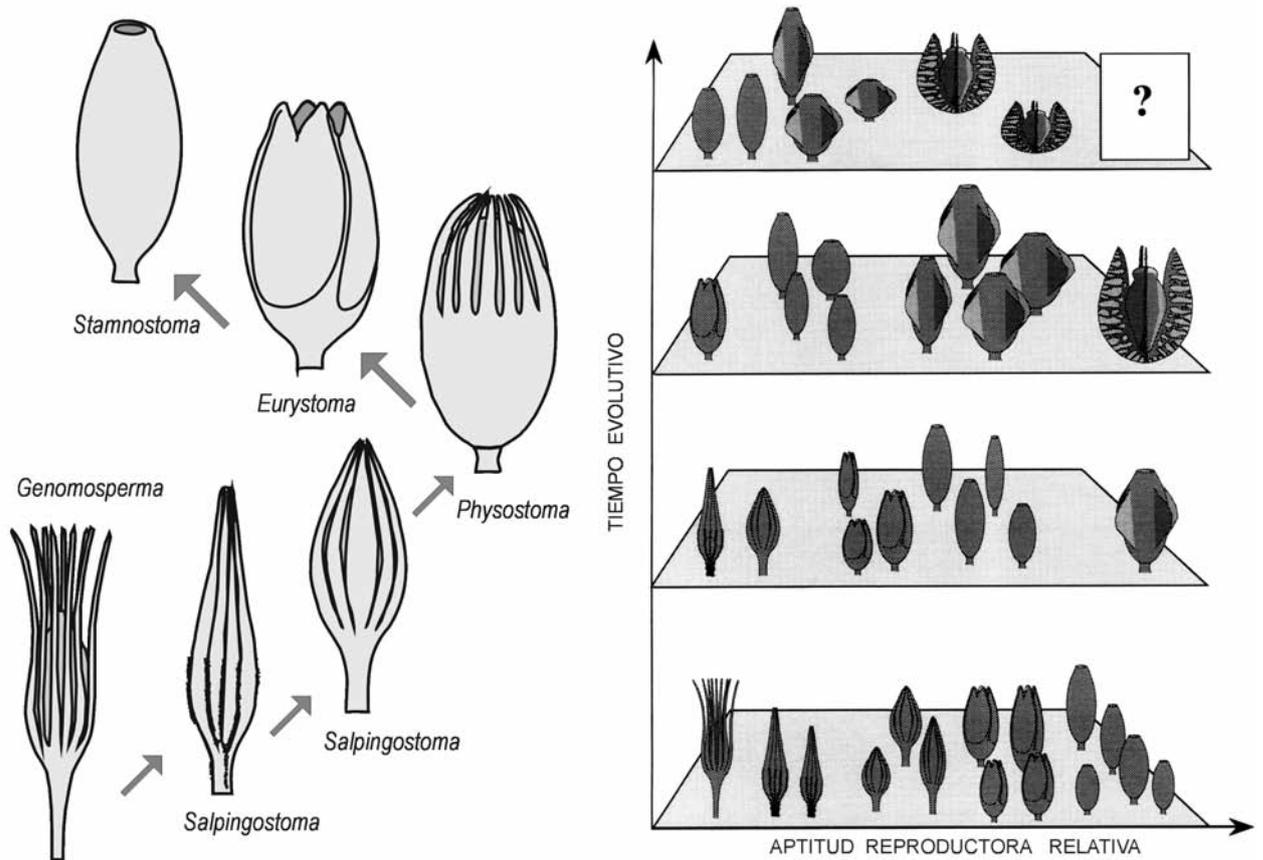


Figura 11.2. Evolución morfológica de las semillas desde el Devónico hasta el Carbonífero. La secuencia de la izquierda pretende mostrar la evolución del tegumento. Adaptado de Long (1977) y Niklas (1997). Derecha: visión alternativa, según Niklas (1997). Una radiación inicial conduciría a una gran diversidad de morfologías con diferentes grados de aptitud en términos de protección del gametófito y los embriones. A lo largo del tiempo, estas morfologías se someterían a las presiones de la selección natural, de modo que acabarían por permanecer sólo unos cuantos tipos (imagen superior)

1994) (Fig. 11.2). Como no siempre resulta fácil asignar estos órganos reproductores a una planta completa, los estudiosos del tema han optado por clasificar las semillas atendiendo a su simetría y la estructura histológica de algunas de sus partes. Se supone que, con el tiempo, se irán encuadrando en alguno de los grupos taxonómicos conocidos. Los géneros más interesantes son *Genomosperma*, *Eurystoma*, *Stamnostoma*, *Occlloa*, *Physostoma*, *Lyrasperma*, *Gnetopsis* y *Calatospermum*. *Genomosperma* es una forma radiosimétrica (radiospérmica), con un ápice nucelar en una estructura a modo de trompeta que probablemente funcionó como una trampa polínica. Rodeando al óvulo, la nucela presentaba entre 8 y 11 capas integumentarias, sugiriendo que derivarían de un sistema dicotómico de ramificación. En *Eurystoma* aparecían casi totalmente soldados excepto en cuatro lóbulos apicales, y en *Stamnostoma* la fusión era total. Todos estos óvulos primitivos presentaban elementos estériles que los envolvían parcial o completamente. Estas estructuras se han denominado *cúpulas* y

se piensa que son el resultado de cierta coalescencia del sistema originario de ramificación (Taylor & Taylor 1993).

Otra tendencia evolutiva tiene que ver con la simetría de la semilla (Fig. 11.2). Mientras que *Archaeosperma* era radiospérmico, *Lyrasperma* era platispérmico. La cronología de los restos fósiles está en favor de que *las semillas platispérmicas derivarían de morfotipos radiospérmicos, de que el número de óvulos por cúpula se iría reduciendo en el transcurso del proceso evolutivo y de que la soldadura testa-cúpula sería un rasgo derivado*. También parece claro que los estadios evolutivos irían hacia la fusión de los telomas estériles en estructuras verticiladas que acabarían por constituir una especie de urna lobulada en el ápice.

Un aspecto trascendental es la interpretación de lo que se ha denominado *lagenostoma* o *salpinx*, la estructura de captación polínica en la *reproducción hidraspérmica* (Rothwell & Scheckler 1988) (Fig. 11.3). Una vez que los granos de polen se introducían en la cámara

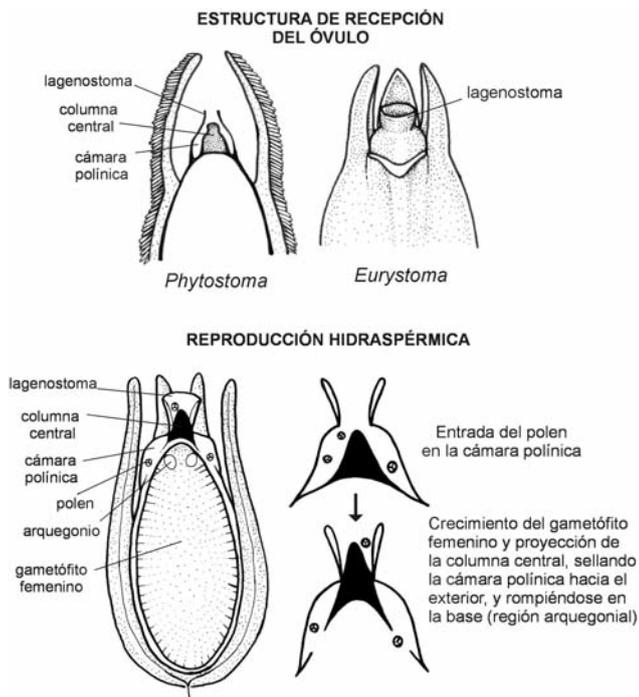


Figura 11.3. Estructuras de recepción de óvulos primitivos y modelo de reproducción hidraspérmica. Modificado de Andrews (1961) y Rothwell & Scheckler (1988)

polínica, crecía el megagametófito y la *columna central* taponaba la entrada micropilar, al tiempo que la cámara polínica se rompía por su base permitiendo el acceso del polen a la región arqueonial. Este mecanismo de captación es mucho más sofisticado e implica una mayor complejidad morfológica que la de los óvulos de las gimnospermas y angiospermas actuales.

Cabe enfatizar que *la diversificación inicial de morfotipos ovulíferos es impresionante, tanto que plantea numerosos problemas a las interpretaciones de tipo adaptativo* (Bateman 1996). El mayor dilema es que casi todos estos fósiles han sido encontrados en rocas que son más o menos de la misma edad, sugiriendo una radiación muy rápida (Taylor & Taylor 1993), tanto que puede resultar conveniente *un modelo de evolución difusiva*, o sea, de ocupación de nichos (Niklas 1997). Posteriormente, una vez éstos se hubieran saturado, actuarían los mecanismos de tipo selectivo: las plantas con megasporangios expuestos habrían perdido más semillas por predación de insectos que aquellas con prominencias tegumentarias; las plantas con semillas de diseño aerodinámico deficiente pueden haber dado menos semillas viables, etc (Fig. 11.2).

La evolución inicial de espermatófitos constituye un período de gran innovación morfológica y reproductora que puede haber inspirado cierta revolución genética (Fig. 11.2). *La diversidad inicial podría haber sido la consecuencia de encontrarse el borde de un ambiente reproductivamente inexplorado y donde la selección sobre las variantes fuera débil* comparada con la que vendría después. A lo largo del tiempo, las presiones de selección irían actuando sobre esta variación eliminando plantas y especies que fueron menos aptas competitivamente. Por ejemplo, la aparición de semillas aladas puede haber sido un invento exitoso: favorece la especiación alopátrica, reduce la competencia local, favorece el rango de dispersión, elimina la presión de depredación, etc.

5. Progimnospermas y ancestro de los espermatófitos

El concepto de progimnosperma se debe a Beck (1960, 1962). En una serie de descubrimientos encadenados, este autor demostró la conexión entre *Archaeopteris*, una fronde pteridofítica bipinnada con esporangios fusiformes adaxiales, y *Callixylon*, un leño fósil de la misma edad (Devónico Superior), con xilema secundario y traqueidas como las de las coníferas. El hecho de que los dos fósiles pertenecieran a la misma planta llevó a Beck (1962) a concluir que estaba en presencia de los ancestros de las gimnospermas: plantas con tallos "gimnospérmicos", crecimiento secundario en grosor y dimensiones arborescentes que, sin embargo, mantenían rasgos reproductores de pteridófitos. Después de la reconstrucción de *Archaeopteris*, muchas plantas devónicas se asignaron al nuevo taxon, Progimnospermopsida, estableciéndose tres órdenes: Aneurophytales, Archaeopteridales y Protopytiales (Fig. 11.4).

Las aneurofitales aparecen en el Devónico, las arqueopteridales desde el Devónico Medio al Carbonífero Inferior, mientras que las protopytiales son exclusivas del Carbonífero Inferior (Stewart & Rothwell 1993).

Las aneurofitales incluyen géneros homosporicos como *Aneurophyton* o *Tetraxlyopteris*, caracterizados por presentar sistemas tridimensionales de ramificaciones con ápice recurvado, a menudo terminando en esporangios oblongos

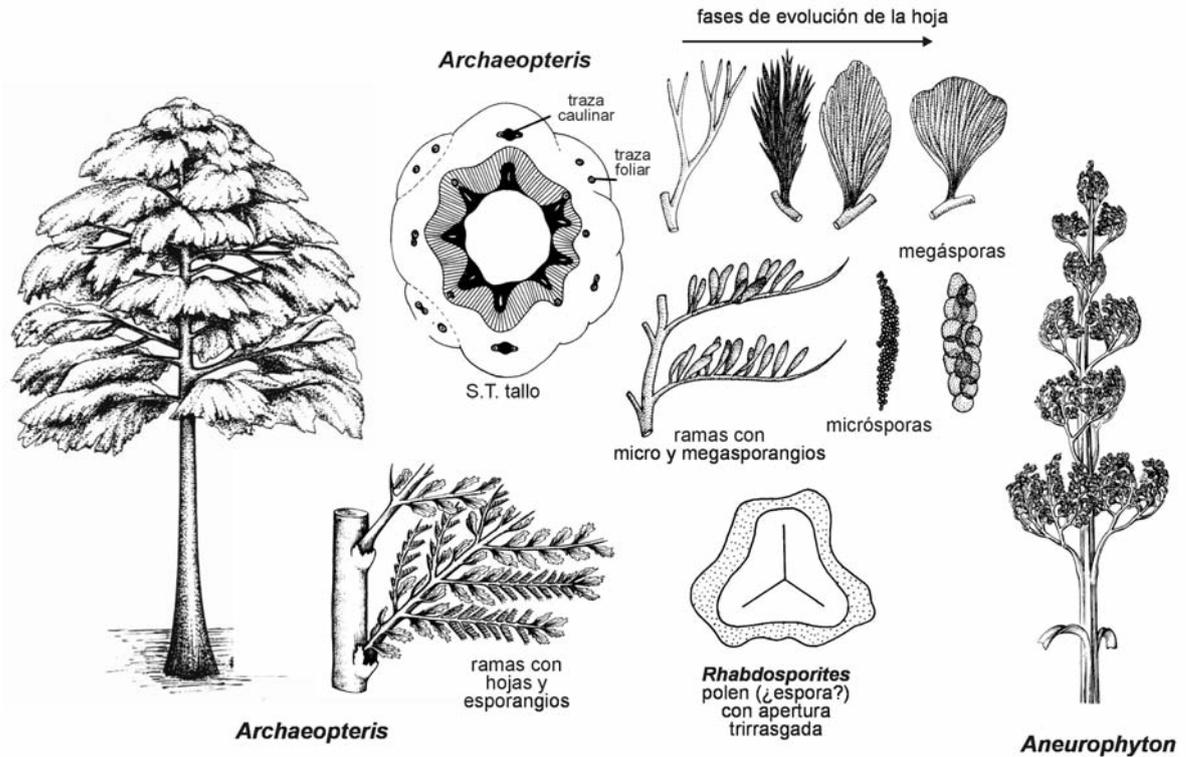


Figura 11.4. Progimnospermas: Archaeopteridales y Aneurophytales. Stewart & Rothwell (1993), Taylor & Taylor (1993) y Traverse (1988)

con esporas triletas. Se trata muy probablemente de plantas arbóreas, con tallos de estructura protostélica o actinostélica, y con xilema secundario provisto de traqueidas con perforaciones areoladas (Devesa 1997). En su sistema de ramificación, *Aneurophyton* muestra fuertes similitudes con el trimerófito *Pertica*.

Las arqueopteridales, cuyo género tipo es *Archaeopteris*, incluyen árboles de más de 10 m de altura, con un tronco recto provisto de sifonostela y leño secundario con traqueidas interconectadas por punteaduras areoladas (Fig. 11.4). Lo más resaltante es que algunas especies eran heterospóricas, con micro y megasporangios. Las protopitiales presentan una mayor complejidad en el leño, pero no se conoce su hábito reproductor.

Está claro que *las progimnospermas suponen un paso evolutivo importante en la consolidación del leño gimnosperámico*. Sin embargo, surge la pregunta: ¿tenían semillas las progimnospermas? Algunos autores (ej. Taylor & Taylor 1993) consideran que es altamente probable una relación estructural entre semillas como *Genomosperma* o *Archaeosperma* y vástagos o estructuras foliares como las de *Aneurophyton*, *Archaeopteris* o *Protopitys*. Sin duda, existen conexiones tafonómicas, pero

todavía no se ha encontrado una semilla “colgada” de una rama de una progimnosperma.

En consecuencia, el ancestro inmediato de los espermatófitos sigue siendo un misterio. Todo indica que el momento de origen coincidiría con el Devónico Superior y que los primeros espermatófitos tendrían semillas desnudas rodeadas de cúpulas y aparatos vegetativos con un xilema similar al de progimnospermas. Estos rasgos han sido suficientes para que en *Tree of Life* (wysiwyg://59/http://tolweb.org/tree) se establezca que *los espermatófitos comparten ancestro con algún grupo de progimnospermas, habiendo adquirido sus sistemas de ramificación desde organismos similares a Pertica* (Fig. 10.2).

Las hipótesis monofiléticas sobre Spermatophyta (ej. Ehrendorfer 1994) descansan sobre todo en la concepción taxonómica que Beck asignó a Progimnospermopsida, el cual se basó, fundamentalmente, en la existencia común de un cámbium vascular bifacial (Beck et al. 1982). Los espermatófitos se originarían en el Devónico de modo paralelo a los licófitos, helechos y esfenófitos. Algunos análisis cladísticos se encuentran en la misma línea (Crane 1985, Doyle & Donoghue 1986, Kenrick & Crane 1997b, Pryer et al. 2001).

6. Importancia filogenética de las pteridospermas

Las pteridospermas representan uno de los grupos fósiles más fértiles desde el punto de vista de la reconstrucción filogenética de los espermatófitos. Aparecen en el Devónico Superior, pero alcanzan su máximo desarrollo en el Carbonífero. Algunos grupos llegan hasta el Cretácico, momento en el cual se produce su extinción.

Históricamente, lo que caracteriza a las pteridospermas como grupo es la existencia de *órganos reproductores dispuestos directamente sobre las frondes* o en asociaciones complejas derivadas de esta disposición original (Thomas & Spicer 1987). Como realidad taxonómica, no es un grupo fácil de catalogar, y representa, en cierto modo, la caja de Pandora de los espermatófitos.

Habíamos comentado previamente la existencia de estructuras en el Devónico que ya podrían ser consideradas como semillas (*Archaeosperma*, *Genomosperma*, etc) y, por tanto, como las primeras evidencias de los espermatófitos. Por aparecer asociadas a frondes de aspecto pteridofítico, algunas de estas primeras semillas son incluidas dentro de pteridospermas (Stewart & Rothwell 1993), a menudo dentro de una nueva familia, Hydraspermaeae.

Una característica notable de muchas pteridospermas es el *gran tamaño y estructura pluricelular* de sus granos de polen. Los pólenes de angiospermas tienen en su máximo desarrollo 3 núcleos, y no suelen exceder las 100 micras de diámetro. Los pólenes de las gimnospermas actuales no son mucho mayores y pueden tener un mayor número de núcleos en el máximo estado de desarrollo gametofítico, pero no exceden habitualmente de 6 o 7. Los granos de polen de pteridospermas varían de 70 a 500 micras y tienen un número de núcleos entre 2 y 30. A la luz de lo que se conoce hoy día respecto a la polinización floral, resulta difícil imaginar cómo podría acontecer dicho proceso con granos de polen de 500 micras. Beck (1988) ha encontrado una explicación bastante coherente: la de que los granos viajaran como entidades uninucleares y de tamaño modesto, aumentando su tamaño durante el desarrollo gametofítico en el interior de las complejas cámaras polínicas. Ciertamente, la mayor parte

de estos enormes pólenes se han encontrado ya en el interior de dichas cámaras.

No se han hallado evidencias de que estos pólenes emitieran tubos polínicos, como hacen las coníferas, o incluso protonemas haustoriales como los ginkgofitos y las cícadas. Sin embargo, sí se ha comprobado el carácter espermatógeno de las células del microgametofito, y el hecho de que estos espermatozoides fueran móviles (Stewart & Rothwell 1993).

Por otro lado, los granos de polen de pteridospermas no poseen las aperturas especializadas típicas de los espermatófitos, sino que apenas presentan diferencias con las esporas de helechos, tanto en la posición como en la forma de las aperturas (de ahí que a veces se hable de "*prepolen*"). Además, las esporas de pteridofitos se suelen dispersar sin que apenas haya habido desarrollo del microgametofito, algo bastante probable en pteridospermas. Así pues, *los pólenes de pteridospermas representarían el estado plesiomórfico dentro de los espermatófitos*: desarrollo del gametofito masculino ya en el esporofito materno, carencia de aperturas especializadas, número elevado de núcleos en el gametofito y reproducción por zoidogamia.

La sistemática interna del grupo ha sido objeto de debate durante muchas décadas y lo cierto es que existen muchas dudas sobre sus relaciones filogenéticas. Dentro de una división Pteridospermophyta, Taylor & Taylor (1993) establecen 8 órdenes: Lyginopteridales, Medullosales, Callistophytales, Calamopityales, Caytoniales, Corystospermales, Peltaspermales y Glossopteridales. Stewart & Rothwell (1993) incluyen en pteridospermas dos órdenes de gimnospermas que durante mucho tiempo han sido enigmáticos: Pentoxylales y Czekanowskiales. Hoy día, la consideración es la de un grupo altamente parafilético (wysiwyg://59/http://tolweb.org/tree).

El desarrollo histórico del concepto de pteridosperma resulta ilustrativo del *modus operandi* de la investigación en paleobotánica. A finales de 1800, Grand-Eury sugirió que varios tipos foliares del Paleozoico (denominados *Alethopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, etc.) podrían ser en realidad producidos a través de los peciolas de otro fósil denominado *Myeloxylon*. Algo más tarde, se comprobó esta sugerencia al tiempo que se relacionó el conjunto vegetativo con las estructuras reproductoras denominadas bajo el paleogénero *Medullosa*.

Curiosamente, *Alethopteris*, *Myeloxylon* y *Medullosa* eran una misma planta, pero la falta de conexión estratigráfica entre los vestigios había impedido hasta el momento su asociación.

Estos descubrimientos dieron lugar durante todo el resto del siglo XIX y parte del siglo XX a una especie de fiebre por descubrir estructuras reproductoras no pteridofíticas sobre vástagos y hojas pteridofíticas. Es decir, se pensaba que quizá muchos restos identificados como helechos podrían no haberlo sido. En 1887, Williamson reconoció que las características de los tallos de algunas de estas plantas combinaban los caracteres estructurales de los helechos y de las cícadas. Así fue incorporado por Potonié el concepto de *Cycadofilices* como el de un grupo de plantas transicionales. Fue una idea desgraciada, porque ha llevado durante más de medio siglo a relacionar unívocamente los cicadófitos con cualquier grupo de pteridospermas que se iba descubriendo.

En 1904, dos paleobotánicos británicos, *Oliver y Scott* establecieron el nombre definitivo de "pteridospermas" en un trabajo detectivesco de unión de tallos, pecíolos, hojas y semillas en *Lyginopteris* (Andrews 1961). Con este género ocurrió algo parecido a lo que habíamos comentado para *Medullosa*, pero aquí no hubo "encaje anatómico" de piezas. La pertenencia a una misma planta se dedujo por la existencia de

un indumento común a base de apéndices epidérmicos glandulares.

Los órdenes de Taylor & Taylor (1993) tienen la siguiente distribución cronológica: Lyginopteridales (Devónico Superior-Carbonífero), Medullosales (Carbonífero-Pérmico), Callistophytales (Carbonífero Superior), Calamopityales (Devónico Superior-Carbonífero Inferior), Glossopteridales (Pérmico-Triásico), Peltaspermales (Triásico), Corystospermales (Triásico), Caytoniales (Triásico-Cretácico), Pentoxiales (Jurásico), Czekanowskiales (Jurásico-Cretácico).

6.1. Lyginopteridales y la elaboración del ápice nucelar

La especie tipo es *Lyginopteris oldhamia*, cuya epidermis está cubierta de glándulas multicelulares, el xilema presenta numerosos radios y las traqueidas son muy grandes (Fig. 11.5). En este orden se incluyen muchos tallos, formas foliares y pecíolos, pero sobre todo semillas. Una de las características que se han utilizado para distinguirlo es el pequeño tamaño de las semillas, variando su morfología, especialmente en lo referente al ápice del óvulo. Las dos familias más importantes son Hydraspermeaceae y Lyginopteridaceae, la primera de ellas incluyendo géneros como *Elkinsia* o *Genomosperma*. A veces las calamopitiáceas son incluidas dentro de Lyginopteridales.

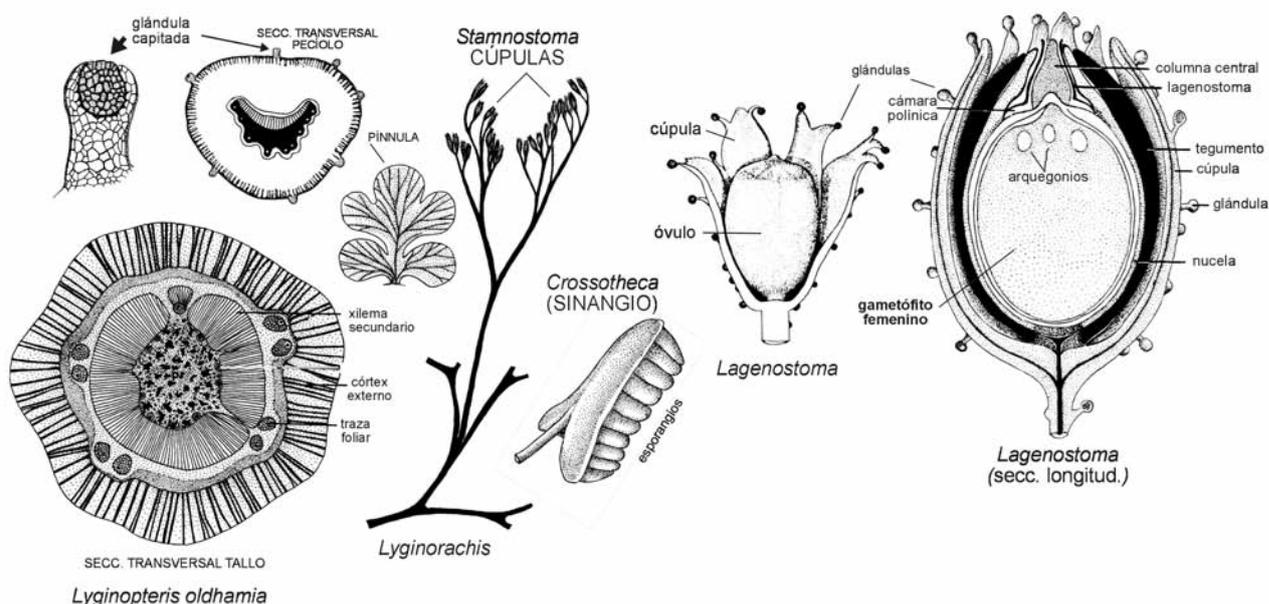


Figura 11.5. Morfología y anatomía de Lyginopteridales. Stewart & Rothwell (1993)

En general, el grupo tiene las siguientes características definitorias: monostelia, pecíolos cortos, ramificación dicotómica, óvulos pequeños, cúpulas, radiospermia, salpinx, nucela fusionada con el tegumento, órganos polínicos pequeños, prepolen con apertura trirrasgada y reproducción hidraspérmica.

La estructura seminífera mejor conocida es *Lagenostoma*, de unos 5,5 mm de longitud (Arnold 1947) (Fig. 11.5). En la región micropilar, el tegumento forma un dosel dividido en 9 lóculos, cada uno con un haz vascular. La porción interna del tegumento se fusiona con la nucela excepto en la región distal de la semilla. Apicalmente, el lagenostoma consiste en una especie de collarite alargado que rodea una columna central parenquimática. Alrededor de cada semilla, hay una cúpula cuya porción superior consta de lóbulos libres. La parte externa de la cúpula también es glandular.

El órgano polínico más conocido es *Crossotheca* (Fig. 11.5). Los sacos polínicos se agrupan en sinangios fusionados desde la base de la pínula, la cual aparece modificada a modo de soporte (Millay & Taylor 1979). Otros órganos son *Feraxotheca* o *Telangium*.

En muchos sentidos, las lignopteridales representan un grupo altamente artificial y heterogéneo, fundamentalmente por la necesidad de incluir en este orden las semillas del Devónico Superior, para las cuales se carece de información sobre la estructura vegetativa. Lo que resulta curioso es la *extraordinaria complejidad del ápice nucelar*. De hecho, la aparición y diversificación del lagenostoma representa uno de los procesos de complejación más misteriosos en la historia evolutiva de los espermatófitos.

6.2. Medullosales y crecimiento de la semilla

Las medullosales han atraído siempre la atención de los paleobotánicos, fundamentalmente por su gran tamaño y profusión de restos (Stewart & Rothwell 1993). Las características esenciales del grupo son las siguientes: pre-

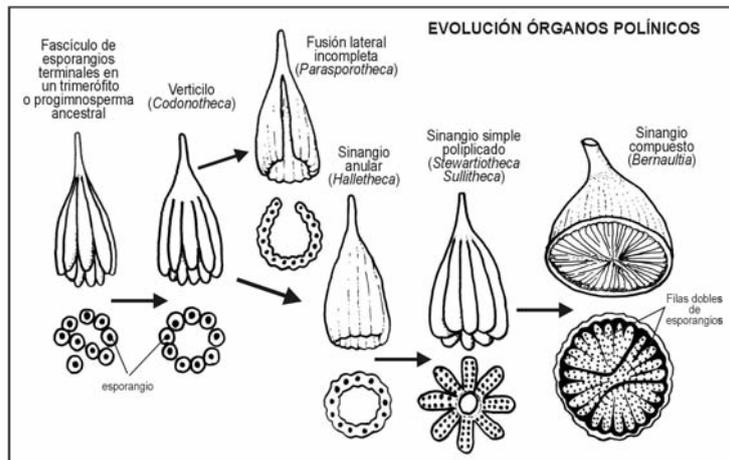
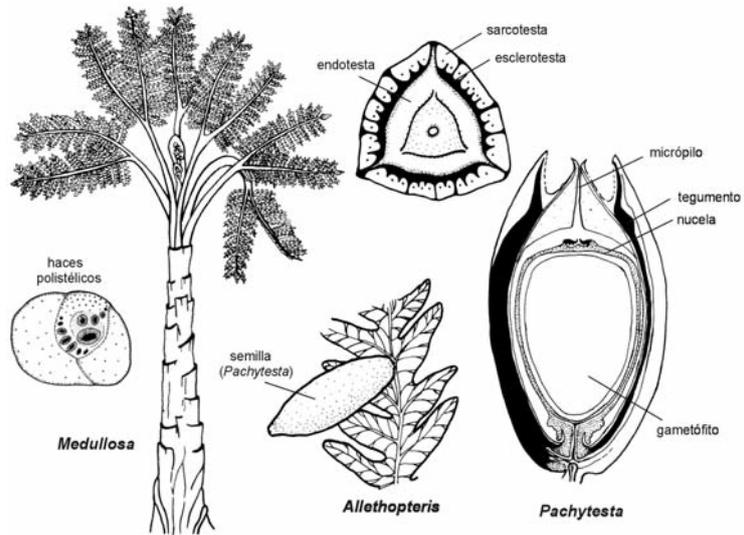


Figura 11.6. Aspectos morfológicos en Medullosales. Millay & Taylor (1979), Stewart & Rothwell (1993), Taylor & Taylor (1993). Abajo: hipótesis evolutiva para la complejación de los órganos polínicos

sencia de haces vasculares polistélcos, pecíolos largos, ramificación dicotómica, óvulos radiospérmicos, de gran tamaño y no cupulados; nucela libre del tegumento excepto en la base, cámara polínica simple, órganos polínicos sinangios y grandes con esporangios tubulares, prepolen de tipo monoletto (Fig. 11.6).

La estructura vegetativa más frecuente es *Medullosa*, de hasta 10 m de altura, con raíces fúlcreas y frondes dispuestos en espiral hacia la parte superior. Las regiones centrales del tallo están recubiertas por numerosas bases foliares. Las hojas son pinnadas y de nerviación dicotómica. Las formas foliares se conocen generalmente como *Neuropteris* y *Alethopteris*. Presentan muchas adaptaciones para vivir en sitios secos: abundantes pelos epidérmicos, gruesa hipodermis y mesófilo, estomas hundidos, etc. En general, la anatomía es muy parecida a la de las cícadas.

Las semillas, dispuestas sobre el raquis de las frondes, son las más grandes de las pteridospermas y estructuralmente son idénticas a las de las cícadas (Fig. 11.6). Mientras que en las lignopteridales las semillas se miden en milímetros, en medulosales se miden en centímetros. *Pachytesta* es una de las formas más conocidas, con una nucela unida al tegumento sólo por la chalaza y un diámetro que a veces superaba los 10 cm.

Los órganos polínicos (*Dolerotheca*, *Halletheca*, *Aulacotheca*, etc.) son cupuliformes y presentan muchos esporangios alargados y fusionados en un sinangio más o menos complejo (Millay & Taylor 1979) (Fig. 11.6). También aparecían directamente sobre el raquis de las hojas. El polen es monorrasgado y se engloba en el grupo denominado *Monoletes*, es decir, con la apertura monoleta típica de un pteridófito y en posición proximal, al tiempo que dos surcos longitudinales en posición distal. El polen de las medulosales es también de gran tamaño, superando con mucha frecuencia las 100 micras, aunque lo cierto es que la mayor parte de los estudios se han realizado sobre pólenes encerrados en las estructuras ovulíferas (Taylor & Taylor 1993).

Medulosales y Cycadales son aparentemente órdenes muy próximos, pero hay dos problemas para su correlación: el *complejo órgano polínico de Medulosales* y el gran tamaño polínico de este orden. Para Taylor & Taylor (1993), la existencia coetánea de ambos órdenes durante el Paleozoico sugiere que evolucionaron en paralelo y que las primeras no jugaron un papel importante en la radiación de las segundas, si bien podrían tener un ancestro común. Stewart & Rothwell (1993), sin embargo, son partidarios de una relación directa a partir de las fuertes similitudes en la estructura vegetativa y reproductora (Fig. 11.1).

6.3. Callistophytales y evolución de la platispermia

Es un grupo reconocido de forma relativamente reciente. No obstante nuestra información sobre el mismo es bastante completa sobre todo gracias a los trabajos de Gary Rothwell

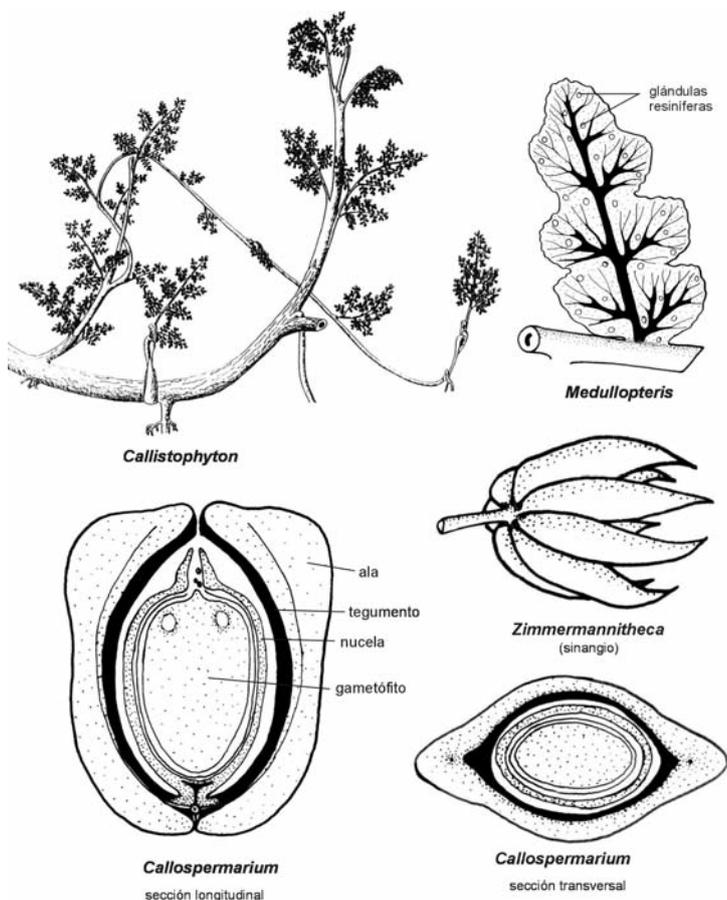


Figura 11.7. Morfología de Callistophytales. Rothwell (1980), Stewart & Rothwell (1993)

(Rothwell & Scheckler 1988, Rothwell & Serbet 1994).

El género tipo es *Callistophyton*, una planta arbustiva y estolonífera, con tallos de unos 3 cm de diámetro, hojas espiraladas bipinnadas y desarrollo circinado (Fig. 11.7). Los órganos polínicos y las semillas se desarrollan sobre la superficie abaxial de las pínulas.

La mayoría de los especímenes productores de óvulos se encuadran en *Callospermarium*. Se trata de una semilla de simetría bilateral de unos 2 mm de longitud, es decir pequeño tamaño, como los óvulos de Lyginopteridales. El tegumento se diferencia en una sarcotesta y una esclerotesta y se encuentra libre de la nucela excepto en la base (Fig. 11.7). Hay una corta región micropilar. Rothwell (1980) ha demostrado que la cámara polínica se forma en el curso del desarrollo reproductor por desintegración de la parte superior de la nucela.

Los órganos polínicos, *Idanothekion* y *Callandrium*, son radiosimétricos y sinangiados, con 6 a 8 esporangios unidos por sus bases a una columna central (Fig. 11.7). La dehiscencia

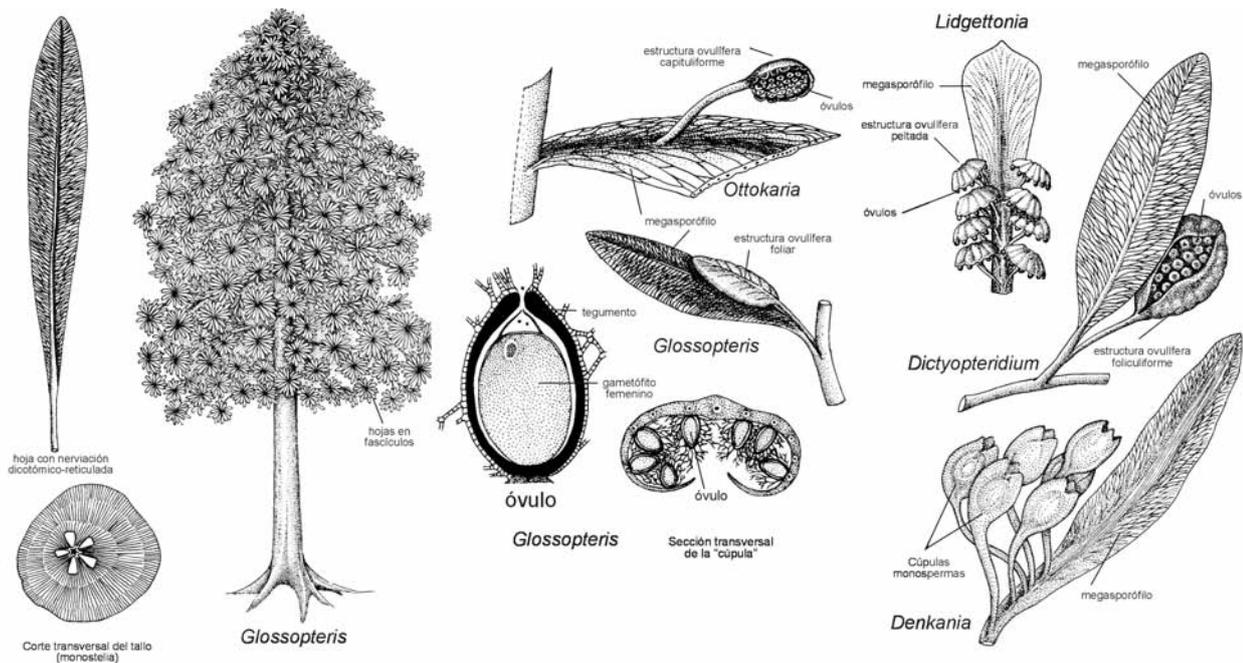


Figura 11.8. Morfología y diversidad en Glossopteridales. Gould & Delevoryas (1977)

tiene lugar a través de un surco longitudinal (Millay & Taylor 1979). La característica más sorprendente, sin embargo, es la presencia de polen monosacato con un sulco distal, muy parecido al de *Cordaites*.

Las calistofitales se parecerían a las lignopteridales en el carácter monostélico de los tallos y en el pequeño tamaño de las plantas; y a las medulosales en la ausencia de cúpulas y la situación libre de la nucela. Serían rasgos originales la platispermia, el polen monosulcadosacato y la presencia de canales secretores así como la existencia de hojas inmaduras aciculares. Por otro lado, *Callistophyton* presenta un marcado sistema secretor, como el de las coníferas. Además, la sección transversal de los tallos muestra una eustela muy similar a la de *Archaeopteris*. Las hojas son compuestas, pero como ya se comentó, en las yemas axilares hay hojas aciculares.

El orden, por tanto, comparte características de las pteridospermas y de coníferas, lo cual ha llevado a Rothwell (1982) a establecer que las *Callistophytales* podrían estar en el origen de las coníferas, con o sin la intervención de *Cordaitales*, a través de un proceso evolutivo en el que se implicaría algún tipo de pedomorfosis.

6.4. *Calamopityales*

Se encuadra dentro de las pteridospermas de forma tentativa: no hay semillas, ni órganos polínicos, ni hojas; solamente tallos y pecíolos

con organización monostélica muy similar a la de lignopteridales. A pesar de su posición incierta, las calamopitiáceas son muy importantes en el estudio de la evolución de la eustela, porque aparecen todos los estadios intermedios desde la protostela. Para Stewart & Rothwell (1993), el orden sería transicional entre las aneurofitales y las medulosales, mientras que las lignopteridales y calistofitales derivarían directamente de aneurofitales.

6.5. *Flora glossopteridácea de Gondwana*

Hasta el momento, hemos visto los órdenes de pteridospermas que se encuadran claramente en el Paleozoico. Las glossopteridales, o simplemente glossopteris, son típicas de la transición Pérmico-Triásico. Fueron muy abundantes en este período a lo largo del subcontinente de Gondwana (Australia, Sudáfrica, Sudamérica, Antártida y Península Indica), habiéndose descrito unas 200 especies (Taylor & Taylor 1993). De hecho, la flora de este subcontinente durante el Pérmico se ha denominado "*flora glossopteridácea*".

El orden incluye pteridospermas arborescentes que han sido históricamente asignadas a cícadas, helechos, gnetófitos, cordaites, e incluso angiospermas. El descubrimiento de megasporófilos portadores de semillas apoyó su inclusión definitiva dentro de pteridospermas (Gould & Delevoryas 1977). El elemento más común es *Glossopteris*, que incluye unas 80 especies de hojas lanceoladas con un nervio medio y

nerviación secundaria reticulada (lo cual no deja de ser algo excepcional dentro de gimnospermas) (Fig. 11.8).

Los glosopteris eran árboles de hasta 12 m de altura, con eustelas, un crecimiento monopódico muy similar al de las coníferas y hojas marcescentes dispuestas en fascículos. La anatomía del leño sugiere que muchas especies debieron vivir enraizadas subacuáticamente en ambiente pantanoso.

Los órganos reproductores de *Glossopteris* fueron una constante fuente de controversia hasta los trabajos de Delevoryas (1962) y Gould & Delevoryas (1977). Estos autores demostraron la naturaleza foliar de la estructura portadora de óvulos, en contraposición a una teoría anterior que sugería que los óvulos aparecían en conos y, por tanto, habría que establecer una conexión entre glosopteris y cordaites. Los órganos polínicos (*Eretmonia* y *Arberiella*) presentan racimos de microsporangios estipitados sobre la superficie adaxial de los microsporófilos. El polen es típicamente taeniado.

Los órganos ovulíferos son difíciles de interpretar, porque se trata mayoritariamente de impresiones fósiles (Meyen 1982). Parece claro que los óvulos se agrupaban en unas estructu-

ras *capituliformes* y *estipitadas*, pero resulta complicado saber el punto exacto de inserción de dichas estructuras y la naturaleza de la base de inserción de los óvulos (un cono, una hoja modificada,...). Así, *Ottokaria* y *Glossopteris* nos muestran una estructura capituliforme compacta, *Dictyopteridium* una hoja recurvada y axilar, *Lidgettonia* una serie doble de estructuras peltadas foliares sobre el nervio medio del megasporófilo, etc. En *Denkania* hay reducción a un sólo óvulo por cúpula (Fig. 11.8).

Stewart & Rothwell (1993) han establecido las siguientes tendencias evolutivas: (1) a cubrir un gran número de óvulos en la superficie adaxial del megasporófilo (capítulo) por enrollamiento de los márgenes (*Ottokaria*, *Glossopteris*), (2) a reducir el número de óvulos hasta unos pocos en una fila (*Lidgettonia*), y (3) a reducir el número de óvulos a sólo uno, encerrado por los márgenes del capítulo para formar una cúpula (*Denkania*) (Fig. 11.8). También sugieren que la cúpula habría evolucionado independientemente al menos tres veces dentro de pteridospermas: en Lyginopteridales, en Glossopteridales y, como veremos, en Caytoniales.

Las tendencias sugeridas por Stewart & Rothwell (1993) se apoyan en la biocronología

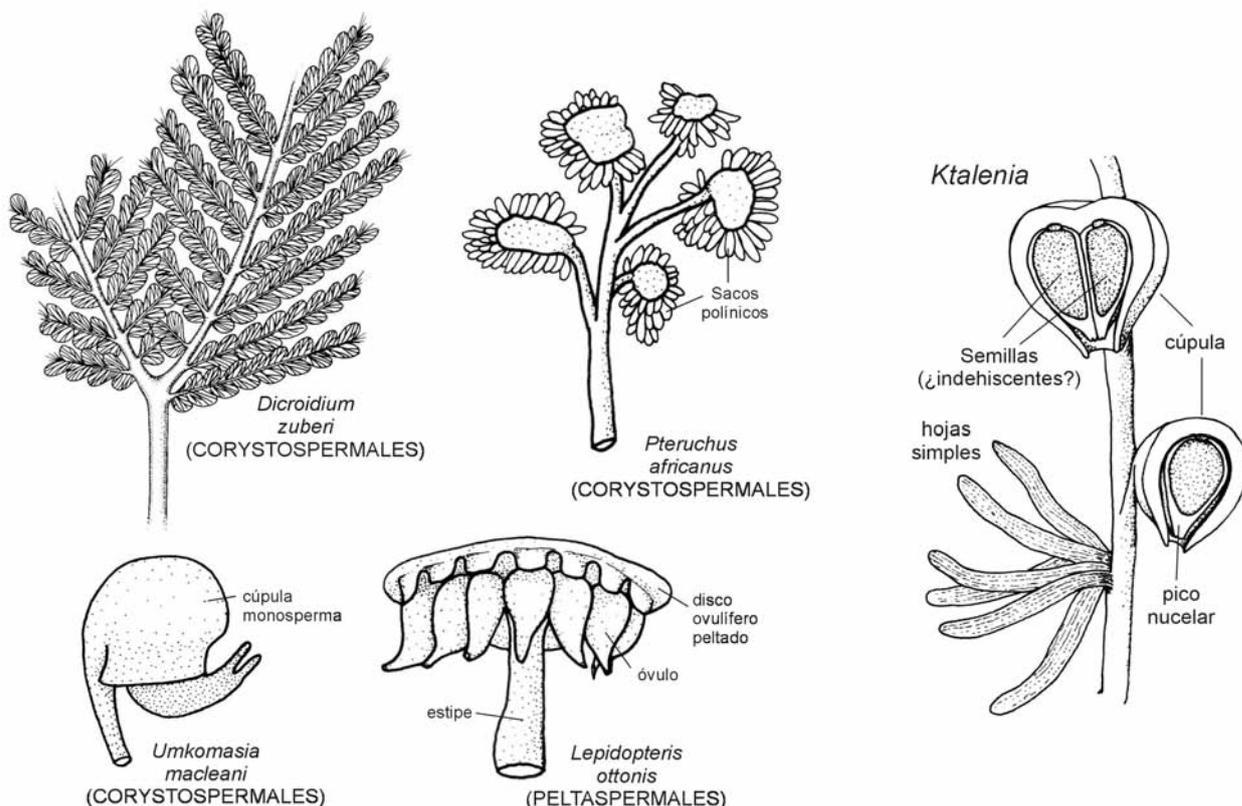


Figura 11.9. Morfología de Crystospermales, Peltaspermales y *Ktalenia*. Harris (1932), Stewart & Rothwell (1993), Taylor & Taylor (1993)

de los fósiles de glosopteridáceas y representan un caso de evolución adaptativa, desde los primeros colonizadores en el Pérmico, que habrían adquirido una *estrategia reproductora de la r* (tipos multiovlados), hasta las plantas triásicas, con menor producción de óvulos y árboles de mayor tamaño (Taylor 1996).

Las glosopteridales fueron consideradas como posibles ancestros angiospérmicos por Retallack & Dilcher (1981). Esta hipótesis ha sido rechazada por Hugues (1994) y Pigg & Trivett (1994) sobre la base de la cronología respectiva de ambos grupos. Taylor & Taylor (1993) piensan que se trata de un grupo de fuertes afinidades con cordaites, coníferas, gnetales y angiospermas. Lo que parece más evidente es que sus conexiones más fuertes se dan con otras pteridospermas.

6.6. Caytoniales y otras pteridospermas mesozoicas

Las *Caytoniales* representan un grupo relativamente bien conocido de pteridospermas mesozoicas cuya distribución se limita al Hemisferio Norte. Es un grupo que ha atraído mucho la atención sobre todo en torno al origen de angiospermas. Las hojas (*Sagenopteris*) son pecioladas y palmatipartidas, con los folíolos lanceolados y la nerviación secundaria reticulada (Fig. 11.10). Los órganos ovulíferos (*Caytonia*) son megasporófilos de simetría bilateral. Hay una cúpula recurvada en cuyo interior se disponen los óvulos ortótopos con salida hacia una proyección a modo de labio. Los óvulos son platispérmicos y el tegumento está separado de la nucela.

Los órganos polínicos (*Caytonanthus*) son sinangios estipitados de sacos polínicos alargados (Fig. 11.10). Por un lado, recuerdan bastante a los de *Aulacotheca* o *Halletheca* (Medullosales) y por otro a las anteras de angiospermas. El polen es bisacato.

Las *Corystospermales* constituyen un grupo reducido de plantas descubiertas en Sudáfrica (Thomas 1955) y posteriormente descritas de sedimentos mesozoicos en Australia, sur de

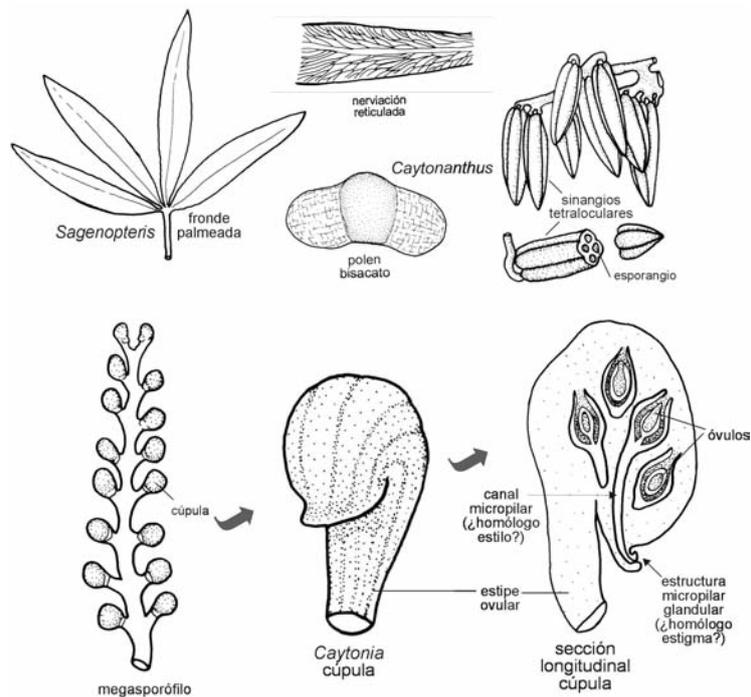


Figura 11.10. Morfología de Caytoniales. Stewart & Rothwell (1993)

América e India (Devesa 1997). Las frondes son típicamente pteridofíticas, pinnadas o bipinnadas, desde pocos centímetros de longitud hasta casi un metro (*Dicroidium*) (Fig. 11.9).

El megasporófilo de coristospermales (*Umkomasia*) es un eje ramificado y aplastado con las ramas partiendo de la axila de brácteas (Fig. 11.9). Las cúpulas aparecen sobre ejes y presentan un sólo óvulo. Se considera una estructura reminiscente de *Caytonia*. El órgano polínico (*Pteruchus*) es una estructura ramificada cuyas ramas terminan en una lámina circular u oval sobre cuyo borde se insertan los sacos polínicos. Se considera reminiscente de *Crossotheca* (Lyginopteridales). El polen es sacato monosulcado.

Las Peltaspermales provienen de Sudáfrica y Groenlandia (Thomas 1955). Las frondes (*Lepidopteris*) son bipinnadas (Fig. 11.9). El microsporófilo recuerda mucho a *Crossotheca*. Los óvulos de *Lepidopteris* nacen sobre discos peltados y estipitados que se disponen pinnadamente sobre un eje. Delevoryas (1962) piensa que el disco de peltaspermáceas podría ser homólogo de la cúpula cerrada de *Caytonia*. En cualquier caso, parece claro que las relaciones de caytoniales, coristospermales y peltaspermales serían más fuertes con las pteridospermas cupuladas del Paleozoico, es decir con lignitoidales.

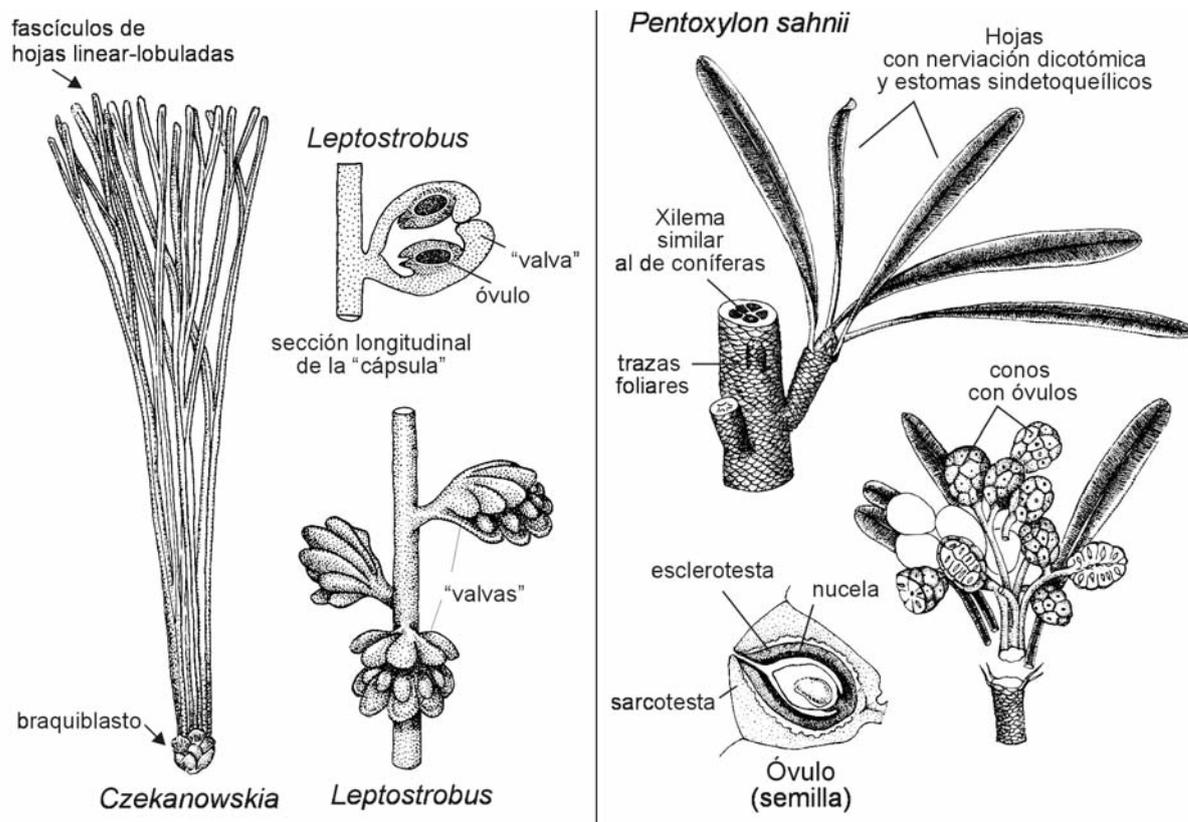


Figura 11.11. Morfología de Czekanowskiales y Pentoxylales. Stewart & Rothwell (1993)

6.7. Más diversidad gimnosérmica: Pentoxylales y Czekanowskiales

Las *Pentoxylales* son un grupo de plantas de relaciones inciertas, ocasionalmente incluidas entre las pteridospermas o cicadeoidófitos. Aparecen en el Jurásico Inferior y Medio. *Pentoxylon* fue probablemente un árbol. Su leño es el típico de las coníferas, las hojas son simples y enteras, con un sistema vascular muy parecido al de las cícadas (Fig. 11.11). Además, existen huellas foliares sobre los tallos. Los óvulos, que tienen una sarcotesta carnosa, aparecen sésiles y compactados en una estructura similar a una polidrupa angiospérmica. Los órganos microsporangiados aparecen en verticilos, fusionados en la base para formar una estructura a modo de disco. El polen es monosulcado.

Las pentoxilales mezclan rasgos de varios grupos actuales: *el leño es reminiscente del de coníferas, las hojas de un cicadófito, los microsporófilos similares a cicadeoidales y los óvulos no tienen contrapartida en ningún otro grupo gimnosérmico.* Para Stewart & Rothwell (1993), se podría establecer una relación con los glosopteris por la fuerte agregación de los óvulos. Sin embargo, faltaría una contrapartida para el capítulo foliar. Parece más probable

que se trate de una línea extinta fuertemente especializada. Volveremos a considerar este grupo en relación con el origen de angiospermas.

Las *Czekanowskiales* vienen tipificadas por el género *Czekanowskia*, del Jurásico y Cretácico. Las hojas presentan segmentos filiformes de disposición dicotómica, lo cual llevó a pensar inicialmente que se trataba de un ginkgófito. *Leptostrobus* es el órgano ovulífero (Fig. 11.11). Los óvulos aparecen en el interior de estructuras "capsulares", las cuales constan de dos valvas compuestas de escamas solapadas e imbricadas. Stewart & Rothwell (1993) también relacionan a este grupo con los glosopteris.

6.8. Evolución adaptativa y relaciones entre las pteridospermas

En las pteridospermas encontramos casi todos los componentes estructurales que definen a los espermatófitos actuales y buena parte de los extinguidos. Stewart & Rothwell (1993) han elaborado un cuadro de relaciones filogenéticas basado en el registro fósil (Fig. 11.1) en el que se observa la existencia de *dos grandes líneas filéticas partiendo de trimerófitos en el Devónico: la línea aneurofital, que daría lugar a*

las pteridospermas, cicadófitos y cicadeoidófitos; y la línea arqueopteridial, que originaría los coniferófitos, ginkgófitos y gnetófitos.

En cualquier caso, las pteridospermas del Paleófito derivarían de aneurofitales por los tipos foliares y el sistema de ramificación. La evolución de lignopteridales, medulosales y calistofitales sería paralela: el primer orden tendría semillas pequeñas, cupuladas y con aparato ovulífero apical. El segundo orden tendría semillas de gran tamaño, no cupuladas y sin lagenostoma. En ambos casos, los tipos polínicos son pteridofíticos y los óvulos son radiospermiófitos. Según Stewart & Rothwell (1993), las calistofitáceas tendrían ya mucho ya que ver con las coníferas si tenemos en cuenta la presencia de resinas y el polen sacato. Los óvulos serían platispermiófitos y carecerían de cúpula y lagenostoma.

Las glosopteridales tienen una posición incierta, pero supuestamente derivarían también de progimnospermas, aunque su polen podría llevarnos a una cierta conexión con las calistofitales. También es probable que los órdenes Pentoxylales y Czekanowskiales sean la consecuencia de una mayor especialización en las estructuras típicas de los glosopteris.

Parece probable que las medulosáceas sean el patrón original de los cicadófitos, mientras que lignopteridales, por sus semillas cupuladas, serían el punto de partida de todas las pteridospermas mesofíticas: Caytoniales, Corystospermales y Peltaspermales.

Siendo evidente que las pteridospermas pueden suponer el elemento ancestral para muchos grupos de plantas vivientes (que habrían dejado de ser "pteridospermas" a lo largo de su historia evolutiva), el grupo se considera parafilético, como queda reflejado en la mayor parte de los cladogramas (Doyle & Donogue 1986, Sanderson & Hufford 1996).

El árbol filogenético de Stewart & Rothwell (1993) está basado esencialmente en la anatomía y morfología comparadas de los grupos de espermatófitos (Fig. 11.1). En consecuencia, es concebible que incluya numerosos casos de convergencia adaptativa o, simplemente, evolución reiterativa. El problema esencial es que no disponemos de representantes actuales para la mayor parte de las plantas con semillas que vivieron durante el Paleozoico y Mesozoico y, por lo tanto, la comparación con secuencias moleculares es imposible.

En cualquier caso, la diacronía de las pteridospermas evidencia que, entre los espermatófitos mesozoicos no angiospermiófitos, hubo una tendencia manifiesta a producir palinomorfos sacatos y a encerrar los óvulos en estructuras capituliformes, cúpulas, cápsulas, valvas etc. Parece coherente la intervención de presiones adaptativas para la dispersión por el viento y para la protección ovular. Muy probablemente, estas presiones afectaron a diversos grupos que llevaron a cabo diferentes proyectos morfológicos con destinos bien diferentes. Uno de ellos tendría un éxito exacerbado a partir del Cretácico Superior, las angiospermas. Por el contrario, grupos como Pentoxylales, Caytoniales, Glossopteridales o Czekanowskiales desaparecieron del registro fósil. Este cuadro de radiación y extinción se asemeja al modelo elaborado por Gould (1989) para la evolución animal a partir del estudio de la explosión cámbrica en las faunas de Burgess Shale.

7. Registro fósil y origen de las cícadas

Las cícadas actuales comprenden unos 11 géneros y 160 especies, la mayoría de regiones tropicales y templadas (Méjico, Australia, Sudáfrica, sureste asiático), con áreas de distribución disjuntas y muy restringidas. Por ejemplo, *Stangeria* es exclusiva del continente africano, *Microcycas* de Cuba, *Dioon* y *Ceratozamía* de Méjico y Cuba. *Cycas* presenta especies sobre todo en Australia, pero también en India, China, Japón, Madagascar y el este de África. Los intentos de explicar la distribución de las cícadas sobre la base de modelos de dispersión o deriva continental han sido infructuosos. La explicación más coherente sigue siendo la de Arnold (1947), quien sugirió que los géneros aislados son "remanentes biogeográficos" de una estructura poblacional más amplia durante el Mesozoico y principios del Cenozoico.

Las cícadas tienen aspecto de palmeras o helechos arborescentes, con un tronco grueso, trazas foliares persistentes en la superficie exterior y hojas (a menudo pinnadas) dispuestas en el ápice del tronco y con desarrollo circinado (Fig. 11.12). Algunas, como *Macrozamia*, llegan a medir hasta 20 m; otras como ciertas especies de *Zamia*, son pequeñas y tienen un tronco tuberoso. La estructura interna es relativamente uniforme; todas tienen una médula

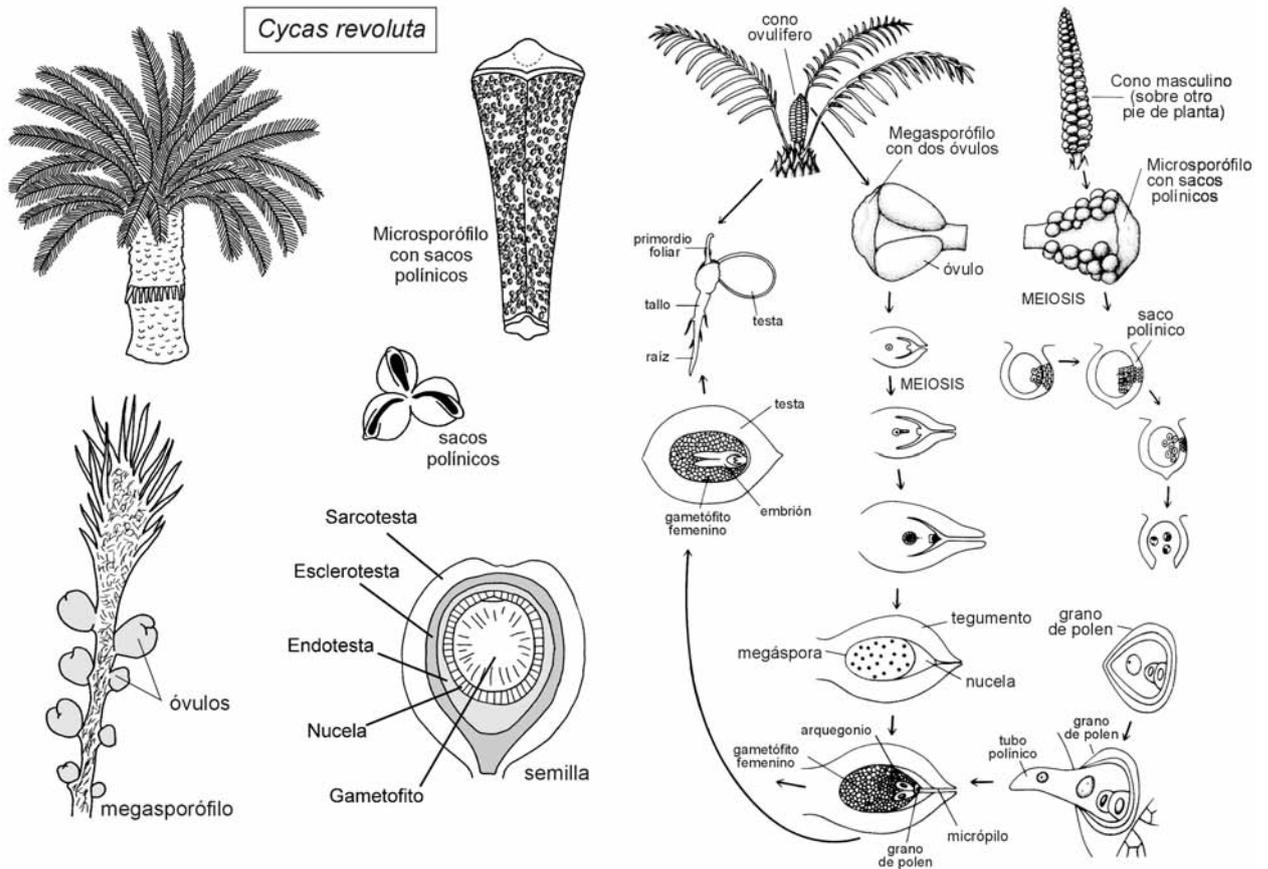


Figura 11.12. Morfología y ciclo vital de *Cycas revoluta*. Carrión et al. (1997), Taylor & Taylor (1993)

masiva con numerosos canales mucilaginosos, los tallos son eustélicos, con escaso crecimiento secundario en grosor y traqueidas escaleriformes o areoladas.

Todas las cícadas son dioicas y no hay evidencias paleobotánicas de lo contrario (Thomas & Spicer 1987). Las estructuras reproductoras son estrobiliformes y terminales, excepto en *Cycas*, donde los primordios seminales se hallan sobre megasporófilos dispuestos en una corona en el extremo del tallo (Devesa 1997) (Fig. 11.12). Los sacos polínicos se disponen en la cara abaxial de microsporófilos peltados y contienen polen con un sulco distal. La fecundación tiene lugar por zoidogamia.

Como ya hemos indicado, los primordios seminales y semillas de cícadas y medulosáceas comparten muchos rasgos en común. En ambos grupos, son de gran tamaño (hasta 6 cm en cícadas, hasta 10 cm en medulosáceas), presentan endotesta, esclerotesta y sarcotesta, así como una nucela con cámara polínica en la región micropilar. Sin embargo, en las cícadas la nucela y el tegumento están soldados. Curiosamente, a pesar de la gran cantidad de

óvulos de medulosáceas que se han encontrado, nunca se ha visto un embrión, por lo cual no se pueden establecer comparaciones embriológicas entre ambos grupos.

Los primeros fósiles de cícadas se han datado en torno a 280 Ma (Pérmico Inferior), aunque algunos autores sospechan que *Lasiostrobus*, una planta pensilvaniense, puede ser un cicadófito primitivo (Harris 1932, Taylor & Taylor 1993). Los primeros fósiles pérmicos corresponden a *Archaeocycas*, un megasporófilo con óvulos dispuestos en dos filas bajo un margen entero revoluta. Este género parece relacionado con *Phasmatocycas*, el cual serviría de puente morfológico con las cícadas actuales (Fig. 11.13). Los fósiles triásicos (*Antarticycas*, *Lyssoxylon*, *Leptocycas*) y jurásicos (*Beania*, *Nilssonina*, *Androstrobus*, *Taeniopteris*) recuerdan mucho a las cícadas actuales, pero exhiben una diversidad morfológica incomparablemente mayor. Las compresiones de hojas son frecuentes en depósitos mesozoicos (Mamay 1976) (Fig. 11.13). El origen de las cícadas debe situarse en el Pérmico, con posibles

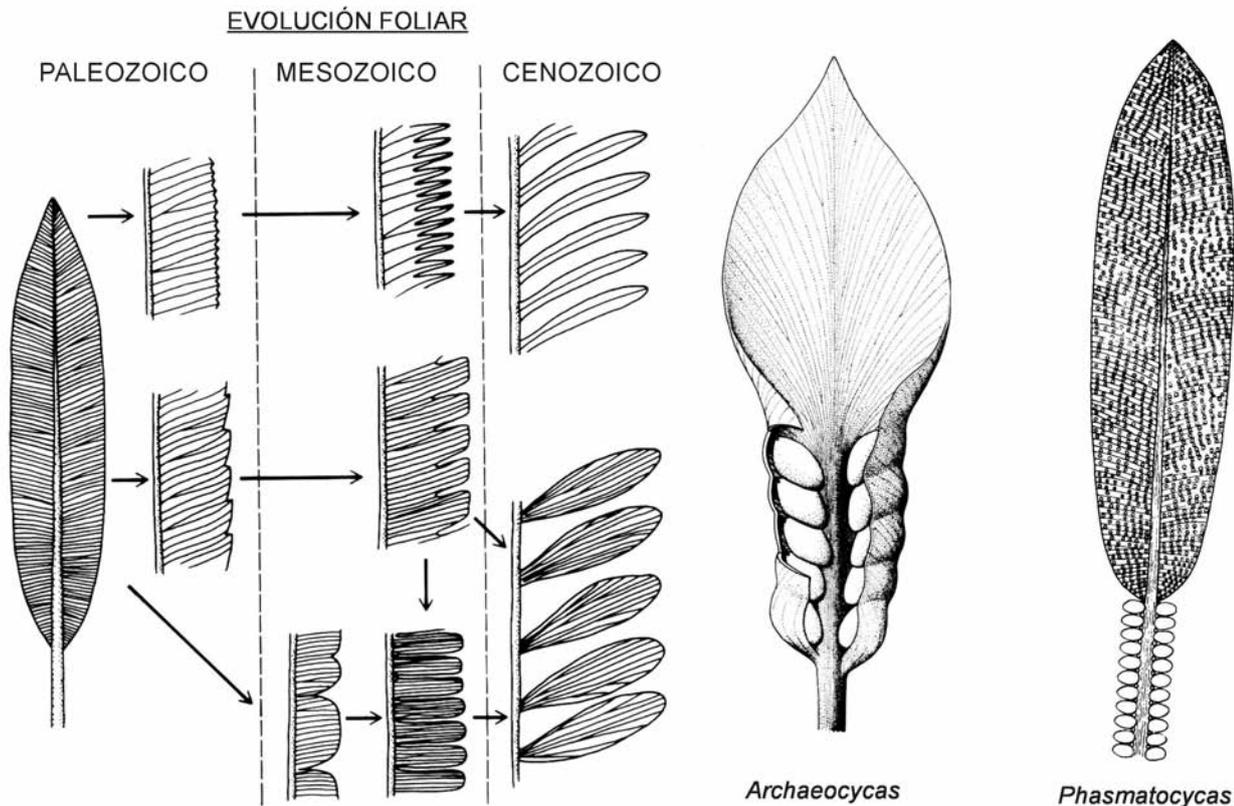


Figura 11.13. Izquierda: evolución de las hojas de cícadas según Mamay (1976). Derecha: *Archaeocycas* y *Phasmaticycas* (Pérmico). Crane (1985), Mamay (1976), Stewart & Rothwell (1993)

ancestros carboníferos, mientras que el cenit es triásico y jurásico.

Delevoryas & Hope (1976) sostienen que las estructuras vegetativas de cícadas derivan, con escasa modificación, de medulosáceas monostélicas del Pérmico con estomas haploqueílicos, largos peciolos y conductos mucilaginosos en el tronco. El tipo de megasporófilo de *Archaeocycas* apoyaría este origen pteridospérmico (Fig. 11.13). Como ya hemos comentado, la principal diferencia sería el enorme grado de especialización de los órganos polínicos de medulosáceas. Sin embargo, dentro de este orden, se ha comprobado que la complejación avanza con el tiempo (Harris 1961), por lo cual, no es descabellado afirmar que *las cícadas provienen de medulosáceas primitivas con los órganos polínicos poco especializados* (Fig. 11.28). Los análisis cladístico-moleculares no proporcionan información relevante sobre esta discusión y se limitan a confirmar que las cícadas actuales están relacionadas con ginkgófitos, y en menor grado coníferas y gnetales (Qiu et al. 1999, Pryer et al. 2001) (Fig. 11.28).

8. *Ginkgo biloba*: un superviviente de los bosques circumpolares mesozoicos

En una época en la que los ecólogos predicen que más del 20% de las especies actuales llegarán a extinguirse en el intervalo de dos décadas, resulta refrescante la idea de que el género monotípico *Ginkgo biloba* parezca haberse salvado de la extinción. *Ginkgo* fue “redescubierto” hace mucho tiempo en los jardines de algunos templos chinos, donde era considerado un árbol sagrado. En 1956, se observó una pequeña población de ginkgos en el sureste de China. Esta población fue considerada como el último refugio natural de una estirpe de árboles y arbustos que llegó a ser prominente durante buena parte del Mesozoico en el Hemisferio Norte. Desde entonces, la especie ha sido introducida y cultivada en muchas partes del mundo.

Morfológicamente, *Ginkgo* tiene afinidades con las coníferas y glosopteridáceas, sobre todo en la configuración del xilema, mientras que presenta fuertes similitudes reproductoras

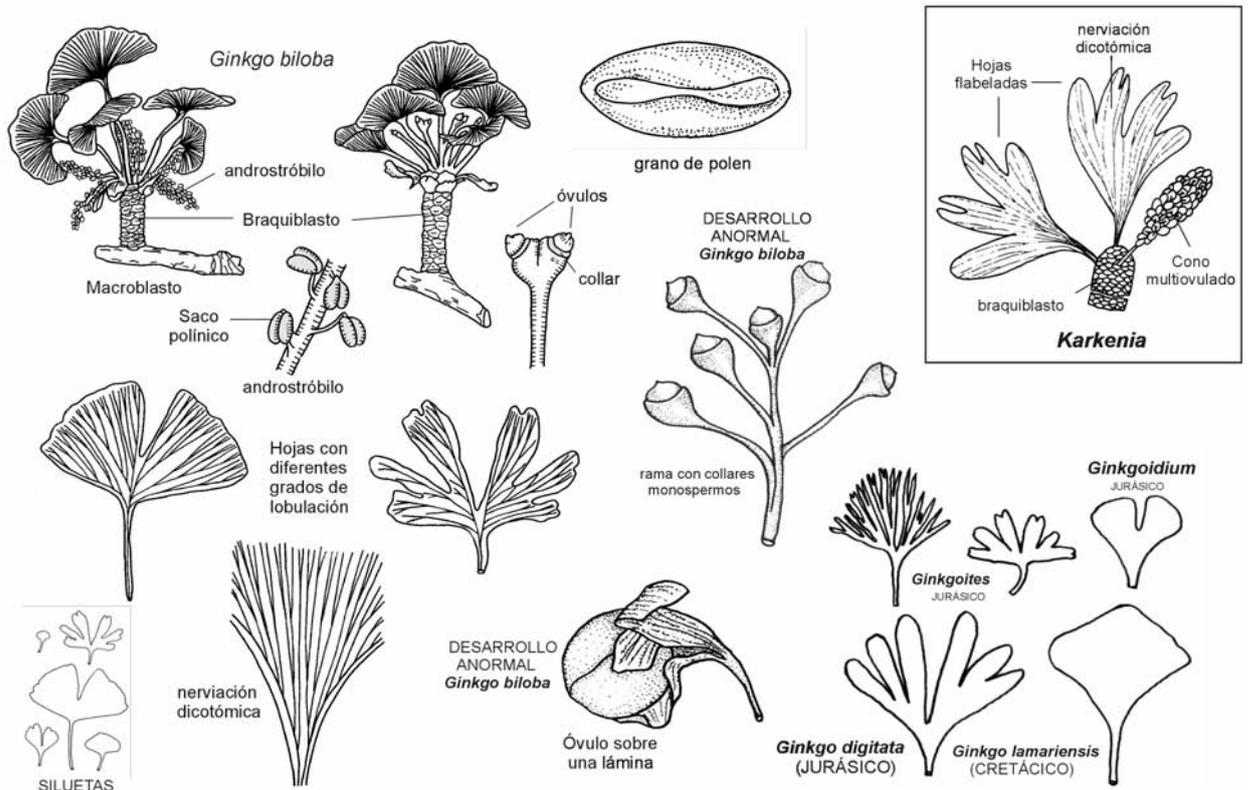


Figura 11.14. Ginkgofitos. Morfología de *Ginkgo biloba* (Carrión et al. 1997), variación de la hoja (Stewart & Rothwell 1993), desarrollo anormal de estructuras ovulíferas (Stewart & Rothwell 1993) y evolución de las hojas de ginkgofitos durante el Mesozoico (Stewart & Rothwell 1993)

con las cícadas, siendo especialmente relevante la dioecia, la zoidogamia, la estructura de la semilla y el polen monosulcado (Fig. 11.14). Las hojas flabeladas con largos pecíolos y nerviación dicotómica (a veces con anastomosis) son un rasgo característico, aunque, dentro de un mismo árbol, existe considerable variación en la forma, incluyendo morfotipos lobulados o divididos. Esta misma variación es observada en los fósiles terciarios descritos bajo *Ginkgoites* (Stewart & Rothwell 1993).

Los óvulos de *Ginkgo* también muestran gran variación en su tamaño, forma y configuración sobre los ejes portadores, sobre todo en los árboles de cierta edad (Fig. 11.14). Lo más habitual es encontrar dos óvulos por eje; sin embargo puede haber hasta diez. No es infrecuente tampoco encontrar óvulos dispuestos sobre hojas o estructuras axilares, lo cual resulta sugerente de un ancestro pteridospérmico (Rothwell 1986).

En un intento por resolver los problemas del origen y relaciones de los ginkgos, los paleobotánicos han escudriñado el registro fósil, obteniéndose solamente cierta información relativa a cuáles pudieron ser el momento de aparición y el grupo ancestral de referencia (Florin 1951,

Andrews 1961, Tralau 1968, Krassilov 1970). La generalización de que las hojas de los ginkgofitos primitivos tienden a ser lineares y profundamente divididas está apoyada por los hallazgos de fósiles del Pérmico (280 Ma), como *Trichopitys* o *Polyspermophyllum*, y del Triásico y Jurásico como *Sphenobaiera*, este último aparentemente similar a *Czekanowskia* (Fig. 11.11).

Los fósiles por compresión-impresión son muy abundantes durante el Mesozoico y Terciario, habiéndose descrito 16 géneros y más de 100 especies (Pearson 1995). Sin embargo, existen numerosos problemas taxonómicos y nomenclaturales, pues hay autores que, basándose en la experiencia con ginkgos actuales, opinan que la mayoría de los morfotipos foliares pertenecen a unas cuantas especies encuadrables en apenas cuatro géneros: *Ginkgoites*, *Baiera*, *Ginkgooidium* y *Ginkgo* (Rothwell 1987), a través de los cuales se podría seguir la hipotética evolución de la hoja (Fig. 11.14).

La variabilidad en los órganos reproductores de los ginkgofitos mesozoicos es mucho mayor, con géneros bien diversificados como *Allicospermum*. Para Hugues & McDougall

(1987,1994), el género *Karkenía*, del Cretácico argentino (Archangelsky 1990), tiene fuertes afinidades con ginkgófitos: hojas flabeladas, nerviación dicotómica, tipo de ramificación y estructura caulinar. Los óvulos de *Karkenía* se disponían en conos de hasta cien óvulos, lo cual sugiere que la plurispermia puede ser primitiva en ginkgófitos (Fig. 11.14).

Aunque la “raíces” evolutivas de los ginkgófitos parecen bien establecidas en el Paleozoico Superior, no es hasta el Triásico cuando llegan a ser parte importante de las floras mesozoicas. La época de *máxima dominancia ecológica y diversidad específica se alcanzó durante el Jurásico* (Stewart & Rothwell 1993), con una *distribución preeminentemente circumpolar*, habiéndose encontrado muchas especies de *Baiera* y *Sphenobaiera* en Alaska, Groenlandia, Escandinavia, Siberia, Mongolia, Patagonia, Sudáfrica y Nueva Zelanda (Fig. 11.31). Aún así, no son infrecuentes los fósiles europeos y norteamericanos.

A finales del Cretácico, las Ginkgoales experimentaron una importante regresión. Durante el Terciario se registra también un notable decli-

ve. Así, a comienzos del Oligoceno sólo quedan dos especies: *Ginkgo aidantoides* y *G. biloba*, la primera de las cuales se extingue en el Mioceno, excepto en el continente europeo, donde la especie se refugió hasta su extinción definitiva en el Plioceno (Denk & Velitzelos 2002). Desde entonces, la única especie de ginkgófitos ha sido *Ginkgo biloba*.

Los análisis cladísticos (Qiu et al. 1999, Chaw et al. 2000, Pryer et al. 2001, Soltis et al. 2002) consideran las afinidades de Ginkgo con las cícadas y, en menor grado, con las coníferas y gnetófitos (Fig. 11.28). Desde la perspectiva mucho más amplia del registro fósil, los ginkgófitos presentan, sin embargo, relaciones mucho más directas con plantas paleozoicas. Por lo tanto, aunque el ancestro sigue siendo un misterio, parece más coherente situar a los ginkgófitos como elementos evolucionando en paralelo con las demás gimnospermas actuales, así como con Pentoxylales, Corystospermales y Czekanowskiales (Fig. 11.1). Rothwell (1987) ha sugerido que los tránsitos morfológicos dentro de ginkgófitos pueden haber sido regulados por procesos heterocrónicos.

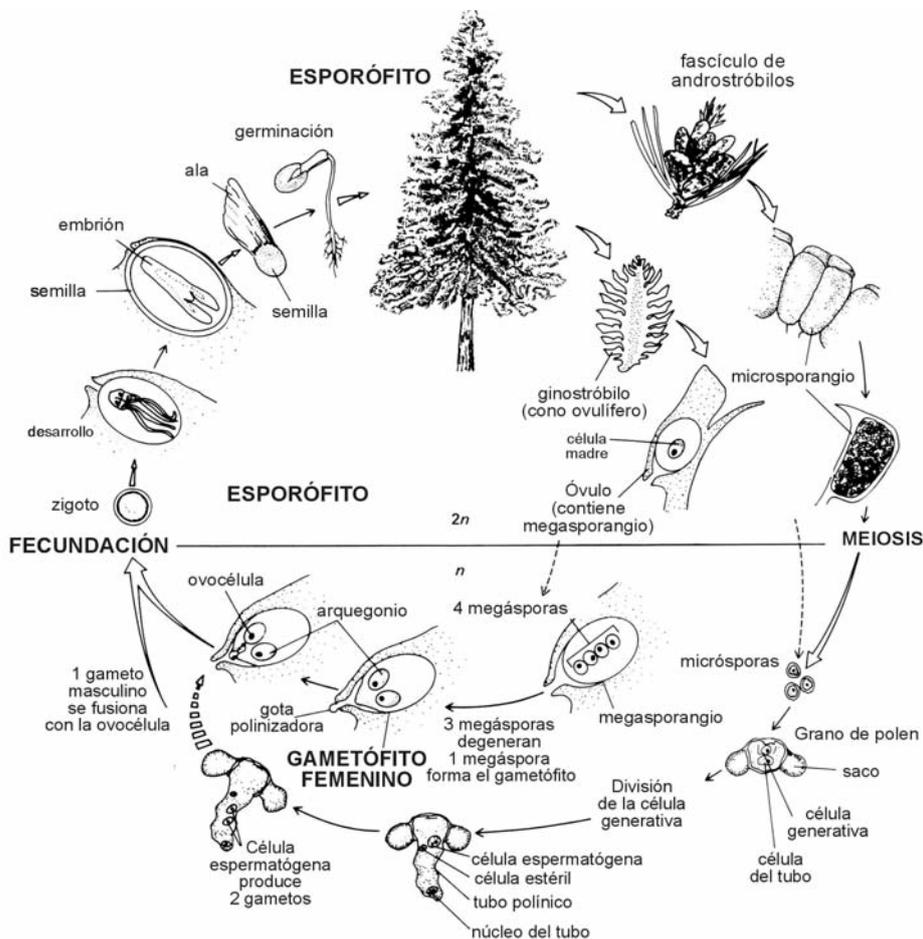


Figura 11.15. Ciclo vital de *Pinus*. Taylor & Taylor (1993)

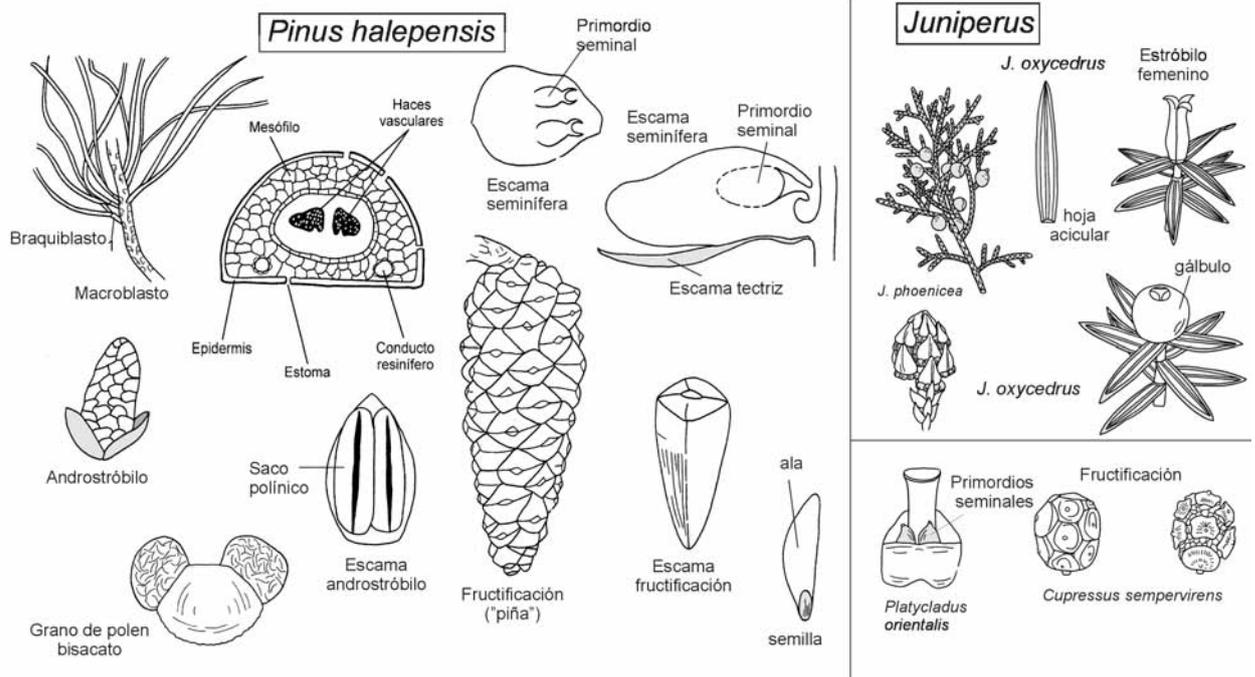


Figura 11.16. Características de *Pinus* y algunas cupresáceas (Coniferales). Carrión et al. (1997)

9. Origen y diversificación de coníferas

9.1. Consideraciones generales

Las coníferas actuales comparten con las fósiles casi todos los caracteres xeromórficos que debieron evolucionar en los ambientes áridos del Pérmico (Fig. 11.16). Generalmente, las hojas tienen una relación superficie-volumen bastante baja, los estomas están muy dispersos y las cutículas son gruesas. Las especies actuales son arbustos o árboles muy ramificados, provistos de un leño con anillos de traqueidas de paredes radiales. Las hojas son simples y se disponen en espiral, opuestas o en fascículos; su forma es frecuentemente acicular, otras veces escumiforme. Normalmente la hoja tiene uno o dos nervios, pero existen casos con el limbo más desarrollado y nerviación más compleja. Los estomas son haploqueílicos.

Dependiendo de las especies, las plantas son monoicas o dioicas, pero en general los conos son monosporangiados (unisexuales). Los conos ovulíferos son compuestos, excepto en Taxales. Uno de los rasgos más característicos es la presencia ocasional de un cono femenino con dos tipos de escamas (bien diferenciadas o completamente soldadas): ovulífera y tectriz. Los haces vasculares que inervan estas dos escamas provienen independientemente

del eje del cono (Fig. 11.16). Los granos de polen son a menudo sacatos, con germinación distal y sifonogamia. La poliembrionía es frecuente.

Taxonómicamente, las coníferas han sido tratadas tanto a nivel de clase (Coniferopsida o Pinopsida) por Banks (1968, 1970), Bierhorst (1971), Meyen (1984, 1987), Devesa (1997), Bell & Hemsley (2000), subdivisión (Coniferophytina) por Ehrendorfer (1994) o división (Coniferophyta) por Bold et al. (1987) y Taylor & Taylor (1993). Bold et al. (1987), reconocen a su vez tres clases: Cordaitopsida, Coniferopsida y Taxopsida, este último con un solo representante europeo, *Taxus baccatta*, caracterizado por la presencia de arilo envolviendo a la semilla. Ehrendorfer (1994) considera los tres grupos con la categoría de subclase. Otros autores consideran a las taxáceas fuera de las coníferas, con el rango de clase e incluso de subdivisión, debido a la ausencia de conos con semillas. Sin embargo, autores como Scagel et al. (1987) creen que no son muy diferentes de otras coníferas excepto en que poseen conos reducidos con un óvulo terminal solitario, rodeado por un arilo. Los análisis de secuencias sobre 18S rRNA (Chaw et al. 1993), 28S rRNA (Stefanovic et al. 1998) y cpDNA (Raubeson & Jansen 1992) apoyan esta hipótesis de integridad de todas las familias modernas de coníferas.

9.2. Razones para un ancestro entre las arqueopteridales

Las primeras evidencias de organización de "tipo conífera" se dan en las arqueopteridales, en las cuales se constatan (1) hojas simples en disposición helicoidal, (2) xilema y floema secundarios derivados de un cámbium bifacial, (3) xilema secundario en anillos y (4) heterosporia (Beck 1960, 1962) (Fig. 11.4). A pesar de que, como ya habíamos explicado, no se sabe muy bien si las progimnospermas eran espermatófitos, lo cierto es que casi todos los autores consideran como muy probable que las coníferas se originaran desde progimnospermas. La controversia está en torno a si aparecieron por "línea directa" desde Archaeopteridales a través de Cordaitales y Voltziales o si lo hicieron desde otro grupo de progimnospermas, con algunas pteridospermas como grupos intermedios. La posibilidad de que las arqueopteridales dieran lugar directamente a las coníferas está descartada por el amplio hiato cronostratigráfico existente entre los restos fósiles de ambos grupos (Beck et al. 1982) (Fig. 11.1).

9.3. Registro fósil: línea Cordaitales-Voltziales

Las coníferas presentan el registro fósil más prolífico de todos los grupos gimnospermicos (Florin 1951, Andrews 1961, Banks 1970, Miller 1982, 1988, Taylor & Taylor 1993). Los primeros vestigios datan del Carbonífero Superior. Sin embargo su dominancia en algunos biomas no se produce hasta el Pérmico y Triásico. Las angiospermas desplazarían posteriormente a las coníferas de muchos ambientes durante el Terciario, pero aún así, durante buena parte del Cuaternario, las coníferas han sido elementos prioritarios en muchas formaciones vegetales. Ello es así por su demostrada capacidad de respuesta al cambio ambiental.

En la mayoría de los tratados de botánica, las coníferas hacen referencia a los representantes actuales del orden Coniferales. Sin embargo, existen otras plantas que pueden englobarse en el concepto general de conífera y que no han llegado hasta nuestros días. Estas plantas han sido asignadas a dos órdenes de grupos fósiles (Cordaitales y Voltziales) a los que haremos referencia a continuación.

Las Cordaitales cifran su aparición en el Carbonífero Inferior, persistiendo hasta el Pérmico (Rothwell 1986) (Fig. 11.1). La mayoría de las especies fueron arborescentes y crecien-

ron en zonas áridas, pero también se han encontrado algunas arbustivas o incluso habitantes de ambientes pantanosos, con las típicas raíces fúlcreas o tabulares (Miller 1982).

Cordaites presentaba un crecimiento monodámico, troncos robustos de hasta 30 m de altura y hojas grandes, con limbo desarrollado, muy similares a las del actual género *Agathis* (araucariáceas) (Fig. 11.17). Sus órganos reproductores se incluyen en el género-tipo *Cordaitanthus*, habiendo formas tanto masculinas como femeninas. Las estructuras de *Cordaitanthus* son referidas como conos o estróbilos, al igual que en las coníferas actuales. En ambos casos, estos conos aparecen como ramificaciones secundarias de un eje primario, es decir, las fructificaciones son compuestas. Sobre los ejes secundarios aparecen hojas modificadas o escamas en disposición helicoidal.

El eje primario de *Cordaitanthus* era algo aplastado (Fig. 11.17). Sobre los ejes secundarios se disponían de 25 a 40 escamas, de las cuales las 5 a 10 distales eran fértiles. Cada escama fértil termina en 6 sacos polínicos concrescentes en la base. Los granos de polen (denominados como *Florinites* y *Gothania*) son monosacatos, con la ornamentación reticulada en la cara interna del saco y una apertura proximal trileta o monoleta.

Los ejemplares ovulíferos de *Cordaitanthus* son más raros en el registro fósil (Fig. 11.17). En cuanto a la ramificación, lo más resaltante es que los ejes secundarios eran dísticos sobre el eje primario. Cada eje secundario presenta de 16 a 20 escamas dispuestas muy apretadamente en espiral sobre la base del mismo. Los óvulos aparecen solitarios o en dicotomías con un pedicelo muy largo. Son péndulos y platispermicos.

Otros géneros bien conocidos de estructuras ovulíferas son *Cardiocarpus* y *Mitrospermum* (Fig. 11.17). Sus primordios seminales, de al menos 15 mm de longitud, eran biconvexos, con cámara polínica y la nucela despegada del tegumento. La testa presentaba un ala. En los pocos casos en los que se han observado megagametófitos, se han visto dos arquegonios (Stewart & Rothwell 1993).

Las Voltziales se remontan al Carbonífero Medio-Superior y Pérmico, teniendo un mayor desarrollo durante el Triásico y comienzos del Jurásico (Scott & Chaloner 1983) (Fig. 11.1). La morfología externa de voltziales es bastante

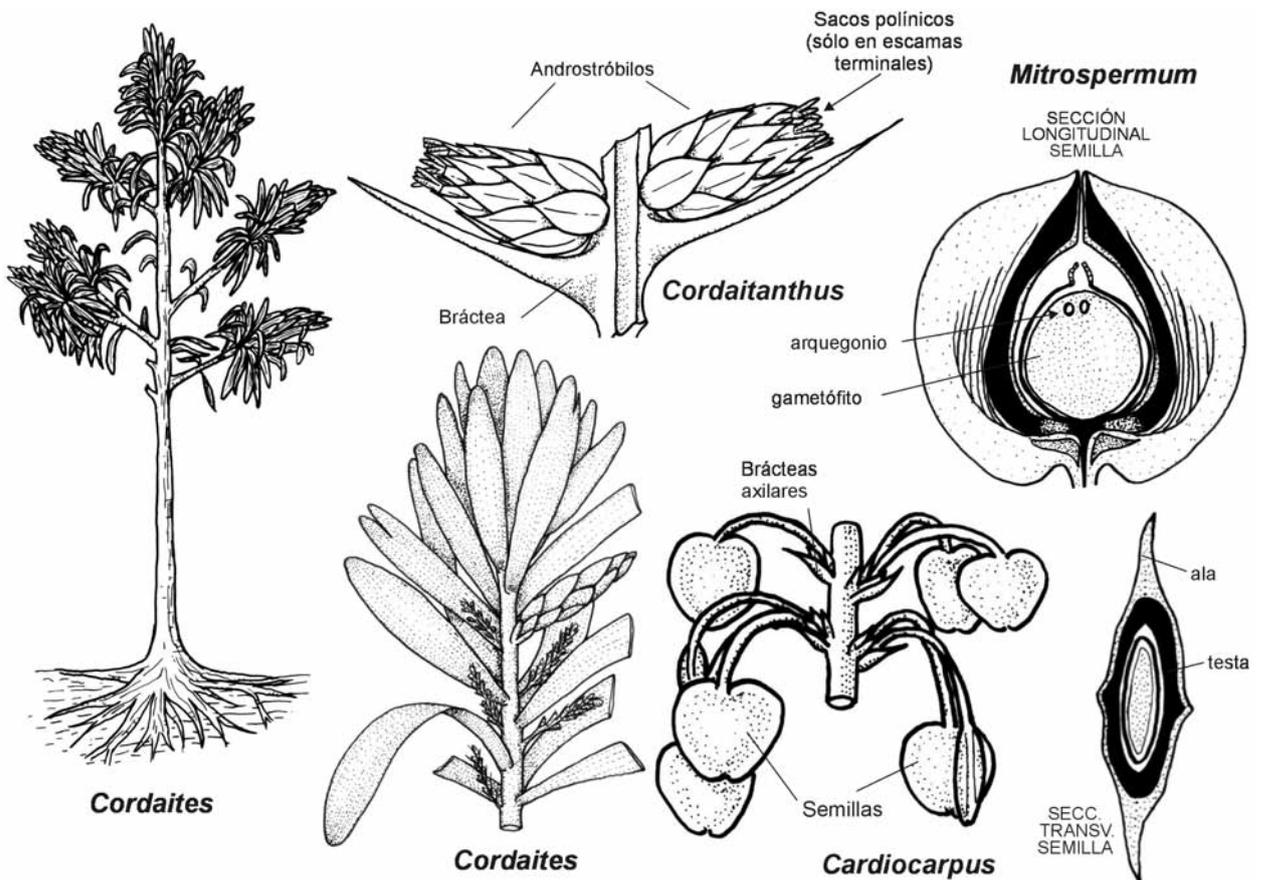


Figura 11.17. Cordaitales. Stewart & Rothwell (1993), Taylor & Taylor (1993)

diferente de la de cordaitales. Una de las morfologías más extendidas (conocida como tipo "walchia") se asemeja bastante a la de *Araucaria heterophylla*. Las hojas son aciculares, oligonervias y dispuestas en espiral; los tallos monopódicos de ramificaciones péndulas. Existe, no obstante, una gran variedad en la anatomía foliar de los diferentes géneros de voltziales. En cuanto al leño, era idéntico al de las coníferas actuales.

Las fructificaciones de voltziales tenían la apariencia de conos. Las plantas eran monicas y los conos monosporangiados nacían en los ápices de ramificaciones foliosas (Fig. 11.18). Los conos ovulíferos de *Utrechtia* tendían a ser erectos mientras que los poliníferos eran habitualmente péndulos. El óvulo de *Emporia* era reflejo y muy parecido anatómicamente al óvulo de *Cordaitanthus*. Se presentaba en la axila de brácteas bifurcadas que, a su vez, tenían bracteolas axilares. Usualmente, sólo una de ellas era fértil. Igualmente, existía platispermia y el estipe ovular era más corto que el de Cordaitales. En otros géneros como *Ernestiodendron* o *Walchiostrobus* variaba el número de brácteas o escamas asociadas a

cada óvulo, pero lo más general era la disposición dorsiventral del conjunto. Los granos de polen eran monosacatos o incluso bisacatos, es decir, muy parecidos a los de las pináceas.

En géneros más tardíos, como *Pseudovoltzia*, *Glyptolepis* o *Ulmannia*, la dorsiventralización del ápice reproductor es más marcada que en *Walchiostrobus* o *Ernestio-dendron* (Fig. 11.18). En *Pseudovoltzia*, el eje secundario del cono consiste en una estructura de 5 lóbulos orientados en un plano. El lóbulo central y los dos extremos llevan un óvulo reflejo adnato a su base. El conjunto representa una escama ovulífera que, a su vez, se presenta subtendida dorsalmente por una bráctea. Curiosamente, al igual que ocurre en Coniferales, la bráctea y la escama seminífera presentan una vascularización independiente. El ginostróbilos de *Pseudovoltzia* y el de Coniferales parecen ser homólogos.

Glyptolepis presenta fructificaciones ovulíferas alargadas y laxas, con dos óvulos dispuestos lateralmente a una escama seminífera pentalobulada. También hay una bráctea tectriz posterior. *Ulmannia* tiene un sólo óvulo, invertido sobre la superficie adaxial de una escama

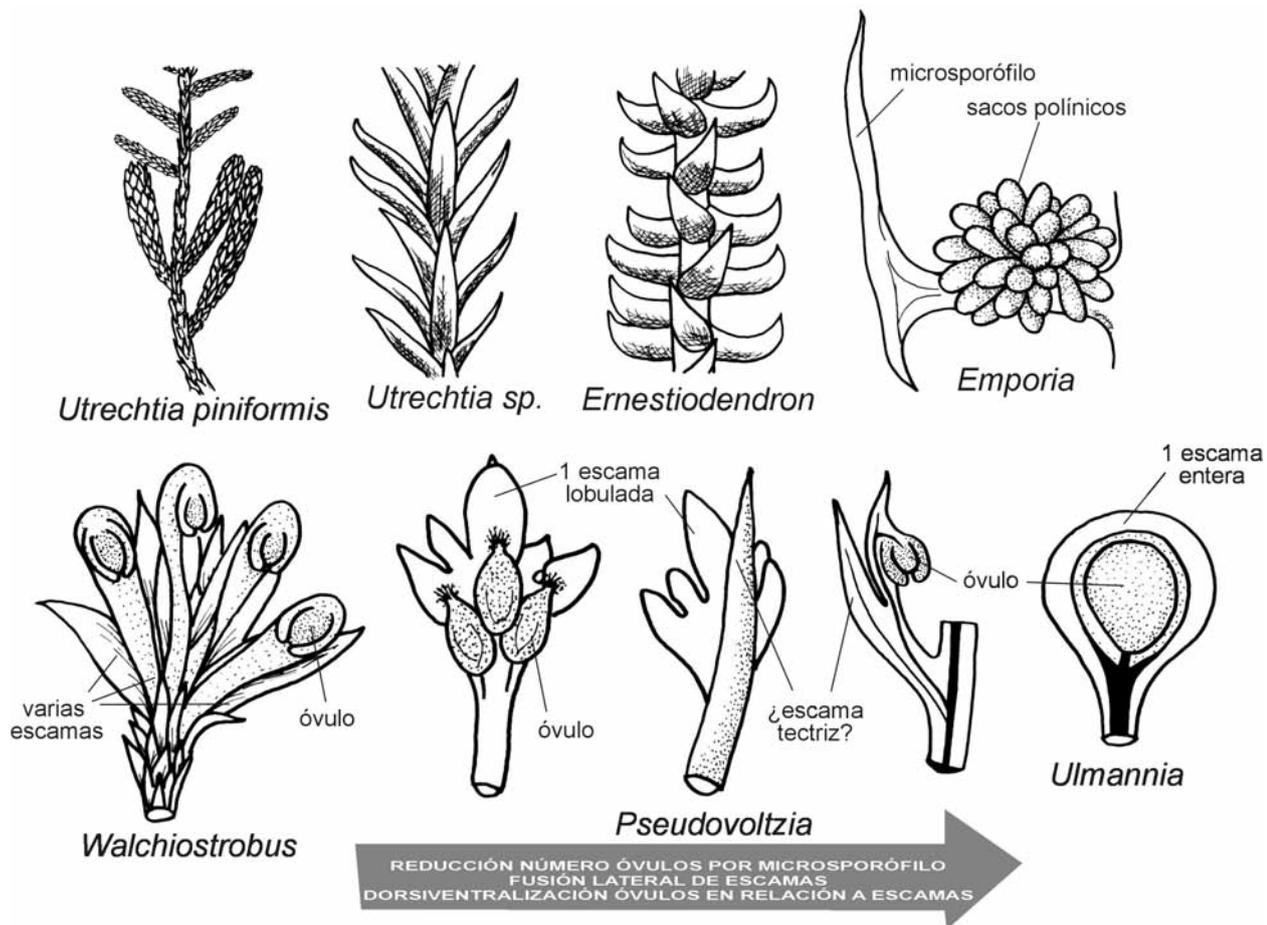


Figura 11.18. Voltziales. Stewart & Rothwell (1993), Taylor & Taylor (1993)

ovulífera orbicular muy similar a la del género *Araucaria*. También hay una escama tectriz posterior (Fig. 11.18).

9.4. Hipótesis de Florin

Se considera que el ancestro de cordaitales debe encontrarse entre algún grupo de progimnospermas, probablemente arqueopteridales (Stewart & Rothwell 1993) (Fig. 11.1). *Utrechtia*, *Emporia*, *Ernestiodendron* y *Walchiostrobus* (Carbonífero y Pérmico) se parecen a *Cordaitanthus* porque poseen ejes secundarios foliosos compuestos de escamas fértiles y estériles. En general, en estos grupos iniciales se manifiesta una tendencia a: (1) reducir el número de óvulos por eje secundario, (2) invertir la disposición del óvulo sobre su estipe y (3) adoptar la simetría bilateral del óvulo.

Pseudovoltzia, *Ulmannia* y *Glyptolepis*, así como otros géneros del Pérmico y Triásico, difieren de los anteriores en presentar los ejes simétricos dorsiventralmente (fig. 11.18). Los óvulos son ya siempre reflejos y reducidos en número. Por otro lado, se manifiesta una tendencia clara a: (1) fusión lateral de las escamas

(se sabe que, por ejemplo, las escamas pentalobuladas de *Pseudovoltzia* son el resultado de esta fusión porque cada lóbulo tiene su haz vascular), (2) que cada escama ovulífera tenga en su axila abaxial una escama estéril, (3) reducción en el número de óvulos por escama; tres en *Pseudovoltzia*, dos en *Glyptolepis*, uno en *Ulmannia*.

En síntesis, si como sostiene Florin (1951) supusiéramos un paso evolutivo desde cordaitales hasta voltziales, tendríamos que considerar como modificación más importante la que iría desde una simetría radial en las ramificaciones secundarias hasta una simetría bilateral. Después tendría lugar una fusión tangencial de escamas hasta constituir una escama ovulífera con óvulos adaxiales de micrópilo invertido. Sin duda, éstas son ya características homologables con coníferales.

9.5. Hipótesis polifiléticas

Durante mucho tiempo, la hipótesis de Florin ha dominado las discusiones en torno al origen de coníferas. Sin embargo, esta hipótesis no está exenta de problemas. Por ejemplo, para empe-

zar, el que la organización del cono femenino no sea siempre como la de pináceas, persistiendo muchas dudas sobre la homologación de escamas y ejes ovulíferos en familias como araucariáceas o podocarpáceas.

Por otro lado, apenas se ha prestado atención al cono masculino, el cual podría presentar peculiaridades dignas de mención. Por poner un ejemplo ilustrativo, en los últimos años se han descubierto especies fósiles de *Podocarpus* que presentan una morfología en el cono masculino muy similar a la de cordaitáceas. En otras palabras, se podría encontrar una derivación filogenética directa desde cordaitáceas hasta podocarpáceas sin pasar por voltziales.

También hemos visto como algunas voltziales alcanzaban en el cono femenino una reducción todavía mayor que en las pináceas en cuanto al número de óvulos por escama seminífera. Todo ello nos debería llevar a considerar abierta la posibilidad de que las diferentes familias de coníferales puedan tener un origen filético diferente; es decir, que las coníferas pudieran ser polifiléticas, como sostienen Thomas & Spicer (1987).

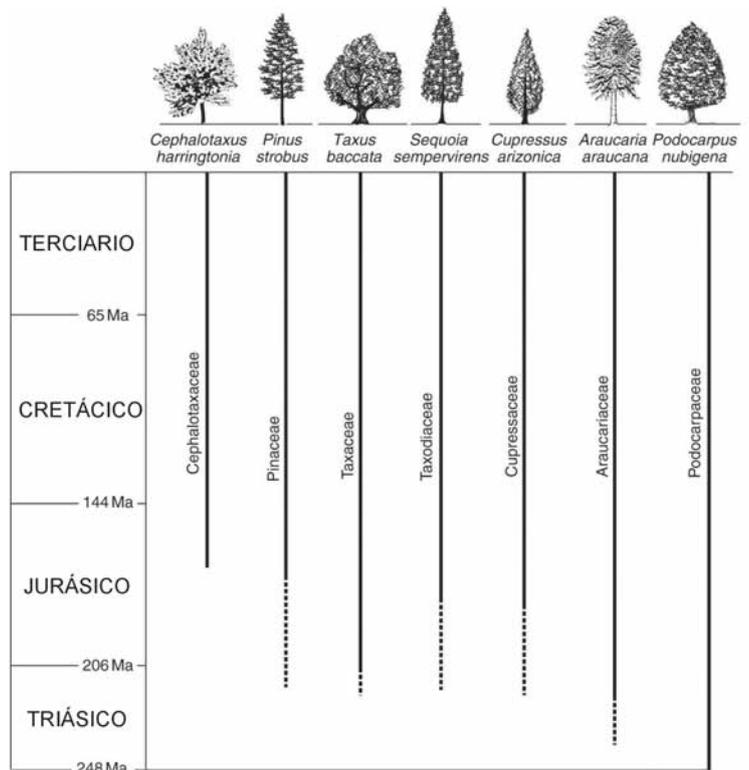
Otra opción es que alguna familia, como las araucariáceas, tenga una relación directa con Glossopteridales o Pentoxylales, dadas las fuertes similitudes en la estructura del leño (Pant 1977). Miller (1999), tras un profusa revisión del registro fósil, sugiere que las taxáceas derivarían directamente de géneros como *Utrechtia*, mientras que el resto de familias serían más afines a géneros como *Pseudovoltzia*. Los datos apuntados no demuestran la polifilesis, pero permiten mantener dudas sobre la hipótesis de Florin.

9.6. Hipótesis de Rothwell

Hasta hace poco, casi todas las investigaciones circulaban en torno a la conexión Cordaitales-Voltziales-Pinales por modificación telómica. Sin embargo, en el año 1987, Gary Rothwell, de la Universidad de Ohio, elaboró una hipótesis según la cual el

ancestro de las coníferas podría estar entre las pteridospermas del Mesofítico.

Rothwell llamó la atención sobre el hecho de que las calistofitales presentaban, como los cordaites y las coníferas, un polen sacato, platisperma, microgametófitos desarrollados en tubo, microsporangios con dehiscencia valvar y canales resiníferos. La diferencia más importante se manifestaba en las hojas: mientras que las de coníferales eran mayoritariamente aciculares, y las de cordaitales tenían el limbo desarrollado y generalmente lanceolado, las hojas de calistofitales eran pinnadas.



HOJAS CONIFERALES FÓSILES

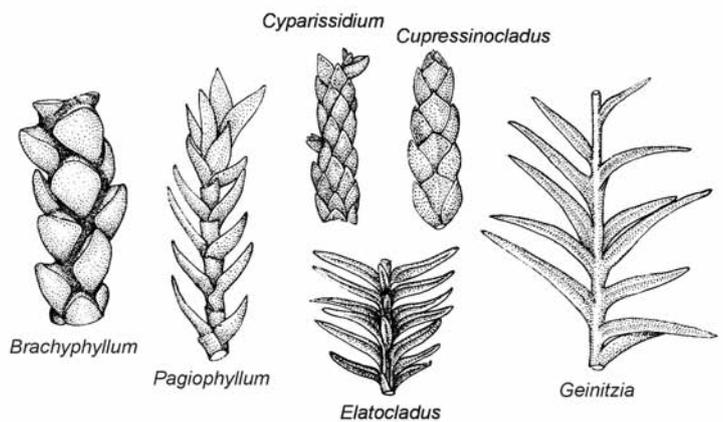


Figura 11.19. Variabilidad foliar en coníferales fósiles (Stewart & Rothwell (1993) y biocronología de las familias actuales de Coníferales (Willis & McElwain 2002)

Sin embargo, bien es cierto que hay coníferas con las hojas aplastadas como *Agathis* o *Podocarpus*. Y también se ha visto que tanto cordaitales como calistofitales presentaban hojas aciculares en las yemas. Es decir, la diferencia primaria que separa a las coníferas de los otros dos grupos se presenta en la pauta de desarrollo de los posibles ancestros. La hoja acicular se podría haber generado desde ambos grupos por una alteración heterocrónica que supusiera un retardo permanente del desarrollo foliar (por ejemplo, neotenia). Por tanto, debe permanecer abierta la posibilidad de que el origen de las coníferas esté en calistofitales.

9.7. Radiación de las familias actuales

Hay autores que consideran que algunas plantas carboníferas deben ser encuadradas dentro de Coniferales. Desde esta perspectiva, la primera conífera sería *Swillingtonia denticulata*, del Carbonífero de Yorkshire (310 Ma), probablemente un habitante de zonas áridas marginales (Scott & Chaloner 1983). La gran radiación de las coníferas, sin embargo, no tendría lugar hasta el Triásico (245-208 Ma) (Fig. 11.19), con la aparición de ocho familias (Podocarpaceae, Taxaceae, Araucariaceae, Cupressaceae, Taxodiaceae, Cephalotaxaceae y Pinaceae). Esta radiación es considerada por algunos como la respuesta al recalentamiento global que tiene lugar y las condiciones de fuerte estacionalidad que se imponen, con incremento del dióxido de carbono atmosférico y la sugerencia de una generalización de los climas monzónicos en el interior de la Pangea (Parrish 1993, 1998).

Las relaciones entre las familias actuales han sido estudiadas recientemente a través de secuencias génicas de cloroplastos, mitocondrias y núcleo (Chaw et al. 2000), llegándose a la conclusión de que las taxáceas están próximas a las cefalotaxáceas, taxodiáceas y en menor grado, a cupresáceas. Las podocarpáceas y araucariáceas formarían un grupo independiente y las pináceas formarían un clado segregado de todas las anteriores (Fig. 11.28). Los estudios sobre transferencia génica horizontal intracelular entre las coníferas también apoyan la visión de que las pináceas son un grupo tempranamente divergente del resto de las coníferas (Gugerli et al. 2001).

La historia evolutiva de las coníferas demuestra que muchas especies de araucariáceas, pináceas, podocarpáceas y cupresáceas

son competidoras efectivas frente a las angiospermas en un amplio espectro de situaciones ambientales. El tópico de que las coníferas están adaptadas a situaciones de mayor estrés abiótico que las angiospermas no es válido en su conjunto y quizá sólo pueda ser aceptado para algunas especies. De hecho, el registro austral (Hill & Brodribb 1999) evidencia una notable regresión en la diversidad de coníferas desde las crisis de aridez oligocenas, siendo particularmente importante para las podocarpáceas.

10. Enigmas evolutivos en gnetófitos

Los gnetófitos, como taxon, han sido a veces subordinados al rango de los cicadófitos, (Cycadophytina: Ehrendorfer 1994) o pinófitos (Pinophyta: Stewart & Rothwell 1993). Sin embargo, otros autores han mantenido para este taxon una posición independiente (Banks 1968, Bierhorst 1971, Taylor & Taylor 1993, Bold et al. 1987, Scagel et al. 1987, Devesa 1997, Bell & Hemsley 2000), aunque difieren en el rango que le adjudican: clase o división. Los géneros *Ephedra*, *Welwitschia* y *Gnetum* pueden estimarse como representantes de familias propias, órdenes o incluso subclases. Los autores que tienden a separar tres familias se basan en las fuertes diferencias biogeográficas y de hábitat entre los tres géneros.

En un sentido evolutivo, los gnetófitos son los espermatófitos más enigmáticos. Todo parece indicar que se trata de un grupo altamente especializado, aunque no hay acuerdo respecto a las relaciones filogenéticas dentro del mismo, ni tampoco en relación a las conexiones con coníferas, cícadas, pteridospermas y angiospermas. Martens (1971) afirma que las diferencias internas son más fuertes que las semejanzas y piensa que es más conveniente independizar sistemáticamente estos géneros. Singh (1978), a la luz de los datos embriológicos, cree que sería mejor separar *Ephedra* de los otros dos géneros, los cuales constituirían una línea independiente de las demás gimnospermas. Sobre la base del tipo polínico poliplotado, muchos palinólogos señalan, sin embargo, que las semejanzas entre *Ephedra* y *Welwitschia* son más fuertes y que *Gnetum* podría ser una angiosperma (Traverse 1988).

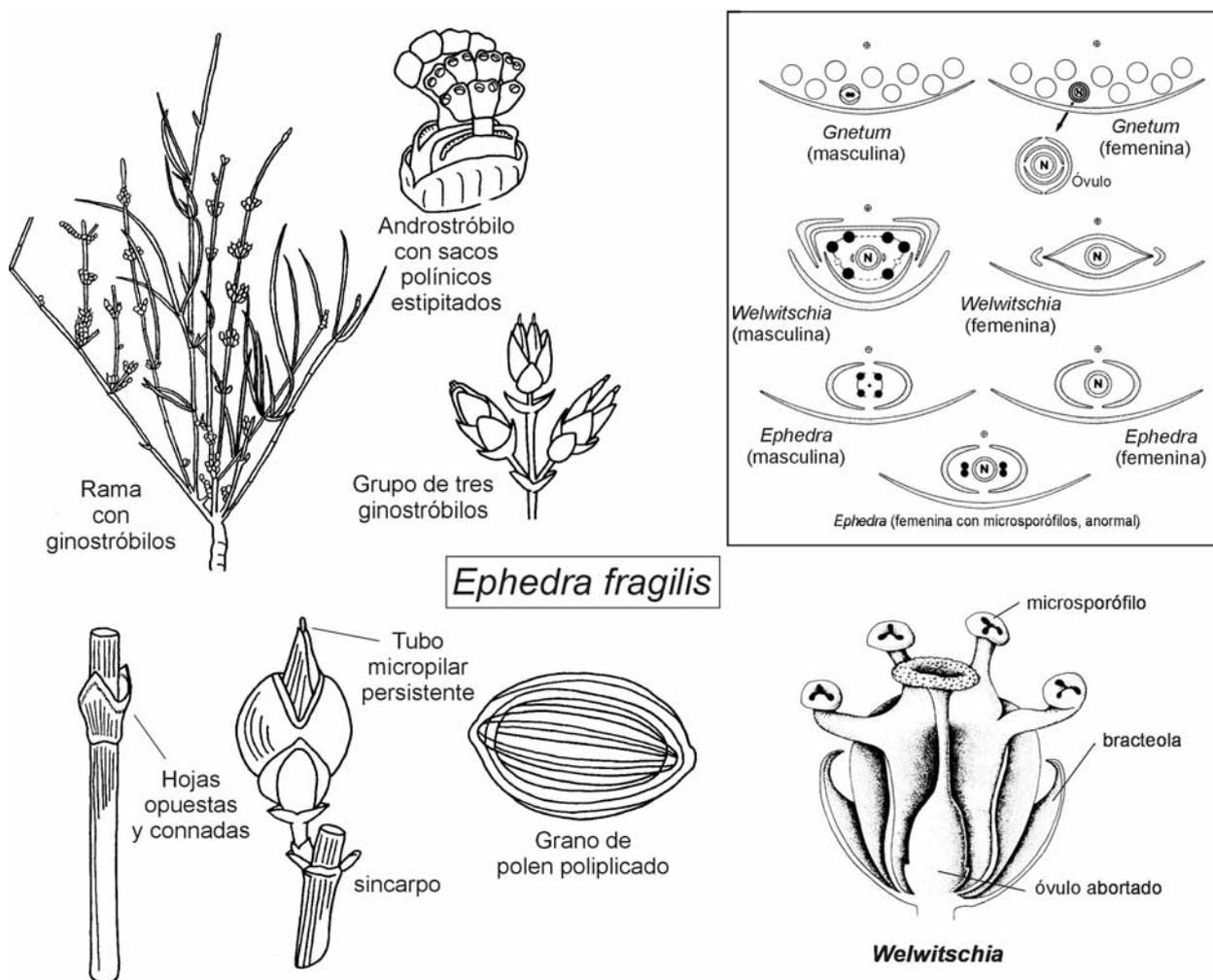


Figura 11.20. Gnetófitos actuales. Carrión et al. (1997), Beck (1988)

Los análisis cladísticos a partir de datos morfológicos (Crane 1985, Doyle & Donoghue 1986, 1987, Loconte 1996, Doyle et al. 1994) y de secuencias de nucleótidos del gen *rbcL* (Hasebe et al. 1992, Chase et al. 1993) y subunidades de rRNA (Stefanovic et al. 1998) sugieren que se trata de un grupo monofilético. Casi todos los estudios embriológicos sugieren, por otro lado, que los gnetófitos han adquirido su morfología divergente a través de procesos heterocrónicos, muy a menudo, por progénesis (Friedman & Carmichael 1998), lo cual explicaría en parte la gran confusión taxonómica que este grupo ha generado.

Los gnetófitos comparten algunas características importantes con las angiospermas, a saber la presencia de vasos en el xilema, hojas reticuladas en *Gnetum*, estróbilos compuestos de unidades reproductoras similares a las flores, con una especie de “perianto”, reducción del gametófito femenino, sifonogamia, desaparición del arqueogonio y embriogenia celular en

Welwitschia y *Gnetum*, entre otras (Friedman 1994) (Fig. 11.20).

Sobre la base de estas semejanzas, se han establecido modelos filogenéticos que establecían un concepto de “antófito” que abarcaba a las angiospermas y a los gnetófitos (Doyle & Donoghue 1986, Donoghue & Doyle 2000) (Fig. 11.28). Sin embargo, los estudios cladístico-moleculares apoyan ahora la relación de gnetófitos con las coníferas (Winter et al. 1999), incluso el carácter basal de los gnetófitos dentro de las gimnospermas (Schmidt et al. 2002), o el hecho de que los gnetófitos puedan ser coníferas altamente especializadas (Chaw et al. 2000) (Fig. 11.28). Las relaciones morfológicas y evolutivas entre gnetófitos y angiospermas serán discutidas con más detalle en el capítulo siguiente.

El registro fósil de gnetófitos ha atraído una atención considerable a pesar de su paucidad. Los granos de polen poliplicados similares a los de *Ephedra* y *Welwitschia* aparecen desde el Pérmico y son abundantes desde el Triásico

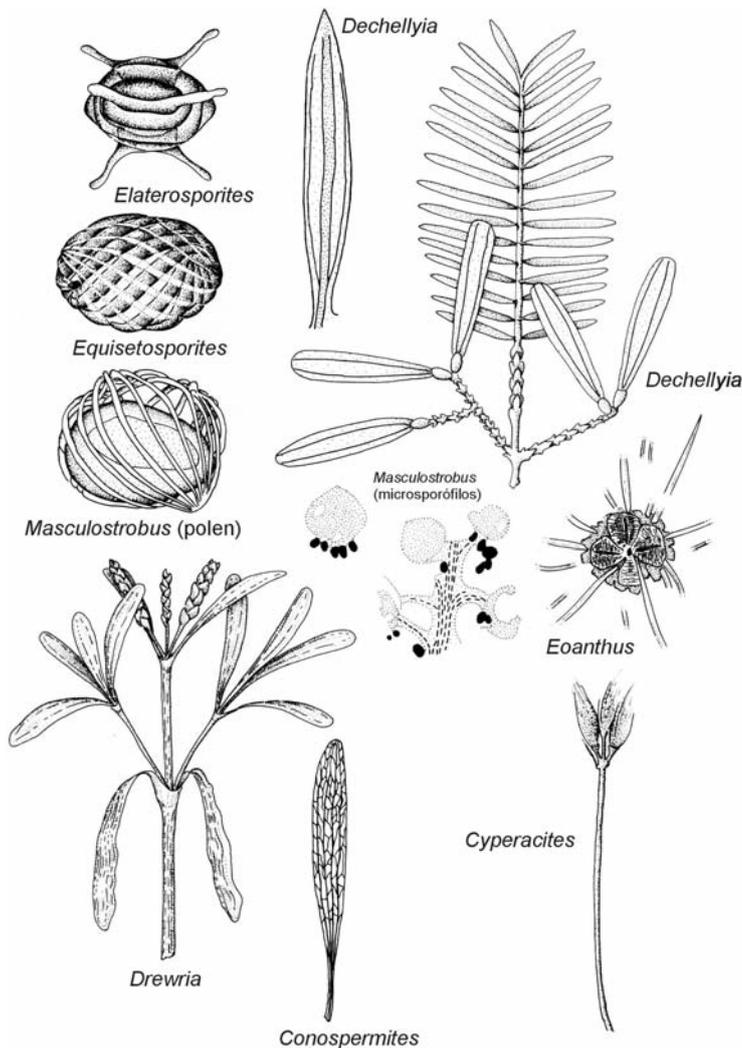


Figura 11.21. Morfología de Gnetales fósiles y géneros afines. Beck (1988)

Superior al Terciario y, particularmente, durante el Cretácico Medio (Friis et al. 1987). Los dos géneros más investigados son *Ephedripites* y *Equisetosporites*, pero hay muchos más. De hecho, si la diversidad polínica de efedroides fuera un criterio válido, podríamos concluir que los gnetófitos fueron mucho más diversos en el Mesozoico de lo que indican las floras actuales. El tipo polínico de *Gnetum*, inaperturado equinulado, se considera derivado del tipo poliplicado que aparece en *Ephedra* y *Welwitschia* (Crane 1985). Las floras cretácicas incluyen tipos diferentes, con ornamentos en forma de cuernos o eláteres (*Elaterosporites*, *Masculostrobos*) (Fig. 11.21).

Entre los macrofósiles, probablemente el más estudiado ha sido *Drewria potomacensis*, un dicasio herbáceo del Cretácico Inferior con hojas de nerviación reticulada similar a la de *Welwitschia*, disposición de los órganos reproductores similar a la de *Ephedra*, y polen poli-

plicado (Upchurch & Wolfe 1987). Otro fósil prominente es *Eoanthus zherikhinii*, una estructura ovulífera verticilada en cuyos micrópilos se ha encontrado *Ephedripites* (Beck 1988). Otros fósiles de afinidad gnetofítica son *Conospermites*, *Cyperacites potomacensis*, *Casuarina covilli* y *Dechellyia*, este último del Triásico (Fig. 11.21).

11. Cicadeoidófitos

11.1. Generalidades

Los cicadeoidófitos (Cycadeoidophyta, Cycadeoidopsida, según los autores) se incluyen habitualmente en un sólo orden, Cycadeoidales (Bennettitales). Se trata de un grupo de gimnospermas que se originaron en el Triásico y fueron abundantes a lo largo de todo el Mesozoico, llegando a extinguirse en el Cretácico Superior y dejando tras de sí un complejo registro fósil. Se reconocen dos familias: Williamsoniaceae y Cycadeoidaceae (Fig. 11.22). En las williamsoniáceas, los conos son monosporangiados o bisporangiados, abriéndose en la madurez. Los géneros más importantes son *Wielandiella* (Triásico Superior), *Williamsoniella* (Jurásico), *Williamsonia* (Jurásico) y *Weltrichia* (Jurásico). Las cicadeoidáceas fueron mucho más abundantes, especialmente en bajas latitudes. Los conos eran siempre bisporangiados y permanecían cerrados en la madurez. El género más importante es *Cycadeoidea*.

Durante mucho tiempo, se asimilaron los restos foliares de cicadeoidófitos con los de las cícadas. Las frondes, al igual que las de las cícadas, podían ser enteras, pinnadolobuladas o pinnadas con los foliolos en disposición opuesta o dística. Al mismo tiempo, la nerviación secundaria era mayoritariamente dicotómica (Fig. 11.22). No fue hasta los estudios sobre anatomía foliar realizados por Thomas y Bancroft en 1913 cuando se descubrió una diferencia sustancial: los estomas de cicadófitos eran haploqueílicos mientras que los de cicadeoidófitos eran sindetoqueílicos (la diferencia estriba en que en los segundos hay una célula subsidiaria a cada lado de la célula guarda) (Thomas & Spicer 1987).

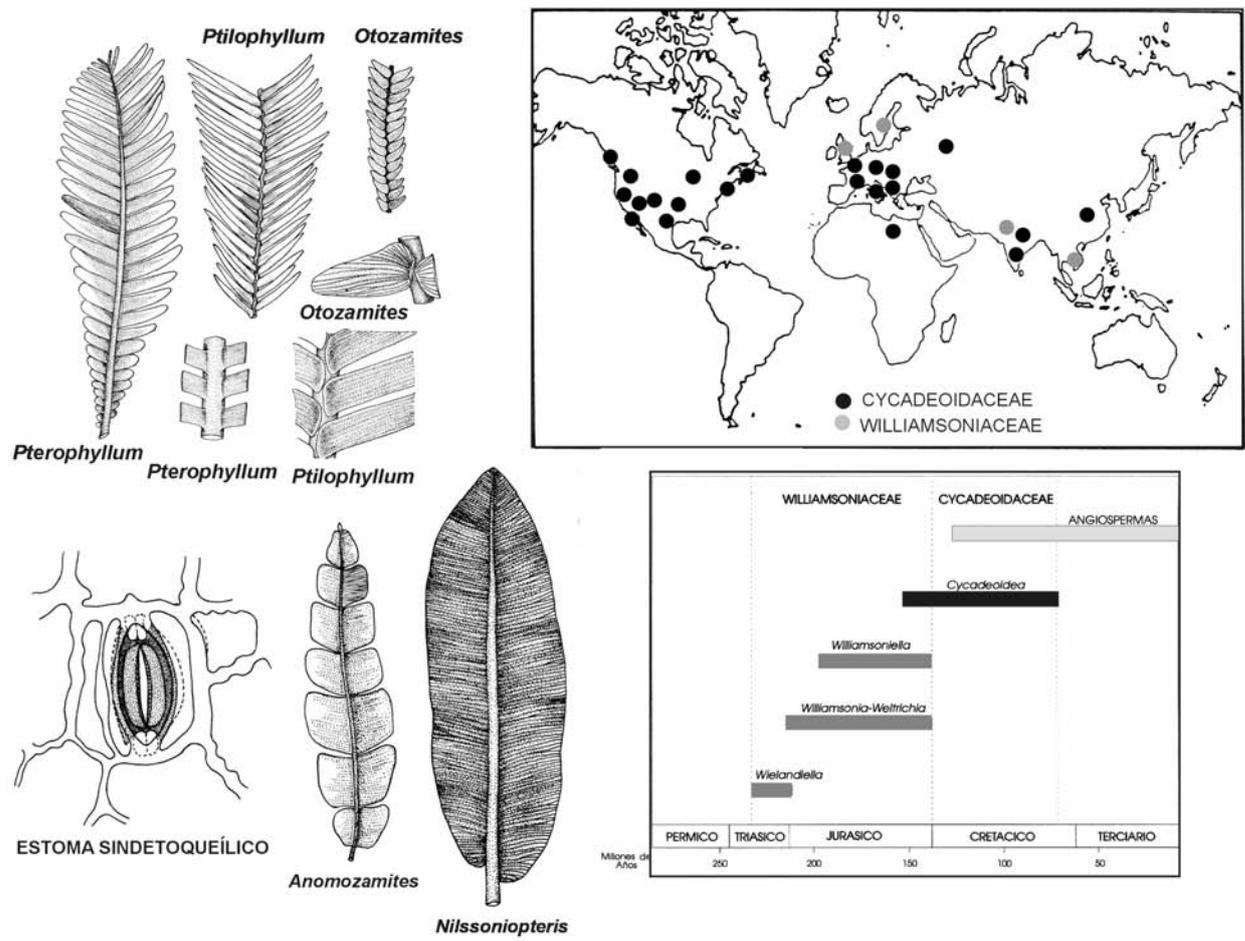


Figura 11.22. Tipos foliares, anatomía del estoma, biocronología y distribución de las familias y géneros de cicadeoidófitos. Harris (1961), Stewart & Rothwell (1993)

11.2. Principales géneros de williamsoniáceas

El primer fósil de williamsoniáceas es *Wielandiella*, recolectado en el Triásico Superior de Suecia. El sistema de crecimiento es dicasial con los órganos reproductores en posición axilar. Las hojas son pinnadolobuladas y se disponen en verticilastros (Fig. 11.23). En la base de cada órgano reproductor hay un sistema bracteal. Se supone que los órganos son bisporangiados con un receptáculo ovulífero central y un verticilo de microsporófilos lineares.

Williamsoniella presenta una reconstrucción mucho más precisa. Procede del Jurásico de Yorkshire (Fig. 11.23). Según Zimmermann (1959), se trata de un arbusto con las hojas en disposición subopuesta o alterna. Estas son pecioladas, enteras y oblongo-lanceoladas, con nerviación dicotómica. Los conos son axilares, bisporangiados y pedunculados. El receptáculo ovulífero presenta un eje central sobre el que se insertan alternativamente los óvulos y las escamas interseminales en una estructura de apariencia densa. Alrededor hay un verticilo de microsporófilos carnosos con los sacos políni-

cos inmersos y con dehiscencia introrsa. Los granos de polen son monosulcados. Rodeando al cono hay uno o dos verticilos de brácteas lineares y villosas.

Williamsonia es el género de williamsoniáceas que ha atraído mayor atención, principalmente a raíz de la reconstrucción llevada a cabo por Sahní (1932) para *W. seawardiana* del Jurásico de La India (Fig. 11.23). *W. seawardiana* sería un árbol de 1,5-2 m de altura, con un tronco ramificado y sobre el que quedarían los vestigios foliares. Las hojas se disponen en grupos apicales y son pinnadas. En otras palabras, la planta presenta un hábito típicamente cicadofítico. Los órganos reproductores tienen una disposición axilar. Se ha especulado mucho sobre la naturaleza sexual de los mismos, porque lo cierto es que, hasta el momento, la única estructura ligada a estos troncos y restos foliares ha sido un tipo de cono monosporangiado femenino. Este cono presenta un eje central carnoso y una compactación de óvulos y escamas similar a la de *Williamsoniella*. Externamente, sin embargo, las brácteas rodean al receptáculo ovulífero, sin

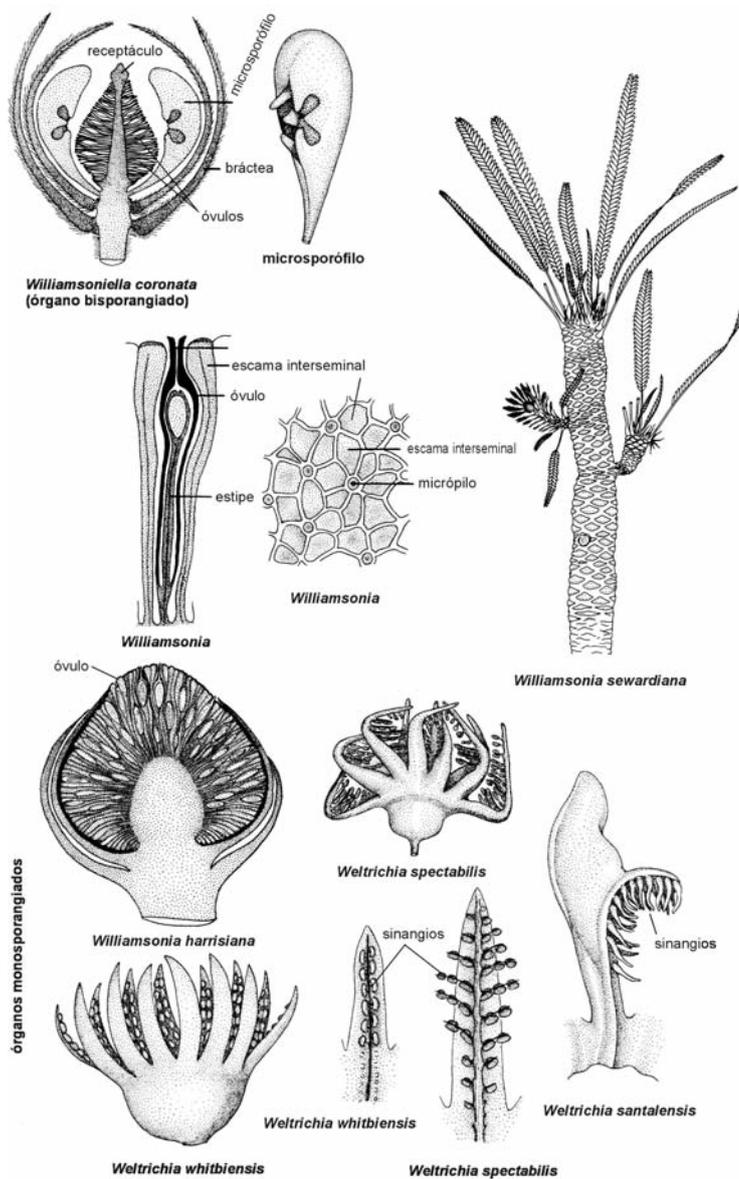


Figura 11.23. Características de las williamsoniáceas. Stewart & Rothwell (1993), Sahni (1932)

que haya ningún tipo de androsporófilo. Los óvulos presentan un largo estipe, la nucela está libre del tegumento y éste muestra una proyección apical micropilar. Cada óvulo está inmerso en el centro de seis escamas interseminíferas, de manera que el único contacto con el exterior es la apertura micropilar.

Weltrichia es un órgano masculino atribuido a veces a *Williamsonia*. Se piensa que, por un lado, *Williamsonia* pudo haber sido una planta monoica, en la cual los órganos reproductores femeninos tenían una fuerte tendencia a permanecer sobre la planta madre y los masculinos (*Weltrichia*) a desprenderse, como ocurre con muchas gimnospermas actuales. Otra opción es que *Williamsonia* fuera una planta dioica, con *Weltrichia* como el único vestigio de

los pies masculinos. Cabe finalmente, la duda de si pudieron ser plantas diferentes (Delevoryas 1991). *Weltrichia* es una estructura cupuliforme y unverticilada, con los sacos polínicos más o menos agregados en posición interna al microsporófilo (Fig. 11.23).

11.3. Cycadeoidea

A diferencia de las williamsoniáceas, los troncos de *Cycadeoidea* nunca sobrepasan el medio metro de altura, son macizos y no ramificados. Las hojas se disponen en posición apical y son pinnadas (también como las de las cícadas). Los órganos reproductores aparecen inmersos en la periferia del tronco. La mayor parte de los restos de *Cycadeoidea* son troncos silicificados que, al contrario de lo que ocurre con los géneros anteriormente descritos, son muy abundantes durante el Jurásico Superior y casi todo el Cretácico en latitudes templadas y subtropicales (Fig. 11.22).

Los órganos reproductores eran complejos y se hallaban embutidos en una maraña de escamas que en conjunto reciben el nombre de *ramento*. La sección transversal del tronco muestra un haz vascular monostélico con una gruesa médula y un delgado parénquima externo (Fig. 11.25).

El órgano reproductor de *Cycadeoidea* es uno de los fósiles más famosos de la historia de la paleobotánica, fundamentalmente debido a su "aspecto floral", el cual llevó a Wieland (1906, 1915) a elaborar una reconstrucción según la cual dicho órgano (bisexual) se abriría en la madurez sexual. La "flor" cicadeoide constituyó, a principios del siglo XX, el punto de partida de la teoría euántica (Arber & Parkin 1907, 1908). El órgano de Wieland es bisporangiado, presenta los óvulos inmersos en un tejido carnoso, y un verticilo de microsporófilos pinnados y sinangios que tendrían un desarrollo circinado en la madurez, asemejando la apertura de una flor (Fig. 11.24). Entre los microsporófilos y el receptáculo ovulífero habría una o dos filas de brácteas lineares.

Los estudios de Delevoryas (1968) demostraron que la naturaleza del órgano reproductor de *Cycadeoidea* no era fiel a las ideas de

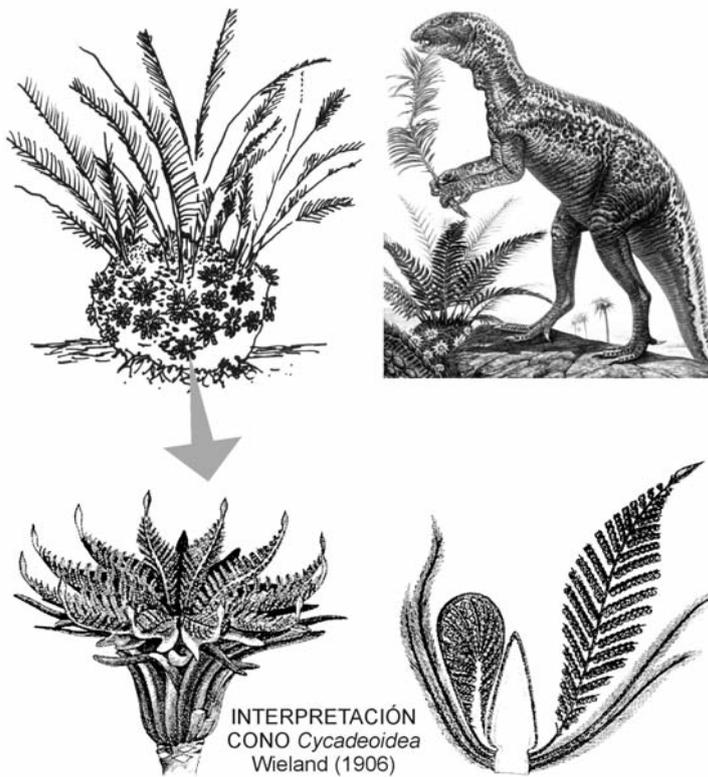


Figura 11.24. Diversas reconstrucciones de principios de siglo sobre el órgano reproductor de *Cycadeoidea*, asumiéndose que se abría en la madurez como la flor de una angiosperma (Wieland 1906). Estas reconstrucciones han influenciado la iconografía de obras recientes sobre paleontología mesozoica (imagen superior derecha)

Wieland. Este autor llegó a la conclusión de que los microsporófitos no podían expandirse debido al tejido parenquimático que los rodeaba (Fig. 11.25). El órgano era más bien una estructura masiva, con los sacos polínicos dispuestos a lo largo de *trabéculas* que recorrían radialmente el interior de la estructura.

La interpretación morfológica aceptada actualmente llegó a través de los trabajos de Crepet (1972). Este autor seccionó algunos tallos reproductores jóvenes concluyendo en un cambio conceptual para la trabécula (Fig. 11.25). El órgano polínico de *Cycadeoidea* aparece como una estructura bisexual con los óvulos dispuestos sobre un eje central carnososo intercalados entre numerosas escamas que los mantienen en una posición críptica sobresaliendo sólo los micrópilos. Los sacos polínicos se disponen en forma pinnada a lo largo de unos ejes recurvados en dirección al eje central, de manera que toda la estructura se cierra sobre sí misma sin

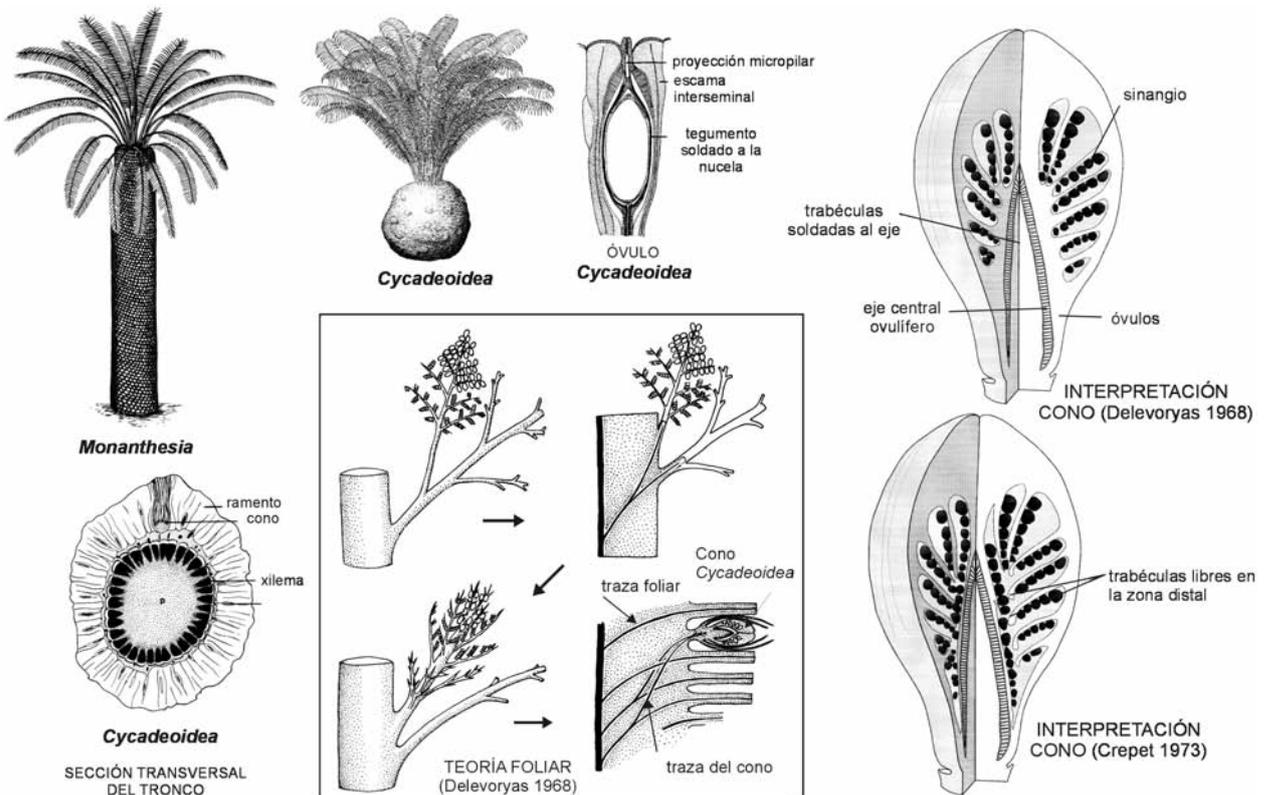


Figura 11.25. Características y aspectos evolutivos en cicadeoidáceas. Stewart & Rothwell (1993), Delevoryas (1968), Stidd (1980)

ofrecer ningún contacto con el exterior (Fig. 11.25). La diferencia fundamental respecto al cono de Delevoryas (1968) es que las trabéculas se presentan libres en la porción distal y no en continuidad histológica con el eje central del microesporófilo.

Los óvulos de *Cycadeoidea* son muy parecidos a los de *Williamsonia*, pero el estipe no es tan largo y la nucela se encuentra parcialmente soldada al tegumento. Por otro lado, también existe un tubo micropilar formado por la prolongación apical del tegumento (Rothwell & Stockey 2002) (Fig. 11.25). En cuanto al polen, podría ser encuadrado también dentro del complejo *Monoletes*, al cual pertenecerían también las williamsoniáceas y muchas pteridospermas.

Una singularidad anatómica de primer orden es la vascularización del cono de *Cycadeoidea*, la cual proviene de las ramas de las piezas del ramento, no del cilindro central vascular. La denominada "teoría foliar" de Delevoryas (1968, 1991) sugiere que ésto es debido al hecho de que, en su historia evolutiva, el cono bisexual de *Cycadeoidea* estuvo "enganchado" a una estructura foliar (Fig. 11.25). En otras palabras, los ancestros de *Cycadeoidales* habrían de ser pteridospérmicos. La teoría foliar implicaría una especie de encapsulamiento de una estructura bisporangiada y pinnada en la formación de un eje macizo que englobara el cono resultante.

11.4. Origen de cicadeoidófitos

Evaluar el origen de cicadeoidófitos es una tarea compleja. Como su distribución cronológica es fundamentalmente mesozoica, parece coherente limitar la búsqueda del ancestro entre aquellas gimnospermas que tuvieron su desarrollo a finales del Paleozoico. El cuadro se nos queda reducido a cordaitales, voltziales y algunas pteridospermas. Los dos primeros grupos muestran fuertes diferencias anatómicas con cicadeoidófitos y cicadófitos. La teoría foliar podría ser o no revalidable, pero lo cierto es que un origen pteridospérmico parece poco discutible. Habría entonces que centrarse en lignopteridales, medulosales y calistofitales.

Por la complejidad del aparato apical del óvulo, la presencia de cúpula, la sección vascular y el polen de apertura trirrasgada, es improbable que las lignopteridales dieran lugar a las

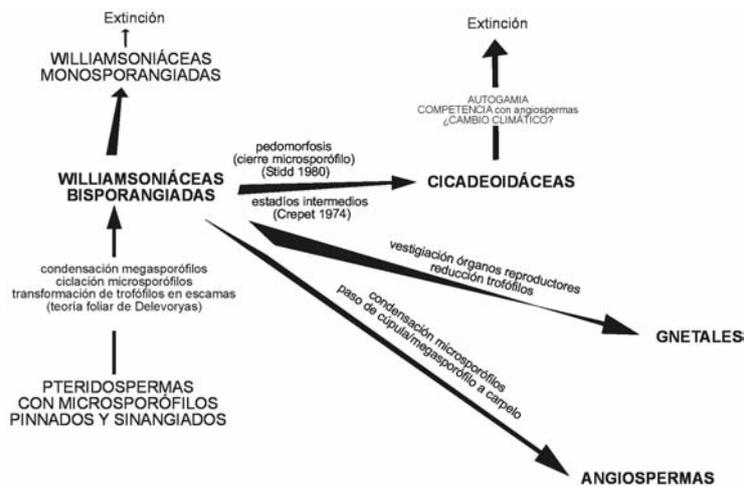


Figura 11.26. Esquemización de la hipótesis de Stidd (1980) para las relaciones filogenéticas entre cicadeoidófitos, angiospermas y gnetófitos

cicadeoidales. Ya hemos visto que algunas lignopteridales encontraron rutas evolutivas exitosas por otro camino: la complejización y diversificación de la cúpula (dando lugar a la mayor parte de las pteridospermas del Mesozoico). Por otro lado, la platispermia de la semilla, el polen sacato y el carácter resinoso son rasgos divergentes de calistofitales.

Los candidatos más plausibles son las medulosáceas, fundamentalmente por la radiospermia, la simplicidad ovular, la disposición irregular de las trazas foliares, los estomas sindetoqueílicos, ausencia de cúpula, estructura sinangial y la apertura y ultraestructura polínicas. En cualquier caso, la asociación plantea también algunos dilemas: diferencias en el tamaño ovular, en las relaciones nucela-tegumento y en el origen de las escamas interseminales. Por otra parte, habría que explicar cómo se podría formar un cono bisporangiado y condensado a partir de los órganos reproductores de medulosáceas, cuando supuestamente éstas eran monoicas. Agregar hasta 200 primordios seminales a partir de un conglomerado de hojas, cada una de las cuales apenas presenta más de un óvulo, es algo difícil de creer a través de una modificación morfológica convencional.

Crepet (1974) sostiene que la evolución de cicadeoidófitos habría transcurrido desde pteridospermas hacia williamsoniáceas y de aquí a cicadeoidáceas, siempre a través de formas intermedias. En *Cycadeoidea*, los órganos reproductores serían visitados por coleópteros, que ingerirían polen y destruirían los primordios seminales. El cierre del microsporófilo habría

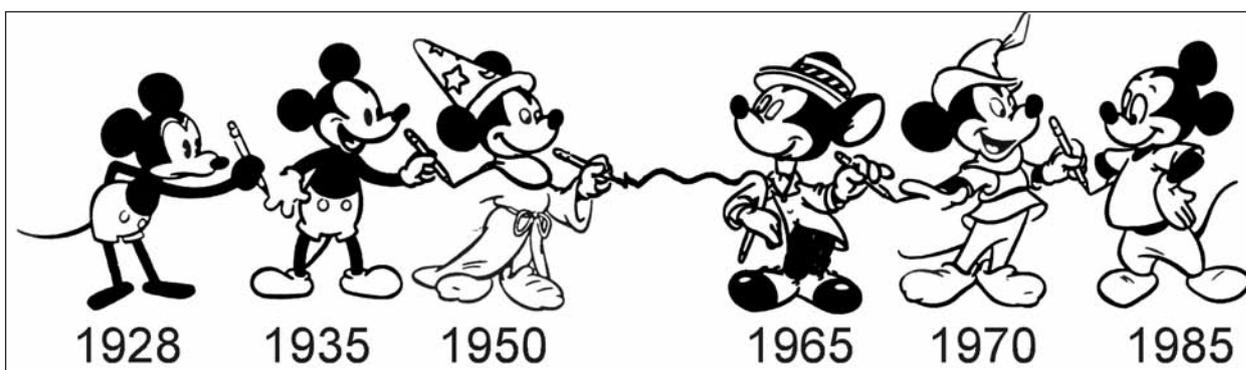


Figura 11.27. Metáfora utilizada a menudo por Stephen Jay Gould para ilustrar las implicaciones morfológicas de la neotenia: "evolución (rejuvenecimiento) del ratón Mickey"

sido, por tanto, sometido a una presión de selección positiva.

La interpretación de Crepet es esencialmente gradualista. Stidd (1980) sugiere un mecanismo alternativo, mediante el cual el órgano reproductor de *Cycadeoidea* sería de origen neoténico (Fig. 11.26). Para Stidd, dicho órgano podría servir como paradigma del papel de la neotenia en la evolución vegetal; papel que había sido negado sistemáticamente desde que Goldschmidt (1940) reafirmara el saltacionismo a través de su teoría del "monstruo esperado". Stidd (1980) estudió el desarrollo del órgano reproductor de *Cycadeoidea* y observó que después de la maduración del ramento, se producía un engrosamiento axial y un cierto solapamiento de los ejes de los microsporófilos sin que la estructura llegara a abrirse (Fig. 11.26). Es decir, *el órgano sexualmente maduro de Cycadeoidea estaba reteniendo una característica embrionaria de williamsoniáceas*: presentar los microsporófilos cerrados. Para Stidd (1980), la aparición de *Cycadeoidea* podría haberse producido a través de una mutación que afectara a los genes reguladores y en una sola generación.

11.5. Extinción cretácica de cicadeoidáceas

Si es difícil dilucidar el origen y evolución interna de Cicadeoidales, no menos delicada es la interpretación de su desaparición. La mayor parte de los autores coinciden en señalar como altamente probable el hecho de que si la autogamia podría favorecer la especiación de *Cycadeoidea* durante el Cretácico, también podría ser la causa de su extinción, sobre todo por ocasionar un porcentaje alto de homocigosis con la consecuente pérdida de potencial genético y disminución en la adaptabilidad ambiental. Esta escasa versatilidad ambiental podría haber perjudicado al grupo en el cambio

climático brusco que tuvo lugar a finales del Cretácico. Por añadidura, en la disputa con angiospermas por el polinizador, las cicadeoidáceas serían menos competitivas.

Estas explicaciones son las más aceptadas en la actualidad sobre el origen y desaparición de cicadeoidófitos. Sin embargo, el debate no está cerrado y, en los últimos años, han aparecido algunos datos que enriquecen la discusión (Niklas 1997). En primer lugar, no está nada claro que Cicadeoidales se extinguieran sin dejar descendiente.

Algunos investigadores han propuesto un nexo con Gnetales e incluso un ancestro común con angiospermas dentro de las pteridospermas del Carbonífero Superior y Pérmico (Friedman 1996). Los gnetófitos comparten con cicadeoidófitos la poliembrionía, escamas interseminales, polen monosulcado (*Welwitschia*) y una bisexualidad vestigial (Fig. 11.20). En segundo lugar, parece improbable que fuera el alto grado de homocigosis lo que causara la regresión y desaparición de *Cycadeoidea* (Fig. 11.26). La competencia con angiospermas haría reducir sin duda los nichos ecológicos disponibles para *Cycadeoidea*, pero la paleontología nos enseña que las grandes extinciones de biota se han producido mayormente por factores abióticos extrínsecos (DiMichele et al. 1987).

Como reflexión final, convendría tener en cuenta que, más allá de cualquier apreciación sobre su posible descendencia, está el hecho de que los cicadeoidófitos no deberían seguir considerándose como el ejemplo de los diseños que, por su especialización, fueron condenados al fracaso. Se trata de un grupo que sobrevivió durante unos 150 millones de años, período que todavía no han cubierto las propias angiospermas.

12. Síntesis de las relaciones filogenéticas en gimnospermas

Rothwell (1986) y Rothwell & Scheckler (1988), utilizando las evidencias del tipo de reproducción hidraspérmica en los preóvulos del devónico superior y del carbonífero inferior de plantas gimnospérmicas, apoyan la idea de un origen monofilético de gimnospermas. En base a la metodología cladista, algunos autores (Crane 1985, Doyle & Donoghue 1986, 1993) apoyan también un origen monofilético de gimnospermas, con Lyginopteridales en la base. Estudios filogenéticos recientes a partir de subunidades 19S de DNA mitocondrial (Duff & Nickrent 1999), 18S de rRNA y *rbcL* (Goremykin et al. 1996, Chaw et al. 1997) muestran también a las *gimnospermas como un grupo monofilético*. Otros análisis basados en secuencias del gen cloroplástico *rbcL* establecen tres grupos monofiléticos: angiospermas, gnetales y gimnospermas *s. str.* (Källersjö et al. 1998).

La aceptación de la monofilesis de espermatófitos (Ehrendorfer 1994) no tiene por qué implicar que las gimnospermas no puedan ser monofiléticas. Sin embargo, durante la última década, la opinión generalizada ha sido la de que las gimnospermas representan un taxon parafilético por la exclusión del clado angiospérmico (Cronquist 1987).

Este sería precisamente el sentido en que las gimnospermas concurren dentro del *Tree of Life* ([wysiwyg://7/http://tolweb.org/tree/spermatopsida](http://tolweb.org/tree/spermatopsida)) (Fig. 11.28), aunque si consideramos sólo las gimnospermas actuales, éstas resultan monofiléticas. En este cladograma, se pueden apreciar la mayor parte de las consideraciones filogenéticas anteriores. En primer lugar, que las progimnospermas y semillas devónicas con reproducción hidraspérmica representan el único elemento ancestral objetivable. En segundo lugar, *que las pteridospermas, siendo un grupo fuertemente artificial, representan el nivel de organización de mayor relevancia a la hora de conectar evolutivamente los grupos de gimnospermas*. Por ejemplo, las medulosáceas y liginopteridáceas serían grupos basales, las calistofitáceas habrían evolucionado en paralelo a las coníferas y cordaites, y éstas paralelamente a los glosopteris, czekanowskiales, ginkgófitos y pteridospermas mesozoicas. El grupo ancestral más inmediato a las angiospermas serían

las caitoniáceas, pero aquellas habrían evolucionado en paralelo con Pentoxylales, Cycadeoidales y Gnetales. En otras palabras, el *Tree of Life*, mantiene un cierto concepto de antófito (Fig. 11.28).

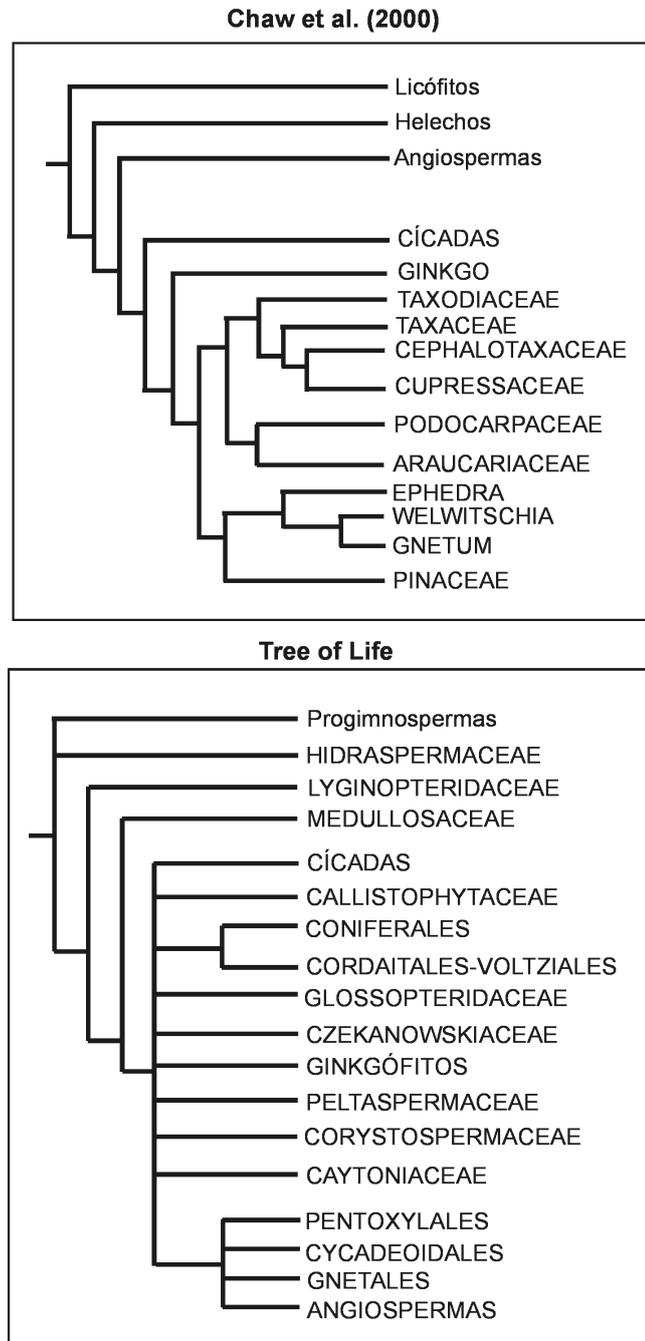


Figura 11.28. Comparación entre los cladogramas (simplificados) de Chaw et al. (2000) y el proyecto *Tree of Life*, para los espermatófitos. El análisis cladístico de Chaw et al. (2000) está basado en la secuenciación de tres genes (mitocondria: mtSSU rDNA, cloroplasto: *rbcL* y núcleo: nuSSU rDNA) en representantes actuales de espermatófitos. El estudio apoya la monofilesis de las gimnospermas actuales y las afinidades entre gnetófitos y coníferas, lejos del concepto de antófito que sugieren los estudios de morfología comparada y que se observa en el cladograma de *Tree of Life*. Segregadas las gnetales de las coníferas, éstas pasarían a ser un taxon parafilético

Pérmico Superior (258 Ma)

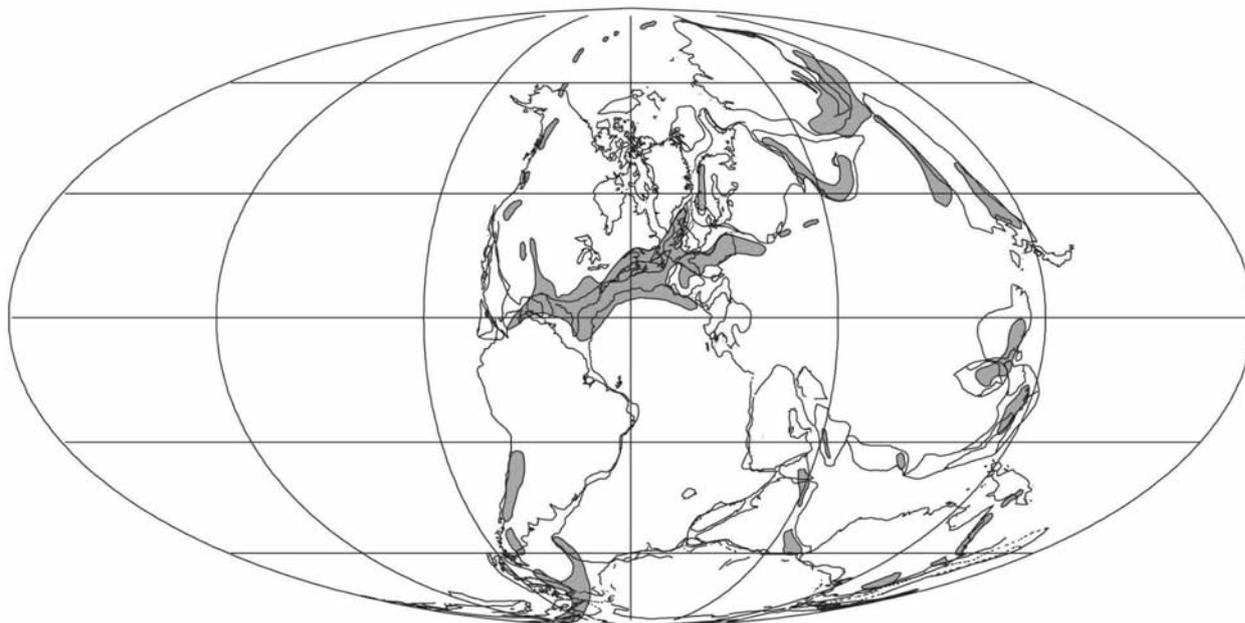


Figura 11.29. Distribución de los continentes y áreas montañosas (gris) a finales del Pérmico. Willis & McElwain (2002), Scotese (2001)

13. Aspectos geobiológicos

13.1. Cambios ambientales durante el Pérmico (290-248 Ma)

Las colisiones de placas que tuvieron lugar durante el Carbonífero, culminaron en la unión de Laurasia y Gondwana, Laurasia con Kazakhstania y Siberia con Kazakhstania, resultando en la formación del supercontinente Pangea a principios del Pérmico (~300 Ma) (Fig. 11.29). El impacto de este supercontinente en términos de cambio climático, circulación atmosférica y oceánica fue notable (Parrish 1993, 1998).

En el Pérmico Inferior, las regiones de Gondwana habían entrado en una importante glaciación, pero en el Pérmico Medio hay evidencias de recalentamiento, mientras que el Pérmico Superior (~256 Ma) contempla un incremento de la aridez global, muy acusada en el interior de los continentes, con altas fluctuaciones estacionales y sobre todo, aridez en el ecuador (lo cual contrasta con la situación actual) y climas monzónicos en ambos hemisferios. La orogenia fue importante y algunas montañas del sistema herciniano y del eurásico

debieron alcanzar más de 4000 m (Hay et al. 1982) (Fig. 11.29).

Las concentraciones de dióxido de carbono fueron similares a las actuales, aunque con tendencia al incremento, tanto que en el Triásico, hace unos 240 Ma, se habían cuadruplicado (Berner 1997) (Fig. 11.30).

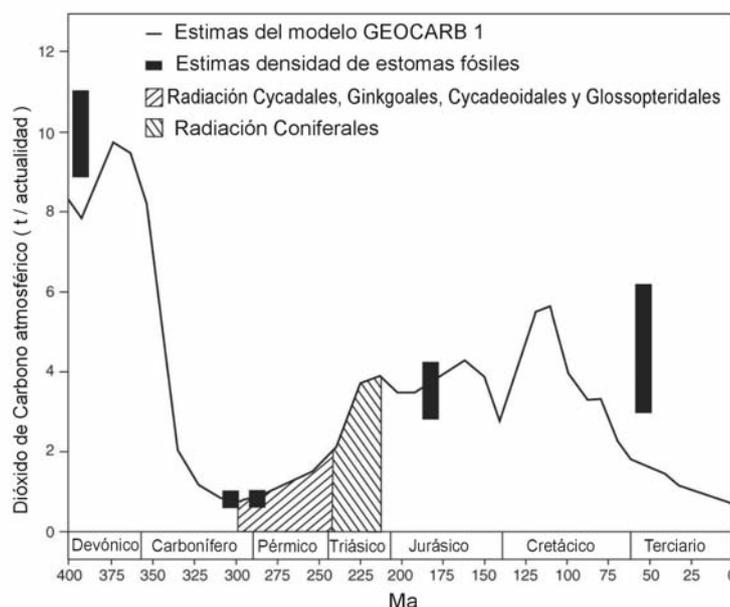


Figura 11.30. Variaciones estimadas para la concentración de dióxido de carbono durante los últimos 400 millones de años y su relación con la radiación de los grupos de espermatófitos. Berner (1991), McElwain (1998), Willis & McElwain (2002)

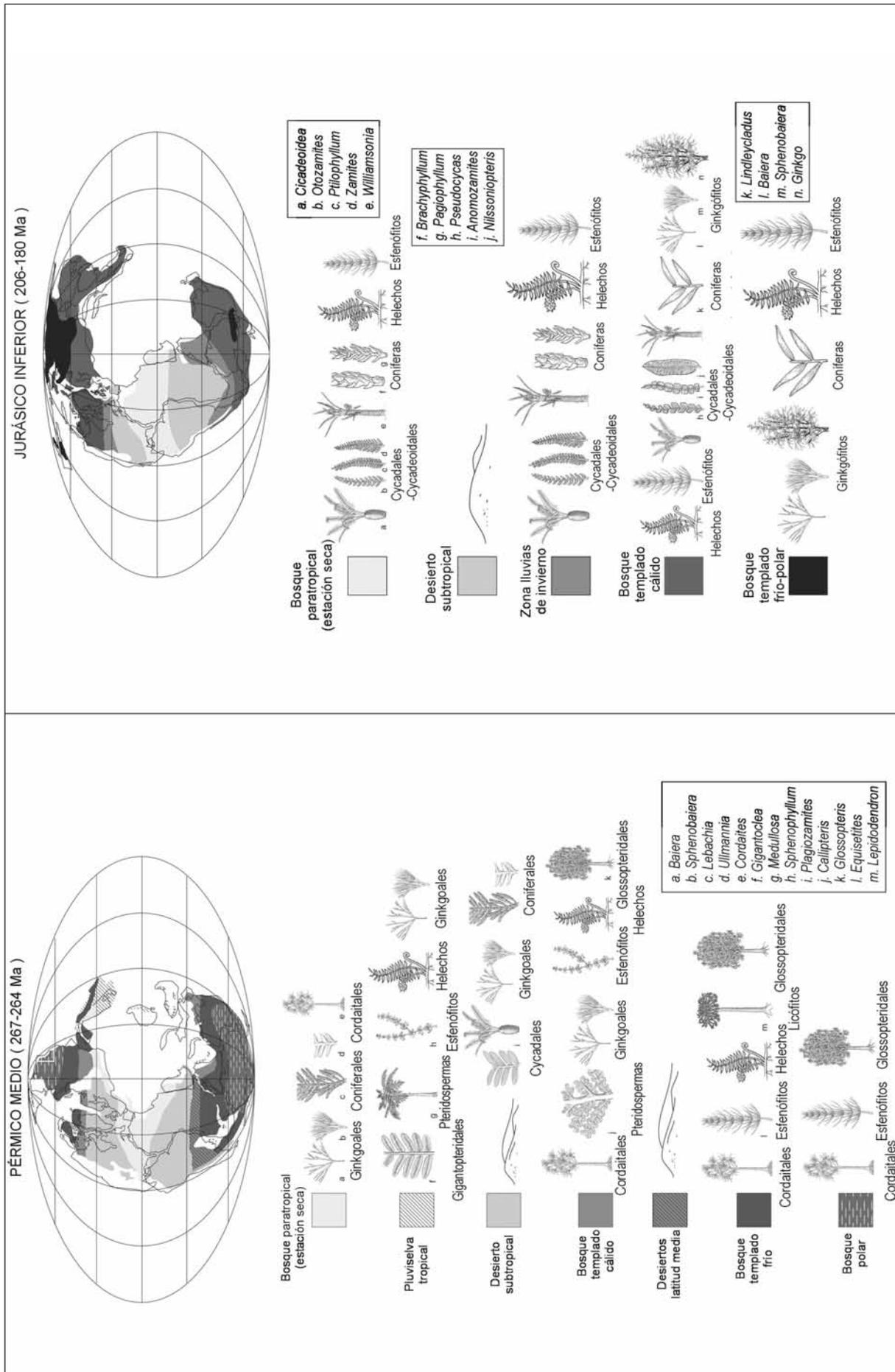


Figura 11.31. Biomas durante el Pérmico Medio y el Jurásico Inferior. Willis & McElwain (2002), Proyecto PaleoAtlas

13.2. Paleobiogeografía y paleoecología en el Pérmico Medio (267-264 Ma) y Jurásico Inferior (206-180 Ma)

Willis & McElwain (2002) nos proporcionan una reconstrucción paleoambiental para dos ventanas temporales del período durante el cual se produce la máxima radiación y colonización terrestre de los espermatófitos.

Durante un primer episodio pérmico (267-264 Ma), se reconocen siete biomas (Fig. 11.31). Las zonas templado frías y templadas en Angara estaban dominadas por cordaites y esfenófitos, mientras que en el Hemisferio Sur aparecen sobre todo floras glosopteridáceas (Rees et al. 1999). Es característico el bosque polar austral dominado por *Glossopteris*, *Cordaites* y *Equisetites*. En algunas áreas de Angara permanecieron los últimos remanentes de la flora de licófitos que dominó buena parte del Carbonífero, con diversas especies de *Lepidodendron*. La diversidad se incrementaba hacia el ecuador y así, las zonas templado cálidas incluían una gran variedad de especies de

cordaites, glosopteridáceas, peltaspermáceas (*Callipteris*), ginkgos (*Baiera*, *Sphenobaiera*), esfenófitos y helechos.

En las áreas litorales de los desiertos subtropicales había cícadas (*Plagiozamites*), ginkgofitos y voltiáceas como *Lebachia* y *Ulmannia* (Rees et al. 1999). En el entorno paratropical, los bosques eran dominados por formaciones depauperadas y xerofíticas de *Baiera*, *Lebachia* y *Cordaites*, mientras que la pluviselva tropical presentaba sobre todo especies de *Medullosa*, *Sphenophyllum*, *Gigantoclea* y numerosos helechos.

En el Jurásico Inferior (206-180), se habían producido importantes cambios en la dominancia ecológica de muchos biomas (Fig. 11.31). Los cordaites y glosopteris restringen sus áreas de distribución en favor de las cícadas, los cicadeodófitos, ginkgos y coníferas (Hill & Scriven 1995, Willis & McElwain 2002). En las áreas circumpolares abundan *Ginkgo*, *Sphenobaiera* y *Baiera*, coníferas (*Lindleycladus*), pteridospermas marcescentes como *Dicroidium*, helechos

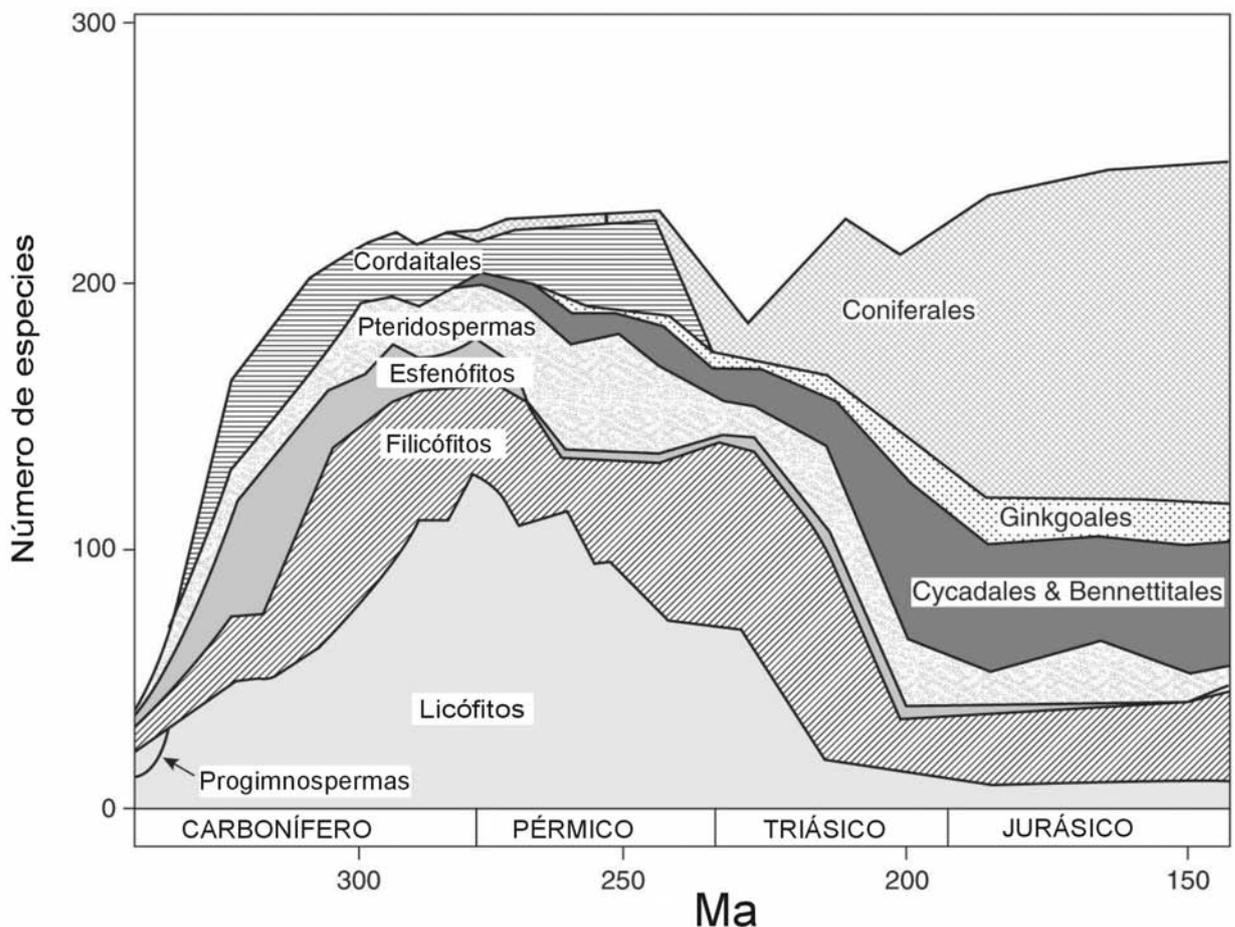


Figura 11.32. Diversificación de los espermatófitos durante el Paleozoico final y Mesofítico. Niklas et al. (1985), Willis & McElwain (2002)

y esfenófitos (Taylor 1996). Las áreas templadas y de lluvias de invierno presentan sobre todo *Pseudocycas*, *Anomozamites* y *Nilssoniopteris*. La diversidad es mayor en el bioma templado-cálido, donde abundaban las pináceas, taxodiáceas y podocarpáceas (Vakhrameev 1991). El bosque paratropical está dominado por williamsoniáceas, helechos y coníferas de hoja reducida (cupresáceas y podocarpáceas).

En su base cronológica, el período mesofítico (Traverse 1988) se define por la sustitución de las esporas triletas y monoletas por *palinomorfos taeniados* (pólenes con estrías longitudinales y sacos aeríferos). Este período comienza fundamentalmente en el Pérmico, y podría haber una cierta relación con la fisiología harmomegática del polen taeniado: funciona como un acordeón que se acomoda con facilidad a los cambios de humedad; en realidad es una respuesta adaptativa a la aridez. Estos pólenes se asocian con fragmentos foliares xerofíticos (Niklas 1997).

El Pérmico supone un incremento considerable en la diversidad de pteridospermas y cordaites, mientras que el Triásico y, sobre todo, el Jurásico, contemplarán una importante expansión evolutiva de coníferas, ginkgos, cícadas y

williamsoniáceas (DiMichele et al. 2001) (Fig. 11.32). Los grandes perjudicados serán los licófitos y esfenófitos, mientras que los helechos variaron su composición específica, pero como grupo, no perdieron relevancia ecológica.

Los espermatófitos tienen su origen en el Devónico Superior, pero su "explosión" sólo se producirá tras la continentalización pérmica, la cual supuso la expansión de las zonas sometidas a condiciones de aridez. Dimichele et al. (1987) sugieren que precisamente la preadaptación en individuos marginales hacia ambientes intrínsecamente estresantes es la clave evolutiva del éxito de los espermatófitos durante el Mesofítico. Lo más relevante sería la fuerte selección que tendría lugar contra las formas intolerantes a la aridez: todas aquellas de reproducción pteridofítica o ligada a la presencia de humedad ambiental.

El registro fósil sugiere que, a lo largo de la historia de la Tierra, el estrés abiótico ha creado muchas veces oportunidades para el establecimiento y supervivencia de nuevas formas actuando como un agente modificador de la ecología terrestre, y por tanto, como pauta evolutiva. En nuestro caso concreto, la preadaptación de las coníferas y otros grupos gimnospérmicos es más que evidente.

1. Introducción

Las *angiospermas*, o *plantas con flores*, son el grupo vegetal que presenta una posición predominante en la vegetación de la Tierra. Agrupadas en 300-400 familias, se estima que hay entre 250.000 y 300.000 especies de angiospermas, lo cual excede la diversidad específica conjunta de algas, briófitos, pteridófitos y gimnospermas (Archibold 1995). A excepción de los bosques boreales y altitudinales de coníferas y de las formaciones de musgos y líquenes de la tundra, las angiospermas dominan todas las restantes zonas de vegetación terrestre, representan la mayor parte de la producción terrestre primaria y muestran el mayor grado de variabilidad morfológica, yendo desde pequeñas hierbas hasta grandes árboles.

Aunque la mayor parte de las angiospermas son autótrofas, también hay especies saprófitas

o parásitas; algunas han sido incluso capaces de colonizar los hábitats acuáticos. Las angiospermas, además, son el objeto de estudio de la mayor parte de las investigaciones botánicas, forman la base de la farmacología, la horticultura, la biología de la conservación y la agricultura y su existencia ha sido, es y probablemente seguirá siendo indispensable para la supervivencia de las especies animales, incluyendo al hombre.

Dicho lo anterior, cabe enfatizar aquí que las angiospermas son el *grupo vegetal de evolución más reciente*. Como veremos, su momento de aparición no puede estimarse más allá de los 140 Ma, es decir, en el Cretácico Inferior. Las angiospermas experimentarán una diversificación muy rápida en el intervalo Albiense-Cenomaniense, entre 100 y 90 Ma y, a comienzos del Terciario, hace unos 65 Ma, ya se habían hecho con la dominancia geográfica en la

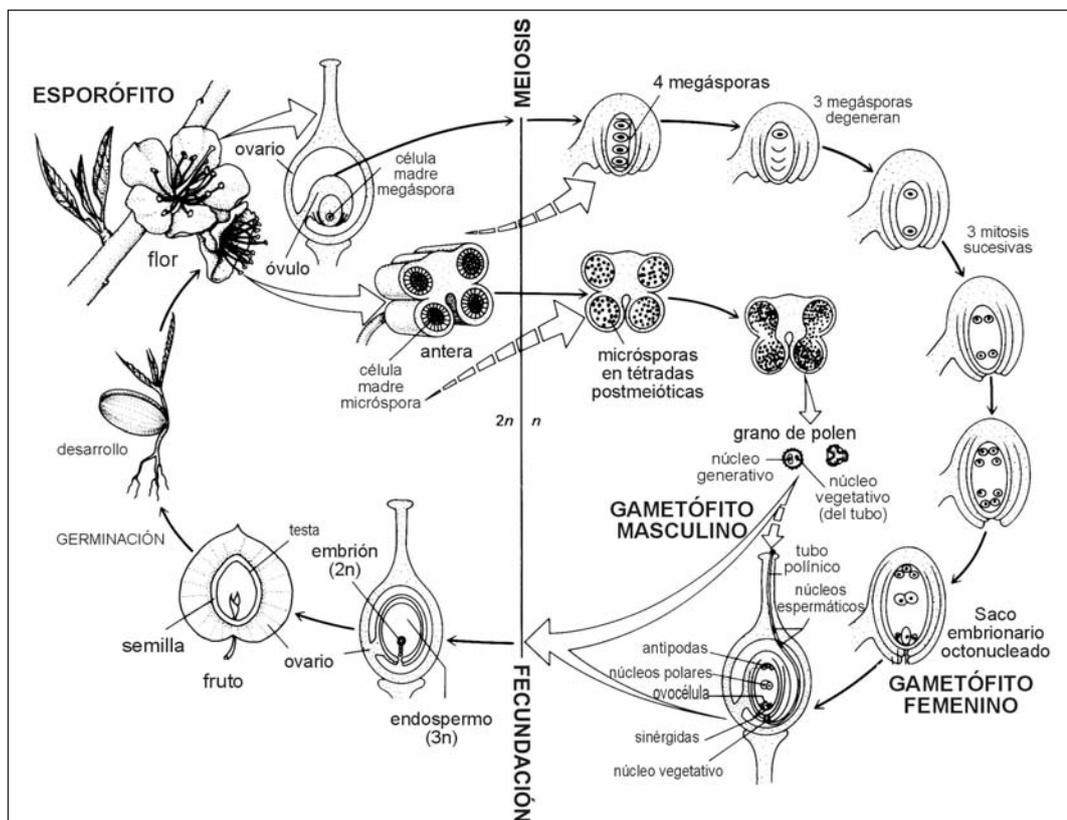


Figura 12.1. Ciclo vital de las angiospermas. Raven et al. (1992)

mayoría de sus hábitats (Willis & McElwain 2002). Esto es, dicha dominancia ocurre apenas 60-70 Ma después de su aparición. Esta rapidez resulta novedosa en el contexto general de las pautas temporales de evolución vegetal, ya que, después de todo, la aparición de las angiospermas tiene lugar unos 300 Ma después del advenimiento de las primeras plantas vasculares y unos 220 Ma después del de las primeras plantas con semillas.

Durante casi 150 años, nuestra visión sobre el origen y diversificación inicial de angiospermas se ha visto limitada por un registro fósil fragmentario, las dificultades para clasificar los grupos actuales y, sobre todo, el importante salto morfológico que supone el síndrome angiospérmico. Especialmente debido a los nuevos hallazgos de polen y flores fósiles, el perfeccionamiento de las técnicas de datación, los avances en genética del desarrollo floral y la especulación filogenética, todo parece indicar que el llamado "enigma" sobre el origen de angiospermas (Hughes 1994), podría ser desentrañado en los próximos años.

2. ¿Qué distingue a una angiosperma?

Incluso desde una perspectiva anatómica y morfológica, la definición de angiosperma tiene carácter resbaladizo. En la práctica, incluyendo el contingente fósil de especies extinguidas, no encontraríamos un sólo rasgo angiospérmico que fuera común a todas las especies descritas. Convencionalmente, las angiospermas actuales se suelen distinguir del resto de los espermatófitos por varias características relacionadas con su sistema de reproducción, a saber:

- (1) órganos reproductores en *flores* (Fig. 12.5)
- (2) presencia de *carpelos*, ovario, estilo y estigma
- (3) aparición de óvulos con dos tegumentos (*bitégmicos*)
- (4) crecimiento del tubo polínico a través del tejido esporofítico carpelar (*sifonogamia*)
- (5) doble fecundación con formación de un *endospermo triploide*
- (6) *reducción de los gametófitos* masculino y femenino (Fig. 12.13)

Hay, sin embargo, otras características que aparecen sólo en la mayor parte de los casos, y

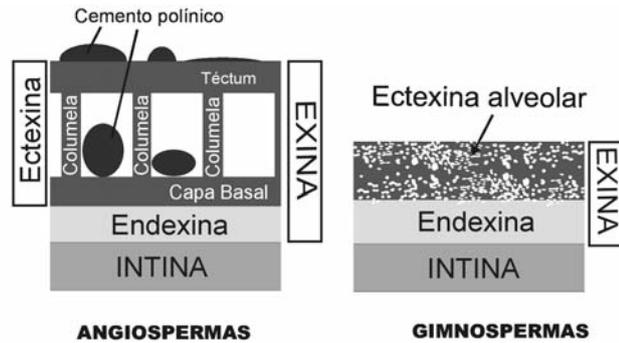


Figura 12.2. Comparación de la ultraestructura polínica en angiospermas y gimnospermas

algunas otras que se pueden encontrar esporádicamente en algunos grupos de gimnospermas. Estas serían:

RASGOS VEGETATIVOS:

- Gran variabilidad en el hábito, incluyendo formas leñosas, herbáceas (que no aparecen en otros grupos de plantas vasculares) y lianoides (también se presentan en *Gnetum*).
- Presencia de células acompañantes en el floema.
- Vasos en el xilema. Estos también aparecen en *Gnetales*, pero parece ser que su origen embrionario es distinto (Niklas 1997). El origen de los vasos en Gigantopteridales no se conoce. Algunos grupos de angiospermas primitivas siguen sin tener vasos (*Trochodendron*, *Tetracentron*, *Amborella*, winteráceas), aunque hay que decir que, desde la perspectiva de la microscopía electrónica, existen numerosos estados transicionales entre las traqueidas y los vasos (Carlquist & Schneider 2002).
- Presencia de hojas anchas, pecioladas, con una nerviación jerarquizada, de manera que los nervios principales forman una pauta pinada, palmeada o paralela. Las hojas pecioladas anchas y de nerviación reticulada también aparecen en *Gnetum* y en algunas gimnospermas extinguidas.
- Alcaloides, derivados de aminoácidos aromáticos y taninos hidrosolubles. En gimnospermas la aparición de alcaloides como metabolitos secundarios es menos común. Por añadidura, los alcaloides y taninos de angiospermas son también diferentes en su estructura físico-química.

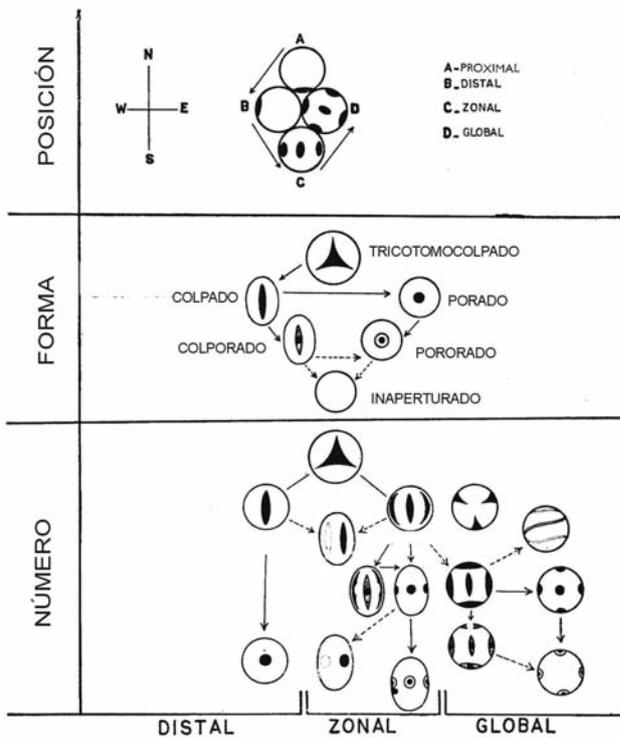


Figura 12.3. Evolución de la posición de los tipos aperturales en el grano de polen de angiospermas (Erdtman 1971)

CARACTERES POLINICOS:

- Diferenciación de la exina en endexina y ectexina, siendo la primera una capa homogénea y la segunda con elementos de disposición radial (columelas) rematados en un téctum (*polen tectado-columelado*) (Fig. 12.2). La mayor parte de las gimnospermas tienen una exina granular en la que no se distinguen columelas.
- Presencia de cemento polínico (*pollenkitt*) en la superficie externa de la exina o rellenando los huecos intercolumnelares.
- Posición distal, ecuatorial o global de las aperturas (Fig. 12.3).

GAMETÓFITOS (FIGURA):

- El gametófito masculino de angiospermas (*tubo polínico*) tiene 2-3 núcleos, mientras que el de gimnospermas no tiene nunca menos de 4 (Fig. 12.4).
- El gametófito femenino de angiospermas (*saco embrionario*) tiene típicamente 8 (raras veces 16) núcleos y no se diferencian arquegonios. Tampoco hay arquegonios en *Gnetum* y *Welwitschia*, pero aquí, como en el resto de gimnospermas, el gametófito femenino está más desarrollado (Fig. 12.4).

FLORES:

Consideraremos convencionalmente que la flor es el conjunto de órganos relacionados con la reproducción sexual en angiospermas. La diversidad de la estructura floral de angiospermas es un reflejo de los sofisticados mecanismos de reproducción que tienen como objetivo general la fecundación cruzada (Fig. 12.5). La típica flor angiospérmica es hermafrodita, con carpelos y estambres agregados en la misma estructura. El cruzamiento en estas flores hermafroditas es facilitado habitualmente por insectos que transfieren el polen de los estambres de una flor hacia el estigma de otra. En tales flores, los órganos reproductores se rodean por una serie de apéndices estériles que constituyen el perianto y que, por lo general, se diferencian en cáliz (*sépalos*) y corola (*pétalos*). Los sépalos suelen ser verdes y protegen a la flor durante su desarrollo, mientras que los pétalos suelen ser coloreados y participan en las funciones de atracción. Todas estas piezas pueden estar libres o soldadas, y

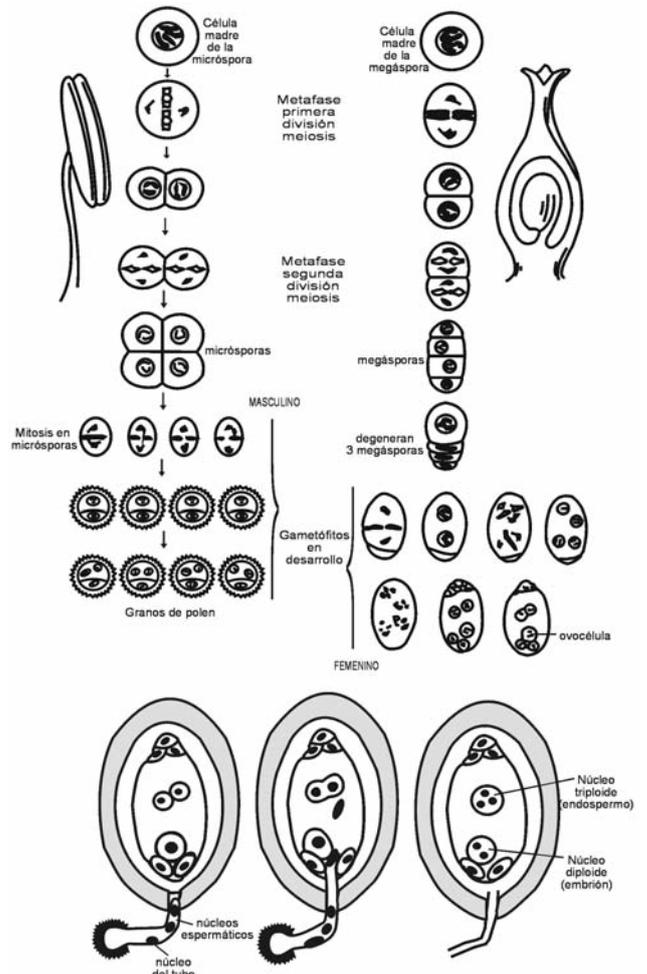


Figura 12.4. Desarrollo de los gametófitos y fecundación en angiospermas. Modificado de Briggs & Walters (1997)

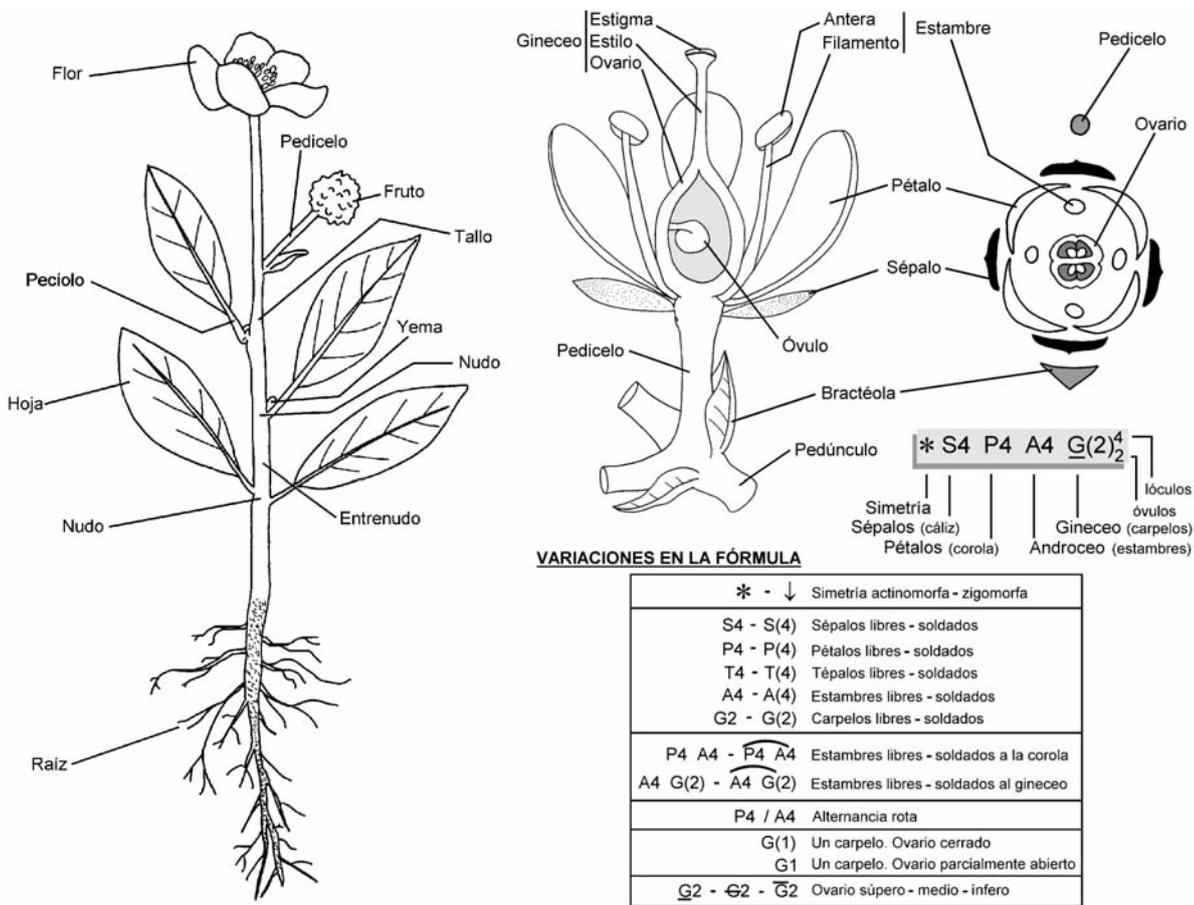


Figura 12.5. Caracterización de la flor, el órgano reproductor de las angiospermas. Carrión et al. (1997)

la simetría ser radial (flor *actinomorfa*) a bilateral (flor *zigomorfa*). Esta simetría puede reflejar el tipo de vector utilizado en la polinización.

Otras características propias de la flor polinizada por insectos son la presencia de nectarios, ovarios con muchos óvulos y granos de polen pegajosos. Por el contrario, las plantas con flores *anemófilas* tienen perianto inconspicuo o ausente, producen mucho polen no pegajoso y los ovarios usualmente no tienen tantos óvulos. Por añadidura, estas plantas tienen órganos reproductores expuestos, superficies estigmáticas grandes, y no presentan *nectarios* (Fig. 12.11). Algunas angiospermas separan los sexos en la flor, dando lugar a flores estaminadas y pistiladas, en situación de monoecia o de dioecia.

3. Tendencias evolutivas: una perspectiva histórica

3.1. El paradigma ranaliano

El estado actual del debate en torno al origen y evolución de angiospermas y las propias dificul-

tades para superar algunas paradojas no se pueden comprender más que a la luz del desarrollo histórico del problema.

En 1915, *Charles Bessey*, profesor de la Universidad de Nebraska, publicó un sistema filogenético basado en los principios de la evolución orgánica. Consideró que las plantas con flores eran monofiléticas y encabezó la denominada *escuela ranaliana* (también llamada *besseyana*). Aparte del indiscutible interés de la taxonomía de Bessey, este autor elaboró una serie de principios generales sobre evolución vegetal (ver Tema 4). Estos principios se relacionan con el sentido del cambio evolutivo, que supone uno de los problemas fundamentales con que se enfrentará la botánica contemporánea (Endress 1987). Entre los *dicta* que hacen mención casi exclusiva a la morfología de angiospermas, cabe reiterar aquellos que consideran el carácter primitivo de los tallos leñosos, las hojas persistentes, simples y de nerviación reticulada, así como las flores apétalas, actinomorfas, apoclamídeas, hipóginas, poliándricas y policárpicas.

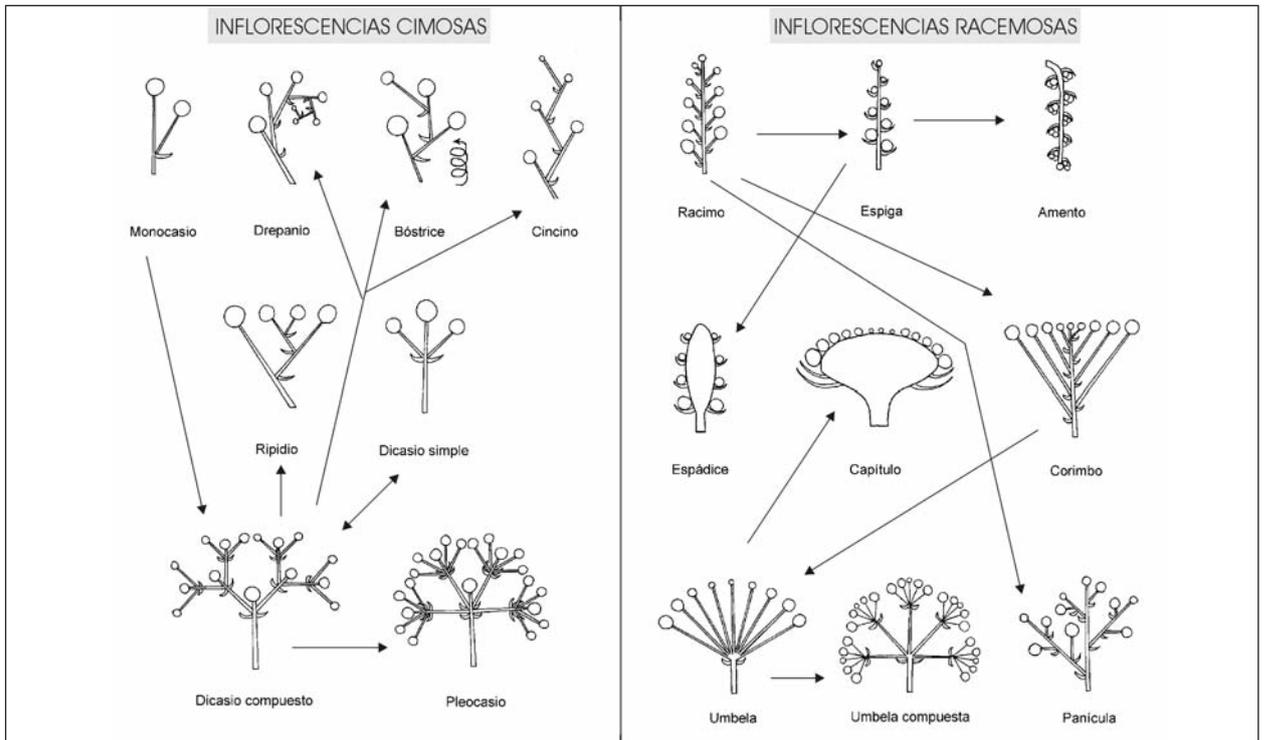


Figura 12.6. Tendencias evolutivas en las principales inflorescencias racemosas. Carrión et al. (1997, inspirado en Takhtajan 1991)

En una línea similar, *Sporne* (1974) llegó a la conclusión de que los indicadores mejores de primitivismo serían los siguientes: hábito leñoso, presencia de células secretoras, hojas alter-

nas, presencia de estípulas, flores actinomorfas y unisexuales, pétalos libres, poliandria, policar-pia, semillas ariladas, óvulos bitégmicos, oligos-permia, endospermo nuclear, carpelos libres,

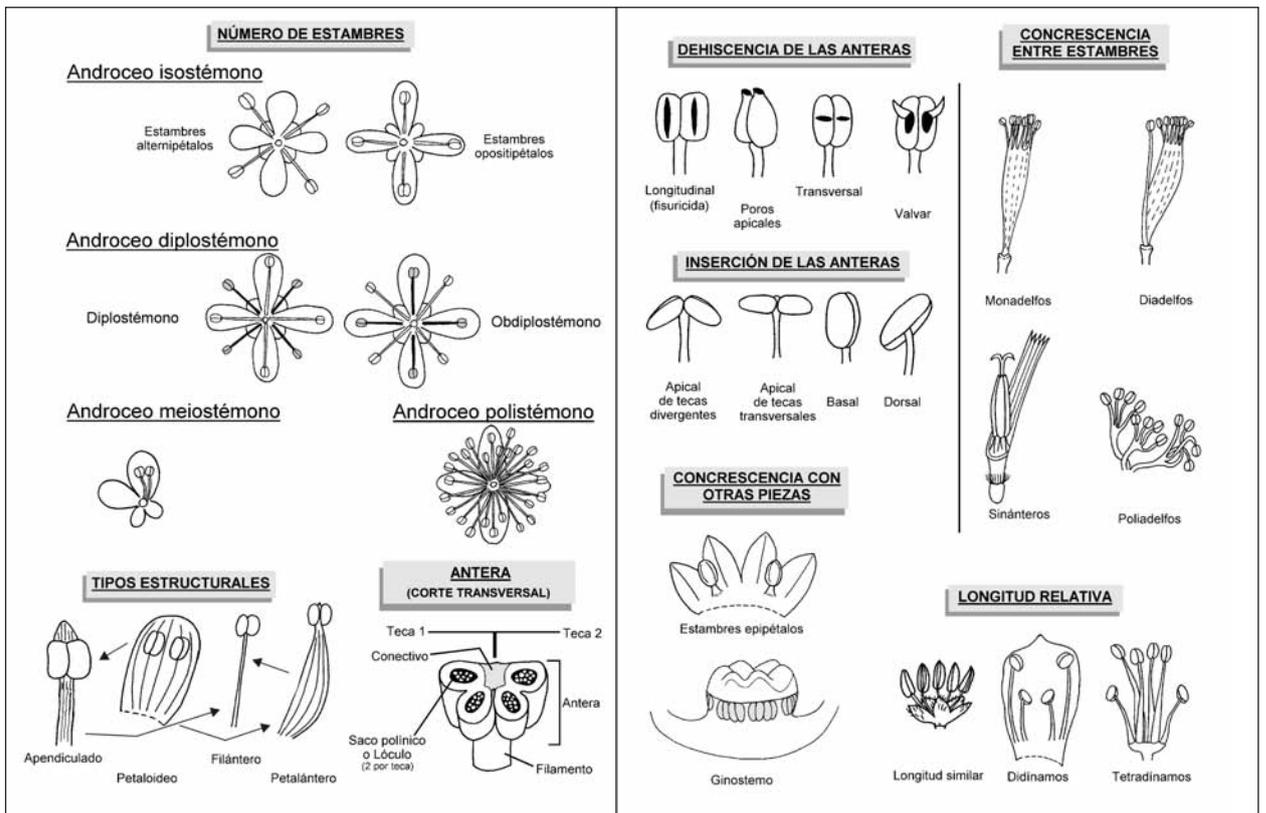


Figura 12.7. Variabilidad morfológica en el androceo, incluyendo ciertas tendencias evolutivas en los tipos estructurales. Carrión et al. (1997)

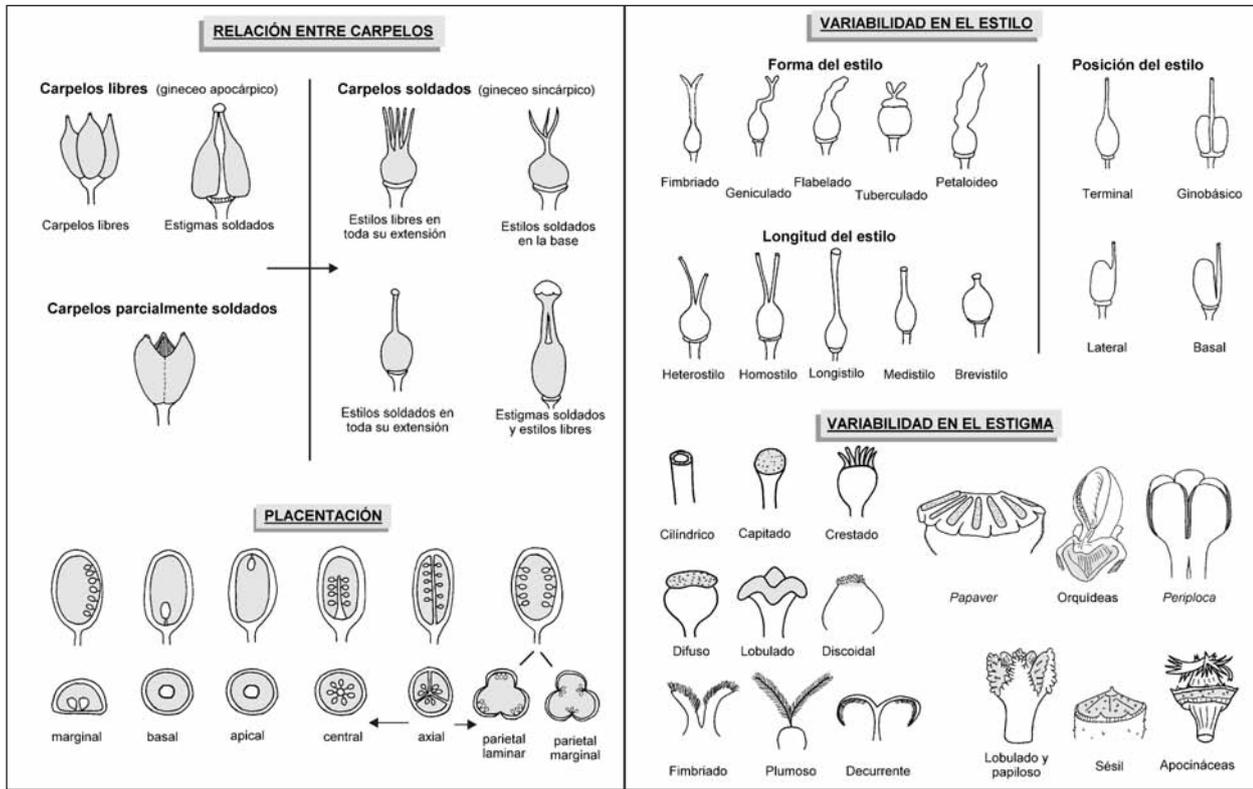


Figura 12.8. Variabilidad morfológica en el gineceo. Carrión et al. (1997)

placentación axial, presencia de leucoantocianinas, placas de perforación escalariforme en el xilema y polen binucleado. El “índice de avance evolutivo” de Sporne (1974) ha tenido una enor-

me influencia (se reconozca o no) en el proceso de polarización de caracteres que precede a la elaboración de muchos cladogramas.

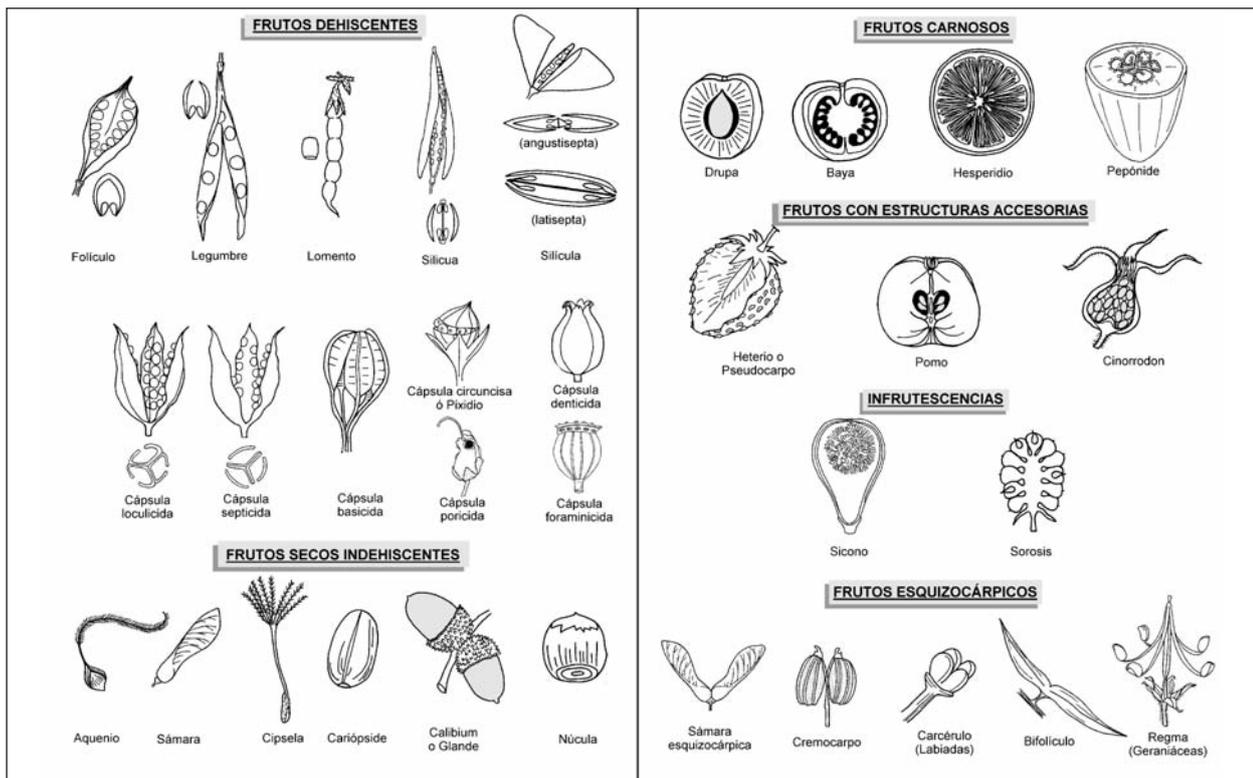


Figura 12.9. Tipología de frutos. Carrión et al. (1997)

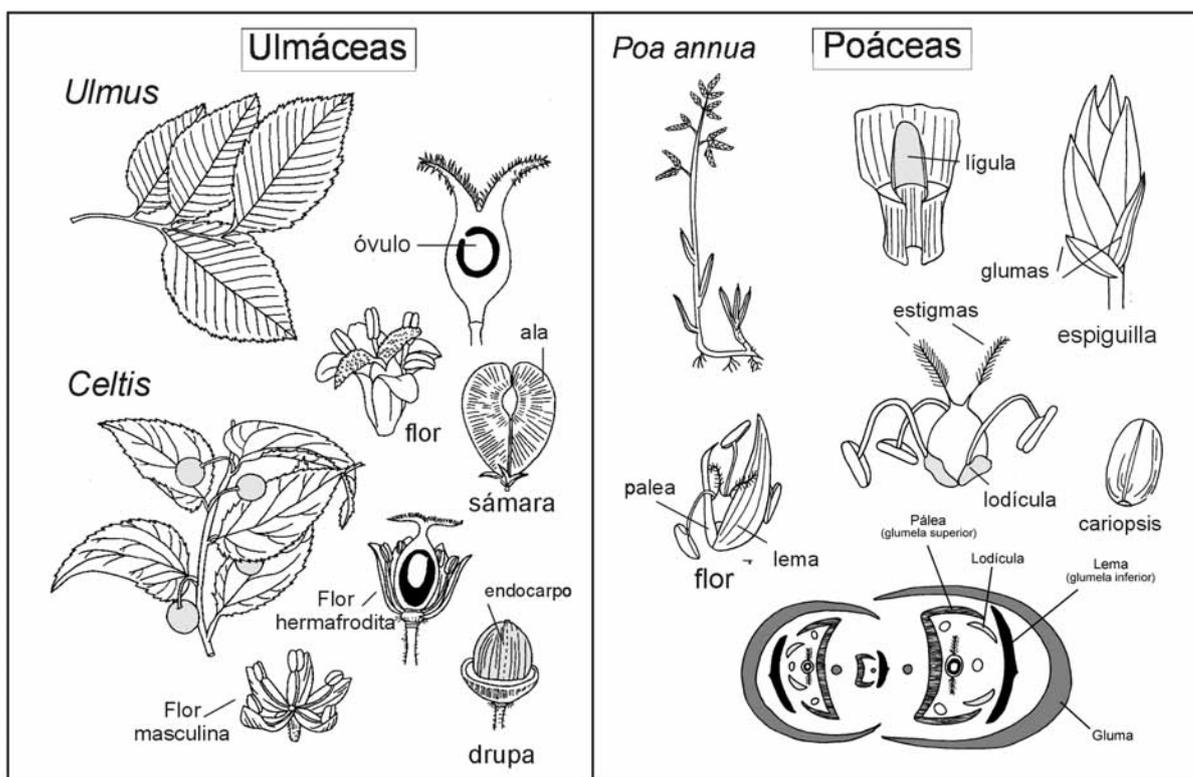


Figura 12.10. Morfología de dos familias anemógamas de angiospermas. Carrión et al. (1997)

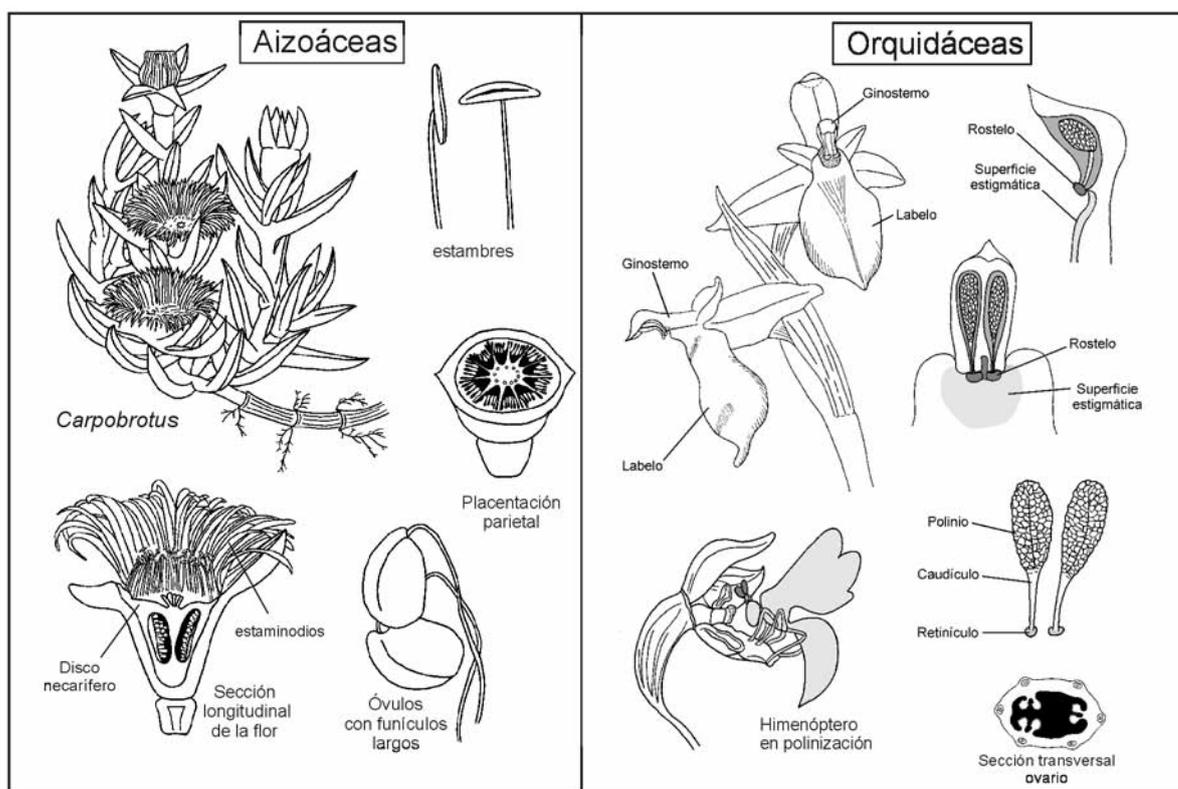


Figura 12.11. Morfología de dos familias zoógamas de angiospermas. Carrión et al. (1997)

3.2. Implicación de procesos heterocrónicos
 Para Takhtajan (1991), la mayor parte de las innovaciones de angiospermas pueden ser interpretadas en términos de fijación filogenética

de características juveniles en el estadio adulto: hojas simples desde estructuras pinnadas, estambres desde complejos órganos polínicos estipitados, flores desde la condensación de

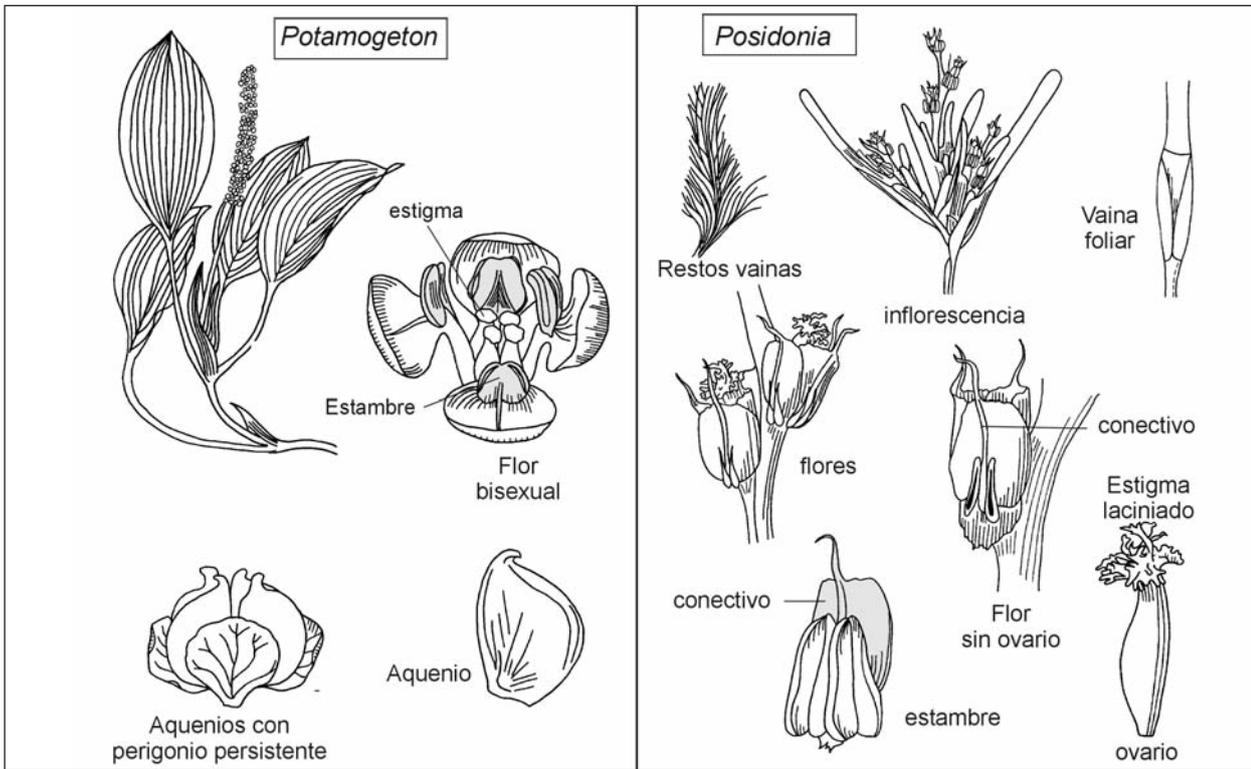


Figura 12.12. Síndromes morfológicos en dos géneros de angiospermas hidrógamas. Carrión et al. (1997)

esporófilos, gametófitos oligonucleares desde protalos con arquegonios, etc (Fig. 12.13). La *teoría de la neotenia* de Takhtajan (1969) hace derivar las dicotiledóneas desde gimnospermas y las monocotiledóneas desde dicotiledóneas a través de uno de los procesos evolutivos basados en la alteración del desarrollo embrionario: la neotenia. Dicho proceso continuaría en la evolución interna del grupo y así, se puede apreciar un síndrome angiospérmico con algunas tendencias persistentes: división de la hoja,

s sofisticación de los sistemas vasculares, linealización del estambre y estilo, globalización de las aperturas polínicas, reducción del número de estadios de desarrollo gametófitico, etc. (Figs. 12.6-12.9)

La teoría de Takhtajan se configuró en torno al carácter reducido de los gametófitos angiospérmicos. Sostuvo también que las formas neoténicas surgieron bajo algún tipo de estrés ambiental y que, en el caso de las angiospermas, éste podría haber sido la incorporación de

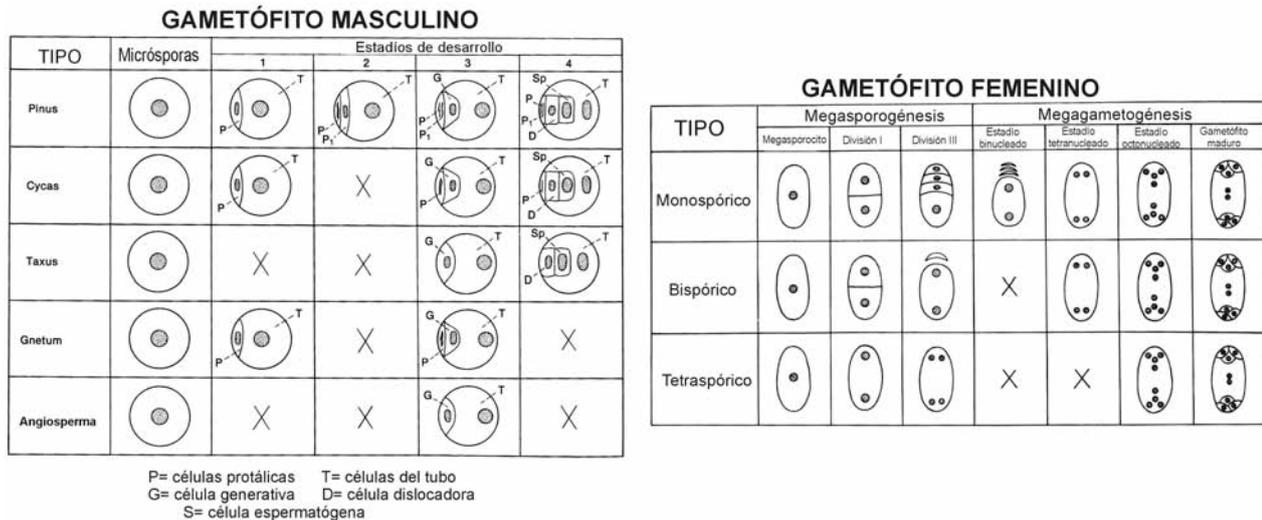


Figura 12.13. Comparación de la esporogénesis y gametogénesis en diferentes espermatófitos, según Takhtajan (1991). Las fases eliminadas son designadas por una cruz, e ilustran la intervención de procesos heterocrónicos (principalmente neotenia, para Takhtajan)

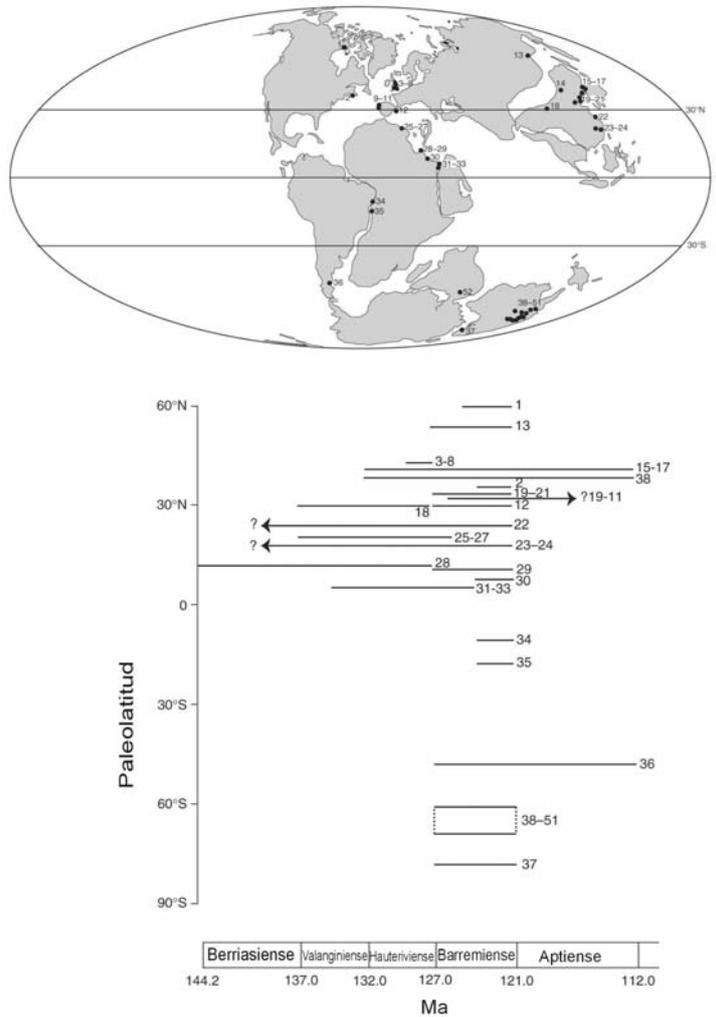


Figura 12.14. Distribución global de las primeras evidencias de angiospermas en el registro paleopalínológico del Cretácico. Las líneas horizontales representan los intervalos cronológicos; los números, las localidades representadas en el mapa. Barrett & Willis 2000, Willis & McElwain (2002)

la sequía en zonas rocosas de montaña bajo un clima basalmente monzónico. La mayoría de los geólogos se han opuesto siempre a la teoría de la neotenia, por considerarla excesivamente elaborada y escasamente documentada en el registro fósil (Hugues & McDougall 1987).

4. Cronología de la aparición

Los granos de polen fosilizados en sedimentos mesozoicos representan la fuente de información primordial para estimar el momento y lugar de aparición de angiospermas. En cualquier caso, analizaremos también el registro de microfósiles, incluyendo tipos foliares y estructuras reproductoras.

4.1. Evidencia palinológica

Conviene resaltar que, a diferencia del polen de gimnospermas, el de angiospermas nunca presenta sacos aeríferos, ni aperturas triletas o monoletas en disposición proximal, como las esporas de muchos pteridófitos (Traverse 1988). *El polen de angiospermas aparece por vez primera en el Cretácico Inferior, más precisamente en el Valanginiense (Neocomiense) Superior (~135-140 Ma) de Israel (Brenner 1996) y Marruecos (Gubeli et al. 1984) (Fig. 12.14, 12.18).* Estos primeros palinomorfos del Valanginiense y Hauteriviense (132-127 Ma) son habitualmente monosulcados, tectados y columelados (*grupo MTC*), de pequeño tamaño (10-50 mm de diámetro) y se agrupan en cuatro modelos básicos: *Clavatipollenites* (reticulados), *Pre-Afropollis* (inaperturados), *Spinatus* (microequinados) y *Liliacidites* (reticulados, mayor tamaño) (Fig. 12.15). Hasta el momento, la afinidad taxonómica de estos primeros MTC es desconocida, pues en pocos casos existe asociación con microfósiles. Sin embargo, por su abundancia en los sedimentos del Cretácico Inferior, está claro que deben haber tenido mucha importancia en la evolución de los espermatófitos mesozoicos (Li & Liu 1994, Barrett & Willis 2001).

Los depósitos del Barremiense (127-121 Ma) y Aptiense (121-112 Ma) contienen mayor diversidad polínica, incluyendo ya *Tricolpites*, un polen característicamente tricollado. Se ha sugerido que la aparición de los tres colpos podría ser una adaptación para optimizar la germinación sobre la superficie estigmática (Endress 1987). Se trataría de incre-

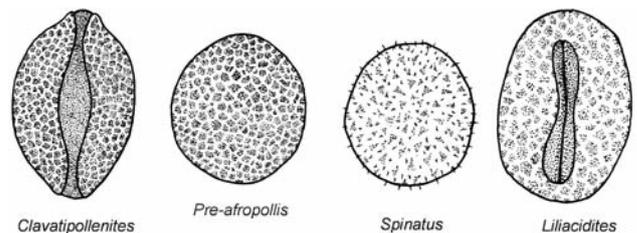


Figura 12.15. Cuatro tipos polínicos del registro fósil de angiospermas en el Cretácico

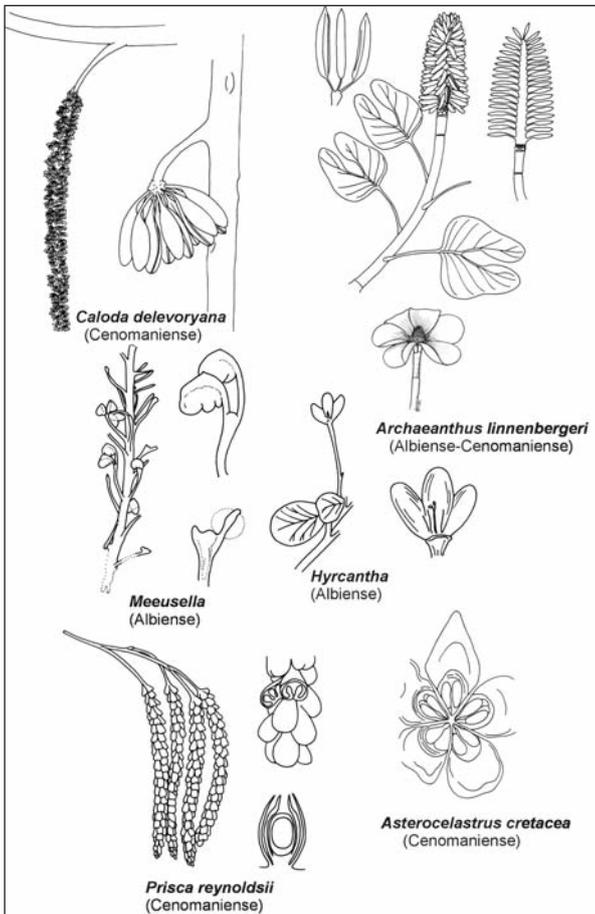


Figura 12.16. Flores albienses y cenomanienses. Friis et al. (1987), Hughes (1994)

mentar las opciones para la germinación rápida, con independencia de la orientación del polen en el momento de la caída sobre el estigma (Muller 1981, 1984). *Tricolpites* se ha encontrado en las anteras de flores que se adscriben a platanáceas. A partir del Albiense (112-99 Ma), los triaperturados, sobre todo *Normapolles*, son mucho más abundantes en el espectro polínico, así como una amplia gama de multiaperturados. Las aperturas compuestas colporadas no aparecen hasta el Cretácico Superior inicial, a partir del Cenomaniense (99-93 Ma) (Hughes & McDougall 1994).

4.2. Flores y frutos

Las primeras flores, en un estado de preservación que plantea dificultades para su estudio, se han datado en unos 127-120 Ma, en el Barremiense de Portugal y Aptiense de Australia (Friis & Crepet 1987, Taylor & Hickey 1990, 1992, 1996, Friis et al. 1995, 1999) (Fig. 12.18). Los más de cien fósiles portugueses muestran una gran variabilidad de caracteres, los cuales resultan intermedios entre los de magnólicas y monocotiledóneas actuales,

mientras que los de Australia son similares a ciertas piperáceas herbáceas (Fig. 12.16). En algunos de estos fósiles se ha encontrado el polen *Clavatipollenites* abundantemente sobre la superficie. En general, las flores barremienses son pequeñas, radiosimétricas, aclamídeas, unisexuales o bisexuales, con el gineceo oligocárpico y unilocular, y los carpelos dispuestos en espiral sobre ejes convexos. Estas angiospermas muy a menudo eran ginodioicas, otras veces claramente monoicas o dioicas (Dilcher 2001).

Las flores fósiles datadas antes del Cenomaniense pueden ser divididas en dos grupos (Crepet & Nixon 1998) (Fig. 12.16). El primero comprende flores oligómeras, pequeñas y probablemente unisexuales. Dicho grupo suele ser comparado con algunas familias actuales como clorantáceas, piperáceas y platanáceas. El segundo grupo comprendería flores grandes, con muchas piezas florales y bisexuales (Friis et al. 1987). Estas recuerdan a ciertas magnoliáceas, degeneriáceas y winteráceas. Un ejemplo famoso del segundo grupo sería *Archaeanthus* del Albiense (100 Ma), que

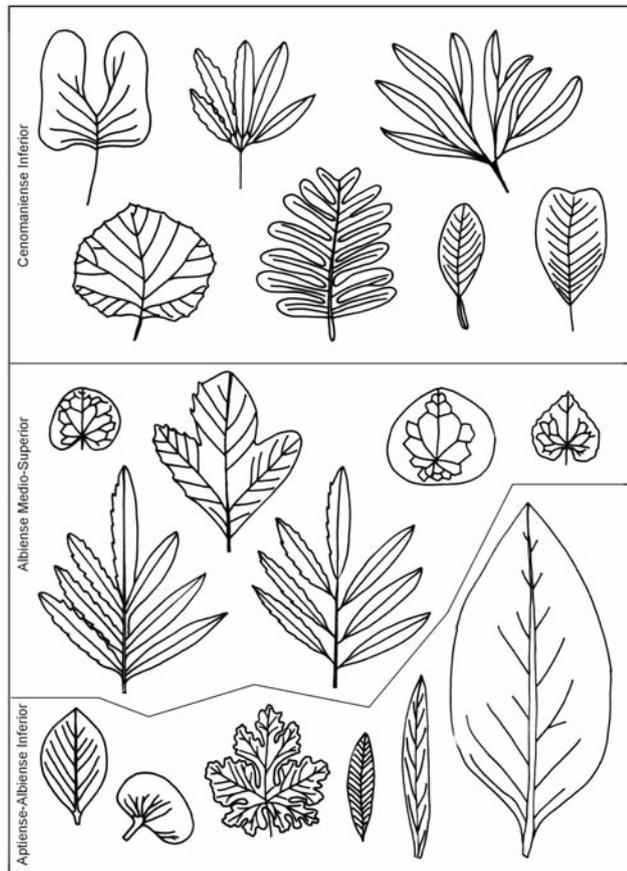


Figura 12.17. Morfología foliar en el tránsito Aptiense-Cenomaniense. Hughes (1994)

Taxon	Afinidad	Período/Edad (Ma)	Evidencia	Localidad	Hábito	Referencia
<i>Clavatipollenites, Pre-Afropollis, Spinatus, Liliacidites</i>	Dicotiledóneas	Valanginiense-Hauteriviense (137-127)	Polen	Israel, Marruecos	?	Brenner (1996) (Gubeli et al. 1984)
"Tipo <i>Hedyosmum</i> "	Cloranthaceae	Barremiense-Aptiense (127-127)	Flores, polen	Portugal	Herbáceo	Friis et al. (1999)
"Piperales"	Piperales	Barremiense-Aptiense (127-127)	Flores, polen	Portugal	Herbáceo	Friis et al. (1999)
"Hamamelidae"	Hamamelidales	Barremiense-Aptiense (127-127)	Hojas	Patagonia	Herbáceo	Romero & Archangelsky (1986)
Amborellaceae	Laurales	Aptiense (121-112)	Fruto	Nebraska	leñoso?	Friis et al. (1995)
<i>Walkeripollis</i>	Winteraceae	Aptiense/Albiense (121-99)	Polen, madera	Israel, California	leñoso	Walker et al. (1983)
<i>Lesqueria</i>	Magnoliales	Albiense (112-99)	Frutos, flores	Kansas	herbáceo?	Crane & Dilcher (1984)
<i>Archaeanthus</i>	Magnoliales	Albiense (112-99)	Frutos, hojas	Kansas	herbáceo?	Dilcher & Crane (1984)
<i>Platanus potomacensis</i>	Platanaceae	Albiense (112-99)	Flores, polen	Norteamérica, Suecia	leñoso	Friis et al. (1988)
<i>Protomonimia</i>	Magnoliales	Albiense (112-99)	Madera, órgano reproductor	Japón	leñoso	Nishida & Nishida (1988)
" <i>Chloranthus</i> "	Chloranthaceae	Albiense (112-99)	Flores, polen, semillas	Norteamérica	herbáceo?	Friis et al. (1986)
<i>Prisca</i>	Magnoliales	Cenomaniense (99)	Fruto, hojas, tallo	Kansas	leñoso	Retallack & Dilcher (1981)
<i>Mauldinia</i>	Laurales	Cenomaniense (99-93)	Flores	Norteamérica	leñoso	Drinnan et al. (1990)
"Palmae"	Arecales	Coniaciense (89-85)	Hojas, polen, tallo	New Jersey	leñoso	Cristophee (1979)

Figura 12.18. Algunas de las primeras evidencias fósiles de angiospermas

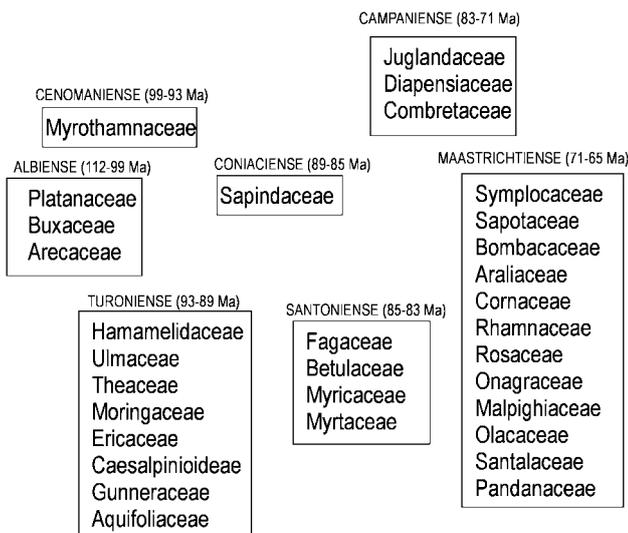


Figura 12.19. Diversificación de las principales familias de angiospermas leñosas entre 112 y 65 Ma

tenía entre 100 y 130 carpelos libres y entre 50-60 estambres (Dilcher 2001). También del Albiense provienen *Meeusella*, una flor estaminada e *Hyrkantha*, una flor trómera, quizá pentámera, con estambres pequeños y carpelos grandes (Fig. 12.16). Hay que resaltar que, en todos los casos conocidos, los primeros gineceos resultan ser apocárpicos.

En el Cenomaniense hay ya numerosos registros florales de angiospermas, que además aparecen en una sucesión estratigráfica excelente (Hugues 1994). Algunos géneros típicamente cenomanienses son *Prisca*, *Spanomera*, *Triplicarpus*, *Caloda*, *Lesqueria*, *Asterocelastrus* y *Kalinaia* (Fig. 12.16). Las flores zigomorfas son más propias del Paleoceno y depósitos más recientes (Hughes 1994), apareciendo en diferentes clados de forma explosiva (Dilcher 2001).

Los primeros frutos fósiles (aquenios y folículos) aparecen en sedimentos del Aptiense-Albiense, hace unos 121 Ma (Fig. 12.18). Estos se asemejan a los frutos de ceratofiláceas y ranunculáceas (Krassilov & Dobruskina 1995, Dilcher 2001). Su pequeño tamaño (1-40 mm diámetro) ha sido utilizado por Tiffney (1984) para sostener que las primeras angiospermas eran arbustos o hierbas, esencialmente plantas estrategas de la r (Wing & Boucher 1998).

4.3. Hojas

Los tipos foliares de afinidad indiscutible con las angiospermas aparecen desde finales del Aptiense a principios del Albiense (~121-110 Ma), incluyendo nerviaciones mayoritariamente pinnadas, como sucede en *Celastrophyllum*,

Liriophyllum y *Ficophyllum* (Fig. 12.17) (Taylor & Hickey 1990, Upchurch & Wolfe 1987, Wolfe & Upchurch 1987). El Albiense (110-100 Ma) es una fase importante de diversificación de hojas y, como en el caso de los restos florales, la mayor radiación inicial se observa en el Cenomaniense, con mayor abundancia de tipos compuestos como *Dewalquea*.

4.4. Registro fósil y teoría ranaliana

La teoría ranaliana sostenía que la flor primitiva es poseedora de las características generales de magnoliáceas: número de carpelos indefinido, perianto en disposición helicoidal, flores con pétalos grandes y cáliz bien desarrollado, radiosimétricas, ovario súpero, etc. Sin embargo, la evidencia fósil no justifica que la flor de tipo "magnoliácea" sea primitiva, ni que la flor unisexual amentífera sea derivada por reducción. Más bien al contrario, los dos tipos florales aparecen al mismo tiempo. La organización floral, en este caso la variación en el número de piezas, tamaño o sexualidad, son rasgos muy plásticos incluso dentro de las primeras familias de angiospermas. Resulta además curioso como las primeras estructuras reconocidas como flores tienen aspecto platanóide, clorantóide o piperóide, es decir, similares a familias de morfología muy diferente de las magnoliáceas.

5. Hábito en las primeras angiospermas

Existen muchas dificultades para determinar el hábito inicial de angiospermas basándose en un registro fósil tan fragmentario. Por añadidura, la mayor parte de lo que son familias afines (clorantáceas, piperáceas, platanáceas, magnoliáceas, degeneriáceas, winteráceas) tienen representantes herbáceos y leñosos. Normalmente, las líneas de especulación se agrupan de acuerdo con tres escuelas: la primera, basada en el modelo de Arber y Parkin (1907), sostiene que las primeras angiospermas fueron pequeños árboles o arbustos arborescentes; la segunda defiende que fueron plantas herbáceas con rizomas (Taylor & Hickey 1996). La tercera hipótesis sostiene que fueron herbáceas y/o pequeños arbustos (Stebbins 1974, Crane 1987, Wing & Tiffney 1987).

La evidencia más reciente parece apoyar esta tercera hipótesis (Tabla 1). El leño típico de

angiospermas es raro en el Cretácico Inferior y no es hasta hace unos 70 Ma cuando se hace abundante (Wheeler & Baas 1993, Wing et al. 1993). Lo cierto es que la mayor parte de los especímenes de madera angiospérmica del Cretácico Inferior son muy pequeños (menos de 10 cm de diámetro), lo cual podría ser un reflejo de la naturaleza herbácea o subarborescente de los individuos productores. En consonancia estaría el pequeño tamaño de las semillas (1-40 mm) y hojas (2-4 cm), que sugieren la concurrencia de plantas pequeñas con ciclo anual (Willis & McElwain 2002).

Los estudios cladísticos utilizando secuencias de DNA de mitocondrias, cloroplastos y núcleos, sugieren que *Amborella*, un pequeño arbusto, representaría la rama basal de la filogenia de angiospermas (Qiu et al. 1999) (Fig. 12.37). En el mismo estudio, el segundo grupo basal serían las Nymphaeales (hierbas rizomatosas acuáticas). Existen discrepancias en torno a esta última apreciación, pero en general, parece que las primeras angiospermas fueron pequeños arbustos y plantas herbáceas, perennes o no. A partir del Albiense, sin embargo, comienza una rápida diversificación de familias con representantes arbóreos como las areáceas y platanáceas o, ya en el Turoniense-Santonense, las fagáceas, ulmáceas y betuláceas, entre otras (Fig. 12.19).

6. Area de origen y expansión posterior

¿Dónde se originaron las angiospermas? El registro fósil de polen MTC y triaperturado indica un *origen paleotropical* (0-30°), seguido de una expansión hacia ambientes de latitudes más elevadas, que ocurriría a lo largo de unos 20-30 Ma (Hugues 1994, Lupia et al. 1999, 2000, Barrett & Willis 2001). Como ya hemos comentado, las evidencias más antiguas se remontan al Valanginiense de Israel y Marruecos. Durante el Cretácico Inferior, estas regiones se encontraban *entre el paleoecuador y los 25° N aproximadamente* (Smith & Littlewood 1994). Después, las angiospermas se habrían ido extendiendo rápidamente hacia los polos en ambas direcciones (Crane & Lidgard 1989).

En cualquier caso, cabe enfatizar que las diferencias latitudinales en diversidad y abundancia persistieron enormemente durante unos

30 Ma. En el Maastrichtiense (71-65 Ma), por ejemplo, el polen de angiospermas representa el 80% en latitudes bajas y sólo el 30% en latitudes altas. En cierto modo, la "migración" hacia los polos no se ha completado todavía (Drinnan & Crane 1990, Lidgard & Crane 1990). En la taiga, por ejemplo, la proporción de angiospermas sigue siendo relativamente baja si se compara con la de coníferas. En cualquier caso, la extensión de angiospermas en las regiones polares llegaría a ser durante el Terciario mayor que en la actualidad.

El origen paleoecuatorial no significa que, para algunos grupos de angiospermas, las latitudes elevadas no puedan haber representado los centros de origen. Sería el caso del género *Nothofagus*, que se originó en el sur de Gondwana durante el Maastrichtiense (Cantrill & Nichols 1996).

7. Angiospermas: ¿un origen tardío?

Existen pocas dudas de que las angiospermas existían hace unos 140 Ma. Sin embargo, en el conjunto de la evolución de plantas, eso supone un momento bastante tardío. Hay que tener en cuenta que la primera prueba inequívoca de vida angiospérmica vendría a situarse unos 300 Ma después de la aparición de las plantas vasculares.

Una de las especulaciones más frecuentes sobre las causas de esta aparición tan tardía es de naturaleza tafonómica; en particular, que las primeras angiospermas existirían como plantas de zonas montañosas áridas, en poblaciones marginales de pequeño tamaño y bajo condiciones que no son favorables a la fosilización (Axelrod 1952). Hay ciertos fósiles y, sobre todo, datos moleculares, que parecen apoyar esta hipótesis. Sin embargo, como veremos, ni los unos ni los otros resultan particularmente convincentes.

7.1. ¿Angiospermas pre-cretácicas? Registro fósil

La evidencia fósil de un supuesto origen pre-cretácico se basa en granos de polen, infrutescencias y hojas. El tipo triásico *Crinopolles*, monosulcado y aparentemente tectado, ha sido considerado "angiospérmico" por Traverse (1988). Sin embargo, *Crinopolles* nunca ha sido encon-

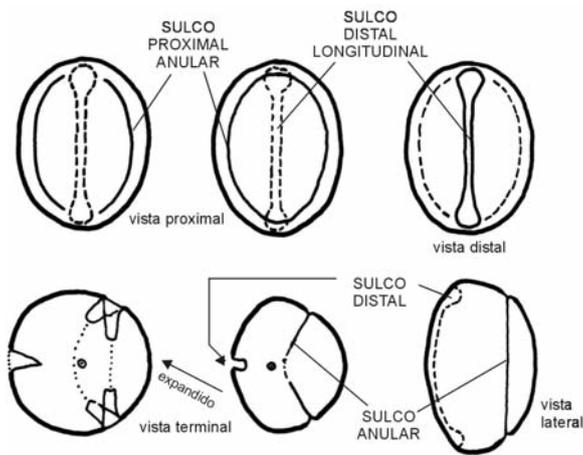


Figura 12.20. *Eucommiidites troedssonii*. Tipo polínico mesozoico, especialmente abundante en rocas del Jurásico Inferior, adscrito inicialmente al grupo de los tricolpados. Una descripción más detallada ha permitido determinar que presenta un sulco longitudinal en posición distal y un sulco anular, a veces interrumpido, en posición proximal (zonosulcado). Durante el Cretácico Inferior, *Eucommiidites* ha sido encontrado en micrópilos similares a los de gnetófitos actuales. Traverse (1988), Hughes (1994)

trado dentro de estructuras florales y, por contra, sí que aparece a veces en el interior de microsporangios de gimnospermas y pteridófitos.

Otro tipo polínico de supuesta relación con angiospermas es *Eucommiidites*. Se trata de un extraño palinomorfo que combina un sulco en la zona distal con otro proximal, ambos en configuración diferente (Fig. 12.20). *Eucommiidites* cubre un rango cronológico de unos 100 Ma entre el Jurásico y el Cretácico (Hughes 1994) (Fig. 12.36). Nuevamente, se desconocen las plantas productoras, aunque ha sido hallado en el micrópilo de óvulos similares a los de *Ephedra* (Doyle & Hickey 1976).

La evidencia macroscópica de mayor resonancia en la literatura reciente ha sido descrita para el Jurásico Superior (~145 Ma) de la Formación Yixian (China) por Sun et al. (1998). El fósil ha sido denominado *Archaeofructus liaoningensis*, e incluido en Magnoliophyta, debido a la presencia de óvulos parcialmente encerrados en carpelos y estructuras foliares a modo de brácteas. Hay pocas dudas de las afinidades de *Archaeofructus* con una infrutescencia folicular (Fig. 12.21). Sin embargo, existe un problema con la cronología de los depósitos. Sun et al. (1998) los consideraron jurásicos (~145 Ma), pero algunas dataciones recientes por isótopos de argón y la evidencia paleozoológica acompañante, sugieren que la parte inferior de la denominada Formación Yixian sería más bien de edad cretácica, en torno a 125 Ma (Luo 1999, Swisher et al. 1999, Barrett 2000).

Un fósil interesante es *Furcula*, del Triásico (~210 Ma) de Groenlandia (Fig. 12.21). Se trata de una hoja lanceolada, con un nervio medio prominente y ramificaciones secundarias que se cierran en el margen produciendo una pauta reticulada, como en angiospermas (Crane et al. 1995). Coincide también con angiospermas en la configuración de los estomas. Sin embargo, el carácter bifurcado de la hoja en la mitad del limbo es un rasgo más típico de algunas pteridospermas coetáneas, por lo cual las afinidades de *Furcula* permanecen ambiguas (Hughes 1994).

De entre los fósiles pre-cretácicos de afinidad angiospérmica, uno de los más famosos es *Sanmiguelia*, del Triásico Superior de Colorado (Fig. 12.21). *Sanmiguelia* presenta hojas dispuestas helicoidalmente, con limbo plegado longitudinalmente y nerviación paralela, de forma similar a las palmeras. El leño, no obstante, presenta traqueidas. Los órganos reproductores, en situación de monoecia, aparecen en inflorescencias estaminadas con microesporófilos sésiles sobre ejes aplastados, y ejes ovulíferos con supuestos carpelos libres con un

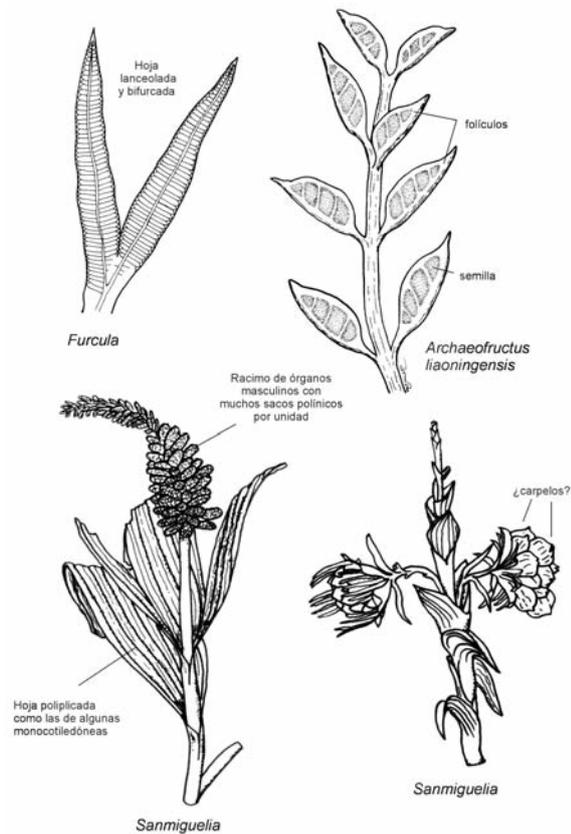


Figura 12.21. Fósiles mesozoicos precretácicos de supuesta afinidad angiospérmica. (*Archaeofructus* ha sido resituado en el Cretácico). Hughes (1994), Stewart & Rothwell (1993), Sun et al. (1998)

ápice estigmático y una sutura ventral. El polen es monosulcado y los óvulos anátropos (Taylor & Taylor 1993).

Sanmiguelia es un fósil enigmático y, ciertamente, merecedor de un estudio más profundo. En el material conocido, hay una curiosa mezcla de rasgos gimnospermi- cos y angiospermi- cos. Desgraciadamente, como ocurre con muchos fósiles precretácicos, presumiblemente angiospermi- cos, existen problemas con su cronología y necesitamos más especímenes y en mejor estado de preservación.

7.2. Relojes moleculares

Algunos modelos basados en “relojes moleculares” sugieren que la separación de mono- y dicotiledóneas habría ocurrido hace unos 300 Ma, es decir a finales del Carbonífero (Martin et al. 1989). Por inferencia, ello implicaría un origen paleozoico para las angiospermas. El mencionado estudio se basó en la reconstrucción del número de sustituciones de bases que habrían tenido lugar en el DNA de un enzima glicolítico de evolución lenta obtenido de nueve especies. El primer problema estriba en que cuando se utiliza DNA de cloroplastos, el reloj molecular sugiere una fecha situada entre 250 y 200 Ma (Triásico) (Li et al. 1989), es decir, hay una discrepancia de unos 100 Ma. Pero el problema fundamental podría no ser tanto la discrepancia cronológica como la premisa evolutiva: se asume que las tasas de evolución molecular del DNA habrían permanecido constantes a lo largo del tiempo, lo cual no se justifica de forma adecuada.

Un análisis filogenético reciente (Qiu et al. 1999) sobre 106 especies de angiospermas actuales, ha reabierto el debate (Fig. 12.37). Este estudio ha considerado el genoma de mitocondrias, cloroplastos y núcleos. Los resultados sugieren nuevamente que la bifurcación gimnospermas-angiospermas habría tenido lugar en el Carbonífero final (~290 Ma). Así, durante los últimos años, es muy frecuente encontrar cladogramas contextualizados cronológicamente con esta estimación (Kenrick 1999, Chaw et al. 2000, Pryer et al. 2001, Theiben et al. 2002, Frohlich 2002). Como hemos visto en diversas situaciones anteriores, existe discrepancia entre la cronología sugerida por el registro fósil y la que resulta de la aplicación de relojes moleculares.

Las esperanzas de encontrar angiospermas pre-cretácicas, mucho más pre-mesozoicas, se

desvanecen conforme pasan los años, porque la intensidad de la exploración paleobotánica se ha incrementado enormemente durante la última década y no ha aparecido ningún espécimen revelador. Respecto a las hipótesis que contemplan un origen muy anterior en altitudes elevadas, hay que tener en cuenta que los procesos de migración y el contraste biogeográfico actual no se daban en el Cretácico y menos todavía en el Triásico y en el Jurásico. La vegetación era mucho más homogénea. Las técnicas del denominado “reloj molecular” deben ser adecuadamente calibradas con DNA de especímenes fósiles antes de poder tomar en consideración la hipótesis del origen pre-cretácico. En cualquier caso, *la total ausencia de polen tricolpado en las ricas palinofloras del Triásico y Cretácico parece un argumento muy sólido para rechazar la hipótesis de un largo período mesozoico de evolución críptica.*

7.3. Contexto físico e hipótesis adaptativas

El período entre 140 y 80 Ma contempla importantes cambios globales, incluyendo un incremento de la actividad tectónica y el vulcanismo, así como cierto grado relativo de anoxia oceánica. Como quiera que existen cambios florísticos que admiten una correlación notoria con la cronología de estos procesos, se ha sugerido que los cambios ambientales habrían dado ventaja competitiva a las angiospermas respecto a gimnospermas y pteridófitos (Lupia et al. 1999, 2000).

En particular, entre 124 y 83 Ma (Aptiense-Campaniense) se produjo una dramática modificación en la configuración de los continentes, con la definición casi definitiva de África, Sudamérica, India, Australia y la Antártida (Erwin 1990, 1993). Aunque el supercontinente Pangea había empezado a fragmentarse a comienzos del Jurásico (~200 Ma), el Aptiense supone una aceleración inusual del proceso, tendencia que se mantiene hasta hace unos 83 Ma (Sheridan 1987, 1997). Pero sobre todo, esta fase implica un incremento de 50-100% en la producción de corteza terrestre.

Los movimientos tectónicos del Aptiense-Campaniense se asocian 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). Un aumento general del nivel marino (media global de 100 m) creó una gran cantidad de mares continentales en el interior de

Norteamérica, sur de Europa, Australia, Africa y Sudamérica (Condie & Sloan 1998). Por añadidura, el vulcanismo habría introducido una cantidad adicional de CO₂ en la atmósfera, dándose niveles 4-5 veces mayores que los actuales (Tajika 1999) (Fig. 12.27). El incremento térmico global asociado habría sido de 7-8 °C (Caldeira & Rampino 1991). Esto significa un cambio global mucho más acentuado que el que se estima para nuestra época. Los arrecifes coralinos, para los cuales este contexto de altas temperaturas y efecto invernadero resulta idóneo, aumentaron su extensión latitudinal en unos 1500 km. Los análisis de isótopos de oxígeno sugieren que el agua profunda de los océanos tenía una temperatura unos 15 °C más alta que la actual. Además, no hay evidencias de placas de hielo polar durante este período (Barron & Washington 1984, Condie & Sloan 1998).

Pero, ¿por qué esta situación tendría que promover la evolución de angiospermas o favorecer su diversificación? Hay varios rasgos que proveen de una extraordinaria capacidad de adaptación a 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, gran diversidad de indumentos, etc (Crane 1987, Grimaldi 1999). Sin embargo, algunos de estos rasgos son compartidos por muchas gimnospermas. Quizá resultó más crítica la capacidad para desarrollar ciclos anuales y sistemas rápidos de reproducción. En ambientes bajo perturbación, ello puede haber conferido ventajas competitivas.

Tal vez las angiospermas no radiaron antes del Cretácico porque el estrés ambiental no fue suficientemente alto para estimular el reemplazamiento de nichos ecológicos previamente ocupados por pteridófitos y gimnospermas (Figs. 12.26, 12.28). Esta hipótesis conferiría un margen explicativo importante al concepto de *preadaptación* (DiMichele et al. 1987). Desde una posición menos fisicista, Doyle & Donogue (1986) y Lupia et al. (2000) defienden que fue el propio incre-

mento en la tasa de especiación de angiospermas (tiempos de generación más cortos) el que habría dado lugar por sí mismo a una amplia diversidad de tipos adaptativos que acabarían por desplazar a los grupos preexistentes.

7.4. Interacciones bióticas

7.4.1. Coevolución con dinosaurios

Una hipótesis propuesta para la aparición cretácica de las angiospermas ha sido la de que su evolución habría sido influenciada por los cambios en el comportamiento alimentario de ciertos grupos de tetrápodos herbívoros (Bakker 1986) (Fig. 12.22). El escenario vendría marcado porque, mientras a finales del Jurásico, la inmensa mayoría de los dinosaurios herbívoros eran saurópodos y estegosaurios que comían sobre las copas de los árboles, a principios del Cretácico, dominaban los ornitópodos, que solían alimentarse de plantas de porte bajo. En el contexto de una altísima densidad de herbívoros, los arbustos se verían sometidos a un enorme estrés por los consumidores primarios. Esos rasgos angiospérmicos (pequeño tamaño, rápido ciclo vital, capacidad de colonización de claros de bosque, etc) habrían conferido ventaja competitiva y promovido la radiación (Wing & Tiffney 1987).

Esta hipótesis, en principio coherente, parece que muestra inconsistencias debidas principalmente a la cronología y posición geográfica de los eventos (Barrett & Willis 2001). Por otro lado, las angiospermas no constituyen un com-

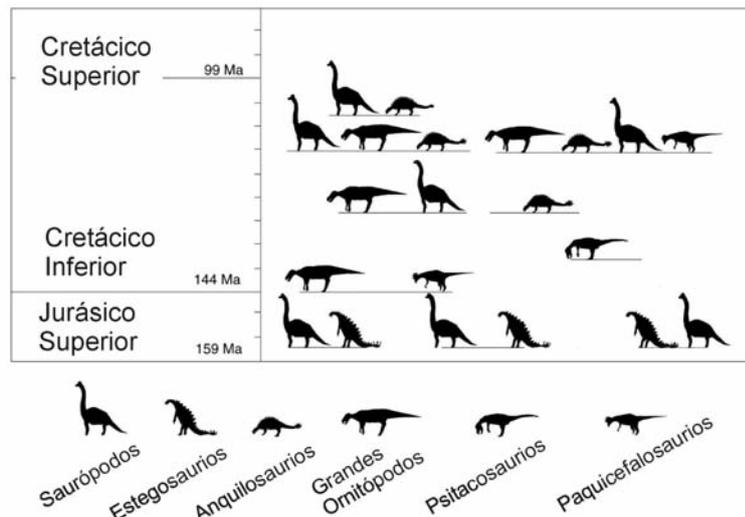


Figura 12.22. Registro estratigráfico de dinosaurios herbívoros durante el Jurásico Superior y Cretácico. Bakker (1986) propuso que el incremento de las especies que pacían en los estratos inferiores pudo diezmar el banco de semillas de gimnospermas, creando espacios abiertos en los que las angiospermas habrían encontrado posibilidades para competir con éxito debido a la rapidez de su ciclo vital, estructura pequeña y capacidad de colonización

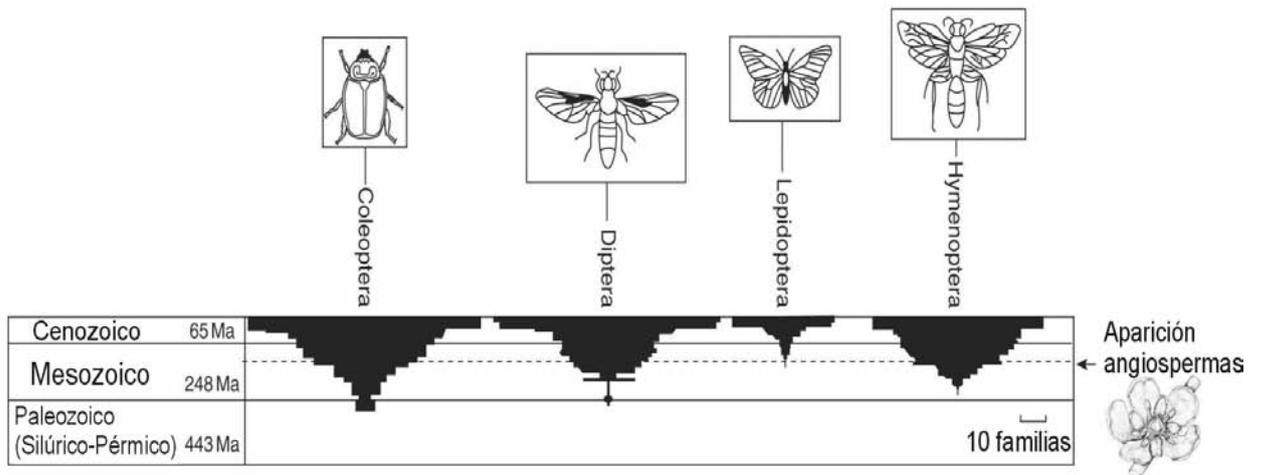


Figura 12.23. Diversidad de insectos fósiles (Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera) desde el Silúrico (443 Ma) hasta la actualidad. Se indica la posición temporal de la primera aparición de angiospermas. Labandeira & Sepkoski (1993)

ponente sustancial de la vegetación terrestre hasta finales del Cretácico, por lo cual es improbable que comprendieran una proporción significativa de las dietas de dinosaurios del Cretácico Inferior.

7.4.2. *Coevolución con insectos*

Aunque con una casi total ausencia de nectarios, las flores fósiles del Cretácico Inferior contienen rasgos que sugieren polinización por insectos, fundamentalmente aquellos que recolectan o se alimentan de polen (estambres pequeños con baja producción de polen, anteras con dehiscencia valvar, presencia de cemento polínico, etc) (Crane et al. 1995). La entomogamia habría sido ventajosa para estas primeras angiospermas al facilitar el intercambio genético entre pequeñas poblaciones distantes. Por la aparición de estigmas y la diversidad exínica, es muy probable, además, la existencia de mecanismos de autoincompatibilidad ya en este momento. Se ha sugerido que el cierre del carpelo, no sólo habría minimizado las pérdidas de óvulos por fitofagia de insectos (Crepet & Friis 1987), sino que igualmente podría haber sido ventajoso ante las contingencias de la bisexualidad, la cual podría haber disparado las tasas de autogamia (Dilcher 2001).

La evidencia fósil en favor de la coevolución de angiospermas e insectos es, sin embargo, muy ambigua. Fundamentalmente, porque si se comparan los tiempos de aparición de innovaciones en los sistemas de alimentación de insectos con los de radiación de angiospermas, éstos no coinciden (Labandeira 1997). La

biocronología de los grupos de polinizadores más avanzados (algunos himenópteros y lepidópteros) exhibe cierto grado de coetaneidad con la de las primeras angiospermas (unos 140 Ma) (Labandeira & Sepkoski 1993) (Fig. 12.23). Sin embargo, otros grupos iniciales de himenópteros, así como los dípteros y coleópteros tienen un registro fósil muy anterior al de las primeras angiospermas, mientras que las abejas melíferas, por ejemplo, aparecen con posterioridad (~100 Ma).

Más todavía, analizando la diversidad a nivel de familias, no se observa un incremento importante en los insectos cuando tiene lugar la radiación angiospérmica (Labandeira et al. 1994) (Fig. 12.24). Hay pocas dudas de que algunos polinizadores (avispa, abejas, polillas) pueden haber jugado un papel relevante en la

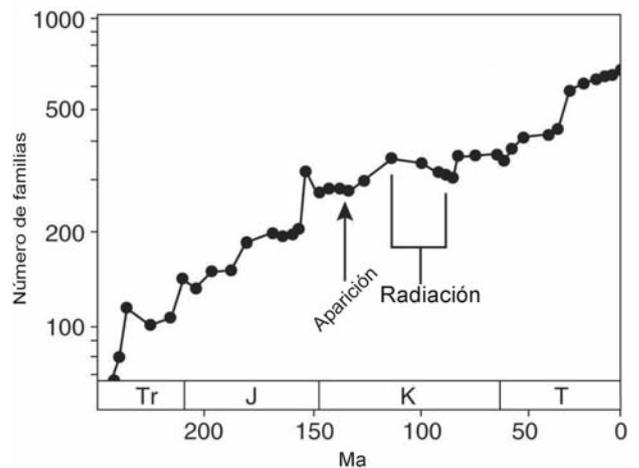


Figura 12.24. Diversidad de familias de insectos desde el Triásico (248 Ma) hasta la actualidad, y su relación con la posición temporal de la aparición y radiación de las angiospermas. Labandeira & Sepkoski (1993), Labandeira (1997, 1998)

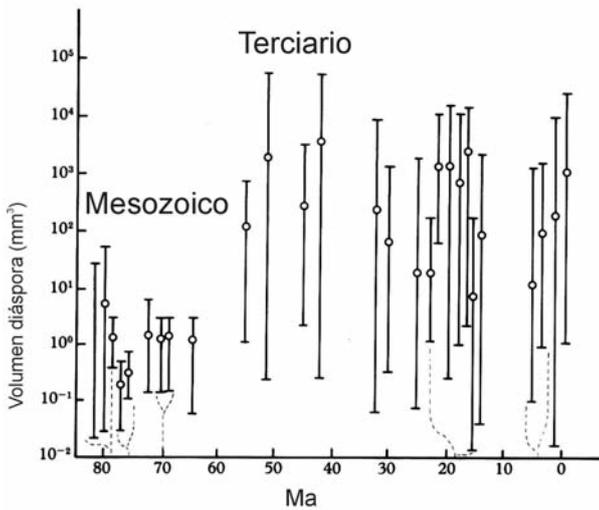


Figura 12.25. Distribución de tamaños en las diásporas de angiospermas en las floras cretácicas y terciarias. Nótese la dominancia de las formas pequeñas en el Cretácico y el gran incremento en el rango de tamaños al comenzar el Paleoceno. Tiffney (1984)

evolución de ciertos grupos de angiospermas (Crepet 1996, Grimaldi 1999), pero ni el origen de angiospermas ni su máxima diversificación pueden ser explicados por coevolución con insectos (Labandeira 2002). Por otro lado, la interacción de plantas con insectos está documentada desde mucho antes del Cretácico. En el Paleozoico, los insectos estuvieron implicados en la polinización de pteridospermas como *Medullosa* (Retallack & Dilcher 1988). Durante el Mesozoico, hubo ciertamente muchos grupos

no-angiospérmicos que utilizaron a los insectos para la polinización y otros aspectos de la biología reproductora: cícadas, *Cycadeoidea* (Delevoryas 1968), *Williamsonia*, *Williamsoniella*, *Caytonia* (Taylor & Taylor 1993, Norstog & Nicholls 1997, Farrell 1998), etc.

La nueva perspectiva paleobiológica concuerda con algunas investigaciones de campo, en las que se encuentra que muchos tipos de interacciones reproductoras entre angiospermas e insectos pueden persistir en ausencia de adaptación mutua, o en casos evidentes de exadaptación. Por ejemplo, las pautas de variación fenotípica en la profundidad de la corola muy a menudo no resultan consistentes con la selección de un polinizador determinado (Herrera 1996). Los factores ecológicos limitan de modo crucial las respuestas adaptativas de las plantas a la selección por polinizadores incluso en los casos en los que se puede demostrar que la selección ocurre. En otras situaciones, la correlación es mayor con factores de desarrollo o genéticos (Herrera 2001). En otras palabras, *los rasgos florales no tienen por qué representar adaptaciones a los polinizadores.*

7.4.3. Coevolución con mamíferos

Los frutos y semillas de angiospermas cretácicas suelen ser pequeños comparados con los tamaños medios actuales y con aquellos que se dan ya a principios del Terciario (Fig. 12.25). Entre los grupos basales de angiospermas, la evolución de las drupas y las bayas, así como la de las semillas ariladas parece correlacionarse con la evolución de aves y mamíferos frugívoros desde finales del Cretácico y sobre todo durante el Terciario (Dilcher 2001). Habría también que reseñar que las investigaciones recientes sobre ecología evolutiva de la dispersión de frutos y semillas muestran a menudo contextos de exadaptación bastante alejados de los escenarios coevolutivos tradicionales (Jordano 1995, Herrera 2002).

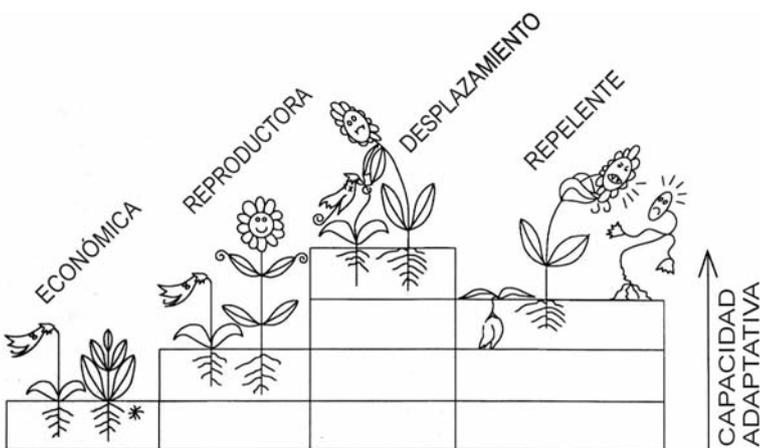


Figura 12.26. Cuatro fases en el establecimiento de un nuevo linaje. Una vez que el nuevo propágulo germina, su supervivencia individual requiere solamente un establecimiento económico. Sin embargo, el establecimiento del linaje necesita de la reproducción y expansión poblacional. Los ocupantes del nicho deben ser desalojados y el nuevo linaje debe ser capaz de resistir la invasión. La fase de desplazamiento requiere unos niveles más altos de aptitud que las demás. El establecimiento de "monstruos" requeriría un nicho vacante. Bateman & DiMichele (1994)

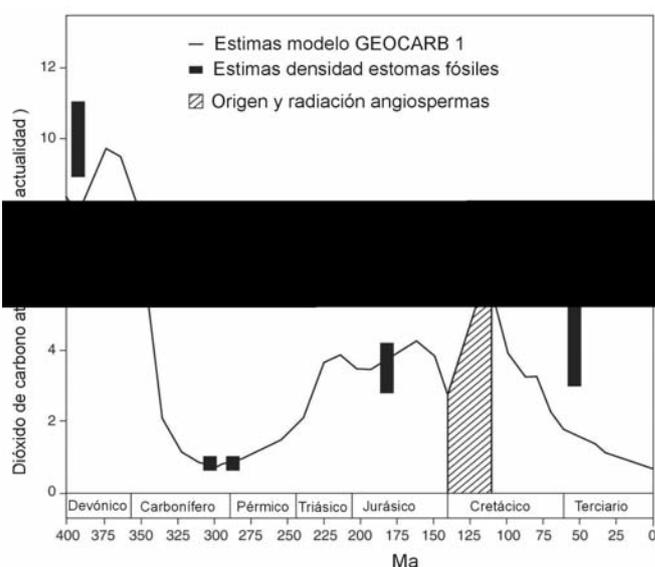


Figura 12.27. Variación estimada en la concentración atmosférica de dióxido de carbono durante los últimos 400 millones de años, en relación con el origen y diversificación de las angiospermas. Berner (1991), McElwain (1998), Willis & McElwain (2002)

8. Hacia la dominancia ecológica: fitogeografía del Cretácico Superior (~84-65 Ma)

Durante el Cretácico Superior se produce un incremento en la diversidad de angiospermas (Fig. 12.28), incluyendo la aparición de muchas familias que constituyen buena parte de las floras actuales, como las ulmáceas, betuláceas, juglandáceas, fagáceas, gunneráceas, sapotáceas, rosáceas y pandanáceas (Fig. 12.19). Dado que no se terminan de descubrir fósiles de esta época, hay quien ha sugerido que todas las familias actuales se originan en el Cretácico Superior (Wing & Boucher 1998).

La mayoría de los tipos arbóreos que aparecen en el Cretácico Superior, tienen hoy una distribución tropical o subtropical. Resulta interesante que las 3/4 partes de las familias actuales de angiospermas tengan su óptimo de diversidad en ambientes tropicales (Axelrod 1966). Así, aunque muchas se consideran mesofíticas por su distribución actual en la zona templada, es probable que todavía posean rasgos que las capacitaran para sobrevivir en condiciones similares a las del Cretácico Superior.

Willis & McElwain (2002), sobre la base de otros estudios (Upchurch et al. 1999, Horrell 1991) y datos no publicados del Proyecto *PaleoAtlas*, han reconocido seis biomas globales en el Cretácico superior (Fig. 12.29).

1. *Bosque polar.* En el Maastrichtiense, coincide con el actual círculo polar ártico y con la Antártida (Spicer & Parrish 1990). La vegetación fue un bosque caducifolio dominado por coníferas (*Sequoia*, *Taxodium*, quizá también *Pinus* y *Abies*), helechos y ginkgófitos. Las angiospermas estaban presentes en el estrato arbustivo, sobre todo algunas betuláceas y juglandáceas (Horrell 1991). En el Hemisferio sur, abundarían *Nothofagus*, las podocarpáceas y araucariáceas (Herngreen & Chlonovo 1981).

2. *Bioma templado-cálido.* Se situaría entre los 45 y 65° de paleolatitud, incluyendo la mayor parte de Norteamérica, sur de Groenlandia, oeste de Europa, Rusia, norte de China, Australia y la Antártida costera. Vegetación dominada por angiospermas, coníferas de hoja caduca, helechos y cícadas (Wing et al. 1993). Sería una especie de bosque perennifolio de hoja ancha, en el que serían comunes muchos grupos tropicales actuales. Algunas de las angiospermas más comunes serían similares a *Castanea*, *Betula*, *Juglans*, *Ulmus*, *Zelkova*, proteáceas (sólo en el hemisferio sur), winteráceas, palmeras y otras monocotiledóneas. Las coníferas más abundantes eran las araucariáceas y las taxodiáceas. La diversidad floral de angiospermas fue muy alta en este bioma. Sin embargo, los elementos dominantes en

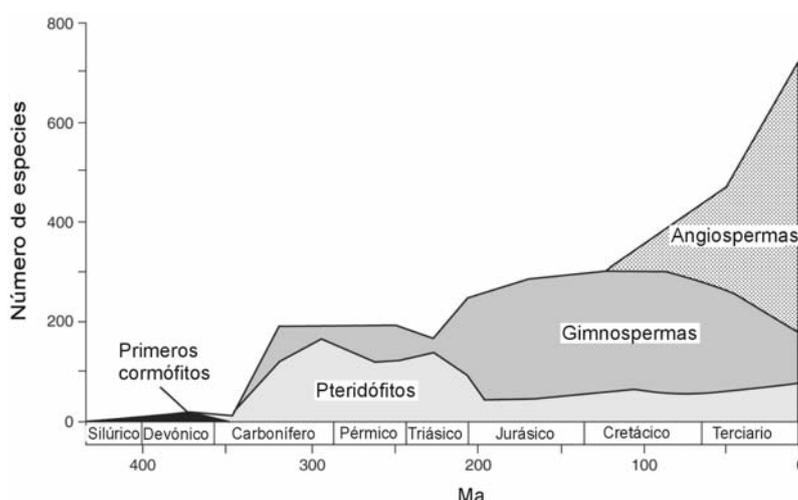


Figura 12.28. Aparición y expansión de las angiospermas a partir de 140 Ma. Niklas et al. (1983)

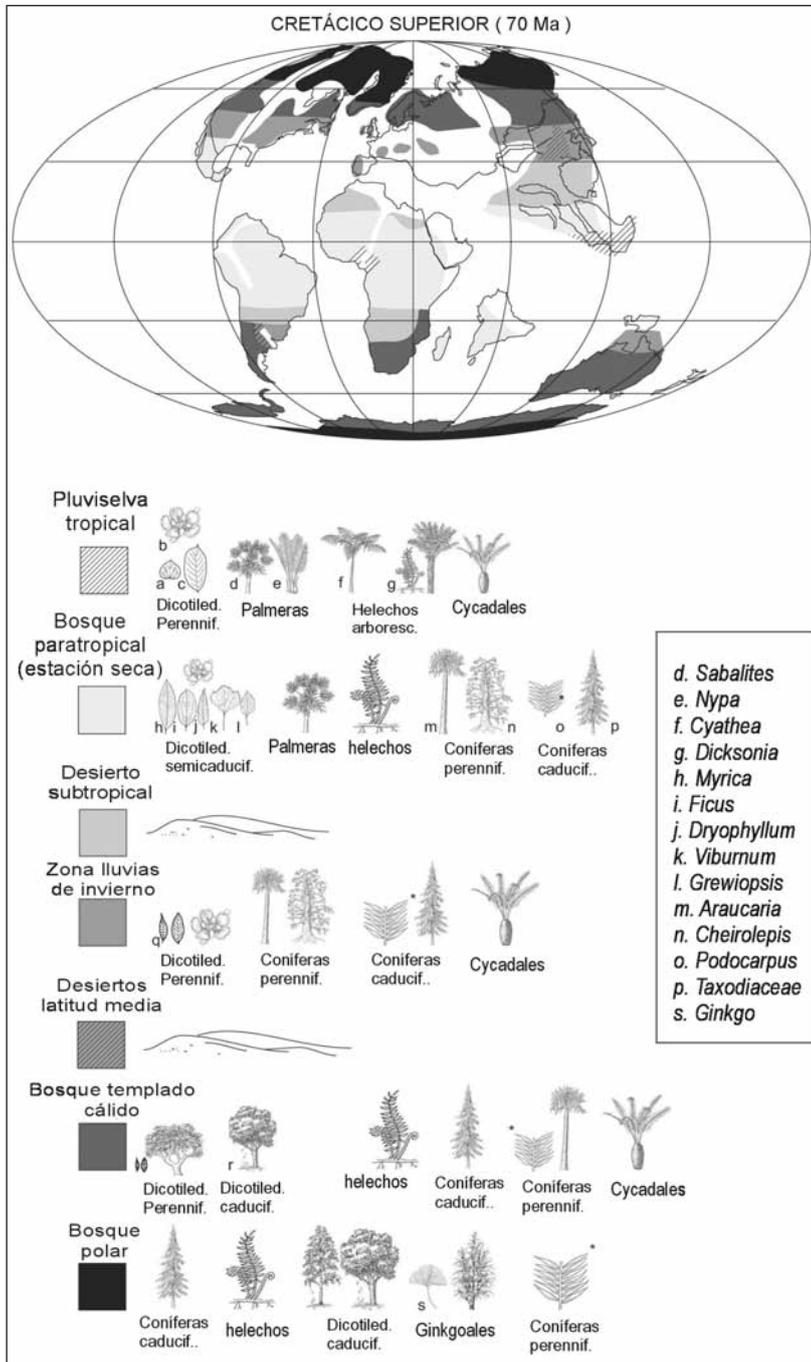


Figura 12.29. Biomas para el Cretácico Superior (84-65 Ma). Willis & McElwain (2002) y Proyecto *PaleoAtlas*

términos de cobertura no eran angiospermas (12%), sino helechos (49%) (Wing et al. 1992).

3. *Bioma de lluvias de invierno*. Entre 30 y 45 ° de paleolatitud. Sostuvo una menor diversidad florística que el anterior y se caracterizó por la presencia de dicotiledóneas, coníferas de hoja caduca y perenne, así como algunas cícadas. Es notable la baja proporción de monocotiledóneas. *Araucaria* era muy abundante, así como las queirolepidiáceas (Upchurch & Wolfe 1987). Las angiospermas

formarían un estrato arbustivo en estos bosques. En el hemisferio sur, había muchos helechos y ciertas familias de angiospermas como las lauráceas. Este bioma representa, como el mediterráneo actual, un área de transición entre los desiertos y los biomas húmedos de las zonas templadas.

4. *Bioma de desiertos subtropicales*. Hay evidencias de evaporitas en este contexto sedimentario, sobre todo en el norte de África, China y península del Yukatán, suroeste de África y sur de Sudamérica (Horrell 1991). No se han encontrado floras fósiles, aparentemente por problemas de preservación.

5. *Bosque paratropical (bioma tropical con lluvias de verano)*. Entre 0 y 25° de paleolatitud. Incluye la mayor parte de lo que hoy es África, Sudamérica y la India (Upchurch et al. 1999). El elemento dominante sería un bosque semicaducifolio tropical con monocotiledóneas y dicotiledóneas, helechos, coníferas (araucariáceas, queirolepidiáceas, podocarpáceas) y cícadas (Briggs 1995). En algunos puntos del hemisferio austral, es notable la abundancia de *Nothofagus*, proteáceas y podocarpáceas. El clima fue similar al de las sabanas actuales.

6. *Bioma de pluviselvas tropicales*. Estuvo más restringido territorialmente que en la actualidad; en particular en algunas regiones del actual oeste de África y

Malasia, posiblemente Somalia en el este de África y Colombia en Sudamérica. Esta región ecuatorial estaría dominada por arecáceas (Vakhrameev 1991), incluyendo algunas especies de *Nypa*. Aparte, habría proteáceas, abundantes helechos arborescentes y arbustivos (Meyen 1987). No habría coníferas, con la excepción de algunas araucariáceas en Malasia.

Si comparamos la vegetación del Cretácico Superior (~70 Ma) con la del Carbonífero Inferior (~360 Ma) (Fig. 10.31), Pérmico Medio (~267 Ma), Jurásico Inferior (~196 Ma) (Fig. 11.31) y Cretácico Inferior (~137 Ma), podemos observar que el bioma tropical estaría mucho más reducido o incluso ausente antes del Cretácico Superior (Ziegler et al. 1987). Por el contrario, la extensión de los bosques tropicales durante el Carbonífero Superior (~300 Ma) es mayor, llegando hasta casi los 25°, como ocurre hoy día. Curiosamente, durante el Carbonífero Superior también había dos placas polares, elevados gradientes latitudinales en la temperatura y baja concentración de dióxido de carbono atmosférico. Quizá estas características fueron requerimientos globales para el desarrollo de un extenso bosque tropical lluvioso. Y quizá el final del Carbonífero contenga episodios similares al actual y, por tanto, provechosos como análogos en los modelos de cambio global.

9. Especulaciones sobre el ancestro angiospérmico y el origen de la flor y el carpelo

9.1. Teoría euántica

Una argumentación que ha tenido gran prevalencia temporal es la producida por la escuela ranaliana a través de la “teoría euántica” (Arber & Parkin 1907, 1908, Bessey 1915). Según ésta, la flor de angiospermas derivaría de un estróbilo bisexual no ramificado que contiene, en disposición espiralada, tanto óvulos como órganos polínicos, de forma similar a las estructuras hermafroditas de algunas cicadeoidáceas (Fig. 12.30). Entre las angiospermas actuales, el arquetipo sería la flor “magnoliácea”, con numerosas piezas florales libres alrededor de un talamo convexo. De acuerdo con la teoría euántica, las flores más simples, es decir las anemófilas, serían derivadas por reducción de éste tipo básico.

La teoría euántica ha recibido apoyo a partir de los estudios de morfología comparada de angiospermas actuales, constituyendo parte del denominado paradigma ranaliano, el cual ha edificado muchos sistemas filogenéticos de clasificación de angiospermas de aceptación mundial (Thorne 1968, 1976, 1992, Sporne 1974, Walker 1975, Takhtajan 1980, Cronquist 1981, 1988).

9.2. Gamoheterotopía

Sergei V. Meyen (1936-1987), bien conocido por su trabajo enciclopédico sobre fósiles del Pérmico, también sugirió la existencia de un ancestro angiospérmico dentro de cicadeoidáceas, aunque por otra vía. Este autor elaboró una teoría que hacía intervenir un proceso complejo denominado *gamoheterotopía* (transferencia evolutiva de caracteres de un sexo a otro) (Meyen 1988).

En particular, Meyen propuso que el origen del gineceo era el microsporófilo de alguna williamsoniacea. Insistió también en las similitudes en el tipo de leño, la estructura de los estomas y el polen. Lamentablemente, el artículo de Meyen se publicó de forma póstuma y el autor no fue capaz de defender sus ideas del aluvión de críticas que llegaron tras la publicación de aquel artículo en 1988. Como veremos, el origen heterotópico del órgano bisexual de angiospermas forma parte de un planteamiento reciente (Frohlich & Parker 2000).

9.3. Teoría pseudántica

Una teoría alternativa fue formulada por la denominada escuela engleriana (Wettstein 1907) y se denomina “teoría pseudántica”. Considera la flor de angiospermas derivada de una flor unisexual gimnospérmica similar a la de *gnetales* (Fig. 12.30). Se basa en que los gnetófitos muestran más estructuras parecidas a las angiospermas que ningún otro grupo de gimnospermas: vasos en el xilema, estróbilos compuestos con pequeñas unidades florales, polen tectado, óvulo rodeado de algún tipo de cubierta, prolongación micropilar a semejanza del estilo, fuerte reducción gametofítica, a veces hojas anchas y reticuladas, etc.

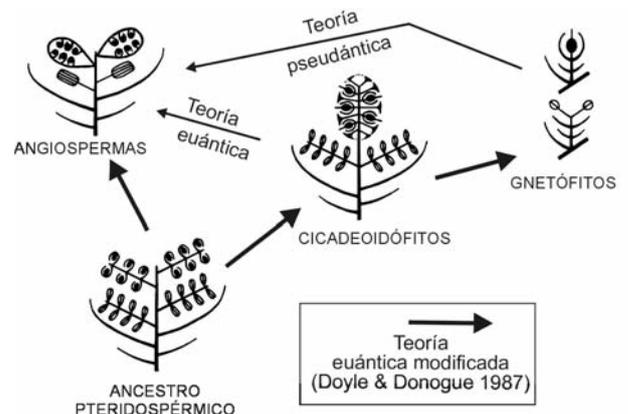


Figura 12.30. Teorías tradicionales para el origen de las angiospermas

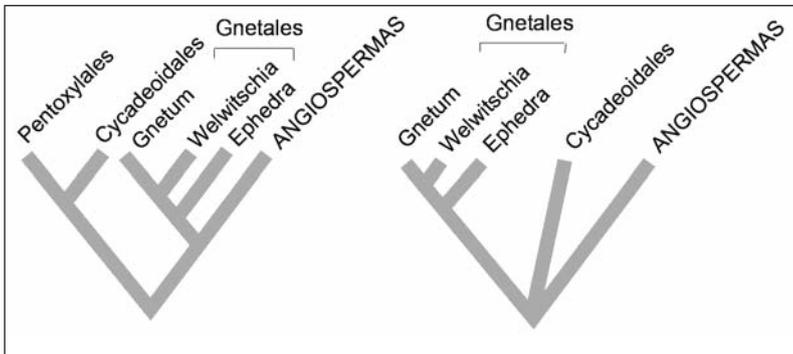


Figura 12.31. Relaciones filogenéticas para las pteridospermas, angiospermas, gnetales y cycadeoidales, según Crane (1985) (izquierda) y Doyle et al. (1994) (derecha)

De acuerdo con este concepto, el arquetipo estaría en la flor de hamamélidas, que es pequeña, anemófila y con una fuerte reducción en el número de piezas florales. El estróbilo compuesto de gnetales sería homologable con la inflorescencia de hamamélidas. Así, las flores tipo *Magnolia* derivarían por agregación de unidades unisexuales, es decir, constituirían "pseudantos". Ello también implicaría que las primeras angiospermas serían polinizadas por el viento y que la polinización por insectos aparecería después.

9.4. Teoría euántica modificada y ancestros pteridospérmicos

Tanto la teoría euántica como la pseudántica se han visto superadas por los descubrimientos de las últimas décadas. Casi todos los autores coinciden ahora en que los gnetófitos y las angiospermas deben haber evolucionado paralelamente y que las estructuras tradicionalmente homologadas no son en realidad homólogas sino el resultado de la convergencia. Por ejemplo, se ha demostrado que los vasos del xilema se originan desde traqueidas diferentes en cada grupo (Hughes 1994). Las razones para el rechazo de las relaciones entre angiospermas y cicadeoidales son menos claras, ya que la anatomía del xilema es similar y la teoría de la flor magnoliácea como primitiva tiene muchos argumentos de apoyo.

Un fallo aducido para ambas teorías es el de que las estructuras a homologar, tanto en gnetales como en cicadeoidales, están excesivamente especializadas y quizá resultaría más lógico bus-

car el ancestro dentro del registro fósil precedente, es decir en pteridospermas (Fig. 12.30). Lo que se denominó "teoría euántica modificada" no era más que una búsqueda del ancestro entre las pteridospermas mesozoicas (Long 1977), o incluso en el Pérmico a través de las glosopteridales (Melville 1983). El carpelo, como ya hemos comentado, derivaría por expansión, plegamiento y cierre del raquis del esporófilo.

Se podría sugerir que estos órdenes (caitoniales, glosopteridales, peltaspermales, coristospermales, etc) deberían ser descartados por su polen gimnospérmico (sacato); sin embargo se ha comprobado que la pérdida de esta condición es relativamente sencilla: los pólenes de taxodiáceas o de cupresáceas no son sacatos, pero derivan de palinomorfos con uno o dos sacos aeríferos (Erdtman 1971, Traverse 1988).

Las *glosopteridales* (Fig. 11.8) fueron consideradas como candidatos óptimos por algunos paleobiólogos (Gould & Delevoryas 1977) a partir del descubrimiento de semillas envueltas parcialmente por un megasporófilo, recordando algunos carpelos semiabiertos de angiospermas (Fig. 12.32). Las glosopteridáceas son el primer grupo de plantas en el que la presión por el "cierre del megaesporófilo" parece tener una consecuencia morfológica registrada. El problema esencial para esta relación es el enorme hiato biocronológico que separa los dos grupos (Fig. 12.36), hiato que no sería tal si aceptamos

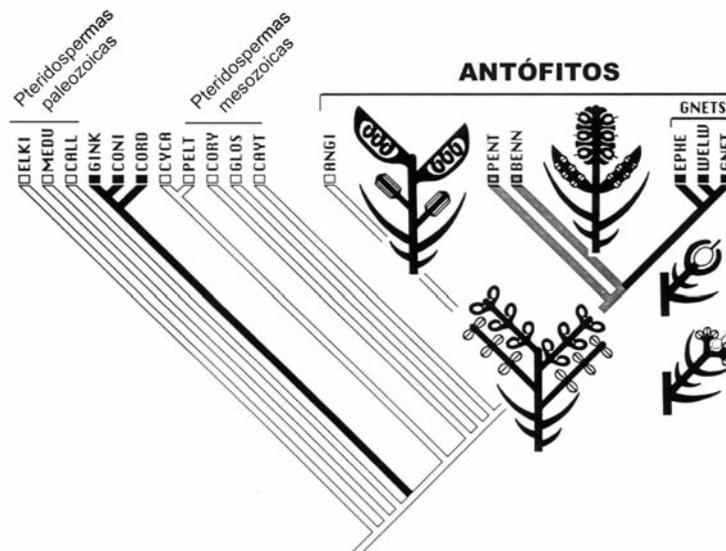


Figura 12.32. Concepto de antéfito ilustrado en un cladograma. Doyle & Donogue (1993)

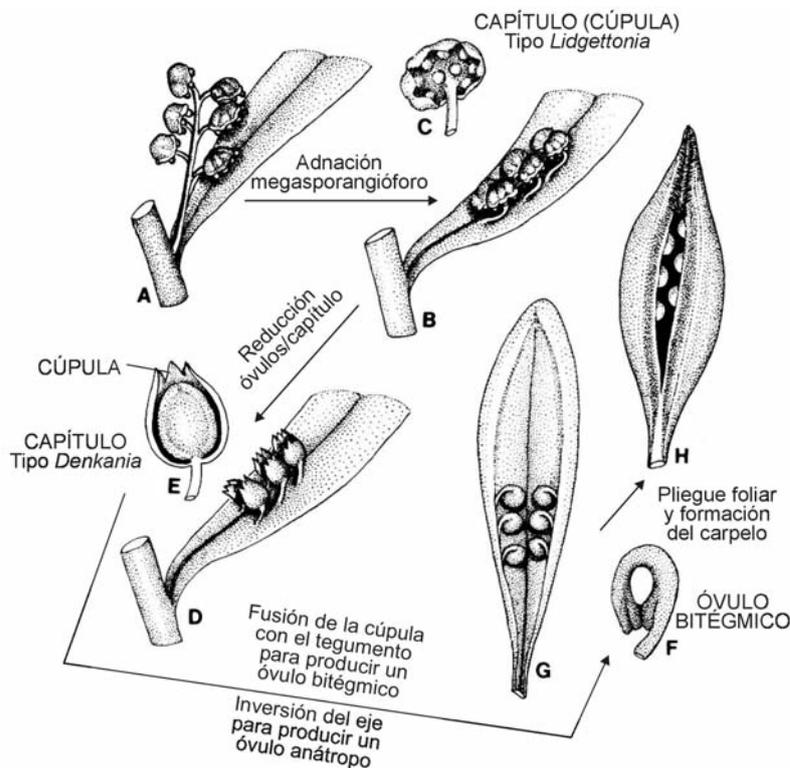


Figura 12.33. Hipótesis de aparición del carpelo angiospérmico desde ancestros en Glossopteridales. Basado en Stebbins (1974) y Retallack & Dilcher (1981)

las hipótesis del reloj molecular (Martin et al. 1989).

Históricamente, el grupo que ha recibido mayor atención han sido las *caitoniáceas* (Fig. 11.10). Este grupo incluye mayormente fósiles de la Antártida, Polonia y Gran Bretaña (Hugues 1994). La evolución de sus cúpulas plurispérmicas cerradas podría ligarse al origen del carpelo. El problema principal, como ya comentamos sería la homología del segundo tegumento ovular que caracteriza a las angiospermas primitivas. Doyle & Donogue (1986) han sugerido que el segundo tegumento sería homólogo de la cúpula tras la oligomerización de los óvulos incluidos en la misma (Fig. 12.32). El carpelo, para estos autores, se originaría por aplastamiento del raquis del megasporófilo. Otra ventaja de las *caitoniáceas* como candidato preangiospérmico es la presencia de un largo tubo micropilar que podría haber derivado en un estilo. Además, las hojas son reticuladas y los microesporófilos se asemejan fuertemente a los estambres, mientras que el polen sacato presenta un sulco similar al del grupo MTC (Hugues 1994).

Otros fósiles de presumible relación con angiospermas se asignan a peltaspermáceas, coristospermáceas (Fig. 11.9), o incluso géneros de afinidad incierta como *Dirhopalostachys*

(140 Ma) del Cretácico Inferior de Asia. Este género presenta cúpulas monospermas semi-cerradas. Igualmente interesante es *Ktalenia*, del Aptiense de Argentina, con cúpulas que presentan brácteas, dos semillas y un corto pico nucelar (Fig. 11.9). La "infrutescencia" de *Ktalenia*, para algunos una coristospermácea (Frohlich & Parker 2000), parece indehiscente y guarda gran parecido con la de *Caytonia*.

9.5. Relaciones con plantas productoras de *Classopollis*.

En principio, hay pocas similitudes morfológicas entre angiospermas y plantas fósiles como *Hirmeriella*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, o *Frenelopsis*, la mayor parte de las cuales han sido clasificadas dentro de la familia Cheirolepidaceae (Fig. 12.34), supuestamente coníferas primitivas próximas a Voltziales

(Fig. 11.18). En general, estos fósiles muestran hojas escuamiformes en espiral, conos ovulíferos con escamas y conos masculinos con sacos peltados.

El interés de las queirolepidáceas en una discusión sobre el origen de angiospermas estriba en la presencia común la producción de *Classopollis*, un tipo polínico mesozoico sin contrapartida actual. *Classopollis* mezcla rasgos de pteridófitos (apertura trileta proximal), gimnospermas (endexina lamelar) y angiospermas (ectexina con elementos de disposición radial), junto con características propias. En particular, presentaba un surco ecuatorial en forma de anillo y un criptoporo en posición distal (Fig. 12.34).

Se ha observado la deposición de esporopolenina en la superficie externa de la exina de *Classopollis* y los orbículos resultan ser característicamente angiospérmicos: su ornamentación se asemeja a la exínica (Taylor & Albin 1984). *Classopollis* muestra una notable evolución mesozoica, dando una secuencia temporal de tres palinotipos que difieren en la morfología externa y en la estructura de la exina (Fig. 12.34). Una observación interesante es la de granos de polen de *Classopollis* germinando sobre las escamas seminíferas. Se ha sugerido

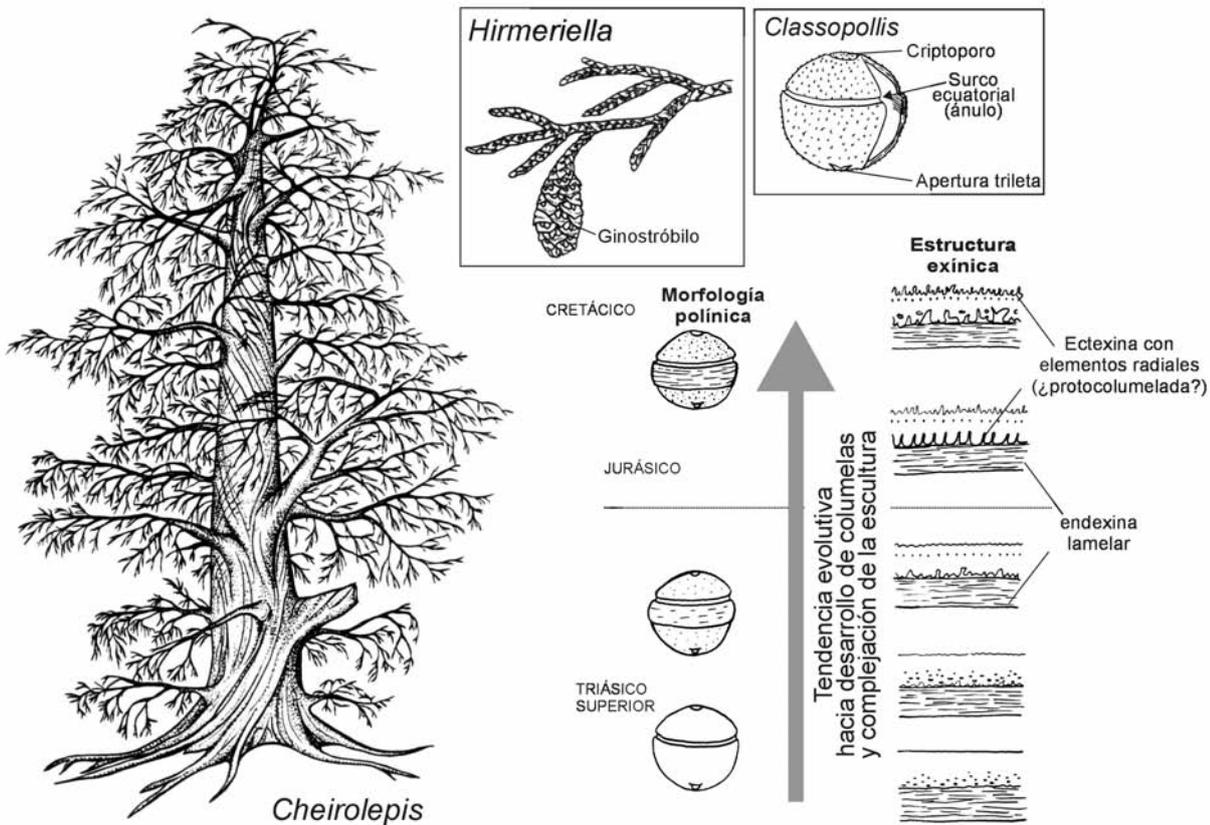


Figura 12.34. Plantas productoras y biocronología de *Classopollis*. Hugues (1994), Thomas & Spicer (1987)

la existencia de proteínas de reconocimiento en la exina de estas plantas (Thomas & Spicer 1987), lo cual podría asociarse a la aparición (por vez primera) de sistemas de incompatibilidad del tipo polen-estigma. *Classopollis* aparece siempre en paleolatitudes elevadas y los macrofósiles asociados poseen cutículas inusualmente gruesas. Para muchos autores, ésto evidenciaría la vida vegetal bajo condiciones de aridez (para revisión, ver Hugues, 1994).

9.6. Gigantopteridales

Los especímenes fósiles de gigantopteridales provienen del Pérmico y, en menor grado, del Triásico del sureste asiático, principalmente de China, así como de algunas localidades de Texas y Oklahoma, en Estados Unidos (Li et al. 1994). El rasgo distintivo es el gran tamaño de las hojas, a pesar de su extraordinaria variabilidad morfológica y anatómica. Se trata de un grupo tradicionalmente situado entre los helechos o pteridospermas y entre los cuales se encuentran muchas plantas lianoides propias de pluviselvas.

Asama (1988) propuso que los gigantopteris podrían ser los ancestros de las angiospermas, basándose en la anatomía foliar y caulinar de la especie *Gigantonoclea fukienensis*, la cual presentaba vasos en el xilema, estomas paracíticos y varios grados de nerviación reticulada. Posteriormente, estas características se han observado en unas cuarenta especies (Li & Taylor 1999), pero en ningún caso han aparecido asociadas a estructuras reproductoras, ni siquiera en especímenes permineralizados de gran calidad.

En la búsqueda de evidencias fósiles precretácicas, Hongqi Li ha trabajado intensamente sobre la hipótesis del reloj molecular (Martin et al. 1989, Li et al. 1989, Qiu et al. 1999), apoyándose muy a menudo en el registro de gigantopteris. La sugerencia merece el esfuerzo investigador adecuado, pero no hay de momento angiospermas fósiles en el Triásico ni en el Jurásico, que permitan salvar el hiato cronológico que separa el registro de gigantopteris (la mayoría entre 250-290 Ma). Hay que tener en cuenta que no está claro que los fósiles triásicos no sean gnetófitos (Li & Taylor 1999).

9.7. Las ideas “heréticas” de Meeuse

Buena parte de las teorías que, sobre el origen de angiospermas, han encontrado el beneficio de la publicación científica durante el siglo XX, incluyen ciertas dosis de prejuicio ranaliano, en el sentido de aceptar como premisa el carácter antiguo de las magnoliáceas y la importancia de la bisexualidad de cicadeoidófitos o el carácter vestigial de la unisexualidad de los gnetófitos. Pero lo más llamativo es que cualquier revisión del tema trasluce una premisa indiscutible: el síndrome angiospérmico es de tanta importancia que todas las angiospermas derivarían de un mismo ancestro, es decir, serían monofiléticas. En otras palabras, sería tal la irrepitibilidad del evento que no podría haber ocurrido más que una sola vez.

Algunos autores, como V.A. Krassilov, han manifestado desde el principio su rechazo a esa premisa, abogando por un origen polifilético para las angiospermas (Krassilov 1977). Quizá A.D.J. Meeuse, profesor de la Universidad de Amsterdam, que se catalogó a sí mismo como un “disidente” (Meeuse 1987), sea uno de los más encarnizados partidarios de esta línea de pensamiento. Sobre bases hipotéticas, Meeuse (1963) postuló que las angiospermas habrían evolucionado desde un ancestro heterogéneo y que las magnólidas y hamamélidas serían sólo algunas de las muchas líneas derivadas de este complejo. Dotado de fino sentido del humor, llegó a ridiculizar gráficamente las ideas de Arber y Parkin (Meeuse 1972). Durante la década de los setenta, su caricatura del *Nonsensanthus arber-parkeri* (“el sin-sentido de Arber y Parkin”) y de la “venerada flor de *Magnolia*” (Fig. 12.35) le valieron el calificativo de indeseable en los círculos editoriales más poderosos y, con posterioridad, tuvo que editar personalmente numerosos trabajos. Este autor, además, rechazó la teoría foliar para el origen del carpelo (Meeuse 1982). El trabajo de Meeuse se desarrolló a través de numerosos artículos, de forma dispersa y en cierto modo, confusa para los lectores. Algunas de sus conclusiones podrían sintetizarse en los siguientes términos:

- Con los datos disponibles, no hay nada que pueda servir para rechazar categóricamente la pleiofilesis de las angiospermas.
- Las flores no tienen por qué ser estructuras derivadas de un sólo eje foliar (*teoría estrobilar*). Resulta más coherente una estructura ancestral pluriaxial (*teoría del antocormo*).

- Las flores primitivas son anemófilas o incipientemente entomófilas.
- El carpelo sería homólogo de la cúpula ovulífera de pteridospermas.
- La diclinia (unisexualidad) es anterior a la monoclinia (bisexualidad).
- Familias como las clorantáceas, winteráceas o trocodendráceas serían claramente más primitivas que las magnoliáceas.

Las ideas de Meeuse son el resultado de un profundo conocimiento de la morfología espermatofítica, pero no han tenido demasiada aceptación por la heterogeneidad de soluciones propuestas, y porque no resultan fácilmente contrastables ni son tan intuitivas como las que derivan del cuerpo ranaliano. No obstante, su influencia como “abogado del diablo” ha determinado una visión actual mucho más crítica de los conceptos clásicos.

No sería justo olvidar que Meeuse fue uno de los primeros botánicos en rechazar explícitamente la homología del saco embrionario angiospérmico con el arquegonio. No obstante, introduce una interesante sugerencia: la de que las sinérgidas puedan ser una especie de vestigio del cuello arquegonial (Meeuse 1987). Respecto a los arquegonios, habrían dejado de ser funcionales con la endosporia gametofítica y, de hecho, en algunas gimnospermas supondrían un obstáculo para una reproducción rápida, presentándose éstas como competitivamente inferiores a las angiospermas.



Figura 12.35. *Nonsensanthus arber-parkeri* (“el sin-sentido de Arber y Parkin”): ridiculización de Meeuse (1987) sobre la “venerada” flor magnoliácea del paradigma ranaliano y la teoría euántica

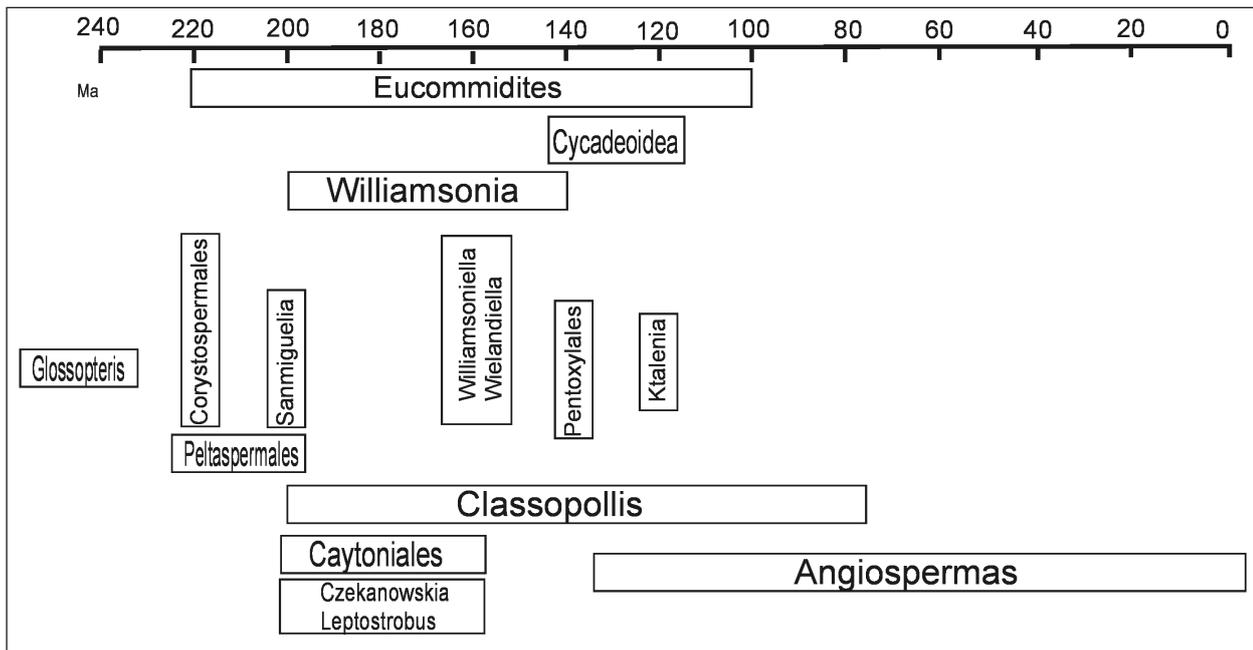


Figura 12.36. Distribución cronológica de algunos de los principales grupos aducidos como ancestros angiospérmicos

9.8. Auge y declive del concepto cladístico de antófito

Especialmente en la última década, se ha impuesto la publicación de los estudios filogenéticos de angiospermas basados en análisis cladísticos, mayormente con caracteres de plantas actuales. El principio de parsimonia, aplicado a bases de datos morfológicas y/o moleculares, casi siempre concluye de forma categórica en la monofilesis de angiospermas. Hasta hace unos años, las hipótesis predominantes incluían cierto apoyo para el *concepto de antófito*, es decir, sugerían la existencia de relaciones recientes entre las angiospermas, cicadeoidófitos, gnetófitos (Doyle et al. 1994, Crane et al. 1995) (Figs. 12.30, 12.32). En otras palabras, *las angiospermas derivarían de ancestros comunes a cicadeoidales y/o gnetales, a veces incluyendo dos grupos extinguidos, Pentoxylon y Czekanowskia* (Fig. 11.11).

Las pentoxilales admiten un encaje cronológico interesante con el comienzo de las angiospermas, hace unos 140 Ma. Los órganos reproductores, con una infrutescencia “angiospérmica” y polen monosulcado no-sacato son rasgos de peso cladístico considerable. El complejo

Czekanowskia-Leptostrobus es un poco anterior (200-160 Ma) y ha sido a menudo más relacionado con ginkgófitos debido a los tipos foliares (Taylor & Taylor 1993). Sin embargo, *Czekanowskia* proporciona evidencias exclusivas de suturas “carpelares” provistas de papilas, sobre las cuales se han encontrado granos de polen del grupo MTC.

Durante los últimos años, los datos moleculares han convergido rápidamente para rechazar la hipótesis antofítica en favor de la monofilesis de las gimnospermas actuales (Figs.

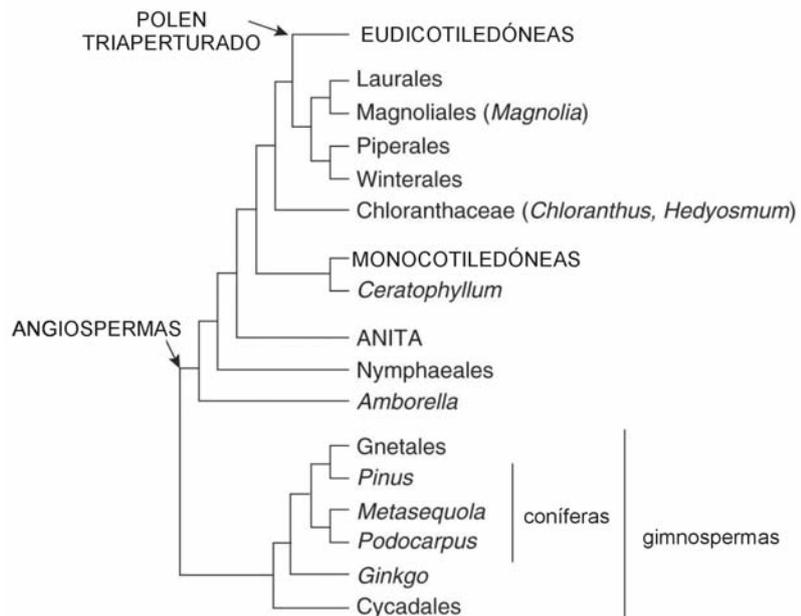


Figura 12.37. Árbol filogenético basado en estudios moleculares. Según Qiu et al. (1999)

12.37, 12.41, 12.48). Esta conclusión surge de estudios con genes de mitocondrias, cloroplastos y núcleo (Qiu et al. 1999, Soltis et al. 1999, Winter et al. 1999, Bowe et al. 2000, Chaw et al. 2000, Rydin et al. 2002). El hecho de que las gimnospermas y las angiospermas aparezcan como grupos hermanos replantea con fuerza la idea de una evolución críptica precretácica, porque está claro que el origen de las gimnospermas se sitúa, como mínimo, en el Carbonífero Inferior, hace unos 350 Ma.

9.9. Teoría de Frohlich (“the mostly male theory”)

La teoría andrógena (*mostly male theory of flower origin*: Frohlich & Parker 2000, Frohlich 2002) constituye la primera explicación evolutiva para el origen de la flor que integra las evidencias filogenético-moleculares, morfológicas y paleobotánicas. Dentro de la familia coristospermáceas, se ha observado que las estructuras portadoras de microsporangios en géneros como *Pteroma* o *Pteruchus*, se disponían helicoidalmente sobre un eje central (Fig. 11.9), del mismo modo que en la flor angiospérmica.

La teoría de Frohlich implica la intervención de la *heterotopía* para reducir el hiato morfológico que se da entre las angiospermas y las coristospermáceas. La mayoría de los géneros de esta familia son triásicos y sólo dos superan la frontera T-J, *Ktalenia*, del Aptiense (para muchos no es una coristospermácea), cuyas estructuras masculinas no se conocen, y *Pteroma*, descrita de la flora jurásica de Yorkshire (Taylor & Taylor 1993).

La teoría sugiere que *existiría una situación génica ancestral con la posibilidad de producir*

óvulos heterotópicamente a través de una mutación homeótica. Los óvulos ectópicos producidos sobre microsporófilos habrían sido sometidos a presiones de selección positiva, ya que al producir gotas apicales, habrían atraído a los polinizadores. Después tendría lugar la producción de semillas, la desaparición de los microsporangios “competidores” sobre el microsporófilo, y el cierre de éste en un carpelo para evitar la depredación de los óvulos, tal y como ya ocurría en las estructuras megasporofíticas de coristospermáceas (Fig. 12.38).

Las evidencias que apoyan esta teoría son las siguientes:

- (1) Estudios filogenéticos y funcionales sobre el complejo génico FLORICAULA/LEAFY (LFY), un factor de transcripción homeótica clonado inicialmente para *Antirrhinum* y *Arabidopsis* y estudiado después en otras angiospermas, gnetales, coníferas, *Ginkgo* y cícadas (Frohlich & Parker 2000). LFY existe como copia simple en todas las angiospermas y doble en las gimnospermas (el parólogo es NEEDLY, simplificado Ndly), y se expresa en los primordios foliares y caulinares a nivel apical. Su expresión puede verse afectada por varios factores, algunos de los cuales determinan el desarrollo de flores. Las diferencias nucleotídicas producen un árbol filogenético (Fig. 12.39) congruente con el rechazo de la hipótesis del antófito (Donogue & Doyle 2000) y la aceptación de la monofilesis de gimnospermas (Bowe et al. 2000). En la secuencia, resulta fundamental la intervención de *un evento de duplicación de LFY en el origen de los espermatófitos*. Lo que ocurre en las gimnospermas y en las angiosper-

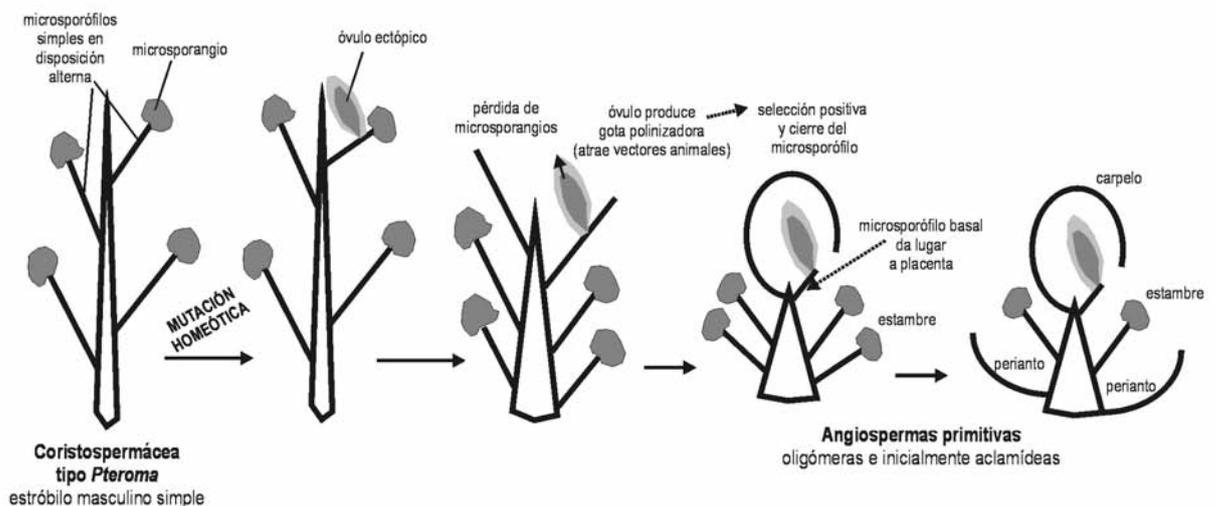


Figura 12.38. Teoría andrógena de Frohlich (2002) para el origen de la flor bisexual angiospérmica

mas con flores unisexuales es que una de las copias no se expresa o lo hace de forma esporádica produciendo “monstruos” con ovarios o estambres ectópicos.

- (2) Estudios teratológicos sobre LFY demuestran que *los óvulos ectópicos se producen con facilidad*. En muchas situaciones, los carpelos, siendo deformes, producen óvulos fértiles (Gocal et al. 2001). En otras situaciones, los óvulos ectópicos fértiles son frecuentes en angiospermas (Baum 1998, Kaplan 2001), gimnospermas actuales como *Ginkgo* (Rothwell 1987) (Fig. 11.14) y recientemente se han descubierto en los órganos polínicos de una pteridosperma cupulada del Paleozoico, *Pullaritheca longii* (Bateman & DiMichele 2002). Sin embargo, *no se conocen casos de microsporangios que aparezcan ectópicamente*. Los microsporangios aparecen sólo sobre microsporófilos o en los estambres.
- (3) El caso de *Gnetales* proporciona un escenario actualista para la teoría andrógena. En *Welwitschia*, los órganos reproductores masculinos producen un óvulo central (Fig. 11.20), el cual siendo estéril, exuda una gota polinizadora que atrae a los insectos y favorece la diseminación del polen. Por otro lado, se ha observado que, en este género, LFY presenta también un parálogo Ndly (Frohlich & Parker 2000).
- (4) En el registro fósil, las coristospermáceas cumplen algunos de los prerrequisitos adecuados como ancestro angiospérmico. Su estructura masculina presentaba microsporófilos simples, no ramificados, no lobulados y dispuestos en espiral sobre un tallo. Los óvulos no se presentan sobre estructuras foliares, por lo tanto no representan una buena contrapartida para el carpelo. Sin embargo, los óvulos ectópicos que se presentan en la superficie superior del microsporófilo de *Pteruchus* y *Pteroma* (Yao et al. 1995) representan un magnífico antecedente.

9.10. Cómo las plantas terrestres “apren-dieron su abecedario floral”: papel de los

genes MADS-box en el origen evolutivo de las flores

La teoría de Frohlich requiere una comparación más detallada con estudios sobre la expresión de genes similares, así como con una búsqueda más amplia del registro fósil de teratologías.

Los avances recientes en filogenética molecular de los espermatófitos siguen incidiendo sobre la hipótesis de que las angiospermas son un grupo hermano de las gimnospermas y que éstas son monofiléticas, en contra de la visión antofítica tradicional. Los briófitos y pteridófitos carecen de ortólogos para los genes que determinan la identidad de los órganos florales. Sin embargo, las gimnospermas actuales sí que los poseen. Los denominados *genes de la clase B* (genes pertenecientes al sistema homeótico MADS-box) tienen un grupo hermano entre las gimnospermas (*B-sister*) (Fig. 12.39).

Theiben et al. (2002), a través de una teoría similar a la de Frohlich (2002) (*out-of-male theory of flower origins*), sugieren que el sistema genético para la especificación de la identidad de órganos reproductores en la flor angiospérmica fue incorporado durante la evolución de un sistema ancestral relacionado funcionalmente, más bien que establecida de

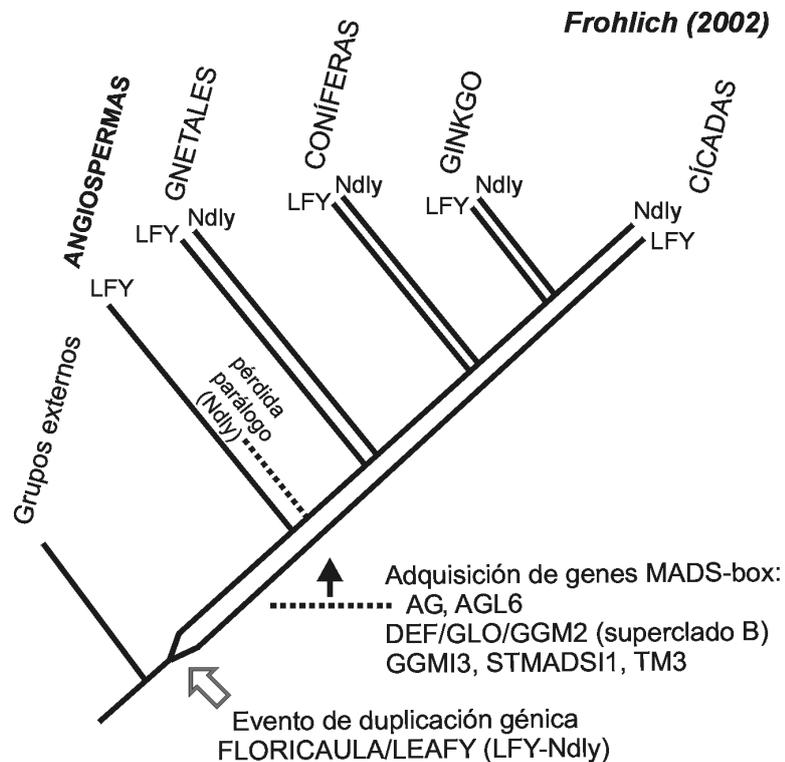


Figura 12.39. Cladograma relativo a la distribución de FLORICAULA/ LEAFY entre los espermatófitos. Relaciones basadas en Frohlich & Parker (2000)

novo. Este sistema habría estado ya presente en el último ancestro común de todos los espermatófitos, hace más de 300 Ma, y pudiera haber estado implicado en la determinación sexual y especificación de los órganos reproductores.

Para Theiben et al. (2002), el origen no habría de ser necesariamente un cono masculino, existiendo dos o tres posibilidades adicionales. Una primera flor simple, aclamídea y hermafrodita puede haberse originado bien desde un cono masculino o femenino en un ancestro gimnospermo, por reducción de la expresión, o por aparición ectópica de un gen de clase B, o por cambios antagónicos en genes *B-sister*. El perianto se habría originado después del hermafroditismo. Así mientras que la teoría androgénica sugiere que los órganos femeninos (óvulos) son siempre ectópicos en los conos masculinos, la teoría de Theiben et al. (2002) sugiere un gama hipotéticamente más amplia de cambios espaciales en la expresión de genes MADS-box (B o *B-sister*), algunos de los cuales podrían implicar heterotopías, pero no necesariamente.

En cualquier caso, ambas teorías son enormemente atractivas porque pueden ser sometidas a experimentación por los métodos de la biología molecular (clonación, determinación de pautas de expresión, establecimiento de interacciones génicas). Convendría, pues, practicar estos procedimientos en todos los grupos de gimnospermas actuales y en un número mayor

de grupos de angiospermas (*Floral Genome Project*: Soltis et al. 2002). Esta información puede servir de base para la elaboración y contraste de hipótesis filogenéticas desde una amplia gama de grupos basales de embriófitos. Destaquemos como conclusión, que *al nivel genético molecular, el origen de la flor parece menos abominable de lo que la morfología y la paleontología han venido sugiriendo durante más de un siglo.*

10. Árboles filogenéticos y sistemas recientes de clasificación de angiospermas

Según Cronquist (1988), las principales características de la filogenia de las angiospermas son las siguientes:

- (1) carácter basal de la subclase Magnoliidae
- (2) evolución temprana de Hamamelidae, un grupo que se especializó en la polinización anemófila durante el Cretácico Inferior y Medio y declinaría en el Cretácico Superior
- (3) la subclase Dilleniidae tendría su origen en Magnoliidae, con el orden apocárpico Dilleniales formando el puente de unión entre las dos subclases. Theales constituiría el núcleo central desde donde habrían derivado el resto de órdenes
- (4) la subclase Rosidae habría seguido una evolución paralela a Dilleniidae a partir de Magnoliidae, de ahí la ausencia de caracteres diferenciales sólidos entre ambas subclases. Rosales sería el grupo más arcaico, de donde habrían derivado el resto de órdenes de rósidas
- (5) los ancestros de la subclase Asteridae habría que buscarlos entre Rosales
- (6) las monocotiledóneas (Liliopsida) derivarían de Magnoliopsida primitivas

Acogidos con entusiasmo en numerosos laboratorios de investigación, los estudios recientes de sistemática de angiospermas, basados en la metodología cladística, han venido a cuestionar esquemas taxonómicos bien asentados en el mundo académico (APG 1998, Bremer et al. 1998, Qiu et al. 1999, 2000, 2001, Soltis et al. 1999, Savolainen et al. 2000, Zanis et al. 2002) (Figs. 12.41-12.45)

Los trabajos de Barkman et al. (2000), Qiu et al. (1999, 2000) y Soltis et al. (1999) establecieron las bases definitivas para aceptar que

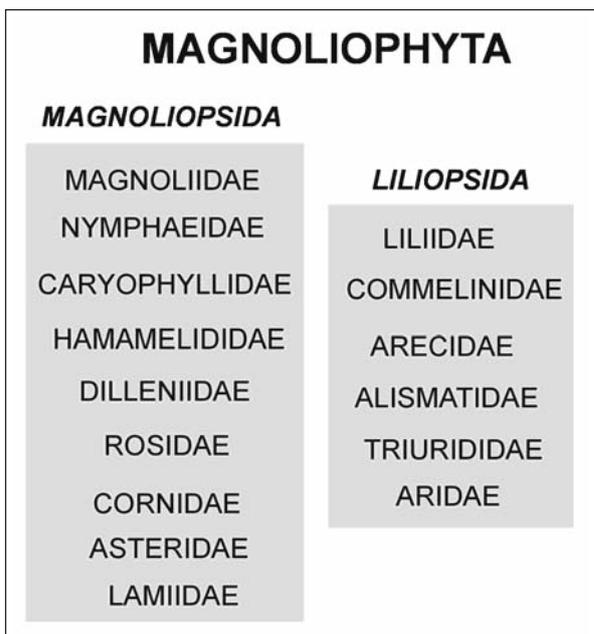


Figura 12.40. Sistemática de angiospermas en Takhtajan (1996)

Amborella trichopoda, la única especie viviente de Amborellaceae (Laurales), representa el clado más primitivo de las plantas con flores. *Amborella* es un pequeño arbusto dioico y perennifolio que vive en condiciones esciéfilas dentro de los bosques montanos de Nueva Caledonia, en el Pacífico meridional. La posición filogenética de este género no se deduce solo de los estudios moleculares (Zanis et al. 2002) sino también del tipo de sistema vascular (Feild et al. 2000), ontogenia del endospermo (Floyd & Friedman 2001) y otros rasgos embrio-

lógicos (Tobe et al. 2000), polen (Hesse 2001) y morfología ovular (Yamada et al. 2001). *Amborella* presenta traqueidas, hojas enteras, un perianto homoclamídeo con 5-13 tépalos, numerosos estambres en 3-5 verticilos, 5-8 carpelos uniovulados con márgenes incompletamente cerrados, placentación marginal y fruto en polidrupa.

Amborella estaría muy relacionada con un grupo de angiospermas primitivas formado por Nymphaeaceae, Illiciaceae, Trimeniaceae, Schisandraceae y Austrobaileyaceae, que en

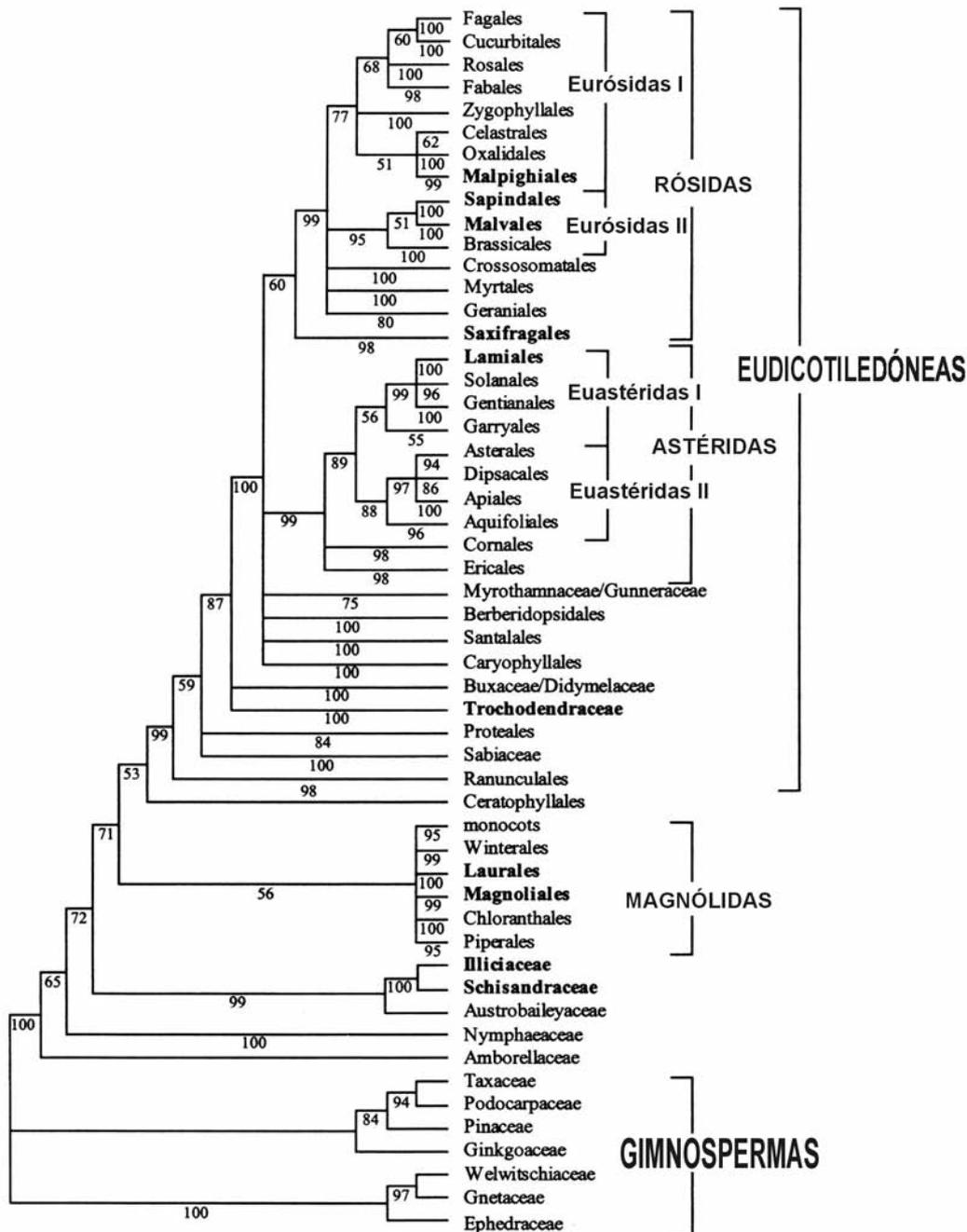


Figura 12.41. Resumen del árbol filogenético de angiospermas basado en los análisis de secuencias rbcL, atpB y 18S rDNA. Soltis et al. (1999). En negrita se representan los clados que incluyen familias de origen supuestamente poliploide

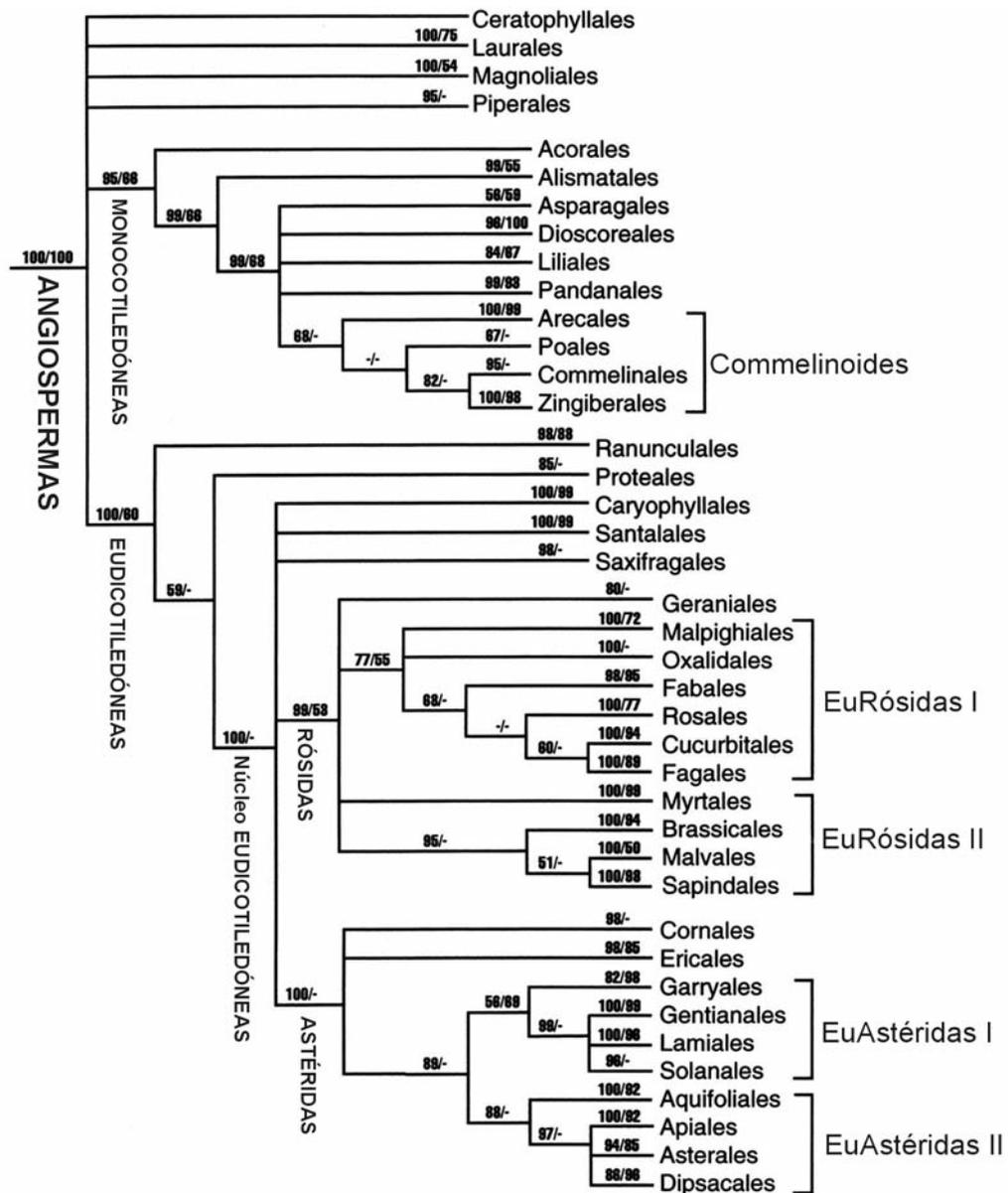


Figura 12.42. Relaciones filogenéticas entre los órdenes de angiospermas. *Angiosperm Phylogeny Group* (APG, 1998)

conjunto, es coloquialmente referido como ANITA (Fig. 12.37). Las relaciones internas entre estas familias primitivas de angiospermas son complicadas y están siendo objeto de continuos “retoques” (<http://www.flmnh.ufl.edu/Angiosperm.html>) (Les et al. 1991, Loconte & Stevenson 1991, Loconte 1996, Wing & Boucher 1998, Qiu et al. 2000, 2001)

Los cladogramas rompen ahora con la tradicional división de las angiospermas en monocotiledóneas y dicotiledóneas. Las monocotiledóneas y las eudicotiledóneas (polen triaperturado o derivado de éste) constituirían dos grupos monofiléticos, cuya evolución habría discorrido en paralelo con *Amborella*, ANITA o ITA (Zanis et al. 2002). Por añadidura, el concepto

convencional de magnólida, como ocurre con las demás subclases de Cronquist y Takhtajan, queda diluido, apareciendo aquéllas como un grupo heterogéneo.

En la sistemática APG (1998) (*Angiosperm Phylogeny Group*), las eudicotiledóneas basales comprenderían los órdenes Caryophyllales (incluyendo no sólo las familias tradicionales sino también otras como droseráceas, tamari-cáceas, plumbagináceas, poligonáceas o nepentáceas), Santalales, Saxifragales, Ranunculales (incluyendo papaveráceas) y Proteales (incluyendo platanáceas). Las hama-mélicas y dilénidas de Cronquist o Takhtajan aparecerían como grupos artificiales, con elementos repartidos entre Eudicotiletóneas basa-

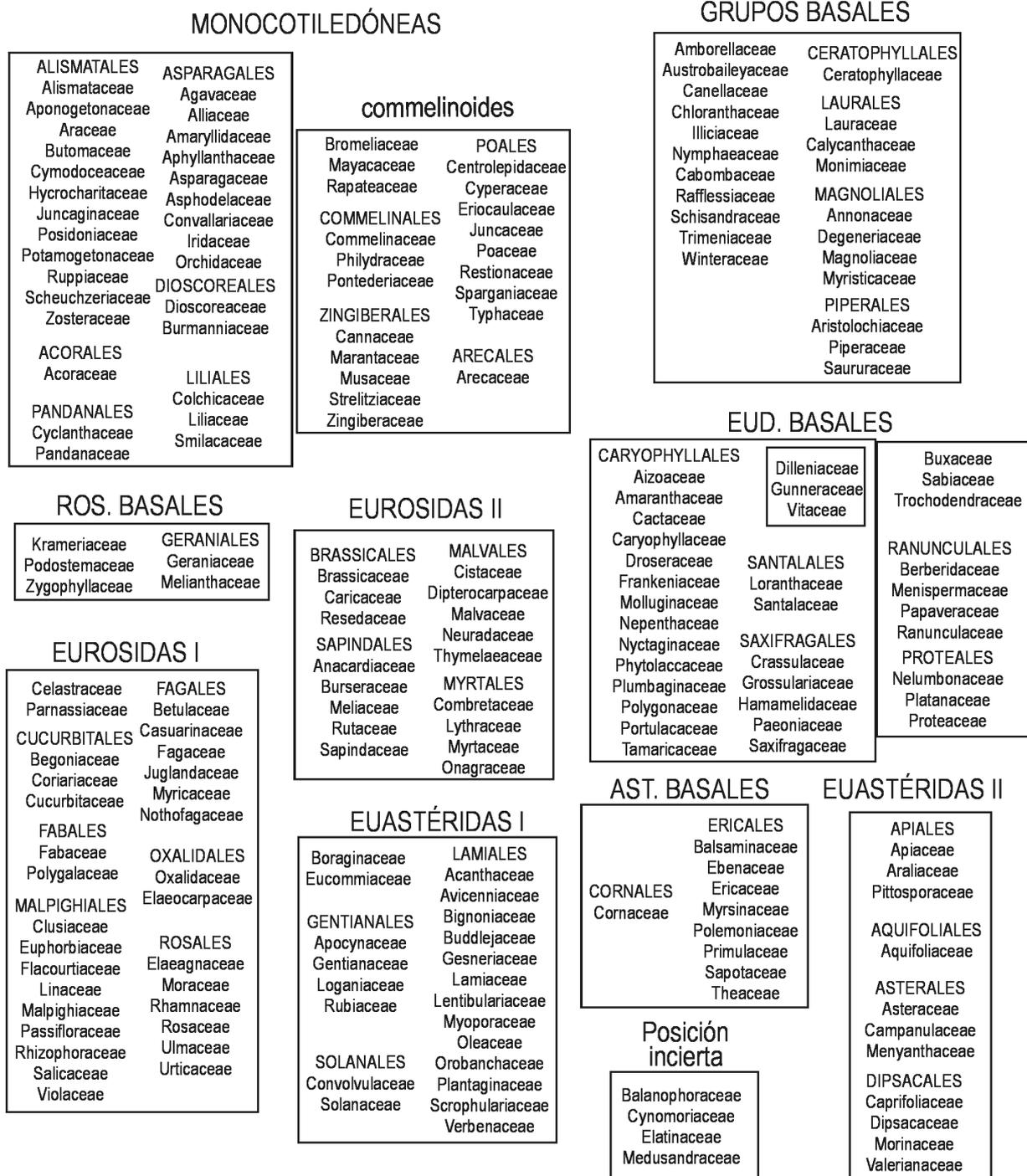


Figura 12.43. Estructura familiar de los órdenes y clados de angiospermas. *Angiosperm Phylogeny Group* (APG, 1998)

les, Eurósidas y Euastéridas (Figs. 12.42, 12.43). Hay que decir que, mientras los niveles altos de la jerarquía se modifican profundamente (sobre todo la circunscripción ordinal), los estudios moleculares han respetado la mayor parte de las familias de angiospermas (Chase et al. 2000).

En el registro fósil, las primeras flores y la mayoría de las hojas y polen parecen ser de dicotiledóneas (Fig. 12.18), aunque hay varias

líneas de monocotiledóneas (sobre todo arecáceas) conocidas recientemente de floras barre-mienses y albienses (Friis et al. 1999, Pole 1999). Bremer (2000) ha concluido que la separación de mono y eudicotiledóneas ocurriría ya en el Cretácico Inferior. Lo mismo sugieren otros estudios de filogenia molecular (Davis 1995, Stevenson & Loconte 1995, Gandolfo et al. 1998). Para Stewart & Rothwell (1993) y Taylor & Taylor (1993), ambos grupos podrían

haberse generado al mismo tiempo. Como hay menos monocotiledóneas que dicotiledóneas, y como las primeras son más a menudo herbáceas, la probabilidad de fosilización sería más baja.

Algunos estudios cladísticos, notablemente el de Magallón et al. (1999) han integrado con elegancia los datos morfológicos y moleculares con la evidencia fósil en la elaboración de relaciones filogenéticas de angiospermas (Fig. 12.45). El cladograma resulta en la evolución paralela de varios grupos basales independientes, a saber, Magnoliales, Laurales, Piperales, Aristolochiales, Illiciales, Nymphaeales, Monocotiledóneas y Eudicotiledóneas. Estas segregan muy tempranamente un grupo de Ranunculidas (Ranunculales + Papaverales). En la jerarquía interna resultante, existen además, argumentos para la “supervivencia” de los conceptos de cariofilidas, rósidas, astéridas y lámidas (Fig. 12.45), aunque, como antes, sustancialmente alterados respecto a las clasificaciones de Cronquist (1981, 1988) y Takhtajan (1980, 1997).

Centrándose en las Eudicotiledóneas, Magallón et al. (1999) han establecido una clara relación entre la evolución reciente y los máximos de diversidad específica de algunos grupos como Asterales, Lamiales y Gentianales. Por el contrario, algunos taxa muy antiguos, como Trochodendraceae, Platanaceae, Buxaceae y Nelumbonaceae, incluyen hoy día muy pocas especies (Fig. 12.46). Este fenómeno es quizá sólo un reflejo de una tendencia general que se aprecia en la comparación entre angiospermas, coníferas, cícadas, gnetales y ginkgoáceas (Fig. 12.46) y que analizaremos más en detalle en el capítulo final de este libro. Lo que parece claro es que la mayor parte de las familias de angiospermas han existido durante largos períodos de tiempo como linajes sencillos debido a la extinción de la mayor parte de los taxa que aparecen inicialmente. Las radiaciones exitosas tienen lugar sólo muy posteriormente, una vez

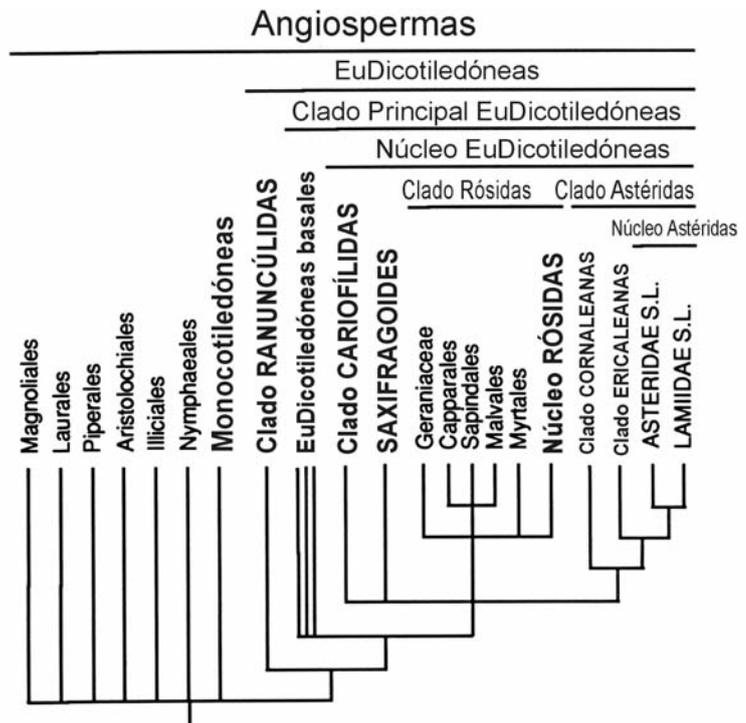


Figura 12.44. Pauta filogenética general de las eudicotiledóneas, según Magallón et al. (1999)

que la divergencia genómica produce la multiplicidad de síndromes morfológicos que se observan hoy día.

Hay que decir que los procedimientos cladísticos, apenas una opción hace una década, se han convertido en una especie de aduana ineludible para el acceso de los resultados de investigación a una audiencia científica internacional suficientemente amplia. Por otro lado, sin embargo, la estrecha relación entre filogenia y clasificación, así como el carácter utilitario de ésta última, hacen que el advenimiento de nuevos sistemas sea a veces contemplado más como una molestia que como un síntoma de progreso.

Quizá durante un tiempo (el necesario para un cierto acuerdo filogenético) las hipótesis evolutivas debieran desarrollarse con mayor libertad, sin la carga de responsabilidad (o presuntuosidad) que normalmente asumen en razón de “cambiar lo establecido”, o “rechazar los grupos que no son naturales”. En una situación de manifiesta inestabilidad, ¿no sería más prudente minimizar la interacción de los árboles filogenéticos con la ordenación que forma las bases de herbarios, floras, claves, tratados de biología de la conservación, etc.?

Desde una perspectiva didáctica, los sistemas tradicionales de las subclases de Takhtajan y Cronquist, incluso la propia dicoto-

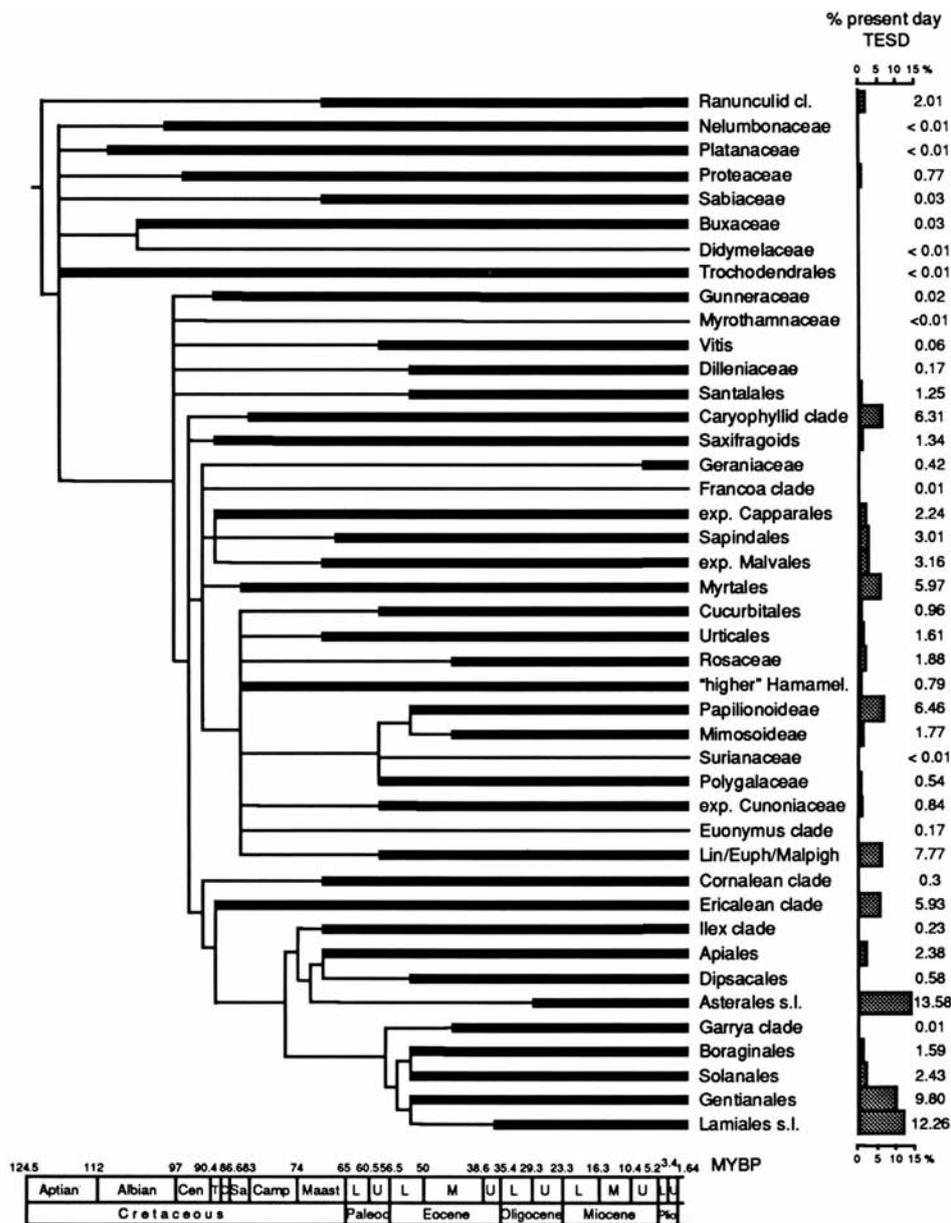


Figura 12.45. Primera aparición documentada (barras gruesas) en el registro fósil para los principales clados de eudicotiledóneas en un esquema filogenético integrado. La columna de la derecha muestra el porcentaje de diversidad total de especies de eudicotiledóneas (TESSD) presentes en las floras actuales. Magallón et al. (1999)

mía entre monocotiledóneas y dicotiledóneas, resultan extraordinariamente convenientes y sirven a un propósito bien definido. No olvidemos que su prevalencia temporal ha dejado una impronta sólida en la experiencia y el pensamiento botánico modernos. En el propio contexto de la lengua castellana, incluso la obra sintética más reciente (Izco et al. 1997) adopta este enfoque tradicional. Otra cuestión es que las subclases de Cronquist (1988) tengan o no sentido dentro del maremágnum de grupos, “núcleos”, “eugrupos” y “paragrupos” con que la nueva filogenia pretende ordenar las angiospermas.

11. Controversias en torno al origen del endospermo triploide y otros aspectos del síndrome angiospérmico

Hay pocas dudas de que las cuestiones relativas a si las coníferas son parafiléticas, las gimnospermas monofiléticas, o incluso si *Amborella* es, de hecho, el taxon hermano de las angiospermas, serán dilucidadas en los años venideros. Pero quizá lo más relevante acerca de las nuevas y radicalmente diferentes hipótesis sobre las relaciones filogenéticas

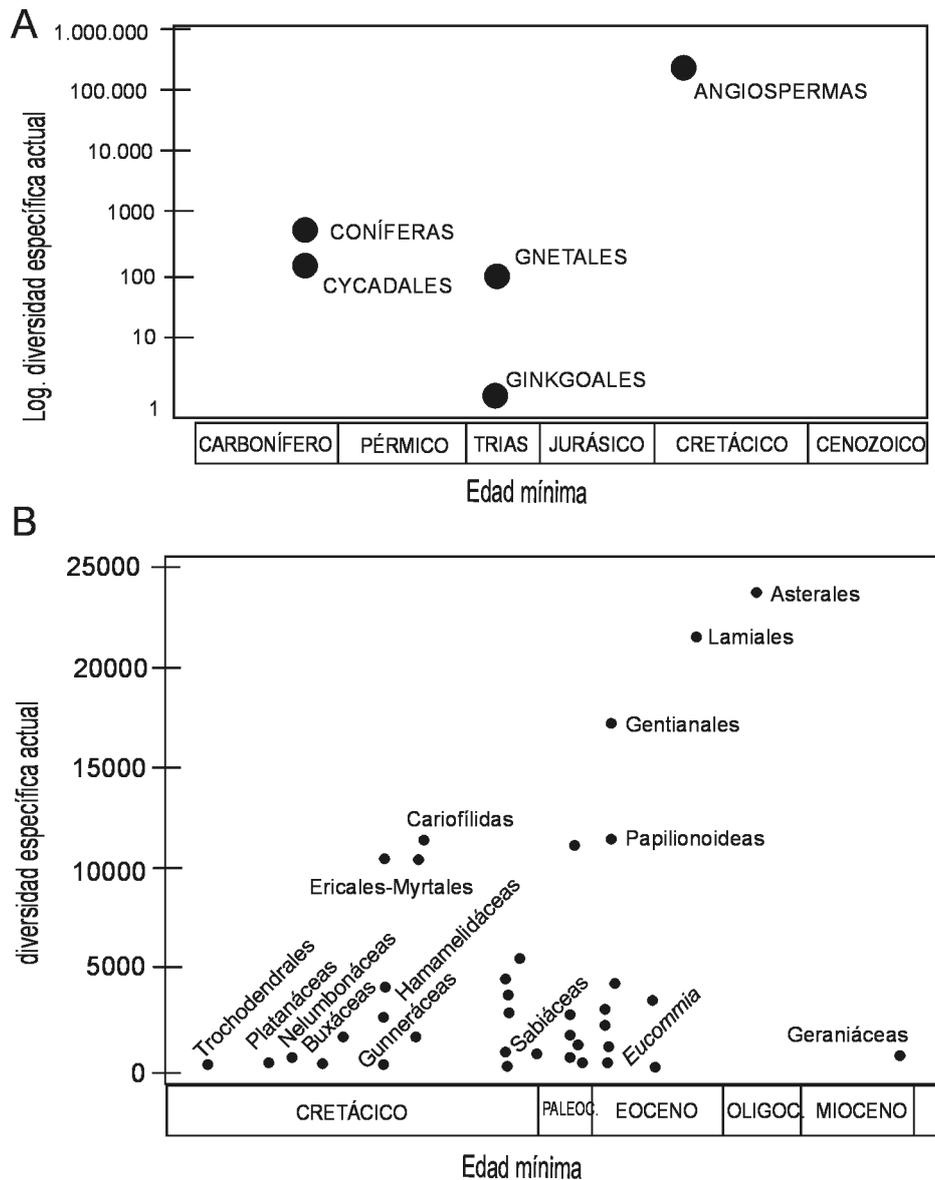


Figura 12.46. Edad mínima para los principales taxa *versus* diversidad específica actual. Las angiospermas, pese a representar el grupo de más reciente aparición, incluyen el 88% de la diversidad de especies actuales de plantas. Dentro de éstas, algunos grupos de reciente aparición (Asterales, Lamiales, Papilionoideas, etc) comprenden los porcentajes más altos de diversidad. Magallón et al. (1999)

entre las angiospermas y el resto de los espermatófitos, sea que estas hipótesis se enfrenten a los conceptos estáticos sobre la evolución y homología de caracteres. Con independencia del éxito de las nuevas hipótesis, el aspecto positivo de esta revolución filogenética radica en el estímulo que supone para guiar nuevos modos de pensamiento acerca de los procesos de transformación de caracteres.

El progreso a la hora de determinar relaciones filogenéticas durante los últimos años es incuestionable. Desgraciadamente, estos esfuerzos no han tenido una contrapartida adecuada a la hora de coordinar actividades sobre biología comparada.

Hay varios aspectos de las nuevas filogenias (Chaw et al. 2000, Frohlich & Parker 2000, Zanis et al. 2002) que tienen que ver directamente con la interpretación de la evolución de caracteres asociados al origen de las angiospermas. En primer lugar, la relación entre gnetales y coníferas debería servir para examinar más críticamente la anatomía y embriogenia de ambos grupos a fin de discriminar posibles homologías. Por ejemplo, la organización del suspensor y proembrión es muy similar en gnetales y araucariáceas. Además, las gnetales y algunas coníferas son las únicas plantas con gametos masculinos binucleados y donde el gametófito femenino continúa su desarrollo

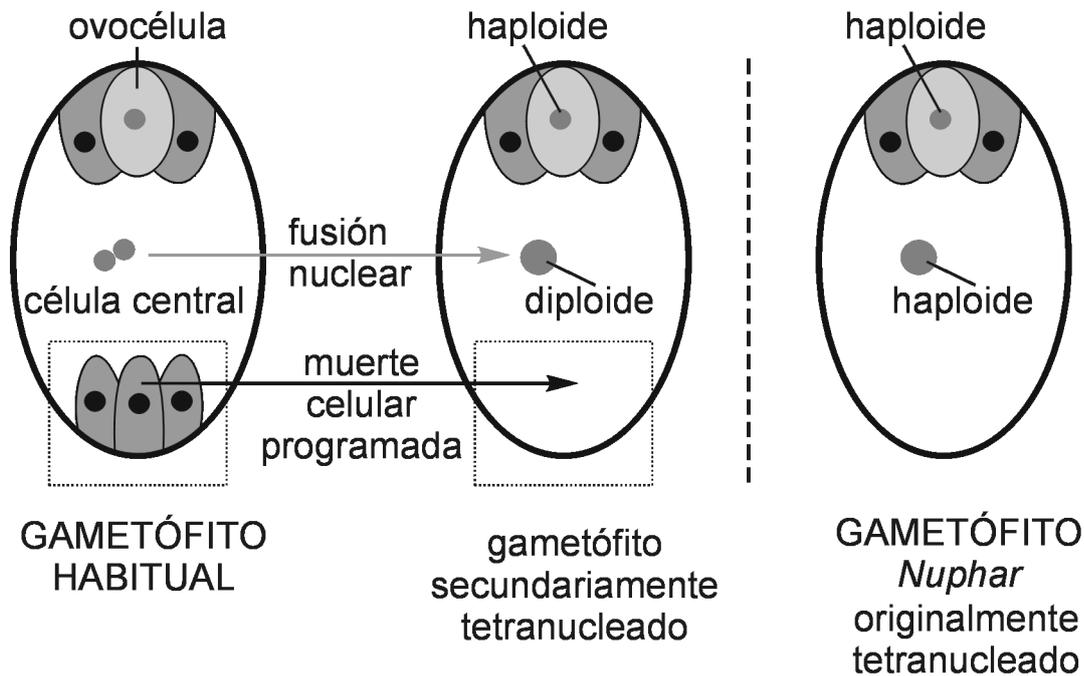


Figura 12.47. Convergencia en los gametófitos femeninos de angiospermas. Izquierda y centro: Gametófito originalmente octonucleado y heptacelular que, de forma secundaria, incluye cuatro núcleos en el estadio maduro por muerte programada de las antípodas y fusión de los núcleos polares. Derecha: Gametófito tetranucleado verdadero, con un núcleo haploide en la célula central, como sucede en *Nuphar*. Williams & Friedman (2002)

después de la fecundación (Friedman & Carmichael 1998, Friedman 2001b, 2001c).

Las angiospermas suelen venir caracterizadas por sus gametófitos masculinos trinucleados, gametófitos femeninos octonucleados con siete células, doble fecundación, endospermo triploide y una pauta celular de embriogenia (Fig. 12.4). En algunos casos, se han observado ciertas variaciones en el número de núcleos de la célula central del gametófito, contándose hasta catorce, pero siendo dos el número más habitual en la abrumadora mayoría.

Sin embargo, en primer lugar, no sabemos si el gametófito de ocho núcleos y siete células evolucionó en el ancestro o ya dentro de las propias angiospermas. Puede que sea significativo que el gametófito de *Cabomba*, *Nuphar* y *Nymphaea* (Orban & Bouharmont 1998, Williams & Friedman 2002) tenga cuatro células (y cuatro núcleos) en la madurez: un núcleo polar en una célula central, una ovocélula y dos sinérgidas (Fig. 12.47). Es posible que en las angiospermas basales haya cierto grado de variación natural en el número de células del gametófito.

Por otro lado, el segundo evento de fecundación se ha observado sobre todo en eudicotiledóneas y algunas monocotiledóneas (Friedman 1995). Casi no se sabe nada sobre

el endospermo y la fecundación en *Amborella* y otros géneros de angiospermas basales. De hecho, en estos grupos, no se ha documentado todavía la doble fecundación. En algunas ninfales e iliciales, el endospermo es diploide y deriva de la célula central del gametófito, es decir, se trata de tejido materno (Friedman 2001a) (Fig. 12.47). En *Nuphar* se ha visto recientemente que el endospermo es diploide, pero biparental (Williams & Friedman 2002) (Fig. 12.50).

En la última década se ha comprobado que los eventos de doble fecundación son frecuentes en *Ephedra* y *Gnetum* y esporádicos en *Thuja*, *Abies*, *Pinus* y *Pseudotsuga*, produciendo embriones diploides supernumerarios a través de procesos genéticos y de desarrollo similares a los de angiospermas (Friedman 1996). La sugerencia sería que la doble fecundación evolucionó en un ancestro común a las angiospermas, los gnetófitos y las coníferas. Este fenómeno da lugar a tres escenarios cladísticos igualmente plausibles, dos de los cuales son compatibles con la monofilesis de gimnospermas y uno con la hipótesis antofítica (Fig. 12.48).

Es importante tener en cuenta que la doble fecundación puede haber evolucionado también en el ancestro de todos los espermatófitos,

porque se han documentado rasgos en *Ginkgo* y cícadas que suponen un contexto adecuado para la doble fecundación. Estos son (1) la presencia de dos o más gametos masculinos genéticamente idénticos por tubo polínico o haustorio, (2) la concurrencia de un gameto femenino genéticamente idéntico a la ovocélula (núcleo del canal del vientre) y (3) la entrada regular u ocasional de dos gametos funcionales en un sólo arquegonio (Friedman 1992). Parece, por tanto, que la doble fecundación es una tendencia apomórfica entre los espermatófitos, la cual habría evolucionado varias veces; es decir, estaríamos ante un caso de evolución reiterativa y habría que considerar que los endospermos de coníferas, gnetales y angiospermas serían, en cierto modo, homoplásicos.

Desde otra perspectiva, Friedman (2001a) ha estudiado la formación del endospermo en 13 grupos de angiospermas basales. El desarrollo nuclear es el más común en angiospermas, pero es una pauta rarísima en angiospermas basales, en las que lo que prevalece es el desarrollo celular (sería por tanto, un estado

plesiomórfico). El tipo helobial y el nuclear aparecen varias veces en el curso de la evolución de angiospermas. El tipo helobial, muy común en monocotiledóneas, aparece también en algunas Nymphaeales.

Durante más de un siglo, dos hipótesis han competido para explicar el origen del endospermo de angiospermas. Una de ellas sostiene que éste es homólogo de un embrión supernumerario cuyo desarrollo normal se modificó para dar lugar “altruistamente” a un tejido nutricional (Friedman 1994). La otra sostiene que la fusión de los núcleos masculino y femenino asociada con la iniciación del endospermo en angiospermas no es de tipo sexual sino que representa una especie de fase vegetativa en el desarrollo del gametófito femenino (Ehrendorfer 1994). En este sentido, el endospermo de angiospermas sería homólogo del gametófito femenino de gimnospermas. La primera hipótesis encuentra argumentos de apoyo en el hecho de que la doble fecundación en gimnospermas produzca embriones supernumerarios y en

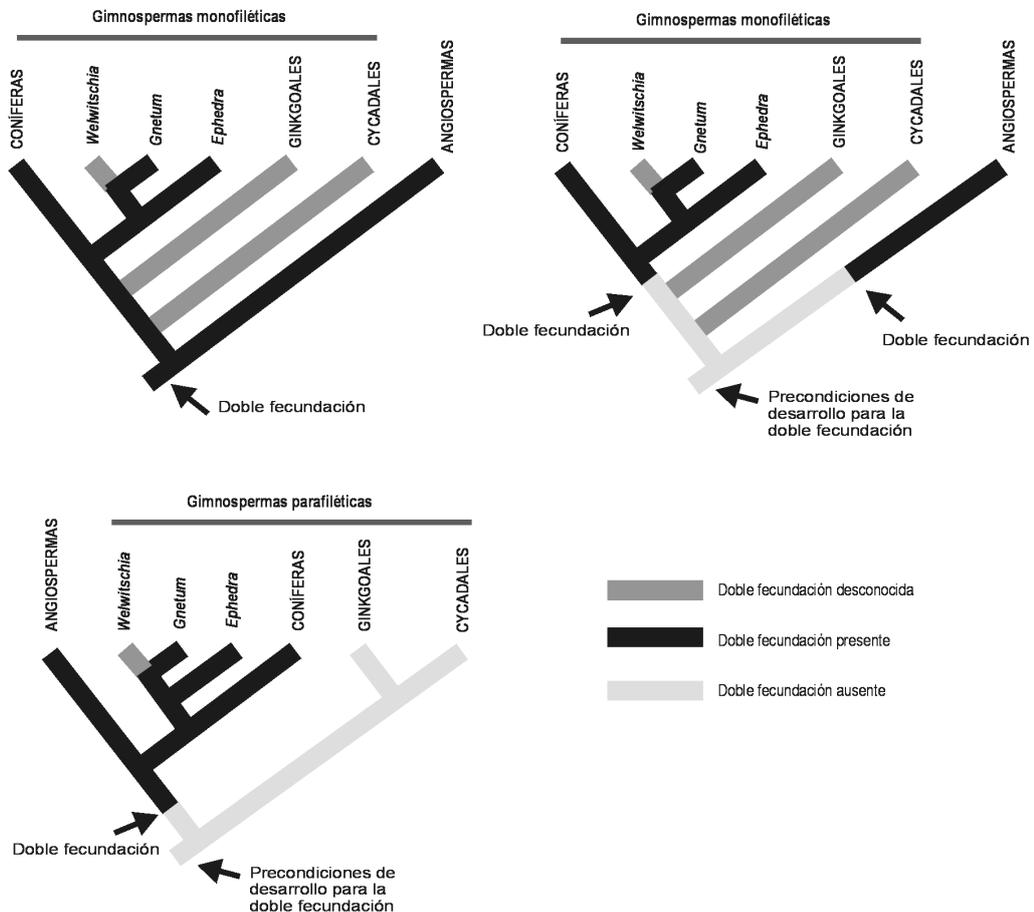


Figura 12.48. Hipótesis alternativas para el origen y evolución inicial de la doble fecundación, basadas en la asunción de que las angiospermas basales, Gnetales y algunas coníferas, tienen un evento de doble fecundación homólogo al de las angiospermas. Friedman & Floyd (2001)

algunos modelos sobre la eficacia adaptativa de la estrategia altruista (Friedman 1995, 2001b).

Pero la segunda hipótesis, la de que el endospermo angiospérmico pueda ser homólogo del gametófito femenino de gimnospermas, también resulta congruente desde la perspectiva de la genética del desarrollo embrionario de ambos grupos (Friedman 2001c). En particular, habría que invocar algún tipo de mecanismo heterocrónico para la evolución de este síndrome. Todos las gimnospermas actuales forman gametófitos grandes, los cuales representan tejidos nutricios para el embrión en desarrollo. La mayoría siguen una *ontogenia somática* compartimentada en tres etapas: (1) fase de *núcleos libres* (mitosis sin citoquinesis), (2) fase de *celularización* del sincitio (citoquinesis sin mitosis) y (3) fase de *crecimiento celular* (con mitosis y citoquinesis acopladas) (Fig. 12.51). Durante esta última fase, se inicia la formación de los arquegonios y, en algún momento de la misma, tiene lugar la fecundación; tempranamente en las coníferas, tardíamente en cícadas y *Ginkgo*.

Este escenario de ontogenia somática en gimnospermas sería nuestro punto de partida (Fig. 12.51). El gametófito femenino en angios-

permas se inicia con una serie sucesiva de tres divisiones nucleares libres para formar un sincitio que contiene ocho núcleos. La celularización subsiguiente es parcial y produce seis células uninucleadas (tres antípodas, dos sinérgidas y una ovocélula) y una cámara central (célula central) que contiene dos núcleos remanentes del estado sincitial (núcleos polares). Antes o durante la segunda fecundación, los núcleos polares se funden. La fase de crecimiento celular es, por tanto, un proceso posterior a la fecundación.

La secuencia de eventos en gimnospermas y angiospermas es la misma. Sin embargo, la fase sincitial resulta fuertemente reducida en las angiospermas (muchas menos mitosis), del mismo modo que ocurre con la fase de celularización, cuya duración se abrevia. La fase de crecimiento celular, sin embargo, resulta muy similar en duración y resultado final. La alteración más profunda en la ontogenia del gametófito de las angiospermas es, por tanto, el adelanto en la cronología de la fecundación desde un estado tardío en la ontogenia somática hasta otro temprano, justo después de la celularización. En este sentido, *el gametófito femenino de angiospermas es progenético* en relación al de sus ancestros (Fig. 12.51).

La hipótesis del endospermo angiospérmico como homólogo del gametófito femenino de angiospermas requeriría, por tanto, los siguientes eventos evolutivos: (1) una fuerte tendencia entre los ancestros de angiospermas hacia la progénesis (maduración sexual anticipada) en el gametófito femenino, (2) una abreviación significativa de las dos primeras fases de la ontogenia somática, (3) introducción de un evento de fusión nuclear que inicia la fase celular y produce un tejido nutricional diploide de origen materno, y (4) adición de un segundo gameto masculino que se fusionaría con los núcleos polares para "sexualizar" el endospermo y hacerlo biparental. En suma, la situación octonucleada de angiospermas representaría una fase sexualmente madura pero somáticamente inmadura en el desarrollo gametofítico.

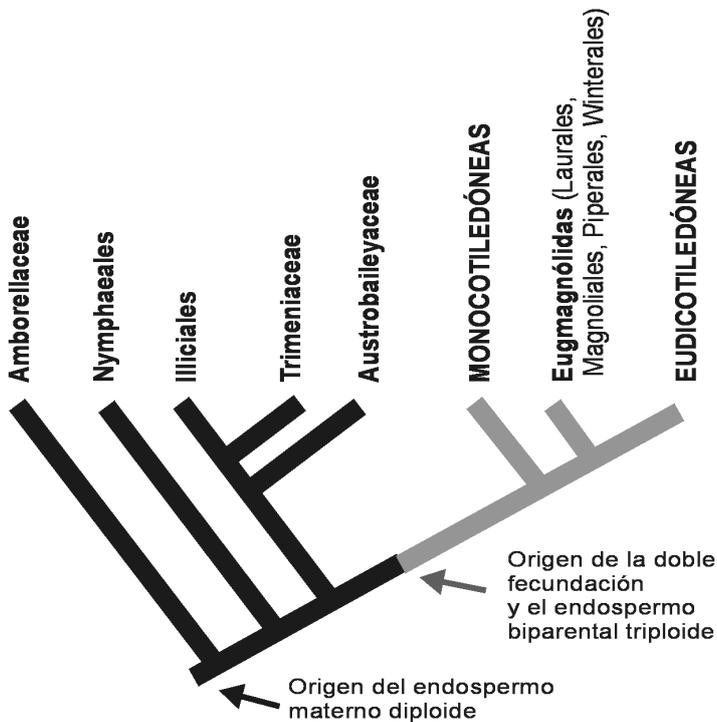


Figura 12.49. Hipótesis sobre el origen y evolución inicial del endospermo de angiospermas, basada en la asunción de que las angiospermas basales no exhiben un segundo evento de fecundación. Esto implicaría la homología del endospermo de las angiospermas con el gametófito femenino de gimnospermas. Friedman & Floyd (2001)

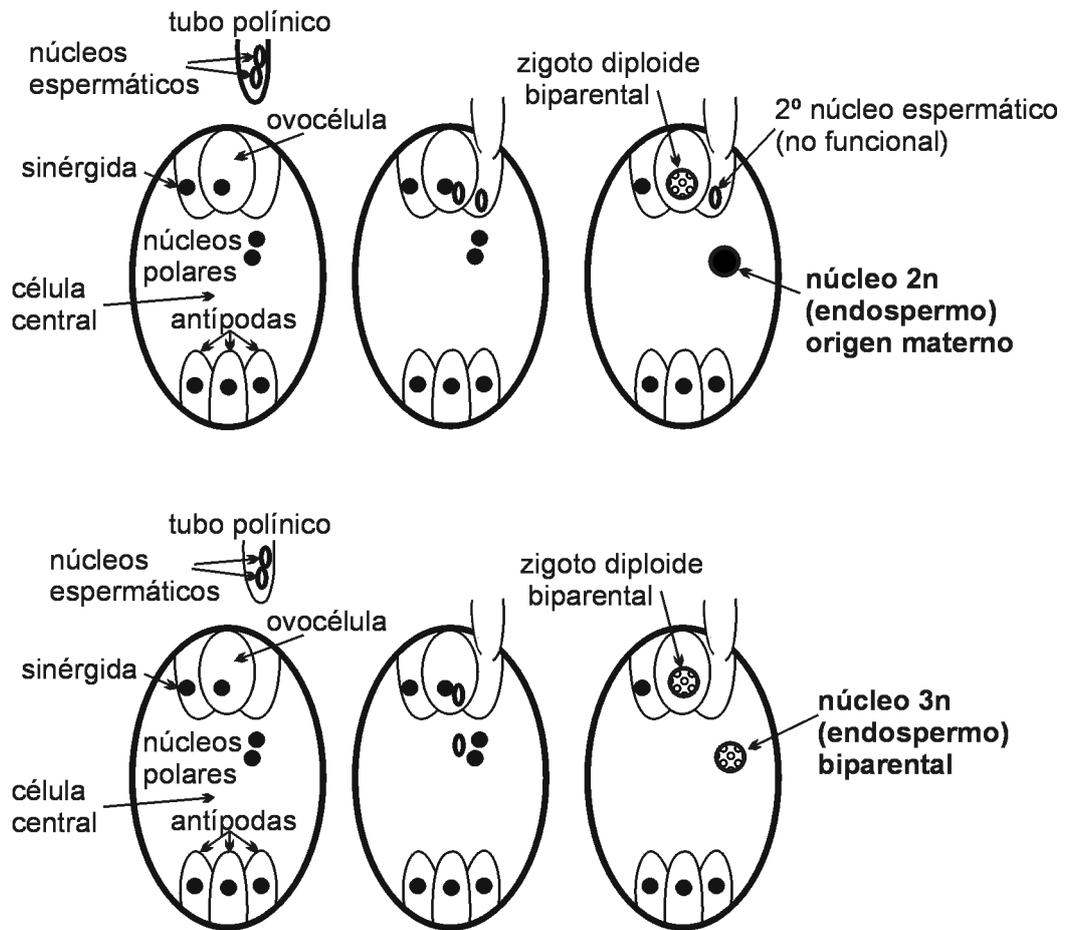


Figura 12.50. Ilustración de las dos pautas posibles para el desarrollo del endospermo de acuerdo con su origen materno y biparental. Arriba: antes del descubrimiento de la doble fecundación en angiospermas, a finales del siglo XIX, se asumió que la fusión de los dos núcleos polares de la célula central daba lugar a un endospermo de origen materno, el cual suponía un retraso en el desarrollo del gametófito hasta la formación del cigoto. Es posible que el endospermo de las angiospermas basales se forme de esta manera, porque en ningún caso se ha observado un evento de doble fecundación. Abajo: después del descubrimiento de la doble fecundación, se asumió que el endospermo triploide y la doble fecundación eran rasgos comunes a todas las angiospermas, pero la realidad es que sólo se ha observado en eudicotiledóneas y algunas monocotiledóneas. Friedman & Floyd (2001)

Este escenario es contrapuesto al de la homología embrión-endospermo. En este escenario hipotético, el factor esencial en el origen del síndrome de angiospermas no sería la doble fecundación, sino la progénesis relativa a la cronología de la fecundación. La subsiguiente formación de un endospermo sexual habría producido beneficios genéticos. Asumida la homología embrión-endospermo, el punto de partida sería la producción de un embrión supernumerario, es decir, el evento de doble fecundación.

Es presumible que el debate continúe durante algunos años. Algunos descubrimientos recientes siguen apuntando en una u otra dirección. La ontogenia del endospermo en *Zea* guarda grandes similitudes en sus fases iniciales con la de un embrión (Kranz et al. 1995). Por contraposición, el hecho de que algunos

mutantes en *Arabidopsis* produzcan endospermos sin fecundación, de origen materno (Ohad et al. 1999), apoya la hipótesis de la homología entre el endospermo y un gametófito ancestral. Esto indica que el evento de doble fecundación no es necesario para la formación de un endospermo entre las angiospermas. En este sentido, sería interesante investigar lo que ocurre con las angiospermas primitivas y observar más en profundidad los rasgos genéticos y fenotípicos de ese endospermo de origen materno en *Arabidopsis*.

Todas estas hipótesis precisan ser puestas a prueba con nuevos datos embriológicos sobre gimnospermas y angiospermas basales. Resultan igualmente esenciales los estudios sobre las pautas de expresión génica en los gametófitos femeninos y endospermos correspondientes.

12. Consideraciones finales y perspectivas de la investigación

Podemos concluir que *las evidencias más antiguas de angiospermas*, las cuales incluyen fósiles de flores, frutos, polen y hojas, *no se remontan más allá de los 140 Ma*, lo cual nos lleva al Cretácico Inferior, una etapa que supone el *óptimo térmico de la historia de la Tierra*, con niveles marinos muy elevados y un escaso gradiente latitudinal de temperaturas. Las angiospermas representan, por tanto, el *grupo de evolución más reciente en el registro fósil*, aproximadamente 300 Ma después que las primeras plantas vasculares y 220 Ma después que las primeras plantas con semillas. Existen varias hipótesis en torno a un posible origen precretácico. Estas hipótesis suelen tener su base en estudios moleculares y asumen que la ausencia de fósiles en la etapa críptica se debe a sesgos de preservación. *Las interacciones bióticas con dinosaurios e insectos deben haber sido importantes, pero no parecen las responsables de la evolución inicial de las angiospermas.*

La mayor parte de la evidencia paleobiológica sugiere que las primeras angiospermas fueron hierbas o pequeños arbustos y que *aparecen en los paleotrópicos (0-30°)*, radiando hacia las latitudes más elevadas en el transcurso de unos 20-30 millones de años. En unos 100 Ma, tiene lugar la mayor parte de la diversificación del grupo, que dará lugar a una dominancia ecológica global durante el Terciario (~65 Ma).

Para calibrar en el tiempo un proceso tan aparentemente explosivo como la radiación de angiospermas, necesitamos aceptar *la primacía del registro fósil*, mejorar los procedimientos de datación y encontrar nuevos enclaves fosilíferos (sobre todo desde el Berriasiense hasta el Barremiense), así como *establecer una sucesión estratigráfica para todas las series morfológicas*. No se puede negar que los macrorrestos a menudo han supuesto una distracción inútil, dado el carácter adaptativo del resto de las estructuras fosilizadas. Abordar el problema exclusivamente desde la evidencia de aparición de polen MTC en un contexto geográfico global (Hughes 1994) no ha producido tampoco los resultados esperables. Por otro lado, no conocemos los microfósiles asociados a los tipos MTC del Hauteriviense-Barremiense. La mayor parte

de los estudios palinológicos implicados en el origen y evolución inicial de angiospermas se han realizado sobre depósitos del Cretácico Medio del sureste de Inglaterra (Hughes 1994). Uno de los problemas esenciales a la hora de establecer una cronología fina es que estos estudios suelen incluir descripciones polínicas al MEB, pero raras veces se ha hecho consideración a la estructura de la exina (para lo cual se requieren secciones observadas con MET). *Definir si la exina es realmente tectado-columelada, resulta crucial para muchos palinomorfos monosulcados del Cretácico Inferior.*

Desde la perspectiva del registro fósil, lo más coherente es ver a las angiospermas como un nivel de organización alcanzado por varios grupos de espermatófitos del Mesozoico a mediados del Cretácico. Caracteres "angiospéricos" como el desarrollo y retención de la megáspora ya aparecen en las lepidodendráceas en el Carbonífero. El polen monosulcado ya aparece en las medulosáceas en el mismo período. Estructuras "florales" ya aparecen en *Sanmiguelia*, polen monosulcado y tectado en *Crinopolles* del Triásico, la lámina foliar y el pecíolo se observan en pteridospermas y helechos, la nerviación anastomosada en *Glossopteris* y otros, incluso en helechos. En el Jurásico, el cierre de varios óvulos en una estructura carpelar ya se observa en muchas pteridospermas, y la germinación del polen en forma de tubo polínico fuera de cámaras micropilares y polínicas también es muy frecuente en el mismo período. Todos estos caracteres fueron adquiridos individualmente por muchas plantas precretácicas que no eran angiospermas.

Hay, sin embargo, tres grupos de caracteres más justificadamente "angiospéricos" en el registro fósil. En primer lugar, el desarrollo de un estigma, en segundo lugar el polen triaperturado y poliaperturado, presumiblemente asociado con la reducción de los gametófitos. En tercer lugar, los vasos, que aparecen por primera vez en la madera del Cenomaniense. Es difícil que se nos hayan escapado antes en el registro fósil. Sería magnífico encontrar embriones, cotiledones y endospermos. Digamos que la paleobotánica mesofítica está pidiendo a gritos su *Burgess Shale* particular. Pero, mientras tanto, estos tres rasgos son observables en el registro fósil y, por ello, definen un procedimiento de investigación futurible.

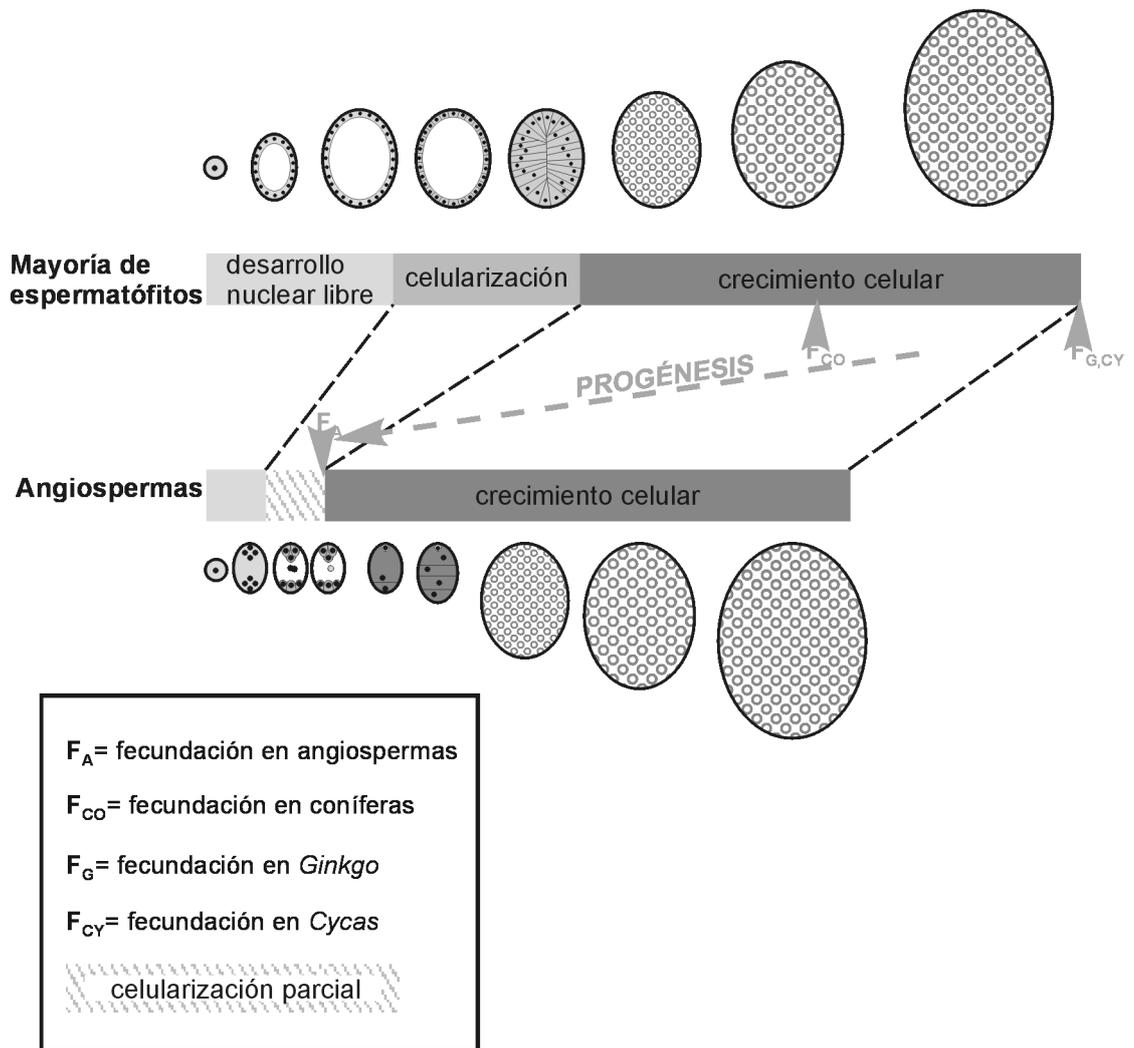


Figura 12.51. Trayectorias del desarrollo del gametófito femenino en angiospermas (ej. tipo *Polygonum*) y gimnospermas (ej. *Cycas*, *Ginkgo*, *Pinus*). El gametófito octonucleado de angiospermas resultaría una etapa sexualmente madura, pero somáticamente inmadura, si asumimos que la derivación heterocrónica tiene lugar por un proceso de progénesis, en el que la fecundación se anticipa y las fases de desarrollo sincitial y celularización se acortan considerablemente. Friedman (2001c)

En otro orden de cosas, necesitamos mejorar nuestro conocimiento sobre la embriogenia de angiospermas basales y de muchas especies de gimnospermas deficientemente estudiadas. Y, desde luego, un mejor conocimiento sobre cómo los genes que controlan la diferenciación del estambre y el carpelo en angiospermas se expresan en los órganos reproductores de las gimnospermas. Por ahí se están dando algunos pasos importantes, pero el esfuerzo investigador en filogenia especulativa es exponencialmente superior al que se está encaminando a la biología de la reproducción, quizá porque las políticas científicas promueven más la búsqueda de recompensas fáciles que la resolución de “misterios abominables”.

Puede resultar sorprendente, pero lo cierto es que todavía no está claro si la flor angios-

pérmica deriva de una estructura uniaxial (euantia) o pluriaxial (pseudantia). El origen del carpelo y del estambre tampoco se conocen con certeza, ni las homologías de estos órganos con las estructuras de gimnospermas. Los estambres de angiospermas son más regulares y simples que los órganos polínicos de cicadeoidales, gnetales y pteridospermas mesozoicas. Por el contrario, los carpelos y los óvulos bitégmicos de angiospermas son más complejos que las estructuras ovulíferas de cicadeoidales y gnetales.

Los sistemas de clasificación de angiospermas siguen exhibiendo una inestabilidad superior a la deseable, fundamentalmente porque resulta difícil polarizar algunos caracteres que, sin embargo, son cruciales desde el punto de vista evolutivo. En realidad, la evidencia que

produce el DNA no tiene por qué diferenciarse demasiado de la que proporcionan los estudios de morfología comparada. Podemos ampliar la base de datos, pero lo que necesitamos es aislar mejor el problema y sobre todo discriminar mejor las fuentes de evidencia. Además, ¿por qué la evolución inicial angiospérmica debe haber sido "parsimoniosa"?

Y ¿qué decir de la influencia que pueden haber tenido los procesos de transferencia génica horizontal? Palmer et al. (2000) y Adams et al. (2002), entre otros, han demostrado que *las tasas de transferencia horizontal en angiospermas varían enormemente*. Hay grupos que han permanecido en una aparente estasis desde los ancestros algales, mientras otros han permitido la transferencia desde las mitocondrias hasta el núcleo de forma reiterada. *¿En qué medida estamos midiendo y utilizando filogenéticamente "distancias" moleculares que resultan de procesos no estrictamente genealógicos?*

La uniformidad en la estructura del saco embrionario y la doble fecundación con formación de un endospermo triploide han constituido los argumentos más poderosos en favor de un origen monofilético. Ahora que sabemos que el

endospermo ancestral pudo ser diploide y de origen materno, y que el saco embrionario octonucleado puede representar la situación apomórfica en vez de la plesiomórfica, *no podemos rechazar categóricamente la posibilidad de la polifilesis*, aún cuando los cladogramas basados en datos moleculares se inclinen por ella.

Las presiones evolutivas que favorecieron la organización angiospérmica deben haber sido muy fuertes y extendidas durante el final del Mesozoico. Así, las angiospermas tal y como son conocidas en la actualidad, *pueden descender de un grupo de plantas del Mesozoico que serían las primeras en alcanzar una masa crítica con acúmulo de características "angiospérmicas"*. Subsecuentemente, estas características capacitarían a este stock para proliferar y eliminar a sus competidores de los biótopos más favorables. En este sentido parece poco prudente buscar un único ancestro arquetípico que pueda ser considerado como punto de partida exclusivo de las plantas actuales. Las primeras angiospermas pueden haber sido tan distintas de lo que nosotros conocemos que, probablemente si fueran encontradas como fósiles, no las reconoceríamos como angiospermas.

1. Introducción

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

Así, las gramíneas evolucionan durante el Paleoceno (~60 Ma), mientras que alrededor de

35 Ma, se produce un incremento considerable de la extensión espacial de las formaciones dominadas por esta familia (praderas, sabanas, estepas) en detrimento de las superficies forestales.

El Cuaternario supondrá un período breve, no mayor de 2 millones de años, pero extraordinariamente estresante para la vida vegetal por la alternancia periódica de glaciaciones y crisis globales de aridez. Los estudios sobre paleoecología cuaternaria tienen implicaciones evolutivas desde el momento en que se descubre que las fases climáticas del Cuaternario tienen sus contrapartidas en períodos geológicos precedentes y bajo un determinismo orbital. *La fitodiacronía cuaternaria*, sobre la cual tenemos

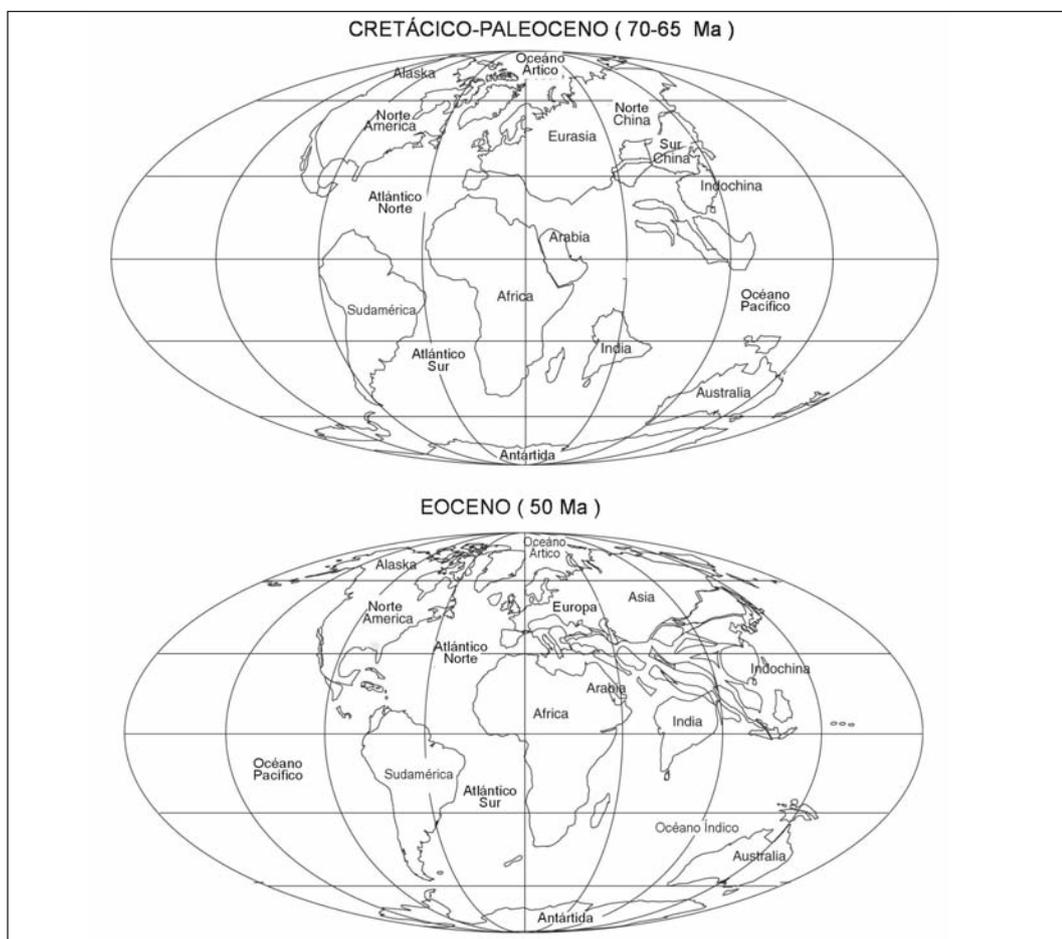


Figura 13.1. Configuración continental durante el Cretácico-Paleoceno y Eoceno. *Proyecto PaleoAtlas*. Willis & McElwain (2002)

un conocimiento bastante preciso para algunas regiones del planeta, *representa una especie de tiempo mínimo para la experimentación evolutiva en términos de especiación alopátrica y deriva genética.*

2. Cambios ambientales durante el Terciario

2.1. Paleoceno-Eoceno Medio (65-45 Ma)

El registro geológico demuestra que este intervalo significa *uno de los períodos más cálidos en la historia de la Tierra*, con máximos durante el Eoceno, en torno a 55-45 Ma (Rea et al. 1990). Las temperaturas medias del agua en el fondo oceánico fueron entre 9 y 12 °C superiores a las actuales, según las estimas. Igualmente, se considera que la temperatura del océano antártico fue de 15-17 °C (Kennett & Stott 1991, 1995). Este contexto climático parece asociado a importantes cambios tectónicos,

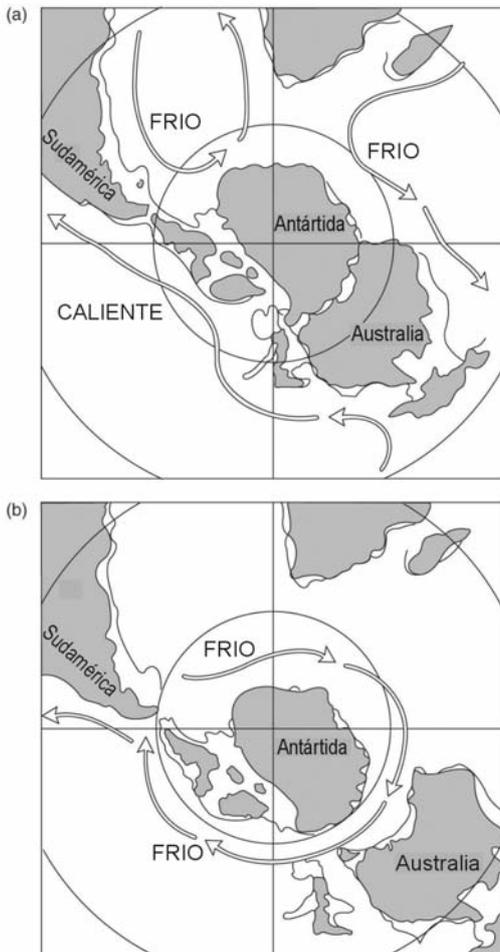


Figura 13.2. La separación de Australia y la Antártida durante el Eoceno final (37 Ma) permitió la apertura de una ruta entre Australia, la Antártida y Sudamérica para las corrientes oceánicas. Condie & Sloan (1998)

GRUPOS	HEMISFERIO NORTE	HEMISFERIO SUR
Gimnospermas	Abietaceae Taxaceae Taxodiaceae	Araucariaceae Podocarpaceae
Angiospermas leñosas primitivas	Calycanthaceae	Amborellaceae Austrobaileyaceae e Degeneriaceae Epacridaceae Eupomatiaceae Monimiaceae Proteaceae Trimeniaceae
Angiospermas herbáceas primitivas	Saururaceae	Gunneraceae Restionaceae
Otras angiospermas		Casuarinaceae Myrtaceae

Tabla 13.1. Ejemplos de familias modernas de espermatófitos cuyas áreas de distribución están confinadas (con raras excepciones) a uno de los dos hemisferios. Tallis (1991)

vulcanismo y recalentamiento de los polos inducido por el aumento de metano atmosférico (Sloan & Barron 1992).

En el Paleoceno, Eurasia y Norteamérica estuvieron de forma intermitente unidos a través de Groenlandia (Fig. 13.1). Australia estaba unida a la Antártida y había una conexión entre Sudamérica y la Antártida a través de un rosario de islas. El Mar Mediterráneo todavía no se había formado y África se separaba de Eurasia por el Mar de Tetis. Estas configuraciones continentales tuvieron un impacto muy significativo sobre las corrientes oceánicas y, en consecuencia, sobre el clima a nivel global. El Océano Pacífico era muy grande y arrastraba aguas cálidas hacia las regiones polares. Como consecuencia, no había una cubierta de hielo permanente y el gradiente térmico entre los polos y el ecuador fue muy bajo.

Durante el Paleoceno y Eoceno Inferior, se produjo un *superávit de dióxido de carbono en la atmósfera* respecto al que era incorporado a las rocas (Compton & Mallinson 1996) (Fig. 13.4). Se ha sugerido que ello habría tenido mucho que ver con el incremento global de las temperaturas a través del efecto invernadero (McElwain 1998).

2.2. Eoceno Medio-Mioceno Superior (~45-5 Ma)

En el hemisferio sur, las placas de Australia, Nueva Guinea e India continúan su desplaza-

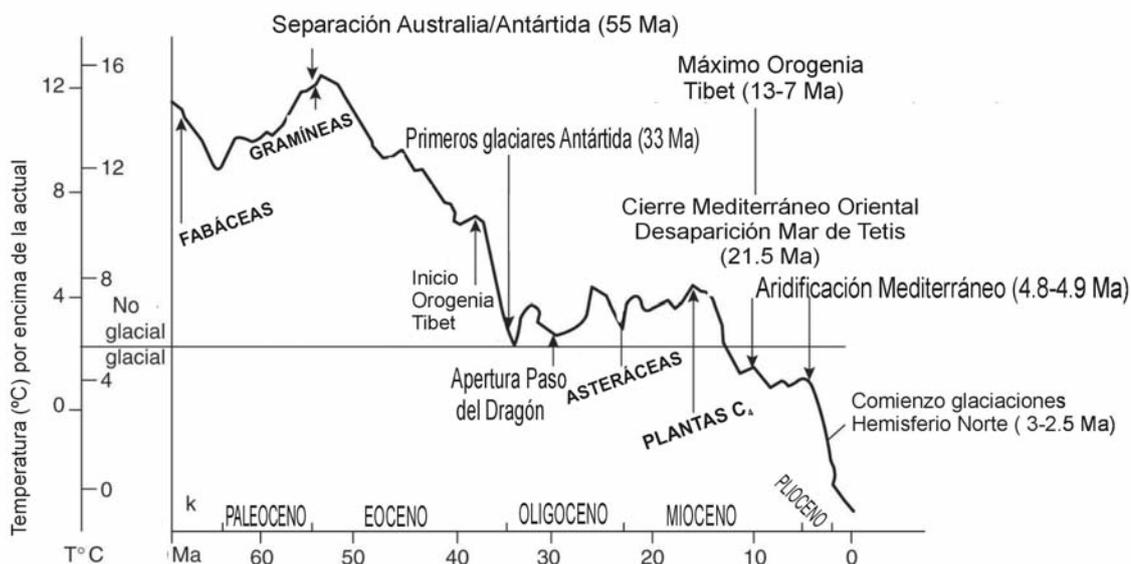


Figura 13.3. Tendencias en la temperatura global durante el Terciario, tal y como se infieren de los registros de oxígeno isotópico aislados del caparazón carbonatado de foraminíferos bentónicos del Atlántico. Se indican también los principales eventos geológicos y botánicos del Terciario. Graham (1999)

miento hacia el norte, alejándose de la Antártida (Figs. 13.1, 13.2). Esta fragmentación supone el final de Gondwana y tuvo consecuencias importantes en los climas globales a través de cambios en las corrientes oceánicas, dando lugar a un proceso de enfriamiento general (Kennett 1995) y a una notable fragmentación de floras (Tabla 13.1).

En el hemisferio norte, durante el Oligoceno Superior (~30 Ma), la separación entre Groenlandia y Noruega creó conexiones marinas entre el océano ártico y el atlántico. En el Mioceno, en torno a 21 Ma, África había queda-

do conectada con Asia a través de la Península Arábiga, eliminando el Mar de Tetis y generando el Mediterráneo.

El levantamiento del Himalaya, el altiplano tibetano, las Montañas Rocosas, los Pirineos, Cárpatos y Zagros entre 45 y 25 Ma (Condie & Sloan 1998), contribuyó a crear una *tendencia general hacia la aridez* de muchas regiones del planeta y hacia la formación de los grandes desiertos actuales. Las montañas restringieron la llegada de masas de aire húmedas hacia el interior de los continentes, e incrementaron la proporción de agua retenida en los casquetes

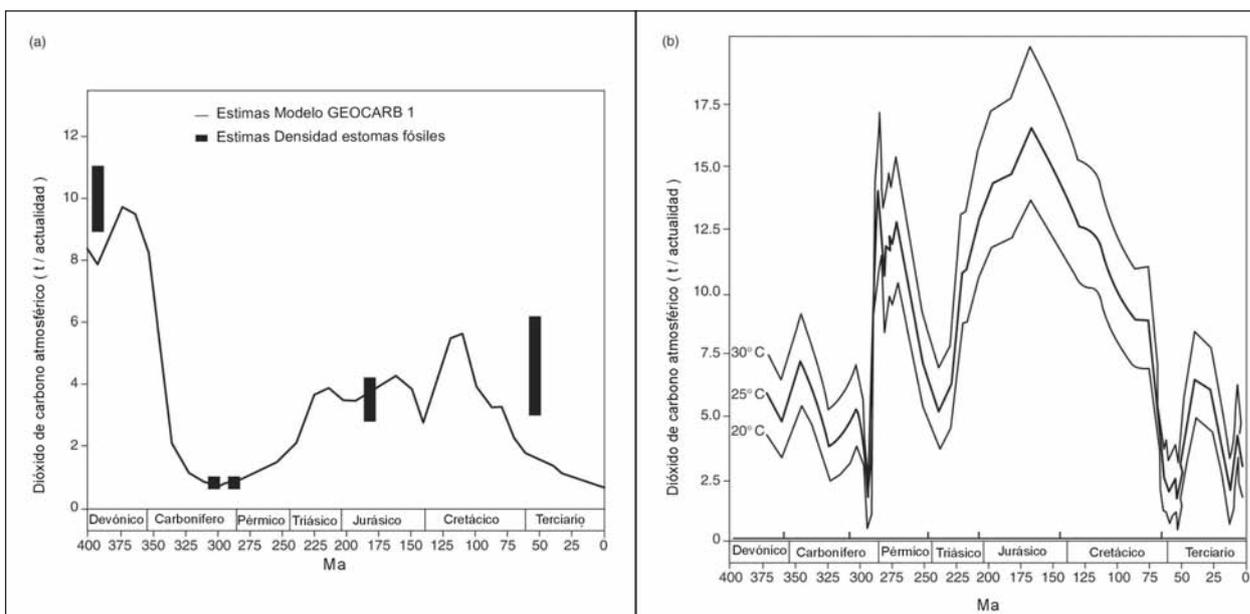


Figura 13.4. Niveles de dióxido de carbono durante los últimos 400 Ma. Willis & McElwain (2002)

polares (Ruddiman & Kutzbach 1989, Partridge 1997). La propia construcción de macizos calizos habría secuestrado buena parte del dióxido de carbono atmosférico que se había acumulado durante los períodos precedentes (Berner 1995) (Fig. 13.4).

Durante un fase breve del Mioceno (19-15 Ma), probablemente por un incremento de la actividad volcánica (Graham 1999), hubo un aumento de la temperatura media global, al cual siguió (15-12,5 Ma) otro episodio de descenso térmico importante. Este último fue el que marcó la mayor expansión y el establecimiento permanente del casquete de hielo antártico en su región oriental así como la iniciación de los climas glaciares en el Artico (Fig. 13.3).

3. Distribución geográfica de la vegetación entre el Paleoceno Superior y el Eoceno Inferior (~60-50 Ma)

La vegetación paleógena inicial estaba adaptada a un clima cálido y globalmente húmedo, con pequeños gradientes térmicos entre el ecuador y los polos. La vegetación de este período fue muy diversa a nivel específico y poseía muchos más elementos tropicales que la del Oligoceno (Valentine et al. 1991). Se han reconocido cinco macrobiomas, cuyos condicionantes climáticos fueron sobre todo la temperatura, la estacionalidad y la longitud del día (Fig. 13.5).

Las *pluviselvas tropicales* alcanzan su máxima extensión desde el surgimiento de las angiospermas, aunque quizá no tan acusado como en el Carbonífero. Este bioma ocuparía una vasta extensión en Sudamérica, África, sureste de Asia y Norteamérica. El bosque era pluriestratificado, con abundancia de epífitos y lianas (Kellman & Tackaberry 1997, Morley 2000), dominado por angiospermas de hoja grande, entre las cuales habría arecáceas, tiliáceas, simarubáceas, sapindáceas, araliáceas, proteáceas, dipterocarpaceas, olacáceas, etc. Las coníferas, esencialmente ginkgofitos y podocarpaceas, estaban presentes, pero eran raras. Se han encontrado restos de este bioma por la costa hasta los 50° de latitud norte. En el norte de África, las pluviselvas incluían géneros como *Ficus*, *Cassia*, *Cinnamomum*, *Pterocarpus*, *Tetranthera*, *Nypa*, y lauráceas como *Litsea* (Axelrod & Raven 1978).

El *bosque paratropical* se caracterizaba climáticamente por un régimen de lluvias de verano. Se han descrito inmensas masas forestales en buena parte de lo que hoy es el norte de Europa, Norteamérica, Rusia, este de Australia y Argentina (Wolfe 1985). Esta vegetación fue fascinante, ya que contenía una mezcla inusual de lo que ahora son elementos tropicales y templados, con un límite forestal de manglares a lo largo de la costa (Collinson 2000). Las familias de angiospermas más frecuentes eran las anacardiáceas, anonáceas, burseráceas, cornáceas, lauráceas, sapindáceas y sabiáceas, así como lianas de vitáceas, menispermáceas e icacináceas. Las palmeras alcanzaron también una importante diversidad. Estos bosques paratropicales llegaban por la costa hasta los 60-65° de latitud, y por el interior hasta los 50° aproximadamente. Los únicos análogos se encuentran en el sur de China y algunos puntos del sureste de Asia (Olson 1985).

Los manglares de la banda paratropical se han evidenciado a través de registros paleobotánicos en las costas de Inglaterra, Francia y Bélgica, y en el Hemisferio sur incluso en Tasmania, a 65° de latitud. Estos bosques pantanosos estaban dominados por la palmera *Nypa* y algunas rizoforáceas como *Cerriops* (Pole & Macphail 1996). *Nypa* se encuentra hoy solamente en algunos manglares del sureste asiático.

Dentro de este bioma de lluvias de verano también hay que considerar la existencia de zonas de sabana en áreas de lo que hoy es el sur de Australia, Argentina y norte del Tibet (Greenwood 2000). Los tipos foliares (*notofilia* y *microfilia*) así lo indican, en contraposición a la *megafilia* de los bosques paratropicales. Entre las angiospermas, las lauráceas fueron muy abundantes en las zonas más arboladas del hemisferio norte. Sin embargo, las familias arbóreas más importantes en estas sabanas fueron las casuarináceas, cunoniáceas, mirtáceas, eleocarpáceas, araucariáceas y cupresáceas (sobre todo *Libocedrus*).

El *bioma subdesértico* fue importante en algunas áreas de lo que hoy es Norteamérica, Asia central y Sudamérica. Eran áreas de transición entre condiciones de lluvias de verano y las regiones más desérticas. Las floras fósiles de algunos puntos de China contienen un porcentaje inusualmente alto para el Eoceno de elementos arbustivos xéricos como *Nitraria* y *Ephedra* (Li et al. 1984). Sin embargo, estos

arbustos se mezclaban con bosques caducifolios de *Alnus*, *Betula*, *Engelhardia*, *Juglans* y *Liquidambar* (Li et al. 1984), sugiriendo que las condiciones desérticas realmente no existían en aquella época.

El *bosque templado cálido* estaba dominado por elementos notofílicos (Wolfe 1975). Hubo bosques importantes en áreas de la actual Groenlandia, Canadá, noreste de Asia, Argentina y la Antártida. El dominio corresponde a las fagáceas, lauráceas, teáceas y magnoliáceas (Olson 1985). La diversidad era, sin embargo, menor que en los biomas de bajas latitudes. Esta zona de vegetación presentaba temperaturas medias de 13-20°C (Wolfe 1985).

El bioma templado frío corresponde con un *bosque polar de planifolios y coníferas caducifolias* (Wolfe 1992). Se situaba a unos 70° de latitud en ambos hemisferios y, por tanto, ocupó buena parte de lo que hoy son regiones polares y subpolares. Estos bosques polares no tienen análogo moderno. En el hemisferio norte, dominaban *Alnus*, *Betula*, *Quercus*, *Juglans*, *Populus* y *Acer*, así como *Ginkgo* y coníferas de *hoja caduca* como *Larix*, *Metasequoia*, *Pseudolarix* y *Taxodium* (Wolfe 1987, Tallis 1991). En el hemisferio sur, la composición fue bien diferente, pues la mayor parte de los árboles eran perennifolios, como *Araucaria*, *Podocarpus* y *Dacrydium* entre las coníferas, y *Nothofagus* entre las angiospermas. Las famosas disyunciones de *Nothofagus* y proteáceas entre Sudamérica y Australasia provienen de la geografía del Eoceno (Raven 1972). Otras angiospermas menos frecuentes, pero características, fueron diversos géneros de lorantáceas, mirtáceas, casuarináceas, ericáceas, liliáceas y cunoniáceas (Truswell 1990).

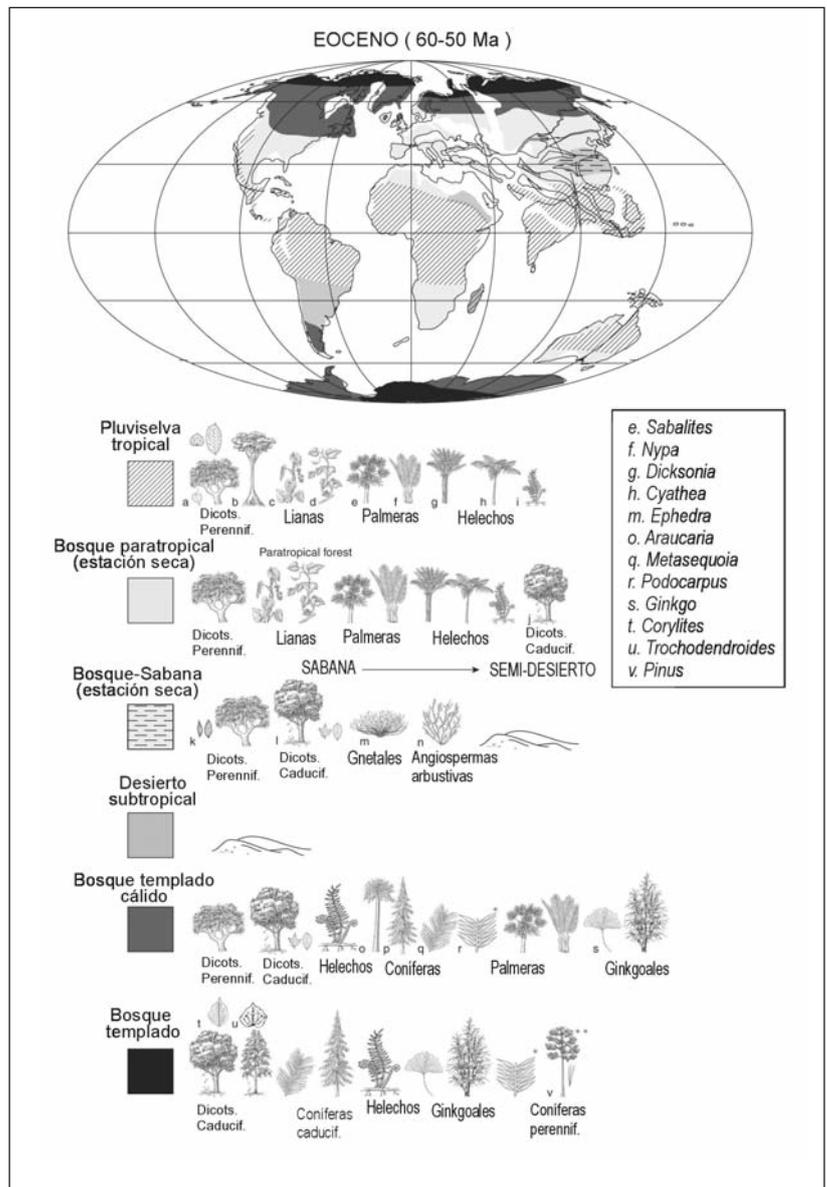


Figura 13.5. Biomas del Eoceno. Wolfe (1985), Janis (1993), Willis & McElwain (2002)

4. Origen y evolución inicial de gramíneas

Durante el Paleoceno y Eoceno inicial (65-50 Ma), tiene lugar la aparición de las gramíneas en el registro fósil (Fig. 13.6), lo cual constituye uno de los eventos evolutivos vegetales más importantes para la humanidad. Actualmente hay más de 10.000 especies de gramíneas 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 al 30% de la superficie terres-

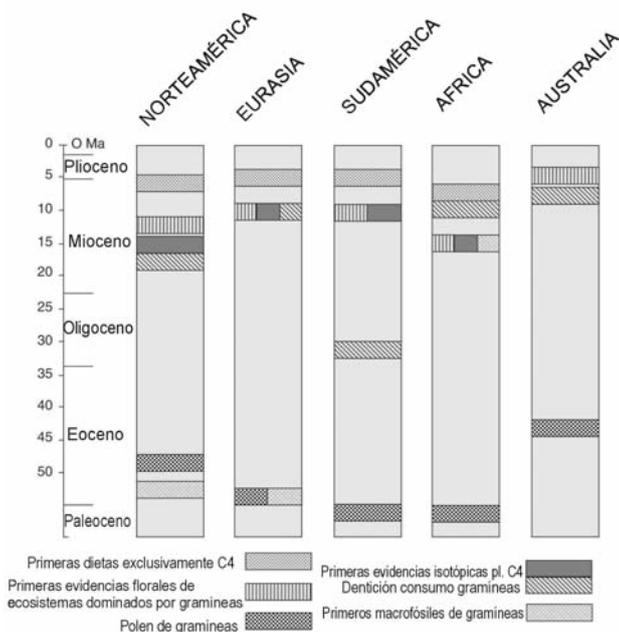


Figura 13.6. Evidencias de la primera aparición de polen, macrofósiles, ecosistemas dominados por gramíneas y denticiones adaptadas al consumo de gramíneas. Jacobs et al. (1999), Willis & McElwain (2002)

tre (Uno et al. 2001). La evidencia arqueológica demuestra que las gramíneas fueron de las primeras plantas en ser cultivadas (como cereales) y se estima que el 52% de los hidratos de carbono de la dieta humana derivan de la ingesta de productos cerealistas (Raven et al. 1992).

Las gramíneas evolucionaron quizá entre el final del Cretácico y el comienzo del Paleoceno, tal y como sugieren algunos pólenes fósiles (Fig. 13.6). Sin embargo, las evidencias no se hacen incuestionables hasta la aparición de macrofósiles (espiguillas) en el Eoceno inicial de Norteamérica (~55 Ma) (Crepet & Feldman 1991) y sur de Inglaterra (Thomasson 1987) (Fig. 13.6).

La expansión posterior fue relativamente lenta y no es hasta el Mioceno Medio (~20-10 Ma) cuando aparecen los primeros ecosistemas dominados por gramíneas (Janis 1993, Webb et al. 1995, Jacobs et al. 1999). En este sentido, el incremento de la aridez y de la frecuencia de incendios deben haber sido factores fundamentales (Dwyer et al. 2000). En el este de África, los restos fósiles de gramíneas suelen acompañar niveles abundantes en micro y macrocarbónes (evidencias de fuego). Las gramíneas suelen estar bien adaptadas al fuego por la existencia de un meristemo basal, situado a veces a ras de suelo o incluso por debajo del mismo.

La evolución de faunas puede haber también tenido relación con la de las gramíneas. Se

ha sugerido que el declive de los dinosaurios y la diversificación de los mamíferos durante el Paleoceno puede haber promovido la radiación de gramíneas (Janis 1984, 1993). Hay muchas hipótesis que intentan marcar relaciones, pero ninguna resulta totalmente convincente. Por otra parte, queda claro que el herbivorismo intensivo debe haber favorecido (lo hace hoy día) la expansión de áreas con gramíneas, debido al crecimiento intercalar de la hoja (Wing 1998).

Es interesante que, al igual que ocurre con las gramíneas, otros grupos de angiospermas herbáceas y arbustivas adaptadas a condiciones áridas, surgen también durante el Paleoceno, hace unos 55 Ma (Herendeen & Crane 1995). Entre éstas hay que destacar las compuestas y las agaváceas.

La macroevolución dentro de las gramíneas se relaciona con cambios en la posición de los programas de desarrollo, posiblemente por la vía de la expresión ectópica de genes (Kellogg 2000). La heterotopía ha jugado un papel importante en la evolución de la morfología de la epidermis, en el origen de la flor y la espiguilla, en la formación de las flores unisexuales en las inflorescencias paniculoides y en el origen reiterado de la fotosíntesis C₄ dentro del grupo. Por otro lado, parece ser que los procesos heterocrónicos han intervenido en la configuración del particular embrión de las gramíneas. En cualquier caso, las morfologías novedosas no parecen relacionadas con la gran radiación de las gramíneas, que tiene lugar unos 10 Ma después de la aparición del ancestro común (Kellogg 2002).

5. Declive de los bosques y expansión de la vegetación xerofítica

Entre el Eoceno y el Plioceno (~55-5 Ma) evolucionan al menos 32 familias, las cuales poseen hoy uno o más taxa adaptados a climas o hábitats de gran aridez estacional (Tabla 13.2). La mayoría de estos tipos xéricos evolucionaron dentro de comunidades mixtas que contenían especies tropicales y templadas (Leopold et al. 1992). Estas formaciones incluyen sabanas, estepas y praderas templadas, desiertos polares y subtropicales, tundra y vegetación mediterránea esclerófila.

Nº de familias	Ma	Intervalo geológico	Nº acumulati-
1	1.8-5.3	Plioceno	43
5	5.3-11.2	Mioceno	42
2	16.4-23.8	Mioceno	37
11	23.8-33.7	Oligoceno	35
4	33.7-37	Eoceno	24
4	41.3-49	Eoceno Medio	20
4	49-54.8	Eoceno Inferior	6
6	54.8-65	Paleoceno	12
4	65-71.3	Maastrichtiense	8
2	83.5-85.8	Santoniense	4
1	85.8-89	Coniaciense	2
1	89-93.5	Turonense	1

Tabla 13.2. Aparición en el registro fósil de familias de angiospermas que incluyen hoy día uno o más taxa típicos de zonas áridas (modificado de Singh 1988)

Las primeras evidencias inequívocas de *sabana arbolada* vienen del Eoceno Medio de Norteamérica, en torno a 40 Ma (Retallack 1992). Las sabanas con *Eucalyptus* y *Acacia* ya se registran hace unos 38 Ma. Un período de máximo inicial se constata alrededor de 16-11 Ma, en el Mioceno Medio. Las *praderas de las zonas templadas* no aparecen hasta el Mioceno Medio (16-11 Ma), mientras que los primeros análogos modernos no se encuentran hasta el Cuaternario (Davis 1976).

La *vegetación mediterránea* se reparte hoy en cinco regiones de clima mediterráneo, con vegetación esclerófila dominante (región circummediterránea, California, oeste de Chile, región capense de Sudáfrica y suroeste de Australia). Todas ellas corresponderían a un tipo de bioma con lluvias de invierno y sequía estival (Groves & DiCasta 1991). Los elementos dominantes suelen ser arbustos y árboles pequeños de hoja xerofítica y persistente (Larcher 1995). Algunos géneros típicos son *Quercus*, *Laurus*, *Arbutus*, *Olea*, *Myrtus* y *Ceratonia*. En el hemisferio sur, *Banksia* y algunas casuarináceas, restionáceas y quenopodiáceas son bastante comunes (White 1990). Aunque las condiciones climáticas asociadas a las lluvias de invierno existen como mínimo desde el Pérmico y, desde luego, en el Jurásico y Cretácico final (Rees et al. 2000), la vegetación esclerófila mediterránea de aspecto moderno no se establece completamente hasta el Mioceno (~10 Ma) (Janis 1993), teniendo un posible punto de arranque hace 37 Ma, con el final del Eoceno.

La *tundra* es típicamente una vegetación carente de especies arbóreas, puesto que la mayor parte del año el clima es muy frío y árido. Janis (1993) sostiene que la tundra ya estaría presente entre los biomas terrestres en torno al Eoceno Medio, hace unos 40 Ma. Sin embargo, las primeras evidencias incuestionables derivan de sedimentos plio-pleistocenos (Wolfe 1985).

La mayor parte de las floras de los *desiertos* actuales son constatables ya desde el Eoceno, hace unos 50 Ma, pero evidencias de vegetación similar a la de los desiertos actuales no se encuentran hasta hace unos 2 Ma (Wolfe & Upchurch 1986). En esta conclusión puede subyacer un sesgo de tipo tafonómico (insuficiente preservación). Por otro lado, la mayoría de las plantas de los desiertos subtropicales son polinizadas por insectos y dicho polen es raro en el sedimento superficial y, por tanto, no constituye un elemento habitual en el registro fósil. Muchas plantas de desiertos, por añadidura, son terófitos. Algunas áreas subdesérticas parecen evidentes ya en el Eoceno Superior (Guo 1993).

6. Distribución geográfica de la vegetación entre 34 y 25 Ma (Oligoceno)

En términos generales, hay que considerar que durante el Oligoceno tiene lugar un incremento de la aridez y un descenso del nivel de precipitaciones, así como la iniciación del casquete antártico. Los bosques tropicales y paratropicales redujeron su extensión considerablemente. Es el momento de la migración hacia el sur de lo que se ha denominado la flora boreotropical o arctoterciaria (Azuma et al. 2001). Willis & McElwain (2002) distinguen seis biomas durante este período, en el que tiene lugar la extinción de los bosques polares (Fig. 13.7).

El *bosque tropical* es similar en composición al del Paleoceno-Eoceno, aunque con menor extensión territorial.

El *bosque paratropical* era notable por la abundancia de leguminosas, anonáceas, ebenáceas y esterculiáceas. En el sur de China, hay evidencias de bosques de lauráceas y fagáceas con muchos elementos microfílicos, indicando cierta aridez estacional típica de climas monzónicos. Dos gimnospermas fueron abundantes: *Cephalotaxus* y *Calocedrus* (Tallis 1991).

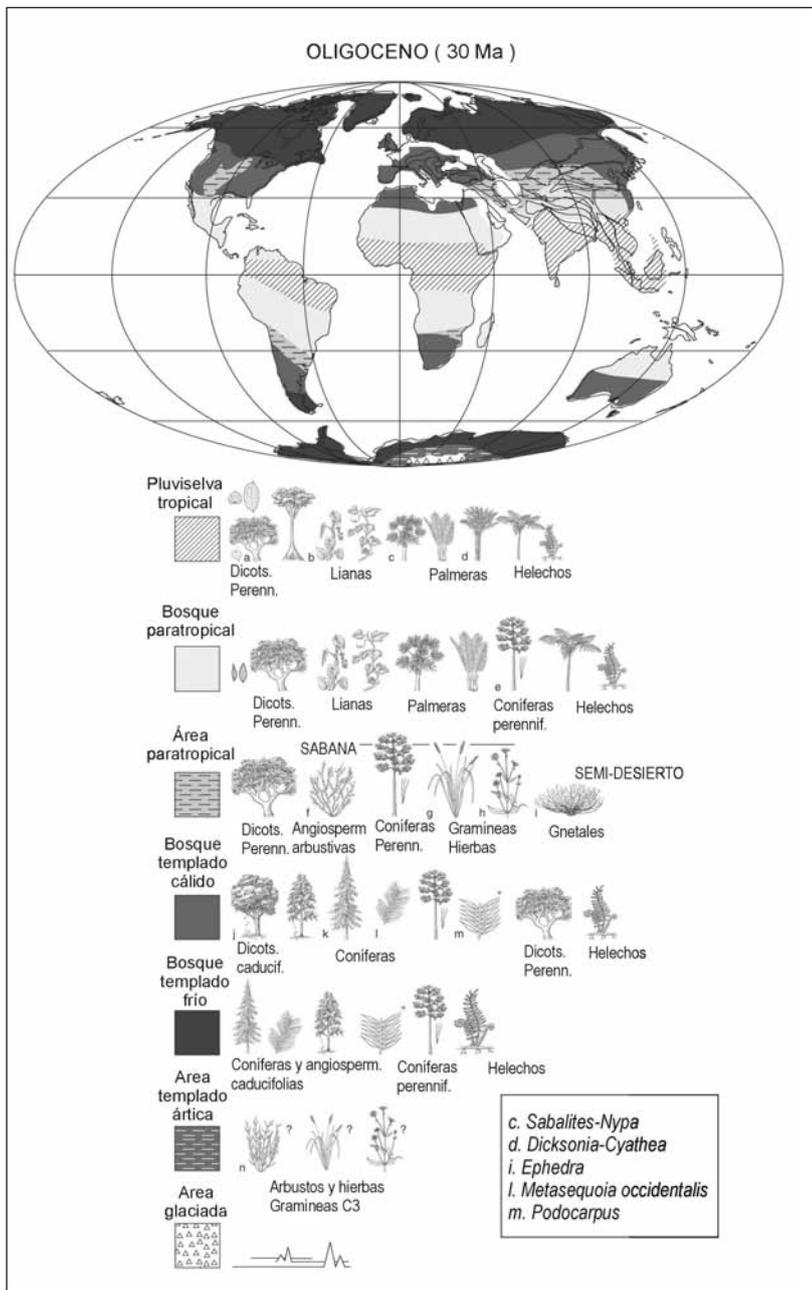


Figura 13.7. Biomas del Oligoceno. Wolfe (1985), Janis (1993), Willis & McElwain (2002)

En Mongolia, Kazakhstan, noroeste de China y Norteamérica central se desarrollaron, en la zona de lluvias de verano, formaciones arbustivas de *Celtis*, *Ephedra*, *Mahonia* y *Astronium* (Leopold et al. 1992), en zonas más áridas que las ocupadas por los bosques paratropicales.

La zona templado cálida presentaba una amplia banda de formaciones forestales de perennifolios y caducifolios que se estableció entre Eurasia central y Norteamérica, reemplazando al bosque húmedo paratropical (Collinson 2000). Esta vegetación estaba domi-

nada por *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Nyssa*, *Quercus*, *Ulmus*, *Carya*, *Liqui-dambar*, *Cercidiphyllum*, *Glyp-tostrobus*, *Sequoia* y *Engelhardtia* (Tallis 1991).

El bioma templado frío viene caracterizado por bosques mixtos de coníferas y angiospermas de hoja caduca, fundamentalmente *Metasequoia* y *Alnus* (Wolfe 1992) en el hemisferio norte, y *Podocarpus* y *Nothofagus* en el hemisferio sur (Truswell 1990).

En la zona ártica, hubo un descenso en la diversidad y cobertura vegetal debido a la intensificación del ambiente glaciario y periglaciario. La vegetación ártica estaba dominada por gramíneas y quenopodiáceas.

7. Evolución de las plantas C4 y CAM

Actualmente, todas las plantas superiores pueden ser divididas en tres categorías de acuerdo con el método por el cual fijan el dióxido de carbono en la fotosíntesis, a saber C3, C4 y CAM (metabolismo ácido de crasuláceas) (Tabla 13.3). La aparición de las plantas que poseen pautas C4 y CAM representa uno de los eventos evolutivos más importantes en el registro fósil de plantas.

La mayoría de las angiospermas, gimnospermas y pteridófitos actuales poseen pautas C3, mientras que las plantas C4 son casi exclusivamente angiospermas, siendo muy comunes entre las gramíneas (especialmente muchas especies de sabana), terófitos y especies de ciperáceas, portulacáceas, amarantáceas, quenopodiáceas y euforbiáceas. Las plantas CAM incluyen todas las cactáceas, la mayor parte de las asclepiadáceas, bromeliáceas y orquidáceas, algunas euforbiáceas y, curiosamente, algunos helechos y el gnetófito *Welwitschia mirabilis* (Raven & Spicer 1996).

Algunas investigaciones experimentales con especies actuales han demostrado que las diferencias bioquímicas y fisiológicas entre las plantas C₃, C₄ y CAM influyen directamente sus respuestas ante diferentes condiciones de aridez, temperatura y concentración de dióxido de carbono (Ehleringer & Monson 1993). Las altas temperaturas y bajas precipitaciones favorecen a las plantas C₄ y CAM, puesto que éstas muestran una mayor eficacia en la captación de dióxido de carbono y evitación de las pérdidas de agua. Las plantas C₄, sin embargo, son mucho menos eficientes fotosintéticamente bajo condiciones de temperatura baja (Larcher 1995). La distribución actual de plantas refleja estas distinciones, ya que las plantas C₄ y CAM tienden a predominar en regiones áridas y cálidas, mientras que las plantas C₃ lo hacen en regiones templadas y boreales.

Una combinación de la evidencia anatómica, sistemática y química se ha utilizado para trazar un modelo de registro evolutivo de cada grupo fotosintético. La fotosíntesis C₃ habría evolucionado, como muy tarde, en el Silúrico (~420 Ma) y como pauta esencial en las primeras plantas terrestres (Raven 1993). La evidencia derivada de la composición isotópica de carbono en paleosuelos sugiere que la fotosíntesis C₄ aparecería en el Mioceno Medio, hace unos 16 Ma, y se extendería muy rápidamente entre muchos grupos a lo largo de los subsiguientes 5-6 millones de años (Cerling et al. 1997) (Tabla 13.3).

Las primeras evidencias inequívocas de fotosíntesis CAM aparecen hace unos 40.000 años (Troughton et al. 1974). Sin embargo, sobre la base de consideraciones fisiológicas y la existencia de fotosíntesis CAM en *Welwitschia*, se asume que esta pauta evolucionaría como mínimo en el Cretácico, hace más de 130 Ma (Ehleringer & Monson 1993).

Característica	C ₃	C ₄	CAM
Evolución inicial (evidencias incuestionables)	Silúrico-Medio (400 Ma)	Mioceno Medio (16 Ma)	Cuaternario (40.000 BP)
Evolución inicial (especulación)	Ordovícico Superior (450 Ma)	Carbonífero superior (300 Ma) o Cretácico Medio (120 Ma)	Cretácico Superior (130 Ma)
Aceptor primario CO₂	Ribulosa 1-5 bifosfato (RuBP)	Fosfenol piruvato (PEP)	RuBP con luz PEP en oscuridad
Primer producto fotosíntesis	Fosfoglicerato (PGA)	Oxalacetato, malato, aspartato	PGA con luz, Malato en oscuridad
Bloqueo fotosíntesis por O₂	Sí	No	No
Mecanismo de concentración de CO₂ para reducir la	No	Sí	Sí
Liberación de CO₂ en condiciones luminosas (fotores-	Si	No	No
Capacidad fotosintética con niveles actuales	Baja-Alta	Alta-Muy alta	Baja (luz) Moderada (oscuridad)
Eficiencia utilización agua	Baja-Moderada	Alta	Muy alta
Distribución actual	Dominan la mayor parte de ecosistemas terrestres, sobre todo en climas	Dominan en ecosistemas cálidos y abiertos. Formaciones tropicales y templadas	Ecosistemas áridos (desiertos, epífitos)
% aprox. composición flora	85	5	10
Límites distribución	Mucha luz y altas temperaturas. Escasez de disponibilidad	Bajas temperaturas, muy baja disponibilidad hídrica	Competencia con plantas C ₃ y C ₄
Especulación futuro escenario con incremento	Ventaja competitiva, expansión de áreas	Desventaja, retracción de áreas	
Especulación futuro escenario con incremento de CO₂ y recal-	Disminución áreas de distribución por competencia con plan-	Expansión áreas de distribución	

Tabla 13.3. Registro fósil y características de las plantas C₃, C₄ y CAM

No hay evidencias claras, en cualquier caso, de que la fotosíntesis C₄ y CAM hayan existido en intervalos premiocenos. Se ha sugerido que la ventaja competitiva que daría lugar a la radiación de plantas CAM y C₄ sería debida no sólo a las altas temperaturas y aridez, sino también a las bajas concentraciones de dióxido de car-

bono atmosférico que había durante el Mioceno (Cerling et al. 1997).

8. Distribución geográfica de la vegetación entre 11.2 y 5.3 Ma (Mioceno Superior)

El Mioceno Superior exhibe un mayor gradiente térmico latitudinal, así como una manifiesta tendencia global hacia la aridez, salvo un episodio cálido que se ha datado entre 18 y 13 Ma (Janis 1993). Es el momento en el cual se establece una conexión entre el norte de África y el sur de Europa, con la desecación del Mar Mediterráneo.

Para este intervalo, que ingeniosamente Traverse (1982) ha denominado "*Ultimógeno*", Willis & McElwain (2002) han reconocido la siguiente distribución fitogeográfica (Fig. 13.8).

Hace unos 10 Ma, una banda de *bosques tropicales* se extendía por amplias zonas de África central, norte de Sudamérica, sur de Asia y norte de Australia. Estas pluviselvas contenían angiospermas de hoja perenne, sobre todo dipterocarpaceas, junto con palmeras, lianas y algunas coníferas, como araucariáceas y podocarpaceas. El actual bosque de la zona ecuatorial ya se había configurado en esta época (Meyen 1987).

La zona de lluvias de verano presentaba *bosques paratropicales*. El clima era notablemente monzónico y la vegetación dominada por fagáceas y lauráceas, *Pinus*, *Picea* y *Glyptostrobus* (Guo 1993, Raymo & Ruddiman 1992).

El bioma de lluvias de verano incluye también ambientes semiáridos, en los que el bosque paratropical experimentaba una *transición hacia los bosques caducifolios* dominados por fagáceas y hacia las sabanas arboladas con elementos espinosos. Los espacios abiertos ocuparon mayor extensión que durante el Oligoceno (Boucot et al. 2001). En el hemisferio norte, se incrementa mucho la proporción de *Pinus*, *Juniperus* y quenopodiáceas.

Es difícil asegurar la existencia de *desiertos subtropicales* como los actuales, pero el registro fósil es fragmentario y confuso. En algunos puntos del oeste de África, Arabia y Asia central se constatan registros que indican aridez extrema (Boucot et al. 2001), con abundantes gramíneas y quenopodiáceas.

El *bioma de lluvias de invierno* se extendía por la costa oeste de América, buena parte del sur de Europa, norte de África y suroeste de Australia. La vegetación estaba dominada por bosques de *Pinus* y *Quercus* con *Arbutus*, *Rhus* y *Ceanothus*. Algunas paleofloras de Italia han proporcionado cuadros vegetales muy completos para este bioma (Bertolani-Marchetti 1984), detectándose hasta un 25% de taxodiáceas, así como la presencia de otros elementos típicamente terciario-europeos como *Cedrus*, *Tsuga*, *Torreya*, *Eucommia* o *Symplocos*.

La región del Cabo sudafricana no tenía todavía una vegetación mediterránea. Algunos autores han sugerido que la vegetación mediterránea es un fenómeno de aparición muy reciente, incluso postglaciar (Groves & Rackham 2001). Sin embargo, el registro paleobotánico y la sedimentología sugieren que los climas con lluvias de invierno y la vegetación esclerófila asociada aparecían ya frecuentemente durante el Cretácico final (Horrell 1991) y potencialmente en el Pérmico (Rees et al. 1999).

Un factor importante a la hora de configurar la vegetación mediterránea del norte de África y sur de Europa ha sido la *desecación del Mar Mediterráneo* (Hsü et al. 1977). Se ha estimado que esta habría creado climas locales más fríos y áridos (Hsü et al. 1977, Wright & Cita 1979, Janis 1993) y facilitado amplios procesos migratorios de especies vegetales entre Asia, África y Europa (Hsü 1983). Las pruebas actualistas de este fenómeno se encuentran en abundancia en las floras mesinienses de la cuenca mediterránea. El modelo de vegetación más aceptado incluye tres pisos de vegetación: uno montano con *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Cedrus* y *Tsuga*; otro termófilo con *Quercus*, *Ulmus*, *Carya*, *Juglans*, *Cathaya*, *Magnolia* y *Liquidambar*; y otro de zonas inundadas y litorales con abundantes quenopodiáceas, *Taxodium* y gramíneas (Bocquet et al. 1978, Bertolani-Marchetti 1985, Suc et al. 1995).

El bosque de la *zona templado cálida* está bien significado en tafofacies con macrorrestos que sugieren la existencia de manglares y pantanos. Estos bosques contenían a menudo especies de *Taxodium* y de angiospermas de hoja marcescente, como *Acer*, *Populus*, *Salix* y *Quercus*, entre otras. Los elementos perennifolios no fueron tan abundantes como durante el Paleoceno y el Eoceno. Algunas reliquias de

estos bosques aparecen hoy en Florida (Graham 1999).

Los bosques de *planocaducifolios* se reducen geográficamente. A finales del Mioceno, la Antártida quedaba ya deforestada y la vegetación dominante era de tundra. Este bioma consistía en un mosaico de comunidades con *Alnus*, *Acer*, *Ulmus*, *Quercus*, *Betula*, *Platanus* y *Tilia*, mezclados con coníferas, tanto pináceas como taxodiáceas. En algunos enclaves, persistieron los bosques de *Taxodium* (Tallis 1991).

Las *estepas graminoides arbustivas* se dan en las zonas áridas del interior de Eurasia y Norteamérica, muchas de ellas como consecuencia de la nueva configuración orográfica. Comienzan a aparecer muchos grupos de forma conspicua, como las compuestas y otros elementos herbáceos. Las formaciones arboladas eran abiertas. *Juniperus* y *Celtis* son frecuentes, junto con *Ephedra* y *Artemisia* (Barnosky 1984). Las grandes praderas de Norteamérica no aparecerán hasta comienzos del Cuaternario (Graham 1999).

En la *zona templado fría* se da una vegetación de tipo *taiga*, cuyas primeras evidencias se presentan ya en el Oligoceno. Aparece en latitudes altas desde unos 50° hacia los polos. La taiga moderna está dominada por coníferas, pero la del Mioceno tenía, aparte de *Pinus*, *Picea*, *Tsuga* y otras coníferas, elementos caducifolios como *Juglans*, *Betula*, *Alnus* y *Acer* (Nikolov & Helmisaari 1992). La taiga actual se establece definitivamente hace unos 2 millones de años (Hills et al. 1974).

Se ha especulado sobre que todas las zonas de la Antártida que no estaban cubiertas por el hielo a finales del Mioceno, poseían una vegetación de tipo *tundra* (Singh 1988). Sin embargo, las evidencias incuestionables de tundra no aparecen hasta hace el Plioceno final, hace unos 3 millones de años (Truswell 1990).

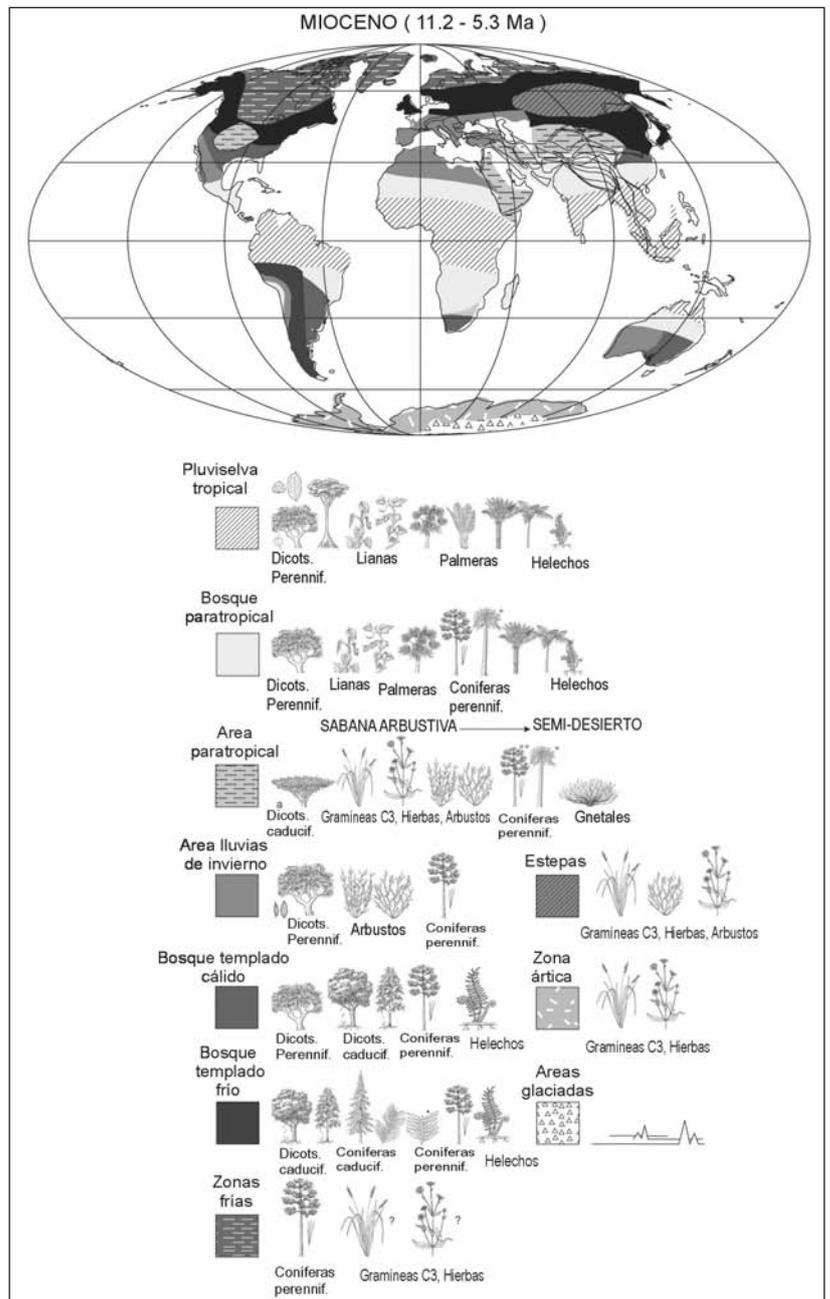


Figura 13.8. Biomas del Mioceno. Wolfe (1985), Janis (1993), Willis & McElwain (2002)

9. Algunas consideraciones sobre el origen de la vegetación mediterránea europea

Aunque las condiciones fisiográficas que originan la sequía estival en un clima preliminarmente templado o subtropical se han dado con anterioridad en otras regiones, no es hasta el Terciario cuando la evidencia disponible nos permite establecer tanto una cronología como

una casuística coherentes para el establecimiento del bioma mediterráneo en Europa.

La región circunmediterránea representa lo que nos ha quedado de los márgenes del antiguo Mar de Tetis, un océano mesozoico que experimentó profundas modificaciones debido a los desarrollos geomorfológicos asociados con la orogenia alpina, la cual comienza en el Cretácico Medio, hace unos 100 Ma (millones de años) y se completa a finales del Mioceno, hace unos 7 Ma (Fig. 13.3).

Como hemos visto, el intervalo Paleoceno-Eoceno (65-38 Ma), había sido globalmente cálido, húmedo y forestal en el continente europeo. Finalizando el Oligoceno (35-23 Ma) y sobre todo durante diversas fases del Mioceno (23-5,2 Ma), se observa una clara tendencia global hacia el descenso de las precipitaciones y, en menor medida, de las temperaturas. Las dos manifestaciones más relevantes de esta pauta son la consolidación de la placa de hielo antártico y la instalación de las condiciones de alta presión que causan el déficit hídrico estival en la región mediterránea.

Desde una perspectiva geocronológica, se pueden definir cuatro hitos cruciales en la evolución de la vegetación mediterránea. En primer lugar, el contacto mesozoico entre Eurasia y Norteamérica, que en algunos puntos se prolonga hasta finales del Paleoceno, hace unos 60 millones de años (Raven & Axelrod 1981). Dicho contacto ha significado que haya géneros comunes entre California y el mediterráneo europeo (Raven 1973). Entre éstos, hay que mencionar los casos de *Acer*, *Alnus*, *Arbutus*, *Clematis*, *Crataegus*, *Berberis*, *Helianthemum*, *Cupressus*, *Fraxinus*, *Juniperus*, *Lonicera*, *Prunus*, *Rhamnus*, *Rosa*, *Rubus*, *Smilax*, *Lavatera*, *Salvia*, *Viburnum*, *Vitis* y, sobre todo, *Pinus* y *Quercus*.

La segunda influencia histórica está enclavada en el Mioceno. Este período incluye fases con grandes áreas emergidas y estrechos contactos ibero-africanos, alternando con otras en las que, por ejemplo, el actual extremo suroccidental de la Península Ibérica vino a ser un mar salpicado de pequeñas islas. Esta configuración geográfica indujo el aislamiento de poblaciones vegetales y, eventualmente, la formación de nuevas especies. Por añadidura, el final del Mioceno, período denominado Mesiniense (6,7-5,2 Ma), supuso un evento de tal aridez regional que buena parte de lo que hoy es el Mar Mediterráneo se transformó en un mosaico de

marjales susceptibles de ser invadidos por especies halófitas y xerófitas de origen sahariano o irano-turánico (Hsü 1983).

La fisiografía miocena, en cualquier caso, ha sido y sigue siendo objeto de enconados debates y muchos datos necesitan cierta destilación. Las investigaciones paleoclimáticas de los últimos años sugieren una complejidad espacial mucho mayor de lo que se había imaginado inicialmente, con abundancia de ecosistemas húmedos y tropicales en el norte de África y sur de Europa, especialmente en las regiones montañosas (Griffin 2002).

El tercer período de relevancia es el Plioceno, durante el cual se constatan crisis climáticas episódicas, con acentuación de la mediterraneidad, aridez y cierto enfriamiento en torno a 4,5 Ma, 3,6 Ma, 3,2 Ma, 2,8 Ma y 2,4 Ma. Esta serie de inyecciones, que culmina con las denominadas "glaciaciones cuaternarias", suponen la desaparición acumulativa de especies termófilas del continente europeo, así como la expansión episódica de formaciones de xerófitas como *Artemisia*, *Ephedra*, *Calligonum*, *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Lygeum*, *Amaranthaceae*, *Aizoaceae*, etc.

Resulta fascinante que los elementos que hoy consideramos característicamente mediterráneos aparezcan en los bosques pliocenos acompañando a géneros que hoy presentan afinidades tan diversas. Así, las evidencias fósiles de *Quercus ilex*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*, *Q. cerris*, *Castanea*, *Acer monspessulanum*, *Carpinus orientalis*, *Smilax*, *Phillyrea*, *Cistus*, *Olea*, *Myrica* o *Pistacia* se mezclan con las de palmáceas (*Sabal*, *Chamaerops*), lauráceas (*Laurus*, *Cinnamomum*, *Persea*, *Sassafras*, *Oreodaphne*), juglandáceas (*Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Engelhardia*), taxodiáceas (*Taxodium*, *Sequoia*, *Sciadopitys*), rizoforáceas (*Rhizophora*), celastráceas (*Microtropis*), hamamelidáceas (*Liquidambar*, *Hamamelis*, *Parrotia*), nisáceas (*Nyssa*), coníferas (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Cathaya*) y árboles caducifolios (*Fagus*, *Corylus*, *Betula*, *Tilia*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Alnus*) (Dupont & Leroy 1999, Wrenn et al. 1999).

Todos los análisis paleoclimáticos parecen indicar que la doble estacionalidad característica del clima mediterráneo en Europa se define acumulativamente en las crisis fechadas en 3,4-3,3, 2,7-2,6, y 2,4-2,3 Ma, en paralelo a la desaparición de las secuoyas y palmeras, las primeras evidencias de glaciación en el Hemisferio

norte y la llegada del mamut y el caballo a Europa occidental (Suc 1984, Leroy 1997, Fauquette et al. 1998). El cuarto hito en la configuración de la vegetación mediterránea se relaciona con los cambios climáticos y biogeográficos que tendrán lugar en el Cuaternario, el cual comienza entre 2 y 1.8 Ma. De esto nos ocuparemos a continuación.

10. Determinismo orbital y refugios glaciares durante el Cuaternario

10.1. Control astronómico del cambio climático multimilenario

La Tierra está sujeta a cambios climáticos cíclicos debido a su posición, movimiento relativo e interacción gravitatoria con otros planetas dentro del sistema solar. Hay tres frecuencias de periodicidad en el cambio: 23.000 años (precesión de los equinoccios), 41.000 años (oscilación del eje) y 100.000 años (excentricidad de la órbita) (Bradley, 1999).

La historia glacial del Cuaternario se describe habitualmente a través de cambios en la excentricidad de la órbita e inclinación del eje de rotación, los cuales a su vez han modificado la intensidad y la distribución, tanto latitudinal como estacional, de la radiación solar que incide sobre la Tierra. En consecuencia, la historia geológica relativa a los últimos dos millones de años en el continente europeo exhibe una *alternancia periódica de fases glaciares e interglaciares* (Bennett 1990) (Fig. 13.9).

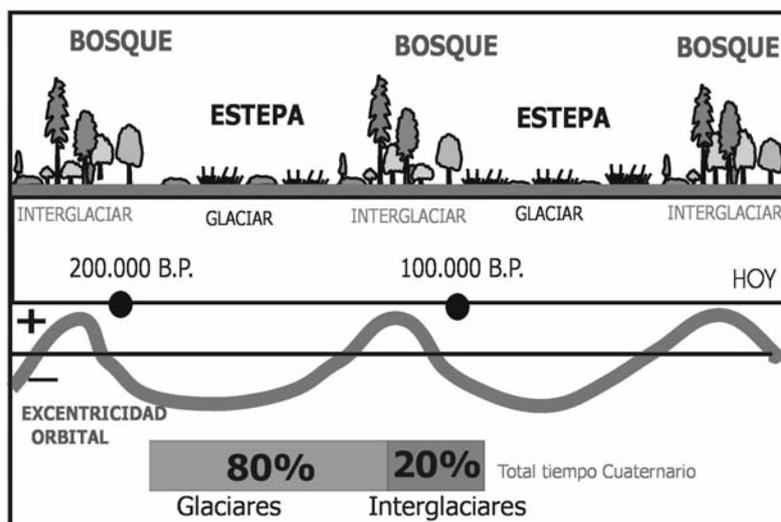


Figura 13.9. Determinismo orbital y dinámica glacial-interglacial durante el Cuaternario

10.2. Datos paleoecológicos y refugios glaciares

Según la información disponible en latitudes templadas, la historia de la vegetación cuaternaria estaría conformada por los siguientes fenómenos generales:

- (1) Regresión y/o extinción progresiva de taxa característicos de los bosques tropicales y subtropicales del Plioceno (en Europa, ello afecta a *Taxodium*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Diospyros*, *Liquidambar*, *Sciadopitys*, *Myrica*, *Eucommia*, *Nyssa*, *Parrotia*, *Tsuga*, *Symplocos*, *Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Engelhardia*, etc) (Traverse 1982, Leroy 1997) (Fig. 13.11).
- (2) Contracción episódica de las áreas de distribución de los bosques mediterráneos (*Quercus*, *Pinus*, *Cedrus*, *Juniperus*, *Olea*, *Fraxinus*, *Pistacia*, *Alnus*, *Corylus*, Cistaceae, etc).
- (3) Expansión de la vegetación xero-heliofítica, en tendencia global desde el comienzo del Cuaternario hasta el último máximo glacial, hace unos 18.000 años (*Artemisia*, *Ephedra*, Poaceae, Chenopodiaceae, Cichorioideae, Lamiaceae).
- (4) Dinámica glacial-interglacial (Fig. 13.9) caracterizable por oscilaciones en el grado de cobertura arbórea y/o arbustiva y en la abundancia de especies termófilas, por procesos de agregación y desagregación de tanatocenosis y, en algunas regiones, por el desarrollo alternante de bosques de angiospermas y coníferas.

(5) En el seno de los interglaciares, es frecuente el registro de procesos de sucesión polínica como reflejo aparente de una migración diferencial. Por la interferencia de la señal antrópica, el Holoceno supone una etapa bastante particular en la que no siempre se observan las tendencias de los interglaciares.

(6) En el seno de las fases glaciares, a menudo se hace patente una alternancia estadal-interstadial caracterizable por variaciones en el grado de cobertura arbórea o por procesos similares a los que caracterizan a

los interglaciares, aunque con un *tempo* sensiblemente menor.

En términos generales, podemos confirmar que la mayoría de estos fenómenos son observables en la Península Ibérica, aunque sólo de manera fragmentaria, pues no existen registros continentales que exhiban la amplitud temporal de otras secuencias mediterráneas como las Praclaux (Reille & de Beaulieu 1995) en Francia, Valle di Castiglione (Follieri et al. 1998) y Lagaccione (Magri 1999) en Italia o Tenaghi Philippon y Ioannina (Tzedakis et al. 1997) en Grecia. La secuencia ibérica más larga es probablemente la de la turbera del Padul, Granada (Pons & Reille 1988), la cual incluye la mayor parte del último complejo interglaciar, la glaciación wurmiense y la primera mitad del Holoceno. La secuencia de la Cueva de la Carihuela, también en Granada, (Carrión 1992a, Carrión et al. 1998) cubre igualmente un lapso equivalente al del intervalo isotópico 5-1, pero con una menor resolución.

Dado el determinismo astronómico, alrededor del 80% del tiempo cuaternario es, de hecho, tiempo bajo condiciones glaciares (Comes & Kadereit 1998) (Fig. 13.9). Se puede comprender que una variación sostenida y considerable en la temperatura tenga repercusiones en la disponibilidad hídrica y, en consecuencia, en la distribución de los bosques. *No en vano, la mayor parte de las especies arbóreas y arbustivas desaparecieron de las zonas estrictamente glaciadas y de su entorno periglacial*, donde predominaron fenómenos de soliflucción incompatibles con la existencia de un ecosistema forestal.

Estas condiciones de frío generalizado en el norte de Europa fueron coetáneas de un incremento importante de la xericidad en latitudes mediterráneas. Las especies forestales, pues, sobrevivieron en microclimas asociados a valles profundos dentro de cadenas montañosas en el sur de Europa (Bennett et al. 1991, Willis 1996, Carrión 2002) (Fig. 13.10).

Uno de los retos esenciales con los que se enfrenta la paleoecología es el de localizar cuáles fueron esas zonas de reservorio fitogenético. Hasta el momento, existiendo amplias lagunas geográficas que no han sido sometidas a estudio, las regiones más importantes de refugio glaciar parece ser que fueron los Balcanes y la península itálica (Bennett et al. 1991) (Fig. 13.12). Algunos estudios recientes realizados en sistemas lagunares de la Sierra de Segura,

demuestran que las cordilleras béticas representaron también una extraordinaria "reserva forestal" durante la última gran crisis glaciar, cuyo máximo ha sido datado entre dieciocho y veinte mil años antes del presente (Carrión et al. 2001a, 2001b, Carrión 2002).

Durante este período, el erg sahariano estuvo netamente más extendido que en la actualidad, tanto hacia el norte como a través de la franja saheliana (Swezey 2001), y la mayor parte de las áreas mesetarias de la Península Ibérica contemplaron un paisaje estepario dominado por gramíneas, *Artemisia*, quenopodiáceas y *Ephedra* (Allen et al. 1996, Blanco et al. 1997). Sin embargo, las altitudes comprendidas entre 800 y 1000 m en las sierras béticas retuvieron poblaciones de especies leñosas mediterráneas (*Quercus ilex-rotundifolia*, *Q. faginea*, *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, etc), caducifolios (*Corylus avellana*, *Betula celtiberica*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor-glabra*, *Juglans regia*, etc) y arbustos termófilos (*Pistacia lentiscus*, *Phyllirea angustifolia-media*, *Olea europaea*, etc).

En la costa oriental de la Península Ibérica, también se han localizado refugios de vegetación termófila a través del análisis polínico de sedimentos de cuevas y abrigos (Dupré 1988, Burjachs & Julià 1994, Carrión et al. en prensa). Además de la existencia de bosques dispersos de pinos y encinas con robles, estos ambientes submontanos litorales permitieron en el sureste la supervivencia de coscojares, acebuchares y de las típicas formaciones arbustivas de *Periploca angustifolia*, *Chamaerops humilis*, *Maytenus europaeus*, *Osyris quadripartita*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia*, entre otras especies (Carrión et al. 1995, Carrión et al., en prensa).

Los refugios suroccidentales son evidentes por la composición de la flora actual (elementos ibero-norteafricanos o ibero-tingitanos como *Quercus lusitanica*, *Q. canariensis*, *Rhododendron ponticum* ssp. *baeticum*, *Lonicera periclymenum* ssp. *hispanica*, *Ruscus hypophyllum*, *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Genista tridentata*, *Genista triacanthos*, *Thymelaea villosa*, *Halimium alyssoides* y *Davallia canariensis*) (Ojeda et al. 1996, Arroyo 1997), pero también hay algunos indicadores palinológicos, sobre todo en secuencias marinas (Hooghiemstra et al. 1992).

Uno de los modelos de dinámica vegetal asociada con los refugios glaciares asume la

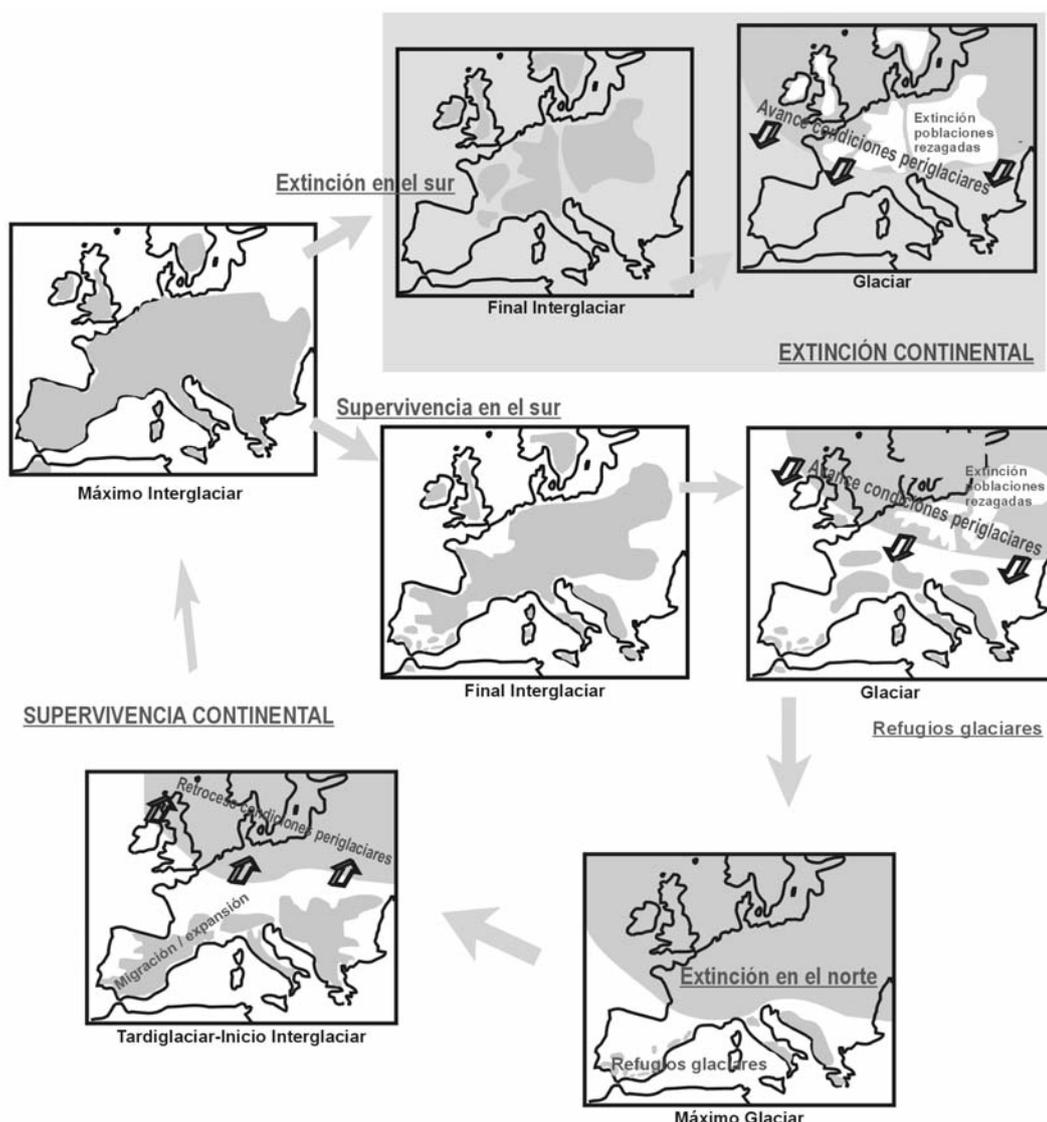


Figura 13.10. Modelo paleoecológico para la supervivencia *versus* extinción de una especie arbórea en el continente europeo durante un ciclo glacial-interglacial. El avance del frente periglaciario es un proceso más rápido que la migración hacia el sur de las poblaciones de árboles, las cuales desaparecen del norte y centro al comienzo de cada glaciación. En la escala milenaria, los refugios meridionales representan algo así como jardines botánicos en tiempos de crisis. Para la extinción de una especie, sin embargo, es crítico el hecho de que ésta desaparezca de sus posiciones más meridionales al final de los interglaciares, durante los cuales hay procesos de fragmentación debidos al incremento de la aridez

intervención de procesos migratorios a larga distancia con el advenimiento del Holoceno (Brewer et al. 2000). Dicho modelo podría modificarse con la llegada de nuevos datos paleobotánicos o con la reinterpretación de los ya existentes. El artículo de Willis et al. (2000), basado en datos antracológicos de Hungría, ha sentado las bases para replantear hipótesis de supervivencia arbórea en posiciones mucho más septentrionales de lo que se sospechaba inicialmente. Esta investigación nos ha hecho cuestionarnos si las señales polínicas porcentualmente bajas de taxa arbóreas se deben realmente al transporte a larga distancia, o son más bien el resultado de deficiencias en la dis-

persión o en la producción polínicas. Porque si consideráramos los sitios polínicos donde aparecen señales de esa magnitud durante la última fase glaciaria, la distribución actual centroeuropea habría que explicarla más bien por *expansión regional de poblaciones estacionarias* que por procesos de migración continental desde un número reducido de poblaciones "refugiadas" lejos en el sur.

Incluso la región cantábrica parece haber sido refugio de árboles durante la última glaciación, como atestiguan datos polínicos (Ramil-Rego et al. 1998) y antracológicos (Uzquiano 1992). Aunque siempre en bajas frecuencias, la evidencia polínica pleniglaciaria incluye *Pinus*,

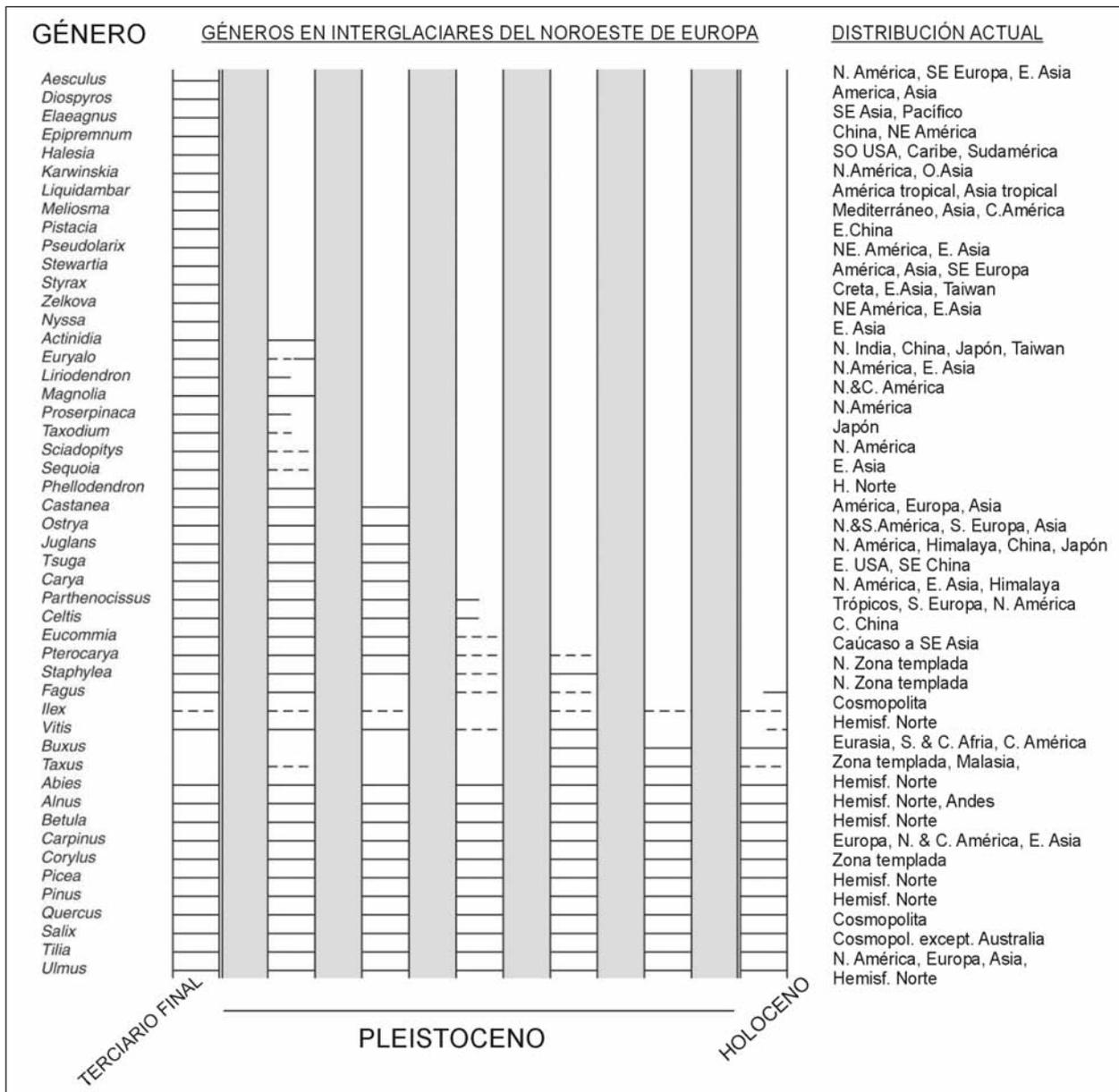


Figura 13.11. Desaparición de taxa arbóreos en el noroeste de Europa durante el Cuaternario. Las fases glaciares han sido sombreadas. Adaptado de Coxon & Waldren (1997)

Betula, *Juniperus*, *Corylus*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Juglans*, *Fagus* y *Castanea*. Los carbones contienen evidencias de *Pinus sylvestris*, *P. uncinata*, *Juniperus*, *Betula alba*, *B. pendula*, *Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Tilia platyphyllos*, *T. cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Sambucus nigra*, *Viburnum tinus*, *Cornus sanguinea*, *Quercus ilex*, *Fagus sylvatica*, *Sorbus aria*, *S. aucuparia*, *S. torminalis*, *S. domestica*, *Castanea sativa*, *Quercus suber*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Crataegus monogyna* y varias especies de *Prunus* y *Rhamnus*.

En latitudes tropicales, la localización de refugios se incorpora a los estudios sobre biodiversidad. En la Amazonía, los refugios aparecen asociados a la existencia de numerosas islas durante el Pleistoceno Superior (Willis & Whittaker 2000), más que a procesos de aislamiento reproductor por dispersión ineficaz (Wilson 1994).

La cuestión de los refugios glaciares es además importante a la hora de explicar diferencias en la fitodiversidad de géneros leñosos entre los países del sur y norte de Europa, por qué se han extinguido de la Península Ibérica géneros que vivieron durante el Terciario como

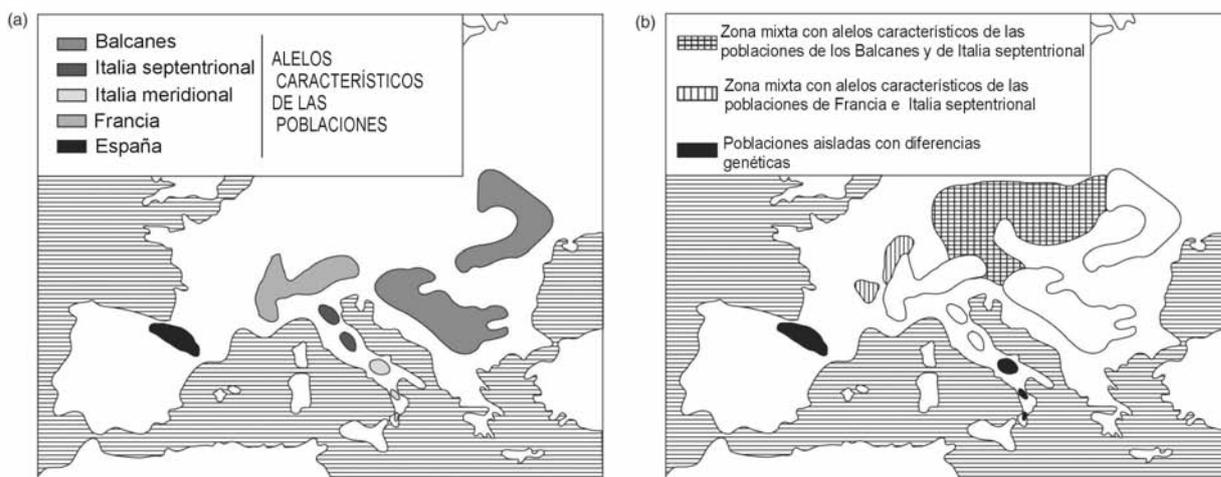


Figura 13.12. Filogeografía de *Abies alba* y su relación con los refugios glaciares en el sur de Europa. Willis & McElwain (2002)

Aesculus, *Diospyros*, *Elaeagnus*, *Liquidambar*, *Pseudolarix*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Taxodium*, *Nyssa*, *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Tsuga* o *Carya*, o por qué sobreviven otros que se ausentan del norte de Europa como *Pistacia*, *Buxus*, *Vitis*, *Juglans*, *Celtis* o *Castanea* (Fig. 13.11). La persistencia glacial en la Península Ibérica de algunas especies como *Castanea sativa*, *Quercus suber* o *Juglans regia* y la conexión de dicha supervivencia con la distribución actual, son aspectos controvertidos por la escasez de datos paleoecológicos y la ausencia de macrorestos (Carrión & Sánchez-Gómez 1992). Del mismo modo, todavía se desconoce el momento de la desaparición de *Cedrus atlantica* del continente europeo.

10.3. Filogeografía desde marcadores moleculares

En términos de aislamiento geográfico, el encapsulamiento de especies arbóreas durante las fases frías del Cuaternario tiene una extraordinaria importancia evolutiva. La distribución de alelos de las poblaciones actuales de muchas especies está relacionada con la posibilidad de que las poblaciones glaciares hayan o no entrado en contacto durante las fases interglaciares, después de la larga disrupción glacial (Bennett 1997).

Estos estudios filogeográficos incluyen principalmente dos tipos de marcadores: *isoenzimas* y *DNA de cloroplastos*. Ambos tienen en común ser marcadores neutrales, es decir, no sujetos a la acción de la selección y su expresión generalmente, es independiente del ambiente; por tanto revelan la acción de procesos como la deriva y el flujo génico, que están

relacionados con el origen y los acontecimientos ocurridos a lo largo de la historia de las poblaciones (Jiménez-Sancho 2000). Cada uno de ellos, por otro lado, tiene características propias, principalmente debido a su localización en el genoma (núcleo o citoplasma) y su modo de transmisión (biparental o maternal). La variación de isoenzimas se aplica mediante técnicas de electroforesis y se viene empleando desde los años setenta para el estudio de las especies forestales. El análisis del cpDNA se realiza mediante PCR.

Los datos así obtenidos para el continente europeo apuntan a que los Balcanes y la Península Ibérica habrían sido las regiones más importantes a la hora de definir el proceso de colonización postglacial, pues la Península Itálica habría quedado bloqueada por los Alpes (Taberlet et al. 1998). Esto parece ser cierto para especies vegetales como *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica* y varias especies de *Quercus*, así como para algunos animales como *Ursus arctos* o *Erinaceus europaeus* (Hewitt 2000). En general, *los haplotipos encontrados en el norte de Europa aparecen también en el sur, pero no al contrario* (Petit et al. 2002), lo cual sugiere que la mayoría de las mutaciones observadas se generaron antes de la recolonización (Fig. 13.12). Hay que decir que la estructura genética también refleja pequeñas diferencias geográficas coherentes con la heterogeneidad de los impactos de la acción del hombre sobre el territorio durante el Holoceno.

Un ejemplo de investigación paleogenética bien orientada nos viene dado por Olalde et al. (2002), quienes han estudiado la distribución ibérica de los polimorfismos del cpDNA con el fin de

definir la estructura filogeográfica de los robles (*Quercus robur*, *Q. pubescens*, *Q. petraea*, *Q. faginea*, *Q. pyrenaica*, *Q. canariensis*). Estos autores encuentran 14 haplotipos, siete de los cuales carecen de contrapartida en el resto del continente. Se confirma la existencia de refugios glaciares en pequeños enclaves del norte peninsular durante el último máximo glacial (Peñalba 1994), lo cual entra en contradicción con la mencionada hipótesis de Brewer et al. (2002).

En el caso de *Quercus suber*, tanto el estudio de isoenzimas como la estructura espacial de cpDNA, demuestran que la distribución ibérica actual es el reflejo de procesos migratorios, aislamiento geográfico en época glacial y deriva genética (Jiménez-Sancho 2000). Conviene resaltar que los refugios glaciares no se limitan al sector occidental y meridional sino que aparecen dispersos también por la España oriental, información que resulta congruente con los hallazgos polínicos (Carrión et al. 2000d). La distribución actual del alcornoque es, en buena medida, antropogénica.

El origen de la distribución actual de los pinos mediterráneos ha sido objeto de fuertes controversias (Blanco et al. 1997, Franco et al. 1998, Carrión et al. 2000b), sobre todo porque algunas interpretaciones tradicionales sostenían el carácter alóctono de especies y poblaciones. Salvador et al. (2000) han mostrado la presencia de refugios glaciares para *Pinus pinaster* en el sistema ibérico meridional y en las cordilleras béticas. Estos datos, de nuevo, encajan con la paleodistribución inferida desde los diagramas polínicos (Carrión et al. 2000b). La amplia distribución de *Pinus halepensis* en España también está relacionada con la existencia de numerosas poblaciones refugio durante el último episodio glacial (Agúndez et al. 1997).

Finalmente, conviene poner cierto énfasis en el hecho de que la localización de los refugios pleistocenos puede servir de base para fundamentar estrategias de política forestal y medioambiental (Magri 1998). La recurrencia geográfica de los refugios debería ser un criterio significativo en la protección de áreas dado que se trata de una *evidencia histórica de supervivencia en condiciones de estrés abiótico*, sustancialmente no muy diferentes de las que se preveen como escenario para la cubierta vegetal durante las próximas décadas.

11. Cambios de vegetación durante el Tardiglacial y Holoceno

11.1. Individualismo de la respuesta al cambio climático y eventualidad de las asociaciones vegetales

Debemos a las secuencias palinológicas de los últimos 15.000 años el descubrimiento de un hecho que resulta de enorme trascendencia para la ciencia de la vegetación: *la respuesta vegetal al cambio climático ha sido individualista*, es decir, la composición florística en un momento dado no está determinada abióticamente, sino que resulta de una conjunción histórica de contingencias físicas y biológicas (Belyea & Lancaster 1999).

Esta conclusión se extrae inicialmente del estudio de los procesos de dinámica postglacial en latitudes templadas (Davis 1976, Webb 1987), pero también resulta aplicable a las bajas latitudes. Por ejemplo, *la supuesta permanencia multimilenaria de las pluvisilvas tropicales es poco más que una entelequia*. Estos bosques se han modificado continuamente durante el Cuaternario, incluso en los últimos milenios, habiendo tenido lugar un intercambio individualista de especies de forma reiterada (Moore et al. 1996, Bennett 1997). Del mismo modo, *la mayor parte de las sabanas no son etapas de degradación de la selva tropical* (Maley 1991, Scott 1999); como los matorrales mediterráneos no lo son necesariamente del bosque de encinas (Carrión et al. 2001a).

En el contexto de los modelos de equilibrio, la incidencia del fuego, de los animales o del hombre han sido siempre consideradas como factores de alteración y cambio negativo o degradante. Sin embargo, todos ellos son la quintaesencia del mantenimiento de muchos ecosistemas. Las sabanas, por ejemplo, oscilan continuamente y a veces lo hacen de forma caótica debido a su propia dinámica interna. Pero persisten y tienen gran resistencia (Cowling et al. 1997). No existe, por tanto, nada que pueda ser llamado "bosque en equilibrio", ni climax como final estable de una sucesión. La realidad observable desde los registros paleobiológicos es más bien la de *sistemas en desequilibrio luchando por persistir a través de una respuesta individual al cambio*.

Las asociaciones o comunidades vegetales definidas florísticamente, son, por tanto, entidades eventuales, las cuales dependen en gran medida de los accidentes históricos que ha experimentado el ecosistema (migraciones, plagas, competencia, perturbación por fuego, pastoreo, cambios climáticos abruptos, etc) (Huntley 1990, Birks 1993). Esta afirmación no debe ser considerada como una deslegitimación de la ciencia fitosociológica, cuyo éxito descriptivo está fuera de toda duda. Solamente reduce la capacidad explicativa de algunos modelos actualistas basados en el paradigma del equilibrio (Mucina 1997).

11.2. ¿Está la vegetación en equilibrio con el clima?

La cuestión de si la vegetación está en equilibrio con el clima ha suscitado intensas polémicas en paleoecología (Ritchie, 1986), básicamente porque requiere un cúmulo de supuestos y admite demasiadas respuestas. Por encima

de todo, se trata de un problema de escala, tanto temporal como espacial (Fig. 13.16). Definida la escala, asumir una situación de equilibrio significa ser capaz de demostrar que, tras cada cambio climático, la vegetación ha respondido con la rapidez suficiente como para adelantarse a la siguiente oscilación climática.

En teoría, si el desfase en la respuesta vegetal es comparable o superior al período de oscilación climática, podríamos sostener que la vegetación no está en equilibrio con el clima en el marco geográfico-temporal considerado. En este punto, surgen tres problemas esenciales. En primer lugar, el cambio climático es un proceso extraordinariamente complejo: las variables climáticas cambian continuamente y, además, pueden no hacerlo de forma simultánea (Bradley, 1999).

La implicación es que hay un nivel de incertidumbre inherente a la naturaleza del cambio, con independencia de los parámetros climáticos utilizados o de la resolución de la estima-

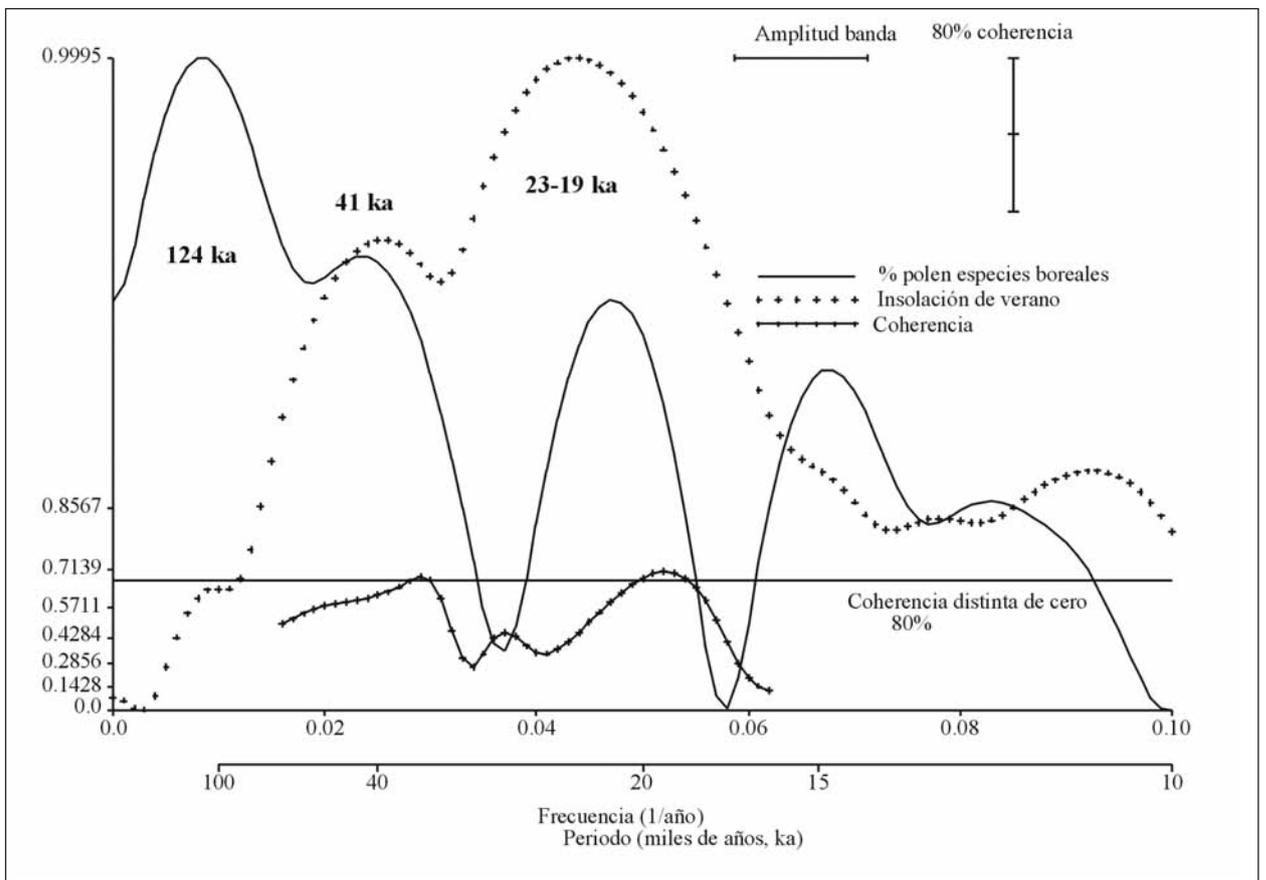


Figura 13.13. Interpretación paleoclimática de la secuencia del cráter de Pula maar, del Plioceno final de Hungría central (Willis et al., 1999). Comparación entre los espectros polínicos de elementos boreales (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Alnus* y *Betula*) con estimaciones de la insolación estival correspondientes a Julio, 47 °N para el período 2,7-3,3 millones de años BP, de acuerdo con Laskar et al. (1993). Los datos polínicos resultan de la interpolación a intervalos de 3000 años y su subsecuente transformación logarítmica (log (x+1)). Las densidades espectrales (varianza/frecuencia) se han normalizado y representado en escalas logarítmicas. Obsérvese como los dos registros son coherentes en las periodicidades de 19-23.000 años y 41.000 años, a pesar de que la variación polínica es más acentuada en la periodicidad orbital de los 124.000 años

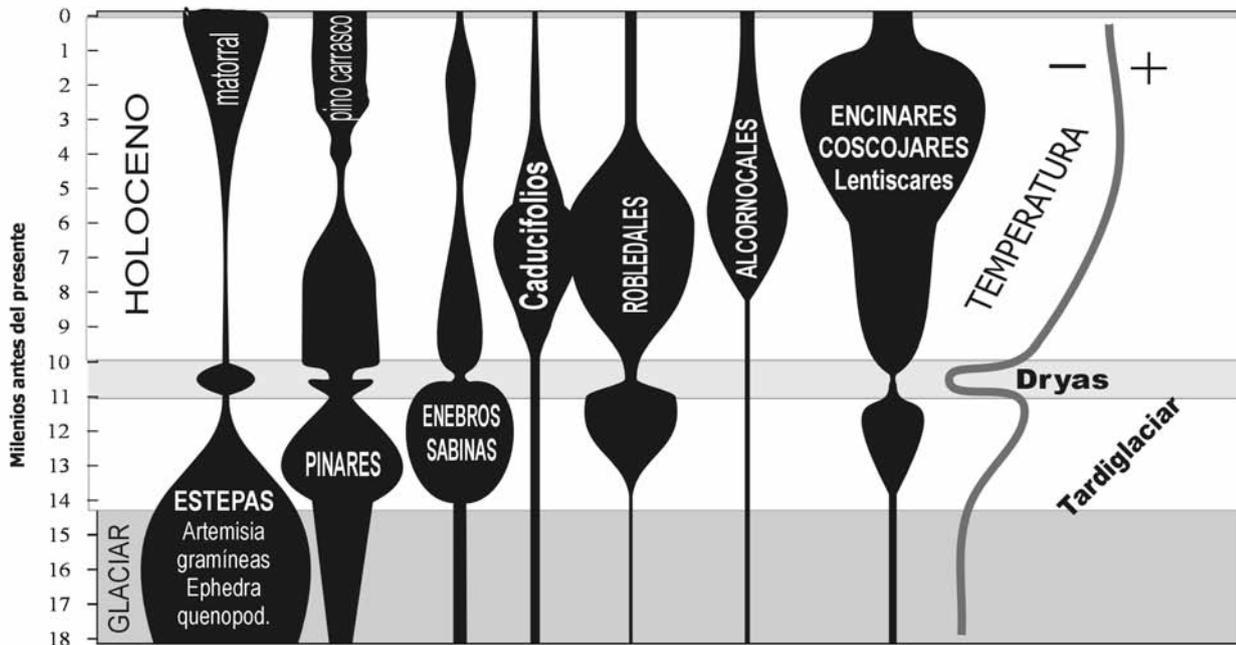


Figura 13.14. Secuencia idealizada para los cambios en la abundancia de los principales taxa polínicos en los diagramas de los últimos 18.000 años en el Mediterráneo Ibérico. Esta figura asume la existencia de un equilibrio entre los cambios climáticos y vegetales. Adaptado de Carrión (2001)

ción de su rango temporal. En segundo lugar, la dinámica vegetal es, a su vez, polifacética e insuficientemente comprendida; de hecho, incluye respuestas a factores no climáticos (Bennett & Willis 1995).

Es igualmente crucial la discriminación entre respuesta individual, poblacional o de comunidades. Sabemos que las plantas responden al clima por ajustes en los procesos de crecimiento y las tasas de reproducción, que las poblaciones vegetales lo hacen por cambios en su abundancia, composición genética y distribución geográfica y que las comunidades responden sobre todo mediante cambios en su estructura y composición florística (Prentice, 1986). Finalmente, los datos polínicos, la evidencia más consistente de cambio vegetal, no dejan de proporcionar un registro fragmentario (Wright et al., 1993). Esto significa que hay regiones y períodos en los que el problema es sencillamente inabordable.

Como hemos visto durante la transición Carbonífero-Pérmico (Figs. 10.33, 10.34), el cambio climático en la escala de los procesos macroevolutivos ha producido eventos de migración, extinción de especies y reorganización de la estructura ecológica (DiMichele et al. 2001). Parece que algunos tipos de ecosistemas fueron capaces de absorber el estrés que supusieron los cambios climáticos hasta límites insospechados. *La respuesta de muchas floras pensilvanienses al advenimiento y la conclusión*

de fases glaciares estuvo bióticamente condicionada por una gran resistencia a la invasión. En otras palabras, las características adaptativas de los grupos fueron tan importantes o más que el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes después de cada crisis. Por ejemplo, en los grupos cuyos taxa tenían ecologías similares, la extinción fue un fenómeno más habitual que en aquellos que ofertaron mayor variabilidad adaptativa.

Para considerar *la respuesta vegetal al cambio orbital*, hemos de tener en cuenta que los tiempos de supervivencia de los organismos vegetales están muy por debajo de aquellos en los que se miden los fenómenos orbitales. En términos prácticos, ello significa que las plantas individuales no estarían preparadas para tolerar la variación climática y que, por lo tanto, es previsible que la misma tenga un enorme impacto sobre individuos y poblaciones. No es de extrañar que la variación orbital haya provocado importantes cambios en la distribución de especies vegetales durante el Cuaternario, incluyendo extinciones a nivel regional. Como hemos visto, en el continente europeo, *las últimas glaciaciones ocasionaron migraciones importantes, la retracción de zonas de vegetación y el acantonamiento de las especies forestales en zonas de refugio.*

El análisis de la secuencia de Pula Maar, en Hungría (Willis et al., 1999), ha detallado en alta

resolución la respuesta de la vegetación terrestre al enfriamiento global que tuvo lugar durante el Plioceno final. La respuesta polínica aparece dirigida efectivamente por cambios orbitales en ciclos de 23.000-19.000 años, 41.000 años y 124.000 años. Dicha respuesta carece, no obstante, de linealidad, porque las variaciones polínicas se acoplan mejor a los ciclos de 23.000-19.000 años y 41.000 años, aún cuando hay evidencias independientes que demuestran que las variaciones regionales en la insolación durante este período fueron insignificantes (Willis et al., 1999) (Fig. 13.13). En otras palabras, los cambios climáticos de menor magnitud provocaron los cambios de vegetación más acentuados.

En el marco del Cuaternario, parece claro que *el clima ejerce un control a largo plazo sobre el cortejo florístico disponible, dentro de las limitaciones que impone la historia evolutiva regional y continental*. Resulta mucho más difícil de demostrar que el clima sea, como se ha asumido demasiado a menudo, el determinante primordial de los cambios de vegetación observados en la escala de milenios y, por lo tanto, merece la pena cuestionarse el interés de la elaboración de mapas de paleovegetación ilustrando la variación de parámetros climáticos sobre la base exclusiva de series palinoestratigráficas. Las propias secuencias polínicas proporcionan elementos de apoyo suficientes para sostener que los desfases en la respuesta de la vegetación al clima, como consecuencia de condicionantes bióticos, pueden superar el lapso crítico de mil años. Curiosamente, *las respuestas de la vegetación pueden producirse en centurias y décadas como reacciones de tipo umbral a la intervención de factores no climáticos*.

Cabe finalmente mencionar que algunos de los cambios abruptos observados en secuencias polínicas de los últimos años coinciden con cambios climáticos abruptos de carácter supuestamente global (Lamb et al. 1995, Hassan 1996, 1997, Peteet 2000).

11.3. Respuestas tipo umbral e inercia de las poblaciones establecidas

A la hora de interpretar los cambios en la composición, estructura y distribución de las comunidades vegetales, quizá las oscilaciones climáticas abruptas, como la alteración por el fuego, el pastoreo, las plagas o la llegada de un nuevo competidor, representen contingencias o accidentes históricos, que eventualmente pueden

llegar a ser más relevantes que las tendencias climáticas a largo plazo (Fig. 13.16).

Varias secuencias paleoecológicas de la Iberia mediterránea vienen a mostrarnos uno de los aspectos fundamentales de cualquier formación boscosa: su *inercia*. En la secuencia de Navarrés (Valencia), a pesar de los avatares climáticos que suponen la llegada del Tardiglacial, el Dryas reciente y el Holoceno, el bosque local de *Pinus nigra* no es sustituido por formaciones dominadas por *Quercus* hasta que no tiene lugar un suceso catastrófico que abre espacios susceptibles de ser colonizados competitivamente (Carrión & van Geel 1999). Los “retrasos” en la respuesta vegetal al cambio climático son a menudo sólo de décadas o centurias, pero siguen evidenciando un importante componente de inercia y a menudo vienen culminados por reacciones de carácter abrupto o tipo umbral (Carrión et al. 2001a, Carrión 2002).

Hay muchos experimentos ecológicos que demuestran que *lo que determina una invasión biológica son las relaciones internas de la comunidad ya instalada y no las propiedades del invasor* (Case 1990). La contingencia histórica se está reconociendo como un poderoso responsable de la trayectoria evolutiva, mientras que la adaptación y el clima juegan un papel inferior al que se le adjudicaba desde antaño.

El análisis de secuencias holocenas (Bennett & Willis 1995, Allen et al. 1996, Carrión et al. 2000a, Carrión 2001) conduce inevitablemente a la visión de que, en determinadas condiciones, el cambio vegetal es impredecible. Pero *inconstante o imprevisible no quiere decir aleatorio*. El comportamiento del sistema puede ser tremendamente complejo y prácticamente imposible de adivinar. Existen hoy día muchos ejemplos de campo que evidencian comportamiento caótico en las comunidades ecológicas. En muchos casos la compleja dinámica del sistema fluye del interior y no viene impuesta desde fuera.

En el desarrollo de un mosaico ecológico hay un factor determinante en la mayor parte de las teorías recientes, revolucionarias o no, y es el estado inicial del sistema (Rossignol et al. 1998). Durante periodos de similares condiciones bioclimáticas, no más de un siglo por lo general, los ecomosaicos pueden conservar cierto estado de constancia dinámica. Al final, lo que resulta ser esencial es la fragmentación y una nueva fusión de las unidades. Así, *el propio*

concepto de sucesión es incorrecto porque implica predecibilidad. Puede haber una pauta y los datos palinológicos muestran algunas. Pero en cualquier caso, ésta será el resultado medible de una enorme complejidad subyacente en la que hay muchos factores locales interaccionando. Podemos concluir que las historias diferentes pueden resultar tan instructivas como las que siguen la pauta esperada. O, como decía Fernando Savater, que “*hacernos intelectualmente dignos de nuestras perplejidades es la única forma digna de empezar a superarlas*”.

11.4. El fuego y el pastoreo como agentes de cambio vegetal desde una perspectiva paleoecológica. El caso del Mediterráneo ibérico

Durante el Holoceno, se han producido numerosos cambios en el régimen de incendios a lo largo de los diferentes biomas, como consecuencia de la variación climática y de las prácticas humanas. Algunos de estos cambios mues-

tran una sincronía a largo plazo tan acentuada que se puede correlacionar con la variación en la concentración atmosférica global de CO₂. A partir del estudio estratigráfico de partículas de carbón en numerosos sitios de Europa, América y Oceanía, Carcaillet et al. (2002) han reconstruido cuantitativamente la ignición de biomasa vegetal durante este período, demostrando que los incendios se han incrementado globalmente en la segunda mitad del Holoceno.

La regresión de los bosques de alta montaña en el mediterráneo occidental se presenta en los palinogramas como un proceso natural inducido por una *tendencia climática aridificante que viene agudizándose durante los últimos 4500-5000 años* (Roberts 1998, Bradley 1999). El fuego, influenciado por la aridez y la acción roturadora del hombre, ha sido un factor determinante del *tempo* del cambio en las especies dominantes del bosque durante todo el Holoceno. *Durante los últimos dos milenios, y plausiblemente antes, la incidencia combinada*

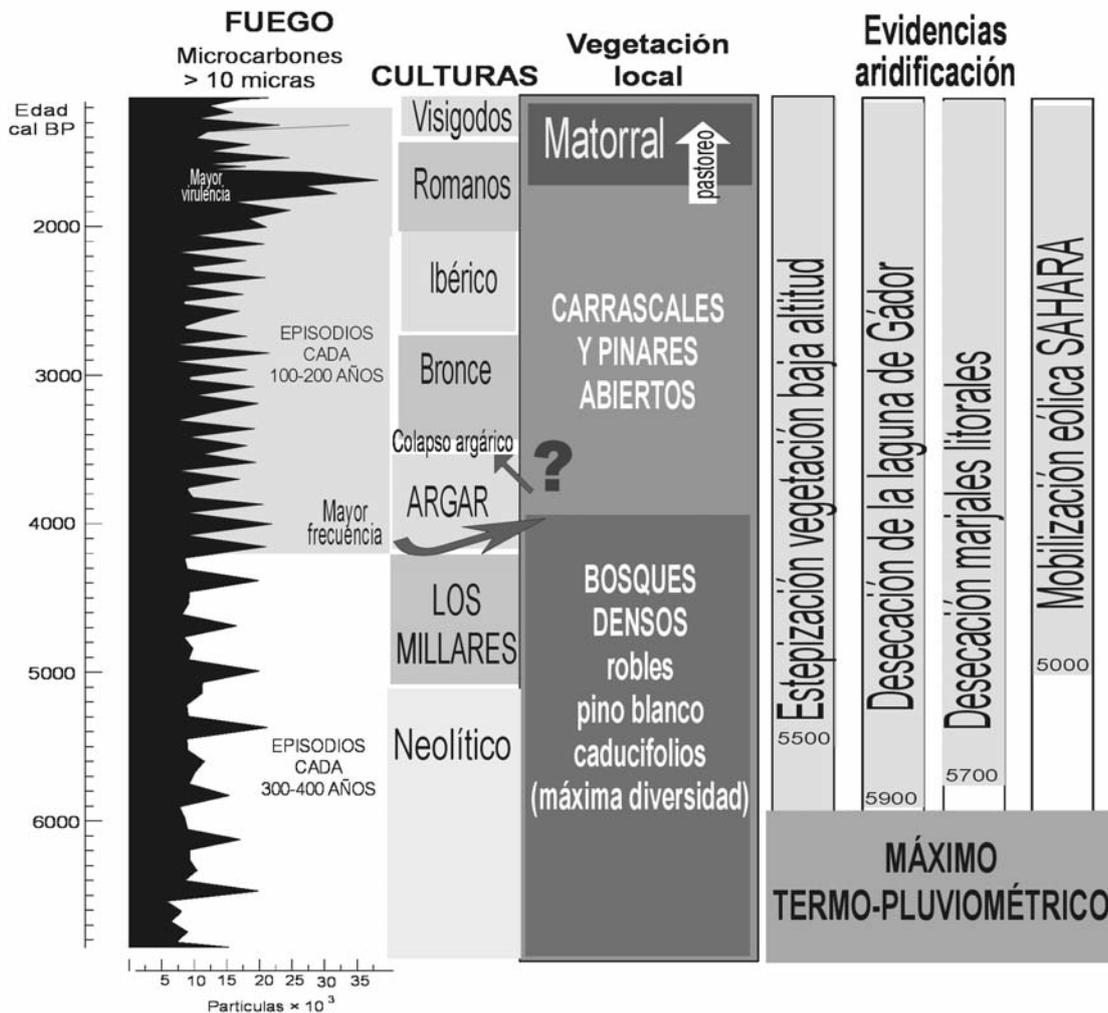


Figura 13.15. Secuencia vegetal y relaciones culturales y ambientales en el registro polínico de Gádor (Almería). Adaptado de Carrión et al. (en prensa, b)

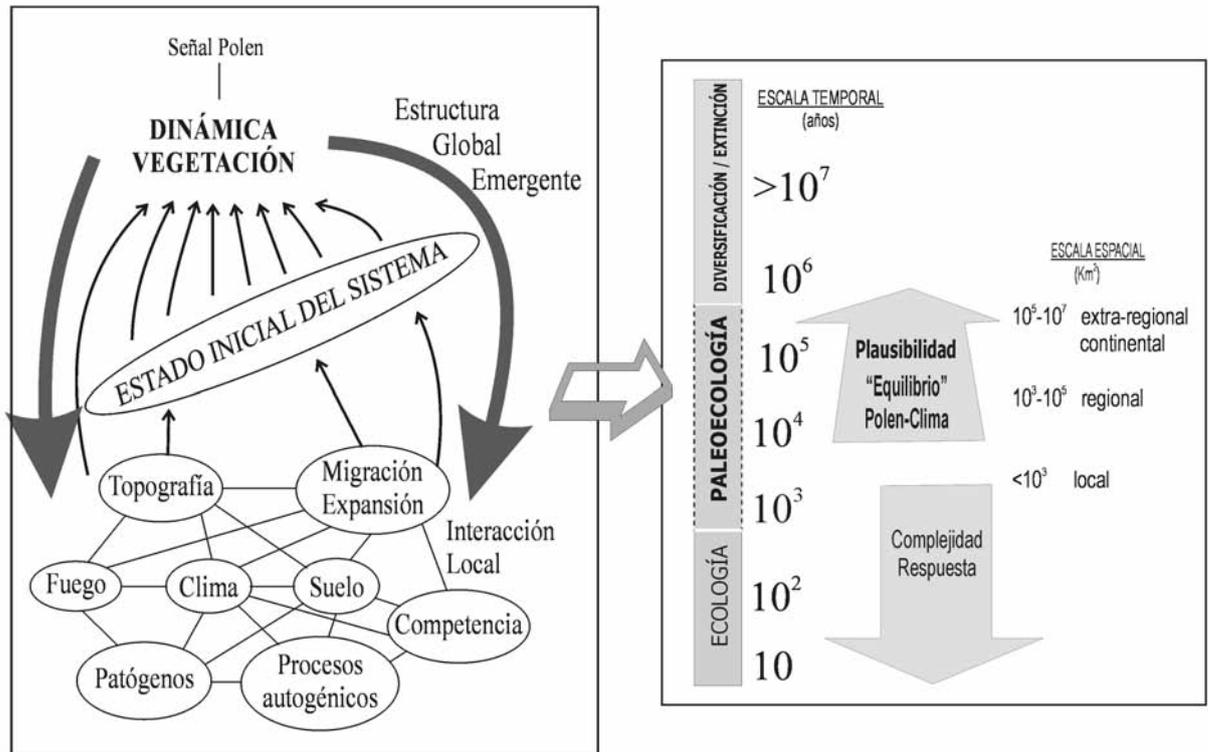


Figura 13.16. Complejidad de las relaciones entre la dinámica vegetal y su contexto ecológico, físico y temporal

de fuego y pastoreo habría llevado a muchos ecosistemas forestales más allá de su umbral de vulnerabilidad (Carrión 2002). Las formaciones oro y supramediterráneas, actualmente dominadas por gramíneas xerofíticas, enebros rastreños, pinos dispersos, arbustos espinosos y especies nitrófilas, representan un escenario antropogénico (Fig. 13.15).

Cabe finalmente reflexionar sobre la posibilidad de que la herbivoría haya tenido alguna influencia sobre los cambios de vegetación observados durante el Cuaternario en fases preantrópicas. La presión de consumidores primarios como antílopes y elefantes, por ejemplo, es un determinante de primer orden en la composición y fisionomía de formaciones actuales en amplios espacios naturales protegidos de África (Owen-Smith y Danckwerts 1997).

Aún careciendo de estimas cuantitativas sobre el tamaño de las poblaciones de herbívoros que caracterizan la megafauna cuaternaria ibérica, no resulta difícil imaginar el impacto que ocasionarían sobre la vegetación. La visión de las estepas cuaternarias como formaciones determinadas climáticamente parece bien asentada, a juzgar por la literatura palinológica. Sin embargo, muchas especies de quenopodiáceas, gramíneas, compuestas y labiadas son zoócoras y se encuentran bien adaptadas a diversos tipos de herbivoría. Es preciso, pues,

buscar vías de aproximación empírica a la hipótesis de la herbivoría como agente determinante de las formaciones abiertas del Cuaternario periglacial y árido. La palinología podría no haber alcanzado todavía el techo de su potencial paleoecológico.

11.5. ¿Es evitable el cambio climático?

Por desgracia, la profesión científica a veces se diferencia poco del ejercicio del comercio. Ciertamente, vaticinar grandes desastres puede suponer una fuente de financiación inagotable para los laboratorios científicos y quizá por eso no sea sorprendente la falta total de vacilación y desconcierto con que uno observa discutir asuntos de una dificultad tan enorme como los relativos al cambio climático. La ciencia siempre se ha visto muy afectada por los procesos de derrumbamiento y neogénesis de paradigmas. El denominado cambio global es uno de esos paradigmas, alrededor del cual se mueven muchas estrategias de política científica y una enorme demanda social de soluciones.

Los últimos dos millones de años han sido particularmente inestables desde el punto de vista climático (Bradley 1999) y no hay razón por la que debemos esperar otra cosa que un futuro impredecible. Pero es cierto que hay un

exceso de simplificación y vulgarización en los medios de comunicación en relación con un proceso que es complejo y a menudo comprendido solo de forma incompleta. En el terreno del impacto del cambio climático sobre la vegetación terrestre, muchos modelos son inoperantes simplemente por su exceso de fisicismo.

Se suele creer que los planteamientos intelectuales de más relevancia pertenecen a las ciencias físicas. Los modelos que utilizan la interacción de factores ambientales con procesos dinámicos internos, incluyendo la historia vegetal local (Belyea & Lancaster 1999), confirman que la direccionalidad del ecosistema cambiante se puede alterar o incluso perder por la acción de pequeñas modificaciones en el *input* (por ejemplo invasiones) o en el *output* (por ejemplo extinciones) y estas no admiten fácilmente una regulación mecanicista. En el otro extremo, los paleobiólogos, frecuentemente enamorados de nuestras propias construcciones, hemos pretendido pensar en cuadros generales, pero en un contexto de atomización profesional que ha dispersado los datos antes su imbricación en cualquier planteamiento teórico. Así, muchas generalizaciones no resisten ni el primer asalto crítico. Además, como dijo Peter Medawar, *la tarea cotidiana de la ciencia no consiste en cazar datos, como supondría un inductivista, sino en verificar hipótesis*. Los datos disponibles, que desgraciadamente, no son tantos como los modelos, permiten asegurar que, aunque los desastres puedan ser evitados, *el cambio es inevitable*.

12. Consideraciones finales

En contraste con los tiempos de pervivencia individual, la duración temporal media de las especies supera con creces a la del cambio orbital y parece lógico preguntarse, como hacen las hipótesis filogeográficas mencionadas, si la alternancia de fases glaciares e interglaciares ha provocado cambios microevolutivos, ade-

más de los puramente biogeográficos o si, eventualmente, ha intervenido en la aparición de nuevas especies por aislamiento geográfico.

Estudios sobre ritmitas del Pérmico y buena parte del Mesozoico han venido a demostrar que *el determinismo orbital no es un fenómeno exclusivo del Cuaternario y que la historia precenozoica de la Tierra ha estado caracterizada por una alternancia similar de fases glaciares e interglaciares* (Bennett, 1990). En este sentido, la originalidad del Cuaternario resultaría más de diferencias en la resolución estratigráfica y temporal que de rasgos paleoclimáticos particulares, pues parece claro que la ecología y la evolución encuentran en la paleoecología cuaternaria un modelo extrapolable que hace los efectos de mediador para los procesos de ambas disciplinas.

Según Bennett (1997), *la ecología y la evolución se imbricarían a través de cuatro niveles temporales y procesuales*. En un primer nivel, habría pequeños cambios acumulativos en el tiempo ecológico. El segundo nivel incluiría la aparición de cambios por disrupción de comunidades (por ejemplo, durante una fase glacial) y su pérdida por reagrupación (por ejemplo, con el advenimiento de los interglaciares). El tercer nivel comprendería fenómenos de especiación en poblaciones aisladas, debido a los cambios duraderos en el segundo nivel. Finalmente, habría pérdidas por extinción de especies, cuya recurrencia se ha estimado, por término medio, en unos 26 millones de años.

Se han descrito pautas diferenciales de variación genética poblacional sobre material reciente para un buen número de especies vegetales y animales (Hewitt, 2000). Dichas pautas aparecen ligadas al aislamiento en refugios glaciares en las penínsulas ibérica, itálica y balcánica (Willis & Whittaker, 2000). Sin duda, el aislamiento habría dejado una impronta sobre la diversidad actual, pero desconocemos si estas diferencias indican el comienzo del proceso de especiación, o sea, la conexión entre los niveles 2 y 3 del modelo de Bennett (1997).

1. Introducción

Las denominadas “extinciones en masa” de grupos animales representan uno de los tópicos científicos más populares en la literatura geobiológica de la última década (Agustí 1996, Alvarez 2001). Sin embargo, el devenir del registro fósil de plantas no ha suscitado un interés similar y, por ejemplo, casi nadie se ha preguntado si las plantas han experimentado también extinciones “en masa”; y si así fuera, si éstas coinciden en el tiempo con los grandes eventos de extinción animal. Otro aspecto igualmente ignorado ha sido el de los “fósiles vivientes”, es decir, especies —en este caso plantas, que apenas han experimentado cambios morfológicos durante muchos millones de años.

En este tema compararemos las cinco grandes extinciones en masa del registro marino con los cambios que se observan en el registro fósil de plantas para los mismos intervalos. Proporcionaremos evidencias para demostrar que dichas extinciones en masa no se han dado en el mundo vegetal y que ello podría ser debido a la mayor capacidad de persistencia de las plantas, la cual se debe a su vez a sus características fisiológicas y reproductoras para enfrentarse al cambio ambiental.

2. Significado y causas de la extinción en masa

“Extinción en masa” es un término que se ha usado tradicionalmente en geología y paleontología para describir *la existencia de intervalos relativamente cortos de tiempo geológico, durante los cuales tiene lugar una extinción de un porcentaje elevado de taxa con diversidad elevada y distribución geográfica amplia*. La extinción en masa diferiría de la extinción a nivel de especie en que el nivel taxonómico sería más elevado, es decir, afectando a familias o incluso órdenes. En este sentido, cada extinción en masa supone una catástrofe biológica

ocasionada por factores ambientales de naturaleza extraordinaria. Las extinciones en masa implican pérdidas notables de biodiversidad que se pueden considerar rápidas en comparación con la vida media de los taxa en cuestión (Jablonski 1986, 1995, Sepkoski 1986).

La enorme cantidad de puntos de vista que se han vertido sobre las causas de las extinciones en masa excede con mucho el ámbito de este tema. Sin embargo, casi todas las hipótesis se pueden subdividir en dos grupos: las que consideran elementos físicos y biológicos y aquellas otras que, por el contrario, utilizan una causa extraterrestre (Chaloner & Hallam 1994, Hallam 1994, Hallam & Wignall 1997, Huggett 1997). Las primeras incluyen los impactos ambientales causados por enfriamiento global y glaciación (Stanley 1988, 1989), vulcanismo masivo (Rampino & Stothers 1988, Courtillot 1990, McElwain et al. 1999), reducción de la salinidad o del oxígeno oceánico (Kennett & Stott 1991, 1995, Wignall & Hallam 1992, Wignall & Twitchett 1996) y variaciones en los niveles marinos (Hallam 1989, 1992). Entre las causas extraterrestres, se incluyen impactos de meteoritos, tormentas producidas por cometas, radiación desde supernovas y grandes llamaradas solares (Alvarez et al. 1980). Los cambios ambientales asociados con estos impactos extraterrestres incluyen olas de calor, largos períodos de oscuridad y frío, lluvias ácidas, océanos tóxicos, tsunamis e inundaciones (Reid et al. 1978, Huggett 1997).

Extinción en masa	Ma	% familias	% género
Cretácico-Terciario	65	17	50
Triásico-Jurásico	206	23	48
Pérmico-Triásico	248	57	83
Frasniense-Fameniense (Devónico)	364	19	50
Ordovícico final	443	27	57

Tabla 14.1. Magnitud taxonómica de las cinco grandes extinciones en masa durante el Fanerozoico. Sepkoski (1990)

3. Diferencias entre el registro animal y vegetal

3.1. Las cinco extinciones de animales

En el registro fósil de animales marinos se han reconocido cinco extinciones en masa durante los últimos 600 millones de años (Fig. 14.1). La primera ocurrió hace unos 443 Ma, a finales del Ordovícico, afectando al 12% de las familias y 96% de las especies (Brenchley 1990). La segunda tuvo lugar hace unos 364 Ma en la transición Frasnense-Fameniense del período Devónico. Este evento produjo una reducción del 14% a nivel de familias, del 60% a nivel de especies marinas de agua profunda, y del 95% en las especies de aguas superficiales (McGhee 1990, 1995, 1996). La siguiente extinción en masa, en la transición Pérmico-Triásico (248 Ma) provocó la desaparición del 90% de los invertebrados marinos y el 54% de las familias de animales marinos (Erwin 1990, 1993). La cuarta extinción en masa tuvo lugar hace 206 Ma entre el Triásico y el Jurásico. Esta produjo la desaparición de los ammonites, de unas 300 familias de animales marinos (20%) e importantes extinciones de insectos (Benton 1986, 1989, 1990). Finalmente, la quinta extinción, quizá la más famosa, ocurrió en el tránsito Cretácico-Terciario, hace unos 65 Ma. Esta produjo una reducción del 80% en los invertebrados marinos, la extinción total de los dinosaurios (con excepción de las aves) y una drástica reducción en el número de especies de mamíferos (Halstead 1990, Surlyk 1990).

Aunque los eventos de extinción en masa en la historia de la Tierra se definen mejor por los cambios en la diversidad de taxa marinos, en el registro terrestre se observan pautas similares.



Figura 14.1. Cronología de las cinco extinciones en masa del registro de animales marinos. Raup & Sepkoski (1982)

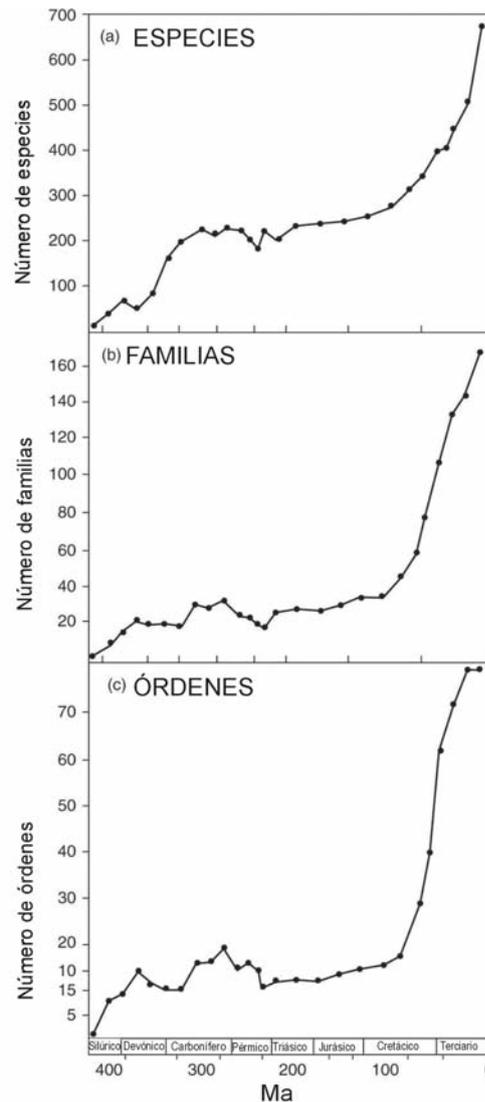


Figura 14.2. Diversidad taxonómica de plantas vasculares durante los últimos 420 millones de años. Niklas et al. (1983), Knoll (1984)

Sin embargo, las tendencias en plantas no parecen corresponderse con estos procesos de extinción animal, con la excepción, quizá, de la transición Pérmico-Triásico (Niklas et al. 1983, Knoll 1984, Niklas 1997) (Fig. 14.2). A continuación analizaremos la respuesta vegetal en los últimos cuatro episodios clave dentro de la evolución animal y comparables con la evolución de plantas.

3.2. Evento Frasnense-Fameniense (364 Ma)

Durante este episodio, la mitad de los géneros animales se extinguieron (McGhee 1996). El evento duró unos 3 millones de años y afectó a cnidarios, estromatoporoides, braquiópodos, foraminíferos, equinodermos, algas bentónicas, cefalópodos, conodontos, peces, y en general fitoplancton y zooplancton. Se han sugerido

multitud de causas, desde el impacto de uno o varios asteroides (McLaren 1983), anoxia oceánica (Buggisch 1991), hasta un enfriamiento global (Copper 1986) o incluso un recalentamiento global (Brand 1989).

El Devónico final fue un momento de gran especiación en muchos grupos vegetales, incluyendo licópsidos, esfenófitos, helechos y progimnospermas. De hecho, supone el establecimiento de los primeros bosques (Scheckler 1986). La tendencia diversificante fue interrumpida numerosas veces por cortos eventos de estabilidad en la producción de nuevas especies, uno de los cuales ha sido datado en 360-370 Ma (Banks 1980, Richardson & McGregor 1986) (Fig. 14.3). Sin duda, ésta pauta no implica extinción en masa, mucho menos teniendo en cuenta que no afectó a nivel de familias y órdenes.

3.3. Evento del Permo-Trías (248 Ma)

El Pérmico Superior supuso la pérdida de entre el 90 y el 96% de los invertebrados marinos (Raup 1979, 1988, Raup & Sepkoski 1982) y del 54% de las familias (Sepkoski 1986). Como tal, esta extinción sería la más pronunciada de toda la historia de la vida. Como en el caso anterior, se han sugerido muchas causas posibles. Todo parece indicar que se conjugaron varias circunstancias para provocar un cambio

ambiental muy importante, con *enfriamiento global, aridificación, continentalización y variación en los niveles marinos* (Hallam & Wignall 1997, Martin 1998).

Pero del mismo modo que durante la extinción tardodevónica, no parece clara la existencia de un evento similar entre las plantas. Antes de la transición Pérmico-Triásico, la vegetación estaba dominada por licópsidos, esfenófitos, helechos, cordaites y pteridospermas. Durante el Triásico inicial (256-242 Ma) tiene lugar una reducción de los grupos paleozoicos y una expansión de las cícadas, ginkgófitos, cicadeoídofitos y coníferas (Fig. 14.4). En otras palabras, una reorganización de la estructura paleoecológica con aparición de nuevas especies y cambios en la distribución de las ya existentes (Knoll 1984, Knoll & Niklas 1987). Pero, ¿hay una reducción catastrófica en la diversidad de fósiles? Lo cierto es que el asunto es controvertido y no tenemos una respuesta definitiva o realmente convincente.

Las floras fósiles de Siberia indican el reemplazamiento de una vegetación muy diversa de cordaites por otra menos diversa dominada por helechos (Dobruskina 1987). En Gondwana, las floras glosopteridáceas fueron reemplazadas por las de *Dicroidium* (Briggs 1995). En Europa, hubo un descenso importante de los bosques de licópsidos y su reemplazamiento por una flora menos diversa de coníferas (Looy et al. 1999). Algunos estudios demuestran altísimas concentraciones de esporas de hongos descomponedores, lo cual podría indicar eventos de muerte masiva a nivel de poblaciones (Visscher et al. 1996) (Fig. 14.5). Podríamos estar hablando de un episodio en el que *habrían proliferado las especies oportunistas y sobre todo cierto componente fotófilo*.

Sin embargo, a pesar de estas evidencias de “trauma ecológico”, los análisis de cambios en el nivel taxonómico indican que la diversidad de familias sólo descendió en un 50% y que ello tuvo lugar a lo largo de un período de 25 millones de años. Desde luego, ello no se corresponde con un evento rápido de extinción en masa (Knoll 1984). Por añadidura, aunque los cambios ambientales en la frontera permo-triásica tuvieron un efecto devastador sobre muchos ecosistemas regionales, tales como el europeo, *hay evidencias de revegetación inmediata por bosques de coníferas* (Looy et al. 1999).

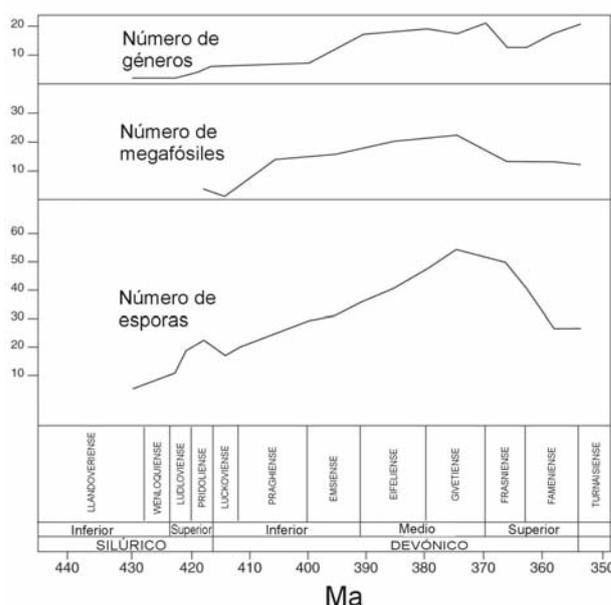


Figura 14.3. Tres estudios paleoecológicos diseñados para demostrar extinciones en masa y que, sin embargo, demuestran que la diversidad de plantas durante el Devónico final no experimentó un declive comparable al de animales. De arriba hacia abajo: Richardson & McGregor (1986), Banks (1980), Boulter et al. (1988)

En suma, la transición implica una *importante reorganización ecológica, pero no una extinción en masa tal y como se observa en el registro animal.*

3.4. Evento en la transición Triásico-Jurásico (206 Ma)

Hasta hace poco, éste representaba el peor conocido entre los eventos de extinción animal. Es el momento de la extinción de los ammonites, con la excepción de un género. Supone también una regresión dramática en la extensión de los ecosistemas arrecifales. En el componente terrestre, hubo una extinción muy importante de vertebrados (Fowell et al. 1994).

Las reconstrucciones basadas en polen, esporas y macrorrestos demuestran que, por ejemplo, las floras del norte de Europa y Norteamérica fueron sustituidas en un 95% (Fowell et al. 1994). Sin embargo, no hubo ningún cambio significativo en la composición de las floras en latitudes bajas de Norteamérica (Ash 1986). La extinción sería (si la hubo) más un fenómeno regionalizado que global. Además, el reemplazamiento de floras no tiene por qué significar extinción, sino más bien adaptación “en masa”.

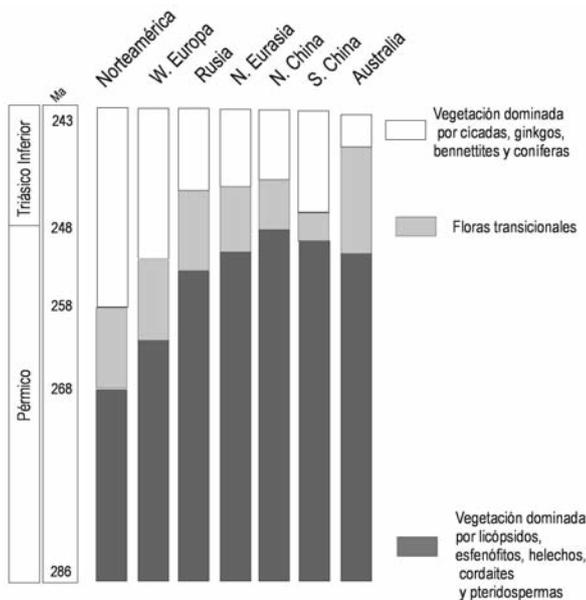


Figura 14.4. Reemplazamiento de la vegetación dominada por licófitos, esfenófitos, filicófitos, cordaites y pteridospermas por otra en la que los elementos dominantes son cicadas, ginkgos, cicadeoidófitos y coníferas, durante el tránsito Pérmico-Triásico (256-242 Ma). Se observa una fase de transición, de unos 20 Ma, pero no hay evidencias de extinción en masa. Knoll (1984), Willis & McElwain (2002)

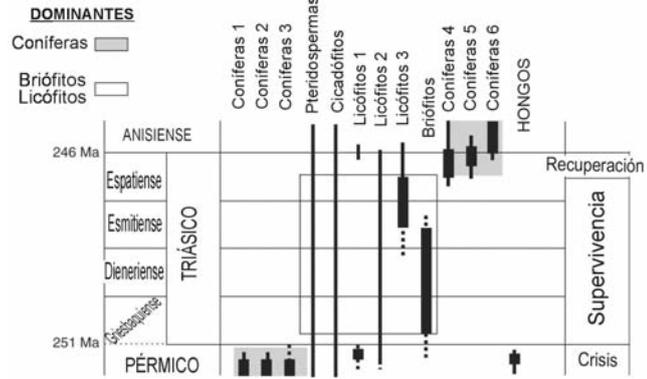


Figura 14.5. Distribución de macrofósiles, esporas y pólenes en el Permo-Triás (251 Ma). Obsérvese el largo hiato (unos 5 Ma) en la dominancia de coníferas. Looy et al. (1999)

Algunas investigaciones recientes demuestran que durante esta transición tuvo lugar un importante *recalentamiento global con incremento en la concentración atmosférica de dióxido de carbono* (McElwain et al. 1999). El registro polínico indica un incremento en la abundancia del tipo *Classopollis* (Traverse 1988), el cual se suele asociar a la existencia de un clima árido y cálido. Estas condiciones deben haber contribuido a este 95% del *turnover* de plantas de Groenlandia y Suecia. Sin embargo, se observa que, por ejemplo, los ginkgófitos de hoja entera fueron reemplazados sucesivamente por morfos de hoja más dividida y limbo más reducido (Fig. 14.6). En cierto modo, el “linaje” no se extinguió sino que hubo una sustitución de unos morfotipos por otros mejor adaptados a las nuevas condiciones de mayor estrés hídrico. De nuevo, nos enfrentamos a un proceso de adaptación generalizada. *No hay evidencias de extinción en masa entre las plantas del Triásico superior.*

3.5. Evento K-T (65 Ma)

La extinción de finales del Cretácico es quizá la mejor conocida de las “cinco grandes”, debido sobre todo a la fascinación que ha despertado en los medios de comunicación la desaparición de los dinosaurios y el impacto de un cuerpo extraterrestre. Dicha extinción supuso también una catástrofe para la fauna marsupial. Entre el 60 y el 80% de todos los animales se extinguieron (Raup 1988).

Las evidencias en favor de un impacto de origen extraterrestre provienen de materiales marinos y terrestres (Pickering 2000), sobre todo a través de las *concentraciones de iridio* (Fig. 14.8), un elemento raro en la corteza terrestre pero abundante en asteroides. Hay

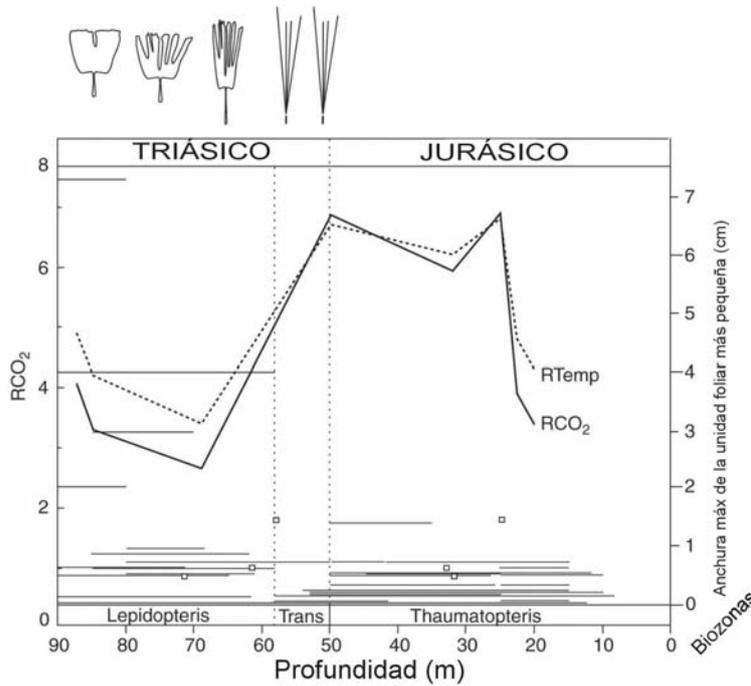


Figura 14.6. Cambios en la forma de hojas fósiles a lo largo de la frontera Triásico-Jurásico. Las barras horizontales representan los rangos estratigráficos de las especies fósiles individuales. Los dibujos hacen referencia a la variación morfológica de Ginkgoales, desde formas escasamente lobuladas como *Ginkgoites* hasta otras con lóbulos profundos y estrechos (*Baiera*, *Sphenobaiera*). Este proceso se correlaciona con un incremento en la temperatura y en la concentración atmosférica de dióxido de carbono. McElwain et al. (1999)

también evidencias de incendios devastadores (Woolbach et al. 1985). Las condiciones climáticas fueron de frío intenso, oscuridad prolongada y, después, recalentamiento global y lluvia de ácido nítrico. Las evidencias en cuanto a la

magnitud espacial del cambio climático son, sin embargo, más ambiguas. La vegetación global estaba ya casi totalmente dominada por angiospermas (Jacobs et al. 1999). De hecho, *el final del Cretácico fue un episodio prolífico en términos de formación de especies de plantas.*

Algunas secuencias sedimentarias han demostrado *cambios florales* asociados con la frontera K-T. Estudios llevados a cabo en Norteamérica, por ejemplo, indican un decremento repentino en la diversidad de tipos polínicos (Smit 1990), seguido de un rápido aumento en la diversidad de las esporas de helechos. Inmediatamente tiene lugar un incremento de los tipos polínicos, aunque con una composición diferente a la de la etapa previa a la transición K-T. En secuencias japonesas, se observa un proceso similar, pero aquí se pasa desde una situación con polen de angiospermas y

gimnospermas a una etapa intermedia con incremento de los helechos y, finalmente, un incremento del polen de pino (Saito et al. 1986). Historias paralelas se perciben en el registro de hojas fosilizadas de Norteamérica (Wolfe &

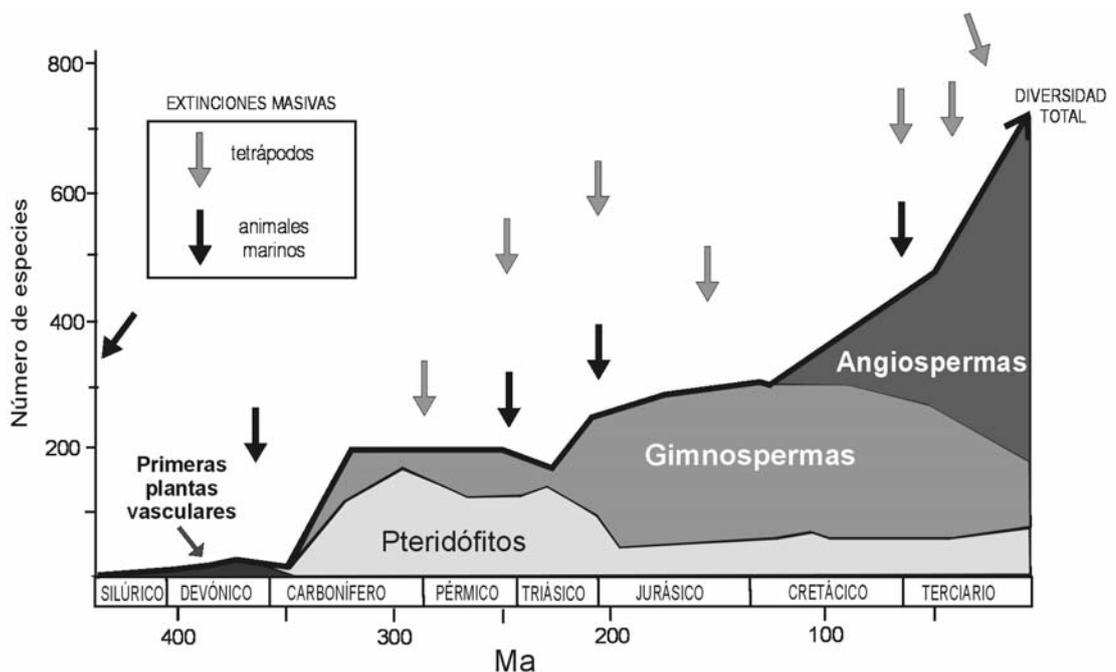


Figura 14.7. Diversidad de especies de plantas vasculares durante los últimos 440 Ma. Se indican también las cinco extinciones en masa del registro animal marino (números 1-5) y las seis extinciones reconocidas en el registro de tetrápodos (letras a-f). Niklas et al. (1983)

Upchurch 1987), con un incremento de los helechos lineariformes (Fig. 14.8).

Todas estas evidencias apuntan a cierto tipo de catástrofe ambiental, durante la cual algunos *helechos oportunistas* habrían aprovechado su capacidad para expandirse después de episodios de fuego. A diferencia del registro animal, sin embargo, la escala del trauma ecológico entre las plantas dista mucho de ser global. Incluso dentro del continente americano, la evidencia fósil muestra una enorme heterogeneidad espacial en el impacto biótico (Fig. 14.9). Los eventos de extinción fueron, en este caso, más elevados en las regiones meridionales (Spicer 1989, Spicer & Parrish 1990, Briggs 1995).

A una escala global, las floras de latitudes elevadas no indican eventos abruptos de extinción entre especies vegetales sino más bien una reducción gradual de la diversidad, probablemente conectada con un enfriamiento climático (Spicer 1989, Truswell 1990). Esto ha llevado a muchos a concluir que *el evento K-T sólo se expresó levemente en estas regiones*. Algunos modelos teóricos sugieren que la

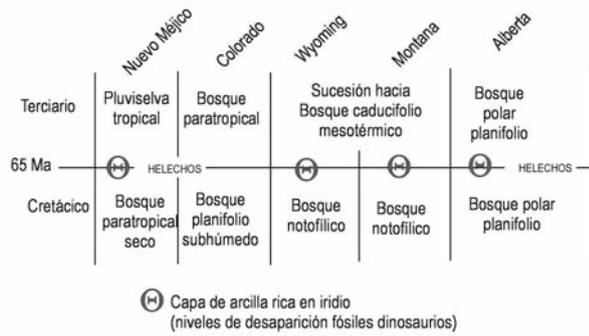


Figura 14.9. Tipos de vegetación a lo largo de un transecto sur-norte en Norteamérica durante la frontera K-T. Halstead (1990), Willis & McElwain (2002)

mayor parte de las especies pre-existentes habrían soportado las condiciones climáticas que se suponen novedosas en esta fase (Read & Francis 1992).

En conclusión, las pautas de cambio vegetal a lo largo de este episodio no parece implicar nada parecido a una extinción en masa. Más bien, sugieren un cambio climático con incremento de la estacionalidad y una *modificación en la pauta de distribución geográfica de las zonas de vegetación*.

4. ¿Por qué no hay extinciones en masa en el registro fósil de plantas?

La comparación entre el registro fósil de plantas y el registro biótico y geoquímico de cambios ambientales sugiere que *las plantas tendrían una mayor capacidad que los animales para soportar los cambios ambientales drásticos* (Traverse 1988b, Valentine et al. 1991, Willis & McElwain 2002). Esta mayor capacidad parece estar relacionada con los siguientes aspectos:

- *Necesidades básicas más limitadas.* Las plantas vasculares, en comparación con los animales, tienen unas necesidades básicas mucho más limitadas, a saber fotones, agua, dióxido de carbono, nitrógeno (en varias formas, dependiendo del taxon), magnesio, fósforo, potasio y algunos oligoelementos. Esta lista es universal y apenas ha variado con el transcurso del tiempo evolutivo.
- *Hibridación.* En muchas especies de plantas, la hibridación representa un mecanismo evolutivo muy importante en el que la recombinación de material genético acaba por producir taxa más resistentes y una mayor versatilidad adaptativa (Raven et al. 1992). La hibri-

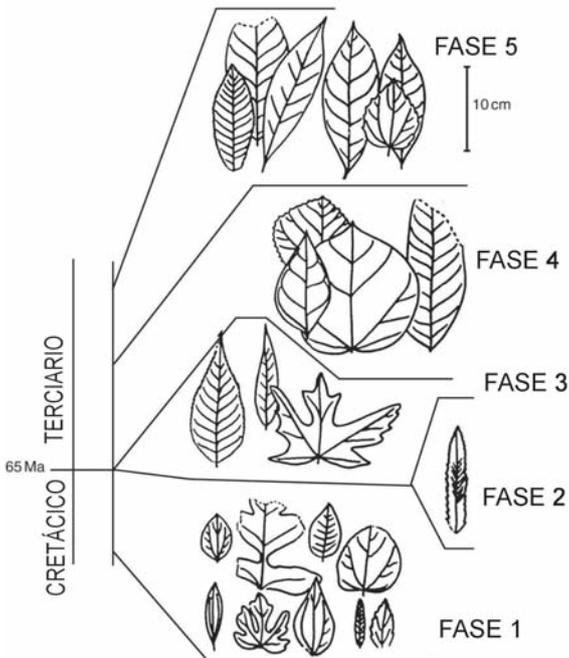


Figura 14.8. Asociaciones foliares a lo largo de la transición K-T. La Fase 1 representa una vegetación con gran diversidad, dominada por especies perennifolias y planifolias bajo condiciones subhúmedas. La Fase 2 consiste en hojas, rizomas y cutículas, típicas de helechos y plantas herbáceas, bajo condiciones pirofíticas. La Fase 3 indica una flora planifolia con cutículas gruesas, típica de los primeros estadios de sucesión en un contexto húmedo. Las Fases 4 y 5 sugieren una flora con mayor diversidad foliar y bajo clima húmedo y cálido. Las Fases 2 y 3 parecen indicativas de un trauma ecológico temporal. Upchurch & Wolfe (1987), Boulter et al. (1988)

dación y la evolución reticulada son tan importantes en plantas que representan un problema taxonómico monumental en géneros como *Quercus*, *Crataegus* o *Thymus*. Sabemos que uno de los problemas de la hibridación radica en el hecho de que muchos híbridos sean estériles. Esto se debe a que los cromosomas de los parentales de algunos híbridos son incapaces de acoplarse durante la meiosis. Las plantas tienen una ventaja adicional sobre los animales para enfrentarse a este problema, pues existen al menos dos mecanismos para conseguir superar la esterilidad inducida por hibridación, a saber la poliploidía y la reproducción asexual o vegetativa. Así, aún cuando la primera generación sea parcialmente estéril, a veces se consigue la fertilidad total en generaciones híbridas sucesivas.

- *Poliploidía*. Siendo raros entre los animales, los poliploides aparecen de forma natural en muchas poblaciones de plantas, especialmente entre las angiospermas. Se ha estimado que en torno al 40% de las dicotiledóneas y el 60% de las monocotiledóneas son poliploides (Niklas 1997, Brown & Lomolino 1998). Las ventajas de la poliploidía en términos de persistencia de poblaciones serían: (1) se pueden formar especies nuevas sin el requerimiento de una barrera geográfica y dentro del mismo área de distribución de la especie parental (especiación simpátrica), (2) en poliploides es más probable que los alelos letales no se manifiesten cuando sean recesivos, es decir, las mutaciones se expresan con más dificultad (Price 1996) y (3) los poliploides tienen un almacén mayor de variabilidad genotípica (más alelos por locus) y, por tanto, las posibilidades de adaptación en ambientes extremos pueden llegar a ser mayores. Se ha demostrado que las especies poliploides tienen distribuciones geográficas más amplias que sus parentales, lo cual se nota sobre todo en los límites del hábitat (Grant 1971).
- *Evolución en mosaico*. Ésta supone la opción de modificar evolutivamente un órgano o grupo de órganos sin alterar los restantes. La implicación es que la evolución tiene lugar bajo tasas diferentes; no hay armonía temporal en la transformación de caracteres. La evolución en mosaico opera con más facilidad en plantas que en animales. Un ejemplo nos lo dan las primeras plantas vasculares: mientras que las estructuras vegetativas de los cooksonioides parecen haber cambiado muy poco durante muchos millones de años, los tipos esporales asociados proliferaron y se diversificaron rápidamente (Niklas et al. 1985).
- *Persistencia de las formas producidas por heterocronías y heterotopías*. La neotenia, progénesis y otras formas de cambios temporales en los estadios ontogenéticos, así como los procesos de incorporación ectópica de novedades morfológicas, están muy relacionados con lo que el paleontólogo describe como evolución en mosaico. Estos fenómenos implican la aparición de variantes fenotípicas sin alterar la estructura genética básica, lo cual tiene un incalculable valor adaptativo y exadaptativo, sobre todo teniendo en cuenta que muchos “monstruos” vegetales tienen capacidad de supervivencia y reproducción.
- *Tolerancia a la perturbación durante el desarrollo*. Las plantas y los animales difieren cualitativa y cuantitativamente en sus modos de desarrollo. Las plantas tienen una mayor simplicidad estructural, con un menor número de tejidos y órganos que requieran integración durante la ontogenia. Las “desviaciones” en el curso de ésta tienen efectos más profundos entre los animales (Valentine et al. 1991). La consecuencia es una mayor tolerancia por parte de las plantas a esas desviaciones.
- *Reproducción asexual*. Extremadamente común entre las plantas vasculares. Puede implicar el desarrollo de un nuevo individuo, tanto desde un óvulo no fecundado como desde otras células del saco embrionario; incluso desde una amplia variedad de células somáticas. Se han realizado estimas de la frecuencia de plantas clónicas en el registro fósil (Tiffney & Niklas 1985), revelándose tendencias muy interesantes. En general, parece que cuando el ambiente es favorable (altos niveles de humedad atmosférica, en este caso), como durante el Carbonífero (354-290 Ma), mitad del Mesozoico (220-200 Ma) y Terciario inicial (65-40 Ma), las formas no clónicas se incrementan. En cambio, cuando el ambiente se hizo árido, como durante el Pérmico final y el Triásico inicial (256-242 Ma) y durante el Mioceno-Cuaternario (23.8-0 Ma) se incrementa el componente clónico (Fig. 14.10). Este éxito aparente durante períodos de aridez puede

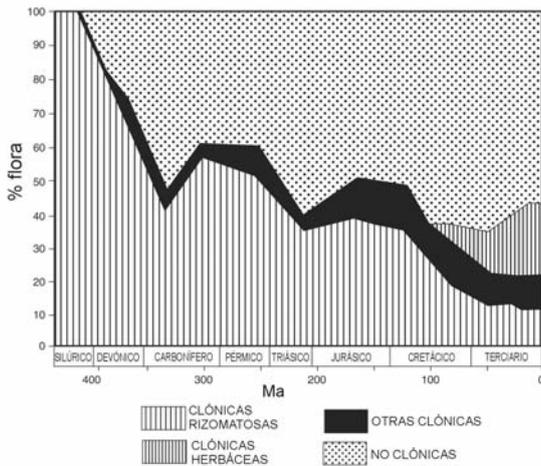


Figura 14.10. Variación en la incidencia de la reproducción asexual en el registro fósil, según las estimaciones de Tiffney & Niklas (1985)

que indique los beneficios que produce la reproducción asexual o el hábito prostrado.

- **Dormancia.** Muchas semillas tienen la capacidad de retener su viabilidad incluso durante cien años en el banco del suelo (Bewley & Black 1982). Esta fase de resistencia, por sí sola, sería suficiente para soportar cualquiera de los períodos de catástrofe ambiental descritos como consecuencia, por ejemplo, de los impactos de meteoritos. Hay muchos rasgos que favorecen esta longevidad, como la presencia de testas y pericarpos muy resistentes, sistemas enzimáticos de reparación proteica, altos niveles de elementos reductores en el eje de los embriones, capacidad de mantener la fluidez de las membranas, etc (Shen-Miller et al. 1995). El ambiente en el que tiene lugar la preservación es, en cualquier caso, crucial. Por ejemplo, sabemos que los contextos anóxicos suelen ser, en general, más favorables (Williamson 1996).
- **Migración.** La mayoría de las plantas tienen la opción de migrar desde los biotopos desfavorables gracias a la emisión de diásporas (polen, semillas) transportadas por el viento, el agua o los animales. Es bien conocida la supervivencia de muchas especies durante las glaciaciones en pequeños refugios glaciares dispersos (Hewitt 2000), así como el famoso “poder de movimiento de los bosques” (Bennett 1997). La capacidad de muchas especies para sobrevivir al estrés extrínseco abiótico no sólo es extraordinaria, sino que a menudo se relaciona con fases de incremento de la especiación oportunista y

reemplazamiento de nichos (DiMichele et al. 1987).

- **Menor sensibilidad al tamaño poblacional.** En orden a su supervivencia, las plantas no son tan sensibles al tamaño mínimo de población. Por ejemplo, un “deme” de plantas vasculares formado por unos cuantos individuos puede persistir marginalmente mucho mejor que un deme similar de tetrápodos. De hecho, la destrucción de los bosques tropicales es más una amenaza para la mayor parte de los animales residentes que para las especies de árboles o arbustos, las cuales pueden persistir en pequeñas manchas.

5. Fósiles vivientes

Los “fósiles vivientes” son mucho más abundantes entre las plantas que entre los animales (Traverse 1988). Muy pocos animales parecen tener el grado de similitud morfológica con sus parientes fósiles que se observa en algunas plantas. La evidencia fósil indica que muchas plantas han permanecido prácticamente inalteradas durante períodos de tiempo muy largos (Tabla 14.2). Hay familias que persisten incluso con uno o dos géneros. Las cícadas todavía persisten en Australia, África y Centroamérica, unos 100 millones de años después de su declive (Knoll 1984).

Botryococcus representa un ejemplo extraordinario de supervivencia, pues se han encontrado formas similares a las colonias actuales en depósitos del Ordovícico Medio (470 Ma) y otras asignables al propio género en estratos carboníferos (350 Ma). Géneros como *Selaginella* y *Lycopodium* parecen tener su origen en el Carbonífero (325-300 Ma) (Tabla 14.2).

El caso más llamativo de persistencia dentro de las plantas vasculares es el de *Ginkgo biloba*. Las Ginkgoales tienen un registro fósil que data del Pérmico, siendo abundantes en la vegetación triásica y jurásica, con al menos 16 géneros (Pearson 1995). Al final del Cretácico Inferior (~100 Ma), sin embargo, su distribución se redujo considerablemente, se piensa que debido a la competencia con angiospermas. Las Ginkgoales han persistido durante al menos 240 Ma y todavía nos queda un representante actual (Tabla 14.2).

Cabe una nota de precaución: las especies consideradas como fósiles vivientes no deben

Grupo	Género	Ma
Chlorophyta	<i>Chlorophyta</i>	470
Selaginellaceae	<i>Selaginella</i>	300
Lycopodiaceae	<i>Lycopodium</i>	325
Equisetaceae	<i>Equisetum</i>	280
Cycadales	<i>Cycas</i>	240
Ginkgoales	<i>Ginkgo biloba</i>	240
Taxaceae	<i>Taxus</i> (¿)	214
Marattiaceae	<i>Marattia</i>	200
Matoniaceae	<i>Matonia</i>	200
Gnetales	<i>Welwitschia</i>	200
Gnetales	<i>Ephedra</i>	200
Cephalotaxaceae	<i>Cephalotaxus</i>	200
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia</i>	180
Schizaeaceae	<i>Schizaea</i>	180
Taxodiaceae	<i>Cunninghamia</i>	160
Araucariaceae	<i>Araucaria</i>	150
Pinaceae	<i>Pinus</i>	140
Taxodiaceae	<i>Metasequoia</i>	140
Osmundaceae	<i>Osmunda</i>	120
Platanaceae	<i>Platanus</i>	120
Winteraceae	<i>Takhtajania</i>	120
Chloranthaceae	<i>Chloranthus</i>	120
Magnoliaceae	<i>Magnolia</i>	120
Taxodiaceae	<i>Sequoia</i>	100
Fagaceae	<i>Nothofagus</i>	90
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	90
Betulaceae	<i>Betula</i>	87
Fagaceae	<i>Castanea</i>	87
Betulaceae	<i>Alnus</i>	87
Ulmaceae	<i>Ulmus</i>	80

Tabla 14.2. Ejemplos de géneros de plantas de persistencia particular en el registro fósil. Se muestran los millones de años (Ma) de existencia de formas morfológicamente similares al género actual (adaptado de Traverse 1988 y Scott & Wing 1998)

ser consideradas como absolutamente idénticas a las especies fósiles. El caso de *Ginkgo biloba* es pertinente, ya que no se puede decir que la especie sea realmente conocida desde hace 240 Ma, sino que, desde hace 240 Ma, se encuentran formas similares en el registro fósil.

6. Extinción y ciencia de la complejidad

Desde la perspectiva de la ciencia de la complejidad, la extinción se ha estudiado a través

de modelos de evolución animal, para los cuales parece claro que la explosión cámbrica representa un hito irreplicable. Tres millones de años de abrumadora simplicidad biológica se vieron sustituidos por una efervescente complejidad. Una vez establecida, la vida multicelular siguió una ruta ascendente en la escala de la complejidad, de modo que los mares modernos contienen el doble de especies que los del mundo cámbrico (Maynard-Smith & Szathmáry 2001). Sin embargo, este incremento no fue una tendencia estable, donde cada fase se apuntaba nuevos incrementos en la diversidad. Además, cada progresión se vio interrumpida por colapsos catastróficos en la diversidad. El resultado es que el 99,9 % de todas las especies animales que vivieron alguna vez están hoy extinguidas.

La cuestión preeminente en relación con la explosión del Cámbrico está relacionada con la calidad de la innovación evolutiva, no con su cantidad. La innovación postcámbrica ha sido debida principalmente a variaciones sobre los temas existentes. El cambio supone el paso de pocas especies en muchos grupos durante el Cámbrico a muchas especies y menos grupos más adelante.

Existen dos hipótesis básicas para explicar este fenómeno: una ecológica y otra genómica (Wagensberg 1998, Standish 2002). La primera dice que los primeros organismos cámbricos entraron en un mundo desprovisto de competidores, donde las algas unicelulares y las bacterias representarían más una fuente de alimento que un reto competitivo. Dada la cantidad de nichos ecológicos disponibles, muchas variantes evolutivas fueron viables: la evolución procedería, así, a grandes saltos. Después de la extinción del Pérmico, aún cuando se perdieron muchas especies, toda la gama de nichos ecológicos habría seguido estando ocupada, por lo que las oportunidades ya no estarían allí, como en el Cámbrico. Según la hipótesis genómica, la evolución produjo en el Cámbrico tantas formas espectaculares porque las dotaciones genéticas de las especies carecían del grado de coherencia y el estrecho control que desarrollaron más adelante.

Para Kaufman (1989, 1992), la solución es intermedia y hay que considerar la metáfora del relieve adaptativo a nivel del desarrollo embrionario. El desarrollo embrionario representa un relieve adaptativo rugoso, en el que se llega muy pronto a los óptimos locales, pero alcanzar

variantes más aptas al principio del desarrollo se hace cada vez más difícil. La ontogenia temprana se quedaría como congelada y las nuevas variantes tienen que venir cada vez más del desarrollo posterior, lo cual provoca cambios evolutivos menos drásticos.

Los animales cámbricos, como los primeros espermatófitos en el caso observado de evolución difusiva, pudieron explotar nuevas variantes de eficacia biológica al principio de la ontogenia y dar grandes saltos evolutivos, pero cuando llegó el Pérmico ese juego ya se acabó y sólo fueron posibles pequeños cambios. Los animales cámbricos y las fanerógamas devónicas pueden ser contemplados como parte de un sistema que se mueve hacia el límite del caos, pero sin haberlo alcanzado todavía. *La explosión cámbrica de invertebrados y la radiación devónica de espermatófitos significarían regímenes caóticos, con perturbaciones causando grandes avalanchas y una mayor propensión a la innovación evolutiva. A medida que ambos sistemas evolucionaron hacia un estado de equilibrio (el límite del caos), disminuyeron las respuestas a las perturbaciones, la innovación se hizo menos arriesgada.*

La hipótesis de Kauffman debe ser mantenida en el terreno de la pura especulación. Sería una hipótesis plausible si se pudiera demostrar que durante el Cámbrico la vida de las especies también fue más corta y los índices de extinción, por tanto, más elevados. Pero esto no se ha podido demostrar todavía. Quizá podamos abordar la misma cuestión para las radiaciones devónicas de plantas vasculares y espermatófitos, así como para la evolución de angiospermas durante el Cretácico Inferior.

7. Resumen y reflexión final

Las extinciones en masa se caracterizan por la desaparición relativamente rápida de grupos de organismos, usualmente a un nivel taxonómico elevado (familias o incluso órdenes). En el registro marino de animales se han recogido cinco grandes extinciones en masa, con pautas similares en las faunas terrestres para al menos tres o cuatro de éstos. Sin embargo, la evidencia en plantas relativa a esos cinco eventos es, como poco, ambigua.

En la transición Frasnense-Fameniense (364 Ma), la mitad de los géneros de organismos marinos se extinguieron. El registro de plantas indica en este episodio una reducción

de la diversidad, pero no hay evidencias de una extinción en masa. La extinción en masa de finales del Pérmico (248 Ma), que afectó al 96% de todos los invertebrados marinos a nivel de especie, se constata en el registro vegetal por una reducción gradual de la diversidad a lo largo de unos 25 Ma. Por añadidura, aunque en algunas regiones los efectos parecen devastadores (por ejemplo, en Europa), los procesos de revegetación fueron muy rápidos, resultando en bosques fisionómicamente similares a los precedentes. No hay evidencias, en ningún caso, de extinción en masa entre las plantas terrestres.

El evento Triásico-Jurásico (206 Ma), que marca la tercera gran extinción de faunas, no tiene contrapartida en el registro fósil de plantas; sólo hay evidencias de reemplazamientos ecológicos masivos. El episodio K-T (65 Ma), que supone la extinción de los dinosaurios y del 80% de las especies marinas de invertebrados y una reducción importante de las especies de mamíferos, se manifiesta en el registro fósil de plantas como un evento masivo de incendios, consistente con la hipótesis de una convulsión de origen extraterrestre (impacto de meteoritos). Sin embargo, aunque en algunas regiones hay evidencias de "trauma ecológico", en otras apenas se observa perturbación. Tampoco hay evidencias en favor de un declive importante de la diversidad de especies a finales del Cretácico.

No hay, por tanto, evidencia en el registro fósil de plantas, de extinciones en masa comparables a las que se observan entre los animales. De todo ello emerge la idea de que, sean cuales sean las fuerzas que gobiernan la evolución de los embriófitos, éstas son bien diferentes de las que controlan la evolución de los animales.

Pero, si no hay extinciones en masa dentro del registro fósil de plantas, hecho que resulta consistente con la evidencia disponible, y las plantas pueden persistir durante millones de años, entonces, *¿cuáles son los mecanismos que dirigen la macroevolución en plantas, si es que los hay?* Para muchos paleontólogos (ej. Gould 2002), la extinción es el responsable primario de las pautas principales de macroevolución animal. *¿Cómo encajamos ese nivel superior de la jerarquía evolutiva de Gould (2002) o Bennett (1997) en las observaciones sobre evolución de plantas?* Dejaremos esa cuestión abierta para el capítulo final.

PAUTAS Y PROCESOS DE EVOLUCIÓN VEGETAL

Hacia un modelo geobiológico

1. Introducción

La mayoría de los modelos sobre la estructura de la teoría evolutiva se basan en la evidencia morfológica y molecular que deriva del registro fósil y viviente de animales (revisión en Gould 2002). Este sesgo es particularmente pronunciado en un contexto macroevolutivo y las excepciones son raras, aunque notables (Stebbins 1950, 1971, 1974, Grant 1963, 1971, Chaloner 1967, 1970, Banks 1968, 1970, Knoll 1984, 2001, Niklas et al. 1983, Traverse 1988a, Bennett 1997, Niklas 1997, Willis & McElwain 2002).

Lo que en nuestros días se denomina *gradualismo filético* es el resultado directo de la teoría de Darwin, publicada en 1859. Como hemos descrito ampliamente, el gradualismo filético se basa en el principio de que el cambio evolutivo es el resultado de la descendencia con modificación y tiene lugar a través de un proceso denominado "selección natural". Las especies vendrían a representar fases dentro de este *continuum* de cambio gradual y las interacciones ecológicas que percibimos serían la fuerza primaria de la macroevolución.

El gradualismo filético, por tanto, apoya el punto de vista de que la especiación es un proceso gradual y continuo. El único diagrama que aparece en el libro de Darwin (1859) muestra una especie de árbol de diversidad y complejidad morfológica crecientes (Fig. 15.1). Es inherente a esta teoría la asunción de que el ecosistema actual es el más diversificado y morfológicamente adaptado de todo el tiempo geológico. Evidentemente, la ciencia ha progresado desde la formulación de las ideas de Darwin y es necesario revisar cuál es la posición que éstas ocupan dentro y fuera del paradigma evolutivo actual.

El modelo de los *equilibrios puntuados*, propuesto inicialmente en 1972 por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould, se basa en la observación de que el registro geológico no indica una secuencia continua de especies intermedias

entre las formas más conocidas, tal y como sería esperable si el gradualismo filético fuera el procedimiento por el que actúa la especiación. Al contrario, hay largos períodos con escaso cambio morfológico, seguidos por etapas relativamente rápidas de especiación.

Históricamente, esta pauta de especiación abrupta en el registro geológico había sido atribuida a las lagunas del registro fósil. Eldredge y Gould, como muchos otros después (Vrba & Eldredge 1984, Vrba 1985, 1993, 1995, Bateman & DiMichele 1994, Bennett 1997, Benton & Pearson 2001, Cronk 2002), argumentaron que esta asunción es completamente incorrecta y que dichas lagunas representan períodos de rápida especiación. El modelo vendría a ser como una línea filética que estaría normalmente en estasis, pero que llegaría a romperse sólo por eventos rápidos y episódicos de especiación (Gould 1977). Por comparación, con el cono de diversidad darwinista, el árbol de Eldredge y Gould adquiriría más bien la forma de un arbusto talado periódicamente (Fig. 15.1), donde las ramas verticales representarían las fases de estasis y las líneas horizontales los períodos de rápido cambio.

Durante los últimos años, *la teoría de los equilibrios puntuados ha sido desarrollada para incorporar la sugerencia de que las extinciones en masa* (mediadas biológica o físicamente) *serían las fuerzas que, episódicamente, inducirían los eventos de especiación rápida*. Las extinciones limpiarían parte de la evolución acu-

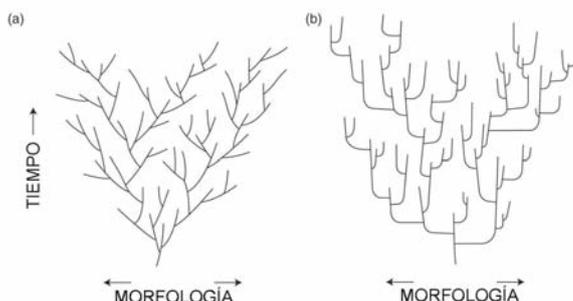


Figura 15.1. Diagrama representativo de (a) gradualismo filético (ss. Darwin 1859) y (b) equilibrios puntuados (ss. Eldredge & Gould 1972)

Nivel	Causa	Proceso evolutivo
Primero	Competencia	Eventos evolutivos en el tiempo ecológico
Segundo	Cambio orbital	Eventos puntuados de especiación
Tercero	Extinción en masa	Desaparición y reemplazamiento de especies

Tabla 15.1. Jerarquía temporal de los procesos que controlan el cambio evolutivo de acuerdo con el registro geológico. Adaptado de Gould (1985)

mulada de algunos linajes y permitirían a algunas ramas evolucionar con rapidez para rellenar los nichos desocupados (Gould 1995, 2002). De este modo, Gould viene a sostener que *el tiempo evolutivo se encuentra jerarquizado en tres niveles, el superior de los cuales, la extinción en masa, sería el control del cambio macroevolutivo* (Tabla 15.1).

La estasis en el registro fósil había sido percibida mucho antes de la formulación de esta teoría, por ejemplo por Lyell (1858). El mismo Darwin (1872) llegó a comentar que *"it is far more probable that each form remains for long periods unaltered, and then again undergoes modification"*. Sin embargo, la idea de que la estasis sería "puntuada" por rápidos períodos de cambio resultó novedosa, como lo fue el hecho de que la extinción pudiera ser el estímulo primordial del cambio.

El puntuacionismo ha llegado a ser una alternativa real al modelo del gradualismo filético dentro del debate evolutivo. Un estudio reciente ha analizado 58 casos de investigación sobre especiación en diversos grupos, llegando a la conclusión de que la evidencia paleontológica presenta la evolución a veces como gradual y otras como "punteada" y que no hay un único modelo característico de los procesos que se observan (Erwin & Anstey 1995). Es interesante considerar, sin embargo, que de los 58 casos revisados, ni uno sólo incluyó grupos vegetales.

¿Cómo aparece el registro evolutivo de plantas dentro de esta dialéctica? La alta incidencia de "fósiles vivientes" (Tabla 14.2) parece apoyar parcialmente la teoría de los equilibrios puntuados. Sin embargo, apenas hay estudios que intenten aplicar este modelo a grupos vegetales.

¿Hay evidencias en el registro fósil de plantas de pautas macroevolutivas? Ya hemos visto que las plantas no han sufrido las extinciones

en masa que caracterizan la historia biológica de los animales. Siendo ésto así, cabe plantear las siguientes cuestiones:

¿cuál es la pauta de aparición y desaparición de especies vegetales?

¿indica la evolución vegetal una tendencia al incremento en el número de especies a lo largo del tiempo, o de diezmación seguida de nueva diversificación?

¿hay mecanismos específicos para las pautas observables en el registro fósil de plantas?

¿cómo encajan las teorías macroevolutivas con lo que sabemos del registro molecular?

¿cómo se relaciona la microevolución con la macroevolución?

2. Pautas de cambio evolutivo en el registro fósil de plantas

Como hemos comentado, existen pocos estudios disponibles. Sin embargo, todos suelen coincidir en cuáles son las pautas generales de diversificación entre plantas terrestres (Chaloner 1967, 1970, Banks 1968, 1970, Knoll et al. 1979, Niklas & Pratt 1980, Niklas et al. 1983, Lidgard & Crane 1988, Crane & Lidgard 1989, Edwards & Davies 1990, Tiffney & Niklas 1990, Kovach & Batten 1993, Niklas & Tiffney 1994, Niklas 1997, Lupia et al. 1999, 2000).

Desde la aparición de las plantas vasculares hace unos 430 Ma, el registro fósil de plantas demuestra una tendencia hacia el incremento total en la diversidad de especies a través del tiempo geológico (Niklas et al. 1983, Niklas & Tiffney 1994). En el tiempo geológico, la dominancia queda repartida entre cuatro grandes grupos de plantas: las primeras plantas terrestres, los pteridófitos, las gimnospermas y las angiospermas (Fig. 15.2). Con la radiación de cada nuevo grupo, se produce un declive gradual en los grupos previamente dominantes. Hasta ahora, no hay evidencias de reducciones a gran escala en la diversidad total de especies en el registro fósil de plantas, de forma comparable a lo que se observa en el de animales, quizá con la excepción del evento Pérmico-Triásico.

Diversos estudios sobre las tasas de cambio en la diversidad total de especies a través del tiempo geológico están igualmente de acuerdo con este modelo (Niklas et al. 1985, Crane & Lidgard 1989, Kovach & Batten 1993, Niklas

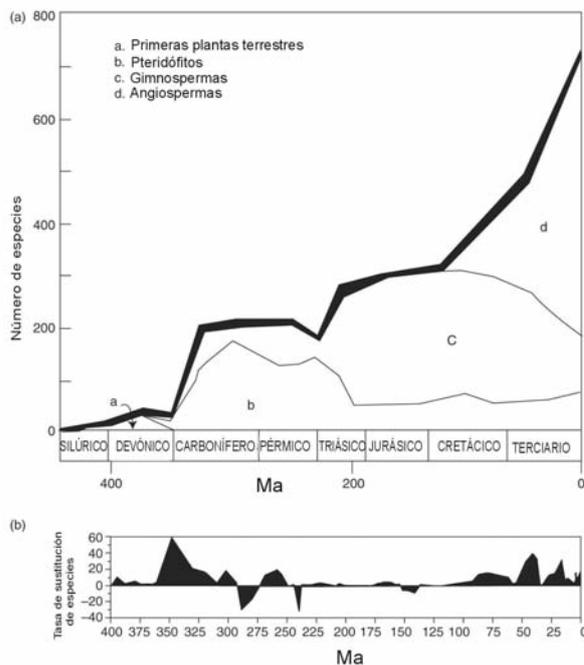


Figura 15.2. (a) Variación de la diversidad de los grupos de plantas vasculares a lo largo del tiempo geológico. Niklas et al. (1983). (b) Tasas de reemplazamiento de especies (órigenes menos extinciones). Niklas (1997)

1997). Estas compilaciones de fósiles proporcionan un método para investigar el *tempo* de la evolución vegetal e indican que, a continuación de la génesis de cada nuevo modelo de reproducción o “flora evolutiva”, tiene lugar la radiación (incremento global en el número de especies) y la sustitución de unos tipos por otros, pero incluyendo más formas nuevas que extinciones. Es interesante que, por ejemplo, la evolución de las gramíneas, hace unos 60 Ma, también ocurre durante un período de recambio de especies.

Con la radiación de cada grupo nuevo, las tasas de especiación son inicialmente muy elevadas y luego descienden hasta estabilizarse en la base (Fig. 15.2). Así, el registro fósil de plantas parece indicar períodos de rápida especiación e incrementos asociados en la diversidad de especies, seguidos por una estabilización y después un declive. Más aún, aunque la radiación de cada nueva flora evolutiva produce incrementos del número total de especies, la diversidad del grupo reemplazado desciende. La única radiación que no demuestra este decremento es la más reciente (angiospermas). Podría argumentarse, sin embargo, que la línea basal todavía no se puede ver en angiospermas, porque el número de especies todavía está en fase de incremento y no ha alcanzado la fase de estabilización.

A una escala amplia, por tanto, la pauta general de evolución de plantas terrestres parece que se concentra en intervalos separados en el tiempo geológico más bien que distribuyéndose de forma gradual y continua. De modo similar, *los incrementos en la complejidad morfológica y diversidad total de especies han ocurrido durante intervalos cortos de tiempo geológico separados por largos períodos de estasis y estabilidad en las curvas de diversidad de especies.* Los picos en la creación de nuevas especies, sin embargo, no coinciden con los del registro animal, el cual tiende a seguir la pauta marcada por los eventos de extinción en masa. Más todavía, los picos en la extinción de plantas tampoco coinciden con, al menos, cuatro de las grandes extinciones en masa (Fig. 14.7).

3. Controles del cambio evolutivo en plantas terrestres

3.1. ¿Una inducción abiótica y extrínseca? Reconsiderando los pulsos renovadores

La idea de que los cambios ambientales pueden dirigir el cambio evolutivo ha suscitado enconados debates. Con independencia de si los cambios evolutivos son graduales o puntuados, los geólogos han argumentado durante mucho tiempo que tanto las extinciones como las grandes fases de aparición de especies se deben a la influencia del cambio ambiental (Knoll 1991). En algunas situaciones, como la especiación insular, los modelos disponibles parecen encajar con ésta hipótesis (Niklas 1997).

Sin embargo, sólo recientemente, estas ideas se han incorporado a la filosofía puntuacionista, en particular a través de los trabajos de Vrba (1985, 1993) desarrollando la hipótesis de los pulsos renovadores. Esta sostiene que la especiación no tiene lugar a menos que se vea forzada por cambios en el ambiente físico (Fig. 3.4), en particular oscilaciones climáticas (Fig. 3.5), posiblemente de origen tectónico, pero más probablemente de origen astronómico.

El modelo de los pulsos renovadores se edifica sobre las ideas de Eldredge & Gould (1972) y sugiere que la evolución es normalmente conservativa y que la extinción puede resultar directamente del cambio climático o de las interacciones ecológicas entre las especies asociadas después del mismo. *Surge así la cuestión de si los períodos de cambio evolutivo en el*

registro vegetal se pueden relacionar con la evidencia de cambio geológico o ambiental. A una escala amplia, merece la pena considerar como cambios globales aquellos relacionados con la variación climática inducida orbitalmente y con aquella que resulta de la tectónica de placas.

3.2. Influencia de la variación orbital

A lo largo del tiempo geológico, la Tierra ha estado sujeta a cambios climáticos cíclicos debidos a su posición, movimiento relativo e interacción gravitatoria con otros planetas dentro del sistema solar. Los primeros cálculos relativos a esta influencia orbital se deben a Milankovitch (1930). Así, la naturaleza cíclica de estas variaciones produce una ciclicidad climática en intervalos aproximados de 400, 100, 41 y 23-19 miles de años (Imbrie & Imbrie 1979).

La evidencia de los registros oceánico y continental indica que estos ciclos se extienden más allá del Jurásico, pero que probablemente han ocurrido desde el comienzo del tiempo geológico (Shackleton & Opdyke 1976, Herbert & Fischer 1986, Herbert & D'Hont 1990). La reducción de la radiación solar inducida por estas variaciones en la órbita terrestre ha dado lugar episódicamente a la formación de placas de hielo partiendo de los polos, como sucede durante el Cuaternario (Bradley 1999).

Así, los ciclos de tipo Milankovitch han marcado la pauta de una ciclicidad glacial-interglacial. Estos ciclos han sido propuestos por Bennett (1997) como el mecanismo que ha estado detrás de los "equilibrios puntuados" (Tabla 15.2): el efecto acumulativo a largo plazo de estos ciclos sobre las comunidades que quedaban fragmentadas y aisladas durante los episodios fríos, seguido por recombinación en estadios cálidos habría llevado al final a la especiación y evolución de nuevos linajes. Los pequeños cambios adaptativos pueden acumularse durante el tiempo geológico, pero la

mayor parte de éstos se perderán cuando las comunidades se pongan de nuevo en contacto. La especiación sólo habría tenido lugar ocasionalmente en poblaciones que han llegado a quedar aisladas de forma perpetua a través de estos cambios climáticos de tipo Milankovitch (Tabla 15.2).

La evidencia fósil más importante del impacto de los ciclos de Milankovitch la proporcionan el registro de granos de polen y esporas del Cenozoico. Un estudio en Colombia (Hooghiemstra 1995) que cubre los últimos 3,5 Ma, indica una respuesta vegetal muy evidente a los cambios climáticos asociados con esta dinámica orbital. La vegetación de las altiplanicies de Bogotá fluctuó entre el bosque andino de *Podocarpus*, *Hedyosmum*, *Weinmannia* y *Myrica* durante los interglaciares, y una vegetación de páramo (*Ericaceae*, *Hypericum*, compuestas, gramíneas, cariofiláceas,..) durante las fases glaciares.

Otra secuencia relevante ha sido obtenida de Pula Maar, un lago húngaro situado en un cráter volcánico y datado entre 3-2,7 Ma. Este lago tiene laminación anual y la investigación palinológica de sus sedimentos indica tres tipos de ciclos, a 100, 41 y 23-19 mil años, en respuesta a la variación orbital en el grado de insolación. La vegetación aquí cambió desde un bosque subtropical con especies templadas a otro dominado por elementos boreales (Willis et al. 1999a, 1999b) (Fig. 13.13). La consecuencia biogeográfica general de esta variación climática es el cambio cíclico de distribución, teniendo una especial relevancia el concepto de refugio a efectos de una posible especiación alopátrica (ver Tema 13).

Sobre una escala global, los trópicos representan importantes áreas de refugio durante las fases frías del Cuaternario (Bush 1994, Colinvaux et al. 2000) y, a una escala más localizada, como en Europa, la vegetación templada llegó a quedar aislada en pequeñas áreas de refugio en el sur y sureste (Bennett et al. 1991, Willis 1996, Willis & Whittaker 2000, Carrión 2002). De hecho, durante los últimos dos millones de años, estas comunidades vegetales han pasado más tiempo aisladas que en la forma integrada de los interglaciares.

Muchas de las regiones que se piensa han sido grandes refu-

Nivel	Periodicidad	Causa	Proceso evolutivo
Primero	-----	Selección natural	Cambio microevolutivo dentro de las especies
Segundo	20.000-100.000 años	Cambio orbital	Disrupción de comunidades y pérdida de cambio acumulado
Tercero	-----	Aislamiento	Especiación
Cuarto	~ 26 Ma	Extinción en masa	Desaparición y reemplazamiento de especies

Tabla 15.1. Jerarquía temporal de los procesos que controlan el cambio evolutivo de acuerdo con el registro geológico. Adaptado de Gould (1985)

gios, como el Amazonas o el sur de Europa, son zonas de altísima diversidad de especies vegetales y es plausible que ello se deba al aislamiento geográfico que ha facilitado la diversificación y especiación en estas regiones. La evidencia molecular apoya esta sugerencia (Hewitt 2000). Así, por ejemplo, el examen de las poblaciones actuales europeas de *Abies alba* (Konnert & Bergmann 1995), todas las especies de *Quercus* caducifolios (Petit et al. 2002), o *Fagus sylvatica* (Demesure et al. 1996) indica que hay diferenciación genética significativa entre poblaciones y que esa diferenciación encaja con las regiones en las cuales las especies en cuestión estuvieron aisladas durante la última fase glacial (entre 100.000 y 15.000 años BP). En el caso ya descrito del abeto, de las cuatro poblaciones con alelos característicos (Balcanes, norte de Italia, sur de Italia, sur de Francia y Pirineos) sólo dos permanecen aisladas durante el actual interglacial (Fig. 13.12). Las demás se han unido y formado un complejo genético donde existe el intercambio. Desde una perspectiva evolutiva, y asumido que el aislamiento continuará, son éstas las únicas poblaciones que transmitirán la diferenciación genética y serán susceptibles de especiación.

En términos de aislamiento, la redistribución de comunidades sugiere que las variaciones climáticas inducidas orbitalmente representan uno de los componentes más influyentes en la estructura evolutiva que propone el modelo de los equilibrios puntuados (Bennett 1997) (Tabla 15.2). Sin embargo, *no es fácil demostrar, sobre la base del registro fósil, que este proceso de aislamiento y redistribución haya llevado a la especiación y así a la micro y/o macroevolución* (Hewitt 2000, Willis & McElwain 2002).

Considerando los efectos a largo plazo del aislamiento y la redistribución a través de muchos ciclos glacial/interglacial durante el Cuaternario, la evidencia paleoecológica es ambigua. La secuencia de Pula Maar en Hungría, por ejemplo, indica que el efecto global de la alternancia de fases es más bien la extinción que la especiación (Willis et al. 1999b). Similarmente, si se examina la secuencia de 3,5 Ma de Bogotá, hay una reducción global en el número de especies con el tiempo. De hecho, en el Hemisferio Norte, la tendencia

global del Cuaternario parece que ha sido la extinción vegetal (Van der Hammen 1983, Tallis 1991, Coxon & Waldren 1997) (Fig. 13.11). Lo que ocurre es que resulta cuestionable si esto realmente representa extinción, porque la mayoría de los taxa desaparecidos todavía sobreviven en latitudes más meridionales y por tanto no se trata de extinciones en masa. *Las mayores radiaciones en el registro fósil de plantas tuvieron lugar a lo largo de millones de años, mientras que las glaciaciones cuaternarias apenas proporcionan aislamiento durante 2 millones de años, como mucho.*

Por tanto, *¿que ocurre sobre escalas temporales mayores?* La evidencia geológica sugiere que el impacto de las variaciones orbitales sobre las pautas de clima global ha variado considerablemente. En ciertos períodos de la historia de la Tierra, por ejemplo, no hubo edificación de hielo en los polos, mientras que en otros, el impacto climático ha sido muy severo. El impacto relativo de las oscilaciones orbitales sobre el clima global se relaciona con muchos fenómenos diferentes, tanto climáticos como geológicos (Frakes et al. 1992).

Desde una perspectiva muy general, la historia climática de la Tierra se puede categorizar por la alternancia de dos megaestados: *icehouse* o *greenhouse* (Fischer 1984) (Fig. 15.3). El *cambio de estado tiene lugar cada 30 Ma* aproximadamente (Fischer & Arthur 1977). Así, los cambios climáticos aparentemente controlados por variaciones Milankovitch en frecuencias de 400, 100, 41 y 23-19 miles de años, interaccionan con este determinismo cuya escala climática es suprayacente. En teoría, los tiempos de *icehouse* serían aquellos en los que las variaciones orbitales habrían provocado efectos más notorios sobre el clima y, por tanto, también deberían ser tiempos de aislamiento más pro-

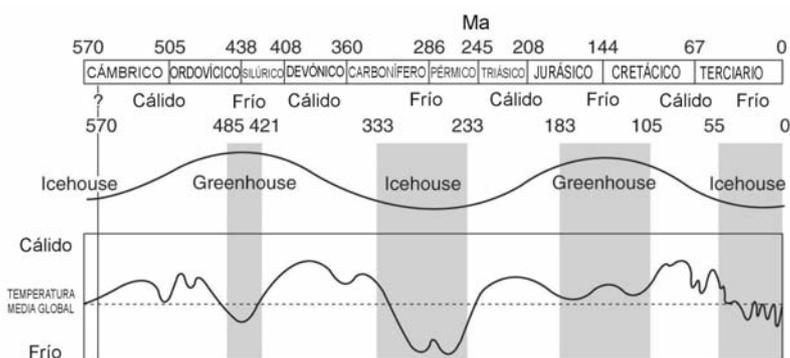


Figura 15.3. Megaciclos climáticos durante el Fanerozoico. Huggett (1997), Frakes et al. (1992), Martin (1995), Willis & McElwain (2002)

nunciado y, por tanto de especiación y evolución de nuevos taxa.

Sin embargo, durante estas fases, el registro fósil de plantas podría todavía sugerir que la tendencia predominante es hacia una reducción del recambio de especies y una estabilización relativa de la diversidad global total, más bien que un incremento. Durante la glaciación Carbonífero-Pérmica (~300-280 Ma), por ejemplo, donde hay clara evidencia geológica de extensas placas de hielo en los polos (Frakes et al. 1992), el registro fósil de plantas indica que hubo muchas más extinciones que surgimiento de nuevos taxa y el recambio de especies fue de los más bajos de la historia geológica (Niklas 1997). Así, incluso durante un largo período de glaciación (~20 Ma) parece no haber evidencia de incremento en la especiación debido al aislamiento propio de una larga fase de frío y aridez.

La evidencia fósil sugiere, sin duda, que las plantas responden al determinismo climático orbital. Sin embargo, a una escala más amplia, el aislamiento y la redistribución durante varios ciclos glaciación/interglaciación conllevan una reducción en el número de especies, ya que se producen más extinciones que aparición de especies nuevas. En cierto sentido, esto es lo que sugiere brillantemente Bennett (1997), al predecir que, en un sistema jerarquizado, el segundo nivel será la fuerza orbital del clima, que provoca una disrupción de las comunidades y la pérdida del cambio acumulado, y sólo raramente en el tercer nivel, sería donde la especiación tendría lugar, a través de poblaciones aisladas geográficamente como consecuencia de cambios ambientales permanentes del tipo Milankovitch (Tabla 15.2).

Por añadidura, Bennett (1997) sugiere que, a una escala mayor (26 Ma), en el cuarto nivel, las extinciones en masa, serían el mecanismo inmediatamente ejecutor a través de la eliminación de especies creadas en el tercer nivel. El problema es que este cuarto nivel de la jerarquía evolutiva se evidencia sólo en el registro animal. Por lo tanto, *necesitamos un cuarto nivel específico para la evolución de las plantas* (Willis & Bennett 1995).

¿Cuál sería, por tanto, este cuarto nivel en la jerarquía de procesos evolutivos dentro de las plantas? Si asumimos que la directriz última es el cambio ambiental, entonces puede que estemos próximos a lo que DiMichele et al. (1987) denominan "*estrés abiótico extrínseco*". El

estrés abiótico extrínseco a pequeña escala tiene lugar cuando las poblaciones/especies pueden migrar, adaptarse, concentrarse en zonas de refugio, y tras la eliminación de la situación adversa, recolonizar los nichos ocupados previamente. Así, podría argumentarse que los ciclos glaciación/interglaciación causan estrés abiótico extrínseco a pequeña escala.

El registro fósil sugiere que las poblaciones/especies de plantas o bien migran, o se adaptan, o se concentran en áreas de refugio para emerger de nuevo. El estrés abiótico extrínseco a pequeña escala es, de este modo, un proceso de doble sentido, con las poblaciones respondiendo al cambio climático por cambios en su distribución cuando las condiciones son desfavorables y retornando a la región cuando las condiciones mejoran de nuevo.

No se puede decir lo mismo, sin embargo, para el estrés abiótico extrínseco a gran escala. Este tiene lugar cuando las poblaciones no pueden migrar con la rapidez suficiente, o cuando la extensión espacial de la situación de estrés excede su capacidad de dispersión (DiMichele et al. 1987). En este tipo de estrés, el cambio es invariablemente un evento con un umbral que no tiene retorno. Sería el caso de los cambios en las posiciones de los continentes que resultan de la actividad tectónica, así como de los cambios ambientales y climáticos asociados.

3.3. Estrés abiótico extrínseco a gran escala: cambios tectónicos

Las reorganizaciones de las placas de la corteza terrestre, incluyendo colisiones, separación y tectónica intra-placa, han sucedido en toda la historia de la Tierra y cada pulso de actividad debe haber influenciado todos los aspectos del ambiente global (Partridge et al. 1995). Los cambios ambientales asociados con las reorganizaciones de las placas incluyen una amplia variedad de efectos físicos: apertura o cierre de mares, orogenia, aislamiento o recombinación de continentes, cambios en los niveles marinos y cambios climáticos (Ruddiman 1997). Estos últimos se conectan directamente con las alteraciones en las pautas principales de circulación atmosférica y oceánica debido a los cambios en la posición de las placas y conformación orogénica.

La evidencia litológica y geomorfológica indica que la separación de placas y la subducción han sido episódicas, con períodos relativamente cortos de actividad (pulsaciones tectónicas)

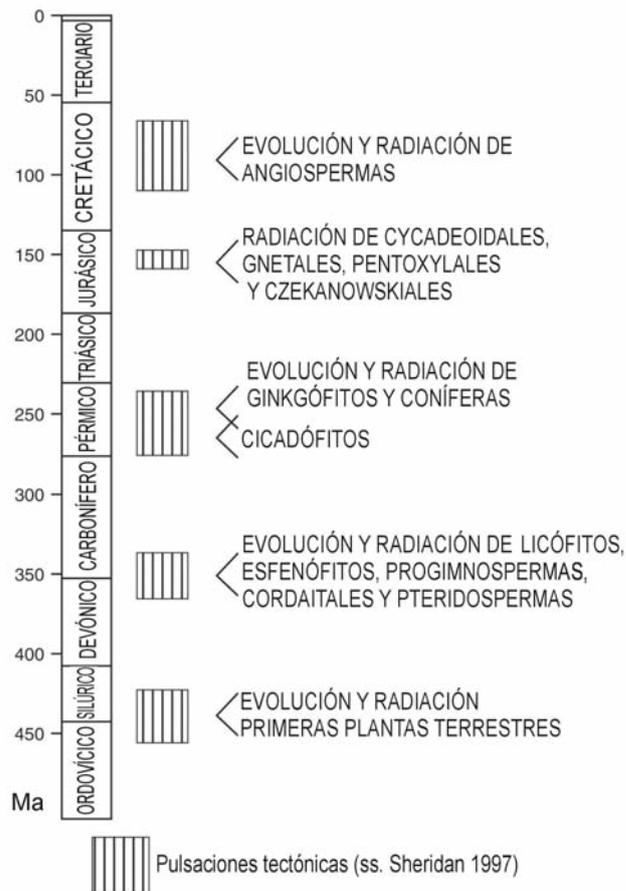


Figura 15.4. Pulsaciones tectónicas (Sheridan 1997) y principales fases de radiación de grupos vegetales. Willis & McElwain (2002)

separados por largos períodos de inactividad (Sheridan 1997, Huggett 1997). Se han reconocido cinco pulsaciones tectónicas principales, las cuales se asocian con una mayor velocidad en la separación del suelo oceánico, incremento en la actividad volcánica e incremento en la emisión de gases desde el manto. Estos cambios habrían aumentado las concentraciones de los gases responsables del efecto invernadero, sobre todo dióxido de carbono (McElwain et al. 1999), al tiempo que provocado un aumento general en los niveles eustáticos marinos (Arthur et al. 1985, Sheridan 1987, 1997, Larson 1990). El efecto general de estos cambios sobre el clima global habría sido un incremento global de las temperaturas, de la evaporación y de la capacidad de almacenamiento de agua en la atmósfera.

Si comparamos estos períodos de pulsación tectónica con los cambios en el registro fósil de plantas, emergen algunas pautas fascinantes (Fig. 15.4):

460-430 Ma (Ordovícico Medio-Silúrico)

Durante este período 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 terrestreización.

375-350 Ma (Devónico Medio-Carbonífero Inicial)

Pulsación asociada a la orogenia acadiana, colisión de Baltica con Laurentia y formación del arco volcánico de Avalón, que da lugar a Canadá. Es el período durante el cual tiene lugar la aparición y diversificación de licópsidos, esfenópsidos, progimnospermas y las primeras plantas con semillas (principalmente pteridospermas y cordaites).

300-260 Ma (Carbonífero Superior-Pérmico Inferior)

Durante esta fase tiene lugar la coalescencia de placas que genera la Pangea por agregación de Gondwana, Kazakhstan y Siberia (Rowley et al. 1985, Briggs 1995). En el registro de plantas, este episodio tectónico coincidiría con la gran radiación de gimnospermas, comenzando por los cicadófitos.

170-160 Ma (Jurásico Medio)

Fragmentación inicial de la Pangea. Aunque este episodio tectónico no coincide con el origen de nuevos grupos vegetales, se constatan una importante diversificación de Cycadeoidales, Pentoxylales y Czeakanowskiales (Stewart & Rothwell 1993), junto con señales inequívocas de Gnetales. Recordemos que estos grupos coinciden con las angiospermas en torno al concepto de antófito (Hughes 1994).

120-80 Ma (Aptiense-Campaniense)

Esta pulsación final se relaciona con la separación más importante de la Pangea y los episodios más rápidos de separación de las placas pacífica y atlántica. Es el momento de la primera señal inequívoca de aparición y radiación masiva de angiospermas.

Las cinco pulsaciones observadas pueden ser divididas entre aquellas que concluyeron con la coalescencia de continentes y aquellas que provocaron su fragmentación. Con independencia de lo uno o lo otro, esta claro que *estos episodios corresponden con fases de*

incremento en el reemplazamiento de especies y evolución de grupos importantes en el registro fósil de plantas. En contraste, los tiempos de estabilidad tectónica corresponden con momentos de poca generación de formas vegetales. El modelo es "puntuado" en el sentido de que los pulsos tectónicos y de "cambio vegetal" corresponden con los intervalos más cortos, mientras que los períodos de baja tasa de generación y sustitución de especies serían la norma.

Se podría decir que los últimos 65 Ma suponen la excepción a esta regla, ya que el registro fósil de plantas indica un incremento de la diversidad total de especies y altas tasas de reemplazamiento en algunos intervalos del Terciario, mientras que la actividad tectónica ha sido poco importante en comparación con los períodos precedentes. Sin embargo, los últimos 65 Ma exhiben una notoria escasez de cambio evolutivo. Las angiospermas han permanecido dominantes y no ha emergido ningún grupo nuevo para competir con ellas. La evolución de las gramíneas, de las angiospermas xerofíticas y de las plantas C₄, deberían ser contempladas como ajustes de pequeña importancia, similares a los del segundo y tercer nivel de la jerarquía evolutiva (Tabla 15.2).

4. Buscando las causas de la correlación entre las pulsaciones tectónicas y los episodios de evolución vegetal

4.1. ¿Extensión de la superficie terrestre disponible para la vegetación?

Algunos estudios ecológicos han demostrado cierta relación entre el área terrestre total y la diversidad biológica (Tiffney & Niklas 1990). En el caso de la fauna fósil las implicaciones de estos trabajos se han discutido ampliamente (Briggs 1995). Un estudio sobre los ammonites sugiere que tanto el número total de taxa como la aparición de nuevos taxa se correlacionan positivamente con el área oceánica total (Hallam 1983, 1989). Cuanto mayor es el área cubierta por las aguas, mayor parece ser el potencial de especiación. Pero lo que es un ambiente evolutivo potencialmente favorable para los organismos marinos, podría no serlo para los terrestres, ya que un incremento en el nivel del mar, en ciertas circunstancias, se rela-

ciona con un descenso en el área terrestre disponible y viceversa.

Un estudio sobre la diversidad del registro fósil de plantas para la 12 etapas geológicas desde el Devónico hasta el Mioceno Medio en el Hemisferio Norte (~410-10 Ma) reveló una correlación positiva con la superficie terrestre disponible (Tingley & Knoll 1990). Sin embargo, resulta difícil determinar si esta correlación se asocia al número total de porciones emergidas o al área terrestre total. El incremento de la diversidad podría, por tanto, estar asociado al incremento del área disponible o al incremento de la diversidad topográfica y, por tanto, del número de hábitats. Por añadidura, tanto el área total terrestre como el número de unidades terrestres emergidas se correlacionan con la edad geológica: a saber, el número de áreas terrestres se ha ido incrementando conforme la Tierra ha ido envejeciendo. En suma, la correlación mencionada indicaría que el incremento de placas continentales puede asociarse con incrementos en el número de especies, más bien que la existencia de una relación causa-efecto entre los eventos puntuados de evolución y las pulsaciones tectónicas.

4.2. ¿Número de masas de tierra separadas?

Hay muchos trabajos sobre el registro fósil de animales que demuestran cierta relación entre el número de masas de tierra y la diversidad (Valentine & Moores 1970). La fragmentación llevaría al aislamiento de poblaciones y finalmente a la especiación alopátrica. De nuevo nos encontramos con que lo que resulta promotor de la diversificación en medio terrestre vendría hipotéticamente a actuar en detrimento de la radiación marina (Hallam 1983).

En otros casos, se ha intentado relacionar el número de especies y el grado de fragmentación continental. Se ha sugerido que, sin la ruptura de masas continentales, la Tierra no tendría mucho más de la mitad de la biodiversidad actual (Holmes 1998). Sin embargo, los intentos por correlacionar la dispersión de masas de tierra con la diversidad de plantas terrestres han sido infructuosos (Tiffney & Niklas 1990). Esto parece entrar en conflicto con las observaciones actuales sobre las pautas de diversidad global de plantas y animales.

A la escala del tercer nivel de la jerarquía evolutiva de Gould (1995) y del cuarto nivel de Bennett (1997), la separación de masas de tierra no parece explicar los cambios principales

observados en el registro evolutivo de plantas. Esto es debido a que, mientras existen tres períodos de incremento de la actividad tectónica que se relacionan con la deriva continental (460-430 Ma, 170-160 Ma, 120-80 Ma), hay otros dos que se asocian con fases de coalescencia. Asumida una correlación entre número de masas de tierra separadas y fuerzas evolutivas, está claro que el efecto biogeográfico sería antagónico.

4.3. ¿Distribución latitudinal de las áreas terrestres?

Cabe también preguntarse si la relación entre pulsaciones tectónicas y fases de evolución de plantas terrestres se articula a través de la influencia que la separación de placas ha tenido sobre su posición latitudinal. Las observaciones actuales sobre la diversidad global de plantas, por ejemplo, indican que hay una relación negativa entre latitud y diversidad de especies (Stevens 1992), de modo que la diversidad decrece hacia los polos y aumenta hacia el ecuador.

Es debatible el hecho de que ello pueda ser debido a que la extinción es mayor en el contexto inestable o inestable de las altas latitudes, o a que la especiación sea mayor en las áreas de clima más favorable o estable. El registro geológico parece apoyar algo esta hipótesis, tanto en relación con la áreas de origen como en la correlación entre la diversidad de plantas terrestres y la distribución latitudinal de las zonas terrestres (Fig. 15.5). Con sólo una o dos excepciones, los principales grupos de angiospermas se originaron en las regiones ecuatoriales, bien en Sudamérica-África o en el sureste de Asia, y después se extendieron latitudinalmente (Lidgard & Crane 1988, Barrett & Willis 2001). Por añadidura, existe una correlación positiva entre la diversidad de pteridófitos y la distribución latitudinal de las masas de tierra en la zona ecuatorial (Tiffney & Niklas 1990). Así, conforme la superficie terrestre próxima al ecuador se incrementa, también aumenta el número de especies de taxa pteridófitos. Hay también una correlación positiva entre la diversidad de espermatófitos y el desplazamiento hacia los polos de las superficies continentales.

Pero todo ello no proporciona una explicación de por qué los principales grupos de plantas terrestres evolucionaron en momentos particulares de la escala geológica del tiempo. Las masas de tierra con regímenes climáticos relati-

vamente estables se localizaban en las regiones ecuatoriales mucho antes del origen de los principales grupos de pteridófitos o angiospermas. Más aún, aunque estas regiones fueron probablemente centros importantes de origen con relación a ambos grupos de plantas (Crane & Lidgard 1989) y animales (Jablonski 1993), las fases de mayor innovación en el registro fósil de plantas (Fig. 15.4) no coinciden sistemáticamente con los momentos de deriva de placas hacia el ecuador. Más todavía, durante buena parte del Pérmico y Jurásico, parece que las regiones de alta diversidad se centraron sobre latitudes templadas más bien que tropicales, las cuales eran principalmente zonas de lluvias de verano y desiertos. Sin una base de datos más detallada, que incluya por ejemplo, evidencias más frecuentes sobre las regiones donde se originaron los licópsidos, esfenópsidos, ginkgoales y cicales, junto con la interpretación de las condiciones climáticas asociadas, tales correlaciones deben ser interpretadas con precaución.

4.4. ¿Condiciones climáticas asociadas con los períodos de incremento de la actividad tectónica?

Las reorganizaciones de las placas continentales alteran las pautas de circulación oceánica, vientos sobre el continente, distribución de las precipitaciones y circulación atmosférica. Todo ello tiene un impacto directo sobre los climas globales. Sin embargo, como se ha visto en el caso del Cuaternario, los cambios climáticos tipo Milankovitch, aunque tienen un profundo efecto sobre la distribución global de la vegetación, no parecen producir una innovación significativa en términos evolutivos. Lo mismo sucede con el cambio climático global durante la gran glaciación carbonífero-pérmica (~300 Ma). Aquí, una combinación de mayor estacionalidad y descenso de las precipitaciones en el bioma tropical lluvioso produjo una gran extinción entre los licófitos y esfenófitos dominantes, los cuales fueron reemplazados por pteridospermas en muchos ecosistemas (DiMichele et al. 1996), pero persistieron en refugios de China. Las mayores consecuencias del cambio climático han sido, en los dos casos, la extinción regional y la reorganización de la vegetación, más bien que el origen de nuevos grupos.

Lo cierto es que los efectos de un cambio climático global no cambian las variables climáticas de forma homogénea. Esto es evidente por el propio hecho de que los biomas se han con-

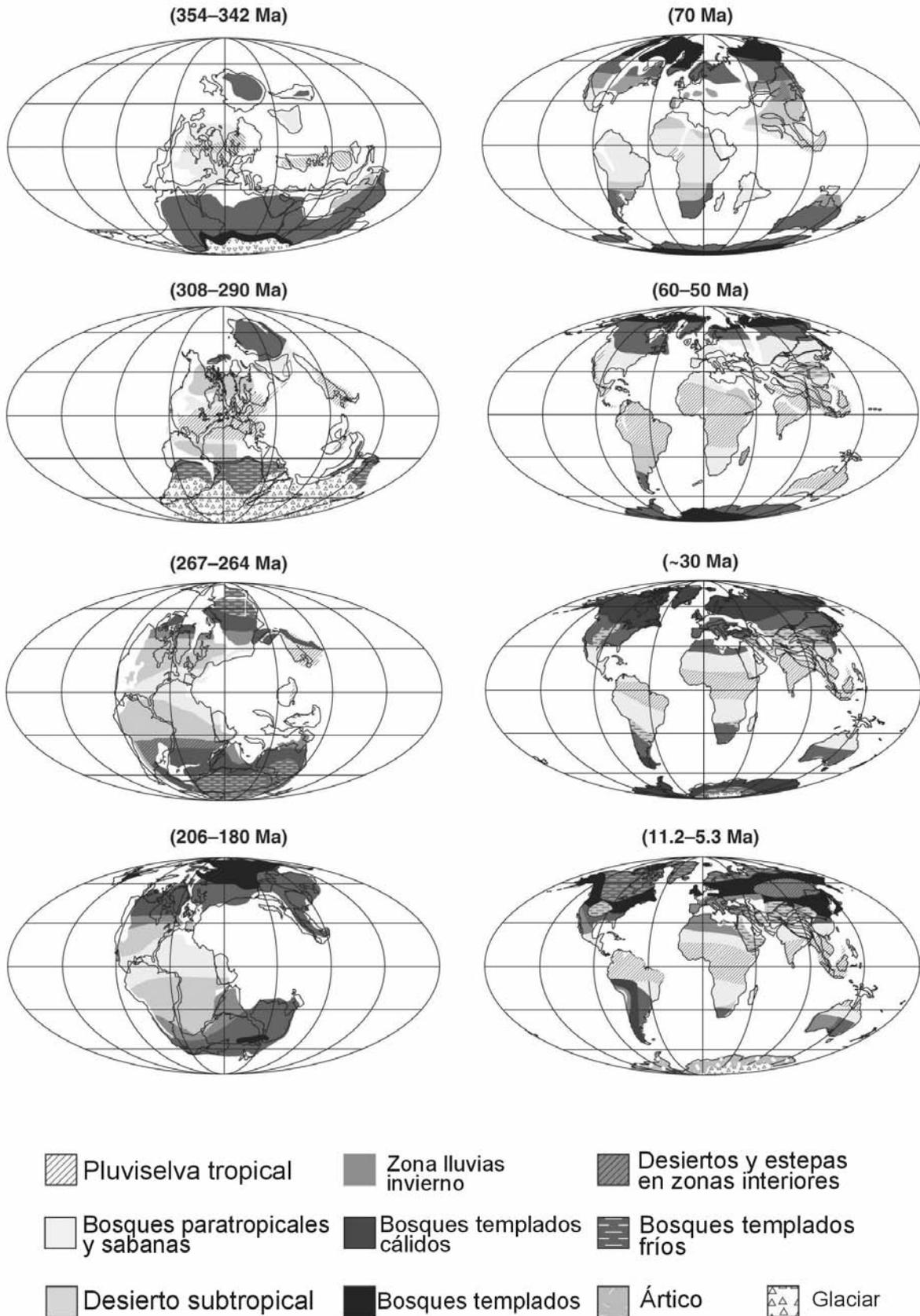


Figura 15.5. Biomas desde el Carbonífero Inferior hasta el Mioceno Superior. Willis & McElwain (2002)

traído y expandido durante los episodios de cambio climático (Fig. 15.5). Un cambio que, sin embargo, sí que se asocia con la deriva continental y cuya consecuencia sí que es global, es el efecto del incremento de la actividad tectónica sobre la concentración de dióxido de carbono atmosférico. Este gas, junto con el agua y otros nutrientes esenciales, es uno de los requerimientos más importantes para el crecimiento y la supervivencia vegetal. Las plantas modifican su anatomía, morfología, arquitectura general e incluso pautas bioquímicas, para optimizar la captura de dióxido de carbono en relación con las pérdidas de agua. No sería sorprendente, por tanto, que las variaciones de lo que representa el principal “nutriente” vegetal, el dióxido de carbono, representaran un papel importante en la macroevolución de plantas.

4.5. Evolución de plantas terrestres y cambios atmosféricos asociados con los períodos de incremento de la actividad tectónica

Existen evidencias bastante consistentes en el registro de indicadores geológicos y paleobiológicos de que la concentración atmosférica de dióxido de carbono se ha incrementado durante los episodios de activación tectónica. Muy probablemente, esto es debido al incremento de las tasas de desplazamiento del piso oceánico, aumento de los puntos calientes de actividad volcánica y emisión gaseosa que acompaña a las plumas desde el manto (Sheridan 1997) (Fig. 15.6). Una pluma es un angosto flujo de material caliente proveniente desde una gran profundidad en el manto (Fig. 15.7). Algunas plumas están localizadas bajo las fronteras de placas, mientras que otras generan puntos calientes en medio de una placa. Las plumas en las fronteras de separación podrían causar que las placas se movieran agregando material a sus bordes. Los científicos no saben si la fuerza que mueve las placas es debida a corrientes de convección, plumas, o una combinación de ambas, u otros factores desconocidos.

La evidencia del incremento en la concentración de dióxido de carbono durante estos eventos de “superpluma” deriva de los análisis de la composición isotópica de paleosuelos (Cerling

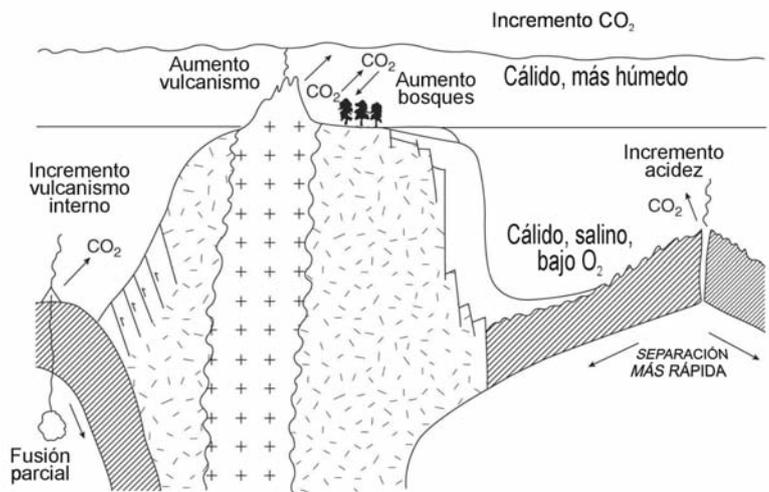


Figura 15.6. Modelo esquemático ilustrativo de los efectos estratigráficos y atmosféricos de los períodos de incremento en la actividad tectónica. Sheridan (1996)

1992, Mora et al. 1996, Ekart et al. 1999), cambios en la densidad de estomas sobre cutículas fósiles (McElwain & Chaloner 1995, McElwain 1998, McElwain et al. 1999, Retallack 2001) y diversos indicadores isotópicos marinos (Pagani et al. 1999, Pearson & Palmer 1999). Estos “paleobarómetros” proporcionan estimas del dióxido de carbono coincidentes con las que derivan de modelos del ciclo del carbono (Berner 1991, 1994), indicando que los cuatro principales episodios de movimiento tectónico se caracterizan por tasas anormalmente rápidas de incremento del dióxido de carbono atmosférico, o como poco, una tendencia general al aumento de dicho gas.

El primer episodio, entre 460 y 430 Ma (Ordovícico Medio-Silúrico) se asocia con un

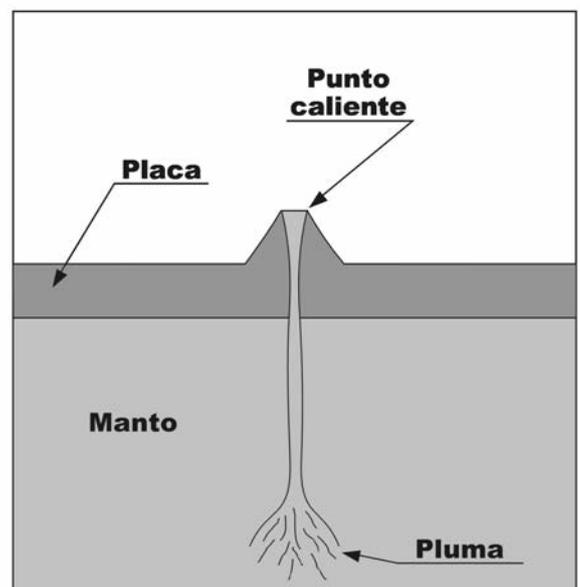


Figura 15.7. Puntos calientes y plumas del manto

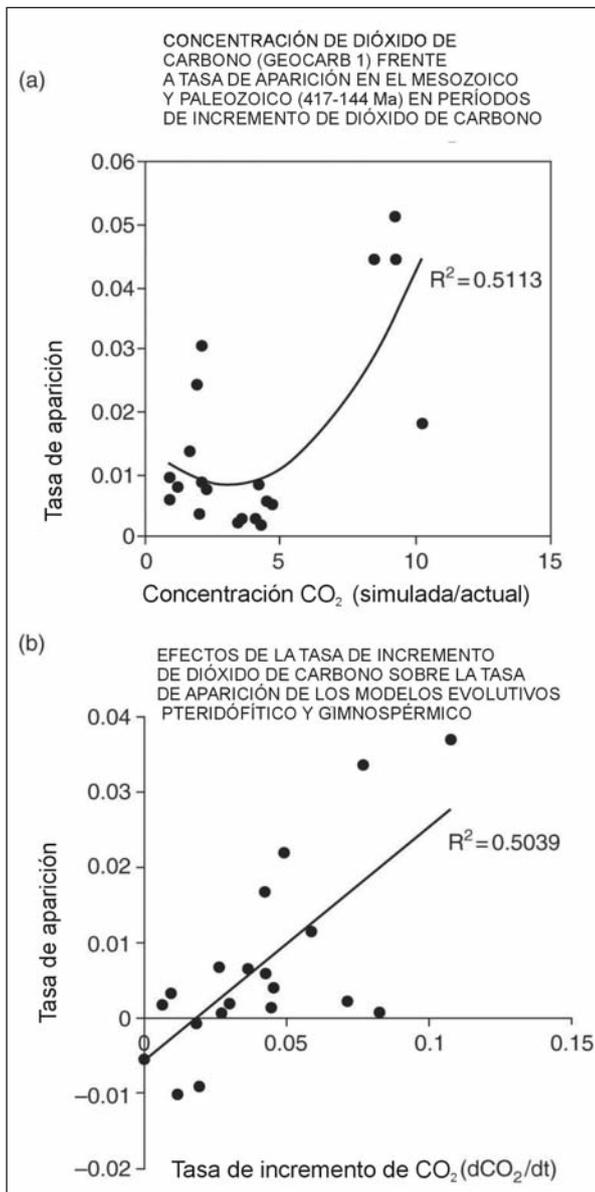


Figura 15.8. Tasa de aparición de especies de plantas en el registro fósil frente a la concentración absoluta de dióxido de carbono y la tasa de variación del mismo durante el Paleozoico y Mesozoico. Niklas (1997), Berner (1991), Willis & McElwain (2002). Se observa que las tasas de aparición de plantas se incrementaron tanto cuando aumentó la concentración absoluta de dióxido de carbono, como la tasa de cambio en dicha concentración. La tasa de aparición se mide como el cambio en la diversidad específica a lo largo del tiempo en relación a la diversidad total por etapa

incremento en la concentración de dióxido de carbono desde 4200 a 4500 p.p.m., lo cual equivaldría, respectivamente, a unas 14 y 15 veces el nivel de dióxido de carbono de la época pre-industrial (300 p.p.m.) (Berner 1991).

El *segundo*, entre 375 y 350 Ma (*Devónico Medio-Carbonífero Inferior*) se asocia con una elevación hasta 3000 p.p.m.

El *tercer episodio*, en torno a 150 Ma (*Jurásico*), es coincidente con un pico transicio-

nal rápido de dióxido de carbono detectado por cambios en la frecuencia de estomas en hojas fósiles (Retallack 2001). Durante este breve intervalo tiene lugar un incremento rápido desde 2200 hasta 4000 p.p.m. con un descenso posterior igualmente rápido.

Finalmente, el *cuarto episodio de superpluma*, entre 120 y 80 Ma (*Cretácico*), se asocia con un incremento rápido en el dióxido de carbono atmosférico desde 900 hasta 1800 p.p.m. (Tajika 1999) o posiblemente más, superando incluso las 4000 p.p.m. (Retallack 2001).

Parece, por tanto, que existe una relación entre las pautas temporales de los principales eventos evolutivos de plantas y las fluctuaciones en la concentración de dióxido de carbono atmosférico. *Todo parece indicar que los momentos de origen de cada flora evolutiva, cada uno de los cuales ocasiona importantes innovaciones reproductoras e incrementos en la diversidad global de especies, coinciden con episodios de incremento rápido del dióxido de carbono atmosférico.*

Si exploramos matemáticamente estas relaciones, nos encontramos con una correlación positiva entre la concentración de dióxido de carbono, o su tasa de cambio, y la tasa de generación de nuevas especies en el registro fósil dentro de cada uno de los tres principales proyectos vitales de plantas vasculares (pteridófitos, gimnospermas y angiospermas) (Fig. 15.8). Es preciso señalar que, en el caso de las angiospermas, a pesar de que se originaron durante un episodio de cambio rápido de CO₂, su diversificación ulterior dentro del Cretácico tuvo lugar bajo concentraciones en declive progresivo (Fig. 15.9). La tendencia general de declive del CO₂ durante el Cretácico influyó diferencialmente a cada uno de esos tres grupos (Lupia et al. 2000), favoreciendo a las angiospermas sobre las gimnospermas y pteridófitos.

Es bien conocido por estudios fisiológicos que, en comparación con las gimnospermas y los pteridófitos, las respuestas fotosintéticas de las angiospermas se optimizan para concentraciones bajas de CO₂ (Beerling & Woodward 1997). Esta observación había llevado a Robinson (1994) a sugerir que el *"hambre de CO₂"* habría jugado un papel importante en la evolución de las gramíneas y otras angiospermas herbáceas durante el Terciario. La presión que ejerce la escasez de CO₂ ha sido propuesto también como mecanismo director de la evo-

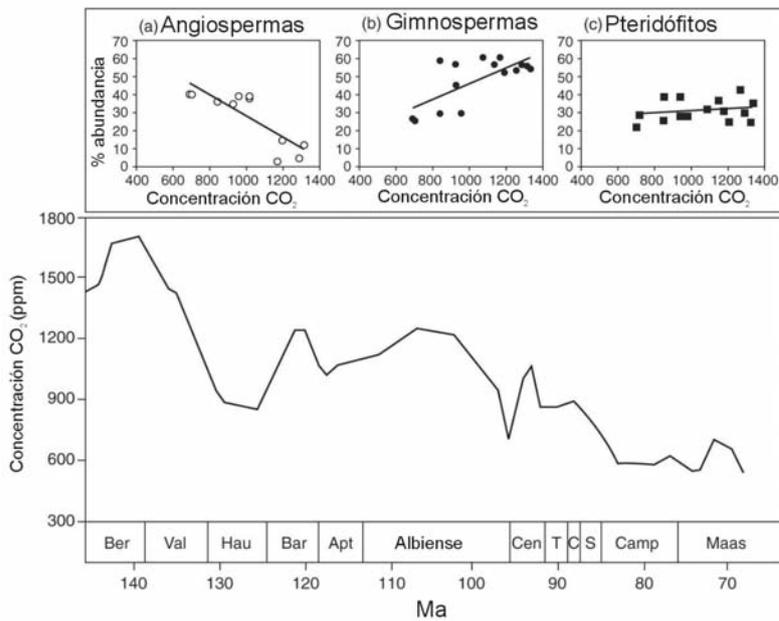


Figura 15.9. Relaciones entre la abundancia de polen/esporas fósiles de angiospermas, gimnospermas y pteridófitos y la variación de dióxido de carbono atmosférico durante el Cretácico. El gráfico inferior muestra el cambio estimado en el dióxido de carbono durante el Cretácico sobre la base del modelo de Tajika et al. (1999). Los resultados indican que la tendencia decreciente en la concentración del gas carbónico afectó diferencialmente a los tres grupos vegetales, favoreciendo principalmente a las angiospermas. Lupia et al. (1999), Willis & McElwain (2002)

lución de plantas C₄ en el Terciario (Ehleringer & Monson 1993) y de la evolución de la megáfila en el Devónico (Beerling & Jolley 1998, Beerling et al. 2001). Es por ello altamente probable que el descenso en la concentración de CO₂ durante el Cretácico proporcionara un umbral competitivo favorable para las angiospermas. En el contexto de una gran eficacia reproductora, esta optimización fisiológica en la incorporación de CO₂ podría haber contribuido al reemplazamiento competitivo durante el Cretácico de grupos de gimnospermas y pteridófitos y a una última etapa hacia la dominancia durante el Terciario.

Aunque los efectos del “hambre de CO₂” sobre la fisiología de las plantas terrestres se pueden explicar fácilmente, dicho razonamiento no proporciona respuesta sobre por qué las principales innovaciones evolutivas en el registro fósil de plantas, tales como la evolución de la semilla (gimnospermas) coinciden con momentos de incremento en la concentración de CO₂, o por qué las tasas de aparición se correlacionan de forma positiva con las tasas de cambio en el CO₂. *¿Es un artefacto esta correlación o es que hay algún mecanismo por el cual, a través del incremento en el CO₂, se acelera o promueve la selección natural?*

Algunas investigaciones experimentales sobre las respuestas individuales de plantas terrestres a concentraciones elevadas de CO₂ han mostrado diversos efectos fisiológicos. Por ejemplo, muchas especies muestran incrementos en la eficiencia del uso del agua (producción de biomasa por unidad de agua perdida), incrementos en la eficiencia de utilización de nutrientes (relación C/N) (Woodward et al. 1991), e incrementos en la fotosíntesis. La importancia y actividad de las asociaciones simbióticas con hongos micorrícicos y bacterias fijadoras de N₂ también se incrementa en muchas especies conforme aumentamos el CO₂. Lo mismo ocurre con determinados aspectos de la biología de la reproducción, tales como la fenología, el número de semillas, el tamaño y contenido en nutrientes de los frutos y semillas (Bazzaz

1990). Altas concentraciones de CO₂ pueden modificar también los efectos de diferentes tipos de estrés sobre factores limitantes para la fotosíntesis. Por ejemplo, un incremento en la concentración atmosférica de CO₂ puede compensar las bajas intensidades luminosas y mejorar las consecuencias negativas de los altos niveles de estrés salino a través de efectos fisiológicos indirectos (Lemon 1983, Bazzaz 1990).

Pero la característica más importante de todos estos estudios es que no hay reglas ni una dirección uniforme en las respuestas al incremento de CO₂ para todas las especies.

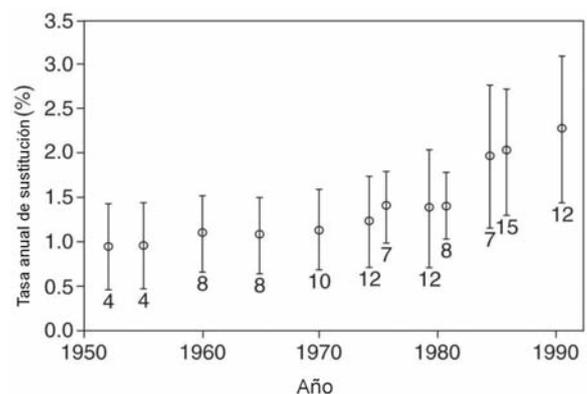


Figura 15.10. Tasas de recambio de árboles en 40 áreas forestales tropicales durante cuarenta años. Phillips & Gentry (1994)

Unos niveles elevados no provocan siempre una mayor actividad fotosintética, ni necesariamente un incremento en el uso del agua o una mayor capacidad de supervivencia de la semilla. Algunas especies, incluso no exhiben modificación aparente en su fisiología o reducen la fotosíntesis bajo presiones elevadas de CO₂. Más aún, las especies que muestran inicialmente un incremento de la fotosíntesis, y por tanto de la productividad, tienden a alcanzar un umbral de CO₂, más allá del cual, no se puede conseguir ningún incremento de la productividad (Mackowiak & Wheeler 1996, Reuveni & Bugbee 1997).

Cuando las investigaciones experimentales de las respuestas vegetales al incremento de CO₂ se realizan sobre poblaciones y comunidades, en vez de sobre individuos, se observa un incremento de la interacción competitiva entre las especies por otros recursos como la luz, el agua y el nitrógeno (Lemon 1983, Bazzaz 1990). El aumento del CO₂ incrementa la competencia entre las plantas terrestres cuando

éstas crecen bajo densidades elevadas (Bazzaz et al. 1995). Estas investigaciones vienen a concluir que *los efectos generales del incremento del CO₂ sobre la intensidad de la selección en poblaciones vegetales pueden ser sorprendentemente amplios y potencialmente resultar en cambios sustanciales en la diversidad genética de dichas poblaciones.*

La sugerencia sería que *el incremento* en los niveles de CO₂ puede actuar intensificando la selección y la deriva genética en poblaciones vegetales dependientes de la densidad. Este fenómeno puede resultar enormemente significativo a la hora de explicar la correlación positiva que se observa entre las tasas de innovación evolutiva y la concentración de CO₂ en el registro fósil. Un incremento de la diversidad genética intrapoblacional podría facilitar, por tanto, los procesos de especiación.

Sin embargo, los factores responsables del incremento observado en la especiación durante las fases de incremento de CO₂ pueden



Figura 15.11. Mecanismos implicados en los grandes eventos de evolución y radiación de grupos vegetales durante los episodios de incremento de la concentración atmosférica de dióxido de carbono. Willis & McElwain (2002)

haber sido debidos no sólo a la competencia intraespecífica, sino también al efecto directo del CO₂ sobre los tiempos de generación de plantas. Estudios recientes sobre dinámica de bosques tropicales (Phillips & Gentry 1994) han mostrado que, durante los 40 años que van desde 1950 hasta 1990, la edad de mortalidad había decrecido (los árboles murieron cada vez más jóvenes) (Fig. 15.10). Este fenómeno se atribuye al incremento antropogénico reciente en el CO₂ atmosférico (Phillips & Sheil 1997). Algunos experimentos sobre el efecto invernadero han demostrado que el incremento del CO₂ podría hacer decrecer los tiempos medios de generación de plantas (Omer & Hovarth 1983). Un descenso en el tiempo de generación incrementaría la tasa de renovación y, por ello, la probabilidad de que algunas mutaciones genéticas llegaran a quedar fijadas en una población.

La acción combinada del cambio climático global y el efecto invernadero sobre la evolución vegetal en los episodios de cambio también merecen cierta atención. Las respuestas de las plantas fósiles al incremento de hasta 4 veces del CO₂ durante el tránsito Triásico-Jurásico (~205 Ma) pueden arrojar alguna luz respecto a cuál es la acción combinada del incremento del CO₂ y de las temperaturas sobre la renovación de plantas (McElwain et al. 1999). En ese caso, los efectos combinados de la temperatura y el CO₂ tuvieron consecuencias negativas sobre la temperatura de la hoja en especies de hoja grande, ya que causaron sobrecalentamiento, probablemente desnaturalización de proteínas y, finalmente, la muerte. Ello contribuyó al 95% de renovación de especies durante la transición del Triásico al Jurásico. Las especies de hojas pequeñas o disectas, las cuales se enfrían más eficazmente, habrían experimentado un “empujón evolutivo”, mientras que las de hoja ancha se habrían extinguido o habrían migrado hacia climas más frescos (McElwain et al. 1999).

Ciertamente, las pautas de evolución vegetal a gran escala pueden haberse visto influenciadas por una combinación de los efectos directos del CO₂ sobre la competencia, diversidad genotípica, biología de la reproducción y tiempos de generación (Fig. 15.11). El hecho de que los cambios en el CO₂ atmosférico sean globales es otro aspecto en favor de esta teoría: no existen posibilidades para la migración, con lo cual las presiones de selección y evolución se incrementan. Ello contrasta con la migración,

durante por ejemplo, los ciclos glaciario-interglaciario (Bennett 1997). Por lo tanto, en términos de estrés abiótico extrínseco (*sensu* DiMichele et al. 1985), el incremento en los niveles de CO₂ puede ser considerado como una influencia a “gran escala”, ya que proporcionará un nivel de estrés abiótico que excede la capacidad de dispersión de las poblaciones vegetales. De este modo, *el cambio en los niveles de CO₂ representaría ese nivel superior en el modelo jerarquizado de la evolución vegetal.*

5. Conclusiones

1. Desde la perspectiva de la evolución animal, es bien cierto que en unos pocos millones de años (explosión cámbrica, 530-525 Ma) se inventaron los principales tipos estructurales que representan la vida planetaria actual, incluyendo al primer cordado (*Pikaia*). Desde entonces, han acontecido expansiones y depresiones y, aunque las especies se han diversificado enormemente, también han resultado aniquiladas en las cinco grandes extinciones en masa. Por otro lado, aunque la diversidad animal actual es muy grande, todas las especies actuales pertenecen a unos cuantos tipos estructurales de entre los treinta y tantos que aparecían en el Cámbrico. La evolución vegetal registra pautas similares de evolución difusiva, por ejemplo, entre el Devónico Superior y el Carbonífero Inferior. Sin embargo, *el registro fósil de plantas terrestres indica un aumento general del espectro de diversidad y complejidad morfológica a lo largo del tiempo.*
2. A una escala amplia, *los principales cambios evolutivos se han concentrado en intervalos de tiempo geológico relativamente cortos, tales como el Devónico y el Carbonífero Inferior, seguidos por largos intervalos en los cuales se constata poca innovación.* La historia de la vida vegetal, como en el caso de los animales, tiene poco de gradual y uniforme.
3. *La diversidad de especies dentro de los principales grupos o diseños reproductores descende cada vez que tiene lugar la evolución de un nuevo diseño, aunque esto no ha sucedido todavía con las angiospermas.*
4. *Las pautas macroevolutivas de plantas no coinciden en el tiempo con las de los animales y no hay evidencias similares de extinción en masa.*

5. *Las interacciones biológicas (adaptación, competencia y coevolución) han jugado un papel crucial en la diversificación de plantas terrestres y se piensa que deben haber sido responsables de la disminución de la diversidad específica en cada grupo reproductor en el momento en que un nuevo grupo evoluciona. Sin embargo, estas interacciones no parecen responsables de los principales episodios de especiación observados en el registro fósil de plantas.*
6. Si las causas inmediatas del cambio evolutivo en el registro fósil de plantas se organizan en un esquema jerárquico de causalidad, surge una alternativa al nivel superior propuesto por Gould (1995), que se basaba en el papel de las extinciones en masa. Sin embargo, ni hay evidencias de extinción en masa dentro del registro fósil de plantas, ni los pulsos de aparición de nuevas especies tienen lugar después de los eventos de extinción, a modo de "fase de recuperación".
7. Existe una *importante conexión cronológica entre los cambios evolutivos más importantes en el registro fósil y las pulsaciones tectónicas*. La sugerencia sería que diversos parámetros físicos y climáticos asociados con estos megaciclos pueden proporcionar una idea de cuál es la directriz principal del cambio evolutivo en plantas.
8. *La propuesta sería que el control primario de las grandes fases de evolución y radiación vegetal radicaría en los cambios en la concentración atmosférica de CO₂, al proporcionar un estrés abiótico extrínseco global del cual las plantas no podrían escapar.*

Glosario

Abaxial. Sobre la cara más alejada del tallo o eje.

ABC. Modelo de acción génica sobre el desarrollo floral en el que los órganos están determinados por la expresión de tres dominios génicos interconectados. Los genes ABC son genes de la familia MADS-box.

Acaule. Planta de tallo tan corto que parece no existir, de manera que las hojas nacen a ras de suelo.

Aceleración. Modalidad de peramorfosis: incremento en la velocidad del desarrollo embrionario, de modo que un carácter aparece antes en la ontogenia del descendiente que en la del ancestro.

Acervo genético. Conjunto cerrado de todos los genes que forman parte de una población mendeliana y que se hallan aislados de otros conjuntos génicos de otras poblaciones análogas.

Acérvulo. Masa de hifas que se forma bajo la epidermis o bajo la cutícula de una planta parasitada y produce una capa de conidióforos cortos y rematados por un conidio apical.

Acícula. Se aplica generalmente a la hoja larga, delgada y puntiaguda, como la de los pinos.

Acreción. Incremento en el tamaño por adición de material exógeno. Adición de material continental a un continente preexistente, habitualmente sobre su borde.

Acrescente. Parte de una planta que continúa su crecimiento después de formada.

Acritarcos. Microfósiles de pared orgánica, morfología y ornamentación variables, y origen biológico generalmente indefinido o sólo conjetural. Mayoritariamente representan el enquistamiento de estados vegetativos o reproductores de eucariotas unicelulares (protistas), aunque ocasionalmente se incluyen quistes de algas multicelulares e incluso zigotos de algunos animales. En muchos casos, el acritarco parece ser el ficoma de un alga flagelada con pared esporopolenínica.

Acrocárpico. Biotipo muscinal caracterizado por un porte erecto, poco ramificado, con el esporófito situado en el ápice del eje principal.

Acrogamia. En angiospermas, fecundación en la cual la entrada del tubo polínico en el rudimento seminal se efectúa por el ápice orgánico del mismo. La acrogamia, en general, es porógama, ya que el tubo polínico suele penetrar por el micrópilo.

Acrópeto. Desarrollo desde la base hacia el ápice.

Actinomorfo-a. De simetría radial.

Actinostela. Estela en que la columna de xilema se abre externamente en diversos brazos de forma radiada. Típica de los tallos de licófitos y raíces de muchos espermatófitos.

Actualismo. Teoría que sostiene que el pasado de la Tierra puede explicarse en función de procesos naturales observables en el presente. Fue propuesta originalmente por Buffon en 1749 y desarrollada por Lyell en torno a 1830.

Aculeado. Con espinas o acúleos.

Acuminado. Que se estrecha gradualmente hacia el extremo.

Adaptación. Proceso de ajuste de un organismo individual al estrés ambiental. Concepto relativo a la efectividad de un carácter u organismo a una función determinada. Cambio en un organismo resultante de la selección natural, o estructura que resulta de dicha selección.

Adaptacionismo. Darwin pensaba que las fuerzas selectivas configuraban a los seres actuando como mil cuñas desde todas las direcciones y moldeándolos hasta conferirles la adaptación óptima a su modo de vida. Algunos biólogos siguen dando aún por supuesto que todas las estructuras y comportamientos de los organismos que han sobrevivido tuvieron que haber tenido una función adaptativa.

Adaxial. Sobre la cara más próxima al tallo o eje.

Aerénquima. Tejido con espacios de aire entre las células, característico de raíces y tallos de plantas acuáticas.

Aerobio (aeróbico). Se dice de un organismo o un proceso metabólico –como la respiración– que necesita oxígeno. Aplicado a un ambiente, se refiere a aquel en el que el aire (oxígeno) está presente. En el caso de ambientes sedimentarios, aquellos en los que el contenido en oxígeno disuelto por cada litro de agua es mayor de 1 ml.

Afanoplasmodio. Plasmodio transparente, no granuloso, carente de envoltura mucosa, producido por algunos mixomicetos (estemonitales). Es difícil de apreciar en la naturaleza, hasta que empieza a esporular.

Afelio. Punto de la órbita elíptica de la Tierra en la cual el planeta se encuentra en la posición más alejada del Sol.

Aflatoxina. Toxina producida por algunas especies de hongos.

AFLP (amplified fragment length polymorphism). Técnica de PCR que incorpora algunos pasos de restricción capaces de generar una gran diversidad de fragmentos de DNA, muchos de los cuales serán polimórficos y permitirán elaborar mapas genéticos. Se utilizan cantidades de DNA en nanogramos.

- Agamospermia.** Formación de una semilla sin que concurra la fecundación.
- Agassiz, Louis (1807-1873).** Uno de los naturalistas más influyentes del siglo XIX, fue un anatomista comparativo que había estudiado en París con Georges Cuvier. Fue famoso por sus estudios sobre peces fósiles y también por su trabajo sobre las glaciaciones en Europa. Sospechaba que los glaciares eran restos de extensas cubiertas continentales de hielo que habían dejado pruebas geomorfológicas. Acabó su carrera como profesor en Harvard, donde fundó el Museo Agassiz de Zoología Comparada. A pesar de su bagaje científico, Agassiz era un firme antievolucionista. Como creyente en los planes divinos, no veía continuidad en los linajes del registro fósil. Pensaba que las especies habían sido el resultado de creaciones distintas y sucesivas. Apoyándose en su reputación de máximo naturalista de Norteamérica, ridiculizó la teoría darwiniana y no perdió ninguna oportunidad para minar y desacreditar a todos los partidarios de la misma dentro de su universidad.
- Aislamiento geográfico.** Separación de dos poblaciones compatibles por barreras geográficas.
- Aislamiento reproductor.** Es la consecuencia de la divergencia que se produce entre dos grupos de poblaciones durante el transcurso de los fenómenos de formación de una nueva especie. Este aislamiento puede ocurrir a cualquier nivel de organización (genético, bioquímico, ecológico, etc). Impide la interfecundidad cuando dos poblaciones anteriormente aisladas vuelven a entrar en contacto.
- Albumen.** Endospermo.
- Albura.** Parte viva del leño de un árbol.
- Alcaloide.** Sustancia orgánica nitrogenada de origen vegetal, carácter básico y acción fisiológica enérgica. El nitrógeno suele estar en forma de núcleos heterocíclicos.
- Alcornocal.** Formación vegetal dominada por el alcornoque (*Quercus suber*).
- Alelos.** Formas alternativas de un gen, que se heredan separadamente de cada parental.
- Algas.** Denominación general tradicionalmente aplicada a todos los talófitos dotados de pigmento asimilador. A medida que ha ido progresando el conocimiento de los organismos incluidos antaño en este grupo, se ha perdido precisión, y actualmente, desde el punto de vista taxonómico, no tiene más que interés histórico. Algunos botánicos excluyen del concepto a las cianobacterias, por su célula procariótica; incluso otros grupos como los euglenófitos, por su proximidad a los protozoos.
- Algas pardas.** Feofíceas.
- Algas rojas.** Rodófitos.
- Algas verdes.** Clorófitos.
- Algoritmo.** Serie finita de pasos o instrucciones lógicas por las cuales puede resolverse un problema numérico o algebraico.
- ALH84001.** Meteorito encontrado en la Antártida en 1984, datado en 4500 millones de años de antigüedad. Se supone que es uno de los doce meteoritos que presumiblemente fueron expulsados desde Marte cuando una gran asteroide colisionó con ese planeta hace unos 15 millones de años. Es el más antiguo de estos meteoritos en contener cantidades signifi-
- cativas de unos minerales carbonatados que los científicos de la NASA creen haberse formado sobre la superficie de Marte hace unos 3600 Ma.
- Aloenzima.** Cada una de las isoenzimas codificadas por alelos de un mismo *locus*.
- Alogamia.** Fecundación entre diferentes individuos de la misma especie.
- Alometría.** Estudio del crecimiento relativo de unas partes de un organismo en comparación con otras.
- Alomorfofisis.** Evolución caracterizada por un incremento rápido de la especialización estructural.
- Alopoliploide.** Poliploide híbrido.
- Alternancia de generaciones.** Fenómeno en virtud del cual el ciclo evolutivo completo, hasta volver al punto de partida, se cumple sucediéndose, o alternando entre sí, dos generaciones cuyas células, en una, tienen un número haploide de cromosomas, y en la otra, un número diploide.
- Aluvial.** Resultado del aporte y acumulación por una corriente de agua.
- Alveolada.** Tipo de exina con tectum lagunar, careciendo de columelas o gránulos, como en muchas gimnospermas.
- Ámbar.** Resina fósil, la mayor parte de las veces producida por coníferas.
- Amborella.** En referencia a *Amborella trichopoda*, única especie viviente de Amborellaceae, que representa o forma parte del clado más primitivo de las plantas con flores, según las hipótesis filogenéticas más recientes.
- Ameboide.** Semejante a una ameba; con emisión de pseudópodos a los cuales afluye la masa protoplasmática cambiando continuamente de forma.
- Amento.** Inflorescencia colgante, generalmente un racimo espiciforme de dicasios con flores unisexuales y, a menudo, sin perianto.
- Aminoácido.** Una de las 20 moléculas que se unen en largas secuencias para formar proteínas. La secuencia de aminoácidos de una proteína concreta está determinada por las secuencias de bases de nucleótidos que forman el código genético de su DNA. Hay aminoácidos que no participan en la formación de proteínas e incluyen algunas de las toxinas generadas por las plantas para combatir la herbivoría.
- Anaerobio.** Organismo o proceso metabólico que no necesita oxígeno. Ambiente con escasez o ausencia de oxígeno.
- Anagénesis.** Evolución progresiva hacia niveles más elevados de especialización u organización. Cambio evolutivo a lo largo de un linaje que no se ramifica. Cambio sin especiación.
- Analogía.** Similitud funcional, estructural o de comportamiento debido a evolución convergente, no a la existencia de ancestro común.
- Anastomosada.** Nerviación foliar con dicotomías que se abren y cierran sucesivamente, produciendo una pauta similar a un retículo.
- Anátropo.** Óvulo encorvado 180° sobre su base, con el funículo soldado lateralmente.
- Ancestro.** Organismo, población o especie desde la cual desciende otro organismo, población o especie.

- Androceo.** Conjunto de órganos masculinos de la flor de angiospermas.
- Androdioecia.** Modalidad de poligamia en la que unos pies tienen flores hermafroditas y otros masculinas.
- Androgénesis.** Desarrollo haploide de un óvulo fecundado donde el núcleo femenino no se desenvuelve, de modo que el cigoto permanece con una constitución hereditaria masculina.
- Androginodioecia.** Modalidad de poligamia con presencia de dos tipos de individuos, unos con flores hermafroditas y otros con flores masculinas y femeninas.
- Andromonoecia.** Modalidad de monoecia en la que un individuo presenta flores hermafroditas y masculinas.
- Androstróbil.** Cono o estróbil masculino.
- Anemócora.** Planta cuyos frutos o semillas se diseminan mediante el viento.
- Anemógama (anemófila).** Planta cuyo polen se dispersa por el viento.
- Aneuploide.** Refiriéndose al número de cromosomas de las especies de cualquier género, dicese de la serie numérica de los mismos cuando no existe número básico ni, por lo tanto, múltiplos de él; los números de los cromosomas parecen no guardar proporción alguna entre sí en esas series aneuploides. Se trata de un aneuploide, por ejemplo, cuando el núcleo tiene $2n$ cromosomas más 1, 2, 3, etc.
- Anfifloico.** Que presenta floema a ambos lados del xilema.
- Anfigastro.** Dicese de la tercera serie de filidios que se observa en la cara ventral del caulidio de las hepáticas foliosas.
- Anfitecio.** Zona del talo que rodea al apotecio en algunos líquenes.
- Angiospermas.** Grupo de plantas de aparición más reciente (Cretácico), que presentan flores, óvulos encerrados en ovarios, frutos y granos de polen con endexina homogénea y ectexina tectado-columelada, además de otros rasgos más o menos diferenciadores del resto de espermatófitos.
- Anillo.** En los leptosporangios de helechos, conjunto de células con paredes engrosadas que constituyen el mecanismo de dehiscencia. En algunos hongos, membrana que rodea al estipe.
- Anisofilia.** Desigualdad entre las hojas de una misma rama, en función de su posición.
- Anisogamia.** Reproducción sexual en la cual los gametos masculinos y femeninos tienen tamaño distinto y, generalmente, ambos son flagelados.
- Anisosporia.** Formación de esporas de distinto tamaño.
- ANITA.** En las filogenias recientes de angiospermas, clado basal constituido por *Amborella*, *Nymphaeaceae*, *Illiciaceae*, *Trimeniaceae* y *Austrobaileyaceae*.
- Anomocítico.** Estoma que no tiene células subsidiarias.
- ANOVA.** Análisis de varianza.
- Anóxico.** Hábitat con escasez o ausencia de oxígeno molecular.
- Antera.** Parte terminal de los órganos masculinos (estambres) de una flor, donde se produce el polen y situada, generalmente, en el extremo de un filamento.
- Anteridio.** Gametangio masculino en algas, briófitos y pteridófitos; órgano donde se generan los anterozooides. En algas puede ser unicelular.
- Anteridióforo.** Pedículo o soporte de uno o varios anteridios.
- Anterozoide.** Espermatozoide.
- Anticodón.** Triplete de nucleótidos del tRNA que se enfrenta a un codón específico del mRNA durante la translación.
- Antiglacial.** Fase geológica considerada más cálida que un hipotético contexto medio.
- Antípoda.** Cada una de las tres células que, en el saco embrionario de las angiospermas, se hallan en el extremo opuesto al que ocupan las sinérgidas y la ovocélula.
- Antocerotas.** Grupo de briófitos caracterizados por esporófitos fotosintéticos, alargados (forma de cuerno), de crecimiento indefinido y con estomas, embutidos en el gametófito a través de un pie, el cual contiene un meristemo basal. Gametófitos con talos orbiculares de margen dicotómicamente lobulado, un solo plasto (con pirenoide) por célula. Las esporas dan lugar directamente a los gametófitos, sin pasar por una fase de protonema.
- Antocianinas.** Pigmentos glucosídicos, hidrosolubles, que dan coloración roja, violeta o azul a las flores, frutos, cortezas y raíces.
- Antocormo.** Concepto evolutivo original de Meeuse (1981), que implica la existencia de un eje central que llega a transformarse en elementos bracteados. Se opone a la teoría foliar del origen del carpelo.
- Antófito.** En algunos planteamientos cladísticos, grupo que reúne a las angiospermas y algunos grupos de gimnospermas mesozoicas supuestamente afines filéticamente, como los gnetófitos, cicadeoidófitos y pentoxilales. A veces se utiliza como sinónimo exclusivo de angiosperma. Las filogenias recientes han rechazado el concepto de antófito en favor de la monofilesis de las gimnospermas.
- Anual.** Planta que completa su ciclo vital en un año o menos.
- Aparato filiforme.** Conjunto de proyecciones digitiformes de la pared de la sinérgida, compuestas por sustancias pécticas y hemicelulosa.
- Aparato ovular.** Conjunto formado por la ovocélula y las sinérgidas, en el saco embrionario de las angiospermas.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group).** Proyecto reciente conformado por un amplio grupo de cladistas que se ocupan del estudio de las relaciones filogenéticas en angiospermas.
- Apicomplejos.** Grupo monofilético de protozoos o protistas alveolados, parásitos, entre los cuales se encuentra el patógeno de la malaria, *Plasmodium falciparum*. Tienen afinidades con algunos grupos algales, pues presentan plastos sin capacidad fotosintética.
- Aplanóspora.** Espora asexual, inmóvil (no nadadora), producida aisladamente o en número variable en el interior de una célula madre y que queda libre al romperse la membrana vieja. Suele atravesar un período de reposo antes de germinar. Son aplanósporas muchas esporas de hongos, gonidios de algas, así como las carpósporas y tetrásporas de rodofíceas.
- Apocárpico.** Gineceo con carpelos libres.

- Apófisis.** Protuberancia piramidal más o menos desarrollada que se presenta en la escama seminífera de los estróbilos de las pináceas.
- Apogamia.** Producción de un embrión sin fecundación, a partir de una célula cualquiera del gametófito distinta a la ovocélula. Frecuente en helechos.
- Apomixis.** Término colectivo que se aplica a producción de un embrión sin fecundación (por apogamia o partenogénesis).
- Aposporia.** Producción de un gametófito diploide, directamente desde el esporófito, sin formación previa de esporas. En los helechos, por ejemplo, el protalo puede formarse en un soro.
- Apotecio.** Ascocarpo abierto, a menudo en forma de plato o cazoleta.
- A priori.** Afirmación, como en la lógica y en las matemáticas puras, cuya verdad no depende de la experimentación ni de la experiencia sensible.
- Aptitud (*fitness*).** Capacidad relativa de un organismo para transmitir sus genes al acervo genético de la siguiente generación.
- Aquenio.** Fruto monospermo, seco e indehiscente.
- Arabidopsis thaliana*.** Especie adoptada como planta modelo para las investigaciones genómicas en angiospermas.
- Árbol.** Planta perenne relativamente grande, generalmente con un único tronco leñoso ramificado y muy pocas, o ninguna rama en la base.
- Arbúsculos.** Estructuras responsables de la transferencia bidireccional de nutrientes entre los simbiontes micorrícicos, realizada en la interfase planta-hongo.
- Arbusto.** Planta perenne leñosa con ramas laterales bien desarrolladas que nacen cerca de la base. Alcanza generalmente menos de 10 metros de altura.
- Arqueano (Eón).** Fase más primitiva de la historia biológica. Subdivisión superior del Precámbrico.
- Arquegonio.** Gametangio femenino pluricelular, que produce una ovocélula rodeada por una cubierta de células estériles. En briófitos, pteridófitos y la mayoría de las gimnospermas.
- Arquegonióforo.** Soprote del arquegonio o de los arquegonios.
- Arqueobacterias (arqueobacterias, arqueas).** Organismos procariontes especializados, carentes de ácido murámico en sus paredes, que prosperan en hábitats con condiciones extremas (por ejemplo, de alta temperatura o salinidad). Incluyen las metanobacterias (que obtienen la energía al transformar el CO₂ y el hidrógeno en metano), las halobacterias y las sulfobacterias o eocitos. Todas las demás bacterias pertenecen a las eubacterias.
- Arqueociátidos.** Filum extinguido de organismos formadores de arrecifes, cuya distribución se limita al Cámbrico. Tenían forma de copa, en algunos aspectos similares a las esponjas y a los corales. Es posible que vivieran en relación simbiótica con algunos trilobites.
- Arquetipo.** Tipo ancestral hipotético.
- Ártico.** Relativo al Círculo Polar Ártico. Referente a un clima con una temperatura media por debajo de 0 °C en el mes más frío y por debajo de 10 °C en el mes más cálido.
- Artoterciaria (flora).** Conjunto florístico descrito inicialmente del Mioceno en la zona ártica, entre los cuales se encuentran gran número de coníferas y de otros árboles y arbustos, muchos de los cuales viven todavía en los países templado-fríos del hemisferio boreal. El término ha perdido significado con la llegada de nueva información sobre paleogeografía terciaria.
- Artrófitos.** Esfenófitos.
- Artróspora.** Espora que resulta de la descomposición total o parcial de una estructura miceliar o filamentosa articulada. En las cianofíceas, sobre todo en hormogonales, hace referencia a algunas células de resistencia.
- Asco.** Célula sacciforme de los ascomicetos, en la cual la cariogamia es inmediatamente seguida por la meiosis, y en la cual las ascósporas, en número definido, aparecen en el interior por formación de células libres.
- Ascocarpo (ascoma).** Aparato esporífero con ascos.
- Ascolíquenes.** Líquenes en los que el micobionte es un ascomiceto.
- Ascomicetos-es.** Hongos verdaderos con hifas tabicadas, temporalmente dicarióticas, producción de endósporas (ascósporas) en ascos; septos a menudo con corpúsculo de Woronin. Representan el 65% de todos los hongos descritos, incluyendo algunos parásitos de plantas, muchos que simbiotizan con algas y líquenes, y la mayoría de los que han sido tradicionalmente considerados como especies "asexuales" (hongos imperfectos o deuteromicetos). En su reproducción asexual es característica la formación de conidios sobre conidióforos y conidiomas (picnidios, acérvulos, sinemas). En la reproducción sexual, intervienen fases de crecimiento de hifas dicarióticas por uncinulación, formación de ascomas (cleistotecio, peritecio, apotecio, ascostroma), ascos (unitunicados, bitunicados, etc. con diferentes tipos de dehiscencia, ...) y ascósporas. La reproducción sexual puede producirse por contacto gametangial, gametangiogamia, espermatización o fusión de células vegetativas.
- Ascostroma.** Estroma que contiene ascos.
- Atactostela.** Estela típica de las monocotiledóneas, en la que los haces conductores se hallan distribuidos sin guardar orden alguno.
- Atavismo.** Fenómeno a favor del cual reaparecen en un descendiente alguno o algunos de los caracteres de sus antepasados, que no se manifiestan en sus progenitores más directos ni en sus parientes colaterales inmediatos.
- ATP.** Adenosina trifosfato; molécula orgánica de alta energía que utilizan las células de casi todos los organismos para impulsar reacciones químicas que precisan energía. En las células de organismos aerobios, el ATP se produce en las mitocondrias.
- Atractor estable.** En los modelos de evolución emergente, estado permitido dentro de un espacio morfogenético multidimensional.
- Aurícula.** Apéndice foliáceo en la base de una lámina foliar. En las hepáticas, lóbulo foliar inferior, sacciforme o acampanado.
- Austral.** Relativo al Hemisferio Sur.
- Autapomorfía.** En cladística, dicese de la posesión de un carácter en estado apomórfico que es único y propio de una especie o línea evolutiva en el grupo bajo consideración.

- Autocatalítico.** Lo que incrementa su poder como consecuencia de mecanismos de retroalimentación.
- Autocoria.** Diseminación del fruto o la semilla por sus propios medios.
- Autóctono.** Propio de un área. Se opone a alóctono.
- Autogamia (autofecundación).** Fusión de dos núcleos gaméticos derivados del mismo individuo.
- Autoincompatibilidad.** Estado de una planta que, teniendo los gametos bien conformados y viables, no puede ser fecundada por su propio polen a causa de alguna acción inhibidora.
- Autopoliploide.** Con más de dos series haploides de cromosomas derivadas del mismo parental.
- Autopoyesis.** Propiedad de los sistemas en los cuales se observa una red de procesos productores de componentes con la propiedad que las interacciones entre los componentes producidos generan la misma red de interacciones que los ha producido.
- Autotrofia.** Fenómeno a través del cual un organismo se basta por sí mismo para nutrirse partiendo de elementos de naturaleza inorgánica.
- Auxóspora.** Zigoto de las diatomeas.
- Auxosporulación.** Proceso reproductor propio de las diatomeas, relacionado siempre con un aumento de las dimensiones de la célula. Puede ser asexual (centrales) o ligado a la fecundación (algunas pennadas). Devuelve a las diatomeas su tamaño habitual, compensando la disminución gradual a través de las divisiones vegetativas, debido al hecho de que las nuevas tecas se forman siempre en el interior de las heredadas.
- Bacilariofíceas.** Diatomeas.
- Bacteriófago.** Abreviadamente "fago". Un tipo de virus especializado, que sólo puede reproducirse en el interior de las células bacterianas.
- Basal (grupo).** En el cladismo, grupo primario que diverge dentro de un clado.
- Basidio.** Célula especial, característica de los basidiomicetos, en la que se engendran los núcleos de las basidiósporas, que a su vez se forman en el exterior del basidio, sostenidas por los esterigmas. Homólogo al asco de los ascomicetos: las basidiósporas se forman previa cariogamia y meiosis.
- Basidiocarp (basidioma).** Aparato esporífero de los basidiomicetos, que produce basidios.
- Basidiolíquenes.** Líquenes en los que el micobionte es un basidiomiceto.
- Basidiomicetos-es.** Hongos verdaderos con hifas tabicadas, temporalmente dicarióticas, que crecen por fibulación y presentan un complejo doliporo-parentesoma, produciendo exósporas desde basidios y pared celular multiestratificada. Tienen gran importancia ecológica y económica.
- Bauplan.** Plano básico o arquetipo de un organismo.
- Baya.** Fruto con mesocarpo y endocarpo carnosos.
- Bejuco.** Planta trepadora.
- Bennettitales.** Cycadeoidales.
- Bentos.** Conjunto de los organismos acuáticos adaptados a vivir sobre un sustrato sólido, por oposición a los que viven en suspensión.
- BIFs (banded iron formations).** Formaciones litológicas que comprenden la alternancia de capas de hierro oxidado, indicando la existencia de fuentes locales de oxígeno en interfaces agua-sedimento. Dichas formaciones aparecen desde 3700 Ma y se hacen muy abundantes entre 2200 y 1700 Ma, siendo sustituidas después por los "lechos rojos" (*red beds*), sedimentos con hierro oxidado presentes en todo el mundo. Las BIFs evidencian la fotosíntesis oxigénica en contexto local.
- Biocenosis.** Conjunto de especies que forman parte de un ecosistema y ocupan un biotopo.
- Bioclima.** Tipo de clima definido por elementos bióticos.
- Biocronología.** Medida del tiempo geológico mediante acontecimientos biológicos.
- Biodiversidad.** Variedad en los niveles orgánicos, desde las variantes genéticas de una sola especie a las especies, géneros, familias o rangos taxonómicos superiores. Hace también referencia a los ecosistemas y sus aspectos físicos.
- Bioestratigrafía.** Rama de la estratigrafía o paleontología que se ocupa del uso de los fósiles en la datación y correlación de las secuencias estratigráficas que los contienen.
- Biofacies.** Unidad litológica caracterizada por la aparición de una asociación fósil.
- Biogeografía.** Estudio de la distribución geográfica de los seres vivos.
- Bioma.** Subdivisión biológica de la superficie terrestre que refleja el carácter ecológico o fisionómico de la vegetación.
- Biomasa.** Estima cuantitativa de la masa total de organismos que comprenden una población o una parte de ella, o cualquier otra unidad o área.
- Biometristas.** Seleccionistas darwinianos de principios del siglo XX que criticaban el mendelismo, defendiendo que la variación es continua y producto de la mezcla.
- Biotopo.** Conjunto de factores abióticos que forman parte de un ecosistema.
- Bioturbación.** Alteración de la estructura y textura originales de un sedimento debido a una actividad orgánica.
- Biozona.** Intervalo estratigráfico de un taxon o proceso biótico.
- Bisacato.** Grano de polen con dos sacos aeríferos. Frecuente en coníferas.
- Bisexual.** Con órganos reproductores masculinos y femeninos.
- Bitégmico.** Óvulo con dos tegumentos.
- Blastóspora.** Espora formada por gemación.
- Blefaroplasto.** Estructura asociada a la producción de la banda helicoidal en que se insertan los flagelos de los anterozooides de algunas cícadáceas y ginkgoáceas. En muchos organismos flagelados, cuerpo cromatinoide, exterior a la membrana nuclear, al que se atribuyen propiedades cinéticas al hallarse conectado a los flagelos.
- Boreal.** Relativo a una región fría o templado-fría del Hemisferio Norte.
- Bráctea.** Hoja modificada que se asocia a una inflorescencia, la cual se desarrolla generalmente en su axila.
- Bracteola.** Hoja modificada que se asocia a una flor, en su punto de inserción o en el pedicelo.

- Braditelia (bradigénesis).** Desarrollo filogenético retardado.
- Braquiblasto.** Rama de crecimiento limitado, con entrenudos muy cortos, por lo que las hojas se disponen muy cerca unas de otras.
- Braquiópodo.** Invertebrado marino con concha de dos valvas, que superficialmente se parece a un bivalvo, pero que pertenece a un filum diferente. Se trata de un grupo en clara regresión evolutiva, pues en la actualidad hay pocas especies.
- Brevistila.** En las plantas con heterostilia, flor de estilo corto.
- Briófitos.** Grupo de embriófitos con predominio de la generación haploide, arquegonios y ausencia de haces vasculares típicos. Incluye musgos, hepáticas y antocerotas.
- Briozoos.** Grupo de animales coloniales pequeños y acuáticos, relacionados con los braquiópodos. Muchas colonias poseen un esqueleto calcáreo bien desarrollado que comprende divisiones microscópicas en forma de cápsulas. Suelen ser abundantes ya en el Ordovícico.
- Bulbillo.** Bulbo de pequeñas dimensiones que nace en la axila de un catáfilo del bulbo padre.
- Bulbilo.** Yema epigea transformada en órgano de multiplicación vegetativa, con la parte axial y los catáfilos más o menos engrosados y ricos en sustancias de reserva.
- Bulbo.** Órgano subterráneo formado por un tallo reducido, generalmente una pequeña porción en forma de disco, del que nacen yemas y hojas carnosas escumiformes convertidas en órganos de reserva y rodeadas por otras hojas membranosas protectoras. Actúa como órgano perenne para la multiplicación vegetativa.
- Burgess Shale.** Importante yacimiento fosilífero de la Columbia Británica, datado en torno a los 550 millones de años. Contiene restos de animales de cuerpo blando pertenecientes a filos totalmente desconocidos en la actualidad, incluyendo también al primer cordado, *Pikaia*.
- C3.** Plantas que producen ácido fosfoglicérico (contiene 3 átomos de carbono) como primer producto de la fotosíntesis, siendo la ribulosa 1-5 bifosfato el aceptor primario de dióxido de carbono.
- C4.** Plantas que producen ácido oxalacético (contiene 4 átomos de carbono) como primer producto de la fotosíntesis, siendo el fosfenol piruvato el aceptor primario de dióxido de carbono.
- Cactiforme.** Planta de tallo suculento, sin hojas, o con hojas transformadas en espinas. Uno de los biotipos de cactáceas.
- Caducifolio.** Planta que pierde la hoja, generalmente con una pauta estacional.
- Cálaza (chalaza).** Base de un óvulo, correspondiente a la región situada bajo el punto de unión de los tegumentos y el megasporangio.
- Calcáreo.** Cualquier estructura rocosa u orgánica formada, o reforzada, por carbonato cálcico u otras sales de calcio.
- Calcícola.** Con afinidad por suelos calcáreos.
- Caliptra.** Órgano apical de la raíz que forma una vaina protectora del cono vegetativo de la misma. Pared del arquegonio después de crecer, que durante un tiempo rodea el esporófito en fase embrionaria de briófitos y algunos pteridófitos.
- Cáliz.** Conjunto de los sépalos de una flor. Verticilo externo de un perianto heteroclamídeo.
- CAM.** Plantas que muestran una variante del metabolismo C4 (metabolismo ácido de crasuláceas), para la fijación de CO₂ atmosférico. El aceptor primario de dióxido de carbono es la ribulosa 1-5 bifosfato en presencia de luz y el fosfenol piruvato en oscuridad. El primer producto de la fotosíntesis es el fosfoglicerato en presencia de luz y el oxalacetato, malato o aspartato en oscuridad. Pauta característica de especies suculentas.
- Cámara arquegonial.** Cavidad del ápice del gametófito femenino de ciertas gimnospermas; las células del cuello del arquegonio se encuentran sobre su superficie.
- Cámara polínica.** Modificación del ápice del megasporangio de algunos espermatófitos utilizada para la recepción del polen.
- Cámbium.** Tejido meristemático responsable del crecimiento (secundario) en grosor de la mayoría de los espermatófitos. El cámbium vascular (también llamado fascicular) aparece tanto en el tallo como en la raíz, y es responsable de la producción de xilema secundario y floema secundario. En el tronco maduro, el cámbium vascular se va extendiendo lateralmente, formando un anillo completo.
- Cámbium suberógeno.** Felógeno.
- Cámbrico.** Primero de los seis períodos que constituyen el Paleozoico (543-490 Ma).
- Caméfito.** Planta terrestre perenne cuyas yemas se elevan en el aire a menos de 25 cm, de modo que pueden quedar protegidas en la estación desfavorable por un manto de nieve u hojarasca.
- Campilótropo.** Óvulo encorvado 90° sobre su base, con el funículo unido en la parte lateral.
- Canal carinal.** Cavidad del tallo de esfenófitos, situada en el mismo radio que una costilla.
- Canal central.** Cavidad central situada en los entrenudos del tallo de los esfenófitos.
- Canal valecular.** Canal situado frente a una valécula, entre dos carinas consecutivas del tallo de los esfenófitos.
- Capacidad adaptativa.** Tolerancia fisiológica de un organismo determinada genéticamente.
- Capense.** Propio de la región biogeográfica del mismo nombre, en la costa meridional de Sudáfrica. Posee un clima de tipo mediterráneo y una flora extraordinariamente rica en endemismos.
- Capilicio.** Conjunto de estructuras filamentosas que se encuentran entre las esporas de ciertos mixomicetos y algunos basidiomicetos, dentro de los esporangios.
- Capítulo.** Inflorescencia de flores sésiles, dispuestas sobre un eje muy corto y dilatado a modo de receptáculo. Típico de las asteráceas.
- Cápsula.** Fruto dehiscente de origen sincárpico.
- Carácter.** Todo componente de un organismo, sea cual sea su naturaleza: molecular, fisiológica, estructural, etc. De forma más restrictiva, se designa como carácter a un atributo (de una especie, de un género,...) particular a un grupo y que le distingue de otro grupo.

- Carbonífero.** Penúltimo período del Paleozoico, entre 354 y 290 Ma, precedido por el Devónico y seguido por el Pérmico.
- Carbono-14 (¹⁴C).** Isótopo radiactivo del carbono que contiene 8 neutrones en vez de los 6 del ¹²C y tiene una vida media de unos 5700 años.
- Cariogamia.** Fusión de dos núcleos de sexualidad opuesta.
- Cariograma.** Fórmula que expresa el número, forma y tamaño de los cromosomas de cualquier taxon.
- Cariomastigonte.** Sistema organelar intracelular formado por un mastigonte que se une al núcleo a través del rizoplasto.
- Cariopsis (cariópside).** Fruto monospermo similar a un aqueño, pero con el pericarpo delgado y fuertemente soldado a la cubierta seminal. Típico de las gramíneas.
- Cariotipo.** Conjunto cromosómico de una especie. El cariotipo es idéntico para todas las células diploides de un organismo en particular.
- Carofíceas.** Grupo algal tradicionalmente incluido en clorófitos, pero con caracteres macroscópicos originales: ramificación marcadamente verticilada, organización vegetativa en nudos y entrenudos, reproducción estrictamente oógama, espermatozoides complejos, cubiertas especiales sobre los órganos sexuales y un modelo ontogénico similar a los cormófitos. Debido a las propias cubiertas y a las incrustaciones carbonatadas, los oogonios (girogonitos) suelen preservarse o fosilizar en los sedimentos lacustres, por lo cual, y debido a su extraordinaria variación taxonómica, tienen gran valor estratigráfico y paleoecológico.
- Carotenoides.** Pigmentos vegetales liposolubles y politerpénicos, amarillos y rojos, que acompañan a la clorofila en los plastos, pero que también se encuentran independientemente de ésta, disueltos o cristalizados en la célula vegetal. Ejemplos: carotenos alfa, beta y gamma, licopeno, xantofilas, etc.
- Carpelo.** En angiospermas, hoja embrionaria que interviene en la formación del gineceo.
- Carpóforo.** Prolongación pediculiforme del talamo en cuyo extremo se encuentra el fruto.
- Carpogamia.** Tipo de heterogamia propia de algunas rodófitas. En ella, el órgano femenino es un carpogonio terminado en una tricógina. Los gametos masculinos son espermacios, carentes de movimiento propio.
- Carpogonio.** En algunas rodófitas, el gametangio femenino, constituido por una célula cónica rematada en una tricógina. Tiene dos núcleos, el femenino en la base y uno sin papel sexual que corresponde a la tricógina.
- Carpóspora.** Protoplasto único contenido en un carposporangio.
- Carposporangio.** Célula que, en rodófitas, forma una carpóspora en su interior.
- Carposporófito.** En algunas rodófitas, generación o fase vegetativa de morfología sencilla que va desde el desarrollo del carpogonio fecundado que la produce, hasta la maduración de las carpósporas. Casi siempre es diploide, pero hay excepciones en que es haploide (*Nemalion*, *Batrachospermum*). Puede vivir semiparásito sobre el gametófito. La intercalación del carposporófito, para el cual no parece haber equivalente en ningún otro grupo vegetal, hace posible el desarrollo de muchos tetrasporófitos como resultado de un solo acto de fecundación y a partir de un cigoto.
- Carrascal.** Formación vegetal dominada por *Quercus rotundifolia*.
- Carúncula.** Excrecencia que sobresale cerca del hilo de algunas semillas.
- Catáfilo.** Pequeña hoja escumiforme que sirve, habitualmente, para la protección de algún órgano u otra parte de la planta.
- Catastrofismo.** Se aplica al conjunto de teorías que tratan de la historia de la Tierra, todas las cuales contienen la idea central de un cambio espectacular, muy rápido y discontinuo. Se suele oponer a la teoría uniformista de Lyell e, históricamente, aparece ligado a la figura de Cuvier.
- Caulidio.** Equivalente del tallo en los briófitos.
- Caulifloria.** Fenómeno que consiste en el nacimiento y desarrollo de flores en el tronco de una planta. Las especies caulifloras son más frecuentes en los trópicos.
- Caulinar.** Concerniente al tallo.
- Célula acompañante.** Pequeña célula adosada a algunos elementos de los tubos cribosos del floema.
- Celulosa.** Polisacárido que consiste en una larga cadena no ramificada de unidades de glucosa. Es el mayor constituyente de la pared celular de todas las plantas, muchas algas y algunos hongos, siendo responsable de la consistencia y rigidez que tiene la pared celular.
- Cemento polínico.** Sustancia electrodensa producida por el tapete, que aparece en la exina de angiospermas, generalmente sobre el téctum o sobre los elementos esculturales, o bien ocupando espacios intercolumnelares. Es más abundante en granos de polen de especies entomófilas, pero también aparece (vestigialmente) sobre la exina de plantas anemófilas. No hay evidencias de su existencia en gimnospermas, ni siquiera en gnetales.
- Cenobio.** En algas, agrupación de células de origen común, pertenecientes a la misma generación y reunidas en un conjunto de forma determinada y constante para la especie.
- Cenocarpo.** Fruto sin semillas. A veces, fruto compuesto que resulta de la transformación de una inflorescencia.
- Cenocítico.** Provisto de una masa protoplasmática multinucleada como consecuencia de divisiones nucleares no seguidas de citoquinesis.
- Cenosoro.** Grupo de soros confluentes. Típico de algunos helechos.
- Cenozoico.** Era geológica que cubre los últimos 65 Ma. Comprende el Cuaternario y el Terciario.
- Central.** Forma de disponerse los óvulos sobre un eje placentario que recorre el centro de un gineceo paracárpico unilocular.
- Céntricas.** Diatomeas con valvas de simetría radiada o concéntrica.
- Centro de origen.** Área en la que se origina un taxon y desde la cual se expande posteriormente.
- Chaparral.** Formación vegetal esclerófila, característica de algunas zonas del suroeste de Norteamérica, asociándose a un clima mediterráneo o submediterráneo. En España, suele emplearse como sinónimo de coscojar.

- Chert.** Roca sedimentaria silíceas de grano muy fino, frecuentemente biogénica y fosilífera.
- Cianobacterias (cianofíceas, cianófitos).** Bacterias fotosintéticas oxigénicas, Gram-negativas, ubicuistas, históricamente clasificadas como algas, que presentan el pigmento fotosintético ficocianina, siendo también muy frecuente la ficoeritrina. Las cianobacterias son unicelulares, pero a veces se encuentran unidas en colonias o filamentos por una cubierta de mucilago. Algunas especies pueden fijar el nitrógeno atmosférico. El grupo incluye muchas especies de extremófilos, así como un componente importante del plancton marino y continental; especies que actúan como simbiontes de líquenes y asociaciones mutualistas con algunas hepáticas, helechos, algas eucariotas y animales acuáticos.
- Ciatio.** Inflorescencia característica del género *Euphorbia*.
- Cicadófitos (cicadas).** Grupo pantropical de gimnospermas dioicas y zoidogámicas, con aspecto de palmeras o helechos arborescentes, tronco grueso, trazas foliares persistentes en la superficie exterior y hojas (a menudo pinnadas) dispuestas en el ápice del tronco y con desarrollo circinado, tallos eustélicos con médula masiva de numerosos canales mucilaginosos, traqueidas escaleriformes o areoladas y semillas estratificadas en tres capas (endotesta, esclerotesta y sarcotesta).
- Ciclo de Calvin.** Pauta metabólica cíclica utilizada para la fijación de CO₂ por organismos autótrofos.
- Ciclo vital.** Serie de fases por las que debe pasar una especie en su vida para progresar desde una fase de una generación a la misma fase de la generación siguiente.
- Cilindro central.** Porción interna del tallo y la raíz, que contiene los haces conductores, limitada exteriormente por la corteza.
- Cima.** Inflorescencia de desarrollo simpódico.
- Cíngulo.** En las diatomeas, estructura a la que están unidas la hipoteca y la epiteca. En las dinofíceas, pieza que une las dos mitades de la pared.
- Cipsela.** Aquenio típico de la familia asteráceas, caracterizado por un vilano.
- Ciste (quiste).** Célula con pared gruesa, que constituye una fase de reposo en el ciclo biológico.
- Cistidio.** Célula estéril engrosada que se encuentra en el himenio de algunos basidiomicetos.
- Cistolito.** Cristal o concreción intracelular de carbonato cálcico.
- Citoquinesis (citocinesis).** División del citoplasma.
- Cladística (cladismo).** Escuela taxonómica fundada por W. Hennig en 1966 y aplicada al estudio de las relaciones evolutivas. Propone que el origen común de dos taxa puede ser demostrado solamente por la posesión compartida de caracteres derivados. Asume que el proceso de división de una línea evolutiva es la cladogénesis dicotómica sin tener en cuenta el factor tiempo.
- Clado.** En cladística, taxon monofilético; grupo de organismos que incluye el ancestro común más reciente de todos sus miembros y todos los descendientes de dicho ancestro.
- Cladogénesis.** Formación de especies por divergencia evolutiva. En cladística, es el desarrollo de un nuevo clado, especiación, o separación de dos linajes.
- Cladograma.** Diagrama resultante del análisis cladístico.
- Clamidóspora.** Célula hifal que adquiere pared gruesa, se separa del micelio en que se ha formado y actúa como una espóra, similarmente a como ocurre con los acinetos algales.
- Clasificación.** Ordenación de las especies en una jerarquía de categorías sin solapamientos, cada vez más incluyentes. La especie viene a ser el único nivel natural "autodefinido" en esta jerarquía. Las especies se agrupan en géneros, los géneros en familias, las familias en órdenes, los órdenes en clases y las clases en *fila* o divisiones. Por último, éstas se agrupan en reinos.
- Clástico.** Sedimento compuesto de fragmentos de una roca preexistente.
- Clavado.** En forma de porra o maza, es decir, ensanchado gradualmente desde la base hacia el ápice redondeado.
- Clave dicotómica (clave analítica).** Método empleado para facilitar la determinación de las diversas entidades de un sistema vegetal, con el uso de proposiciones contradictorias, generalmente acopladas, correspondientes a dos o más caracteres opuestos, entre los cuales hay que elegir, habida cuenta de las condiciones morfológicas o de otra índole de la planta desconocida.
- Cleistocárpico-a.** Desarrollo de cápsula de un musgo que carece de dehiscencia en la madurez esporal. Basidiocarpo con las mismas propiedades.
- Cleistogamia.** Autogamia en una flor cerrada.
- Cleistotecio.** Ascocarpo indehisciente.
- Clímax.** Concepto teórico relativo a una fase final, madura y estable en la sucesión vegetal.
- Clon.** Grupo de organismos formado por reproducción asexual desde un solo parental. Todos los organismos clónicos son genéticamente idénticos a su progenitor.
- Clorantoide.** En relación a diversos órganos florales fosilizados que asemejan rasgos de la actual familia clorantáceas.
- Cloraracniófitos.** Grupo de protistas eucarióticos fotosintéticos (algas), mixotróficos, unicelulares, o en colonias plasmodiales reticuladas en las que las células ameboides se conectan por filopodios (protozoos). Los plastos presentan dos membranas, nucleomorfo y clorofilas a y b. Se piensa que sus plastos derivan de la endosimbiosis de un clorófito unicelular.
- Clorofila.** Pigmento verde tetrapirrólico que contiene magnesio y que las plantas utilizan para captar la energía luminosa y utilizarla en la fotosíntesis.
- Clorófitos (algas verdes).** Grupo de algas eucarióticas con clorofilas a y b, almidón, pared de celulosa, flagelos isocontos y doble membrana en los cloroplastos. Morfológicamente son muy variables, desde tipos unicelulares flagelados o inmóviles, hasta talos laminares de estructura parenquimática, pasando por formas coloniales, filamentos ramificados, talos heterótricos y pseudoparenquimáticos.
- Cloroplasto.** Plasto que contiene clorofila y en el que se lleva a cabo la fotosíntesis.
- Cloroxibacterias (proclorófitos).** Procariotas unicelulares fotosintéticos y anoxigénicos, con clorofila b, pero sin ficobiliproteínas y con tilacoides por parejas o formando bandas. La mayoría corresponden a especies de *Prochloron*, simbiontes de ascidias tropicales.

- Coadaptación genética.** Interacción adaptativa relativa al acervo genético.
- Coadaptación.** Evolución de adaptaciones mutuamente ventajosas en dos o más especies bajo interacción.
- Coal balls (bolas calcáreas del carbón).** Nódulos calcáreos que contienen restos vegetales de plantas.
- Coanoflagelados.** Organismos acuáticos, unicelulares, transparentes y flagelados, sin reproducción sexual conocida, caracterizados por la presencia de una especie de "collar" constituido por proyecciones digitiformes que rodean al flagelo único. Las filogenias moleculares establecen su carácter ancestral respecto a los hongos verdaderos, en particular a través de quitridiomycetos.
- Cocolitofóridos.** Grupo de haptófitos en los que resulta característica la presencia en la superficie celular externa de escamas procedentes del aparato de Golgi, que posteriormente se calcifican. En paleontología, estas escamas se conocen como cocolitos y representan una de las principales fuentes de carbonato cálcico al sedimento del fondo oceánico, así como la fuente más duradera de carbono inorgánico sedimentario sobre la superficie del planeta.
- Cocolitos.** Placas o discos calcáreos microscópicos, a menudo ovales, comúnmente ornamentados y con un diseño complejo, que son piezas de protección que recubren a los cocolitofóridos. Los cocolitos son uno de los mayores componentes de los fangos calcáreos actuales de los mares profundos y fueron especialmente abundantes en el Mesozoico, sobre todo en el Cretácico.
- Código genético.** La información sobre la herencia contenida en los genes de un organismo está codificada en un idioma cuyas "palabras" están formadas por las cuatro bases de nucleótidos del DNA agrupadas en 64 tripletes o grupos de bases. El código de todos los seres vivos se refiere a la síntesis de proteínas. De las 64 "palabras" posibles, todas menos tres codifican alguno de los 20 aminoácidos que las células utilizan para construir proteínas (un mismo aminoácido puede estar codificado hasta por seis palabras diferentes). Las tres palabras restantes son "señales de parada" que indican que se ha llegado al final de un gen estructural.
- Codón.** Secuencia de 3 nucleótidos en el mRNA cuyas bases codifican para un aminoácido.
- Coefficiente de selección.** Exceso (defecto) relativo de aptitud de un genotipo respecto al genotipo de menos (más) aptitud cuando la aptitud de éste se iguala a 1.
- Coevolución.** Historia evolutiva conjunta de dos especies o grupos de organismos cuyo modo de vida exige una intensa y predecible interacción mutua. Cada especie se convierte en una parte importante del contexto de la otra y, como consecuencia, las dos especies desarrollan adaptaciones recíprocas.
- Cofia.** En los briófitos, mitad superior del arquegonio acrecente, que es arrastrada por el esporófito en su crecimiento y forma una especie de caperuza en la punta de la cápsula.
- Coherencia.** Valor epistémico que consiste en que las partes de una teoría se relacionen entre sí de manera consistente.
- Cohorte.** Grupo de individuos de la misma edad dentro de una población.
- Colénquima.** Tejido esquelético vegetal constituido por células vivas, cuyas paredes están engrosadas en los puntos de unión entre varias células por depósitos de celulosa.
- Coleochaete.** Género de carofíceas que presenta fuertes afinidades ultraestructurales, bioquímicas y filéticas con las plantas terrestres.
- Coleóptilo.** Vaina cerrada del embrión de las gramíneas y otras monocotiledóneas, que representa la primera hoja de la plántula (aparte del cotiledón, convertido en escutelo), dentro de la cual se contiene la plúmula. El coleóptilo tiene endurecido su extremo superior, lo que facilita la salida de la plántula.
- Coleoriza.** Vaina de tejido que envuelve la radícula en las gramíneas y otras monocotiledóneas.
- Colonia.** Conjunto de organismos de la misma especie que viven juntos en el mismo lugar.
- Colonización.** Invasión exitosa de un nuevo hábitat.
- Colpado.** Grano de polen provisto de colpos.
- Colpo.** Apertura polínica alargada.
- Colporado.** Grano de polen provisto de aperturas compuestas de un colpo y un poro.
- Columela.** Elemento radial de la ectexina polínica. Tejido central, estéril, o estructura rodeada o cubierta por el tejido esporógeno o las esporas en antocerotas, *Sphagnum*, algunos briófitos fósiles, ciertos zigomicetos y muchos mixomicetos.
- Columna central.** Estructura axial del lagenostoma en las semillas paleozoicas.
- Competencia.** Demanda simultánea por dos o más organismos o especies de un recurso esencial y potencialmente limitado.
- Compresión.** Tipo de fosilización en la que el organismo es aplastado durante la consolidación de la roca.
- Comunidad.** Grupo de organismos pertenecientes a especies diferentes que conviven en el mismo hábitat o área, e interaccionan a través de relaciones tróficas y espaciales.
- Concrescencia lateral.** Según la teoría telomática, proceso hipotético de formación de una megáfila, en la que tiene lugar el relleno de los espacios situados entre diversas ramas ya situadas en un plano, a base de tejido parenquimático.
- Concrescente.** Se aplica a los órganos o partes orgánicas que, pudiendo estar separadas, están congénitamente unidas, como los pétalos de las corolas gamopétalas.
- Condrita carbonácea.** Meteorito pétreo de color negro apagado, con escasos metales o carente de ellos, y elevada abundancia de carbono. Contiene una gran variedad de compuestos orgánicos, incluyendo aminoácidos y un alto contenido en gases inertes.
- Conectivo.** Porción de tejido estéril que, en la antera, se encuentra entre las dos tecas.
- Conidio.** Espora asexual de los ascomicetos, deuteromicetos y algunos basidiomicetos.
- Conidióforo.** Hifa productora de conidios.
- Coníferas (coniferófitos, pinófitos).** Grupo de gimnospermas sifonogámicas, normalmente con hojas aciculares o escuamiformes, leño con traqueidas de paredes radiales, estomas haploqueilicos y órganos reproductores dispuestos en estructuras estrobilares, a menudo cónicas.

- Conjugación.** Unión de dos células algales del mismo filamento, por medio de la formación de protuberancias laterales cerca del septo transversal común. Típica de zignematales.
- Conjugadas.** Algas en las que tiene lugar la conjugación. Nombre tradicional para zignematáceas y desmidiáceas.
- Cono.** En referencia a algunas gimnospermas, se trata de las estructuras reproductoras masculinas y femeninas. En los helechos, agrupación de esporangios. Sinónimo de estróbito.
- Consiliencia de inducciones.** Término acuñado por William Whewell para el valor epistémico de reunir diversos conjuntos de conocimientos bajo una idea o sistema unificador.
- Contingencia-Necesidad.** Los dos términos se oponen, pero sólo tienen sentido preciso con respecto a determinados datos. Un hecho, una proposición, son necesarios si las únicas soluciones posibles para la proposición enunciada son los datos. Un acontecimiento futuro es contingente si, a partir de un cierto estado de partida, ese futuro puede producirse o no producirse. La evolución es contingente en la medida en que su andadura, a partir de un estado de partida, no siendo necesaria, no puede ser prevista.
- Convergencia (evolución convergente, homoplasia).** Evolución independiente de la similaridad estructural o funcional en dos o más linajes que no tienen relación. Contrasta con homología.
- Cooksonia.** Primer género descubierto de plantas vasculares, en el Silúrico Medio irlandés.
- Cooksonioides.** En relación al género tipo *Cooksonia*. Grupo de embriófitos primitivos, caracterizados por su afilia, homosporia, ramificación dicotómica de telomas vascularizados, posicionamiento apical de los esporangios y esporas triletas con perisporio grueso. Se trata de organismos del Silúrico Superior y, sobre todo del Devónico Inferior. La mayor parte de ellos se encuadran dentro de los riniófitos.
- Coprófilo.** Que se alimenta de materia fecal, como algunos hongos.
- Coprolito.** Material fosilizado de origen fecal, generalmente endurecido o momificado.
- Copulación.** En hongos heterotálicos, unión de hifas de signo contrario.
- Corimbo.** Inflorescencia racemosa en la que los pedicelos florales nacen a distintas alturas pero alcanzan todos el mismo nivel, situando las flores aproximadamente en un mismo plano. Los pedicelos son progresivamente más largos y arrancan de más abajo en el tallo, desde el centro hacia la periferia de la inflorescencia.
- Cormófitos.** Plantas vasculares, traqueófitos.
- Corola.** Conjunto de piezas que constituyen el verticilo interno en las flores heteroclamídeas. Sus piezas, generalmente coloreadas, se denominan pétalos.
- Corona.** Conjunto de apéndices petaloideos o estambres modificados que se disponen hacia el interior de una corola. Típica (aunque no exclusiva) de las asclepiadáceas y apocináceas.
- Correlación.** En estratigrafía, equivalencia cronológica entre dos o más zonas. Ejercicio para establecer o buscar dicha equivalencia.
- Córtex (corteza).** Tejido situado entre la epidermis y el sistema vascular, conformado por células parenquimáticas y con escasa diferenciación estructural.
- Coscojar.** Formación vegetal dominada por *Quercus coccifera*.
- Cosmopolita.** Distribución geográfica amplia, generalmente afectando a muchas áreas de ambos hemisferios.
- Cotiledón.** Hoja embrionaria.
- Crasinucelado.** Óvulo con nucela muy desarrollada.
- Craso.** Carnoso.
- Creacionismo.** Versión judeocristiana del origen del mundo y sus pobladores: la voluntad de Dios fue causa de la existencia de todas las cosas. En sentido general, un creacionista es aquel que cree en un Dios creador; lo cual no implica nada acerca de cómo comenzaron a existir las cosas.
- Cremocarpo.** Fruto (esquizocarpo) de las apiáceas.
- Cretácico.** Período final de la Era Mesozoica, entre 144 y 65 Ma.
- Criptobiosis.** Condición en la cual todos los signos externos de actividad metabólica en un organismo vivo están ausentes.
- Criptófitos (criptomonadales).** Algas eucarióticas flageladas, con aloxantina y clorofilas a y c, un sólo cloroplasto bilobulado, pirenoide, nucleomorfo, periplasto y flagelos con mastigonemas. Hay escasas evidencias de reproducción sexual. Encuadrados habitualmente dentro de cromistas.
- Criptógama.** Término tradicional relativo a las plantas que no producen semillas. Incluye los pteridófitos, briófitos, hongos y algas.
- Criptósporas.** Grupo diverso de tipos esporales que aparecen entre en el Cámbrico Medio y el Devónico Inferior, contienen esporopoleninas, no presentan aperturas ni marca alguna en la cara proximal, y no se tiene idea alguna sobre cuáles eran las plantas productoras, aunque todo parece indicar que sus mayores afinidades se dan con hepáticas y, en algunos casos con riniópsidos.
- Crisofíceas.** Grupo de heterocontófitas con formas unicelulares o coloniales, a menudo flageladas, con fucoxantina y crisolaminarina.
- Cromoplasto.** Plasto coloreado de bajo contenido en clorofila y alto contenido en carotenoides.
- Cromosoma.** Estructura filamentosa que, en número variable, se encuentra en el núcleo de las células eucariotas. Los cromosomas están conformados por cromatina y contienen genes en una secuencia lineal, determinando las características particulares de un determinado organismo. Cada cromosoma consiste en dos cromátidas que permanecen juntas por el centrómero. El número de cromosomas de una célula es constante para cada especie. En los organismos diploides, los cromosomas se dan por pares (homólogos), aunque en los gametos la dotación es la mitad. Las bacterias y los virus contienen un único cromosoma. Este difiere del cromosoma eucariota en que es mucho más simple; le faltan las histonas y consiste simplemente en una doble hélice de DNA o (en algunos virus) de RNA.
- Cronoclina.** Carácter que evoluciona gradualmente en el tiempo según un gradiente. Se habla a menudo de cronoclina para describir la evolución gradual de un carácter morfológico.

- Cronoespecie.** Especie cronológica.
- Cronoestratigrafía.** Estudio de las relaciones cronológicas en los estratos.
- Crotonoide.** Tipo polínico monosulcado y tectado-columelado (MTC) con ornamentación a base de estructuras triangulares y rectangulares.
- Cuaternario.** Subera de la Era Cenozoica que cubre aproximadamente los últimos 1.8 Ma. Está subdividido en Pleistoceno y Holoceno (últimos 10.000 años).
- Cuello de botella.** Episodio de disminución del tamaño de una población que genera pérdida de variabilidad debido a la deriva.
- Cuerpos de Woronin.** Orgánulos ultraestructurales de naturaleza cristalina, que se encuentran en el micelio de los ascomicetos y en algunos ascolíquenes.
- Cúpula.** En las pteridospermas y grupos fósiles afines, estructura que encierra, al menos parcialmente, una o más semillas. Podría derivar de la concrecencia de un grupo de telomas estériles, en cuya axila aparecerían ancestralmente los primordios seminales, como en el fósil devónico *Archaeosperma*. Estructura acresente de origen axial o bracteal que envuelve en mayor o menor grado la base de los frutos de las fagáceas.
- Cutano.** Biopolímero muy resistente que forma parte de la cutícula.
- Cutícula.** Capa cerosa de la superficie de las plantas terrestres.
- Cutina.** Componente químico importante de la cutícula, de menor resistencia que el cutano y, por tanto, más difícilmente detectable en el material fósil.
- Cuvier, Georges (1769-1832).** Fundador de la anatomía comparada en el Museo de Historia Natural de París y militante antievolucionista. Mantenía que las series fósiles eran el resultado de inundaciones globales periódicas, tras las cuales aparecían nuevas formas de vida. Los fósiles, por tanto, eran siempre restos de la creación anterior más reciente.
- Darwin, Charles Robert (1809-1882).** Autor de la teoría de la evolución por selección natural.
- Darwinismo social.** Fusión, en la década de 1879, de las ideas evolucionistas con un programa político conservador, que gozó de un favor especial entre los hombres de negocios de Norteamérica. Es de destacar la influencia del abogado Herbert Spencer, que pretendía la implantación de la política del *laissez-faire*, dirigida a eliminar a inadaptados, ineficientes e incompetentes. Posteriormente, otras filosofías y movimientos sociales se han visto impregnados de interpretaciones particulares de la teoría de Darwin. Algunos ejemplos son el marxismo o el anarquismo de Kropotkin, por no citar algunos protagonistas de primera fila en la política contemporánea.
- Darwinismo.** Afirmación de que la selección natural es, con diferencia, el factor causal más importante en la evolución. Conjunto de versiones de la teoría de la evolución de Darwin, incluyendo una curiosa mezcla de elementos de apoyo a creencias políticas y teorías sociales.
- Datación isotópica (datación radiométrica).** Forma de determinar la edad de ciertos materiales mediante el uso de las abundancias relativas de un isótopo padre radiactivo y un isótopo hijo radiogénico, que a su vez puede ser radiactivo o no.
- Datación magnética.** Determinación de la edad de ciertos materiales a través de sus propiedades magnéticas. Se basa en el uso de su imanación remanente natural, que por lo general, refleja la dirección del campo geomagnético cuando se formaron.
- Datación por Carbono-14 (¹⁴C).** Se basa en la medición de la proporción de ¹⁴C presente en una muestra de sedimento, hueso, madera, etc. En la atmósfera terrestre se mantiene en general un nivel bastante constante de ¹⁴C debido al bombardeo continuo de rayos solares radiactivos. Los seres vivos conservan niveles conocidos y constantes. Al morir, el ¹⁴C comienza a desintegrarse a ritmo constante. Al poder predecirse con fiabilidad el tiempo que tardará en cambiar una cantidad dada, la proporción de ¹⁴C restante puede decirnos de forma aproximada cuánto tiempo ha transcurrido desde la muerte del organismo en cuestión. La aplicación de esta técnica es válida para muestras no más antiguas de 50.000 años, es decir no excede el límite del Pleistoceno Superior.
- Datación por Potasio-Argón (Método K/Ar).** Técnica de datación geológica basada en la desintegración radiactiva del potasio (⁴⁰K) a argón (⁴⁰Ar). El límite mínimo de edad para utilizar este método está en torno a los 250.000 años.
- Datación por Potasio-Calcio (Método K/Ca).** Método de datación radiométrica basado en el proceso de desintegración del ⁴⁰K en ⁴⁰Ca. Por problemas técnicos, sólo se utiliza en algunos tipos de rocas, como las evaporitas.
- Datación por Rubidio-Estroncio.** Método de datación basado en la desintegración radiactiva del ⁸⁷Rb al ⁸⁷Sr. Se suele utilizar para fechar micas y feldespatos potásicos de rocas metamórficas muy antiguas.
- Datación por Samario-Neodimio.** Método de datación basado en la desintegración del ¹⁴⁷Sm en ¹⁴³Nd. Proporciona información sobre la petrogénesis de la corteza y el manto. Ha sido utilizado en materiales extraterrestres.
- Datación por Trazas de Fisión.** La fisión espontánea de ²³⁸U en los minerales produce unas marcas de daños (trazas de fisión) a medida que se propagan a través de un medio sólido. Estas marcas, aumentadas mediante ataque ácido, pueden verse en algunos minerales usando un microscopio petrográfico. El número de marcas por área unidad es función de la edad de la muestra y de su concentración de uranio.
- Datación por Uranio-Plomo.** Todo el uranio de procedencia natural contiene los isótopos ²³⁸U y ²³⁵U (en la proporción 137:1). Ambos isótopos son los puntos iniciales de una compleja serie de desintegración radiactiva que eventualmente produce isótopos estables de plomo (sobre todo ²⁰⁷Pb). Se suelen utilizar circones.
- De Vries, Hugo (1848-1935).** Primero de los tres redescubridores del artículo de Gregor Mendel sobre híbridos vegetales. Introdutor de la síntesis moderna entre el pensamiento darwiniano y el mendeliano. Autor de una teoría conocida como "mutacionismo", de carácter saltacionista.
- Dehiscente.** Fruto que se abre espontáneamente para liberar las semillas.

- Deme (dema).** Población local que mantiene diferencias genéticas con poblaciones diferentes de la misma especie.
- Dendrocronología.** Estudio de los anillos anuales de los árboles con el objetivo de determinar su edad y también las condiciones climáticas durante el período de crecimiento.
- Densidad poblacional.** Número de individuos de la misma especie en un área o volumen dado dentro de un hábitat.
- Deriva continental.** Hipótesis propuesta alrededor de 1910 por Alfred Wegener para describir el movimiento relativo de las masas continentales sobre la superficie de la Tierra. El trabajo de Wegener, aunque basado en datos cualitativos, ha sido reivindicado en la últimas décadas por el desarrollo de la teoría de la tectónica de placas, que ha dotado a los geólogos de los mecanismos necesarios para explicar el movimiento de los continentes.
- Deriva génica.** Proceso evolutivo de carácter aleatorio, vinculado al tamaño de una población que se reproduce en condiciones de aislamiento. Acontece debido a que el acervo génico de dicha población no representa ya la gama completa de diversidad genética presente en el acervo génico parental. Cuanto menor sea el tamaño de la población segregada, mayores serán los efectos. La deriva genética provoca cambios no dirigidos de las frecuencias génicas y eventualmente, fijación o pérdida de alelos con independencia de su valor selectivo. La deriva genética explica la alta frecuencia de alelos poco comunes en poblaciones pequeñas que han permanecido aisladas durante largo tiempo.
- Derivado.** En cladística, estado de un carácter que está presente en uno o más subclados de un clado, pero no en todos. Versión modificada de una condición primitiva, que surge después de ésta en el curso evolutivo.
- Determinismo biológico.** La afirmación de que los rasgos de los organismos son una función directa de los genes, sin estar sometidos a las influencias del ambiente.
- Devónico.** Cuarto de los seis períodos de la Era Paleozoica, entre 417 y 354 Ma.
- Diacronía.** Secuencia cronoestratigráfica. Aplicable a una unidad litológica que se conforma en un intervalo de tiempo geológico.
- Díada.** Estructura palinológica formada por dos esporas o granos de polen soldados.
- Diadelfo.** Androceo con los estambres soldados formando dos haces. A veces, como en las fabáceas, un haz consta de nueve estambres y el otro sólo de uno.
- Diagénesis.** Todos los cambios que tienen lugar en las rocas sedimentarias desde su deposición hasta que se alcanzan las presiones y temperaturas propias del metamorfismo, excluyendo los procesos tectónicos.
- Dialipétala.** Flor con los pétalos libres.
- Diáspora.** Cualquier parte de un organismo capaz de dar lugar a otro organismo, sexual o asexualmente.
- Diatomeas (bacilariofíceas).** Grupo muy numeroso de heterocontófitas (unas 12.000 especies), responsables del 25% de la producción primaria del mar. Se caracterizan por sus pirenoides no amilíferos, clorofilas a y c, varias xantofilas y otro carotenoide llamado diatomina. Presentan una pared celular de pectina impregnada en sílice (frústulo) con dos partes o valvas, la epitoca y la hipoteca. La reproducción sexual es poco frecuente y se asocia a la necesidad del crecimiento celular y a la producción de cigotos con gruesas paredes silíceas.
- Diatomeas céntricas.** Con los frústulos de simetría radial.
- Diatomeas pennadas.** Con los frústulos de simetría bilateral.
- Diatomita.** Sedimento silíceo rico en diatomeas depositado en un ambiente lacustre o marino profundo.
- Dicariótico.** Binucleado. A menudo, en referencia al micelio de ascomicetos y basidiomicetos.
- Dicasio.** Inflorescencia cimosa bipar.
- Diclamídeo.** Perianto con dos verticilos.
- Dicogamia.** Maduración asincrónica de los órganos masculino y femenino de una flor o de las flores masculinas y femeninas en una inflorescencia.
- Dicotiledóneas.** Angiospermas cuyas semillas contienen dos hojas embrionarias o cotiledones.
- Dicótomo.** Ramificado en dos partes iguales.
- Dictiostela.** Sifonostela con el cuerpo xilemático reticulado, con numerosos intersticios foliares correspondientes a otros tantos rastros desintegrados en varios cordones.
- Didínamo.** Androceo con dos estambres más largos que los demás, como ocurre en la familia lamiáceas.
- Diente.** División del peristoma, o del peristoma externo, cuando el peristoma es doble.
- Dinámica de poblaciones.** Estudio de los cambios dentro de poblaciones y de los factores que causan o influyen dichos cambios. Estudio de las poblaciones como sistemas evolutivos.
- Dinófitos.** Dinoflagelados.
- Dinoflagelados (dinófitos).** Grupo muy diverso de organismos unicelulares biflagelados, abundantes tanto en el mar como en las aguas continentales, con clorofilas a y c, así como varios pigmentos accesorios como la peridina, o sin pigmentos. Aunque algunos son desnudos, la mayoría presentan una pared (teca) a base de placas poligonales de celulosa, con dos surcos, uno longitudinal y otro transversal (cintulo), en el cual se alojan los flagelos. Los plastos están rodeados por tres membranas.
- Dioecia.** Con los sexos separados en distintos pies de planta.
- Diplohaplonte.** Organismo que exhibe regularmente un ciclo vital con alterancia de generaciones, una haploide y otra diploide.
- Diploide.** Que posee una dotación doble de cromosomas.
- Diplostémona.** Flor en la que el número de estambres dobla al número de piezas de un verticilo periántico. Flor con dos verticilos de estambres.
- Disco.** Excrecencia anular que se desarrolla sobre el receptáculo, en la base del ovario o de los estambres; frecuentemente segrega néctar.
- Distal.** Alejado del punto de origen. Apertura polínica emplazada en la posición opuesta al punto de contacto de las micrósporas en la tétrada postmeiótica.
- Dístico.** Dispuesto en dos filas.

- Distilia.** Heterostilia dimórfica. Presencia de flores brevistilas y longistilas.
- Distrófico.** Organismo que vive en medio acuático muy pobre en sustancias disueltas aprovechables para su nutrición, pero rico en ácidos húmicos que dan al agua una acidez considerable. Muchos ambientes turbosos son distróficos.
- Disyunta.** Distribución discontinua.
- Divergencia.** Adquisición de caracteres diferentes por organismos relacionados.
- Diversidad génica.** Medida de la variabilidad que representa la probabilidad de que dos nucleótidos, haplotipos, fragmentos de restricción o electromorfos sean distintos en una muestra de una población. Heterozigosis esperable en una población de organismos diploides apareada al azar.
- Diversidad.** En evolución, se suele usar para describir el número de taxa o la variación en la morfología.
- División nuclear libre.** Mitosis sin citoquinesis.
- DNA (ácido desoxirribonucleico).** Ácido nucleico que funciona como soporte físico de la herencia en el 99% de las especies. La molécula es larga, bicatenaria, está formada por dos cadenas antiparalelas y complementarias entre sí. Su unidad básica, el nucleótido, consiste en una molécula del azúcar desoxirribosa, un grupo fosfato, y una de estas cuatro bases nitrogenadas: adenina, timina, citosina y guanina. La secuencia completa de bases, organizadas en tripletes, constituye el código genético. El DNA se encuentra en los cromosomas circulares de las células bacterianas, en los cromosomas del núcleo de las células eucarióticas y en algunos orgánulos, como las mitocondrias y los cloroplastos. En estos casos, está sometido a herencia materna.
- Dobzhansky, Theodosius (1900-1975).** Autor del libro "*Genetics and the origin of species*" que formó las bases genéticas de la teoría sintética.
- Dolíporo.** Complejo formado por un abultamiento central del septo de basidiomicetos, perforado, sobre el cual hay un sombrero o casquete, denominado parentesoma.
- Dollo, Principio de.** Debido a un biólogo belga llamado Louis Dollo, que afirma que la evolución es irreversible.
- Dormancia.** Persistencia de la viabilidad en condiciones de metabolismo ralentizado o prácticamente ausente. Criptobiosis.
- Drupa.** Fruto carnoso, derivado generalmente de un gineceo monocarpelar y con endocarpo lignificado. Puede ser monosperma o polisperma.
- Dryas.** Fase climática del último período glacial (10500-10000 BP), que precede la llegada del Holoceno. Tuvo unos 500 años de duración y unas repercusiones biológicas de magnitud catastrófica, con la extinción de buena parte de la megafauna cuaternaria europea y norteamericana. En la vegetación europea, se caracteriza por la expansión de las estepas de *Artemisia* y gramíneas.
- Duramen.** Porciones leñosas más viejas del tronco de un árbol.
- Ecidio.** Estructura en forma de copa, correspondiente a la primera fase esporífera de las royas, en la cual se forman las ecidiósporas, generalmente aptas para producir uredósporas en la misma o en otras plantas nutrices.
- Ecidiósporas.** Espora producida en los ecidios.
- Ecoespecie.** Especie ecológica.
- Ecotono.** Zona de transición de biótopos.
- Ectexina.** Capa externa de la exina.
- Ectofloico.** Que presenta floema situado externamente al xilema.
- Ectópico.** Fuera de su posición habitual. Proceso de desarrollo (organogénesis, histogénesis, expresión génica) que tiene lugar sobre un órgano inusual o en una posición inusual. Estructura originada por una heterotopía.
- Eemiense.** Piso interglacial de Europa septentrional, que precede a la última fase glacial, datado entre 125000 y 80000-75000 BP aproximadamente.
- Efecto Fundador (Principio de los Fundadores, Suceso Fundador).** Mecanismo hipotético que explicaría por qué la composición genética de una nueva población escindida difiere de la de la población original. Si los fundadores de la nueva población son pocos, existe la posibilidad de que posean un subconjunto no representativo del fondo genético total de la población original. Al reproducirse, la pauta de frecuencias génicas en la nueva población será diferente de la original.
- Efecto invernadero.** En la atmósfera terrestre se produce un efecto invernadero cuando se forman capas densas de CO₂ y otros gases por la quema de combustibles fósiles (petróleo, gasolina, carbón). Como sucede con los cristales, esas capas permiten que penetre el calor, pero impiden su retorno a la estratosfera. Actualmente, se considera un problema medioambiental.
- Eficacia.** Aptitud.
- Élan vital.** Concepto de Henri Bergson, filósofo y metafísico francés. El principio así denominado pretendía refutar la evolución según Darwin: "existe un principio vital que hace cambiar los seres vivos de una manera creativa".
- Eláter (elaterio).** En las esporas de *Equisetum* y otros esfenófitos fósiles, cada una de las bandas o proyecciones que forma el perisporio. Célula higroscópica estéril, que se halla en la cápsula de ciertas hepáticas.
- Eldredge, Niles.** Paleontólogo norteamericano que desarrolló el modelo de los equilibrios puntuados. Los minuciosos estudios de trilobites, le permitieron ver una característica que ya había impresionado a Thomas H. Huxley: que el registro fósil muestra aparentes "estallidos" de especiación, seguidos de largos períodos de estabilidad. Las series de trilobites de Eldredge hicieron pensar en episodios relativamente cortos de evolución rápida seguidos por largos períodos de estabilidad.
- Electromorfo.** Cada una de las bandas que aparecen en un gel de electroforesis.
- Elemento criboso.** Célula con placas o áreas cribosas, que forma parte de los tubos cribosos.
- Embriófitos.** Plantas con embriones. En el registro actual, se corresponden con las plantas terrestres.
- Embrión.** Rudimento del esporófito, cuando la ovocélula, después de fecundada, ha constituido un cuerpo primordial de células diploides que se nutre durante un tiempo del gametófito materno a través de estructuras placentarias.

- Embrionía adventicia.** Producción de embriones esporofíticos por mitosis a partir de tejidos de otro esporófito, sin que inter venga la generación gametofítica.
- Empirismo.** Filosofía que sostiene que el conocimiento tiene que empezar por la experiencia, en especial la de los senti dos.
- Encinar.** Formación vegetal dominada por *Quercus ilex* o *Q. rotundifolia*.
- Endarco.** Xilema primario de diferenciación centrífuga.
- Endemismo.** Especie cuya distribución está restringida a un área concreta, a menudo relativamente pequeña.
- Endexina.** Capa interna de la exina.
- Endocarpo.** Capa más interna de la pared de un fruto.
- Endodermis.** Tejido diferenciado entre el periciclo y el córtex en las raíces, en los rizomas y ciertos tallos de pteridófitos.
- Endogamia.** Proceso de continuos cruzamientos entre los des cendientes de un pequeño grupo de organismos, general mente aislado. La endogamia suele dar como resultado un aumento de la similitud genética entre los individuos del grupo, ya que no se introducen nuevos genes.
- Endosimbiosis.** Teoría que establece que los tres tipos de orgá nulos que contienen DNA en la célula eucariótica (mitocon drias, plastos y flagelos/corpúsculos basales) evolucionaron desde ancestros procarióticos de vida libre a través de pro cesos históricos de endocitosis (un simbiote vive dentro del otro).
- Endosimbiosis primaria.** En algología, proceso de adquisición de cianobacterias por huéspedes eucarióticos, en relación con el origen de grupos como los glaucófitos, rodófitos, clo rófitos y, por extensión, los embriófitos.
- Endosimbiosis secundaria.** Implica que el endosimbionte es, a su vez, un eucariota que surgió por endosimbiosis primaria. Los grupos cuyos plastos parecen derivar de procesos de endosimbiosis secundaria son los euglenófitos, criptófitos, cloraracniófitos, haptófitos, heterocontófitos, algunos dinofla gelados pigmentados y los apicomplejos.
- Endosimbiosis terciaria.** Implica que los plastos habrían deri vado por la incorporación de células eucarióticas cuyos plas tos, a su vez, derivarían de una endosimbiosis secundaria. Se da, por ejemplo, en algunos dinoflagelados.
- Endospermo.** Tejido de reserva de las semillas. Puede ser inter no, externo o lateral al embrión.
- Endóspora.** Espora formada dentro de la célula.
- Endosporia megasporal.** Retención temporal de la megáspora en el esporófito materno, característica de los espermatófitos y varios grupos de pteridófitos, como las calamitáceas. Se considera un paso crucial para la evolución de la semilla.
- Endosporio.** Capa más interna de la pared esporal.
- Endotesta.** Capa más interna y generalmente dura de la cubier ta seminal (testa).
- Endozoocoria.** Diseminación de frutos o semillas por animales, implicando un proceso de ingestión por parte del animal.
- Entomógama (entomófila).** Planta cuyo polen es dispersado por insectos.
- Entrecruzamiento (crossing-over).** Proceso que ocurre en la meiosis e incluye la ruptura de un cromosoma materno y uno paterno (homólogos), el intercambio de las correspondientes secciones de DNA y su unión al otro cromosoma. Este pro ceso puede resultar en un intercambio de alelos entre cro mosomas.
- Enzima.** Molécula de proteína que actúa como catalizador en las reacciones bioquímicas.
- Eoceno.** Época del Terciario entre el Paleoceno y el Oligoceno, de 54,8 a 33,7 Ma.
- Epicarpo.** Capa más externa del pericarpo.
- Epicótilo.** Parte del tallo joven situada por encima de los cotile dones.
- Epidermis.** Tejido superficial de los órganos de las plantas, for mado por células vivas.
- Epífita.** Planta que crece sobre otra, a la que utiliza exclusiva mente como soporte.
- Epigénesis.** Control de la expresión génica por mecanismos que no están bajo la influencia inmediata de los genes, pero sí bajo el condicionamiento del contexto embrionario. Teoría que sostiene que la complejidad orgánica se elabora progre sivamente durante el desarrollo.
- Epígina.** Flor con ovario ínfero.
- Epiperígina.** Flor con ovario semiínfero en la que el perianto y el androceo crecen en el borde de un hipanto más o menos notable.
- Epipétalo.** Soldado a los pétalos. Generalmente un estambre.
- Epistasia (epistasis).** Interacción génica en la cual un gen impi de la expresión de otro de un locus diferente.
- Epistemología.** Rama de la filosofía que estudia la naturaleza y origen del conocimiento.
- Epiteca.** La mayor de las dos valvas del frústulo de las diato meas.
- Epitecio.** En los líquenes, sumidades de las paráfisis cuando, por ser éstas más largas que los ascos, forman una capa que cubre el tecio o himenio.
- Epizoocoria.** Diseminación de frutos o semillas en la superficie del cuerpo de un animal.
- Equisetófitos.** Esfenófitos.
- Escama interseminal.** Apéndice estéril situado entre los óvulos de cicadeoidales.
- Escama seminífera (ovulífera).** En coníferas, apéndice que lleva inserto el óvulo.
- Escapo.** Tallo que partiendo de un rizoma, bulbo, etc., está des provisto de hojas y porta exclusivamente flores.
- Esciófila.** Planta que suele vivir en condiciones umbrosas.
- Esclerénquima.** Tejido lignificado de sostén.
- Esclerocio.** Estructura fúngica dura, formada por hifas unidas apretadamente, resistente a las condiciones ambientales desfavorables. En algunos mixomicetos, fase de reposo, endurecida, que suele contener glucógeno.
- Esclerófilo.** De hojas duras, coriáceas, por el gran desarrollo que alcanza en ellas el esclerénquima.
- Esclerotesta.** Testa de consistencia dura.
- Esencialismo.** Manera de considerar la naturaleza que se remonta a los antiguos filósofos griegos Platón y Aristóteles. Se considera que, detrás de todo cuanto percibimos, se

esconde una realidad ideal o “esencia”. Existen dosis importantes de esencialismo en la filosofía de Linneo y en las nociones tipológicas de especie.

Esfenófitos. En sentido amplio, pteridófitos caracterizados por la presencia de micrófilas en verticilos, sifonostela caulinar, rizomas horizontales, tallos articulados, esporangióforos pel-tados y esporas con eláteres; generalmente homospóricos, pero con representantes fósiles heterospóricos (*Calamocarpon*). El único género viviente es *Equisetum*, pero hay un número elevado de fósiles paleozoicos, sobre todo las calamitáceas, que tuvieron porte arbóreo.

Espádice. Inflorescencia espiciforme con un eje más o menos carnoso sobre el que se disponen las flores, usualmente unisexuales. Habitualmente, este eje está envuelto por una gran bráctea o espata. Típica de las aráceas.

Espata. Gran bráctea que sostiene a una inflorescencia en espádice. A menudo la espata envaina y protege la inflorescencia.

Especiación. Formación de nuevas especies.

Especiación alocrónica. Reemplazamiento secuencial de especies a lo largo del tiempo.

Especiación alopátrica. Diferenciación de poblaciones que adquieren aislamiento reproductor (carácter de especie) en áreas geográficas separadas.

Especiación cuántica. Cambio evolutivo rápido desde una zona adaptativa hasta otra, a través de una zona no-adaptativa. Especiación rápida producida por una combinación de selección natural y deriva genética, implicando cierto grado de aislamiento espacial. Para muchos evolucionistas, evolución cuántica es sinónimo de saltacionismo o especiación a saltos (ver Ayala 2001).

Especiación estasmórfica. Formación de nuevas especies sin diferenciación morfológica.

Especiación estaspátrica. Formación de nuevas especies como resultado de redistribuciones cromosómicas que producen homocigotos con ventaja adaptativa en una parte concreta del área geográfica de la especie ancestral.

Especiación geográfica. Especiación alopátrica.

Especiación parapátrica. Especiación en la cual la segregación y diferenciación inicial de poblaciones divergentes tiene lugar en disyunción, pero el aislamiento reproductor definitivo se consigue después de un ajuste del areal. El resultado final es que las poblaciones llegan a estar separadas pero en contigüidad.

Especiación peripátrica. Origen de nuevas especies por modificación de poblaciones fundadoras aisladas en la periferia de la especie original.

Especiación reticulada. Formación de una especie nueva por hibridación de dos especies ancestrales.

Especiación simpátrica. Adquisición de mecanismos de aislamiento reproductor sin que exista aislamiento geográfico: las especies implicadas solapan sus áreas de distribución.

Especie. Grupo de organismos con reconocimiento formal de distinción de otros grupos. Tipo de categoría taxonómica inferior al género. Unidad básica de clasificación biológica.

Especie biológica. Grupo de poblaciones u organismos interfértiles y genéticamente aislados de otros grupos similares por uno o más mecanismos de aislamiento reproductor.

Especie compuesta. Especie politípica.

Especie cronológica. Especie que se define sobre un intervalo geocronológico, es decir, que reemplaza a otra en una línea filética con un componente temporal establecido.

Especie ecológica. Grupo de poblaciones o ecotipos con capacidad de intercambio genético en su interior sin que haya pérdida de vigor o fertilidad, pero con una menor capacidad de intercambio respecto a los miembros de otros grupos. Puede solaparse con el concepto biológico de especie.

Especie evolutiva. Linaje, grupo unitario de organismos en el sentido de su papel evolutivo. Equivalente a la especie biológica contemplada en el tiempo evolutivo. A veces, tiene el mismo significado que especie cronológica.

Especie genética. Conjunto genético que se reproduce asexualmente durante la replicación y genera fenotipos (organismos) que pueden reproducirse sexualmente para producir nuevas combinaciones de genes.

Especie linneana. Especie taxonómica.

Especie morfológica. Concepto de especie basado exclusivamente en rasgos morfológicos, sin consideración de otros factores biológicos.

Especie paleontológica. Especie cronológica.

Especie politípica. Concepto multidimensional: especie que comprende varias subespecies o variantes geográficas.

Especie taxonómica. Especie basada en la similitud que determina un procedimiento taxonómico. En los últimos años, hace referencia sobre todo a las especies determinadas por procedimientos de taxonomía numérica.

Especie tipológica. Grupo de organismos reunidos en torno a un plan morfológico común, con énfasis en la condición de invariabilidad de dicho plan

Espeleotema. Estructura formada en el interior de una cueva por consolidación de minerales secundarios, como es el caso de las estalagmitas y estalactitas. Los minerales implicados más frecuentes son la calcita, el aragonito y el yeso.

Espermacio. Gameto masculino diminuto, no flagelado.

Espermatangio. En rodoficeas, célula que produce el espermacio.

Espermatozoide. Gameto masculino móvil, generalmente por flagelos.

Espermogonio. Estructura que produce espermacios en las royas.

Espiga. Inflorescencia de tipo racemoso simple en la que las flores son sésiles, es decir con pedicelo inexistente o inconspicuo).

Espiguilla. Inflorescencia básica y típica de las gramíneas. Consiste en una pequeña espiga formada por un eje corto sobre el que se disponen dos brácteas estériles (glumas) que rodean a varias flores bracteoladas.

Espirilo. Bacteria con forma espiralada.

Espora. Célula reproductora vegetal, capaz de dar lugar a un nuevo individuo, sola o tras la fusión con otra espora. Se

- puede producir meiótica (meióspora) o mitóticamente (gonidio).
- Esporangio.** Estructura que contiene esporas.
- Esporangióforo.** Estructura portadora de esporangios.
- Esporocarpio.** Grupo de esporangios contenidos en un indusio (Salviniales) o en una pinna endurecida (Marsileales).
- Esporófilo.** Estructura de origen foliar sobre la cual aparecen esporangios o que se modifica para contenerlos.
- Esporófito.** Generación productora de esporas.
- Esporopolenina.** Sustancia politerpénica de gran resistencia a la degradación físicoquímica y bacteriana, que forma parte de la pared de granos de polen y esporas.
- Esquizocarpio.** Fruto derivado de un ovario sincárpico y plurilocular en el que los lóculos se desmembran en la madurez en unidades denominadas mericarpos.
- Estambre.** Unidad del órgano reproductor masculino de una flor que porta los sacos polínicos. Consiste en una antera, por lo general bilobulada, dispuesta sobre un estipe (filamento).
- Estaminodio.** Estambre estéril, generalmente modificado en su morfología o fuertemente reducido.
- Estasis.** Período de cambio pequeño o apenas discernible dentro de un linaje. Elemento sustancial de los modelos puntuacionistas.
- Estatósporas.** Zigotos o formas enquistadas con sílice de algunas crisofíceas (silicoflagelados).
- Estela.** Porción interna del tallo y de la raíz, de forma aproximadamente cilíndrica, que contiene los haces conductores. Cilindro central.
- Estepa.** En un sentido geobotánico, es un término muy amplio que incluye diversos tipos de formación vegetal, siendo frecuente –pero no universal- la abundancia de gramíneas. Por lo general, dominada por hierbas o arbustos de porte bajo y sometida a condiciones de estrés hídrico, de origen climático o edáfico.
- Esterigma.** En algunos basidiomicetos, cada uno de los divertículos en que remata el basidio, en el ápice de los cuales se insertan las basidiósporas.
- Estigma.** Superficie receptiva del gineceo.
- Estilo.** Estructura que, en el gineceo, comunica el ovario con el estigma.
- Estilopodio.** Porción basal acrescente de los estilos de las umbelíferas y las araliáceas.
- Estipitado.** Provisto de un eje o estipe.
- Estípula.** Apéndice foliar generalmente situado en la base del pecíolo de algunas hojas.
- Estolón.** Brote lateral, más o menos delgado, a menudo muy largo, que nace de la base de los tallos, tanto si se arrastra por la superficie del suelo como si se desarrolla debajo de él, y que, enraizando y muriendo en las porciones intermedias, engendra nuevos individuos y propaga vegetativamente la planta.
- Estoma.** Fisura intercelular diminuta de la epidermis, flanqueada por las células oclusivas.
- Estrategias demográficas.** Todo lo que condiciona la evolución cuantitativa de las poblaciones; tasa de fecundidad, tasa de mortalidad, edad de la madurez sexual, duración de la vida.
- Estrategia K.** Es la practicada por los organismos que viven en condiciones estables, en las que la selección favorece las bajas tasas de fecundidad y mortalidad, el alargamiento de la duración de la vida, la reproducción más tardía y el incremento del tamaño. Es una estrategia de poblaciones estacionarias, estabilizadas, en las que la selección favorece la eficacia.
- Estrategia r.** Estrategia de ocupación en entornos con condiciones variables, aleatorias. La selección favorece las tasas de reproducción elevadas, la reproducción precoz, la duración de la vida corta, el tamaño pequeño en los individuos; la mortalidad es importante. El incremento de la productividad se realiza a expensas de un importante desperdicio de materia viva.
- Estratigrafía.** Estudio de las rocas estratificadas en términos de tiempo y espacio.
- Estrés.** Factor ambiental que restringe el crecimiento y la reproducción de un organismo o población, o causa un cambio potencialmente adverso en un organismo o sistema biológico. Cualquier factor que altera el equilibrio de un sistema.
- Estróbito.** Cono. Grupo o agregado laxo de esporofilos y de sus brácteas asociadas, como las piñas de los pinos.
- Estroma.** Trama del cloroplasto. En micología, dicese del cuerpo micélico formado de hifas estrechamente entrelazadas.
- Estromatolito.** En sentido general, estructura sedimentaria biogénica, fósil o reciente. En un sentido más concreto, estructura laminada, en montículo, construida sobre largos períodos de tiempo por sucesivas capas o mallas de cianobacterias que atrapaban material sedimentario. Los estromatolitos se encuentran en aguas someras marinas de regiones cálidas. Algunos están en proceso de formación actual, como los de la Bahía del Tiburón, en Australia occidental. Se conocen estromatolitos fósiles desde el Precámbrico Inferior.
- Estructura poblacional.** Composición de una población en relación con la edad y el sexo de los individuos componentes.
- Etalio.** Esporóforo bastante grande de algunos mixomicetos, que se cree originado por fusión completa de varios esporangios.
- Eubacterias.** Uno de los reinos primarios de organismos vivientes que engloba a la mayor parte de las bacterias, excluyendo las arqueobacterias.
- Eucariotas.** Organismos cuyas células poseen un núcleo diferenciado (protistas, hongos, plantas, animales). En el interior de una célula eucariótica hay varios orgánulos que desempeñan diferentes funciones, como las mitocondrias, los ribosomas y – en las células vegetales- los cloroplastos.
- Eudicotiledóneas.** Clado de angiospermas caracterizado por un tipo de polen con tres aperturas localizadas simétricamente, o un tipo derivado de éste.
- Eugenesia.** Afirmación de que la reproducción selectiva es el sistema apropiado para mejorar la humanidad.
- Euglenófitos.** Grupo de protistas eucarióticos, generalmente unicelulares (raras veces coloniales), sin reproducción

- sexual conocida, morfológicamente complejos, de los cuales 2/3 son heterotróficos, la mayoría dulceacuícolas, flagelados, a veces con plastos incoloros; o con plastos fotosintéticos que contienen clorofilas a y b, y están rodeados por tres membranas. Tradicionalmente clasificados como algas; en las clasificaciones modernas suelen presentarse como protozoos.
- Eurasia.** Supercontinente septentrional formado tras la ruptura de la Pangea en el Mesozoico.
- Eusporangio.** Esporangio cuya pared tiene varias capas de células.
- Eustasia.** Cambio global del nivel del mar debido a movimientos tectónicos o al crecimiento o fusión de los glaciares (glacio-eustasia).
- Eustela.** Disposición cilíndrica del xilema y del floema primarios, en haces independientes, separados por tejido parenquimático.
- Eustigmatofíceas.** Grupo de algas eucarióticas unicelulares caracterizadas por la presencia de un estigma extraplasmático y violoxantina.
- Eutrófico.** Organismo que vive en un medio acuático rico en nitrógeno y fósforo, neutro o ligeramente alcalino, lo cual es favorable para la colonización vegetal por algas, angiospermas acuáticas y freatófitos marginales.
- Eutrofización.** Enriquecimiento en nutrientes de una masa de agua, teniendo como consecuencia un decremento de la concentración de oxígeno.
- Evaporita.** Roca sedimentaria que se forma por precipitación de sales durante la evaporación en salinas, llanuras supramarales y lagos salinos. El yeso, la halita y la anhidrita son componentes comunes de este tipo de rocas.
- Evolución.** Numerosas acepciones. Proceso general del cambio en poblaciones y especies a lo largo del tiempo geológico, considerado como un hecho científico establecido. Historia concreta del "árbol" o "arbusto" de la vida y el origen de grupos diversos o filogenias, interpretado a partir del registro fósil y los estudios experimentales.
- Evolución braditélica.** Evolución con tasa de cambio muy lenta.
- Evolución convergente.** Proceso por el que dos o más líneas independientes de desarrollo evolutivo dan resultados finales de aspecto similar.
- Evolución difusiva.** Conlleva en una fase inicial de radiación que consiste en la ocupación rápida de nichos ecológicos vacíos bajo presiones de selección muy bajas, de manera que se explora un espectro muy amplio de posibilidades morfológicas. A continuación, comienza a actuar la selección natural, eliminando buena parte de las formas producidas inicialmente y aumentando la variación interna dentro de los grupos exitosos. Este modelo resulta aplicable a la evolución inicial de los espermatófitos desde el Devónico Superior hasta el Carbonífero Inferior.
- Evolución emergente.** Aparición de rasgos completamente novedosos o impredecibles en un sistema biológico por redistribución de las potencialidades morfogenéticas subyacentes.
- Evolución en mosaico.** Cambio de componentes diferentes del fenotipo (por lo general, rasgos adaptativos) en tiempos diferentes o con una tasa evolutiva diferente. Transformación de caracteres en ausencia de armonía temporal.
- Evolución lineal.** Ortogénesis.
- Evolución neutral.** Acumulación de mutaciones heredables que no afectan a la aptitud. El desarrollo del modelo teórico se debe a Motoo Kimura, el cual se basó en la observación de que la mayor parte del polimorfismo molecular era selectivamente neutro, es decir, no producía efectos en la capacidad de supervivencia y reproducción de los individuos.
- Evolución reiterativa.** Aparición repetida de estructuras similares o paralelas en el desarrollo de una misma línea principal. Se relaciona con procesos de control morfogenético ejercidos por genes reguladores.
- Evolución reticulada.** Evolución que depende del entrecruzamiento reiterado entre muchos linajes produciendo una red de relaciones, normalmente implicando especies aloploidoides. Las anastomosis de la red representan los puntos de hibridación.
- Evolución transespecífica.** Macroevolución.
- Exaptación (exadaptación).** Rasgo orgánico sin función adaptativa. Fenómeno a través del cual una estructura, aparentemente inútil en un momento determinado, llega a adquirir una función determinada en el curso del tiempo evolutivo. Tiene cierto parecido conceptual con "preadaptación". Sugiere que cada especie es el resultado de una historia particular y única, impredecible en todo momento.
- Exarco.** Xilema primario de diferenciación centripeta.
- Exina.** Capa externa de la pared del grano de polen, generalmente muy resistente a la degradación fisicoquímica y bacteriana. Aparece también como capa esporal en musgos, por debajo de la perina.
- Exocarpo.** Capa más externa de la pared de un fruto.
- Exón.** En el cromosoma de eucariotas, sección del DNA de un gen que contiene el código para la fabricación de una secuencia específica de aminoácidos. En muchos genes, entre los exones que codifican los aminoácidos de toda una molécula de proteína, hay intercalados segmentos no codificadores, que se llaman intrones.
- Exóspora.** Espora que se forma en la parte apical de una célula.
- Exosporio.** Capa externa de la pared de algunas esporas.
- Extinción.** Proceso de desaparición o muerte de todos los miembros de un taxon o clado.
- Extinción en masa (extinción masiva).** Existencia de intervalos relativamente cortos de tiempo geológico, durante los cuales tiene lugar una extinción de un porcentaje elevado de taxa con diversidad elevada y distribución geográfica amplia. La extinción en masa diferiría de la extinción a nivel de especie en que el nivel taxonómico sería más elevado, es decir, afectando a familias o incluso órdenes, por lo cual implica pérdidas notables de biodiversidad que se pueden considerar rápidas en comparación con la vida media de los taxa en cuestión.
- Extrorsa.** Antera con dehiscencia hacia la parte externa de la flor.

- Facies.** Conjunto total de las características que reflejan las condiciones ambientales bajo las que una roca dada se formó o fue depositada.
- Fagocitosis.** Internalización de partículas sólidas por una célula a través de vesículas membranosas.
- Fagotrófico.** Que ingiere partículas de alimento sólido.
- Falsabilidad.** Posibilidad de que un sistema científico sea refutado por la experiencia.
- Familia.** Uno de los niveles intermedios de la clasificación de organismos, formado por un conjunto de géneros emparentados.
- Familia de genes.** Conjunto de genes que tienen un origen evolutivo común por multiplicación génica y que presentan diferenciación funcional.
- Fanerógama.** Planta con semillas, espermatófito.
- Faneroplasmodio.** Plasmodio granular, con frecuencia grande, fácilmente visible, de algunos mixomicetos (fisariales).
- Fase imperfecta.** Fase conidial o anamórfica de un ascomiceto.
- Fecundación.** Fusión de dos células sexuales para producir un cigoto, a partir del cual se desarrolla un nuevo organismo.
- Felógeno.** Capa de cámbium que se origina en las capas más externas del tronco de las plantas leñosas, generalmente en un anillo completo alrededor de las capas internas. Las divisiones del felógeno producen corcho hacia fuera y felodermis hacia el interior. Cámbium, felógeno y felodermis forman en su conjunto la peridermis; capa impermeable que protege a los tejidos internos cuando el tronco se va ensanchando y éstos se rajan.
- Fenética.** Sistema de clasificación de los seres vivos basada exclusivamente en similitudes y diferencias estructurales.
- Fenograma.** Diagrama habitual en los estudios fenéticos.
- Fenología.** Estudio de los fenómenos biológicos acomodados a cierto ritmo periódico, como la brotación, la floración, la maduración de los frutos, etc.
- Fenotipo.** Conjunto de los caracteres de un organismo que son la expresión del programa genético tratado por los mecanismos del desarrollo y sometido a las restricciones de la selección.
- Feofíceas (algas pardas).** Grupo de heterocontófitos filamentosos, pseudoparenquimatosos o parenquimáticos, a veces con vesículas aeríferas (sargazos), con laminarina, fucoxantina, pared celular de celulosa con una capa mucilaginosa externa de alginatos y fucoídano, a veces acumulando carbonato cálcico. La mayoría son marinas, muy a menudo bentónicas.
- Fibonacci (Series de).** Secuencia numérica denominada así por el matemático italiano Leonardo Fibonacci. Cada número es la suma de los dos números precedentes. Las series de Fibonacci son relevantes en botánica en el caso de ciertas disposiciones espiraladas como las de las hojas, las flores en los capítulos de asteráceas, las escamas en los conos de algunas gimnospermas o los frutos de algunas infrutescencias.
- Fibra.** Célula de sostén, alargada, aguda, de paredes gruesas, generalmente muerta. Junto con las esclereidas, constituyen el esclerénquima.
- Fíbula.** En los basidiomicetos, divertículo que formándose en el flanco de una hifa basidiógena, se dirige hacia su base, encorvándose hasta ponerse en contacto con ella, para formar a modo de una hebilla con su pasador, y acaba por unirse con la propia hifa. La formación de fíbulas precede a la basidiogénesis.
- Fick, Ley de.** Principio biofísico que establece que el tiempo para que las moléculas pequeñas se difundan pasivamente a través de células vivas se incrementa con el cuadrado de la distancia que ha de ser cubierta.
- Ficobilina.** Pigmento unido a una proteína, típico de cianófitos y rodófitos.
- Ficobilisoma.** Gránulo diminuto de ficobilina, presente sobre la superficie de los tilacoides.
- Ficobionte.** Componente algal de un líquen.
- Ficocianina.** Pigmento (ficobilínico) azul, típico de cianobacterias y rodófitos.
- Ficoeritrina.** Pigmento (ficobilínico) rojo, típico de cianobacterias y rodófitos.
- Ficoma.** Estado vegetativo inmóvil de un alga.
- Fijismo.** Teoría que afirma que las especies no cambian, que los seres vivos que habitan la Tierra fueron creados tal como son ahora.
- Filamento.** Estipe que sostiene a la antera.
- Filántero.** Androceo con estambres de filamento linear.
- Filicófitos.** Pteridófitos caracterizados por la presencia de megáfilas, generalmente con nervation dicotómica, desarrollo circinado y xilema primario mesarco. Sus componentes innovadores, desde el punto de vista evolutivo, son la eustela, la megáfila, el leptosporangio y las esporas monoletas.
- Filogenia molecular.** Clasificación filogenética de los organismos según sus características moleculares, típicamente basada en las secuencias de los aminoácidos en las proteínas o en las secuencias de los nucleótidos en el DNA que se encuentra en los plastos, mitocondrias y genoma nuclear.
- Filogenia.** Historia evolutiva de los linajes y grupos de organismos.
- Filotaxis.** Disposición de las hojas sobre el tallo.
- Fitogeografía.** Estudio de la distribución de las plantas.
- Fitolito.** En sentido amplio, fósil vegetal. Generalmente, hace referencia a pequeñas partículas de sílice encontradas en las paredes celulares de algunas plantas. Suelen fosilizar y son indicadores estratigráficos y cronoclimáticos de extraordinario valor.
- Fitoplancton.** Componente vegetal del plancton (predominan las diatomeas y los dinoflagelados).
- Fitosociología.** Estudio de la vegetación, incluyendo sus aspectos de organización, interdependencia, desarrollo, distribución geográfica y clasificación de comunidades vegetales.
- Flabelado.** En forma de abanico.
- Flagelo barbulado.** Flagelo con apéndices filiformes (mastigonemas).
- Flagelo.** Extensión filiforme del protoplasma, cuyo movimiento propulsa la célula. Los flagelos procarióticos se mueven desde la base. En cambio, los eucarióticos tienen movimiento propio.

- Floema.** Tejido de las plantas vasculares encargado de conducir y distribuir azúcares y otros productos de la fotosíntesis a todo el organismo.
- Floema primario.** Floema derivado del procámbium.
- Floema secundario.** Floema derivado del cámbium vascular.
- Flor.** Conjunto de órganos relacionados con la reproducción sexual en angiospermas.
- FLORICAULA/LEAFY (LFY).** Complejo génico homeótico clonado inicialmente para *Antirrhinum* y *Arabidopsis* y estudiado después en otras angiospermas, gnetales, coníferas, *Ginkgo* y cícadas (Frohlich & Parker 2000). LFY existe como copia simple en todas las angiospermas y doble en las gimnospermas (el parólogo es NEEDLY, simplificado Ndly), y se expresa en los primordios foliares y caulinares a nivel apical. Su expresión puede verse afectada por varios factores, algunos de los cuales determinan el desarrollo de flores.
- Flósculo.** Flor regular y tubular en la familia asteráceas.
- Flujo génico.** Introducción de genes en una población, debido a emigrantes recibidos de otra.
- Folículo.** Fruto dehiscente de origen unicarpelar, que se abre por la sutura carpelar.
- Foliolo.** Cada uno de los limbos de una hoja compuesta.
- Foraminíferos.** Grupo de protozoos ameboides, generalmente marinos, en los cuales la célula está protegida por un caparazón compuesto de una a muchas cámaras, cuya estructura y composición es de gran importancia en la clasificación. Se conocen muchos grupos fósiles y tienen gran importancia bioestratigráfica.
- Fósil.** Cualquier evidencia, directa o indirecta, de vida pretérita.
- Fósil guía.** Fósil cuya aparición permite reconocer la presencia de zonas atribuibles a una zona.
- Fósil viviente.** Organismo que ha persistido, esencialmente sin cambios, desde su aparición.
- Fotoautotrófico.** Que utiliza energía luminosa para sintetizar protoplasma a partir de compuestos orgánicos.
- Fotoperíodo.** Fase luminosa de un ciclo del tipo luz-oscuridad.
- Fotorrespiración.** Proceso del metabolismo vegetal que implica la entrada de oxígeno y la liberación de CO₂ en condiciones de exposición luminosa.
- Fotosíntesis.** Término que designa la serie de reacciones metabólicas que tienen lugar en ciertos organismos autótrofos por las que se sintetizan compuestos orgánicos mediante la reducción de dióxido de carbono, usando energía absorbida por clorofilas a partir de la luz solar.
- Fragmobasidio.** Basidio septado, con uno o más tabiques transversales o longitudinales.
- Fragmoplasto.** Zona de fibras, con una placa celular, que se halla entre dos núcleos telofásicos; un mecanismo de citocinesis.
- Freatófito.** Planta que vive sobre suelos comúnmente inundados o asociados a niveles freáticos altos, como los que se dan en márgenes de cuerpos de agua, fondos de rambla, áreas endorreicas, etc.
- Frecuencia de mutación.** Proporción de alelos mutantes en una población.
- Frente Polar.** Límite principal entre las masas de aire polar y tropical, a lo largo del cual se forman borrascas en las latitudes medias, especialmente sobre los océanos. Su posición ha variado en el curso de la dinámica glaciario-interglaciario.
- Fronde.** Se suele emplear para caracterizar las hojas de los helechos y algunas estructuras foliares reducidas o atrofiadas como en las lemnáceas.
- Frústulo.** Pared celular silicificada de las diatomeas.
- Fruto.** En sentido amplio, la estructura en el interior de la cual se encuentran las semillas maduras de angiospermas. Por lo general se origina a partir del ovario fecundado y maduro, pero a veces en su configuración final intervienen otras partes como el cáliz, receptáculo, hipanto, etc.
- Fucoxantina.** Xantofila producida por crisófitos y otros grupos de algas.
- Fundadora (población).** Término utilizado por E. Mayr para designar un grupo de individuos en número variable separado de una gran población-cepa y que va a colonizar un nuevo entorno. El grupo puede ser el origen de una nueva población a partir de la cual podrá formarse una nueva especie (especiación alopátrica).
- Funiculo.** Filamento o cordón que une los primordios seminales a la placenta.
- Gaia, Hipótesis de.** El término *Gaia*, nombre griego antiguo de la diosa Tierra, se ha aplicado a una nueva hipótesis sobre la manera en que nuestro planeta sustenta la vida. La controvertida idea fue desarrollada en la década de los 70 por dos científicos ingleses: James Lovelock, experto en química orgánica, y Lynn Margulis, bióloga. Se considera que nuestro planeta no es una simple roca que cruza el espacio, sino un sistema sensible que actúa de acuerdo con sus propias leyes para sostener, desarrollar y preservar la vida.
- Gábulo.** Estróbilo redondeado, carnoso e indehiscente que encierra unas pocas semillas en su interior. Típico de enebros y sabinas (*Juniperus*).
- Gametangio.** Estructura que contiene o produce gametos.
- Gameto.** Célula sexual, con una dotación cromosómica haploide.
- Gametófito.** Generación haploide.
- Gamopétala.** Flor o corola con los pétalos soldados.
- Geitonogamia.** Fecundación entre flores diferentes del mismo individuo.
- Gemación.** Abstricción de protuberancias celulares que conduce a la multiplicación, en ciertas levaduras.
- Gen.** Segmento específico del DNA que controla estructuras y funciones celulares. Unidad funcional de la herencia. Secuencia de bases de DNA que usualmente codifican para una secuencia polipeptídica de aminoácidos.
- Gen egoísta, El.** Popular y controvertido libro (*The Selfish Gene*) del inglés Richard Dawkins (1976), que recalca los aspectos genéticos de la evolución. La evolución se reduce a que la frecuencia de los genes aumente constantemente en el acervo génico de una población. Los genes, escribe Dawkins, "pulan en inmensas colonias, a salvo en el interior de torpes robots, separados herméticamente del mundo exterior al que manipulan por control remoto. Están en ti y en mí: nos han creado en cuerpo y mente, y su preservación es la última razón

- de nuestra existencia...nosotros, los organismos individuales, somos sus máquinas de supervivencia".* Muchos críticos piensan que las imágenes de Dawkins son reduccionistas hasta niveles absurdos, una caricatura del estudio biológico del comportamiento. En cualquier caso, se trata de una visión determinista de la evolución.
- Género.** Conjunto de especies estrechamente emparentadas. La primera parte del nombre científico de una especie corresponde al género.
- Genética de Poblaciones.** Estudio de las frecuencias génicas y presiones de selección a nivel de poblaciones.
- Genoma.** Contenido genético de los cromosomas. Cantidad total de información genética de la población de una especie.
- Genotipo.** Constitución genética de un organismo individual.
- Geocronología.** Determinación de los intervalos de tiempo en una escala geológica mediante métodos de datación absoluta o relativa.
- Gerontomorfosis.** Cambio evolutivo que resulta de modificaciones y adaptaciones de las estructuras adultas.
- Gimnospermas.** Espermatófitos no angiospérmicos, es decir, plantas con semillas, pero sin carpelos.
- Gineceo.** Conjunto de los órganos femeninos de la flor.
- Ginkgófitos.** Grupo de gimnospermas zoidogámicas, con leño similar al de las coníferas, cuyo único representante actual es *Ginkgo biloba*.
- Ginodioecia.** Modalidad de poligamia en la que unos pies tienen flores hermafroditas y otros pies las tienen femeninas.
- Ginóforo.** Pedicelo de un carpelo o gineceo. Esta misma estructura recibe el nombre de carpóforo cuando soporta el fruto desarrollado de dicho gineceo.
- Ginostegio.** Androceo sinántero de las asclepiadáceas, en el que los conectivos se solapan para cerrar la parte apical de la región reproductora.
- Ginostemo.** Estructura floral que resulta de la soldadura del androceo y del gineceo, como en las orquídeas y las aristolóquias.
- Ginostróbil.** Estróbil o cono femenino.
- Gipsófilo-a.** Con afinidad por suelos yesosos.
- Girogonito.** Oogonio calcificado de carófitas.
- Glaucófitos.** Grupo de algas eucarióticas unicelulares o coloniales, dulceacuícolas, sin reproducción sexual conocida, con cianelas (resultantes de la endosimbiosis primaria de una cianobacteria), clorofila *a*, ficobilinas y carotenoides.
- Gnetófitos.** Grupo de plantas tradicionalmente incluido entre las gimnospermas, que incluye los géneros *Ephedra*, *Welwitschia* y *Gnetum*. Presenta fuertes similitudes con las angiospermas, aunque sus relaciones filogenéticas con este grupo no están claras.
- Goldschmidt, Richard (1878-1958).** Brillante genetista heterodoxo partidario de la evolución a saltos. Su obra magna, "*The material basis of evolution*", escrita en Berkeley tras su exilio de la Alemania nazi, describió la existencia de saltos evolutivos a los que denominó "monstruos esperanzadores". Sus teorías mutacionistas han sido reconsideradas por Stephen Jay Gould.
- Gondwana.** Primer supercontinente del Hemisferio Sur, del que han derivado la Antártida, Sudamérica, África, Madagascar, India, Sri Lanka, Australia y Nueva Zelanda.
- Gonidio.** Célula reproductora asexual.
- Gonóclado.** Estructura fértil ancestral.
- Gould, Stephen Jay (1941-2002).** Conocido paleontólogo y divulgador científico sobre temas evolutivos. Profesor de la Universidad de Harvard y director de su Museo de Zoología Comparada hasta su reciente fallecimiento. Aunque se ha identificado estrechamente a Gould con la influyente idea de los equilibrios puntuados, el origen de este concepto se debe a Niles Eldredge, aunque después hubiera varios artículos conjuntos que desarrollaran o precisaran el modelo, debido al entusiasmo con que Gould acogió la idea de Eldredge.
- Gradualismo (gradualismo filético).** Principio según el cual todo cambio evolutivo, sea cual sea su amplitud, sólo puede producirse por adición de pequeños cambios dirigidos todos ellos en el mismo sentido. Es una de las proposiciones de base de la teoría sintética. A la idea de la evolución gradual se opone la evolución discontinua o saltacionismo, permitiendo el paso de una organización a otra sin etapas intermedias.
- Grano de polen.** Micróspora (en estado inmaduro) y microgametófito (cuando maduro) de las plantas con semillas.
- Gray, Asa (1810-1888).** Botánico y evolucionista norteamericano, defensor de Darwin y de la teoría de la selección natural. Por su vocación teológica, hizo un importante papel de mediador entre los darwinistas y el clero de la época. Es famoso por su serie de ensayos titulados *Darwiniana*.
- Grupo externo (outgroup).** En un análisis cladístico, taxón usado para resolver la polaridad de caracteres, el cual se supone que está menos relacionado con los taxa bajo estudio de lo que están estos entre sí.
- Grupos hermanos (sister groups).** En cladística, grupos que deben ser clasificados en el mismo rango taxonómico, es decir, en las dos líneas hijas/filiales/descendientes que resultan de la división de una única especie parental.
- Grypania.** Fósil eucariótico más antiguo, con una cronología de 2100-1900 Ma y rasgos que sugieren un alga verde unicelular sifonada próxima a las dasycladáceas.
- Guano.** Acumulación de excrementos de ave o murciélago para formar un depósito rico en fosfatos y nitratos. Existen casos de fosilización o preservación bajo condiciones de extrema aridez.
- Guarda (células).** Células dispuestas por parejas en torno al orificio de un estoma. Controlan el tamaño de la apertura y regulan parcialmente el flujo de gases entre la planta y el exterior.
- Gunflint.** Formación del sur de Ontario, Canadá, datada en torno a 1900 Ma, en la que se han reconocido en torno a 12 especies de organismos procarióticos, especialmente afines a las cianobacterias.
- Gyttja.** Depósito de fango orgánico que se acumula rápidamente y es característico de lagos eutróficos. Su naturaleza y características precisas varían dependiendo de los organismos productores involucrados, que pueden incluir algas microscópicas o angiospermas acuáticas.

- Hábitat.** Contexto ambiental de una especie.
- Hábito.** Porte de una planta.
- Hadeano.** Primera parte del Precámbrico.
- Haeckel, Ernst (1834-1919).** Anatomista y evolucionista alemán, autor de la ley biogenética: "la ontogenia recapitula la filogenia".
- Haldane, John Burdon S. (1892-1964).** Genético y biómetra en el University College de Londres. Probablemente una de las personalidades más peculiares de la historia del evolucionismo: culto, atrevido, provocador y en cierto modo pícaro. Innovador en el campo de la genética de poblaciones, pero también soldado condecorado durante la Primera Guerra Mundial. Autor de "*Daedalus*", la primera obra científica que trató la viabilidad científica de los "niños probeta".
- Halófilo-a.** Con afinidad por contextos salinos.
- Haplofase.** Estadio haploide de un ciclo vital.
- Haploide.** Organismo o estructura con dotación cromosómica simple.
- Haplostela.** Protostela cilíndrica, con el margen liso en sección transversal.
- Haplostémona.** Flor con un solo verticilo estaminal.
- Haptófitos.** Grupo de algas flageladas, coloniales o filamentosas, la mayoría marinas, con haptonema, a menudo con mixotrofia o fagotrofia, y plastos con cuatro membranas. Incluye los coccolitofóridos.
- Hardy-Weinberg, Equilibrio de.** Estado de una población panmíctica, sometida exclusivamente a las leyes de la transmisión mendeliana, en que las frecuencias génicas y genotípicas se mantienen constantes.
- Harmomegátia.** En palinología, fenómeno relativo a la posible acomodación del polen a los cambios de volumen de los granos.
- Haustorio.** Órgano succionador de una planta parásita, generalmente dentro de la planta hospedante de la que extrae sustancias nutritivas. En hongos parásitos, estructura hifal que penetra en los tejidos del huésped.
- Helechos.** Filicófitos.
- Heliófilo-a.** Con afinidad por ambientes soleados.
- Hemicriptófito.** Categoría biotípica referente a las plantas en que muere anualmente la parte aérea, y las yemas de reemplazo quedan aproximadamente a ras de suelo.
- Hemiparásito.** Parcialmente parásito, provisto de hojas verdes y de raíces absorbentes o haustorios.
- Hennig, Willi (1913-1976).** Zoólogo alemán considerado como el padre de la cladística. Argumentó que la taxonomía debe estar basada exclusivamente en la filogenia.
- Hepáticas.** Grupo de briófitos con esporófito simple, esporas con exosporio y endosporio, eláteres, protonema laminar muy reducido, gametófito lobulado, taloso o folioso (con filidios y anfigastros), con gametangios sobre gametangióforos. A diferencia de musgos y antoceros, carecen de cutículas y presentan los rizoides unicelulares.
- Herencia de las mezclas.** Mecanismo postulado en el siglo XIX, que considera que los factores hereditarios están en los fluidos corporales que se mezclan en el cigoto. Este mecanismo conduce a la desaparición de la variabilidad genética poblacional en pocas generaciones.
- Herencia mendeliana.** Mecanismo propuesto por Mendel, que postula que los factores hereditarios están en los cromosomas y mantienen su individualidad generación tras generación, combinándose en el cigoto según las reglas de la probabilidad y permitiendo el mantenimiento de la variabilidad genética.
- Hermafrodita.** Bisexual.
- Heterocariosis.** En micología, fenómeno relativo a la presencia de dos o más núcleos genéticamente diversos en una célula, por lo general como consecuencia de la anastomosis de hifas.
- Heterocárpico-a.** Relativo a la presencia de dos o más tipos de frutos, generalmente producidos sobre la misma inflorescencia, como ocurre en *Calendula*.
- Heterócito, heterociste.** Célula hialina de pared gruesa, propia de cianofíceas.
- Heteroclamídea.** Flor con los verticilos del perianto diferenciados en cáliz y corola.
- Heteroconto-a.** Dícese de las algas, hongos, zoósporas, etc, que tienen dos flagelos de distinta longitud, generalmente uno de ellos barbulado.
- Heterocontófitos.** Grupo amplio de algas eucarióticas que incluye las clases crisofíceas, diatomeas, rafidofíceas, eustigmatofíceas, xantofíceas y feofíceas. En las clasificaciones modernas, aparecen incluidos entre los cromistas o estramenopilos. Se caracterizan por la presencia de clorofilas a y c, xantofilas y carotenos, paredes de celulosa, acúmulo de cri-solaminarina y presencia de células flageladas heterocontas.
- Heterocronía.** En sentido amplio, alteración evolutiva del desarrollo embrionario.
- Heterofilia.** Que posee diferentes tipos de hojas.
- Heterogamético.** Individuo heterocigótico con respecto a los cromosomas sexuales.
- Heterómero.** En líquenes, dícese de aquel tipo de talo en que existe una diferencia neta entre los estratos ocupados por los gonidios y los que carecen de ellos.
- Heterosis.** Vigor híbrido, superdominancia. Superioridad selectiva de los heterocigóticos. Selección a favor de los heterocigóticos.
- Heterosporia.** Producción de megásporas y micrósporas.
- Heterostilia.** Presencia en una misma especie de flores con diferente longitud relativa de estilos y estambres. Se habla de distilia cuando hay flores longistilas y brevistilas y de tristilia cuando hay flores longistilas, medistilas y brevistilas.
- Heterotopia.** Cambio filético en la posición topológica de un proceso de desarrollo, tal como la aparición de un órgano en una localización novedosa.
- Heterótrico.** En algunas algas, talo formado por una porción postrada y filamentos erectos.
- Heterotrofia.** Nutrición basada en compuestos orgánicos, a diferencia de la nutrición autotrófica.
- Heterocigótico.** Individuo que contiene dos factores diferentes de un par de alelomorfos o de una serie alelomorfa.
- Hibridación.** Fecundación cruzada entre especies.

- Híbrido.** Producto de la reproducción sexual en la que los parentales se diferencian genéticamente.
- Hibridógeno.** De origen híbrido.
- Hidraspermia.** Tipo de reproducción extinta, característica de plantas con semillas provistas de lagenostoma. Una vez que los granos de polen se introducían en la cámara polínica, crecía el megagametófito y la columna central taponaba la entrada micropilar, al tiempo que la cámara polínica se rompía por su base permitiendo el acceso del polen a la región arquegonial.
- Hidrocoria.** Dispersión de frutos y/o semillas por el agua.
- Hidrófito.** Planta que vive en el agua.
- Hidrogamia.** Polinización por el agua.
- Hidroide.** Célula conductora de agua, en los musgos.
- Hierba.** Planta que no presenta tejidos leñosos persistentes y suele morir al final de la estación de crecimiento, o bien soporta el invierno por medio de órganos subterráneos, como bulbos, tubérculos, rizomas, etc.
- Hifa.** Rama del micelio de hongos lisotróficos.
- Higrófito.** Planta que vive en un ambiente con saturación de agua atmosférica.
- Himenio.** En micología, capa fértil compuesta de ascos o basidios.
- Hipanto (hipantio).** Receptáculo floral prolongado en forma de copa.
- Hiperciclo.** Red compleja de procesos químicos que mutuamente se refuerzan, hasta que se alcanza un punto en el que el proceso completo crea un ambiente molecular que expande su capacidad sintética para producir moléculas más complejas.
- Hiper morfosis.** Modalidad de peramorfosis: extensión filética de la ontogenia más allá de la terminación del ancestro, por lo cual los estadios del adulto ancestral representan estadios preadultos del descendiente. En muchos casos, el retraso en la aparición de la madurez sexual permite que el desarrollo prosiga durante más tiempo; por ello, el adulto tendrá un tamaño mayor y una morfología "hiperadulta".
- Hipobraditelia.** Evolución cuya tasa de cambio es excepcionalmente baja, como en las cianobacterias, que han permanecido sin cambios sustanciales desde el Proterozoico.
- Hipocótilo.** Porción del eje comprendida entre el nudo de los cotiledones y la raíz primaria.
- Hipogeo.** Modo de germinación en la cual los cotiledones no se elevan, sino que permanecen dentro de la semilla, en el suelo. Hongo que produce sus esporóforos bajo tierra.
- Hipógina.** Flor con ovario súpero.
- Hipostasis.** Interacción de genes no alélicos en la cual un gen (gen hipostático) es bloqueado por la expresión de otro de un locus diferente (gen epistático).
- Hipotalo.** Capa inferior del talo líquénico, de color negruzco, que produce las rizinas. Capa delgada que se forma bajo el cuerpo fructífero de ciertos mixomicetos.
- Hipoteca.** Valva menor del frústulo de una diatomea.
- Hipotecio.** Capa subhimenial que se prolonga lateralmente formando la pared del apotecio.
- Histonas.** Proteínas que existen en los núcleos celulares de los eucariotas y que participan en la organización del complicado sistema de plegado y enrollado del DNA en los cromosomas.
- Histicósporas.** Quistes fósiles de dinoflagelados.
- Hoja.** Órgano aéreo nacido lateralmente de un tallo, que constituye el follaje de la planta. Su función principal es la elaboración de sustancias nutritivas mediante la fotosíntesis.
- Holártica.** Especie propia del reino floral que lleva el mismo nombre, e incluye la totalidad de las regiones templadas y frías del hemisferio septentrional.
- Holismo.** Perspectiva epistemológica que sostiene que todas las entidades físicas y biológicas forman un sistema unificado con leyes propias que no resultan de la suma de los mecanismos que actúan a nivel de las partes constituyentes. Se opone a reduccionismo.
- Holobasidio.** Basidio constituido por una sola célula, no septada, de forma variable.
- Holoceno.** Época geológica más reciente; parte del Cuaternario que abarca los últimos 10.000 años aproximadamente.
- Homeostasis.** Regulación por un organismo de todos los aspectos de su medio interno de modo que sus procesos fisiológicos puedan realizarse en condiciones óptimas.
- Homeóticos, genes.** Tienen un importante papel en el control del desarrollo inicial y de la diferenciación de los organismos eucariontes. Por el sistema de activar o desactivar, determinan la dirección del desarrollo de un determinado órgano o de regiones del cuerpo.
- Homoclamídea.** Flor con los verticilos del perianto indiferenciados, o sea, de color, tamaño y consistencia similares y constituyendo, por tanto, un perigonio en el que cada una de las piezas se denomina tépalo.
- Homología.** Dos estructuras se consideran homólogas cuando se heredan de un ancestro común el cual poseía esa estructura. Puede resultar difícil de determinar cuando la estructura se ha modificado.
- Homoplasia.** Similitud estructural debida a paralelismo o evolución convergente más bien que a la presencia de un ancestro común.
- Homosporia.** Producción de un solo tipo de esporas.
- Homozigótico.** Individuo que contiene dos factores idénticos de un par de alelomorfos o de una serie alelomorfa.
- Hongos.** Grupo heterogéneo de eucariotas heterótrofos, unicelulares o talofíticos; saprófitos, parásitos o simbioses; con células vegetativas y/o esporas de paredes celulares glucídicas rígidas (quitina y alfa-glucanos), o sin paredes (endobiontes) y grandes vacuolas, acumuladores de glucógeno, raramente micolaminarina; con una eficaz dispersión por medio de esporas, la mayoría con un cuerpo vegetativo filamentosos dotado de una gran capacidad de transporte interno de sustancias.
- Hongos ameboides (fagotróficos o mucilaginosos).** Grupo heterogéneo de organismos protozoicos, con un aparato vegetativo desnudo, fagotrófico, ameboides y plurinucleado (plasmodio), esporas y cistes con paredes de celulosa y diferentes tipos de esporocarpos (esporangios, plasmodiocarpos, etalios, etc). Se trata de organismos ameboides que se

- han adaptado a la dispersión de las esporas por el aire. Este rasgo los ha llevado a formar parte de las clasificaciones fúngicas tradicionales. Incluyen los mixomicetos, acrasiomycetos, plasmodióforomicetos y dictiosteliomicetos.
- Hongos lisotróficos.** Grupo artificial de organismos convergentes en la lisotrofia y el talo filamentosos, que incluye los pseudohongos y los hongos verdaderos.
- Hongos verdaderos.** Organismos lisotróficos con un talo constituido por filamentos más o menos ramificados, pared celular de quitina, sin formas móviles, o cuando las hay, con un sólo flagelo, mitocondrias con crestas aplanadas, síntesis de lisina por la vía del ácido alfa-aminoadípico (AAA) y ciclo haplonte o haplo-dicarionte con meiosis zigótica. Esencialmente incluyen los quitridiomycetos, zigomicetos, ascomycetos (incl. deuteromicetos) y basidiomicetos.
- Hooker, Joseph Dalton (1817-1911).** Excelente botánico y evolucionista, primero admirador y luego amigo íntimo de Darwin. Llegó a ser director del Jardín Botánico de Kew.
- Hormogonio.** Fragmento (generalmente móvil) de un tricoma de una cianofícea, que puede desarrollarse y dar lugar a un nuevo tricoma.
- Horotelia.** Desarrollo filogenético a un ritmo medio, ni retardado ni rápido.
- Huxley, Julian Sorell (1887-1975).** Biólogo evolucionista y nieto de Thomas Henry Huxley. Contribuyó de manera influyente a elaborar la teoría sintética de la evolución, a través de su libro "*Evolution: the modern synthesis*" (1942).
- Huxley, Thomas Henry (1825-1895).** Biólogo y paleontólogo evolucionista, amigo y combativo defensor de Darwin. Fue un vigoroso e ingenioso escritor y un polemista a quien gustaba luchar con obispos y científicos hostiles para consolidar la biología evolucionista. Era especialista en anatomía comparada de vertebrados.
- Imbricado.** Solapado o empizarrado, como las tejas de un tejado.
- Inaperturado.** Grano de polen que carece de aperturas.
- Incompatibilidad.** Incapacidad para la consecución de la autogamia o la allogamia como resultado de factores estructurales, fisiológicos o genéticos.
- Indehiscente.** Fruto que no se abre espontáneamente para liberar las semillas.
- Indumento.** Conjunto de pelos, escamas, glándulas, etc., que cubre la superficie de un órgano de la planta.
- Indusio.** En los helechos, órgano protector de los esporangios que consiste en una lámina originada directamente de la fronde y de forma muy diversa, dependiendo de los géneros.
- Inercia.** En dinámica ecológica, capacidad de un sistema para resistir inalterado ante las perturbaciones externas.
- Ínfero.** Ovario que se encuentra inmerso en el tálamo floral. Por lo general, el resto de estructuras florales se insertan por encima del mismo.
- Inflorescencia.** Sistema en que se desarrollan y disponen las flores.
- Infrutescencia.** Conjunto de frutos derivados de una inflorescencia.
- Interstadial.** Episodio climático cálido en el seno de una fase glacial. Tiene menor duración que un interglacial.
- Interglacial.** Período cálido entre dos fases glaciares.
- Intina.** Capa interna de la pared del grano de polen y algunas esporas (musgos).
- Introgresión.** Entrada de genes de una especie en el contingente génico de otra, generalmente por hibridación.
- Intrón móvil.** Intrón con la capacidad de separarse desde un cromosoma que no se encuentra en transcripción. Es uno de los tipos de elementos móviles (transposones *s.l.*).
- Intrón.** Porción de un gen que se transcribe al mRNA, pero que no se utiliza para codificar parte de una secuencia de aminoácidos. Los segmentos del mRNA correspondientes a los intrones son suprimidos por enzimas antes de que el mRNA dicte la construcción de una proteína en un ribosoma. En los genes de procariotas no existen intrones.
- Introrsa.** Antera dehiscente hacia la parte interna de la flor.
- Involucelo.** Verticilo de bractéolas.
- Involucro.** Verticilo de brácteas. Tejido que rodea a un grupo de arquegonios, en hepáticas.
- Isidio.** Protuberancia gemiforme del talo de un líquen, que se desprende y puede propagar el talo.
- Isoenzima.** Cada una de las formas moleculares diferentes de una misma enzima.
- Isogamia.** Modalidad de reproducción sexual, en la cual los gametos no pueden ser distintos morfológicamente.
- Isosporia.** Producción de esporas monomorfas.
- Isostémona.** Flor en la que el número de estambres coincide con el número de piezas de un verticilo periántico.
- ITA.** En la filogenia de angiospermas, clado basal constituido por Illiciaceae, Trimeniaceae y Austrobaileyaceae.
- Jurásico.** Segunda fase del Mesozoico, entre 206 y 144 Ma.
- Labelo.** En las flores de las orquídeas el tépalo medio, superior, generalmente de tamaño, forma y color muy distintos de los correspondientes a los dos pétalos laterales. Algunas veces, el labelo se encuentra dividido en porciones a través de ceñiduras más o menos marcadas.
- Laesura.** Apertura proximal en una espora de pteridófito.
- Lagenostoma.** Aparato apical de las semillas de algunas gimnospermas devónicas y carboníferas (ej. Lyginopteridales) que presentaban reproducción hidraspérmica.
- Lamarck, Jean-Baptiste Antoine de Monet, Caballero de (1744-1829).** Naturalista y evolucionista del siglo XVIII, que estableció los principios del transformismo. La voluntad y el uso eran los agentes de la transformación de especies, de la evolución, según Lamarck.
- Lámina.** Parte superior ensanchada del pétalo en la corola dialipétala. Parte foliácea del talo de algas macroscópicas. Pliegue radial, portador del himenio en ciertos basidiocarpos.
- Lanceolado.** Órgano laminar en forma de punta de lanza, o sea, elíptico, con ápice puntiagudo y base redondeada.
- Látex.** Jugo lechoso, generalmente de color blancuzco que fluye de las heridas de muchas plantas como las euforbiáceas o las asclepiadáceas.
- Laticífero.** Que produce látex.

- Latisepa.** Entre las sículas de las crucíferas, se denominan así las que tienen el tabique o replo tan ancho como el propio fruto.
- Laurasia.** Masa continental que, tras la fragmentación del supercontinente Pangea a principios del Mesozoico, quedó situada al norte, a lo largo de la línea que unía el Atlántico Norte y el Mar de Tetis. Laurasia incluyó lo que ahora es Norteamérica, Groenlandia, Europa y Asia.
- Legumbre.** Fruto monocarpelar y dehiscente por dos líneas correspondientes al nervio medio del carpelo y a la sutura ventral. Típico del orden Fabales.
- Lema.** Bractéola inferior de la flor de gramíneas.
- Lenticela.** Zona de la corteza de los tallos leñosos, donde es posible el intercambio de gases. Suele formarse debajo de un estoma.
- Leptoide.** En algunos briófitos, cordón de células caulidiales de carácter conductor.
- Leptoma.** Área adelgazada de la pared polínica situada en el polo distal y asociada con la germinación.
- Leptosporangio.** Esporangio de cubierta delgada y, generalmente, con un anillo de dehiscencia.
- Leucoplasto.** Plasto incoloro o de color blanquecino.
- Ley biogenética.** Propuesta por Haeckel: "la ontogenia recapitula la filogenia".
- Leyes de Mendel.** Los principios de la herencia se conocen en genética como *Leyes de Mendel*, por el nombre del abad austríaco que realizó miles de experimentos de reproducción con plantas de guisantes en el huerto del monasterio de Brunn.
- Liana.** Planta trepadora; bejuco.
- Licófitos (licopodiófitos).** En sentido amplio, pteridófitos caracterizados por la presencia de micrófilas y esporangios adaxiales. Incluye formas actuales como *Lycopodium*, *Selaginella* o *Isoetes*, pero la mayoría son fósiles (Lepidodendros, sigilarias), siendo resaltable la gran diversificación que tiene lugar durante el Devónico Superior y Carbonífero (Lepidodendrales).
- Lignina.** Sustancia incrustante de carácter hidroaromático, con grupos hidroxilos metilados en un 15-20%, que acompaña a la celulosa en las paredes celulares de los tejidos llamados lignificados. Forma hasta el 25% de la madera seca.
- Lígula.** Apéndice membranoso sobre la superficie de una hoja. Flor de corola irregular de la familia asteráceas.
- Limbo.** Lámina foliar de una hoja. Parte libre de los pétalos cuando están soldados.
- Linear.** Alargado, con los bordes paralelos.
- Linnaeus, Carl (1707-1778).** Naturalista sueco, considerado el padre de la taxonomía por su papel en la configuración del sistema binomial de nomenclatura. Sus tres libros mejor conocidos son: *Systema naturae* (1735), *Genera plantarum* (1737) y *Species plantarum* (1753).
- Líquén.** Asociación simbiótica entre un hongo y un alga.
- Litoestratigrafía.** Secuencia estratigráfica basada en los rasgos litológicos del sedimento.
- Lobulado.** Dividido en lóbulos o porciones no demasiado profundas y más o menos redondeadas, tanto si se trata de órganos laminares como macizos.
- Loculicida.** Cápsula que proviene de un gineceo plurilocular y que en la madurez se abre longitudinalmente por el nervio medio de cada carpelo.
- Lóculo.** Cavidad de un órgano, generalmente del ovario o del estambre.
- Locus.** Zona o punto concreto de un cromosoma ocupado por diferentes formas (alelos) de un gen.
- Lomento.** Fruto articulado con tabiques transversales que lo dividen en artejos monospermos que se separan en la madurez.
- Longistila.** En las plantas con heterostilia, flor de estilo largo.
- Lyell, Charles (1797-1875).** Geólogo, amigo y mentor de Darwin, aunque no siguió las teorías de éste en sus libros de geología. Autor del principio del actualismo.
- Macroblasto.** Rama normal, con entrenudos largos.
- Macroevolución.** Designa los niveles de evolución de órdenes superiores a la especie, llevando a los géneros, familias, etc., es decir, las tendencias evolutivas y las radiaciones que se mantienen todas en el interior de un plan de organización dado.
- MADS-box.** Región conservativa del DNA característica de una clase de genes que codifican factores de transcripción en plantas.
- Malthus, Thomas (1766-1834).** Economista autor en 1798 del libro "*Essay on the principle of population*", que tuvo gran influencia sobre el desarrollo de las ideas de Darwin. Malthus sostenía que, en términos matemáticos, los organismos se reproducen a un ritmo geométrico, mientras que los recursos alimenticios tienden a mantenerse constantes. Aunque se garantizara una mejora tecnológica, los recursos alimenticios del ser humano sólo crecerían en proporción aritmética, no pudiéndose mantener por tanto a la altura del aumento geométrico de la población. Por consiguiente, los seres humanos serían cada vez más miserables a medida que las hambrunas resulten inevitables entre las clases sociales más pobres. Su solución consistía en abogar por la abstinencia sexual entre la gente pobre.
- Mancha ocular.** Estigma; lugar hipotético de percepción de la luz.
- Manglar.** Vegetación característica de costas tropicales con abundante fango y típicamente asociada a la desembocadura de ríos donde la profundidad es escasa y la carga de sedimentos en suspensión es alta. Las raíces aéreas de los manglares atrapan sedimentos que favorecen la expansión gradual del continente hacia el mar. Suelen predominar especies de rizoforáceas.
- Manitol.** Sustancia de reserva con un grupo alcohol, presente en ciertas algas.
- Manoxílico.** Xilema con amplios radios parenquimáticos entre los grupos de elementos conductores.
- Manubrio.** En Charales, célula prismática portadora de los capítulos y de los filamentos anteridiales.
- Marcesciente.** Caedizo.

- Marginal.** Placentación en la que los óvulos están dispuestos en una fila a lo largo de la línea de sutura carpelar.
- Margulis, Lynn.** Evolucionista de la Universidad de Massachusetts, activa en la sección de biología planetaria de la NASA. Famosa por su teoría de la endosimbiosis y su prolífica producción de literatura científica divulgativa sobre el origen de la vida y el sexo.
- Mastigonema.** Apéndice fibrilar de los flagelos barbulados.
- Mastigonte (sistema).** Complejo organelar intracelular, con cinetosomas, undulipodios y fibras asociadas.
- Mayr, Ernst (n. 1904).** Biólogo evolucionista, ornitólogo e historiador. Colaboró en la formulación de la síntesis moderna, incorporando nuevos descubrimientos sobre genética de poblaciones. Propuso una teoría propia sobre la evolución de las especies.
- Médula.** Tejido central incoloro, generalmente parenquimático, constituido por células grandes de pared delgada. Se encuentra en las estelas a excepción de las protostelas.
- Megáfila.** Hoja con nervios ramificados. Se aplica comúnmente a pteridófitos y se considera derivada de un tallo con ramas.
- Megáspora.** Espora producida por un esporangio en cormófitos heterospóricos, que generalmente corresponde a la forma de mayor tamaño, y a partir de la cual se produce el gametofito femenino.
- Megasporangio.** Esporangio que produce megásporas.
- Megasporófilo.** Hoja portadora de uno o varios megasporangios.
- Meiosis.** División celular que da como resultado la formación de gametos.
- Meióspora.** Espora formada inmediatamente después de la meiosis.
- Membrana plasmática.** Membrana que limita el protoplasto.
- Mendel, Gregor (1822-1884).** Padre de la genética y descubridor de las leyes que llevan su nombre. Su fama se debe a un solo artículo publicado en 1865 en la revista de la sociedad de ciencias naturales de Brunn. El artículo resume los resultados de sus prolongados experimentos de hibridación con guisantes.
- Meristemo.** Tejido constituido por células embrionarias no especializadas.
- Mesarco.** Desarrollo del xilema primario, en el cual el metaxilema se desarrolla tanto en forma centrífuga como centripeta, con respecto al protoxilema.
- Mesocarpo.** Capa media de la pared de un fruto carnoso, comprendida entre el epicarpo y el endocarpo.
- Mesófila.** Especie vegetal adaptada a vivir en un suelo con adecuado aporte de agua y sales minerales. Se marchitan con facilidad cuando se exponen a condiciones adversas.
- Mesófilo.** Tejido distinto de los nervios, situado entre la epidermis inferior y la superior de una hoja.
- Mesófito.** Planta de posición intermedia entre un hidrófito y un xerófito, en cuanto a requerimiento de humedad y hábitat. Muy a menudo hace referencia a árboles planifolios.
- Mesozoico.** Era precedida por el Paleozoico y seguida por el Cenozoico, entre 248 y 65 Ma.
- Metabolismo.** Conjunto de las transformaciones moleculares que se desarrollan en el interior de un organismo y aseguran su existencia. La síntesis de grandes moléculas a partir de pequeñas constituye el *anabolismo*; la degradación de grandes moléculas en otras más pequeñas es el *catabolismo*.
- Metafísica.** Rama de la filosofía que aborda la naturaleza y el origen último de las cosas.
- Metafloema.** Floema primario que se diferencia del procámbium más tarde que el protofloema y una vez que ha cesado el alargamiento de un órgano.
- Metapoblación.** Población subdividida en varias subpoblaciones o demes.
- Metaxilema.** Xilema primario que se diferencia del procámbium una vez que ha cesado el alargamiento del órgano y el protoxilema ha madurado.
- Metazoo.** Animal pluricelular.
- Micelio.** Conjunto de hifas de un hongo (o pseudohongo); tipo de talo somático filamentoso de un hongo.
- Micobionte.** Componente fúngico de un líquen.
- Micorrizas.** Asociaciones que los hongos establecen con las raíces o rizoides de plantas terrestres, produciendo un cambio anatómico. El fitosimbionte incluye briófitos (sobre todo hepáticas), un buen número de pteridófitos, todos los grupos de gimnospermas y la mayoría de las angiospermas, excluyendo ciperáceas, juncáceas, cariofiláceas y crucíferas. El micosimbionte se puede encuadrar dentro de zigomicetos, ascomicetos, deuteromicetos o basidiomicetos.
- Micosis.** Enfermedad producida por hongos.
- Microevolución.** Procesos y mecanismos que explican la variabilidad de las especies, su formación, sus modalidades evolutivas, pero que se mantienen todos en el interior de la especie.
- Micrófila.** Hoja uninervada, generalmente pequeña, como la de los licófitos y esfenófitos.
- Micrófito.** Planta microscópica.
- Micrófósil.** Fósil de un organismo microscópico.
- Micrópilo.** Apertura en forma de canalículo en el ápice tegumentario de un óvulo.
- Micróspora.** Espora producida por un esporangio en cormófitos heterospóricos, que generalmente corresponde a la forma de menor tamaño, y a partir de la cual se produce el gametofito masculino.
- Microsporangio.** Esporangio que produce micrósporas.
- Microsporidios.** Grupo de parásitos intracelulares obligados de animales, principalmente artrópodos, generalmente considerados como protozoos o relacionados filogenéticamente con los hongos verdaderos. Algunos autores (Cavalier-Smith 2001) los incluyen dentro de éstos. Se caracterizan por la ausencia de mitocondrias, peroxisomas, hidrogenosomas y flagelos. Se trata de organismos anaeróbicos, lisotróficos, con esporas de paredes quitinosas y altas concentraciones citoplasmáticas de trehalosa (lo cual les confiere larga viabilidad), y pautas mitóticas muy similares a las de algunos zigomicetos y ascomicetos. Su ciclo vital presenta una alternancia de una fase uninuclear con otra dicariótica.
- Microsporófilo.** Hoja portadora de microsporangios.

- Migración.** Acción o efecto de trasladarse las plantas de un territorio a otro más o menos alejado, como consecuencia de la dispersión.
- Milankovitch (ciclos de).** Cambios cíclicos en la rotación y órbita de la Tierra que Milankovitch relacionó con cambios en el clima. Hay tres tipos de ciclos: (1) cambios en la excentricidad de la órbita de la Tierra que abarcan períodos de unos 100.000 años y que alteran la distancia entre la Tierra y el Sol durante el perihelio y el afelio, (2) variaciones en la inclinación del eje de rotación de la Tierra (oblicuidad de la eclíptica) en períodos de unos 40.000-41.000 años y, (3) finalmente, un movimiento (balanceo) que modifica el ángulo que el eje de rotación de la Tierra forma con el plano de la órbita alterando las estaciones en las que aparecen el perihelio y el afelio (precesión de los equinoccios) con un período aproximado de 23.000-19.000 años.
- Mioceno.** Cuarta de las cinco épocas del Terciario, que se extiende entre el Oligoceno y el Plioceno, de 23,8 a 5,3 Ma.
- Mirmecocoria.** Dispersión por hormigas.
- MITEs (miniature inverted repeat transposons).** Familia de transposones del DNA que se encuentran a menudo en asociación posicional con genes.
- Mitocondria.** Orgánulo citoplasmático limitado por una membrana doble, en el cual tiene lugar la liberación de la energía de la respiración celular.
- Mitosis.** División de la célula y su núcleo en dos células hijas idénticas. Durante la mitosis, los cromosomas de la célula se duplican, para que cada célula hija reciba exactamente los mismos genes que tenía la célula madre. La mitosis constituye la base de casi todos los procesos de crecimiento y reproducción asexual.
- Mitóspora.** Espora formada por división mitótica.
- Mixameba.** Fase amebode de los hongos ameboides, originada por metamorfosis de la zoóspora.
- Mixomicetos-es.** Grupo de organismos con afinidades taxonómicas entre hongos y protozoos, desprovistos de clorofila y quitina, plasmodiales, productores de esporas y zoósporas (flageladas), con una membrana de queratina unida a pequeñas porciones de celulosa.
- Mixotrofia.** Obtención de nutrientes a través de la ingestión de partículas. Nutrición de algunos hongos, en los que la heterotrofia es complementada con la adquisición de material inorgánico. También hace referencia al proceso mediante el cual el organismo dispone de dos fuentes de carbono: el gaseoso, que asimila gracias a sus cromatóforos y el orgánico, que absorbe en forma disuelta o particulada. Un gran número de flagelados presentan mixotrofia.
- Modelo de los equilibrios puntuados.** Modelo evolutivo propuesto por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould. Postula que las especies, una vez formadas, se mantienen estables a lo largo de toda su existencia, durante millones de años. Este equilibrio solo puede ser roto por una nueva fase de formación de especie. Este modelo explica la sustitución brutal de una especie por otra en los archivos paleontológicos.
- Modelo de los pulsos renovadores.** Modelo puntuacionista que sostiene que la evolución es normalmente conservativa y la especiación no tiene lugar a menos que se vea forzada por cambios en el ambiente físico. De modo similar, se requiere la acción del ambiente físico para producir extinciones y migraciones. Así, el reemplazamiento de la mayor parte de los linajes en la historia de la vida habría tenido lugar por pulsaciones casi sincrónicas en los diferentes grupos de organismos y en correspondencia predecible con los cambios en el contexto ambiental abiótico.
- Moho.** Nombre vulgar referente al micelio invasivo de algunos hongos, como *Penicillium*, *Aspergillus*, *Mucor*, *Botrytis*, etc.
- Mónada.** Unidad orgánica, generalmente microscópica. En palinología, hace referencia a esporas aisladas en un contexto donde los palinomorfos dominantes son tétradas y díadas, como sucede en algunas biozonas del Ordovícico y Silúrico.
- Monadelfo.** Androceo que tiene todos los estambres soldados por los filamentos en una estructura única, como ocurre en las malváceas y algunas fabáceas.
- Monandria.** Presencia de un solo estambre en una flor hermafrodita.
- Monera.** Uno de los cinco reinos del mundo orgánico, según la clasificación de Whittaker (1959). Comprende a los organismos procariontes.
- Moniliforme.** Con forma de collar.
- Monocasio.** Inflorescencia cimosa en la que hay una única flor terminal debajo de la cual se desarrolla una sola ramita lateral florífera. Cima monopar.
- Monocolpado.** Grano de polen con un solo colpo.
- Monocotiledóneas.** Angiospermas cuyas semillas sólo tienen una hoja embrionaria o cotiledón.
- Monoecia.** Presencia de flores masculinas y femeninas sobre el mismo pie de planta.
- Monofilético.** En cladística, grupo de organismos que incluye el ancestro común más reciente de todos sus miembros y todos los descendientes de ese ancestro común. Clado.
- Monoico-a.** Que presenta monoecia.
- Monoleta.** Espora de pteridófito con apertura (laesura) monorrasgada en la cara proximal.
- Monopódica.** Ramificación que se compone de un eje principal, en cuyo ápice se encuentra el punto vegetativo y de cuyos flancos parten ramificaciones secundarias.
- Monoporado.** Grano de polen con un solo poro.
- Monosulcado.** Grano de polen con un solo sulco.
- Morfoclina.** Serie de transformación morfológica. Serie gradual de estados de un carácter homólogo.
- Morfoespecie.** Especie morfológica.
- Morfogénesis.** Conjunto de procesos relativos a la plasmación de la forma en un organismo.
- Morfología.** Estudio científico de la forma orgánica.
- MTC.** Polen Monosulcado, Tectado-Columelado, característico de plantas mesozoicas y supuestamente ancestral dentro del síndrome angiospérmico.
- Mucilagos.** Sustancias que provienen de la degradación de la celulosa, calosa, lignina y pectina, y se suelen hinchar con el agua. Abundan en algas, en ciertos hongos, esfagnos y en muchas estructuras vegetales de cormófitos (ej. la semilla de *Linum*).

- Murales.** Esporas que poseen a la vez tabiques transversales y longitudinales.
- Musgos.** Briófitos caracterizados por un protonema bien perceptible y filamentosos, y un gametófito folioso diferenciado en filidios y caulidios, con rizoides multicelulares. Los esporangios no presentan eláteres entre las esporas, las cuales tienen tres capas (perina, exina e intina).
- Mutación.** Término que designa bien un cambio en el material genético o el resultado de dicho cambio a nivel del organismo. Las mutaciones de los genes modifican su composición molecular. Las mutaciones de los cromosomas afectan a grupos de genes que pueden desaparecer, multiplicarse, cambiar de posición sobre el cromosoma, o pasar de un cromosoma a otro. Además, el número de cromosomas puede variar.
- Mutación neutra.** Aquella novedad genética que no es detectada como distinta por la selección natural.
- Nanofósil.** Fósil acuático (usualmente algas) muy pequeño, típicamente cerca del límite de resolución del microscopio óptico.
- Necridio.** En cianobacterias, célula muerta, situada entre hormogonios.
- Néctar.** Líquido glucídico que segregan algunas angiospermas a nivel de la flor a efectos de favorecer la polinización zoógama.
- Nectario.** Estructura productora de néctar.
- Nematoclastos.** Mesofósiles paleozoicos que corresponden a paredes esporangiales de plantas terrestres, interpretados inicialmente como haces vasculares primitivos.
- Neodarwinismo.** Según George Romanes, teoría de la selección natural despojada de la creencia en la transmisión de caracteres adquiridos. También, término más general para referirse a toda la biología del siglo XX, incluida la combinación con la genética de poblaciones ocurrida en la década de 1930, que dio origen a la teoría sintética. Síntesis de darwinismo y mendelismo.
- Neoendemismo.** Endemismo de formación reciente.
- Neógeno.** Último de los dos períodos que comprenden el Terciario, entre 23,8 y 1,8 Ma. aproximadamente.
- Neontología.** Estudio de los ecosistemas actuales como recurso para comprender los procesos del futuro.
- Neotenia.** Categoría de pedomorfosis que consiste en el retardo del desarrollo somático, de tal modo que la madurez sexual se asocia a la retención de caracteres juveniles. Como los estados juveniles de muchos organismos están menos especializados que sus correspondientes estados adultos, tales cambios permiten a los organismos afectados optar a nuevos caminos evolutivos. La palabra viene del griego *neos* (que significa juvenil).
- Neotropical.** En fitogeografía, reino floral en el que quedan incluidos los países tropicales y subtropicales de América.
- Nerviación.** Modo de disposición de los nervios en las hojas y/o en las partes de la flor.
- Neumatociste.** Cámara globosa, llena de gas, que se halla en algunas algas de gran tamaño.
- Neumatóforo.** Raíz epigea con geotropismo negativo propia de plantas de suelos pantanosos y manglares, con un aerénquima muy desarrollado. Desempeñan la función de suministrar oxígeno a los órganos subterráneos.
- Neuston.** Comunidad biótica formada por todos aquellos organismos, de dimensiones reducidas, que viven en contacto con la película superficial de las aguas.
- Nicho ecológico.** Papel que ejerce un organismo en su medio ambiente. Parte del ecosistema que pertenece a una determinada especie.
- Nitrófila.** Planta que crece sobre suelos ricos en nitrógeno.
- Normapolles.** Grupo prominente de pólenes triporados que aparecen desde el Cretácico Superior al Eoceno, a menudo con aperturas complejas y protuberantes.
- Nucela.** Tejido diploide que, en la semilla, rodea al gametófito femenino de los espermatófitos.
- Núcula.** Aquenio con el pericarpo endurecido o lignificado.
- Nudo.** Zona del tallo donde se insertan las hojas.
- Nuez.** Núcula.
- Obdiplostémona.** Flor diplostémona en la que el verticilo externo de estambres es antipétalo.
- Oblongo.** Más largo que ancho, equivale a alargado.
- Obovado.** Con el contorno en forma de huevo; la parte más ancha por encima de la mitad y unido por la parte más estrecha.
- Oidio.** Célula hifal con pared fina, que funciona como una espora.
- Oligoceno.** Tercera de las cinco épocas del Terciario, que se extiende entre el Eoceno y el Mioceno, de 33,7 a 23,8 Ma.
- Oligotrófico.** Organismo adaptado a condiciones de escasez de nutrientes, sobre todo nitrógeno y fósforo, pero también calcio. En limnología, hace referencia a medios acuáticos muy pobres en sustancias disueltas.
- Ontogenia (ontogénesis).** Desarrollo de un individuo.
- Oogamia.** Unión sexual de una ovocélula grande e inmóvil, con un espermatozoide pequeño y móvil.
- Oogonio.** Gametófito unicelular que contiene una ovocélula.
- Oosfera.** Ovocélula.
- Opérculo.** Parte superior de un órgano locular (fruto, esporangio,...) que, a modo de tapadera, se desprende o abre espontáneamente para liberar el contenido de dicho órgano. En musgos, casquete apical de la cápsula.
- Operón.** Modelo elaborado por F. Jacob y J. Monod para la regulación génica bacteriana. En las bacterias, los genes no trabajan independientemente unos de otros, sino que están asociados en unidades autónomas de funcionamiento (operones) que contienen genes estructurales y genes de regulación.
- Opuestas.** Hojas dispuestas por parejas en un nudo.
- Orden.** Categoría de alto nivel en la clasificación de organismos, formada por un conjunto de familias emparentadas.
- Ordovícico.** Segunda fase del Paleozoico, entre 490 y 443 Ma.
- Organismo.** Ser vivo individual.
- Ornitocoria.** Dispersión por aves.
- Ornitogamia (ornitofilia).** Polinización por aves.
- Orófito.** Planta de alta montaña.

- Orogenia.** Episodio de formación de montañas.
- Ortogénesis.** Evolución unidireccional, cualesquiera que sean los procesos que la producen. El concepto de ortogénesis (palabra que significa origen explicitado desde un principio) implica que la evolución sigue una senda ordenada de antemano que nos guía hasta un destino superior. La noción es compatible con muchas creencias religiosas relativas al inevitable progreso del alma, pero provoca gran confusión entre quienes buscan una interpretación biológica de la evolución.
- Ortólogos.** Dos o más genes o sus correspondientes productos génicos son ortólogos cuando su similitud deriva de una ascendencia común (relación vertical). Se asume que dos genes ortólogos tienen la misma función.
- Ortótropo.** Óvulo dispuesto sobre un funículo recto.
- Ostio.** Orificio de apertura de un conceptáculo, peritecio o picnidio.
- Ovado.** Órgano laminar (hojas, pétalos, etc.) que tiene forma de huevo, con la parte más ancha situada en la base.
- Ovario.** En angiospermas, parte del gineceo que contiene los óvulos.
- Ovocélula.** Gameto femenino. Célula del interior del saco embrionario que constituye un gameto femenino en la reproducción sexual.
- Óvulo.** Primordio seminal de los espermatófitos. Estructura que encierra el gametófito femenino en el seno de una nucela rodeada a su vez por uno o varios tegumentos. Por homología con las estructuras de otros cormófitos, sería un megasporangio indehiscente y provisto de uno o varios tegumentos.
- Owen, Richard (1804-1892).** Zoólogo y paleontólogo de la Inglaterra victoriana, director del Museo Británico de Historia Natural, y enfrentado dialécticamente a Thomas Huxley y Charles Darwin. Sus escritos son eminentemente esencialistas.
- Paisaje adaptativo (relieve adaptativo, topografía adaptativa).** Representación de la capacidad adaptativa de un organismo en forma de mapa topográfico donde las especies y/o sus nichos aparecen como picos separados por valles, los cuales representarían situaciones de inadaptación.
- Páleas.** Escamas membranosas, que se hallan sobre los pecíolos y rizomas de muchos pteridófitos. Bracteola de gramíneas.
- Paleoceno.** Primera de las cinco épocas del Terciario, entre 65 y 54,8 Ma.
- Paleoecología.** Estudio de los ecosistemas del pasado.
- Paleógeno.** Primero de los dos períodos que comprenden el Terciario, entre 65 y 23,8 Ma.
- Paleomagnetismo.** Estudio del magnetismo natural remanente en rocas y sedimentos, así como su utilización para establecer la dirección e intensidad del campo magnético terrestre en el momento de su formación. Se usa comúnmente como marcador estratigráfico.
- Paleontología.** Estudio científico del registro fósil.
- Paleotropical.** En fitogeografía, reino floral que comprende África desde el límite meridional de la región sahara-sindiana hasta el territorio capense exclusive, Asia tropical y la mayoría de las islas del Pacífico, aparte de Australia.
- Paleozoico.** Primera de las eras del Fanerozoico, entre 543 y 248 Ma.
- Palinoflora.** Conjunto de palinomorfos de una palinozona.
- Palinología.** Estudio de los palinomorfos.
- Palinomorfo.** Término genérico que incluye esporas, granos de polen y otros microfósiles de origen vegetal, animal o desconocido, generalmente con esporopolenina y, según algunos autores, incluyendo también los que tienen cubiertas silicificadas.
- Palinozona.** Unidad estratigráfica definida por su contingente palinológico.
- Palmada.** Hoja con más de tres lóbulos partiendo de un mismo punto, como los dedos de una mano.
- Palmaticompuesta.** Hoja con sus folíolos surgiendo todos del ápice del pecíolo común.
- Pangea.** Fue el único e inmenso continente que se fusionó hace unos doscientos veinticinco millones de años.
- Pangénesis.** Conjetura ideada por Darwin, que sostenía que un carácter adquirido por uno de los padres durante su vida podría pasar a los hijos. Las partículas que se transmiten se llaman gémulas. Las gémulas migrarían de todas las partes del cuerpo a las células sexuales, a través de las cuales podrían ser heredadas por los descendientes. Actualmente sabemos que las células sexuales producen material genético de manera independiente, sin aportaciones de los brazos, los intestinos o cualquier otra zona del cuerpo. No obstante, Darwin se hallaba en el buen camino y conjeturó correctamente la existencia de estructuras minúsculas bioquímicas que contendrían proyectos codificados de los caracteres de la descendencia. Ahora las llamamos genes.
- Panglosianismo.** Adaptacionismo.
- Panicula.** Racimo compuesto, o racimo de racimos. En sentido amplio, se aplica a cualquier inflorescencia ramificada compleja.
- Paniculiforme.** Inflorescencia con aspecto de panícula.
- Panspermia.** Teoría sobre el origen de la vida basada en la llegada de materia orgánica desde el exterior de la Tierra por medio de condritas carbonáceas.
- Pantalasa.** Océano único que rodeaba a la Pangea.
- Papilionada.** Corola dialipétala zigomorfa y pentámera compuesta de un pétalo denominado estandarte (pieza de mayor tamaño), dos piezas laterales o alas y otras dos piezas internas concrescentes constituyendo la quilla. Típica de algunas fabáceas.
- Paracárpico.** Gineceo sincárpico con los carpelos soldados por los bordes dejando una sola cavidad en el ovario.
- Paradigma.** Modelo generalizado a gran escala que proporciona un punto de vista desde el cual el mundo real puede ser investigado.
- Parafilético.** En cladística, término aplicado a un grupo de organismos que incluye el ancestro común más reciente de todos los miembros, pero no todos los descendientes de ese ancestro común.
- Paráfisis.** Estructura estéril situada entre las células u órganos reproductores.

- Parafisoide.** Hifa prolongada y sutil que se insinúa entre los ascos y asoma por encima de ellos a modo de una ténue paráfisis.
- Paralogía geográfica.** Modelo de especiación en el cual los eventos de vicarianza alopátrica operan sobre poblaciones previamente segregadas desde el punto de vista reproductor, por lo cual los eventos de especiación se producen por duplicado y de forma coetánea.
- Parálogos.** Genes parálogos son los que deben la similaridad entre sus secuencias a un evento de duplicación génica (relación horizontal). Se asume que dos genes parálogos deben tener diferente función, cierto grado de especialización. Secuencias moleculares parálogas son aquellas que existen en copias múltiples por organismo y sirven para reconstruir filogenias de genes más bien que filogenia de especies (las cuales pueden no ser congruentes).
- Paramilo.** Glucano con uniones b-1:3. Hidrato de carbono de reserva de las células de euglenófitos, generalmente no incluida en plastos, sino en el seno del protoplasma. Se colorea de amarillo con yodo.
- Parapátricas.** Dos especies son llamadas parapátricas cuando sus áreas de distribución geográfica son contiguas pero no solapadas, por lo cual el intercambio genético es posible.
- Parasaltación.** Modificación genética que se expresa por un cambio fenotípico profundo a lo largo de dos a varias generaciones y resulta en un linaje evolutivo potencialmente independiente.
- Parasexualidad.** Modo de reproducción que comprende heterocariosis, fusión nuclear, entrecruzamiento somático, recombinación somática y haploidización, pero no en un lugar u orden específico en el ciclo biológico de un individuo. Se da en muchos hongos.
- Parásito.** Organismo de una especie que vive a expensas de un organismo de otra especie.
- Paratetis (Mar de Europa Central).** Largo y arqueado brazo de mar que, en el momento de su máximo desarrollo, alcanzó una extensión de 4500 km de longitud y que incluía desde el norte de los Alpes hasta el Mar de Aral. A finales del Oligoceno se había separado del Mar Boreal por el cierre de los estrechos de Ural, Polonia y Alsacia. A finales del Mioceno, tuvo un carácter más próximo al de una gran laguna costera, y durante el Plioceno estaba representado únicamente por un conjunto de grandes lagos aislados: Balatón en Hungría, Mar Negro (unido nuevamente al Mediterráneo en el Cuaternario), Mar Caspio y Mar de Aral.
- Paratropical.** Hace mención al bioma forestal de regiones tropicales que existe bajo un condicionante climático de régimen monzónico, con una estación seca invernal más o menos marcada. En la actualidad, la mayor parte de estas áreas están dominadas por formaciones de sabana, pero no fue así antes del Neógeno.
- Parénquima.** Tejido constituido por células fotosintetizadoras o de reserva, con pared fina y grandes vacuolas.
- Parentesoma.** Membrana perforada que se sitúa sobre la abertura de un tabique con dolíporo.
- Parietal.** Tipo de placentación en la que los primordios seminales se insertan sobre las paredes internas de los lóculos ováricos.
- Parsimonia, (Principio de).** En cladística, principio usado para escoger entre varios cladogramas. Establece que el mejor cladograma es el que implica un menor número de cambios evolutivos, el de "trayecto" más corto.
- Partenocarpia.** Producción de un fruto sin previa fecundación.
- Partenogénesis.** Desarrollo de un embrión a partir de un gameto femenino no fecundado. Ocurre de forma espontánea en muchas plantas, pero no en animales.
- Patrístico.** Carácter heredado por todos los miembros de un grupo desde su ancestro común más reciente.
- Pauciflora.** Inflorescencia con pocas flores.
- PCR.** Reacción en cadena de la polimerasa. Técnica de biología molecular que permite copiar una y otra vez cantidades muy pequeñas de DNA. De este modo, incluso los fragmentos de genes de los fósiles se pueden amplificar en cantidad suficiente para poder analizar sus secuencias de bases.
- Peciolo.** Estructura que une la lámina de la hoja al tallo. Estipe de una hoja.
- Pedicelo.** Estipe de una flor.
- Pedomorfoclina.** Serie evolutiva de transformación morfológica a través de procesos de pedomorfosis.
- Pedomorfosis.** Extensión en los tiempos geológicos de las alteraciones del desarrollo que llevan a adultos descendientes que conservan la morfología juvenil de sus antepasados.
- Pedúnculo.** Estipe de una inflorescencia.
- Pelágico.** Organismo que vive lejos del fondo de una masa de agua. Sedimento de zonas profundas del océano, sin un componente terrígeno importante.
- Pelo radical.** Protuberancia absorbente de las células de la epidermis de la raíz y, por lo tanto, unicelular.
- Peltada.** Hoja más o menos circular y aplastada con el peciolo soldado al centro del limbo.
- Peramorfoclina.** Serie evolutiva de transformación morfológica a través de procesos de peramorfosis.
- Peramorfosis.** Extensión en los tiempos geológicos de las alteraciones del desarrollo que conducen a una nueva morfología "hiperadulta", resultante bien de una aceleración, bien de una hiperformosis, bien de un predesplazamiento.
- Perenne.** Planta que persiste durante más de dos años y florece, por lo general, anualmente.
- Pergelisuelo.** Permafrost.
- Perianto.** Conjunto de partes estériles en la flor angiospérmica: pétalos, sépalos, tépalos.
- Pericarpo.** Pared o cubierta de un fruto.
- Periciclo.** Zona delgada de células vivas, situada inmediatamente debajo de la epidermis.
- Periclinal.** Paralelo a la superficie.
- Peridermis.** Ver felógeno.
- Peridio.** Pared del esporóforo de los hongos y de la mayoría de los mixomicetos.
- Peridiolo.** Estructura dura, en forma de huevo, que contiene basidios y basidiósporas, en algunos hongos (Nidulariales).
- Perifisis.** Filamentos estériles que revisten el interior de un ostíolo y a veces sobresalen del mismo.

- Perígina.** Flor con hipanto y ovario súpero.
- Periglacial.** Adyacente a las zonas glaciares.
- Perigonio.** Perianto homoclamídeo, no diferenciado en cáliz y corola.
- Perihelio.** Punto de la órbita elíptica terrestre en el que el planeta se encuentra más próximo al Sol. Durante la presente época, ésto sucede a comienzos de enero.
- Perina.** Capa externa de la pared de algunos briófitos, mayormente musgos.
- Periplasto.** Capa especializada, situada inmediatamente por debajo de la membrana plasmática, en euglenófitos.
- Periquecual.** Referente a las hojas, más o menos modificadas, que rodean los arquegonios en los briófitos.
- Perispermo-a.** En algunas semillas (ej. cariofiláceas, piperáceas, ninféáceas), tejido de reserva de origen nucelar.
- Perisporio.** Capa externa de la pared esporal de algunos pteriódofitos.
- Peristoma.** Estructura a modo de dientes que rodea la boca de la cápsula en muchos musgos y está destinada a regular la salida de las esporas.
- Peritecio.** Ascocarpo con un ostiolo terminal.
- Permafrost.** Subsuelo permanentemente congelado.
- Pérmico.** Período geológico que concluye el Paleozoico, entre 290 y 248 Ma.
- Permineralización.** Proceso de fosilización en el que tiene lugar la infiltración y subsiguiente precipitación de minerales disueltos en los espacios porosos e intercelulares de partes esqueléticas.
- Petalántero.** Androceo con estambres de filamento petaloideo.
- Pétalo.** Cada uno de los segmentos de una corola.
- PhyloCode.** Iniciativa de un grupo de cladistas (Philip Cantino, Kevin de Queiroz, David Baum, Peter Crane, Michael Donoghue, Michael Lee, Richard Olmstead, entre otros) por adoptar una "nomenclatura filogenética". Surgió en una reunión en la Universidad de Harvard en agosto de 1998 y pretende confeccionar un catálogo formal de reglas nomenclaturales basadas en los elementos del sistema cladístico (nodos, ramas, apomorfías, etc).
- Picnidio.** Estructura fúngica en forma de botella que produce conidios (picnidiósporas).
- Picnoxílico.** Xilema con radios estrechos, constituidos principalmente por elementos conductores.
- Píleo.** Sombrero de muchos basidiocarpos y algunos ascocarpos.
- Pinna.** Sinónimo de folíolo en las hojas compuestas. El término se aplica fundamentalmente a los helechos.
- Pinnada.** Hoja compuesta con los folíolos dispuestos en parejas a ambos lados del nervio medio.
- Pinnatidividido.** Dividido según la nerviación pinnada.
- Pinnatífido.** Hoja u órgano foliáceo de nerviación pinnada y el margen hendido de tal manera que las divisiones llegan a lo sumo a la mitad del semilimbo.
- Pinnatipartido.** Hoja o cualquier órgano foliáceo de nerviación pinnada, cuando está partido de tal manera que las partes resultantes pasan de la mitad del semilimbo sin llegar al nervio medio.
- Pinnatisecto.** Se da este nombre a la hoja o cualquier otro órgano foliáceo de nerviación pinnada que está tan profundamente dividido que los segmentos resultantes alcanzan el nervio medio.
- Pínula.** Segmento de una pinna compuesta.
- Pirenoide.** Región diferenciada del plasto de ciertas algas. En clorófitos, zona donde la glucosa se polimeriza en almidón. En antocerotas, orgánulo presumiblemente análogo que se encuentra en los cloroplastos.
- Pirófito.** Planta resistente a un daño permanente por el fuego.
- Pixidio.** Cápsula de dehiscencia transversal. Cápsula circuncisa.
- Placa cribosa.** Grupo de áreas cribosas practicadas en la pared de las células cribosas.
- Placenta.** Porción de la parte interna de la pared del ovario en la que están insertados los óvulos. Tejido de transferencia de nutrientes hacia un embrión.
- Placentación.** Forma de disponerse y distribuirse las placentas dentro del ovario.
- Planación.** En la teoría telomática, aplastamiento de ramas.
- Plancton.** Microorganismos acuáticos suspendidos, que flotan libremente.
- Planta vascular.** Planta que posee xilema y floema.
- Plásmidos.** Fragmentos circulares de DNA que poseen las bacterias por añadidura a su cromosoma circular principal. Una célula bacteriana puede tener varios plásmidos, que contienen genes funcionales, como los que determinan la formación de pelos sexuales que conectan unas células con otras, y los que codifican la resistencia a los antibióticos. Estos segmentos de DNA son fáciles de manipular y se pueden transferir de una bacteria a otra, por lo cual resultan de utilidad en ingeniería genética.
- Plasmodesmo.** Filamento plasmático que conecta los protoplastos de células vegetales adyacentes a través de sus paredes.
- Plasmodio.** Masa de protoplasma ameboides, plurinucleada, sin tabiques.
- Plasmogamia.** Unión de gametos.
- Plastidio.** Orgánulo de la célula vegetal provisto de pigmento o capaz de formarlo.
- Platispérmica.** Planta cuyas semillas tienen simetría bilateral.
- Plectostela.** Protostela en la cual el xilema y el floema se encuentran entremezclados en algunas zonas.
- Pleiotropismo.** Expresión fenotípica múltiple.
- Pleistoceno.** Primera de las dos épocas del Cuaternario, cuyo comienzo se data entre 2 y 1,6 Ma (según los autores).
- Pleocasio.** Cima multipar.
- Plesiomórfico.** En cladística, primitivo.
- Pleurocárpico.** Dícese de los musgos muy ramificados, generalmente postrados, que tienen los esporófitos situados sobre ramas laterales cortas.
- Plioceno.** Última de las épocas del Terciario, entre 5,3 y 1,8 Ma, aproximadamente.

- Plomo-210.** Método para estimar tasas de sedimentación en lagos cuya antigüedad no sea mayor de 150 años. Se basa en la medida de los niveles del isótopo del mismo nombre, el cual forma parte de la secuencia de desintegración del gas radón en la atmósfera.
- Pluma.** En la teoría de tectónica de placas, corriente ascendente de materia y energía calorífica desde el manto.
- Plúmula.** Yema terminal de un embrión.
- Pluviselva (pluvisilva).** Bosque intertropical verde todo el año, de carácter higrófilo y termófilo, pluriestratificado, con grandes árboles y abundantes lianas y epífitos.
- Población.** Todos los individuos de una especie dentro de un área concreta, generalmente aislados hasta cierto grado de otros grupos similares. El flujo génico puede ser muy intenso entre individuos de la misma población, pero es relativamente bajo entre individuos de poblaciones diferentes. En estudios bioestadísticos, hace referencia al grupo total de *items* o individuos bajo investigación.
- Podocio.** Pie cilíndrico embudado o ramificado, destinado a sostener los apotecios de un determinado líquen a una cierta altura sobre el talo primario.
- Polaridad de caracteres.** En cladística, estado de un carácter, bien primitivo o derivado.
- Políada.** Conjunto de granos de polen que permanecen unidos después de la maduración celular.
- Poliadelfos.** Estambres soldados en tres o más grupos, como ocurre en las clusiáceas.
- Poliandria.** Con múltiples estambres. Androceo polistémono.
- Poliembrionía.** Desarrollo de más de un embrión mediante la formación de varios cigotos o por escisión de los mismos.
- Polifilético.** En cladística, grupo de organismos que no incluye el ancestro común más reciente de todos ellos.
- Poligamia.** Fenómeno que consiste en la presencia dentro de una misma especie de flores masculinas, femeninas y bisexuales, distribuidas de forma diversa sobre un mismo individuo o sobre individuos diferentes.
- Poligenismo.** Varios genes suman su acción para llevar a cabo un carácter medible. El poligenismo podría explicar fenómenos de cambio de tamaño, tan frecuentes en los linajes evolutivos.
- Polímero.** Molécula grande en forma de cadena, formada por el acoplamiento de muchas unidades o monómeros.
- Polimorfismo genético.** Porcentaje de *loci* variables.
- Polimorfismo.** Existencia de múltiples variantes, claramente distinguibles, entre los organismos de una misma especie.
- Polinio.** Masa coherente de granos de polen producida por un lóbulo de la antera, que se transporta como una única unidad durante la polinización, como ocurre en las orquidáceas y asclepiadáceas.
- Polinización.** Proceso por el que un grano de polen alcanza el estigma (angiospermas) o micrópilo (gimnospermas) del órgano femenino.
- Poliplicado.** Tipo polínico con alternancia de pliegues y crestas en la exina, los cuales son permanentes, pero no se corresponden con aperturas. Entre los grupos actuales, es característico de algunos gnetófitos como *Ephedra* y *Welwitschia*. En paleobotánica, los tipos poliplicados son abundantes en el Pérmico y Mesozoico.
- Poliploide.** Organismo con más de dos series completas de cromosomas.
- Poliporado.** Tipo polínico con muchos poros, generalmente más de seis.
- Polistélico.** Que contiene más de dos estelas.
- Polistémona.** Flor poliándrica con estambres cíclicos en la que cada verticilo contiene el mismo número de piezas que uno de los verticilos del perianto.
- Pollenkitt.** Cemento polínico.
- Pomo.** Baya con mesocarpo carnoso y epicarpo delgado y rodeado por los tejidos acrecidos del hipanto. La estructura coriácea que rodea las semillas proviene de las paredes carpelares. Típico de la subfamilia maloideas (rosáceas).
- Porcida.** Se aplica generalmente a las cápsulas o anteras que se abren mediante poros por los que salen las semillas o el polen respectivamente.
- Positivismo lógico.** Filosofía del siglo XX que intentaba reducir todo conocimiento, bien a la experiencia sensible verificable, o a las relaciones y significados de las palabras.
- Positivismo.** Filosofía empirista que tiende a oponerse a las afirmaciones metafísicas sobre cuestiones como la existencia de una realidad última.
- Posongchong.** Formación fosilífera del sureste de China, en la que se han descubierto fósiles enigmáticos desde el punto de vista de la evolución inicial de plantas vasculares, como *Adoketophyton subverticillatum*, *Eophyllophyton bellum* y *Celatheca beckii*.
- Postadaptación.** Cambio evolutivo que tiene lugar en respuesta a una presión ambiental particular.
- Postglaciar.** Generalmente sinónimo de Holoceno.
- Preadaptación.** Posesión de caracteres que pueden llegar a favorecer en el futuro la supervivencia de un organismo, población o taxon ante un ambiente modificado.
- Precámbrico.** Período geológico de mayor duración (4600-543 Ma) que comprende la formación de la corteza terrestre, la aparición de la vida y termina con el comienzo del Cámbrico.
- Precesión.** Efecto superpuesto a un eje de rotación, producido por un par cuyo eje es perpendicular al mismo, haciendo que describa una superficie de revolución, que en el caso de girar sobre un punto, será cónica. Así, el eje de rotación de la Tierra tiene precesión como resultado de varias fuerzas, como los cambios en la distribución de masa en su superficie, los cambios en el campo gravitatorio debidos a las posiciones relativas de la Luna, del Sol y de los planetas, etc.
- Predeplazamiento.** Modalidad de peramorfosis en la que algunos procesos del desarrollo comienzan antes que en el antecesor, por lo que se producen formas más avanzadas en los descendientes adultos.
- Prefoliación.** Posición que ocupa cada una de las hojas respecto de las otras que constituyen una yema.
- Presión selectiva.** Presión o fuerza que determina la dirección de los cambios favorecidos por la selección natural en cada momento, según las circunstancias ambientales.

- Primitivo.** En el cladismo, estado de un carácter que está presente en el ancestro común de un clado.
- Primnesiófitos.** Haptófitos.
- Primordio seminal.** Óvulo. A veces con referencia a semilla inmadura.
- Principio Fundador.** Efecto fundador.
- Procámbium.** Meristemo primario que se diferencia en tejido vascular y cámbium (si lo hay).
- Procariota (Procarionte).** Organismo de células procarióticas, uno de los dos tipos de células que han evolucionado en la Tierra. Fueron los primeros en aparecer y en la actualidad están representados por las eubacterias y las arqueobacterias. Las células procarióticas carecen de núcleo, su información genética está contenida en un único cromosoma circular, y su citoplasma es relativamente simple, con pocos orgánulos aparte de los ribosomas.
- Proespecie.** Linaje evolucionado recientemente que posee las propiedades esenciales intrínsecas a una especie taxonómica, pero que todavía no ha conseguido niveles aceptables de abundancia y, sobre todo, de longevidad. Elemento esencial en modelo de parasaltación de Richard Bateman y William DiMichele.
- Progénesis.** Categoría de pedomorfosis: alteración del desarrollo de un organismo ancestral por aparición precoz de la madurez sexual, la cual bloquea el crecimiento y da lugar a un individuo adulto de pequeño tamaño que presenta la morfología juvenil del antepasado. Suele tener consecuencias evolutivas muy similares a la neotenia, por lo general asociadas al incremento de la versatilidad adaptativa.
- Progenote.** Organismo hipotético primitivo, presumiblemente ancestro de procariotas y eucariotas.
- Progimnospermas.** Ancestros probables de las gimnospermas, típicas del Devónico Superior y Carbonífero, con leño gimnospermico y estructuras reproductoras pteridofíticas, homospóricas o heterospóricas. Se desconoce si eran plantas productoras de semillas.
- Progreso biológico.** Afirmación de que la evolución muestra un ascenso progresivo de lo simple a lo complejo, siendo la humanidad lo que mejor representa la complejidad.
- Propágulo.** Agente de propagación o de reproducción.
- Protalo.** Gametófito de las criptógamas vasculares.
- Proteína.** Molécula de gran tamaño, formada por una secuencia de aminoácidos determinados por el código genético del DNA. Las proteínas son los principales componentes estructurales de las células.
- Proterandra (protandra).** Aplícase a la planta, flor, etc., en la que los estambres alcanzan la madurez y el polen está completamente formado antes de que el estigma sea apto para recibirlo. La mayoría de las plantas dicógamas pertenecen a este tipo protándrico.
- Proterógina (protógina).** Aplícase a la planta, flor, etc., dicógama en la que los estigmas son receptivos antes de la maduración de los estambres propios.
- Proterozoico.** La más reciente de las tres subdivisiones del Precámbrico.
- Protistas.** En algunas clasificaciones, reino de organismos que incluye algunas algas, hongos y protozoos. Convencionalmente utilizado para hacer referencia a los eucariotas unicelulares.
- Protolfoema.** Floema primario diferenciado en primer lugar.
- Protonema.** En los briófitos, cuerpo celular que se produce al germinar una espora, generalmente filamentosos y más o menos ramificado, aunque puede ser laminar (esfagnos) o un agregado irregular de células ovoideas. En algología, talo muy sencillo y transitorio que procede de una espora o cigoto, como en las carofíceas.
- Protoplasmodio.** Plasmodio granular, que da lugar a un solo esporangio. Típico de algunos mixomicetos (equinosteliales).
- Protoplasto.** Unidad de protoplasma delimitada por la pared celular.
- Protostela.** Estela constituida por una columna axial de xilema rodeada por un cilindro de floema. Se considera el tipo estelar más primitivo.
- Protóxilema.** Xilema diferenciado en primer lugar, generalmente en una región donde el órgano está creciendo en longitud.
- Protozoos.** Grupo de organismos unicelulares eucarióticos, incluso acelulares, generalmente microscópicos e incluidos en varios filos de protoctistas o protistas. Incluyen formas ciliadas, ameboides y flageladas.
- Proximal.** Cercano al punto que se toma como base u origen. Se opone a distal. Suele hacer referencia al área polínica o esporal donde hubo contacto en el estadio de tétrada postmeiótica: las aperturas que se hallan en esa zona se denominan proximales.
- Pseudanto.** Inflorescencia formada por varias flores pero cuyo conjunto asemeja una sola flor, como los capítulos de las asteráceas.
- Pseudocarpo.** Fruto carnoso derivado de un gineceo apocárpico en el que el talamo es fuertemente acrescente, como ocurre en el género *Fragaria*.
- Pseudoetelio.** Agregado compacto de esporangios, en algunos hongos ameboides.
- Pseudohongos.** Organismos lisotróficos con pared de celulosa, formas móviles con 2 flagelos, uno de ellos con mastigonemas tubulares, mitocondrias con crestas tubulares, cisternas asociadas en dictiosomas, acúmulo de micolaminarina, síntesis de lisina por la vía del ácido diaminopimélico (ADP) y ciclo diplonte con meiosis gametangial. Las hifas suelen ser cenocíticas y es muy frecuente la reproducción sexual por contacto gametangial. Generalmente incluidos entre los cromistas (por su carácter heterocontos) o estramenopilos. Incluyen los oomicetos, hifocitridiomycetos y labirintulomicetos.
- Pseudoindusio.** En los helechos, cubierta de los soros constituida generalmente por el borde recurvado de la fronde o pinna, como en *Adiantum*.
- Pseudoparenquimático.** Formado por filamentos entretreídos que, en sección, presentan el aspecto de un parénquima.
- Pseudoplasmodio.** Agregado de amebas.
- Psilado.** Grano de polen con superficie exínica lisa, carente de elementos esculturales.
- Pilotum.** Género viviente de pteridófitos que ha sido objeto de numerosas investigaciones evolutivas. Se relacionó inicialmente con los cooksonioides del Devónico debido a la

- ausencia de raíces y hojas vascularizadas, la posición apical de los sinangios, ramificación dicotómica, xilema primario exarco y eusporangios con producción de isósporas. No hay, sin embargo, evidencias de que *Psilotum* sea realmente un superviviente de las floras devónicas. Las relaciones de este género con helechos parecen cada vez más firmemente asentadas a través de los estudios sobre el desarrollo del embrión y la estructura del gametófito. Los análisis cladístico-moleculares determinan que *Psilotum* representa un grupo derivado de los helechos eusporangiados, próximo a ofioglosales. La "enación" de *Psilotum* sería un rasgo vestigial, más que un precursor de la micrófila.
- Pteridófitos.** En sentido general, plantas con haces vasculares, pero sin semillas (criptógamas vasculares).
- Pteridospermas.** Grupo de gimnospermas fósiles, generalmente con semillas dispuestas sobre estructuras foliares. En algunos sistemas de clasificación, el término incluye algunos grupos enigmáticos o de afinidad taxonómica incierta, como Pentoxylales y Czenakowskiales. En las filogenias cladísticas, las pteridospermas se presentan como parafiléticas o polifiléticas.
- Pubescente.** Densamente cubierto de pelos suaves y cortos.
- Pulsación tectónica.** Episodio de incremento de la actividad tectónica, incluyendo mayor velocidad en la separación de placas y/o subducción, generalmente asociado con incrementos en la actividad volcánica y emisión de gases desde el manto.
- Puntuacionismo.** Perspectiva epistémica basada en el modelo de los equilibrios puntuados.
- Quiasma.** Punto de cruzamiento entre dos cromosomas. Durante la formación de las células sexuales, estos puntos son los lugares donde se intercambian segmentos de cromosomas entre los miembros de cada par. Los cromosomas se cortan por los quiasmas, se cambian los empalmes y se forman nuevos cromosomas híbridos. De este modo, en la descendencia producida por reproducción sexual, aparecen nuevas combinaciones de genes ya existentes.
- Quilla.** En corolas papilionadas, los dos pétalos inferiores y soldados (al menos en el extremo) que alojan a los órganos reproductores.
- Quimioautotrofia.** Obtención de energía metabólica por la oxidación de sustratos inorgánicos como el azufre, el nitrógeno o el hierro. Se presenta en algunos microorganismos.
- Quimiosintético.** Dícese del organismo autotrófico que utiliza energía química para realizar biosíntesis.
- Quimiotaxis.** Movimiento de células en dirección a un estímulo químico, o huyendo de él.
- Quiropterogamia.** Polinización por murciélagos.
- Quitina.** Polisacárido complejo típico de los élitros y tegumentos de insectos o que impregna el exosqueleto calcáreo de los trilobites.
- Quitridiomycetos (quitridios).** Hongos verdaderos unicelulares, coloniales o filamentosos, lisotróficos, caracterizados por una fase móvil compuesta de zoósporas con un flagelo posterior (los gametos móviles no aparecen en ningún otro grupo de hongos verdaderos). Se suelen catalogar como hongos acuáticos, parásitos de algas y rotíferos, pero la mayoría de las especies en realidad aparecen en el suelo como saprófitos, y también hay algunos parásitos de plantas vasculares.
- Racimo.** Inflorescencia monopódica compuesta de un eje principal con flores solitarias pediceladas, dispuestas de forma alterna o helicoidal. El ápice de crecimiento continúa activo, por lo que no suele existir flor terminal y las ramas o flores más jóvenes están más próximas al extremo.
- Radiación adaptativa.** Proceso evolutivo por el que una especie o grupo de especies se diversifica en un gran número de especies nuevas, las cuales presentan modos de vida más variados y ocupan más nichos que sus antepasados.
- Radiación.** En cladística, evento de cladogénesis rápida. Pauta evolutiva de aparición rápida de muchos descendientes desde un linaje. En paleoecología, diversificación rápida.
- Radícula.** Raíz primaria o embrionaria.
- Radiospérmica.** Planta cuyas semillas tienen simetría radial.
- Rafe.** Fisura longitudinal que se encuentra en los frústulos de las diatomeas pennadas móviles. Línea en resalto que se observa en el borde de algunas semillas y resulta de la soldadura del funículo con el tegumento cuando el óvulo es anátropo.
- Rafidofíceas.** Grupo de heterocontófitos unicelulares con pigmentos similares a los de las crisofíceas, pero con tricocistes como los dinófitos.
- Raíz.** Parte inferior de los cormófitos, por lo general subterránea, que fija la planta al suelo y absorbe agua y nutrientes minerales por medio de pelos absorbentes.
- Ramento.** Conjunto de restos foliares que persisten en el tallo de algunas plantas perennes. A menudo, hace referencia particular a la maraña de brácteas que cubría el tallo de *Cycadeoidea*.
- RAPD (random amplified polymorphic DNA).** Proceso de amplificación del DNA genómico total mediante cebadores de oligonucleótidos arbitrarios de unas diez bases que se unen al azar en el DNA.
- Raquis.** Prolongación del peciolo o nervio medio en una hoja compuesta sobre el que se insertan los folíolos. También, eje principal de la inflorescencia compuesta en la familia gramíneas.
- Rastro foliar.** Haces de xilema y floema que conectan las porciones de estos tejidos correspondientes al peciolo y a la estela.
- rbcl.** Gen de los cloroplastos que codifica la subunidad principal de la ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RUBISCO). Frecuentemente secuenciado para resolver relaciones taxonómicas supragenéricas dentro de angiospermas, helechos y algas.
- Receptáculo.** Parte del tallo ensanchada, cóncava o convexa, en la que se insertan todas las piezas florales. Eje floral.
- Recombinación.** Formación de nuevas combinaciones génicas mediante la reproducción sexual, que se realiza en dos fases: en primer lugar, durante la meiosis, los genes se recombinan en los cromosomas. A continuación, después de la fecundación, dos de estas dotaciones cromosómicas haploides se unen, formándose una nueva dotación diploide.
- Reduccionismo.** Concepción según la cual todo proceso puede explicarse a partir de las propiedades de sus componentes elementales.

- Refugio glaciar.** Área de supervivencia vegetal en tiempos glaciares, generalmente en latitudes bajas o condiciones fisiográficas favorables.
- Regresión marina.** Descenso del nivel del mar.
- Regresión.** Reversión en la dirección del proceso evolutivo.
- Reina Roja, Hipótesis de la.** Sostiene que cada mejoría evolutiva que experimente una especie representa un deterioro del contexto ambiental de otra especie, por lo cual ésta debe evolucionar tan rápido como pueda para poder sobrevivir.
- Relación isotópica del oxígeno (relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$).** Relación de abundancia entre dos de los tres isótopos del oxígeno, los cuales tienen distintas frecuencias de vibración motivadas por las diferentes masas de sus núcleos, lo que motiva que se comporten de modo distinto durante las reacciones físico-químicas. Estas diferencias de comportamiento pueden darnos cierta información, por ejemplo acerca del origen del agua en un paleoambiente o las temperaturas a las que han tenido lugar una serie de interacciones.
- Relicto.** Que perdura de una vegetación primitiva.
- Reloj biológico.** Mecanismo fisiológico que mantiene ritmos endógenos.
- Reloj molecular, (Modelo del).** Hipótesis que sostiene que las mutaciones ocurren en intervalos suficientemente regulares como para permitir datar las dicotomías filogenéticas. Se asume una relación directa entre la magnitud de la divergencia molecular y el tiempo desde el cual tuvo lugar la separación ancestral de las dos ramas.
- Replicación.** Formación de una nueva copia de un gen o molécula de DNA.
- Replo.** Tabique de origen placentario que divide el ovario y fruto de las crucíferas.
- Reproducción asexual.** Reproducción en la que no se produce plasmogamia ni cariogamia.
- Reproducción sexual.** Modo de reproducción que comporta unión de núcleos, meiosis y, con frecuencia, plasmogamia.
- Resiliencia.** Capacidad de recuperación o elasticidad de un ecosistema ante una perturbación o cambio ambiental. Si las observaciones no poseen la resolución temporal suficiente, puede confundirse con la inercia.
- Resina.** Cualquiera de las sustancias de secreción de las plantas con aspecto y propiedades más o menos análogas a las de los productos conocidos vulgarmente con el mismo nombre.
- Respiración.** Oxidación intracelular de moléculas orgánicas para liberar energía y producir CO_2 y agua.
- Respuestas tipo umbral.** Cambios abruptos que tienen lugar cuando un sistema excede su capacidad para absorber los cambios inducidos desde el exterior. Se dan más allá de las coordenadas que caracterizan a la inercia o a la resiliencia.
- Reticulado.** En forma de red, se aplica con mucha frecuencia a las nerviaciones en las hojas.
- Retrotransposón.** Clase de transposón que se replica y transpone por una transcripción inversa de RNA y la inserción del DNA resultante en el genoma. Una gran parte del genoma de algunas plantas está formada por retrotransposones.
- Rhynie (Chert).** Formación fosilífera de Escocia, famosa por el descubrimiento de una gran cantidad de fósiles devónicos de plantas terrestres.
- Ribosoma.** Pequeña estructura globular de las células, donde se lleva a cabo la síntesis de proteínas. Todas las células de los organismos procariotas y eucariotas poseen ribosomas, que están compuestos por RNA y proteínas.
- Ricina.** Cordones de hifas con papel de fijación, en líquenes.
- Riniófitos.** Grupo primitivo de plantas vasculares afilas, con ramificación dicotómica, protostela centrarca, esporangios terminales y homosporia. Incluyen formas ancestrales, como *Cooksonia*, *Rhynia*, *Fusitheca*, *Aglaophyton*, *Horneophyton*, *Steganotheca* y *Uskiella*, entre otras. Su biostratigrafía es silúrico-devónica.
- Ripario.** Que crece en las riberas.
- Rizóforo.** Órgano portador de raíces, característico de licópsidos arbóreos. En *Selaginella*, pequeño órgano cilíndrico alargado que brota de las bifurcaciones foliares y porta una o varias raíces cerca del ápice. Se le atribuye naturaleza caulinar.
- Rizoma.** Tallo subterráneo horizontal con raíces y brotes foliáceos que actúa como órgano de resistencia en la estación desfavorable.
- Rizomorfo.** En cormófitos, parte basal prominente y engrosada de un tallo que sostiene el sistema radical, como ocurre en los lepidodendros y sigilarias. En hongos, cordones de micelio dotados de crecimiento apical y estructura compleja, que recuerdan al sistema radical de cormófitos.
- Rizosfera.** Suelo en las inmediaciones de las raíces vegetales que está influenciado estructural o biológicamente por la presencia de dichas raíces.
- RNA.** Ácido nucleico formado por una cadena polinucleotídica. Sus nucleótidos consisten en una molécula del azúcar ribosa, un grupo fosfato, y una de estas cuatro bases nitrogenadas: adenina, uracilo, citosina y guanina. El RNA es una molécula próxima al DNA. Existen tres tipos de RNA: mensajero, ribosómico y de transferencia. El RNA mensajero (mRNA) es un ácido nucleico de un solo filamento, que se forma como copia de trabajo del código genético de un gen de DNA. A continuación, el mRNA se desplaza a un ribosoma de la célula (compuesto por proteínas y RNA ribosómico), donde se utiliza su información para sintetizar una proteína. En este proceso, el RNA de transferencia (tRNA) introduce los aminoácidos individuales. Los mensajes del código genético del mRNA se traducen en una secuencia de aminoácidos en la molécula de proteína.
- RNA-polimerasa.** Complejo enzimático que cataliza la síntesis del RNA (transcripción) utilizando como molde la cadena de una molécula de DNA.
- Robledal.** Formación o asociación vegetal dominada por robles (especies caducifolias del género *Quercus*).
- Rodinia.** Supercontinente precámbrico, localizado en torno al cinturón ecuatorial, aproximadamente en la misma posición que el actual continente africano.
- Rodófitos (algas rojas).** Grupo amplio de algas eucarióticas, desde unicelulares hasta talófitos histológicamente complejos, con tilacoides libres, ficobiliproteínas (ficoeritrina) en ficobilisomas, almidón de florídeas, sin retículo endoplasmático

- en el cloroplasto ni células flageladas, pared celular con celulosa y mucilagos (de los cuales se obtiene el agar). Hay unas 6000 especies, la mayoría marinas. Muchas cristalizan el carbonato cálcico y forman parte importante de los arrecifes coralinos.
- Rotácea.** Se aplica a las corolas simpétalas (pétalos soldados) y actinomorfas de tubo muy corto y limbo patente asemejando la forma de una rueda.
- RUBISCO.** Carboxilasa responsable de la fijación fotosintética de CO₂.
- Ruderal.** Planta asociada a ecosistemas muy antropizados.
- Rudimentario.** Desarrollado de forma inconclusa o imperfecta. A veces se utiliza incorrectamente como sinónimo de vestigial.
- Rupícola.** Que vive en paredes o rocas.
- Sabana.** Bioma tropical y subtropical dominado por gramíneas y con un estrato arbóreo y/o arbustivo. Es transicional entre la pluviselva y las praderas, y característico de países tropicales cuyo clima comporta una estación seca.
- Sabulícola.** Que vive sobre sustrato arenoso.
- Sacato.** Grano de polen con sacos aeríferos. Típico de algunas familias de coníferas (pináceas, podocarpáceas), y frecuente en gimnospermas mesofíticas.
- Saco embrionario.** Gametófito femenino de angiospermas.
- Saco polínico.** En angiospermas, cada una de las dos cavidades que constituyen una teca en las anteras de los estambres. En gimnospermas, cavidad que contiene el polen. Equivalente al microsporangio en los pteridófitos heterosporicos.
- Saltación.** Modificación genética que se expresa como un cambio fenotípico profundo en una sola generación y genera un linaje evolutivo potencialmente independiente.
- Saltación dicotómica.** Saltación dirigida por mutación de al menos un gen dentro de un linaje ancestral, para generar un linaje novedoso.
- Saltación reticulada.** Saltación dirigida por aloploidia.
- Saltacionismo.** Concepción según la cual los pasos evolutivos pueden hacerse por saltos, sin formas intermedias.
- Sámara.** Fruto (generalmente un aquenio) con expansiones del pericarpo extendidas en forma de alas membranosas.
- Saprófito.** Organismo que se nutre de materia orgánica muerta o restos en descomposición.
- Sapropelo.** Fango orgánico acumulado en condiciones anaeróbicas en lagos someros, marismas o sobre el lecho marino. Contiene más hidrocarburos que la turba, aunque existen sedimentos transicionales. Puede ser fuente de petróleo o gas.
- Sarcotesta.** Testa carnosa.
- Secuencia epigenética.** Activación y desactivación de genes en un orden preciso durante el desarrollo.
- Selección.** El impacto del ambiente sobre la supervivencia o el éxito reproductor de los organismos individuales. A lo largo de muchas generaciones, la selección natural o artificial de caracteres hereditarios puede alterar la constitución genética de una población de individuos interfecundables.
- Selección artificial.** Creación de variedades generadas por la influencia humana sobre plantas y animales.
- Selección centrífuga.** Selección disruptiva.
- Selección centripeta.** Selección estabilizadora.
- Selección de grupo.** Favorece a los grupos cooperativos de seres vivos, que pueden sobrevivir y reproducirse mejor que los miembros individuales por sí solos.
- Selección direccional.** Selección favorable a uno de los extremos fenotípicos.
- Selección direccional bajo interacción epistática.** Tanto bajo una escala aditiva como multiplicativa, los *loci* pueden comportarse de forma independiente con respecto a sus aptitudes biológicas. Cuando no lo hacen, se dice que sus aptitudes no son independientes o que presentan interacción epistática.
- Selección disruptiva.** Selección favorable a los extremos fenotípicos en una población polimórfica, lo cual preserva y acentúa las discontinuidades.
- Selección epigámica.** Selección sexual.
- Selección estabilizadora.** En una población genética se produce variación de manera constante. Si la población está bien adaptada y sus caracteres "medios" (lo más frecuentes) se han sometido a la prueba del tiempo y han resultado correctos, la selección eliminará las variaciones menos comunes a medida que surjan. Si imaginamos la variación de caracteres como una curva en forma de campana: las "colas" estrechas de ambos lados se eliminarán, mientras aumenta la parte central curvada.
- Selección gamética.** Selección en la gametogénesis.
- Selección interdémica.** Tipo de selección de grupo en que algunos demes adquieren una gran aptitud que les permite enviar emigrantes en grandes cantidades, los cuales invaden finalmente toda la metapoblación.
- Selección K.** Selección que proporciona mayor capacidad competitiva en ambientes estables y predecibles.
- Selección natural.** Proceso que favorece los organismos más aptos en una población, por lo que éstos transmiten sus genes con más probabilidad que los demás a la siguiente generación. Este proceso conduce a cambios génicos de valor evolutivo.
- Selección progresiva.** Selección direccional.
- Selección r.** Selección que proporciona mayor capacidad competitiva en ambientes inestables e impredecibles.
- Selección sexual.** Habilidad de los individuos para diferenciar y seleccionar una pareja.
- Selección zigótica.** Selección que se produce desde la formación del cigoto hasta el estado de madurez adulta. Incluye la supervivencia y la tasa de desarrollo.
- Semiínfero.** Ovario embutido en el tálamo, pero no completamente.
- Semilla.** Unidad de reproducción sexual de los espermatófitos, desarrollada a partir de un óvulo fecundado.
- Sépalo.** Cada uno de los segmentos del cáliz de una flor, por lo general verdes.

- Septicida.** Fruto (generalmente cápsula) derivado de un ovario plurilocular, que se abre longitudinalmente por el plano de los tabiques.
- Septo.** Pared o tabique entre dos cavidades de un ovario.
- Serología.** Estudio de antígenos y anticuerpos.
- Sésil.** Órgano o parte de órgano que carece de pie, soporte o estipe.
- Seta.** Pedúnculo del esporófito de briófitos. Carpóforo de hongos carnosos.
- Shale.** Roca sedimentaria de grano fino, lajosa, compuesta de partículas de tamaño limo y arcilla de composición mineral no especificada. A menudo es fosilífera.
- Sicono.** Inflorescencia e infrutescencia carnosa típica del género *Ficus*.
- Sifonal (sifonado).** En muchas algas, tipo de talo caracterizado por filamentos cenocíticos, o sea, no divididos en células por medio de tabiques.
- Sifonocladal.** En algas, talo pluricelular con células plurinucleadas de crecimiento terminal.
- Sifonogamia.** Fecundación por tubo polínico.
- Sifonostela.** A partir de la protostela, primer grado de complejación del sistema conductor, por formarse en la parte axial de la columna de xilema un cilindro interior de médula.
- Silenciamiento génico.** Anulación de la capacidad de expresión de un gen. Tiene mucho interés en manipulación de plantas transgénicas y se puede llevar a cabo por diversos procedimientos: inducción a nivel transcripcional o postranscripcional, influencia del promotor, influencia de la homología del transgen, etc.
- Silicícola.** Que habita suelos silíceos.
- Silicoflagelados.** Grupo de crisofíceas con esqueleto interno de sílice o producción de formas enquistadas o cigotos silicificados (estatósporas), con gran capacidad fosilífera.
- Silicua.** Fruto seco, dehiscente y capsular típico de las crucíferas. Deriva de un gineceo bicarpelar y unilocular con dos placentas parietales opuestas, que crecen dividiéndolo secundariamente en dos cavidades. Se abre por las líneas de sutura de los carpelos. Su longitud excede tres veces su anchura.
- Silícula.** Fruto similar a la silicua en el que la longitud es menor a la triple medida de la anchura.
- Silúrico.** Período geológico de la Era Paleozoica, que sigue al Ordovícico y concluye con el comienzo del Devónico, entre 443 y 417 Ma.
- Simbiosis.** Asociación íntima y mutuamente benéfica entre dos o más especies, que adquieren un mayor grado de aptitud viviendo juntas que si vivieran separadas. En las simbiosis obligadas, las especies asociadas no pueden vivir la una sin la otra.
- Simpátrico.** Dos especies son llamadas simpátricas si sus áreas de distribución geográfica se solapan, al menos parcialmente.
- Simpétala.** Con los pétalos soldados por sus márgenes, al menos en la base.
- Simplesiomorfía.** Dícese de los caracteres en estado primitivo (plesiomórficos) compartidos entre dos o más taxa.
- Simpódica.** Tipo de ramificación que consiste en una serie de brotes concrecentes, unidos por sus extremos basales en un solo cuerpo axial. Dichos brotes, que pueden ser monopodios parciales (cesan en su crecimiento apical) bien porque producen una flor en su extremo, bien porque el punto vegetativo pierde su facultad meristemática. Una yema más o menos próxima al ápice, o varias de ellas, prosiguen entonces el desarrollo del eje. Todas las inflorescencias cimosas tienen un desarrollo simpódico.
- Simpson, George Gaylord (1902-1984).** Paleontólogo y evolucionista americano, coautor de la teoría sintética.
- Sinangio.** Grupo de esporangios soldados.
- Sinánteros.** Estambres soldados por las anteras.
- Sinapomorfía.** En cladística, la posesión en común de caracteres apomórficos entre dos taxa (es decir, las características son compartidas, derivadas). Si los dos grupos comparten una variedad de un carácter que no es la primitiva, es posible que estén relacionados evolutivamente, y únicamente variedades sinapomórficas de un carácter pueden ser usadas como evidencia de que dos taxa están relacionados. Los árboles filogenéticos se construyen a partir del descubrimiento de grupos unidos por sinapomorfías.
- Sincárpico.** Ovario formado por dos o más carpelos soldados.
- Sincrónico.** Contemporáneo, simultáneo, coetáneo, correlativo cronológicamente.
- Sinérgida.** Célula asociada con la ovocélula en el saco embrionario de angiospermas.
- Sintenia.** Método que se usa en la comparación de genomas, pero que no recurre a la búsqueda de homología. Se basa en la observación de que existe un cierto porcentaje de genes cuyo vecindario está conservado entre diferentes organismos. La situación más evidente de conservación de grupos de genes es la de los operones conservados de procariotas. Por tanto, se asume que dos genes que estén ocupando la misma o una posición parecida en un grupo de genes conservados entre distintos genomas, pueden estar desarrollando la misma función, con una probabilidad más alta que la que se esperaría por azar.
- Sistemática molecular.** Estudio de las relaciones entre organismos usando caracteres bioquímicos y empleando técnicas como la electroforesis, cromatografía, serología e hibridación del DNA. Estudio de las relaciones evolutivas por comparación de secuencias de datos moleculares.
- Sistemática.** Taxonomía.
- Somatogamia.** Forma de plasmogamia: unión de hifas vegetativas, para dar hifas dicarióticas.
- Soralio.** Cualquiera de las pústulas corticales del talo de algunos líquenes, por donde salen los soredios al exterior.
- Soredio.** Agregado de hifas y células algales, de fácil separación y difusión, que interviene en la multiplicación de líquenes.
- Soro.** Agrupación de esporangios en helechos.
- Sorocarpo.** Estructura fructífera de algunos hongos ameboides.
- Soróforo.** Estructura gelatinosa que emerge del esporocarpo en la germinación de Marsileales.
- Stebbins, G. Ledyard (1906-2000).** Evolucionista norteamericano que incorporó a la teoría sintética y a los postulados de

- Dobzhansky, los descubrimientos principales sobre evolución vegetal, especiación e hibridación.
- Súber.** Tejido secundario, caulinar o radical, de función protectora, que sustituye a la epidermis, producido hacia el exterior por la actuación del felógeno.
- Subespecie.** Taxon infraespecífico. Grupo de poblaciones de una especie con cierto grado de aislamiento geográfico y diferenciación morfológica, pero preservando la capacidad de cruzamiento allí donde las áreas se solapan.
- Sucesión.** Distribución cronológica de organismos dentro de un área. Secuencia estacional, ecológica o geológica de especies dentro de un hábitat o comunidad.
- Suculento.** Con órganos carnosos.
- Sulco.** Colpo de posición distal, cuya longitud, por lo general, excede la del eje principal del grano de polen.
- Supergen.** Asociación de genes estrechamente ligados que determinan un carácter.
- Súpero.** Ovario no incluido en el tálamo floral.
- Superpluma.** Pulsación tectónica.
- Supervivencia de los más aptos.** Expresión acuñada por Herbert Spencer y más tarde empleada por Darwin para referirse a la selección natural.
- Suspensor.** Célula o células que, por alargamiento, empujan el embrión hacia el interior del tejido nutricional.
- Svanbergfjellet.** Formación fosilífera del Proterozoico (800-700 Ma) que incluye las primeras evidencias de multicelularidad, a través de fósiles afines a las Cladophorales.
- Taeniado.** Grano de polen poliplicado y sacato. Frecuente en depósitos mesofíticos.
- Tafofacies.** Unidad de roca sedimentaria caracterizada por la preservación de su grupo fósil.
- Tafonomía.** Estudio de la transición de los restos orgánicos desde la biosfera hasta la litosfera.
- Tálamo.** Porción axial sobre la que se asientan los diversos verticilos de una flor. Sinónimo de receptáculo.
- Tallo.** Eje principal del soporte de una planta. Lleva las hojas con yemas en sus axilas. Por lo general, aéreo, a veces subterráneo.
- Taloso.** Desprovisto de raíces, tallos y hojas u órganos parecidos.
- Tamaño poblacional.** Número de individuos en una población finita.
- Taninos.** Sustancias ácidas hidrosolubles, con sabor amargo y propiedades astringentes, que se encuentran en muchas plantas.
- Tauiagénesis.** Desarrollo filogenético u ontogenético acelerado.
- Taquitelia.** Evolución a velocidad rápida, normalmente en relación con poblaciones que pasan desde un ámbito adaptativo a otro con brusquedad. A veces, sinónimo de tauiagénesis.
- Tardiglacial.** Etapa final del último episodio glacial, datada entre 15.000 y 10.000 BP, y caracterizada en Europa por procesos episódicos de colonización arbórea (ej. *Pinus*, *Juniperus* y *Betula*).
- Tasa de mutación.** Probabilidad de que tenga lugar una mutación particular en un período de tiempo determinado.
- Tautología.** Repetición innecesaria de una palabra o premisa. Argumentación circular.
- Taxa (taxones).** Plural de taxon.
- Taxon.** Cualquier grupo utilizado en la clasificación.
- Taxonomía.** Teoría y práctica de la descripción, nomenclatura y clasificación de los organismos. Estudio de los taxa y su delimitación.
- Taxonomía Numérica.** Fenética, taxometría.
- Teca.** Mitad de una antera, generalmente con dos sacos polínicos.
- Tectado.** Grano de polen con tectum.
- Tectado-columelado.** Tipo estructural polínico característico de angiospermas.
- Tectónica de placas.** El concepto global que reúne deriva continental, expansión de fondos oceánicos, actividad sísmica, estructura de la corteza y actividad volcánica en un modelo coherente de cómo evoluciona la parte más externa de la Tierra.
- Tectónica.** Estudio de las características estructurales y procesos de la corteza terrestre.
- Téctum.** Capa más externa de la ectexina polínica.
- Tefrocronología.** Datación geológica basada en la estratificación de cenizas volcánicas.
- Tegumento.** Tejido que rodea y protege el primordio seminal.
- Teilhard de Chardin, Padre Pierre (1881-1955).** Evolucionista católico que intentó una síntesis de ciencia y religión a través de diversas teorías místicas.
- Teleología.** Doctrina que sostiene que los fenómenos naturales derivan de, o son diseñados por, o para un propósito determinado.
- Teleonomía.** Ciencia o estudio de la adaptación. Doctrina que sostiene que todas las estructuras y funciones han evolucionado por ventaja selectiva.
- Teleutóspora.** Telióspora.
- Telio.** Órgano productor de teliósporas.
- Telióspora.** En royas (uredinales) y tizones (ustilaginales), dícese de un tipo de clamidósporas de reposo, tardías, pediceladas y con perisporio oscuro intenso, que ya no germinan sobre las hojas del hospedante, sino sobre el suelo en el próximo período vegetativo.
- Teloma.** Unidad hipotética de organización, constituida por el último segmento de un eje ramificado dicotómicamente, tanto si es fértil como si es estéril.
- Tenuinucelado.** Óvulo con nucela escasamente desarrollada.
- Teoría andrógena (mostly male theory of flower origin).** Discute el origen de angiospermas a partir de *Pteroma*, un órgano polínico de coristospermáceas del Jurásico de Yorkshire. Implica la intervención de la heterotopía, sugiriendo que existiría una situación génica ancestral con la posibilidad de producir óvulos heterotópicamente a través de una mutación homeótica.
- Teoría antitética.** Teoría de la interpolación.
- Teoría de Álvarez.** El año 1986 un titular de la revista *Time* se preguntaba: ¿Mataron los cometas a los dinosaurios? La atención norteamericana se centró en dos geólogos, padre e

hijo, Luis y Walter Álvarez, los cuales se habían sentido fascinados por un estrato de iridio encontrado en tres lugares e incrustados entre rocas de sesenta y cinco millones de años. El suceso habría ocurrido en los límites del Cretácico, en el momento en que se extinguieron las grandes familias de dinosaurios. El iridio es un elemento raro en la Tierra, pero se encuentra de manera habitual en los meteoritos. Por sus anteriores estudios, los Álvarez llegaron a la conclusión de que podrían encontrarse más capas de iridio por todo el mundo en la misma posición. Su predicción ha resultado cierta. Los Álvarez mantuvieron que el iridio había sido depositado durante un suceso catastrófico ocurrido a finales del Cretácico; esta catástrofe hizo también que el clima se enfriara repentinamente y provocara la gran mortandad. Lluvias de meteoritos gigantes podrían haber sido los responsables.

Teoría de la interpolación. Postula que las plantas terrestres habrían derivado de un antecesor algal con ciclo haplonte, de manera que el esporófito vendría a ser una generación nueva, multicelular, que se intercalaría entre dos gametófitos, debido a la retención de la ovocélula y del cigoto y, sobre todo, al retraso en la meiosis zigótica.

Teoría de la transformación. Postula que las plantas terrestres derivaron de especies algales que ya presentaban alternancia de generaciones, probablemente isomórficas, de manera que el esporófito se habría "transformado" en la fase dominante. Según esta teoría, los gametófitos y esporófitos alternantes son fundamentalmente similares, modificados sólo en relación a la producción de esporas. El esporófito se asociaría de forma secundaria con el gametófito para la nutrición y el desarrollo, por lo que adquirió propiedades parasíticas.

Teoría de los equilibrios desplazados. Teoría evolutiva, propuesta por Sewall Wright, según la cual la subdivisión poblacional por deriva permite que algunos demos afortunados adquieran una composición genética muy favorable que les permite por selección interdémica expandirse y cambiar la composición genética de toda la metapoblación.

Teoría euántica. Sostiene que la flor de angiospermas derivaría de un estróbilo bisexual no ramificado que contenía, en disposición espiralada, tanto óvulos como órganos polínicos, de forma similar a las estructuras hermafroditas de algunas cica-deoidáceas (Arber & Parkin 1907, 1908).

Teoría euántica modificada. Sostiene que el origen de las angiospermas debe situarse entre algún grupo de pteridospermas, el cual sería ancestral tanto a las angiospermas como a los cica-deoidófitos.

Teoría homóloga. Teoría de la transformación.

Teoría neutralista (teoría neutra de la evolución molecular). Sostiene que en la mayor parte de los casos las mutaciones de los genes serían neutras, o casi neutras, es decir, que no tendrían repercusiones sobre la estructura o el funcionamiento del organismo (Kimura 1983). Teniendo en cuenta las tasas de mutación observadas en algunos experimentos, si cada una de las mutaciones tuviese un efecto sobre el organismo y fuese sometida a la elección selectiva, los organismos no podrían soportar este casi-permanente recuestionamiento de su adaptación. Por tanto, la mayor parte de las mutaciones deben ser neutras y las variaciones de frecuencia de los genes en las poblaciones se deberían poco o nada a la selección. En el pensamiento de Kimura, este neutralis-

mo se aplica al nivel molecular, pero en los niveles superiores, orgánicos, interviene la selección; de cualquier forma, las mutaciones no pueden explicar la transformación de las especies.

Teoría pseudántica. Sostiene que el origen de angiospermas debe situarse entre gnetófitos, asumiendo que la flor primitiva es unisexual y anemófila.

Teoría ranaliana. Tiene su origen a principios del siglo XX (Bessey 1915) y sostenía que la flor primitiva de angiospermas es poseedora de las características generales de magnoliáceas: número de carpelos indefinido, perianto conspicuo en disposición helicoidal, receptáculo cónico, simetría radial, poliandria, ovario súpero, polinización por coleópteros, etc.

Teoría sintética de la evolución. Modelo evolutivo que pone un énfasis especial en la intervención de mutaciones y mecanismos de selección.

Teoría telomática. Se debe a Walter Zimmermann (1952) y pretende explicar el origen y desarrollo de órganos vegetales complejos de los traqueófitos desde unidades básicas multicelulares llamadas telomas. Parte de la idea preliminar de que el "tipo *Rhynia*" representaba una morfología primitiva que, por modificación evolutiva de sus partes, había producido las plantas vasculares más evolucionadas con raíces, tallos, hojas, sistemas vasculares más complejos y esporangios protegidos.

Tépalo. Segmento de un perigonio.

Teratógeno. Que causa malformaciones en el desarrollo ("monstruos").

Terciario. Período geológico más antiguo de la Era Cenozoica, entre 65 y 1,8 Ma.

Termófila. Planta que vive bajo condiciones climáticas cálidas.

Terófito. Planta anual. Planta que completa su ciclo vital en una sola estación, pasando la estación desfavorable en forma de semilla.

Teselación. Conjunto de reglas por las cuales los objetos pequeños se empaquetan dentro de un objeto mayor con tal de minimizar el espacio ocupado.

Testa. Cubierta externa de una semilla.

Tetis. El mar que más o menos separaba los dos grandes supercontinentes del Mesozoico, Laurasia y Gondwana.

Tétrada-e. Grupo de cuatro. Se aplica frecuentemente al grupo de cuatro palinomorfos que resultan de la meiosis. Algunos tipos polínicos (ericáceas, orquidáceas, *Typha*, *Drosera*, etc.) permanecen como tales después de la maduración de la exina.

Tetradínamo. Androceo característico de la familia brasicáceas, con un verticilo externo dímero y otro interno tetrámero.

Tetrápodos. Animales con cuatro extremidades.

Tetráspora. Cada una de las cuatro esporas resultantes de la meiosis del tetrasporangio.

Tetrasporangio. Esporangio que produce tetrásporas.

Tetrasporófito. En muchos rodófitos, planta diploide que produce tetrásporas.

Tierra de diatomeas. Acumulación de frústulos de diatomeas fósiles.

- Tilacoide.** Saco celular aplanado en cuyas membranas puede haber clorofila.
- Tillita.** Depósito litificado de arcilla con bloques producido por la acción de glaciares.
- Tirso.** Término amplio e impreciso que suele incluir inflorescencias paniculiformes con desarrollo simpódico.
- Topografía.** Características superficiales de un área geográfica.
- Topología.** En filogenia, patrón de ramificación de un árbol filogenético.
- Totipotencia.** Potencialidad de una célula para generar una nueva planta al completo.
- Trabécula.** Cordones de células que sostienen los haces vasculares en algunos licófitos, como *Selaginella*. Refuerzo de ciertos esporangios de pteridófitos.
- Trama.** Conjunto de hijas fúngicas entrelazadas que constituyen el píleo o las láminas sobre las cuales se hallan los basidios.
- Transcripción.** Conversión de una secuencia de bases de DNA en una secuencia equivalente de mRNA.
- Transducción.** Modificación genética (en las bacterias) efectuada por el DNA de los virus bacteriófagos.
- Transferencia funcional.** Comprende situaciones en las cuales una función ecológica particular ejecutada por una parte de un organismo ancestral es transferida espacialmente en la especie descendiente. La transferencia de función puede ocurrir por la vía de la heterotopía.
- Transformación.** Modificación genética (en las bacterias) que consiste en la incorporación de DNA procedente de otra cepa bacteriana.
- Transformismo.** Teoría que sostiene que las especies derivan unas de otras y que han ido cambiando a lo largo del tiempo.
- Transgénico.** Organismo que contiene uno o más genes que han sido transferidos desde un individuo de otra especie.
- Transgresión marina.** Avance del mar hasta cubrir áreas de tierra firme.
- Translación.** Lectura secuencial de las secuencias de bases del mRNA para la elaboración de una cadena de aminoácidos durante la síntesis proteica en los ribosomas.
- Translocación.** Movimiento de minerales y compuestos químicos en la planta. Movimiento de un segmento de un cromosoma a otra parte del mismo cromosoma o a un cromosoma diferente.
- Transpiración.** Pérdida de agua, en forma de vapor, por las partes aéreas de una planta.
- Transposón.** Secuencia génica móvil que puede pasar espontáneamente ("gen saltador o saltarín") de un lugar a otro sobre un mismo cromosoma o sobre un cromosoma diferente. Descubiertos en el maíz por B. McClintock, en 1951, los transposones son ahora conocidos en numerosos procariotas y eucariotas. Podrían tener un papel en el desencadenamiento de transformaciones evolutivas como la especiación.
- Tráquea.** Vaso.
- Traqueida.** Célula tubular (muerta) del xilema, cerrada por sus extremos.
- Traqueófitos.** Plantas con haces vasculares. Incluyen pteridófitos y espermatófitos.
- Triásico.** Primer período de la Era Mesozoica, entre 248 y 206 Ma.
- Tribu.** Categoría taxonómica situada entre el género y la familia.
- Tricógina.** Protuberancia receptora de espermacios, en los rodófitos y ciertos ascomicetos y basidiomicetos.
- Tricolpado.** Grano de polen con tres aperturas en forma de colpo.
- Tricolporado.** Grano de polen con tres aperturas compuestas, colporadas.
- Tricoma.** Pelo de la epidermis.
- Trileta.** Espora pteridófitica con apertura trirrasgada en la cara proximal.
- Trimerófitos.** Grupo primitivo de cormófitos homospóricos, protostélicos y afilos, con cierto grado de complejación en los sistemas de ramificación respecto a sus ancestros riniofitos. La ramificación principal es pseudomonopódica y las ramas laterales son dicotómicas o trifurcadas, terminando a veces en fascículos de esporangios fusiformes emparejados, cuya dehiscencia es longitudinal.
- Tripletes (código de).** Secuencia funcional de tres bases de nucleótidos en una molécula de DNA o de RNA. Cada triplete codifica un aminoácido para la síntesis de una proteína.
- Triporado.** Grano de polen con tres aperturas en forma de poro.
- Tristilia.** Heterostilia trimórfica.
- Trófico.** Relativo a la nutrición.
- Tropismo.** Respuesta de crecimiento que consiste en curvarse hacia un estímulo, o en dirección opuesta al mismo.
- Tubérculo.** Raíz o tallo subterráneo hinchado y lleno de sustancias de reserva; actúa como órgano de supervivencia en la estación desfavorable.
- Tubo polínico.** Protuberancia tubular del gametófito masculino de algunos espermatófitos.
- tufA.** Gen localizado comúnmente en el genoma nuclear de carófitas y embriófitos, mientras que en otras algas verdes se presenta en el cloroplasto. Es una de las evidencias que apoyan el origen carófito de las plantas terrestres.
- Tufa.** Roca sedimentaria formada por la deposición o precipitación de carbonato cálcico en torno a una surgencia.
- Tundra.** Bioma carente de árboles situado en las regiones circumpolares y en los pisos de vegetación superiores de algunas montañas, bajo climas fríos, con veranos cortos, generalmente condiciones edáficas de permafrost. Suele estar dominado por musgos, líquenes y espermatófitos anuales o pequeños arbustos.
- Turba.** Material vegetal sin consolidar, parcialmente descompuesto, que se suele formar en ambientes inundados con problemas de drenaje.
- Turbera.** Formación sedimentaria donde se acumula o acumuló turba.
- Umbela.** Inflorescencia en forma de sombrilla con todos los radios partiendo conjuntamente del extremo de la ramificación principal. Las umbelas son a veces compuestas, como en Apiáceas.
- Uncinulación.** Proceso de formación de uncinulos.

- Uncínulo.** Tratándose de ascomicetos, configuración de las células última, penúltima y antepenúltima de las hifas ascógenas.
- Undulipodio.** Flagelo eucariótico, utilizado para la locomoción y la nutrición.
- Uniformismo.** Actualismo.
- Unisexual.** Con órganos reproductores de un solo sexo.
- Uredio.** Masa (soro) de hifas binucleadas que forma uredósporas.
- Uredóspora.** Espora binucleada de las royas (Uredinales), capaz de reinfectar al hospedante sobre el cual se originó.
- Vaina.** Base de la hoja o pecíolo, más o menos ensanchada, que abraza parcial o totalmente al tallo en que se inserta.
- Valor adaptativo.** Propiedad de un carácter que contribuye a la supervivencia de un organismo.
- Valva.** Cada una de las partes aplanadas del frústulo de una diatomea. Cada una de las partes de la pared de la cápsula de las hepáticas, antocerotas y angiospermas, una vez separadas al producirse la dehiscencia.
- Valvar.** Tipo de dehiscencia estaminal por poros operculados como en las lauráceas. Tipo de apertura de frutos capsulares en los que cada segmento suele proceder de un carpelo del gineceo original.
- Variación.** La diferencia entre los fenotipos de los diferentes individuos de una especie.
- Variaciones ecofenotípicas.** Variaciones morfológicas reversibles y repetitivas ligadas a las fluctuaciones de los parámetros del entorno.
- Variiedad.** Taxon infrasub específico. Grupo de poblaciones con cierta diferenciación morfológica. Término ambiguo desde una perspectiva evolutiva; puede usarse como sinónimo de raza, ecotipo o variante geográfica.
- Vaso.** Célula tubular (muerta) del xilema, abierta por sus extremos.
- Vegetativo.** Somático, generalmente no reproductor.
- Velo parcial.** Membrana que cubre las láminas de una seta, antes de que éstas queden expuestas al abrirse dicha membrana. El velo parcial da origen al anillo de la seta madura.
- Velo universal.** Cubierta membranosa que envuelve completamente un esporóforo de hongos en estado inmaduro.
- Vernación.** Disposición de las hojas en la yema.
- Verticilada.** Filotaxis en la que hay más de dos hojas por nudo.
- Verticilastro.** Dicasio verticilado en los nudos de un raquis alargado. Conjunto de flores de algunas labiadas que por tratarse de cimas muy contraídas y enfrentadas parecen constituir un verticilo.
- Vesículas.** Estructuras globosas e irregulares que actúan como órganos de reserva de lípidos en las micorrizas.
- Vestigial.** Degenerado. Relativo a una estructura o función que ha disminuido su importancia en el curso evolutivo u ontogénico.
- Vicarianza.** Existencia de taxa o biota estrechamente relacionados en áreas geográficas diferentes, las cuales se han separado por la formación de una barrera natural (evento de vicarianza). Separación geográfica de una especie, tal que resultan dos especies estrechamente relacionadas, siendo una la contrapartida geográfica de la otra.
- Vida media.** Medida temporal de la desintegración de un isótopo radiactivo. Hay que tener en cuenta que la desintegración radiactiva afecta sólo al núcleo del átomo progenitor, de forma que el ritmo de la misma es independiente de las condiciones físicas y químicas del entorno. La desintegración sigue una pauta exponencial y el tiempo de vida total es imposible de determinar, pero es sencillo determinar el tiempo de vida de la mitad de los átomos radiactivos primigenios de un sistema. Eso es lo que se denomina "vida media".
- Vilano.** Cáliz acrescente en forma de pelos típico de algunas asteráceas y valerianáceas.
- Viroide.** Pequeña molécula de RNA de bajo peso molecular que infecta a las células vegetales.
- Virus.** Parásito biótrofo obligado y submicroscópico, compuesto por ácido nucleico y proteínas. Se conocen unas 2000 especies y cerca de una cuarta parte de ellas atacan y causan enfermedades a las plantas.
- Viscidio.** Estructura pegajosa o adhesiva. Frecuente en androceos que producen másulas y polinios.
- Vitalismo.** Perspectiva filosófica que sostiene que los fenómenos asociados a los seres vivos son el resultado de fuerzas sobrenaturales.
- Vivaz.** Perenne.
- Vivíparo.** Que produce descendencia en el cuerpo del organismo parental.
- Volva.** Dedal situado en la base del estipe de ciertas setas, como *Amanita*.
- Vrba, Elizabeth.** Paleontóloga sudafricana afincada en Estados Unidos, autora del modelo de los pulsos renovadores (*turnover-pulse hypothesis*) (Vrba 1985, 1992, 1993).
- Wallace, Alfred Russel (1823-1913).** Zoólogo y explorador británico, codescubridor de la selección natural.
- Wright, Sewall (1889-1988).** Biometrista norteamericano, coautor junto con R.A. Fisher y J.B.S. Haldane, de los principios matemáticos de la genética de poblaciones.
- Wurmense.** Relativo al Würm, la fase glacial más reciente de la estratigrafía cuaternaria alpina. Último episodio glacial.
- Xantofíceas.** Grupo de algas heterocontas, generalmente dulceacuícolas, con gran variación en los tipos de organización, desde ameboides hasta sifonales. Tienen paredes de celulosa, xantofilas y acumulan crisolaminarina.
- Xantofila.** Pigmento carotenóide que se diferencia del caroteno por contener oxígeno.
- Xerofitismo.** Síndrome adaptativo de xerófitos.
- Xerófito.** Planta de hábitats secos.
- Xeromorfo.** Con adaptaciones morfológicas a la aridez.
- Xilema.** Tejido conductor de agua de las plantas vasculares. Los vasos del xilema son tubos huecos formados por las paredes celulósicas de células muertas. Transportan agua y sales

minerales desde las raíces al resto de la planta. La acumulación de capas de xilema forma la madera o leño.

Xilema primario. Xilema derivado del procámbium.

Xilema secundario. Xilema derivado del cámbium vascular.

Xilófago. Que se nutre de madera.

Yema. Brote o fragmento de un organismo que realiza la reproducción asexual. Pequeño tallo con cortos entrenudos, que lleva los primordios de las hojas vegetativas o de los esporófilos.

Yorkshire. Formación fosilífera de Inglaterra, famosa por sus floras jurásicas.

Zarcillo. Parte o totalidad de un tallo, hoja o pecíolo modificado para formar un apéndice alargado; órgano trepador con la capacidad de enrollarse al contacto con un objeto.

Zigomicetos. Hongos verdaderos saprófitos, parásitos o depredadores, lisotróficos, caracterizados por un micelio cenocítico, paredes de quitina y glucano, esporas sin flagelos y reproducción sexual por gametangiogamia con producción de zigósporas.

Zigomorfa. Estructura u órgano que tiene simetría bilateral, esto es, un solo plano de simetría. Se aplica sobre todo a las flores.

Zigóspora. Zigoto de reposo, con pared gruesa, de los zigomicetos.

Zigosporangio. Esporangio de los zigomicetos.

Zigoto. Célula diploide que resulta de la fusión de los gametos masculino y femenino en la fecundación.

Zoidogamia. Fecundación por gametos móviles.

Zona adaptativa. Especialización adaptativa que ajusta un taxon a su ambiente.

Zoócora. Planta cuyos frutos o semillas se diseminan mediante los animales.

Zoógama (zoófila). Planta cuyo polen se dispersa por animales.

Zooplancton. Componente animal del plancton.

Zoóspora. Célula reproductora sexual, flagelada, producida por un organismo inmóvil.

Zoosporangio. Esporangio que produce zoósporas.

Zosterofilófitos. Grupo primitivo de cormófitos herbáceos, homospóricos y protostélicos, con ramificación dicotómica o pseudomonopódica y esporangios terminales. Difieren de los riniófitos en la posición lateral de los esporangios y en la presencia de una protostela exarca y masiva en los ejes aéreos.

Referencias

- Adachi, J., Kosuge, K., Denda, T. & Watanabe, K. 1995. Phylogenetic relationships of the Berberidaceae based on partial sequences of the *gapA* gene. *Plant Systematics and Evolution* 9: 351-353.
- Adams, K.L., Song, K., Roessler, P.G., Nugent, J.M., Doyle, J.L. & Palmer, J.D. 1999. Intracellular gene transfer in action: dual transcription and multiple silencings of nuclear and mitochondrial *cox2* genes in legumes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 13863-13868.
- Adams, K.L., Qiu, Y.L., Stoutemyer, M. & Palmer, J.D. 2002. Punctuated evolution of mitochondrial gene content: high and variable rates of mitochondrial gene loss and transfer to the nucleus during angiosperm evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99: 9905-9912.
- Adanson, M. 1763. *Familles des Plantes*. Paris.
- Agúndez, D., Degen, B., von Wuehlich, G. & Alia, R. 1997. Genetic variation of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Spain. *Forest Genetics* 4: 201-209.
- Agustí, J. (ed.). 1996. *La lógica de las extinciones*. Tusquets Editores, Metatemas, Barcelona.
- Ainsworth, G.C. 1973. Introduction and key to higher taxa. En: Ainsworth, G.C., Sparrow, F. C. & Sussman, A.S. (eds.), *The Fungi: an advanced treatise*. IVb. New York.
- Aitken, M.J. 1998. *An introduction to optical dating*. Oxford University Press, Oxford.
- Alberch, P. & Blanco, M.J. 1996. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from laws to regularities. *International Journal of Developmental Biology* 40: 845-858.
- Albert, V.A., Gustafsson, M.H.G. & Di Lorenzo, L. 1998. Ontogenetic systematics, molecular developmental genetics, and the angiosperm petal. En: Soltis, D.E., Soltis, P.E. & Doyle, J.J. (eds.), *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*. Kluwer, Norwell, pp. 349-374.
- Alexopoulos, C.J. & Mims, C.W. 1985. *Introducción a la micología*. Omega, Barcelona.
- Alexopoulos, C.J., Mims, C.W. & Blackwell, M. 1996. (4^a ed.) *Introductory mycology*. Wiley, New York.
- Algeo, T.J. & Scheckler, S.E. 1999. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 353: 113-130.
- Algeo, T.J., Scheckler, S.E. & Maynard, J.B. 2001. Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. En: Gensel, P. & Edwards, D. (eds.), *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*, Critical Moments and Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York, pp. 213-236.
- Allen, J.R.M., Huntley, B., & Watts, W.A. 1996. The vegetation and climate of northwest Iberia over the last 14,000 yr. *Journal of Quaternary Science* 11: 125-147.
- Alvarez, L.H.R. 2001. Does increased stochasticity speed up extinction? *Journal of Mathematical Biology* 43: 534-544.
- Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F. & Michel, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208: 1095-1108.
- Anders, E. 1989. Pre-biotic organic matter from comets and asteroids. *Nature* 342: 255-257.
- Andrews, H.N. 1961. *Studies in paleobotany*. Wiley, New York.
- APG (The Angiosperm Phylogeny Group). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531-553.
- Arber, E.A.N. & Parkin, J. 1907. On the origins of angiosperms. *Journal of the Linnean Society of Botany* 38: 29-80.
- Arber, E.A.N. & Parkin, J. 1908. Studies on the evolution of angiosperms. The relationships of angiosperms to the Gnetales. *Annals of Botany* 22: 489-515.
- Archangelsky, S. 1990. Plant distribution in Gondwana during the Late Paleozoic. En: Taylor T.N. & Taylor E.L., (eds.), *Antarctic paleobotany: its role in the reconstruction of Gondwana*. Springer, New York, pp. 102-117.
- Archibald, O.W. 1995. *Ecology of world vegetation*. Chapman and Hall, London.
- Arnold, C.A. 1947. *An introduction to paleobotany*. McGraw Hill, New York.
- Arroyo, J. 1997. Plant diversity in the region of the Strait of Gibraltar: a multilevel approach. *Lagascalia* 19: 393-404.
- Arthur, M.A., Dean, W.E. & Claypool G.E. 1985. Anomalous ¹³C enrichment in modern marine organic carbon. *Nature* 315: 261-218.
- Arthur, W. 1984. *Mechanisms of morphological evolution*. Wiley, New York.
- Arthur, W. 1988. *A theory of the evolution and development*. Wiley, New York.

- Ash, S. 1986. Fossil plants and the Triassic-Jurassic boundary. En: Padian, K. (ed.), *The beginning of the age of dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21-30.
- Asmbruster, W.S., Debevec, E.M. & Willson, M.F. 2002. Evolution of syncarpy in angiosperms: theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 657-673.
- Austin, J.J., Smith, A.B. & Thomas, R.H. 1997. Palaeontology in a molecular world: the search for authentic ancient DNA. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 303-306.
- Avise, J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, London.
- Axelrod, D.I. 1952. A theory of angiosperm evolution. *Evolution* 6: 60.
- Axelrod, D.I. 1966. Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution* 20: 1-15.
- Axelrod, D.I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 280-334.
- Axelrod, D.I. & Raven, P.H. 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. En: Werger, M.J.A. (ed.), *Biogeography and ecology of southern Africa*. Dr. W. Junk, The Hague, pp. 79-130.
- Ayala, F.J. 1978. The mechanism of evolution. *Scientific American* 239: 48-61.
- Ayala, F.J. 2001. *La teoría de la evolución*. 3ª ed. Temas de Hoy, Madrid.
- Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. 2001. *Variation and evolution in plants and microorganisms*. National Academy of Sciences, Washington.
- Ayala, F.J. & Valentine, J.W. 1979. *Evolving: the theory and processes of organic evolution*. Benjamin-Cummings, Menlo Park.
- Bada, J.L., Wang, X.S. & Hamilton, H. 1999. Preservation of key biomolecules in the fossil record: current knowledge and future challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 354: 77-87.
- Baker, R.H. & Gatesy, J. 2002. Is morphology still relevant? En: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 163-174.
- Bakker, R.T. 1986. *The dinosaur heresies: new theories unlocking the mystery of the dinosaurs and their extinction*. William Morrow & Co, New York.
- Baldauf, S.L. & Doolittle, W.F. 1997. Origin and evolution of the slime molds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 12007-12012.
- Baldauf, S.L. & Palmer, J.D. 1993. Animals and fungi are each other's closest relatives, congruent evidence from multiple proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 11558-11562.
- Baldi, P., Hatfield, G.W. & Hatfield, W.G. 2002. *DNA microarrays and gene expression*. Cambridge University Press, New York.
- Bang, R., Schultz, T.R. & DeSalle, R. 2002. Development, homology and systematics. En: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 175-186.
- Banks, H. 1968. The early history of land plants. En: Drake E.T., (ed.), *Evolution and environment (Symposium-100th Anniversary Foundation of the Peabody Museum of Natural History)*. Yale University Press, New Haven, pp. 73-107.
- Banks, H. 1970. *Evolution and plants of the past*. Wadsworth Pub. Co, Belmont.
- Banks, H. 1980. Floral assemblages in the Siluro-Devonian. En: Dilcher, D.L. & Taylor, T.N., (eds.), *Biostratigraphy of fossil plants*. Hutchinson & Ross, Dowden, pp. 1-24.
- Barghoorn, E.S. & Tyler, S.A. 1965. Microorganisms from the Gunflint Chert. *Science* 147: 563-577.
- Barkman, T.J., Chenery, G., McNeal, J.R., Lyons, J., Ellisens, W.J., Moore, G., Wolfe, A.D. & dePamphilis, C.W. 2000. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 13166-13171.
- Barnosky, C.W. 1984. Late Miocene vegetational and climatic variations inferred from a pollen record in northwest Wyoming. *Science* 223: 49-51.
- Barr, D.J.S. 2001. Chytridiomycota. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, pp. 93-112.
- Barr, M.E. 2001. Ascomycota. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, pp. 161-177.
- Barreno, E. 1997. Hongos simbiosis: líquenes, micoficobiosis y micorrizas. En: Izco, J. (ed.). *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 309-340.
- Barrett, P.M. 2000. Evolutionary consequences of dating the Yixian formation. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 99-103.
- Barrett, P.M. & Willis, K.J. 2001. Did dinosaurs invent flowers? Dinosaur-angiosperm coevolution revisited. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 76: 411-447.
- Barron, E.J. & Washington, W.M. 1984. The role of geographic variables in explaining paleo-climates: results from Cretaceous climate model sensitivity studies. *Journal of Geophysical Research* 89: 1267-1279.
- Bateman, R.M. 1994. Evolutionary developmental change in the growth architecture of fossil rhizomorphic lycopsids: scenarios constructed on cladistic foundations. *Biological Reviews* 69: 527-597.
- Bateman, R.M. 1996. Non-floral homoplasy and evolutionary scenarios in living and fossil land-plants. En: Sanderson, S.J. & Hufford, L. (eds.), *Homoplasy and the evolutionary process*, Academic Press, London, pp. 91-130.
- Bateman, R.M., Crane, P.R., DiMichele, W.A., Kenrick, P., Rowe, N.P. & Speck, T. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 29: 263-292.
- Bateman, R.M. & DiMichele, W.A. 1994. Saltational evolution of form in vascular plants: a neoGoldschmidian synthesis. En: Ingram, D.S. & Hudson, A. (eds.), *Shape and form in plants*

- and fungi*. The Linnean Society of London, Academic Press, London, pp. 63-100.
- Bateman, R.M. & DiMichele, W.A. 2002. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 109-159.
- Bateson, W. 1894. *Materials for the study of variation treated with special research to discontinuity in the origin of species*. MacMillan, London.
- Bauer, R., Oberwinkler, F. & Vánky, K. 1997. Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa. *Canadian Journal of Botany* 75: 1273-1314.
- Baum, D.A. 1998. The evolution of plant development. *Current Opinion in Plant Biology* 1: 79-86.
- Baum, D.A. & Donogue, M.J. 2002. Transference of function, heterotopy and the evolution of plant development. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 52-69.
- Baum, D.A. 2002. Identifying the genetic causes of phenotypic evolution: a review of experimental strategies. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 493-507.
- Bazzaz F.A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 21: 167-196.
- Bazzaz, F.A. 2001. Plant biology in the future. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98: 5441-5445.
- Bazzaz F.A., Jasienski M., Thomas S.C. & Wayne P. 1995. Microevolutionary responses in experimental populations of plants to CO₂-enriched environments. Parallel results from 2 model systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 8161-8165.
- Beck, C.B. 1960. Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*. *Science* 131: 1524-1525.
- Beck, C.B. 1962. Reconstructions of *Archaeopteris* and further considerations of its phylogenetic position. *American Journal of Botany* 49: 373-382.
- Beck, C.B. 1988. *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York.
- Beck, C.B., Schmid, R. & Rothwell, G.W. 1982. Stellar morphology and the primary vascular system of seed plants. *The Botanical Review* 48: 691-815.
- Beerling, D.J. & Jolley, D.W. 1998. Fossil plants record an atmospheric ¹²CO₂ and temperature spike across the Palaeocene-Eocene transition in NW Europe. *Journal of the Geological Society, London* 155: 591-594.
- Beerling, D.J. & Woodward, F.I. 1997. Changes in land plant function over the Phanerozoic: reconstructions based on the fossil record. *Botanical Journal of the Linnean Society* 124: 137-153.
- Beerling, D.J., Osborne C.P. & Chaloner, W.G. 2001. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic Era. *Nature* 410: 352-354.
- Bell, P.R. 1992. *Green plants: their origin and diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bell, P.R. & Hemsley, A.R. 2000. *Green plants. Their origin and diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Belyea, L.R. & Lancaster, J. 1999. Assembly rules within a contingency ecology. *Oikos* 86: 402-416.
- Benner, S.A., Ellington, D. & Tauer, A. 1989. Modern metabolism as a palimpsest of the RNA world. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 7054-7058.
- Bennett, K.D. 1990. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology* 16: 11-21.
- Bennett, K.D. 1997. *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bennett, K.D., Tzedakis P.C. & Willis, K.J. 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18, 103-115.
- Bennett, K.D. & Willis, K. J. 1995. The role of ecological factors in controlling vegetation dynamics on long temporal scales. *Giornale Botanico Italiano* 129: 243-254.
- Benny, G.L., Humber, R.A. & Morton, J.B. 2001. Zygomycota: zygomycetes. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, pp. 113-160.
- Benson, L. 1962. *Plant taxonomy: methods and principles*. The Ronald Press Company, New York.
- Benton, M.J. 1986. The late Triassic tetrapod extinction events. En: Padian, K., (ed.), *The beginning of the age of the dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 303-320.
- Benton, M.J. 1989. Mass extinctions among tetrapods and the quality of the fossil record. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 325: 369-386.
- Benton, M.J. 1990. End-Triassic. En: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R., (eds.), *Paleobiology: a synthesis*. Blackwell, Oxford, pp. 239-251.
- Benton, M.J. & Pearson, P.N. 2001. Speciation in the fossil record. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 405-411.
- Berbee, M.L. & Taylor, J.W. 1993. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Canadian Journal of Botany* 71: 1114-1127.
- Berbee, M.L. & Taylor, J.W. 2001. Fungal molecular evolution: gene trees and geologic time. En McLaughlin, D.J., MacLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds.), *Systematics and Evolution, Part B, The Mycota VII*. Springer Verlag, Berlin , pp. 229-245.
- Bergerow, D., Bauer, R. & Oberwinkler, F. 1997. Phylogenetic studies on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences of smut fungi and related taxa. *Canadian Journal of Botany* 75: 2045-2056.
- Bergson, H. 1911. *Creative evolution*. Macmillan, Londres.
- Berner, R.A. 1991. A model for atmospheric CO₂ over phanerozoic time. *American Journal of Science* 291: 339-375.
- Berner, R.A. 1993. Paleozoic atmospheric CO₂: importance of solar radiation and plant evolution. *Science* 261: 68-70.

- Berner, R.A. 1994. GEOCARB II: A revised model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *American Journal of Science* 294: 56-91.
- Berner, R.A. 1995. Chemical weathering and its effect on atmospheric CO₂ and climate. *Reviews of Mineralogy* 31: 565-583.
- Berner, R.A. 1997. The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO₂. *Science* 276: 544-546.
- Berner, R.A. 1998. Sensitivity of Phanerozoic atmospheric CO₂ to paleogeographically induced changes in land temperature and surface runoff. En: Crowley, T.J. & Burke, K.C., (eds.), *Tectonic boundary conditions for climatic reconstructions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 251-261.
- Berry, R.J. & Hallam, A. 1986. *Collins Encyclopedia of animal evolution*. Collins, London.
- Bertolani-Marchetti, D. 1984. Some paleoclimatical and paleovegetational features of the Messinian in the Mediterranean on palynological basis. *Webbia* 38: 417-426.
- Bertolani-Marchetti, D. 1985. Pollen paleoclimatology in the Mediterranean since Messinian time. En: Stanley, D.J. & Wezel, F.C. (eds.), *Geological evolution of the Mediterranean Basin*. Springer Verlag, New York, pp. 525-543.
- Bessey, C.E. 1915. Phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 2: 109-164.
- Bewley, J.D. & Black, M. 1982. *Physiology and biochemistry of seeds*. Volumen 2: *Viability, dormancy and environmental control*. Springer, Berlin.
- Bhattacharya, D. & Schmidt, H.A. 1997. Division Glaucocystophyta. En: Bhattacharya, D. (ed.), *Origin of algae and their plastids*, Springer, Viena, pp. 139-148.
- Bierhorst, D.W. 1971. *Morphology of vascular plants*. Macmillan, New York.
- Birks, H.J.B. 1993. Quaternary palaeoecology and vegetation science -current contributions and possible future developments. *Review of Palaeobotany and Palynology* 79: 153-177.
- Blackmore, S. & Barnes, S.H. 1987. Embryophyte spore walls: origin, development and homologies. *Cladistics* 3: 185-195.
- Blanco, E., Casado, M.A., Costa-Tenorio, M., Escribano, R., García-Antón, M., Génova, M., Gómez, A., Gómez, F., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P., Sainz, H. 1997. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona.
- Blankenship, R.E. 1992. Origin and early evolution of photosynthesis. *Photosynthesis Research* 33: 91-111.
- Bocherens, H., Friis, E.M., Mariotti, A. & Pedersen, K.J. 1994. Carbon isotopic abundance in Mesozoic and Cenozoic fossil plants: palaeoecological interpretations. *Lethaia* 26: 347-358.
- Bockelie, J.F. 1994. Plant roots in core. En: Donovan, S.K., (ed.), *The palaeobiology of trace fossils*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 177-199.
- Bocquet, G., Widler, B. & Kiefer, H. 1978. The Messinian model. A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.
- Bold, H.C., Alexopoulos, C.J. & Delevoryas, T. 1987. *Morphology of plants and fungi*. Harper & Row, New York (trad. esp. 1989).
- Bold, H.C. & Wynne, M.J. 1985. *Introduction to the algae*. Prentice-Hall, New Jersey.
- Bonner, J.T. 1988. *The evolution of complexity*. Princeton University Press, Princeton.
- Boucot, A.J., Xu, C. & Scotese, C.R. 2001. Atlas of lithologic indicators of climate. *Geological Society of America, Special Publication* 34, 231 pp.
- Bourrelly, P. 1957. *Les algues d'eau douce: Initiation à la systématique I-III*. Boubée, Paris.
- Bowe, L.M., Coat, G. & dePamphilis, C.W. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales closest relatives are conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 4092-4097.
- Bower, F.O. 1935. *Primitive land plants*. Macmillan, London.
- Bradley R.S. 1999. *Paleoclimatology. Reconstructing climates of the Quaternary*. Academic Press, London.
- Brand, U. 1989. Global climate changed during the Devonian-Mississippian: Stable isotope biogeochemistry of brachiopods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Global and Planetary Change Section)* 75: 311-329.
- Bremer, K. 1985. Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics* 1: 369-385.
- Bremer, K., Bremer, B. & Thulin, M. 1998. *Introduction to phylogeny and systematics of Flowering Plants*. Uppsala University, Department of Systematic Botany, Uppsala.
- Brenchley, P.J. 1990. End Ordovician. En: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R., (eds.), *Paleobiology: a synthesis*. Blackwell, Oxford, pp. 181-184.
- Brenner, G.J. 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel. En: Taylor, D.W. & Hickey, L.J., (eds.), *Flowering plant origin, evolution and phylogeny*. Chapman and Hall, New York, pp. 91-115.
- Bresinsky, A. 1986. Sinopsis del reino vegetal. En: Strasburger, E. & al. (eds.), *Tratado de Botánica*, Omega, Barcelona, pp. 554-757.
- Bresinsky, A. 1994. Plantas inferiores. En: Strasburger, E., Noll, F. Schenck, H. & Schimper, A.F.V. (eds.), *Tratado de Botánica*. Omega, Barcelona.
- Brewer, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.L., Reille, M. & Data contributors. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management* 156: 27-48.
- Briggs, D. & Walters, S.M. 1997. *Plant variation and evolution*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Briggs, J.C. 1995. *Global biogeography*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Brocks, J.J., Logan, G.A., Buick, R. & Summons, R.E. 1999. Archaean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. *Science* 285: 1033-1036.
- Brooke, C. & Riding, R. 1998. Ordovician and Silurian coralline red alga. *Lethaia* 31: 185-195.
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland.

- Brown, T.A. 1999. How ancient DNA may help in understanding the origin and spread of agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 354: 89-98.
- Brown, T.A. & Brown, K.A. 1994. Ancient DNA: using molecular biology to explore the past. *BioEssays* 16: 719-726.
- Brugués, M. 1997. Los briófitos. En: Izco, J. (ed.). *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 341-352.
- Buck, W.R. & Goffinet, B. 2000. Morphology and classification of mosses. En: Shaw, A.J. & Goffinet B. (eds.), *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 71-123.
- Buck, W.R., Goffinet, B. & Shaw, A.J. 2000. Novel relationships in pleurocarpous mosses as revealed by cpDNA sequences. *The Bryologist* 103: 774-789.
- Buggisch, W. 1991. The global Frasnian-Famennian "Kellwasser Event". *Geologische Rundschau* 80: 49-72.
- Bureau, T.E. & Wessler, S.R. 1994. *Stowaway*: a new family of inverted repeat elements associated with the genes of both monocotyledonous and dicotyledonous plants. *Plant Cell* 6: 907-916.
- Burjachs, F. & Julià, R. 1994. Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research* 42: 308-315.
- Burnham, R.J. 1993. Time resolution in terrestrial macrofloras: guidelines from modern accumulations. En: Kidwell, S.M. & Behrensmeyer, A.K. (eds.), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. *Short Courses in Paleontology* 6: 57-78.
- Burt, D.B. 2001. Evolutionary stasis, constraint and other terminology describing evolutionary patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 509-517.
- Bush M.B. 1994. Amazonian speciation -a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21: 5-17.
- Butterfield, N.J. 2000. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/ Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology* 26: 386-404.
- Butterfield, N.J. 2001. Ecology and evolution of Cambrian plankton. En: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R. (eds.), *The ecology of the Cambrian radiation*. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York, pp. 200-216.
- Butterfield, N.J., Knoll, A.H. & Swett, K. 1988. Exceptional preservation of fossils in Upper Proterozoic shale. *Nature* 334: 424-426.
- Butterfield, N.J., Knoll, A.H. & Swett, K. 1990. A bangiophyte red alga from the Proterozoic of Arctic Canada. *Science* 250: 104-107.
- Butterfield, N.J., Knoll, A.H. & Swett, K. 1994. Paleobiology of the Neoproterozoic Svanbergfjellet Formation, Spitzbergen. *Fossils and Strata* 34: 75-82.
- Cairns-Smith, A.G. 1982. *Genetic takeover and the mineral origins of life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cairns-Smith, A.G., Hall, J. & Russell, M.J. 1992. Mineral theories of the origin of life and an iron sulfide example. *Origins of Life and Evolution in the Biosphere* 22: 161-180.
- Caldeira, K. & Rampino, M.R. 1991. The Mid-Cretaceous super plume, carbon-dioxide, and global warming. *Geophysical Research Letters* 18: 987-990.
- Canfield, D.E. and Teske, A. 1996. Late Proterozoic rise in atmospheric oxygen concentration inferred from phylogenetic and sulphur-isotope studies. *Nature* 382: 127-132.
- Cano, M.J., Guerra, J. & Ros, R.M. A revision of the moss genus *Crossidium* (Pottiaceae) with the description of the new genus *Microcrossidium*. *Plant Systematics and Evolution* 188: 213-235.
- Cantrill, D.J. & Nichols, G.J. 1996. Taxonomy and palaeoecology of Early Cretaceous (Late Albian) angiosperm leaves from Alexander Island, Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 92: 1-26.
- Carcaillet, C., Almqvist, H., Asnong, H., Bradshaw, R.H.W., Carrión, J.S., Gajewski, K., Haas, J.N., Haberle, S.G., Hadorn, P., Richard, P., Richoz, I., Sánchez Goñi, M.F., Von Stedingk, H., Stevenson, A.C., Talon, B., Tinner, W., Tryterud, E., Wick, L. & Willis, K.J. 2002. Holocene biomass burning and global dynamics of the carbon-cycle. *Chemosphere* 49: 845-863.
- Carrión, J.S. 1992. Late Quaternary pollen sequence from Carihuela Cave, southeastern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 71: 37-77.
- Carrión, J.S. 1993 (inédito). Proyecto Docente. Fanerogamia. Memoria presentada para el Concurso a la plaza 100/92 de Titular de Universidad, Universidad de Murcia.
- Carrión, J.S. 2001. Dialectic with climatic interpretations of Late-Quaternary vegetation history in Mediterranean Spain. *Journal of Mediterranean Ecology* 2: 145-156.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047-2066.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C. & Munuera, M. 2001a. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635-653.
- Carrión, J.S., Dupré, M., Fumanal, M.P. & Montes, R. 1995. A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science* 22: 355-367.
- Carrión J.S., Munuera, M., Dupré, M. & Andrade, A. 2001b. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.
- Carrión, J.S., Munuera, M. & Navarro, C. 1998. Palaeoenvironmental reconstruction of cave sediments on the basis of palynology: an example from Carihuela Cave (Granada, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 317-340.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., Burjachs, F., Dupré, M. & Walker, M.J. 1999a. The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews* 18: 1061-1073.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C. & Sáez, F. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en

- España a través del análisis polínico. Viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum* 11: 115-142.
- Carrión, J.S. & Navarro, C. 2002. Cryptogam spores and other non-pollen microfossils as sources of palaeoecological information: case-studies from Spain. *Annales Botanici Fennici* 39: 1-14.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Munuera, M., Sáez, F., Guerra, J. & Cano, M.J. 1997. *Manual descriptivo de cormófitos*. Diego Marín Editor, Murcia.
- Carrión, J.S., Ros, R.M. & Guerra, J. 1993. Spore morphology in *Pottia starckeana* (Hedw.) C. Müll. (Pottiaceae, Musci) and its closest species. *Nova Hedwigia* 56: 89-112.
- Carrión, J.S. & Sánchez-Gómez, P., 1992. Palynological data in support of the survival of walnut (*Juglans regia* L.) in the western Mediterranean area during last glacial times. *Journal of Biogeography* 19: 623-630.
- Carrión, J.S. & van Geel, B. 1999. Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Review of Palaeobotany and Palynology* 106: 209-236.
- Carlquist, S. & Schneider, E.L. 2002. The tracheid-vessel element transition in angiosperms involves multiple independent features: cladistic consequences. *American Journal of Botany* 89: 185-195.
- Carson, H.L. 1982. Speciation as a major reorganisation of polygenic balances. En: Barigozzi, C., (ed.), *Mechanisms of speciation*. Alan R. Liss, New York, pp. 411-433.
- Case, T.J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 87: 9610.
- Cattolico, R.A. 1986. Chloroplast evolution in algae and land plants. *Trends in Ecology & Evolution* 1: 64-66.
- Cavalier-Smith, T. 1975. The origin of nuclei and of eukaryotic cells. *Nature* 256: 463-468.
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *Biosystems* 14: 461-481.
- Cavalier-Smith, T. 1983. A 6-kingdom classification and a unified phylogeny. In: Schwemmler, W. & Schenk, H.E.A. (eds.), *Endocytobiology II*, Cramer, Berlín, pp. 1027-1034.
- Cavalier-Smith, T. 1988. Eukaryote cell evolution. Proceedings of the International Botanical Congress. Berlin 1987: 203-223. Koeltz.
- Cavalier-Smith, T. 1989. The kingdom Chromista. En: Green, J.C., Leadbeater, B.S.C. & Diver, W.C. (eds.), *The Chromophyte algae: problems and perspectives*, Oxford University Press, Oxford, pp. 379-405.
- Cavalier-Smith, T. 1995. Membrane heredity, symbiogenesis, and the multiple origins of algae. En: Arai, R., Kato, M. & Doi, Y. (eds.), *Biodiversity and Evolution*, Tokyo, pp. 75-114.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews* 73: 203-266.
- Cavalier-Smith, T. 2001. What are fungi? En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, pp. 2-37.
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E. 1996. 18S rRNA sequence of *Heterosigma carterae* (Raphidophyceae), and the phylogeny of heterokont algae (Ochrophyta). *Phycologia* 35: 500-510.
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E. 1997. Sarcomonad ribosomal RNA sequences, rhizopod phylogeny, and the origin of euglyphid amoebae. *Archiv für Protistenkunde* 147: 227-236.
- Cerling, T.E. 1992. Use of carbon isotopes in paleosols as an indicator of the P(CO₂) of the paleoatmosphere. *Global Biogeochemical Cycles* 6: 307-314.
- Cerling, T.E. & Quade, J. 1993. Stable carbon and oxygen isotopes in soil carbonates. *Geophysical Monographs* 78: 231.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V. & Ehleringer, J.R. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389: 153-158.
- Cerling, T.E., Wang, Y. & Quade, J. 1993. Global ecological changes in the late Miocene: expansion of C₄ ecosystems. *Nature* 361, 345.
- Chaloner, W.G. 1967. Spores and land plant evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology* 1: 83-93.
- Chaloner, W.G. 1970. The rise of the first land plants. *Biological Review* 45: 353-377.
- Chaloner, W.G. & Hallam, A. 1994. *Evolution and extinction: Proceedings of a Joint Symposium of the Royal Society and the Linnean Society held on the 9 and 10 November 1989*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chang, S. 1994. The planetary setting of prebiotic evolution. In: Bengtson, S., (ed.), *Early Life on Earth*. Columbia University Press, New York, pp. 10-23.
- Chapman, D.J. 1985. Geological factors and biochemical aspects of the origin of land plants. En: Tiffney, B.H., (ed.), *Geological factors and the evolution of plants*. Yale University Press, New Haven, pp. 23-45.
- Chapman, J. & Muller, J. 1990. Early farmers in the Mediterranean basin: the Dalmatian evidence. *Antiquity* 64: 127-134.
- Chase, M.W., Fay, M.F. & Savolainen, V. 2000. Higher-level classification in the angiosperms: new insights from the perspective of DNA sequence data. *Taxon* 49: 685-704.
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mischler, B.D., Duvall, M.R., Price, R.A., Hills, H.G., Qiu, Y.-L., Kron, K.A., Rettig, J.H., Conti, E., Palmer, J.D., Manhart, J.R., Sytsma, K.J., Michaels, H.J., Kress, W.J., Karol, K.G., Clark, W.D., Hedrén, M., Gaut, B.S., Jansen, R.K., Kim, K.-J., Wimpee, C.F., Smith, J.F., Furnier, G.R., Strauss, S.H., Xiang, Q.-Y., Plunkett, G.M., Soltis, P.S., Swensen, S.M., Williams, S.E., Gadek, P.A., Quinn, C.J., Egiarte, L.E., Golenberg, E., Learn, G.H., Graham, S.W., Barrett, S.C., Dayanandan, S. & Albert, V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-553.
- Chaw, S.M., Long, H., Wang, B.S., Zharkikh, A. & Li, W.H. 1993. The phylogenetic position of Taxaceae based on 18S rRNA sequences. *Journal of Molecular Evolution* 37: 624-630.
- Chaw, S.M., Zharkikh, A., Sung, H.M., Lau, T.C. & Li, W.H. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant

- evolution: analysis of nuclear rRNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* 14: 56-68.
- Chaw, S.M., Parkinson, C.L., Cheng, Y., Vincent, T.M. & Palmer, J.D. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 4086-4091.
- Cho, Y., Qiu, Y.L., Kuhlman, P. & Palmer, J.S. 1998. Explosive invasion of plant mitochondria by a group I intron. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 14244-14249.
- Chrispeels, M.J., Chrispeels, M.J. & Sadava, D.E. 2002. *Plants, genes and biotechnology*. Cambridge University Press, New York.
- Chyba, C., Thomas, P., Brookshaw, L. & Sagan, C. 1990. Cometary delivery of organic-molecules to the Early. *Science* 249: 366-373.
- Cleal, C.J. & Thomas, B.A. 1999. *Plant fossils*. The Boydell Press, Woodbridge.
- Clegg, M.T. & Durbin, M.L. 2001. Flower color variation: a model for the experimental study of evolution. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 211-234.
- Cohen, J. & Stewart, I. 1994. *The collapse of chaos. Discovering simplicity in a complex world*. Penguin Books, New York.
- Cole, M.M. 1986. *The savannas: biogeography and geobotany*. Academic Press, London.
- Colinvaux P.A., De Oliveira P.E. & Bush M.B. 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19: 141-169.
- Collinson, M.E. 2000. Cainozoic evolution of modern plant communities and vegetation. En: Culver, S.J. & Rawson, P.F., (eds.), *Biotic response to global change*. Cambridge University Press, pp. 223-243.
- Collinson, M.E., Van Bergen, P.V., Scott, A.C. & De Leeuw, J.W. 1994. The oil generating potential of plants from coal and coal generating strata through time: a review with new evidence from Carboniferous plants. *Geological Society Special Publication* 77 31-70.
- Comes, H.P. & Kadereit, J.W. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432-438.
- Compton J.S. & Mallinson D.J. 1996. Geochemical consequences of increased Late Cenozoic weathering rates and the global CO₂ balance since 100 Ma. *Paleoceanography* 11: 431-446.
- Condie, K.C. & Sloan, R.E. 1998. *Origin and evolution of Earth*. Prentice Hall, New Jersey.
- Cook, M.E. & Friedman, W.F. 1998. Tracheid structure in a primitive extant plant provides an evolutionary link to earliest fossil tracheids. *International Journal of Plant Sciences* 159: 881-890.
- Cooper-Driver, G.A. 2001. Biological roles for phenolic compounds in the evolution of early land plants. En: Gensel, P. & Edwards, D. (eds.), *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*, Critical Moments and Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York, pp. 159-172.
- Copeland, H.F. 1938. The kingdoms of organisms. *Quarterly Reviews of Biology* 13: 383-420.
- Copeland, H.F. 1956. *The classification of lower organisms*. Pacific Books, Palo Alto.
- Costa, M. 1997. Biogeografía. En: Izco, J. (ed.), *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 683-742.
- Courtillot, V. 1990. A volcanic eruption. *Scientific American* 263: 53-60.
- Cowling, R.M., Richardson, D.M. & Spierce, S.M. 1997. *Vegetation in southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cox, E. J. 2002. Diatoms: the evolution of morphogenetic complexity in single-celled plants. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 459-492.
- Coxon P. & Waldren S. 1997. Flora and vegetation of the Quaternary temperate stages of NW Europe: evidence for large-scale range changes. En: Huntley B.E., Cramer W., Morgan A.V., Prentice H.C. & Allen J.R.M., (eds.), *Past and future rapid environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 103-117.
- Crandall-Stotler, B. 1986. Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: contraindications of monophyly. *Journal of Bryology* 14: 1-23.
- Crane, P.R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origins of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 716-793.
- Crane, P.R. 1987. Vegetational consequences of the angiosperm diversification. En: Friis, E.M., Chaloner, W.G. & Crane, P.R., (eds.), *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 105-144.
- Crane, P.R. & Lidgard, S. 1989. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 246: 675-678.
- Crane, P.R., Friis, E.M. & Pedersen, K.R. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Crepet, W.L. 1972. Investigations of North American cycadeoids: pollination mechanisms in *Cycadeoidea*. *American Journal of Botany* 59: 1048-1056.
- Crepet, W.L. 1974. Investigations of North American cycadeoids: the reproductive biology of *Cycadeoidea*. *Palaeontographica* 148: 144-169.
- Crepet, W.L. 1996. Timing in the evolution of derived floral characteristics: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 339-359.
- Crepet, W.L. & Feldman, G.D. 1991. The earliest remains of grasses in the fossil record. *American Journal of Botany* 78: 1010-1014.
- Crepet, W.L. & Friis, E.M. 1987. The evolution of insect pollination in angiosperms. En: Friis, E.M., Chaloner, W.G. &

- Crane, P.R., (eds.), *The origin of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 181-201.
- Crepet, W.L. & Nixon, K.C. 1998. Two new fossil flowers of magnoliid affinity from the Late Cretaceous of New Jersey. *American Journal of Botany* 85: 1273-1288.
- Crick, F. 1985. *La vida misma: su origen y naturaleza*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Crick, F. 1994. *La búsqueda científica del alma*. Debate, Madrid.
- Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28, 157-168.
- Cronk, Q.C.B. 2001. Plant evolution and development in a post-genomic context. *Nature Reviews Genetics* 2: 607-619.
- Cronk, Q.C.B. 2002. Perspectives and paradigms in plant evolution. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 1-14.
- Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. 2002. *Developmental genetics and plant evolution*. The Systematics Association. Taylor & Francis, London.
- Cronquist, A. 1957. Outline of a new system of families and orders of dicotyledons. *Bulletin Jardin Botanique Bruxelles* 27: 13-40.
- Cronquist, A. 1968. *The evolution and classification of flowering plants*. Houghton, New York.
- Cronquist, A. 1977. On the taxonomic significance of secondary metabolites in angiosperms. *Plant Systematics and Evolution, Suppl.* 1: 179-189.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Cronquist, A. 1987. A botanical critique of cladism. *The Botanical Review* 53: 1-52.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*, 2nd Edition. The New York Botanical Garden, New York.
- Cronquist, A., Takhtajan, A. & Zimmermann, W. 1966. On the higher taxa of Embryobionta. *Taxon* 15: 129-134.
- Crowley, T.J. 1998. Significance of tectonic boundary conditions for paleoclimate simulations. En: Crowley, T.J. & Burke, K.C. (eds.), *Tectonic boundary conditions for climate reconstructions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 3-21.
- Crowley, T.J. & North, G.R. 1991. *Paleoclimatology*. Oxford University Press, Oxford.
- Crowley, T.J., Mengel, J.G. & Short, D.A. 1987. Gondwanaland's seasonal cycle. *Nature* 329: 803-807.
- Crum, H. 2001. *Structural diversity of bryophytes*. The University of Michigan Herbarium, Ann Arbor.
- Culotta, E. 1994. A boost for adaptive mutation. *Science* 265: 318.
- Cubas, P. 2002. Role of TCP genes in the evolution of morphological characters in angiosperms. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 247-266.
- Cuvier, G. 1813. *Essay on the theory of Earth*. Blackwood, Edimburgo.
- Daghlian, C.P. 1981. A review of the fossil record of monocotyledons. *The Botanical Review* 47: 517-555.
- Dalhgren, R.T. & Bremer, K. 1985. Major clades of the angiosperms. *Cladistics* 1: 349-368.
- Dalrymple, G.B. 1991. Modern radiometric methods: how they work. En: Dalrymple, G.B. (ed.), *The age of the Earth*. Stanford University Press, Stanford.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species*. Penguin Classics 1985 edn. Penguin Books, London.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Darwin, C. 1872. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Davis J.I. 1995. A phylogenetic structure for the monocotyledons, as inferred from chloroplast DNA restriction site variation, and a comparison of measures of clade support. *Systematic Botany* 20: 503-527.
- Davis, M.B. 1976. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests. *Geoscience and Man* 13: 13-26.
- Davis, O.K. 1990. Caves as sources of biotic remains in arid western North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 76: 331-348.
- Dawkins R. 1979. *El gen egoísta*. Labor, Barcelona.
- Dawkins R. 1988. *El relojero ciego*. Labor, Barcelona.
- Dawkins, R. 1997. *Destejiendo el arco iris. Ciencia, ilusión y el deseo de asombro*. Metatemas, Barcelona.
- Dawkins, R. 1998. *Escalando el Monte Improbable*. Metatemas, Barcelona.
- De Leeuw, J.W., Frewin, N.L., Van Bergen, P.V. & Collinson, M.E. 1995. Organic carbon as a palaeoenvironmental indicator in the marine realm. En: Bosence, D.W.J. & Allison, P.A., (eds.), *Marine palaeoenvironmental analysis from fossils*. Geological Society Press, London, pp. 43-71.
- De Vries, H. 1906. *Species and varieties: their origin by mutation*. Open Court, Chicago.
- Deamer, D.W. 1993. Prebiotic conditions and the first cells. En: Lipps, J.H. (ed.), *Fossil prokaryotes and protists*. Blackwell Scientific Publications, Boston, pp. 11-18.
- Deamer, D.W., Mahon, E.H. & Bosco, S. 1994. Self-assembly and function of primitive membrane structures. En: Bengston, S., (ed.), *Early life on Earth*. Columbia University Press, New York, pp. 107-123.
- Delevoryas, T. 1962. *Morphology and evolution of fossil plants*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Delevoryas, T. 1968. Some aspects of cycadeoid evolution. *Journal of the Linnean Society* 61: 137-146.
- Delevoryas, T. 1991. Investigations of North American cycadeoids: *Weltrichia* and *Williamsonia* from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany* 78: 177-182.
- Delevoryas, T. & Hope, C.R. 1976. More evidence for a slender growth habit in Mesozoic cycadophytes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 21: 93-100.
- Delwiche, C.F. 1999. Tracing the thread of plastid diversity through the tapestry of life. *American Naturalist* 154: 164-177.

- Delwiche, C.F., Karol, K.G. & Cimino, M.T. 2002. Phylogeny of the genus *Coleochaete* (Coleochaetales, Charophyta) and related taxa inferred by analysis of the chloroplast gene *rbcl*. *Journal of Phycology* 38: 394-403.
- Demesure B., Comps B. & Petit R.J. 1996. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50: 2515-2520.
- Denk, T. & Velitzelos, D. 2002. First evidence of epidermal structures of *Ginkgo* from the Mediterranean Tertiary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 120: 1-15.
- Dennett, D.C. 1995. *Darwin's dangerous idea: evolution and the meanings of life*. Allen Lane, London.
- Des Marais, D., Strauss, H., Summons, R.E. & Hayes, J.M. 1992. Carbon isotope evidence for the stepwise oxidation of the Proterozoic environment. *Nature* 359: 605-609.
- Des Marais, D. & Walter, M.R. 1999. Astrobiology: exploring the origins, evolution, and distribution of life in the Universe. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 397-420.
- DeSalle, R. 1994. Implications of ancient DNA for phylogenetic studies. *Experientia* 50: 543-550.
- DeSalle, R., Gatesby, J., Wheeler, W. & Grimaldi, D. 1992. DNA sequences from a fossil termite in Oligo-Miocene amber and their phylogenetic implications. *Science* 257: 1933-1936.
- DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. 2002. *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Devesa, J.A. 1997. Plantas con semillas. En: Izco, J. (ed.). *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 379-580.
- Devillers, C. & Chaline, J. 1993. *La teoría de la evolución*. Akal, Madrid.
- DeVries, P.J., Simons, R.J. & Van Beem, A.P. 1983. Sporopollenin in the spore wall of *Spirogyra*. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 25-28.
- Dilcher, D. 2001. Towards a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 255-270.
- DiMichele, W.A. & Aronson, R. B. 1992. The Pennsylvanian-Permian vegetational transition: a terrestrial analogue to the onshore-offshore hypothesis. *Evolution* 46: 807-824.
- DiMichele, W.A. & Bateman, R.M. 1996. Plant palaeoecology and evolutionary inference: two examples from the Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 223-247.
- DiMichele, W.A., Davis, J.I. & Olmstead, R.G. 1989. Origins of heterospory and the seed habit. *Taxon* 38: 1-11.
- DiMichele, W.A., Pfefferkorn, H.W. & Gastaldo, R.A. 2001. Response of Late Carboniferous and early Permian plant communities to climate change. *Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences* 29: 461-487.
- DiMichele, W.A., Pfefferkorn H.W. & Phillips T.L. 1996. Persistence of Late Carboniferous tropical vegetation during glacially driven climatic sea-level fluctuations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 125: 105-128.
- DiMichele, W.A., Phillips, T.L. & Olmstead, R.G. 1987. Opportunistic evolution: Abiotic environmental stress and the fossil record of plants. *Review of Palaeobotany and Palynology* 50: 151-178.
- DiMichele, W.A., Stein, W.W. & Bateman, R.M. 2001. Ecological sorting of vascular plant classes during the Paleozoic evolutionary radiations. En: Allmon, W.D. & Bottjer, D.J. (eds.), *Evolutionary palaeoecology: the ecological context of macroevolutionary change*, Columbia University Press, New York, pp. 285-335.
- Dobruskina I.A. 1987. Phytogeography of Eurasia during the Early Triassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 58: 75-86.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Donoghue, M.J. & Doyle, J.A. 2000. Seed plant phylogeny: demise of the antophyte hypothesis? *Current Biology* 10: 106-109.
- Doolittle, R.F., Da-Fey Feng, S., Tsang, G., Cho, G. & Little, E. 1996. Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. *Science* 271: 470-477.
- Douglas, S.E., Murphy, C.A., Spencer, D.F. & Gray, M.W. 1991. Cryptomonad algae are evolutionary chimaeras of two phylogenetically distinct unicellular eukaryotes. *Nature* 350: 148-151.
- Doust, A.N. & Kellogg, E.A. 2002. Integrating phylogeny, developmental morphology and genetics: a case study of inflorescence evolution in the "bristle grass" clade (Panicoideae: Poaceae). En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 298-314.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. 1986. Seed plant phylogeny and the origins of angiosperms: an experimental cladistic approach. *The Botanical Review* 52: 321-431.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. 1987. The origin of angiosperms: a cladistic approach. En: Friis, E.M., Chaloner, W.G. & Crane, P.R., (eds.), *Angiosperm origins*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 17-49.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology* 19: 141-167.
- Doyle, J.A., Donoghue, M.J. & Zimmer, E.A. 1994. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 419-450.
- Doyle, J.A. & Hickey, L.J. 1976. Pollen and leaves from Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. En: Beck, C.B., (ed.), *Origin and early evolution of angiosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 139-206.
- Drinnan, A.N. & Crane, P.R. 1990. Cretaceous paleobotany and its bearing on the biogeography of austral angiosperms. En: Taylor, T.N. & Taylor, E.L., (eds.) *Antarctic paleobiology: its role in the reconstruction of Gondwana*. Springer-Verlag, New York, pp. 192-219.
- Duff, R.J. & Nickrent, D.L. 1999. Phylogenetic relationship of land-plants using mitochondrial small-subunit rDNA sequences. *American Journal of Botany* 86: 372-386.

- Dunlop, D.J. & Özdemir, Ö. 1997. Magnetism in nature. En: Dunlop, D.J. & Özdemir, Ö., (eds.), *Rock magnetism: fundamentals and frontiers*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-15.
- Dupont, L.M. & Leroy, S.A.G. 1999. Climatic changes in the Late Pliocene of NW Africa from a pollen record on an astronomically tuned timescale. En: Wrenn, J.H., Suc, J.P. & Leroy, S.A.G. (ed.), *The Pliocene: time of change*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah, pp. 145-161.
- Dupré, M. 1988. *Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias*. Servicio de Investigación Prehistórica. Serie de Trabajos Varios, No. 84, Valencia.
- Duvall, M.R., Clegg, M.T., Chase, M.W., Clark, W.D., Kress, W.J., Hills, H.G., Eguiarte, L.E., Smith, J.F., Gaut, B.S., Zimmer, E.A. & Learn, G.H. 1993. Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcl* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 607-619.
- Dwyer, E., Gregoire, J.-M. & Pereira, J.M.C. 2000. Climate and vegetation as driving factors in global fire activity. En: Innes, J.L., Beniston, M. & Verstraete, M.M., (eds.), *Biomass burning and its inter-relationships with the climate system*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp.171-191.
- Dyer, B.D. & Obar, R.A. 1994. *Tracing the history of eukaryotic cells: the enigmatic smile*. Columbia University Press, New York.
- Edlind, T.D., Li, J., Vivesvara, G.S., Vodkin, M.H., McLaughlin, G.L. & Katiya, S.K. 1996. Phylogenetic analysis of beta tubulin sequences from amitochondrial protozoa. *Molecular Phylogeny and Evolution* 5: 359-367.
- Edwards, D.S. 1986. *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. *Botanical Journal of the Linnean Society* 93: 173-204.
- Edwards, D. 2000. The role of mid-Palaeozoic mesofossils in the detection of early bryophytes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 355: 733-755.
- Edwards, D. & Davies, M.S. 1990. Interpretations of early land plant radiations: 'facile adaptionist guesswork' or reasoned speculation? En: Taylor, P.D. & Larwood, G.P., (eds.), *Major evolutionary radiations*. Oxford University Press, Oxford, pp. 351-376.
- Edwards, D., Duckett, J.G. & Richardson, J.B. 1995. Hepatic characters in the earliest land plants. *Nature* 374: 635-636.
- Edwards, D., Feehan, J. & Smith, D.G. 1983. A late Wenlock flora from Co. Tipperary, Ireland. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 19-36.
- Edwards, D. & Wellman, C. 2001. Embryophytes on land: the Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) record. En: Gensel, P.G. & Edwards, D. (eds.), *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press, New York, pp. 3-28.
- Edwards, P. 1976. A classification of plants into higher taxa based on citological and biochemical criteria. *Taxon* 25: 529-542.
- Eerola, T. 2001. Climate change at the Neoproterozoic-Cambrian transition. En: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R. (eds.), *The ecology of the Cambrian radiation*. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York, pp. 90-106.
- Egea, J.M. 1994 (inédito). Proyecto docente. Botánica. Memoria presentada para el concurso a la plaza 4/94 de Catedráticos de Universidad. Universidad de Murcia.
- Egea, J.M. & Torrente, P. 1997. *Manual de teoría y prácticas de botánica*. ICE, Universidad de Murcia, Murcia.
- Eggert, D.A. 1961. The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea. *Palaeontographica* 108: 43-92.
- Ehleringer, J.R. & Monson, R.K. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 411-439.
- Ehrendorfer, F. 1994. Spermatophyta. En: Strasburger, E., Noll, F. Schenck, H. & Schimper, A.F.V., *Tratado de Botánica*. Omega, Barcelona.
- Eigen, M. 1992. *Steps towards life: a perspective on evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Ekart, D.P., Cerling, T.E., Montanez, I.P. & Tabor, N.J. 1999. A 400 million-year carbon isotope record of pedogenic carbonate: implications for paleoatmospheric carbon dioxide. *American Journal of Science* 299: 805-827.
- Eldredge, N. 1985. *Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford University Press, Oxford.
- Eldredge, N. 1989. *Macroevolutionary dynamics: species, niches, and adaptive peaks*. McGraw-Hill, New York.
- Eldredge, N. 1995. *Reinventing Darwin: the great evolutionary debate*. Weidenfeld and Nicholson, London.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En: Schopf, T.J., (ed.), *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper & Company, San Francisco, pp. 82-243.
- Elick, J.M., Driese, S.G. & Mora, C.I. 1998. Very large plant and root traces from Early to Middle Devonian: Implications for early terrestrial ecosystems and atmospheric $p(\text{CO}_2)$. *Geology* 26: 143-146.
- Elsik, W.C. 1980. The utility of fungal spores in marginal marine strata of the late Cenozoic, northern Gulf of Mexico. *IV International Palynological Conference, Lucknow* 2: 436-443.
- Elsik, W.C. 1983. Annotated glossary of fungal palynomorphs. *AASP Contributions Series* 11.
- Elsik, W.C. 1990. The fungal morphotype *Felixites* n.gen. *Pollen et Spores* 31: 155-159.
- Elsik, W.C. 1999. *Reduviasporonites* Wilson 1962: synonymy of the fungal organism involved in the late Permian crisis. *Palynology* 23: 37-41.
- Elstrand, N.C. & Schierenbeck, K.A. 2001. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 289-309.
- Endress, P.K. 1987. The early evolution of the angiosperm flower. *Trends in Ecology & Evolution* 2: 300-304.

- Erdtman, G. 1971. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Springer, New York.
- Eriksson, P.G. & Cheney, E.S. 1992. Evidence for the transition to an oxygen-rich atmosphere during the evolution of red beds in the lower Proterozoic sequences of Southern Africa. *Precambrian Research* 54: 257-269.
- Erwin, D.H. 1990. The end-Permian mass extinction. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 69-91.
- Erwin, D.H. 1993. *The great Paleozoic crisis: life and death in the Permian*. Columbia University Press, New York.
- Erwin, D.H. & Anstey, R.L. 1995. *New approaches to speciation in the fossil record*. Columbia University Press, New York.
- Erwin, D.M., Pfefferkorn, H.W. & Alleman, V. 1994. Early seed plants in the southern hemisphere. *Review of Palaeobotany and Palynology* 80: 19-38.
- Eshel, I., Sansone, E. & Jacobs, F. 2002. A long-term genetic model for the evolution of sexual preference: the theories of Fisher and Zahavi re-examined. *Journal of Mathematical Biology* 45: 1-21.
- Esser, K. & Lemke, P.A. (eds.). *The Mycota. A comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research*. 12 vols. Springer, Berlin.
- Estes, J.A. & Steinberg, P.D. 1988. Predation, herbivory, and kelp evolution. *Paleobiology* 14: 19-36.
- Falcon-Lang, H.J. 2000. Fire ecology of the Carboniferous tropical zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164: 355-371.
- Farrell, B.D. 1998. Inordinate fondness explained: why are there so many beetles? *Science* 281: 555-559.
- Farrimond, P. & Eglinton, G. 1990. The role of organic compounds and the nature of source rocks. En: Briggs, D. & Crowther, P.R., (eds.), *Paleobiology: a synthesis*, pp. 217-222.
- Fauquette, S., Guiot, J. & Suc, J.P. 1998. A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 144: 183-201.
- Favre, A., Guitton, H., Guitton, J., Lichnerowicz & Wolff, E. 1995. *Chaos and determinism*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Feild, T.S., Zweiniecki, M.A., Brodribb, T., Jaffre, T., Donogue, M.J. & Holbrook, N.M. 2000. Structure and function of tracheary elements in *Amborella trichopoda*. *International Journal of Plant Sciences* 161: 705-712.
- Fedoroff, N. 2000. Transposons and genome evolution in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 7002-7007.
- Fedoroff, N. 2001. Transposons and genome evolution in plants. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 167-186.
- Fischer A.G. 1984. Biological innovations and the sedimentary record. En: Holland, H. & Trendall A.F., (eds.), *Patterns of change in Earth evolution*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 145-157.
- Fischer A.G. & Arthur, M.A. 1977. Secular variations in the pelagic realm. En: Cook H.E. & Enos H.E., (eds.), *Deep water carbonate environments*. Special publication 25. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa, Oklahoma, pp. 19-50.
- Florin, R. 1951. Evolution in cordaites and conifers. *Acta Horticola Bergiani* 15: 285-388.
- Flower, B.P. & Kennett, J.P. 1994. The Middle Miocene climatic transition: East Antarctica ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 108: 537-555.
- Floyd, S.K. & Friedman, W.E. 2001. Developmental evolution of endosperm in basal angiosperms: evidence from *Amborella* (Amborellaceae), *Nuphar* (Nymphaeaceae), and *Illicium* (Illiciaceae). *Plant Systematics and Evolution* 228, 153-169.
- Follieri, M., Giardini, M., Magri, D. & Sadori, L. 1998. Palynostratigraphy of the last glacial period in the volcanic region of Central Italy. *Quaternary International* 47/48: 3-20.
- Fontdevila, A. & Moya, A. 1999. *Introducción a la genética de poblaciones*. Síntesis, Madrid.
- Font Quer, P. 1982. *Diccionario de Botánica*. Labor, Barcelona.
- Fox, S. 1988. *The emergence of life: Darwinian evolution from the inside*. Basic Books, New York.
- Fowell S.J., Comet B. & Olsen, P.E. 1994. Geologically rapid late triassic extinctions; palynological evidence from the Newark Supergroup. En: Klein G.D., (ed.), *Pangea; paleoclimate, tectonics, and sedimentation during accretion, zenith and breakup of a supercontinent*. Geological Society of America, Boulder, pp. 197-206.
- Frakes, L.A., Francis, J.E. & Syktus, J.I. 1992. *Climate modes of the Phanerozoic: the history of the Earth's climate over the past 600 million years*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franco, F., García-Antón, M. & Sainz-Ollero, H. 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *The Holocene* 8: 69-82.
- Freeman, D. 1974. The evolutionary theories of Charles Darwin and Herbert Spencer. *Current Anthropology* 15: 211-237.
- Frey, W., Hofmann, M. & Hilger, H.H. 2001. The gametophyte-sporophyte junction: unequivocal hints for two evolutionary lines of archegoniate land plants. *Flora* 196: 431-445.
- Friedl, T. 1997. The evolution of the Green Algae. En: Bhattacharya, D. (ed.), *Origin of algae and their plastids*, Springer, Viena, pp. 87-101.
- Friedman, W.E. 1994. The evolution of embryogeny in seed plants and the developmental origin and early history of endosperm. *American Journal of Botany* 81: 1468-1486.
- Friedman, W.E. 1995. Organismal duplication, inclusive fitness theory, and altruism: understanding the evolution of endosperm and the angiosperm reproductive systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 3913-3917.
- Friedman, W.E. 1996. Biology and evolution of the Gnetales. *International Journal of Plant Sciences* 157: 1-220.
- Friedman, W.E. 2001a. Comparative embryology of basal angiosperms. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 14-20.

- Friedman, W.E. 2001b. Perspective: the origin of flowering plants and their reproductive biology. A tale of two phylogenies. *Evolution* 55: 217-231.
- Friedman, W.E. 2001c. Developmental and evolutionary hypotheses for the origin of double fertilization and endosperm. *C.R. Academie Sciences Paris, Sciences de la vie*, 324: 559-567.
- Friedman, W.E. & Carmichael, J.S. 1998. Heterochrony and developmental innovation: evolution of female gametophyte ontogeny in *Gnetum*, a highly apomorphic seed plant. *Evolution* 52: 1016-1030.
- Friedman, W.E. & Cook, M.E. 2000. The origin and evolution of tracheids in vascular plants: integration of paleobotanical and neobotanical data. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 355, 857-868.
- Friedman, W.E. & Floyd, S.K. 2001. The origin of flowering plants and their reproductive biology. A tale of two phylogenies. *Evolution* 55: 217-231.
- Friis, E.M., Chaloner, W.G. & Crane, P.R. 1987. *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Friis, E.M. & Crepet, W.L. 1987. Time of appearance of floral features. En: Friis, E.M., Chaloner, W.G. & Crane, P.R., (eds.), *The origin of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 145-179.
- Friis, E.M., Pedersen K.R. & Crane, P.R. 1995. *Appomattoxia ancistrophora* gen et sp-nov, a new early Cretaceous plant with similarities to Circaeaster and extant Magnoliidae. *American Journal of Botany* 82: 933-943.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. & Crane, P.R. 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 259-296.
- Frohlich, M.W. 2002. The mostly male theory of flower origins: summary and update regarding the Jurassic pteridosperm *Pteroma*. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 85-108.
- Frohlich, M.W. & Parker, D.S. 2000. The mostly male theory of flower evolutionary origins: from genes to fossils. *Systematic Botany* 25: 155-170.
- Fuertes, J., Rosselló, J.A. & Nieto, G. 1999. Molecular evidence for the compilospecies model of reticulate evolution in *Armeria* (Plumbaginaceae). *Systematic Biology* 48: 735-754.
- Fuller, M.S. 2001. Hyphochytridiomycota. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, pp. 73-91.
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Gallardo, R., Domínguez, E. & Muñoz, J.M. 1993. The heterochronic origin of the cleistogamous flower in *Astragalus cymbicarpus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 80: 814-823.
- Gallardo, T. 1997. Las algas. En: Izco, J. (ed.). *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 193-239.
- Gallego, M.T., Cano, M. J., Ros, R.M. & Guerra, J. 1999. The genus *Aloina* (Pottiaceae, Musci) in the Mediterranean region and neighbouring areas. *Nova Hedwigia* 69: 173-194.
- Gandolfo, M.A., Nixon, K.C., Crepet, W.L., Stevenson, D.W. & Friis, E.M. 1998. Oldest known fossils of monocotyledons. *Nature* 394: 532-533.
- Garbary, D.J. & Renzaglia, K.S. 1998. Bryophyte phylogeny and the evolution of land plants: Evidence from development and ultrastructure. En: Bates, J.W., Ashton, N.W. & Duckett, J.G. (eds.), *Bryology for the twenty-first century*. Maney & The British Bryological Society, Leeds, pp. 45-63.
- Garbary, D.J., Renzaglia, K.S. & Duckett, J.G. 1993. The phylogeny of land plant: a cladistic analysis based on male gametogenesis. *Plant Systematics and Evolution* 188: 237-269.
- Gargas, A., DePriest, P.T., Grube, M. & Tehler, A. 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science* 268: 1492-1495.
- Garty, J., Giele, C. & Krumbein, W.E. 1982. On the occurrence of pyrite in a lichen-like inclusion in Eocene amber (Baltic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 39: 139-147.
- Gaut, B.S., Le Thierry, M., Peek, A.S. & Sawkins, M.C. 2001. Maize as a model for the evolution of plant nuclear genomes. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 187-210.
- Gavrilets, S. 2000. Waiting time to parapatric speciation. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 267, 2483-2492.
- Gayral, P. 1975. *Les algues: morphologie, cytologie, reproduction, écologie*. Doin, Paris.
- Gell-Mann, M. 1994. *El quark y el jaguar. Aventuras en lo simple y lo complejo*. Metatemás, Barcelona.
- Gensel, P.G. & Andrews, H.N. 1984. *Plant life in the Devonian*. Praeger, New York.
- Gensel, P.G. & Andrews, H.N. 1987. The evolution of early land plants. *American Scientist* 75: 478-489.
- Gensel, P.G. & Edwards, D. 2001. *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Critical Moments & Perspectives in Paleobiology and Earth history. Columbia University Press, New York.
- Gesteland, R.F. & Atkins, J.F. (eds.). 1993. *The RNA world*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Gifford, E.M. & Foster, A.S. 1989. *Morphology and evolution of vascular plants*. Freeman, New York.
- Gillespie, J.H. 1991. *The causes of molecular evolution*. Oxford University Press, New York.
- Gillespie, R.G. 2001. Adaptive radiation: innovations and insights. *Diversity and Distributions* 7: 105-108.
- Gillies, A.C.M., Cubas, P., Colen, E.S. & Abbott, R.J. 2002. Making rays in the Asteraceae: genetics and evolution of radiate versus discoid flower heads. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 233-246.

- Giovanni, S.J., Turner, S., Olsen, G.J., Barns, S., Lane, D.J. & Pace, N.R. 1988. Evolutionary relationships among Cyanobacteria and Green chloroplasts. *Journal of Bacteriology* 170: 3584-3592.
- Giribet, G., Wheeler, W.C. & Muona, J. 2002. DNA multiple sequence alignments. En: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Molecular systematics and evolution: theory and practice*, Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 107-114.
- Givnish, T.J. 2001. The rise and fall of plant species: a population biologist's perspective. *American Journal of Botany* 88: 1928-1934.
- Glover, B.J. & Martin, C. 2002. Evolution of adaptive petal cell morphology. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 160-172.
- Gocal, G.F.W., King, R.W., Blundell, C.A., Schwartz, O.M., Andersen, C.H. & Weigel, D. 2001. Evolution of floral meristem identity genes. Analysis of *Lolium temulentum* genes related to APETALA1 and LEAFY of *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 125: 1788-1801.
- Goldberg, A. 1986. Classification, evolution, and phylogeny of the families of dicotyledons. *Smithsonian Contributions to Botany* 58: 1-314.
- Goldberg, A. 1989. Classification, evolution, and phylogeny of the families of monocotyledons. *Smithsonian Contributions to Botany* 71: 1-74.
- Goldschmidt, R. 1940. *The material basis of evolution*. Yale University Press, New Haven.
- Goldstein, P.Z. & Brower, A.V.Z. 2002. Molecular systematics and the origin of species: new synthesis or methodological intrusions? En: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 147-161.
- Golenberg, E.M. 1991. Amplification and analysis of Miocene plant fossil DNA. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 333: 419-427.
- Golenberg, E.M. 1994. DNA from plant compression fossils. En: Herrman, B. & Hummel, S., (eds.), *Ancient DNA*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 237-257.
- Golenberg, E.M. 1999. Isolation, identification and authentication of DNA sequences derived from fossil material. En: Jones, T.P. & Rowe, N.P. (eds.), *Fossil plants and spores: modern techniques*. Geological Society, London, pp. 156-161.
- Golenberg, E.M., Giannasi, D.E., Clegg, M.T., Smiley, C.J., Durbin, M., Henderson, D. & Zurawski, G. 1990. Chloroplast DNA sequence from a Miocene *Magnolia* species. *Nature* 344: 656-658.
- Goloubinoff, P., Pääbo, S. & Wilson, A.C. 1993. Evolution of maize inferred from sequence diversity of an *adh2* gene segment from archaeological specimens. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 1997-2001.
- Goodwin, A.M. 1991. *Precambrian Geology*. Academic Press, London.
- Goodwin, B. 1992. *Thinking about biology*. Addison-Wesley, New York.
- Goodwin, B. 1998. *Las manchas del leopardo*. Metatemas, Tusquets Editores, Barcelona.
- Goodwin, B. & Saunders, P. (eds.). 1992. *Theoretical biology: epigenetic and evolutionary order from complex systems*. Johns Hopkins Press, Baltimore.
- Goremykin, V., Bobrova, V., Pahnke, J., Troitsky, A. Antonov & W. Martin. 1996. Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to *rbcl* data do not support gnetalean affinities of angiosperms. *Molecular Biology and Evolution* 13: 383-396.
- Gottlieb, L.D. 1984. Genetic and morphological evolution in plants. *American Naturalist* 123: 681-709.
- Gottlieb, L.D. & Jain, S.K. (eds.). 1988. *Plant evolutionary biology*. Chapman & Hall, London.
- Gould, R.E. & Delevoryas, T. 1977. The biology of *Glossopteris*: evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs. *Alcheringa* 1: 387-399.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gould, S.J. 1981. *The mismeasure of man*. Norton, Nueva York. (traducción española: *La falsa medida del hombre*, Crítica, Barcelona, 1997).
- Gould, S.J. 1985. The paradox of the First Tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology* 11: 2-12.
- Gould, S.J. 1989. *Wonderful life*. Penguin Books, London (traducción española, *La Vida Maravillosa*, Crítica, Barcelona, 1996).
- Gould, S.J. 1991. *Brontosaurus y la nalga del ministro*. Crítica, Barcelona.
- Gould, S.J. 1995. A task for paleobiology at the threshold of majority. *Paleobiology* 21: 1-14.
- Gould, S.J. 1997. Magnolias de Moscú. En: Gould, S.J., *Un dinosaurio en un pajar*. Crítica, Barcelona, pp. 410-420.
- Gould, S.J. 1997. Darwinian fundamentalism. *New York Review of Books* 44: 34-37.
- Gould, S.J. 2000. *Ciencia versus religión. Un falso conflicto*. Crítica, Drakontos, Barcelona.
- Gould, S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Belknap, Harvard.
- Graham, A. 1999. *Late Cretaceous and Cenozoic history of North America vegetation*. Oxford University Press, Oxford.
- Graham, L.E. 1990. Meiospore formation in charophycean algae. En: Blackmore, S. & Knox, A., (eds.), *Microspores: evolution and ontogeny*. Academic Press, London, pp. 43-54.
- Graham, L.E. 1993. *Origin of land plants*. Wiley, New York.
- Graham, L.E. & Delwiche, C.F. 1992. The occurrence and phylogenetic significance of a surface layer on thalli of *Coleochaete*. *American Journal of Botany* 72: 102-105.
- Graham, L.E., Graham, J.M., Downs, J. & Gerwing, J. 1992. *Coleochaete* and the periphyton ecology of a northern oligotrophic lake. *Journal of Phycology* 28: 8-21.
- Graham, L.E. & Wilcox, L.W. 2000. *Algae*. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Graham L.K.E., Cook, M.E. & Busse, J.S. 2000. The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 4535-4540.

- Grant, V. 1963. *The origin of adaptations*. Columbia University Press, New York.
- Grant, V. 1971. *Plant speciation*. Columbia University Press, New York.
- Gray, J. 1985. The microfossil record of early land plants: Advances in understanding of early terrestrialisation, 1970-1984. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 309: 167-195.
- Gray, J. 1993. Major Paleozoic land plant evolutionary bioevents. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 104: 153-169.
- Gray, J. & Shear, W. 1992. Early life on land. *American Scientist* 80: 444-456.
- Gray, J., Massa, D. & Boucot, A.J. 1982. Caradocian land plant microfossils from Libya. *Geology* 10: 197-201.
- Green, D. & Newth, D. 2000. Towards a theory of everything? Grand challenges to complexity and informatics. *Complexity International* 8: 1-21.
- Green, J.C. & Leadbeater, B.S.C. (eds.). 1994. *The haptophyte algae*. Clarendon Press, Oxford.
- Greenwood D.R. 2000. Early Paleogene warm climates and vegetation in southeastern Australia. *Geological Society of Australia Abstracts* 59, 192.
- Grierson, J.D. & Bonamo, P.M. 1983. A new genus of lycopods from the Devonian of New York State. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 81-101.
- Grimaldi, D. 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 373-406.
- Grotzinger, J.P. & Knoll, A.H. 1999. Stromatolites in Precambrian carbonates: evolutionary mileposts or environmental dipsticks? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 27: 313-358.
- Groves, A.T. & Rackham, O. 2001. *The nature of Mediterranean Europe: an ecological history*. Yale University Press, New Haven.
- Groves, R.H. & DiCasta, F. 1991. *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gubeli, A.A., Hochuli, P.A. & Wildi, W. 1984. Lower Cretaceous turbiditic sediments from the Rif chain (northern Morocco): palynology, stratigraphy and palaeogeographic setting. *Geologische Rundschau* 73: 1081-1114.
- Guerra, J. & Cano, M.J. 2000. A taxonomic contribution on the European cleistocarpous species of Pottiaceae (Musci). *Journal of Bryology* 22: 91-97.
- Guerra, J., Carrión, J.S., Aboal, M., Egea, J.M. & Ros, R.M. 1988. *Guiones de clases prácticas de botánica*. Promociones y Publicaciones Universitarias, S.A., Murcia.
- Guerra, J., Jiménez, M.N., Ros, R.M. & Carrión, J.S. 1991. El género *Phascum* (Pottiaceae) en la Península Ibérica. *Cryptogamie, Bryologie, Lichenologie* 9: 343-352.
- Gu, X. 1997. The age of the common ancestor of eukaryotes and prokaryotes: statistical inferences. *Molecular Biology and Evolution* 14: 861-866.
- Guillou, L., Chrétinot-Dinet, M.J., Medlin, L.K., Claustre, H., Loiseaux, S. & Vaillot, D. 1999. *Bolidomonas*: a new genus with two species belonging to a new algal class, the Bolidophyceae (Heterokonta). *Journal of Phycology* 35: 368-381.
- Guo, S. 1993. The evolution of the Cenozoic tropical monsoon climate and monsoon forests of southwestern China. En: Jablonski, N.G. & Chak-Lam, S., (eds.), *Evolving landscapes and evolving biotas of east Asia since the mid Tertiary*. Centre of Asian Studies, University of Hong Kong, pp. 123-136.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle morphologie der organismen*. G. Reimer, Berlin.
- Haeckel, E. 1894. *Systematische Phylogenie. I. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen*. Reiner, Berlin.
- Haldane, J.B.S. 1932. *The causes of evolution*. Longmans, Green and Co., London.
- Hall, A.V. 1988. A joint phenetic and cladistic approach for systematics. *Biological Journal of the Linnean Society* 33: 367-382.
- Hall, B.K. 1998. *Evolutionary developmental biology*. Chapman & Hall, New York.
- Hallam, A. 1983. Plate tectonics and evolution. En: Bendall, D.S., (ed.), *Evolution from molecules to men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 367-386.
- Hallam, A. 1989. The case for sea-level change as a dominant causal factor in mass extinctions of marine invertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 325: 653-655.
- Hallam, A. 1992. *Phanerozoic sea level changes*. Columbia University Press, New York.
- Hallam, A. 1994. *An outline of Phanerozoic biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Hallam, A. & Wignall, P.B. 1997. *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press, Oxford.
- Halstead, L.B. 1990. Cretaceous-Tertiary (terrestrial). En: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (eds.), *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Science, Oxford, pp. 203-207.
- Han, T. & Runnegar, B. 1992. Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-Billion-Year-Old Negaunee Iron-Formation, Michigan. *Science* 257: 232-235.
- Harland, W.B., Armstrong, R.L., Cox, A.V., Craig, L.E., Smith, A.G. & Smith, D.G. 1990. *A geologic time scale*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harris, T.M. 1932. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland 2: Description of seed plants *Incertae sedis* together with a discussion of certain cycadophytic cuticles. *Meddelelser om Grønland* 85: 4-7.
- Harris, T.M. 1961. The fossil cycads. *Palaeontology* 4: 313-323.
- Hasebe, M., Ito, M., Kofuji, R., Iwatsuki, K. & Ueda, K. 1992. Phylogenetic relationships in Gnetophyta deduced from rbcL gene sequences. *Botanical Magazine (Tokyo)* 105: 385-391.
- Hass, H., Taylor, T.N. & Remy, W. 1994. Fungi from the Lower Devonian Rhynie Chert: mycoparasitism. *American Journal of Botany* 81: 29-37.
- Hassan F. 1996. Abrupt Holocene climatic events in Africa. *Aspects of African archaeology*. En: (Pwiti, G.; Soper, R.,

- eds.), University of Zimbabwe Publications, Harare, pp. 84-89.
- Hassan, F. 1997. Holocene palaeoclimates of Africa. *African Archaeological Reviews* 14: 213-30.
- Hawkins, J.A. 2002. Evolutionary developmental biology: impact on systematic theory and practice, and the contribution of systematics. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 32-51.
- Hawksworth, D.E. 1988. Coevolution of fungi with algae and cyanobacteria in lichen symbioses. En: Pirozynski, K.A. & Hawksworth, D.E. (eds.), *Coevolution of fungi with plants and animals*. Academic Press, London, pp. 125-148.
- Hawksworth, D.E., Kirk, P.M., Smith, B.C. & Pegler, D.N. 1995. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi*, 8th ed. CAB International, Wallingford.
- Hay, W.W., Behensky, J.F., Barron, E.J. & Sloan II, J.L. 1982. The Triassic-Liassic paleoclimatology of the proto-central North Atlantic rift system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 40: 13-30.
- Hayes, J.M. 1994. Global methanotrophy at the Archean-Proterozoic transition. En: Bengtson, S., (ed.), *Early life on Earth*. Columbia University Press, New York, pp. 220-236.
- Hedderson, T.A., Chapman, R.L. & Cox, C.J. 1998. The origins and diversification of land plants; new evidence from molecular data. En: Bates, J.W., Ashton, N.W. & Duckett, J.G. (eds.), *Bryology for the twenty-first century*. Maney & The British Bryological Society, Leeds, pp. 65-77.
- Hedges, S.B., Chen, H., Kumar, S., Wang, D.Y.C., Thompson, A.S. & Watanabe, H. 2001. A genomic timescale for the origin of eukaryotes. *BMC Evolutionary Biology* 1: 1-14.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematics*. Deutscher Zcutralverlag, Berlin.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Herbert T.D. & D'Hondt S.L. 1990. Precessional climate cyclicity in Late Cretaceous-Early Tertiary marine sediments: a high resolution chronometer of Cretaceous-Tertiary boundary events. *Earth and Planetary Science Letters* 99: 263-275.
- Herbert T.D. & Fischer A.G. 1986. Milankovitch climatic origin of mid-Cretaceous black shale rythms in central Italy. *Nature* 321: 739-743.
- Herendeen, P.S. & Crane, P.R. 1995. The fossil hisotry of the monocotyledons. En: Rudall, P.J., Cribb, P.J., Cutler, D.F. & Humphries, C.J., (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, London, pp. 1-21.
- Herngreen, G.F.W. & Chlonovo, A.F. 1981. Cretaceous microfioral provinces. *Pollen et Spores* 23: 441-555.
- Herr, J.M. 1995. The origin of the ovule. *American Journal of Botany* 82: 547-564.
- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Herrera, C.M. 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65, 609-617.
- Herrera, C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 26, 705-727.
- Herrera, C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 574-584.
- Herrera, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford, pp. 185-208.
- Herrera, C.M. & Pellmyr, O. 2002. (eds.). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Herrman, B. & Hummel, S. 1994. Introduction. En: Herrman, B. & Hummel, S., (eds.), *Ancient DNA*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1-13.
- Hesse, M. 2001. Pollen characters of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae): a reinvestigation. *International Journal of Plant Sciences* 162: 201-208.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- Hey, J. 2001. The mind of the species problem. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 326-329.
- Heywood, V.H. 1985. *Las plantas con flores*. Reverté, Barcelona.
- Heywood, V.H. & Moore, D.M. 1984. *Current concepts in plant taxonomy*. Academic Press, London.
- Hibbett, D.S. & Thorn, R.G. 2001. Basidiomycota: homobasidiomycetes. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, (parte B), pp. 121-168.
- Hiesel, R., Haeseler, A. & Brennicke, A. 1994. Plant mitochondrial nucleic acid sequences as a tool for phylogenetic analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 634-638.
- Hill, R.S. & Brodribb, T.J. 1999. Southern conifers in time and space. *Australian Journal of Botany* 47: 639-696.
- Hill, R.S. & Scriven, L.J. 1995. The angiosperm-dominated woody vegetation of Antarctica: a review. *Review of Palaeobotany and Palynology* 86: 175-198.
- Hills L.V., Klovan J.E. & Swett A.R. 1974. *Juglans eocinerea* n.sp., Beaufort Formation (Tertiary), Southwestern Banks Island, Arctic Canada. *Canadian Journal of Botany* 52: 65-90.
- Hirt, R., Logsdon, J.M., Healy, B., Dorey, M.W., Doolittle, W.F. & Embley, T.M. 1999. Microsporidia are related to fungi: Evidence from the largest subunit of RNA Polymerase II and other proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 580-585.
- Holland, H.D. 1994. Early Proterozoic atmospheric change. En: Bengtson, S., (ed.), *Early life on Earth*. Columbia University Press, pp. 237-244.
- Hollingsworth, P.M., Bateman, R.M. & Gornall, R.J. 1999. *Molecular systematics and plant evolution*. Taylor & Francis, London.
- Holmes W.B.K. 1998. The Triassic vegetation of eastern Australia. *Journal of African Earth Sciences* 27: 115-116.
- Holsinger, K.E. 2001. Reproductive systems and evolution in vascular plants. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T.

- (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 271-288.
- Holton, G. 1998. *Einstein, historia y otras pasiones. La rebelión contra la ciencia en el final del siglo XX*. Taurus, Madrid.
- Hooghiemstra, H. 1995. Environmental and paleoclimatic evolution in Late Pliocene-Quaternary Colombia. En: Vrba, E.S., Denton, G.H. & Partridge, T.C., (eds.), *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*. Yale University Press, pp. 249-261.
- Hooghiemstra, H., Stalling, H., Agwu, C.O.C. & Dupont, L.M. 1992. Vegetational and climatic changes at the northern fringe of the Sahara 250,000-5000 years BP: evidence from 4 marine pollen records located between Portugal and the Canary Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 74: 1-53.
- Hori, H., Lim, B.-L. & Osawa, S. 1985. Evolution of green plants as deduced from 5S rRNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 82: 820-823.
- Horowitz, N.H. 1986. *To utopia and back: the search for life in the solar system*. H.W. Freeman, New York.
- Horrell, M.A. 1991. Phytogeography and paleoclimatic interpretation of the Maastrichtian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 86: 87-138.
- Hotton, N., MacLean, P.D., Roth, J.J. & Roth, E.C., 1997. *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Howard, R.J. & Gow, N.A.R. 2001. Biology of the fungal cell. En: Esser, K. (ed.), *The Mycota. A comprehensive treatise of fungi as experimental systems for basic and applied research*. Springer, Berlin, Vol. VIII.
- Howland, J.L. 2000. *The surprising Archaea*. Oxford University Press, New York.
- Hsü, K.J. 1983. *The Mediterranean was a desert*. Princeton University Press, Princeton.
- Hsü, K.J., Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M.B., Erickson, A., Garrison, R.E., Kidd, R.B., Melieres, F., Müller, C. & Wright, R. 1977. History of Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- Huber, H. 2002. A new phylum of Archaea represented by a nanosized hyperthermophilic symbiont. *Nature* 417: 63-67.
- Hufford, L. 1992. Rosidae and their relationships to other non-magnoliid dicotyledons: a phylogenetic analysis using morphological and chemical data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 218-248.
- Hufford, L. 1996. Ontogenetic evolution, clade diversification, and homoplasy. En: Sanderson, M.J. & Hufford, L. (eds.), *Homoplasy. The recurrence of similarity in evolution*. Academic Press, San Diego, pp. 271-301.
- Huggett, R.J. 1997. *Environmental change: the evolving ecosphere*. Routledge, London.
- Hughes, N.F. 1994. *The enigma of angiosperm origins*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hughes, N.F. & McDougall, A.B. 1987. Records of angiosperm pollen entry into the English Early Cretaceous. *Review of Palaeobotany and Palynology* 50: 255-272.
- Hughes, N.F. & McDougall, A.B. 1994. Search for antecedents of Early Cretaceous monosulcate columellate pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology* 83: 175-183.
- Humphries, C.J. & Chappill, J.A. 1988. Systematics as science: A response to Cronquist. *The Botanical Review* 54: 129-144.
- Huntley, B. 1990. Dissimilarity mapping between fossil and contemporary pollen spectra in Europe for the past 13,000 years. *Quaternary Research* 33: 360-376.
- Hutchinson, J. 1969. *Evolution and phylogeny of Flowering Plants: dicotyledons; facts and theory*. London & New York.
- Hutchinson, J. 1973. *The families of Flowering Plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny*. Oxford University Press, Oxford.
- Huxley, J. 1942. *Evolution: the modern synthesis*. Allen and Unwin, Londres.
- Imbrie, J. & Imbrie, K.P. 1979. *Ice ages: solving the mystery*. Macmillan, London.
- Ingrouille, M. 1992. *Diversity and evolution of land plants*. Chapman and Hall, London.
- Izco, J. 1997a. Nomenclatura de plantas y de comunidades vegetales. En: Izco, J. (ed.), *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 23-46.
- Izco, J. 1997b. Caracteres taxonómicos: sexualidad, morfología, anatomía de aparatos reproductores y reproducción. En: Izco, J. (ed.), *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 93-132.
- Izco, J. & Barreno, E. 1997. Caracteres taxonómicos: morfología y anatomía de órganos vegetativos. En: Izco, J. (ed.), *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 47-92.
- Izco, J., Barreno, E., Brugés, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Salvo, E., Talavera, S. & Valdés, B. 1997. *Botánica*. McGraw-Hill Interamericana, Madrid.
- Jablonski, D. 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science* 231: 129-133.
- Jablonski, D. 1993. The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature* 364: 142-144.
- Jablonski, D. 1995. Extinctions in the fossil record. En: Lawton, J. & May, R.M., (eds.), *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford, pp. 25-44.
- Jablonski, D. 2000. Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. *Paleobiology* 26: 15-52.
- Jacobs, B.F., Kingston, J.D. & Jacobs, L.L. 1999. The origin of grass dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 590-644.
- Jacobs, J.A. 1994. *Reversals of the Earth's magnetic field*. Cambridge University Press, Cambridge, 2ª ed.
- Janis, C.M. 1984. The use of fossil ungulate communities and indicators of climate and environment. En: Brenchley, P., (ed.), *Fossils and climate*. John Wiley and Sons, pp. 85-104.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 467-500.
- Jeffrey, C. 1982. *An introduction to plant taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Jenkins, C.D. & Kirkpatrick, M. 1995. Deleterious mutation and the evolution of genetic life cycles. *Evolution* 49: 512-520.
- Jiménez-Sancho, P. 2000. Análisis de la variabilidad genética de *Quercus suber* L. mediante marcadores moleculares y su aplicación a la conservación de recursos genéticos. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Johansen, B. & Frederiksen, S. 2002. Orchid flowers: evolution and molecular development. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 206-219.
- Jones, M. 2001. *The molecule hunt*. Penguin Books, London.
- Jones, M. & Brown, T.A. 2000. Agricultural origins: the evidence of modern and ancient DNA. *The Holocene* 10: 769-777.
- Jones, J.S. 1999. *Almost like a whale: the origin of species updated*. Doubleday, London.
- Jones, S.B. 1987. *Sistemática vegetal*. McGraw-Hill-Interamericana.
- Jones, T.P. & Chaloner, W.G. 1991. Fossil charcoal, its recognition and palaeoatmosphere significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Global and Planetary Change Section)* 97: 35-50.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145: 163-191.
- Joyce, G.F. 1992. Directed molecular evolution. *Scientific American* 90-97.
- Kalgutkar, R.M. & Jansonius, J. 2000. *Synopsis of fossil fungal spores, mycelia and fructifications*. AASP Contribution Series, N° 39, Dallas.
- Källersjö, M., Farris, J.S., Chase, M.W., Bremer, B., Fay, M.F., Humphries, J., Petersen, G. Seberg, O. & Bremer, K. 1998. Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbcL* DNA sequences reveals support for major clades of green plant, land plants, seed plants and flowering plants. *Plant Systematics and Evolution* 213: 259-287.
- Kaplan, D.R. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany* 88: 1711-1741.
- Karhu, J.A. & Holland, H.D. 1996. Carbon isotopes and the rise of atmospheric oxygen. *Geology* 24: 867-870.
- Karol, K.G., McCourt, R.M., Cimino, M.T. & Delwiche, C.F. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* 294: 2352-2353.
- Karpechenko, G.D. 1927. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. *Zeit. Ind. Abst. Vererbungslehre* 48: 1-58.
- Kasting, J.F. 1988. Runaway and moist greenhouse atmospheres and the evolution of Earth and Venus. *Icarus* 74: 472-494.
- Kaufman, S.A. 1989. Cambrian explosion and Permian quiescence: implications of rugged fitness landscapes. *Evolutionary Ecology* 3: 274-281.
- Kaufman, S.A. 1992. *The origins of order*. Oxford University Press, Oxford.
- Kauffman, S.A. 1993. *Origins of order: self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press, New York.
- Kauffman, S.A. 1995. *At home in the Universe*. Oxford University Press, New York.
- Kauffman, S.A. 2001. *Investigations*. Oxford University Press, New York.
- Kauffman, S.A. & Johnsen, S. 1991. Co-evolution of the edge of chaos: coupled fitness landscapes, poised states, and co-evolutionary avalanches. *Journal of Theoretical Biology* 149: 467-505.
- Kauffman, S.A. & Levin, S. 1987. Towards a general theory of adaptive walks on rugged landscapes. *Journal of Theoretical Biology* 128: 11-45.
- Kellman, M. & Tackaberry, R. 1997. The history of tropical environments. En: Kellman, M. & Tackaberry, R., (eds.), *Tropical environments: the functioning and management of tropical ecosystems*. Routledge, London, pp. 7-26.
- Kellogg, E.A. 2000. Genetics of character evolution. *American Journal of Botany* 87: 104-106.
- Kellogg, E.A. 2002. Are macroevolution and microevolution qualitatively different? Evidence from Poaceae and other families. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 70-84.
- Kennett, J.P. 1995. A review of polar climatic evolution during the Neogene, based on the marine sediment record. En: Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C. & Burckle, L.H., (eds.), *Paleoclimate and evolution*. Yale University Press, New Haven, pp. 49-64.
- Kennett, J.P. & Stott, L.D. 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Paleocene. *Nature* 353: 225-229.
- Kennett, J.P. & Stott, L.D. 1995. Terminal Paleocene mass extinction in the deep sea; association with global warming. En: Stanley S.M., (ed.), *Effects of past global change on life*. National Academy Press, Washington, pp. 94-107.
- Kenrick, P. 1999. Botany: the family tree flowers. *Nature* 402: 358-359.
- Kenrick, P. 2002. The telome theory. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 365-387.
- Kenrick, P. & Crane, P.R. 1991. Water-conducting cells in early fossil and land plants - Implications for the early evolution of tracheophytes. *Botanical Gazette* 152: 335-356.
- Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997a. *The origin and early diversification of land plants*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997b. The origin and early evolution of land plants. *Nature* 389: 33-39.
- Kerp, H., Hass, H. & Mosbrugger, V. 2001. New data on *Nothia aphylla* Lyon 1964 ex El-Saadawy et Lacey 1979, a poorly known plant from the Lower Devonian Rynie Chert. En: Gensel, P.G. & Edwards, D. (eds.), *Plants invade the land. Evolutionary and environmental consequences*. Columbia University Press, New York, pp. 52-82.
- Kidston, R. & Lang, H.W. 1920. On old red sandstone plants showing structure, from the Rynie chert bed, Aberdeenshire. Part II. Addition notes on *Rhynia gwynne-vaughanii*, Kidston & Lang; with descriptions of *Rhynia major*, n.sp., and *Hornea*

- lignieri*, n.g., n. sp. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 52: 603-627.
- Kidston, R. & Lang, H.W. 1921. On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part V. The Thallophyta occurring in the peatbed. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 52: 855-902.
- Kimura, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kimura, M. 1991. Recent development of the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 88: 5969-5973.
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., David, J.C. & Stalpers, J.A. 2001. *Ainsworth & Bisby's dictionary of Fungi*, 9th edition. CABI Bioscience, Surrey.
- Klappa, C.F. 1979. Lichen stromatolites: criterion for subaerial exposure and a mechanism for the formation of laminar calcrites (caliche). *Sedimentary Petrology* 49: 387-400.
- Knapp, S. 2002. Floral diversity and evolution in the Solanaceae. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 267-297.
- Knoll, A.H. 1984. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. En: Nitecki, M.H., (ed.), *Extinctions*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 21-68.
- Knoll, A.H. 1985. Patterns of evolution in the Archean and Proterozoic eons. *Palaebiology* 11: 53-64.
- Knoll, A.H. 1991. Environmental context of evolutionary change: an example from the end of the Proterozoic Eon. En: Warren, L. & Koprowski, H., (eds.), *New perspectives on evolution*. John Wiley & Sons, Pennsylvania, , pp. 77-85.
- Knoll, A.H. 1992. The early evolution of eukaryotes: a geological perspective. *Science* 256: 622-627.
- Knoll, A.H. 1994. Neoproterozoic evolution. En: Bengtson, S. (ed.), *Early life on Earth*. Columbia University Press, New York, pp. 439-449.
- Knoll, A.H. 1994. Proterozoic and Early Cambrian protists: evidence for accelerating evolutionary tempo. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6743-6750.
- Knoll, A.H. 1996. Breathing room for early animals. *Nature* 382: 111-112.
- Knoll, A.H. 2001. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. En: Nitecki, M.H., (ed.), *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago, , pp. 21-68.
- Knoll, A.H. & Barghoom, E.S. 1977. Archean microfossils showing cell division from the Swaziland system of South Africa. *Science* 198: 396-398.
- Knoll, A.H. & Lipps, J.H. 1993. Evolutionary history of prokaryotes and protists. En: Lipps, J.H., (ed.), *Fossil prokaryotes and protists*. Blackwell, Boston, pp. 19-31.
- Knoll, A.H. & Niklas, K.J. 1987. Adaptation, plant evolution, and the fossil record. *Review of Palaeobotany and Palynology* 50: 127-149.
- Knoll A.H., Niklas K.J. & Tiffney B.T. 1979. Phanerozoic land-plant diversity in North America. *Science* 206: 1400-1402.
- Kodner, R.B. & Graham, L.E. 2001. High-temperature, acid-hydrolyzed remains of *Polytrichum* (Musci, Polytrichaceae) resemble enigmatic Silurian-Devonian tubular microfossils. *American Journal of Botany* 88: 462-466.
- Köhler, S., Delwiche, C.F., Denny, P.W., Tilney, L.G., Webster, P., Wilson, R.J.M., Palmer, J.S. & Roos, D.S. 1997. A plastid of probable green algal origin in apicomplexan parasites. *Science* 275: 1485-1489.
- Konnert M. & Bergmann F. 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies-alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution* 196: 19-30.
- Kovach, W.L. & Batten D.J. 1993. Diversity changes in lycopsid and aquatic fern megaspores through geologic time. *Paleobiology* 19: 28-42.
- Kranz, H.D. & Huss, V.A.R. 1996. Molecular evolution of pteridophytes and their relationship to seed plants: evidence from complete 18S rRNA gene sequences. *Plant Systematics and Evolution* 202: 1-11.
- Kranz, H.D., Miks, D., Siegler, M.L., Capesius, I., Sensen, C.W. & Huss, V.A.R. 1995. The origin of land plants. Phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal-RNA gene-sequences. *Journal of Molecular Evolution* 41: 74-84.
- Krassilov, V.A. 1970. Approach to the classification of Mesozoic "ginkgoalean" plants from Siberia. *Paleobotanist* 18: 12-19.
- Krassilov, V. A. 1977. The origin of angiosperms. *The Botanical Review* 43: 143-176.
- Krassilov V.A. & Dobruskina I.A. 1995. Angiosperm fruit from the Lower Cretaceous of Israel and origins in rift valleys. *Paleontological Journal* 29: 110-115.
- Krenz, G.S. & Dawson, C.A. 2002. Vessel distensibility and flow distribution in vascular trees. *Journal of Mathematical Biology* 44: 360-374.
- Kristiansen, J. & Andersen, R.A. 1986. *Cryosophytes: aspects and problems*. Cambridge University Press, New York.
- Kurmann, M.H. & Hemsley, A.R. 1999. *The evolution of plant architecture*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Labandeira, C.C. 1997. Permian pollen eating. *Science* 277: 1422-1423.
- Labandeira, C.C. 2002. The history of associations between plants and animals. En: Herrera, C. & Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell, Oxford, pp. 26-74.
- Labandeira, C.C., Dilcher, D.L., Davis, D.R. & Wagner, D.L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 12278-12282.
- Labandeira, C.C. & Sepkoski, J.J. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261: 310-315.
- Lahav, N. 1999. *Biogenesis. Theories of life's origin*. Oxford University Press, New York.
- Lamarck, J.B. 1809. *Philosophie Zoologique*. Paris.
- Lamb, H.F., Gasse, F., Benkaddour, A., El Hamouti, N., van der Kaars, S., Perkins, W.T., Pearce, N.J. & Roberts, C.N. 1995.

- Relation between century-scale Holocene arid intervals in tropical and temperate zones. *Nature* 373: 134-137.
- Lang, D.F., Gray, M.W. & Burger, G. 1999. Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes. *Annual Review of Genetics* 33: 351-397.
- Langdale, J.A., Scotland, R.W. & Corley, S.B. 2002. A developmental perspective on the evolution of leaves. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 388-394.
- Langley, C.H. & Fitch, W.M. 1974. An examination of the constancy rate of molecular evolution. *Journal of Molecular Evolution* 3: 161-177.
- Langton, C. 1989. *Artificial life*. Addison-Wesley, New York.
- Langton, C. 1998. *Adaptation toward the edge of chaos*. University of Illinois, Center for Complex Systems Research.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology*. Springer, Berlin.
- Laszlo, P. 1997. Origen de la vida: innumerables escenarios. *Mundo Científico* 179: 421-424.
- Lawver, L.A. & Gahagan, L.M. 1998. Opening of Drake Passage and Its Impact on Cenozoic Ocean Circulation. En: Crowley, T.J. & Burke, K.C., (eds.), *Tectonic boundary conditions for climate reconstructions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 212-223.
- Leakey, R. & Lewin, R. 1997. *La sexta extinción. El futuro de la vida y de la humanidad*. Metatemas, Tusquets, Barcelona.
- Lee, R.E. 1999. *Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Leedale, G.F. 1974. How many are the kingdoms of organisms? *Taxon* 23: 261-270.
- Leipe, D.D., Wainright, P.O., Gunderson, J.H., Porter, D., Patterson, D.J., Valoise, F., Himmerich, S. & Sogin, M.L. 1994. The stramenopiles from a molecular perspective, 16S-like rRNA sequences from *Labyrinthuloides minuta* and *Cafeteria roenbergensis*. *Phycologia* 33: 369-377.
- Leitsch, C.E.W., Kowalik, K.W. & Douglas, S. 1999. The atpA gene cluster of *Guillardia theta* (Cryptophyta): a piece in the puzzle of chloroplast genome evolution. *Journal of Phycology* 35:128-135.
- Lemke, P.A. 2001. Speciation phenomena. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, (parte B), pp. 219-227.
- Lemon, E.R. 1983. *CO₂ and plants*. Westview Press, Colorado.
- Lenski, R.E. & Travisano, M. 1994. Dynamics of adaptation and diversification: a 10,000-generation experiment with bacterial populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6808-6814.
- Leopold, E.B., Liu, G. & Clay-Poole, S. 1992. Low-biomass vegetation in the Oligocene? In: Prothero, D.R. & Berggren, W.A., (eds.), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Princeton, pp. 399-420.
- Leroy, S.A.G. 1997. Climatic and non-climatic lake-level changes inferred from a Plio-Pleistocene lacustrine complex of Catalonia (Spain): palynology of the Tres Pins sequences. *Journal of Paleolimnology* 17: 347-367.
- Les, D.H., Garvin, D.K. & Whimpee, C.F. 1991. Molecular evolutionary history of ancient aquatic angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 88: 10119-10123.
- Levin, D.A. 2000. *The origin, expansion, and demise of plant species*. Oxford University Press, Oxford.
- Levin, D.A. 2001. Fifty years of plant speciation. *Taxon* 50: 69-91.
- Levin, B.R. & Bergstrom, C.T. 2001. Bacteria are different: observations, interpretations, speculations, and opinions about the mechanisms of adaptive evolution in prokaryotes. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 99-113.
- Lewin, R. 1997. *Patterns in evolution*. Scientific American Library, New York.
- Lewin, R. 1995. *Complejidad. El caos como generador del orden*. Tusquets Editores, Metatemas, Barcelona.
- Lewin, R.A. 1977. *Prochloron*, type genus of the Prochlorophyta. *Phycologia* 16: 217.
- Lewis, L.A., Mishler, B.D. & Vilgalys, R. 1997. Phylogenetic relationships of liverworts (Hepaticae), a basal embryophyte lineage, inferred from nucleotide sequence data of the chloroplast gene *rbcL*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 377-393.
- Lewontin, R. 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press, New York.
- Lewontin, R. 1983. The organism as the subject and object of evolution. *Scientia* 118: 63-82.
- Lewontin, R. 1991. *Biology as ideology: the doctrine of DNA*. Anansi, Toronto.
- Lewontin, R., Rose, S. & Kamin, L.J. 1987. *No está en los genes*. Crítica, Barcelona.
- Li, H.-M., Sun, X.-J. & Walker, D. 1984. The potential of paleobotany in the explanation of China's plant geography. En: Whyte, R.O., (ed.), *The evolution of the East Asian environment*. Centre of Asian Studies, University of Hong Kong, pp. 433-447.
- Li, H.M. & Taylor, D.W. 1999. Vessel-bearing stems of *Vasovinea tianii* gen. et sp. nov. (Gigantopteridales) from the Upper Permian of Guizhou Province, China. *American Journal of Botany* 86: 1563-1575.
- Li, J., Katiyar, S.K., Hamelin, A., Visvesvara, G.S. & Edlind, T.D. 1996. Tubulin genes from AIDS-associated microsporidia and implications for phylogeny and benzimidazole sensitivity. *Molecular and Biochemical Parasitology* 78: 289-295.
- Li, P. & Johnston, M.O. 2000. Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century. *The Botanical Review* 66: 57-88.
- Li, W.B. & Liu, Z.-S. 1994. The Cretaceous palynofloras and their bearing on stratigraphic correlation in China. *Cretaceous Research* 15: 365-366.
- Li, W.-H., Gouy, M., Wolfe, K.H. & Sharp, P.M. 1989. Angiosperm origins. *Nature* 342: 131-132.
- Lidgard, S. & Crane, P.R. 1988. Quantitative analyses of the early angiosperm radiation. *Nature* 331: 344-346.

- Lidgard, S. & Crane, P.R. 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. *Paleobiology* 16: 77-93.
- Lindahl, T. 1993. Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature* 362: 709-715.
- Lindahl, T. 1997. Facts and artifacts of ancient DNA. *Cell* 90: 1-3.
- Lipps, J.H. 1993. *Fossil prokaryotes and protists*. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Llimona, X. 1997. Los hongos. En: Izco, J. (ed.). *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 241-308.
- Llimona, X., Aguasca, M., Barreno, E., Calvo, M.A., Cambra, J., Casares, M., Descals, E., Egea, J.M., Giralt, M., Girbal, J., Gómez Bolea, A., Gracia, E., Guarro, J., Haffellner, J., Hladun, N., Llistosella, J., Llorens, I., Martín, M.P., Moreno, P.-P., Muntanyola, M., Nadal, M., Navarro, P., Rocabrana, A., García Sancho, L., Sanclemente, S., Santamaría, S., Sierra, D., Tabarés, M., Torrente, M.P. & Torres, J.M.. 1991. Fongs y líquens. En: Folch (ed.), *Història Natural dels Països Catalans* 5. Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- Llimona, X., Ballesteros, E., Brugués, M., Comín, F.A., Cros, R.M., Molero, J., Romero, J., Tomás, X. & Torrella, F. 1985. *Història natural dels Països Catalans* 4. Plantes inferiors. Barcelona.
- Loconte, H. 1996. Comparisons of alternative hypotheses for the origin of angiosperms. En: Taylor, D.W. & Hickey, L.J., (eds.), *Flowering plant origin, evolution and phylogeny*. Chapman and Hall, New York, pp. 267-285.
- Loconte, H. & Stevenson, D.W. 1991. Cladistics of the Magnoliidae. *Cladistics* 7: 267-296.
- Long, A.G. 1977. Lower Carboniferous pteridosperm cupules and the origin of angiosperms. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 70: 13-35.
- Looy, C.V., Brugman, W.A., Dilcher, D.L. & Visscher, H. 1999. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 13857-13862.
- Lorenz, E.N. 1995. *La esencia del caos*. Debate, Madrid.
- Lovelock, J. 1988. *The ages of Gaia: a biography of our living earth*. Norton, New York.
- Lowe, D.R. 1994. Early environments: constraints and opportunities for early evolution. En: Bengtson, S. (ed.), *Early life on Earth*. Columbia University Press, pp. 25-35.
- Luo, Z. 1999. A refugium for relicts. *Nature* 400: 24-25.
- Lupia, R., Crane, P.R. & Lidgard, S. 2000. Angiosperm diversification and mid-Cretaceous environmental change. En: Culver, S.J. & Rawson, P.F., (eds.), *Biotic response to global change: the last 245 million years*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 207-222.
- Lupia, R., Lidgard, S. & Crane, P.R. 1999. Comparing palynological abundance and diversity: implications for biotic replacement during the Cretaceous angiosperm radiation. *Paleobiology* 25: 305-340.
- Lyell, C. (1830-33, 1858, 1875) *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation*. John Murray, 5 vols, London.
- Mackowiak C.L. & Wheeler R.M. 1996. Growth and stomatal behaviour of hydroponically cultured potato (*Solanum tuberosum* L) at elevated and super-elevated CO₂. *Journal of Plant Physiology* 149: 205-210.
- Maden, A.R., Whittier, D.P., Garbary, D.J. & Renzaglia, K.S. 1997. Ultrastructure of the spermatozoid of *Lycopodiella lateralis* (Lycopodiaceae). *Canadian Journal of Botany* 75: 1728-1738.
- Magallon, S., Crane, P.R. & Herendeen, P.S. 1999. Phylogenetic pattern, diversity and diversification of eudicots. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 297-372.
- Magri, D. 1998. Quaternary history of *Fagus* in the Italian Peninsula. *Annali di Botanica* 56: 147-154.
- Magri, D. 1999. Late Quaternary vegetation history at Lagaccione near Lago di Bolsena (central Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology* 106: 171-208.
- Malek, O., Lüttig, K., Hiesel, R., Brennicke, A. & Knoop, V. 1996. RNA editing in bryophytes and a molecular phylogeny of land plants. *EMBO Journal* 15: 1403-1411.
- Maley, J. 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during Late Quaternary. *Climatic Change* 19: 79-98.
- Mallard, L.D. & Rogers, J.J.W. 1997. Relationship of Avalonian and Cadomian terranes to Grenville and Pan-African events. *Journal of Geodynamics* 23: 197-221.
- Malthus, T.R. 1798. *Essai sur le principe de population*. E. Vilquin, Paris (1980).
- Mamay, S.H. 1976. Paleozoic origin of cycads. *United States Geological Survey Professional Paper* 934: 1-48.
- Manchester, S.R. 1999. Biogeographical relationships of North America Tertiary Floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 472-523.
- Manhart, J.R. 1994. Phylogenetic analysis of green plant *rbcl* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 3: 114-127.
- Manhart, J.R. 1995. Chloroplast 16S rDNA sequences and phylogenetic relationship of fern allies and ferns. *American Fern Journal* 85: 182-192.
- Manhart, J.R. & Palmer, J.D. 1990. The gain of two chloroplast tRNA introns marks the green algal ancestors of land plants. *Nature* 345: 268-270.
- Margulis, L. 1970. *Origin of eukaryotic cell*. Yale University Press, New Haven.
- Margulis, L. 1974. The classification and evolution of prokaryotes and eukaryotes. *Handbook of Genetics* 1: 1-41.
- Margulis, L. 1981. *Symbiosis in cell evolution*. Freeman, San Francisco.
- Margulis, L. & Dolan, F. 2002 (2^a ed.). *Early life: evolution on the Precambrian Earth*. Jones and Bartlett Publishers, Boston.
- Margulis, L., Dolan, M.F. & Guerrero, R. 2001. The chimeric eukaryote: origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 21-34.

- Margulis, L. & Sagan, D. 1995. *¿Qué es la vida? Metatemas*, Tusquets Editores, Barcelona.
- Margulis, L. & Sagan, D. 1998. *¿Qué es el sexo? Metatemas*, Tusquets Editores, Barcelona.
- Margulis, L. & Schwartz, K.V. 1982 (1ª ed.) 1998 (3ª ed.). *Five kingdoms. An illustrated guide to the phyla of life on Earth*. Freeman and Company, New York.
- Martin, C. 1996. Transcription factors and the manipulation of plant traits. *Current Opinions in Biotechnology* 7: 130-138.
- Martin, G.W. 1961. Key of the families of Fungi. En: Ainsworth & Bisby's (eds.), *Dictionary of Fungi*. Academic Press, New York.
- Martin, R.E. 1998. *One long experiment: scale and process in Earth history*. Columbia University Press, New York.
- Martin, W., Gierl, A. & Saedler, H. 1989. Molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperm origins. *Nature* 339: 46-48.
- Martin, W. & Schnarrenberger, C. 1997. The evolution of Calvin cycle from prokaryotic to eukaryotic chromosomes: a case study of functional redundancy in ancient pathways through endosymbiosis. *Current Genetics* 32: 1-18.
- Mattox, K.R. & Stewart, K.D. 1984. Classification of the Green Algae: a concept based on comparative cytology. En: Irvine, D.E.G. & John, D.M., (eds.), *Systematics of the Green Algae*. Academic Press, London, pp. 29-72.
- Maynard-Smith, J. 1987. *Los problemas de la biología*. Cátedra, Madrid.
- Maynard-Smith, J. 1988. *Did Darwin get right?*. Penguin Books, Harmondsworth.
- Maynard-Smith, J. 1993. *The theory of evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. 2001. *Ocho hitos de la evolución. Del origen de la vida a la aparición del lenguaje*. Metatemas, Barcelona.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1954. Change of genetic environment and evolution. En: Huxley J., Hardy A.C. & Ford E.B., (eds.), *Evolution as a process*. Allen & Unwin, London, pp. 157-180.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. 1993. *One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Penguin Books, London.
- Mayr, E. 1995. Systems of ordering data. *Biology and Philosophy* 10: 419-434.
- McCourt, R.M. 1995. Green algal phylogeny. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 159-163.
- McCourt, R.M., Karol, K.G. Guerlesquin, M. & Feist, M. 1996. Phylogeny of extant genera in the family Characeae (Charales, Charophyceae) based on *rbcl* sequences and morphology. *American Journal of Botany* 83: 125-131.
- McElwain, J.C. 1998. Do fossil plants signal palaeo-atmospheric CO₂ concentration in the geological past? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 353: 1-15.
- McElwain, J.C. & Chaloner, W.G. 1995. Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon-dioxide in the Paleozoic. *Annals of Botany* 76: 389-395.
- McElwain, J.C., Beerling, D.J. & Woodward, F.I. 1999. Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science* 285: 1386-1390.
- McFadden, G.I., Gilson, P.R. & Hoffmann, J.B. 1997. Division Chlorarachniophyta. En: Bhattacharya, D. (ed.), *Origin of algae and their plastids*, Springer, Viena, pp. 175-185.
- McGhee, G.R. 1990. Frasnian-Famennian. En: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R., (eds.), *Paleobiology: a synthesis*. Blackwell, pp. 184-187.
- McGhee, G.R. 1995. Late Devonian bioevents in the Appalachian Sea: immigration, extinction, and species replacements. En: Brett, C.E. & Baird, G.C., (eds.), *Paleontological events: stratigraphic, ecologic, and evolutionary implications*. Columbia University Press, New York.
- McGhee, G.R. 1996. *The Late Devonian extinction*. Columbia University Press, New York.
- McKay, D.S., Gibson Jr., E.K., Thomas - Keptra, K.L., Vali, H., Romanek, C.S., Clemett, S.J., Chillier, X.D.F., Maechling, C.R. & Zare, R.N. 1996. Search for life on mars: possible relic biogenic activity in martian meteorite ALH84001. *Science* 273: 924-930.
- McKinney, M.L. & McNamara, K.J. 1991. *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. Plenum, New York.
- McLaren, D.J. 1983. Bolides and biostratigraphy. *Geological Society of America Bulletin* 94: 318-324.
- McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. 2001. *Systematics and Evolution, Part B, The Mycota VII*. Springer Verlag, Berlin.
- McLellan, T., Shephard, H.L. & Ainsworth, C. 2002. Identification of genes involved in evolutionary diversification of leaf morphology. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 315-329.
- McNamara, K.J. 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony. *Journal of Paleontology* 60: 4-13.
- McShea, D. 1991. Complexity and evolution: what everybody knows. *Biology and Philosophy* 6: 303-324.
- Medawar, P. 1961. Crítica de "The phenomenon of man". En: *The Art of the soluble*, ed. P. Medawar, Methuen and Co. Ltd., Londres.
- Medawar, P. 1993. *La amenaza y la gloria. Reflexiones sobre la ciencia y los científicos*. Gedisa, Barcelona.
- Medlin, L.K., Wiebe, H.C., Kooistra, C.F., Porter, G., Saunders, W. & Andersen, R.A. 1997. Phylogenetic relationship of the golden algae, haptophytes, heterokont chromophytes and their plastids. *Plant Systematics and Evolution* 11: 187-219.
- Meeuse, A.D.J. 1972. Facts and fiction in floral morphology with special reference to the Polycarpicae. 3. Consequences and various additional aspects of the anthocorm theory. *Acta Botanica Neerlandica* 21: 351-365.
- Meeuse, A.D.J. 1982. Cladistics, wood anatomy and angiosperm phylogeny. *Acta Botanica Neerlandica* 31: 345-354.
- Meeuse, A.D.J. 1987. *All about angiosperms*. Eburon, Delft.

- Melville, R. 1983. Glossopteridae, Angiospermidae and the evidence for angiosperm origin. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 279-323.
- Mendel, G. 1865. Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Journal of the Royal Horticultural Society* (1901): 26: 1-9.
- Meyen, S.V. 1982. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis). *Biological Memoirs* 7: 1-109.
- Meyen, S.V. 1984. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *The Botanical Review* 50: 1-111.
- Meyen, S.V. 1987. Geography of macroevolution in higher-plants. *Zhurnal Obshchei Biologii* 48: 291-309.
- Meyen, S.V. 1988. Origin of the angiosperm gynoecium by gamoheterotopy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 97: 171-178.
- Meyer-Berthaud, B., Scheckler, S.E. & Wendt, J. 1999. *Archaeopteris* is the earliest known modern tree. *Nature* 398: 700-701.
- Milankovitch M. 1930. Mathematische Klimalehre und astronomische Theorie der Klimaschwankungen. En: Köppen W. & Geiger R., (eds.), *Handbuch der Klimatologie I (A)*. Gebrüder Borntraeger, pp. 1-176.
- Millay, M.A. & Taylor, T.N. 1979. Paleozoic seed fern pollen organs. *The Botanical Review* 45: 301-375.
- Miller, C.N. 1982. Current status of Paleozoic and Mesozoic conifers. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37: 99-114.
- Miller, C.N. 1988. The origin of modern conifer families. En: Beck, C.B., (ed.), *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 448-486.
- Miller, C.N. 1999. Implications of fossil conifers for the phylogenetic relationships of living families. *The Botanical Review* 65: 239-277.
- Miller, S.L. & Urey, H.C. 1959. Organic compounds synthesis on the primitive Earth conditions. *Science* 130: 245-251.
- Miller, W. III. 2001. The structure of species, outcomes of speciation and the species problem: ideas for paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Palaeotrends* 176: 1-10.
- Milner, R. 1995. *Diccionario de la evolución*. Vox, Barcelona.
- Mishler, B.D. 2001. The biology of bryophytes. Bryophytes aren't just small tracheophytes. *American Journal of Botany* 88: 2129-2131.
- Mishler, B.D. & Churchill, S.P. 1985. Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* 1: 305-328.
- Mishler, B.D., Lewis, L.A., Buchheim, M.A., Renzaglia, K.S., Garbary, D.J., Delwiche, C.F., Zechman, F.W., Kantz, T.S. & Chapman, R.L. 1994. Phylogenetic relationship of the "green algae" and the "bryophytes". *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 451-483.
- Mojzsis, S.J., Arrhenius, K.D., McKeegan, T.M., Harrison, T.M., Nutman, A.P. & Friend, G.R.L. 1996. Evidence for early life on Earth before 3800 millions years ago. *Nature* 384: 55-59.
- Moldowan, J.M. & Jacobson, S.R., Dahl, J., Al-Hajji, A., Huizinga, B.J. & Fago, F.J. 2001. Molecular fossils demonstrate Precambrian origin of dinoflagellates. En: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R. (eds.), *The ecology of the Cambrian radiation*. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York, pp. 474-493.
- Moncalvo, J.M., Drethmel, D. & Vilgalys, R. 2000. Variation in modes and rates of evolution in nuclear and mitochondrial ribosomal DNA in the mushroom genus *Amanita* (Agaricales, Basidiomycota): phylogenetic relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16: 48-63.
- Moore, A. & Redfield, R.J. 1996. Digging up the roots of life. *Nature* 379: 587-588.
- Mora, C.I., Driese, S.G. & Colarusso, L.A. 1996. Middle to Late Paleozoic atmospheric CO₂ levels from soil carbonate and organic matter. *Science* 271: 1105-1107.
- Morden, C.W. & Golden, S.S. 1989. PsbA genes indicate common ancestry of prochlorophytes and chloroplasts. *Nature* 339: 400.
- Morgan, T. H. 1910. Chance or purpose in the origin and evolution of adaptation. *Science* 21: 201-210.
- Morley, R.J. 2000. *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Morowitz, H.J. 1992. *Beginnings of cellular life: metabolism recapitulates biogenesis*. Yale University Press, New Haven.
- Morris, R. 2001. *The evolutionists: the struggle for Darwin's soul*. Freeman, San Francisco.
- Mota, J.F. 2001 (inédito). Proyecto docente. Memoria presentada para el concurso a la plaza 1/01 de Catedráticos de Universidad. Universidad de Almería.
- Mucina, L. 1997. Classification of vegetation: past, present and future. *Journal of Vegetation Science* 8: 751-760.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review* 47: 1-142.
- Muller, J. 1984. Significance of fossil pollen for angiosperm history. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 419-433.
- Murphy, M.P. & O'Neill, L.A.J. 1995. *What is life? The next fifty years. Speculations on the future of biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nagahama, T., Sato, H., Shimazu, M. & Sugiyama, J. 1995. Phylogenetic divergence of the entomophthoralean fungi: evidence from nuclear 18S ribosomal RNA sequences. *Mycologia* 87: 203-209.
- Newton, A.E., Duckett, C.J., Wheeler, J.G., Goffinet, B. & Hedderson, T.A. & Mishler, B.D. 2000. Evolution of the major lineages. Phylogenetic analyses based on multiple gene sequences and morphology. *The Bryologist* 103: 187-211.
- Nieto, G. 1991. El cladismo o la larga búsqueda del reconocimiento de la sistemática como ciencia. *Arbora* 542: 33-47.
- Nieto, G. 1997. Natural and experimental hybridization in *Armeria: A. salmantica*. *International Journal of Plant Sciences* 158: 585-592.
- Nishiyama, T. & Kato, M. 1999. Molecular phylogenetics analysis among bryophytes and tracheophytes based on combined data of plastid coded genes and the 18S rRNA gene. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1027-1036.
- Niklas, K.J. 1983. The influence of Palaeozoic ovule and cupule morphologies on wind pollination. *Evolution* 37: 968-986.

- Niklas, K.J. 1986. Evolution of plant shape: design constraints. *Tree* 1: 67-72.
- Niklas, K.J. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. Chicago University Press, Chicago.
- Niklas, K.J. 1997. *The evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas, K.J. & Banks, H.P. 1990. A reevaluation of the Zosterophyllophytina with comments on the origin of lycopods. *American Journal of Botany* 72: 274-283.
- Niklas, K.J., Brown, R.M.Jr. & Santos, R. 1985. Ultrastructure and cytochemistry of Miocene angiosperm leaf tissues. En: Smiley, C.J. (ed.), *Late Cenozoic history of the Pacific northwest*. Pacific Division of the American Association for the Advancement of Science, San Francisco, pp. 143-160.
- Niklas, K.J. & Pratt, L.M. 1980. Evidence for lignin-like constituents in early Silurian (Llandoveryan) plant fossils. *Science* 209: 396-397.
- Niklas, K.J. & Tiffney, B.H. 1994. The quantification of plant biodiversity through time. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345: 35-44.
- Niklas, K.J., Tiffney, B.H. & Knoll, A.H. 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- Nikolov N. & Helmisaari H. 1992. Silvics of the circumpolar boreal forest tree species. En: Shugart, H.H., Leemans, R. & Bonan, G.B., (eds.), *A system analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, pp. 13-84.
- Nisbet, E.G., Cann, J.R. & van Dover, C.L. 1995. Origins of photosynthesis. *Nature* 373: 479-480.
- Nisbet, E.G. & Sleep, N.H. 2001. The habit and nature of early life. *Nature* 409: 1083-1091.
- Njoku, E. 1956. Studies on morphogenesis of leaves. II. The effect of light intensity on leaf shape in *Ipomoea caerulea*. *New Phytologist* 55: 91-110.
- Norstog, K.J. & Nicholls, T.J. 1997. *The biology of the cycads*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Nyguen Tu, T.T., Bocherens, H., Mariotti, A., Baudin, F., Pons, D., Broutin, J., Derenne, S. & Largeau, C. 1999. Ecological distribution of Cenomanian terrestrial plants based on $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145, 79-93.
- O'Donoghue, K., Clapham, A., Evershed, R.P. & Brown T. 1996. Remarkable preservation of biomolecules in ancient radish seeds. *Planta* 263: 541-547.
- Ohad, N., Yadegari, R., Margossian, L., Hannon, M., Michaeli, D., Harada, J.J., Goldberg, R.B. & Fischer, R.L. 1999. Mutations in FIE, a WD polycomb group gene, allow endosperm development without fertilization. *Plant Cell* 11: 1945-1952.
- Ojeda, F., Marañón, T. & Arroyo, J. 1996. Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity at both sides of the Strait of Gibraltar. *Journal of Vegetation Science* 7: 63-72.
- Olalde, M., Herrán, A., Espinel, S. & Goicoechea, P.G. 2002. White oaks phylogeography in the Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 156: 89-102.
- Oliveira, M.C. & Bhattacharya, D. 2000. Phylogeny of the Bangiophycidae (Rhodophyta) and the secondary endosymbiotic origin of algal plastids. *American Journal of Botany* 87: 482-492.
- Olsen, G.J., Woese, C.R. & Overbeek, R. 1994. The winds of (evolutionary) change: breathing new life into microbiology. *Journal of Bacteriology* 176: 1-6.
- Olson J.S. 1985. Cenozoic fluctuations in biotic parts of the global carbon cycle. En: Sundquist, E.T. & Broecker, W.S., (eds.), *The carbon cycle and atmospheric CO₂: natural variations from Archean to present*. American Geophysical Union, Washington, pp. 377-396.
- Omer, L. & Hovarth, S.M. 1983. Elevated carbon dioxide concentrations and whole plant senescence. *Ecology* 64: 1311-1314.
- Oparin, A.I. 1924. *The origin of life on the earth*. Academic Press, New York.
- Orban, I., Bouharmont, J. 1998. Megagametophyte development of *Nymphaea nouchali* Burm. f. (Nymphaeaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 126, 339-348.
- Owen-Smith, N. & Danckwerts, J.E. 1997. Herbivory. En: Cowling, R.M., Richardson, D.M. & Pierce, S.M. (eds.), *Vegetation of southern Africa*. Cambridge University Press, New York, pp. 397-420.
- Pääbo, S. 1989. Ancient DNA: extraction, characterization, molecular cloning and enzymatic amplification. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 1939-1943.
- Pagani M., Freeman K.H. & Arthur, M.A. 1999. A Late Miocene atmospheric CO₂ concentration and expansion of C₄ grasses. *Science* 285: 876-879.
- Palenik, B. & Haselkorn, R. 1992. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes, the chlorophyll b-containing prokaryotes. *Nature* 355: 265-267.
- Palmer, J.D. 2000. A single birth of all plastids? *Nature* 405: 32-33.
- Palmer, J.D., Adams, K.L., Cho, Y., Parkinson, C.L., Qiu, Y.L. & Song, K. 2000. Dynamic evolution of plant mitochondrial genomes: mobile genes and introns, and highly variable mutation rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 6960-6966.
- Palmer, J.D. & Delwiche, C.F. 1998. The origin and evolution of plastids and their genomes. En: Soltis, D.E., Soltis, P.S. & Doyle, J.J. (eds.), *Molecular systematics of plants II. DNA sequences*. Kluwer Academic Publishers, Norwell, pp. 375-409.
- Pant, D.D. 1977. Early conifers and conifer allies. *Journal of the Indian Botanical Society* 56: 23-37.
- Parrish, J.T. 1993. Climate of the supercontinent Pangea. *The Journal of Geology* 101: 215-233.
- Parrish, J.T. 1998. *Interpreting pre-Quaternary climate from the geologic record*. Columbia University Press, New York.
- Partridge, T.C. 1997. Late Neogene uplift in eastern and southern Africa and its paleoclimatic implications. En: Ruddiman, W.F., (ed.), *Tectonic uplift and climate change*. Plenum Press, New York, pp. 63-86.
- Partridge, T.C., Bond, G.C., Hartnady, J.H., deMenocal, P.B. & Ruddiman, W.F. 1995. Climatic effects of Late Neogene tectonism and volcanism. En: Vrba, E.S., Denton, G.H.,

- Patridge, T.C. & Burckle, L.H., (eds.), *Paleoclimate and evolution*. Yale University Press, New Haven, pp. 8-23.
- Pastor, J. 1982. Karyology of *Allium* species from the Iberian Peninsula. *Phyton* 22: 171-200.
- Paterson, H.E.H. 1993. *Evolution and the recognition concept of species*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Patterson, C. 1999. *Evolution*. Natural History Museum, London.
- Pearson, L.C. 1995. *The diversity and evolution of plants*. CRC Press, Boca Ratón.
- Pearson P.N. & Palmer M.R. 1999. Middle Eocene seawater pH and atmospheric carbon dioxide concentrations. *Science* 236:1824-1825.
- Penny, D. 1989. What, if anything, is *Prochloron*? *Nature* 337: 304-305.
- Peñalba, M.C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology* 82: 815-832.
- Peteet, D. 2000. Sensitivity and rapidity of vegetational response to abrupt climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 15: 1359-1361.
- Petit, R.J., Brewer, S., Bordács, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J., Csaikl, U.M., van Dam, B., Deans, J.D., Espinel, S., Fineschi, S., Finkedey, R., Glaz, I., Goicoechea, P., Jensen, J.S., König, A., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Mátyás, G., Munro, R.C., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B., de Beaulieu, J.L. & Kremer, A. 2002. Identification of refugia of post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156: 49-74.
- Phillips O.L. & Gentry, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263: 954-958.
- Phillips, O.L. & Sheil, D. 1997. Forest turnover, diversity and CO₂. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 404.
- Pickering, K.T. 2000. The Cenozoic World. En: Culver, S.J. & Rawson, P.F., (eds.), *Biotic response to global change: the last 145 million years*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 20-34.
- Pirozynski, K.A. 1976. Fossil fungi. *Annual Review of Phytopathology* 14: 237-246.
- Pigg, K.B. & Trivett, M.L. 1994. Evolution of the glossopterid gymnosperms from Permian Gondwana. *Journal of Plant Research* 107: 461-477.
- Planet, P.J. 2002. Reexamining microbial evolution through the lens of horizontal transfer. En: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 247-270.
- Poinar, Jr.G.O., Höss, M., Bada, G. & Pääbo, S. 1996. Amino acid racemization and the preservation of ancient DNA. *Science* 272: 864-866.
- Pole, M. 1999. Latest Albian-earliest Cenomanian monocotyledonous leaves from Australia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 177-186.
- Pole, M.S. & Macphail, M.K. 1996. Eocene *Nypa* from Regatta Point, Tasmania. *Review of Palaeobotany and Palynology* 92, 55-67.
- Pons, A. & Reille, M. 1988. The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain). A new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 35: 145-214.
- Popper, K. 1954. *Misère de l'historicisme*. Plon, Paris.
- Prentice, I.C. 1986. Vegetation responses to past climatic variation. *Vegetatio* 67: 131-41.
- Price, P.W. 1996. *Biological evolution*. Saunders College Publishing, Harcourt Brace College Publishers, Forth Worth.
- Proctor, M.C.F. 2000. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* 151: 41-49.
- Provine, W.B. 1986. *Sewall Wright and evolutionary biology*. Chicago University Press, Chicago.
- Pryer, K.M., Smith, A.R. & Skog, J.E. 1995. Phylogenetic relationship of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcl* sequences. *American Fern Journal* 85: 205-282.
- Pryer, K.M., Schneider, H., Smith, A.R., Cranfill, R., Wolf, P.G., Hunt, J.S. & Sipes, S.D. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- Qiu, Y.-L., Cho, Y., Cox, C. & Palmer, J.D. 1998. The gain of three mitochondrial introns identified liverworts as the earliest land plants. *Nature* 394: 671-674.
- Qiu, Y.-L., Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D.E., Soltis, P., Zanis, M., Zimmer, E.A., Chen, Z., Savolainen, V. & Chase, M.W. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes. *International Journal of Plant Sciences* 161: 3-27.
- Qiu, Y.-L., Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D.E., Soltis, P., Zanis, M., Zimmer, E.A., Chen, Z., Savolainen, V. & Chase, M.W. 1999. The earliest angiosperms. *Nature* 402: 404-407.
- Qiu, Y.L., Lee, J., Whitlock, B.A., Bernasconi, F. & Dombrovska, O. 2001. Was the ANITA rooting of the angiosperm phylogeny affected by long-branch attraction? *Molecular Biology and Evolution* 18: 1745-1753.
- Radford, A.E., Dickison, W.C., Massey, J.R. & Bell, R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York.
- Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., Rodríguez-Gutián, M. & Gómez-Orellana, L. 1998. Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecology* 138: 41-62.
- Rampino, M.R. & Stothers, R.B. 1988. Flood basalt volcanism during the past 250 million years. *Science* 241: 663-668.
- Ramussen, R. 2000. Filamentous microfossils in a 3,235 million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit. *Nature* 405: 676-679.
- Raubeson, L.A. & Jansen, R.K. 1992. Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants. *Science* 255: 1697-1699.
- Raup, D.M. 1979. Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications. *Science* 206: 217-218.
- Raup, D.M. 1988. Extinction in the geologic past. En: Osterbrock, D.E. & Raven, P.H., (eds.), *Origins and extinctions*. Yale University Press, New Haven, pp. 109-119.

- Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 215: 1501-1503.
- Raven, J.A. 1987. Biochemistry, biophysics and physiology of chlorophyll b-containing algae: implications for taxonomy and phylogeny. En: Round, F.E. & Chapman, D.S. (eds.), *Progress in Phycological Research*, vol 5: 1-178. Biopress Ltd, Bristol.
- Raven, J.A. 1993. The evolution of vascular plants in relation to quantitative functioning of dead water-conducting cells and stomata. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 68: 337-363.
- Raven, J.A. 1995. The early evolution of land plants: aquatic ancestors and atmospheric interactions. *Botanical Journal of Scotland* 47: 151-175.
- Raven, J.A. & Spicer, R.A. 1996. The evolution of Crassulacean Acid Metabolism in winter. *Ecological Studies* 114: 360-385.
- Raven, J.A. & Sprent, J.I. 1989. Phototrophy, dizotrophy and palaeoatmospheres: biological catalysis and the H, C, N and O cycles. *Journal of the Geological Society, London* 146: 161-170.
- Raven, P.H. 1972. Plant species disjunctions: a summary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59: 234-246.
- Raven, P.H. 1973. The evolution of Mediterranean floras. Abstracts of the Symposium "Plant life of SW Asia", Edinburgh, pp. 213-224.
- Raven, P.H. & Axelrod, D.I. 1981. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 1992. (1999) *Biology of plants*. Worth Publishers, New York.
- Raymo, M.E. & Ruddiman, W.F. 1992. Tectonic forcing of late Cenozoic climate. *Nature* 359: 117-122.
- Raymond, A. 1987. Palaeogeographic distribution of early Devonian plant traits. *Palaios* 2: 113-132.
- Raymond, A. & Metz, C. 1995. Laurussian land plant diversity during the Silurian and Devonian: mass extinction, sampling bias, or both? *Paleobiology* 21: 74-91.
- Rea, D.K., Zachos, J.C., Owen, R.M. & Gingerich, P.D. 1990. Global change at the Paleocene-Eocene boundary: climatic and evolutionary consequences of tectonic events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 79: 117-128.
- Read, J. & Francis, J.E. 1992. Responses of the Southern Hemisphere tree species to a prolonged dark period and their implications for high latitude Cretaceous and Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 99: 271-290.
- Rees, P.M., Gibbs, M.T., Ziegler, A.M., Kutzbach, J.E. & Behling, P.J. 1999. Permian climates: evaluating model predictions using global paleobotanical data. *Geology* 27: 891-894.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M. & Valdes, P.J. 2000. Jurassic phytogeography and climates: new data and model comparisons. En: Hueber, F.M., Macleod, K.G. & Wing, S.L., (eds.), *Warm climates in Earth History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 297-318.
- Reid G.C., McAfee J.R. & Crutzen, P.J. 1978. Effects of intense stratospheric ionisation events. *Nature* 275: 489-492.
- Reille, M. & de Beaulieu, J.-L. 1995. Long Pleistocene pollen records from the Praclaux Crater, south-central France. *Quaternary Research* 44: 205-215.
- Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H. & Kerp, H. 1994. Four hundred-million year old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 11841-11843.
- Renzaglia, K.S., Duff, R.J., Nickrent, D.L. & Garbary, D.J. 2000. Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 355: 769-793.
- Renzaglia, K.S. & Garbary, D.J. 2001. Motile gametes of land plants: diversity, development and evolution. *Critical Reviews in Plant Sciences* 20: 107-213.
- Retallack, G.J. 1986. The fossil record of soils. En: Wright, V.P., (ed.), *Paleosols: their recognition and interpretation*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 1-57.
- Retallack, G.J. 1992. Paleosols and changes in climate across the Eocene/Oligocene boundary. En: Prothero, D.R. & Berggren, W.A., (eds.), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, pp. 382-398.
- Retallack, G.J. 1994. Were the Ediacaran fossils lichens? *Paleobiology* 20: 523-544.
- Retallack, G.J. 2001. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. *Nature* 411: 287-290.
- Retallack, G.J. & Dilcher, D.L. 1981. Arguments for a glossopterid ancestry of angiosperms. *Paleobiology* 7: 54-67.
- Retallack, G.J. & Dilcher, D.L. 1988. Reconstruction of selected seed ferns. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1010-1057.
- Reuveni J. & Bugbee B. 1997. Very high CO₂ reduces photosynthesis, dark respiration and yield in wheat. *Annals of Botany* 80: 539-546.
- Rice, C.M. 1994. A Devonian auriferous hot spring system, Rhynie, Scotland. *Journal of the Geological Society, London* 152: 229-250.
- Richardson, J.B. & McGregor, D.C. 1986. Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone continent and adjacent regions. *Geological Survey of Canada Bulletin* 364: 1-79.
- Riding, R. 2001. Calcified algae and bacteria. En: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R. (eds.), *The ecology of the Cambrian radiation*. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York, pp. 445-473.
- Ridley, M. 1987. *La evolución y sus problemas*. Pirámide, Madrid.
- Ridley, M. 1993. *The Red Queen: sex and the evolution of human nature*. Viking, Harmondsworth.
- Rieseberg, L.H., Sinervo, B., Linder, C.R., Ungerer, M.C. & Arias, D.M. 1996. Role of gene interactions in hybrid speciation: evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272: 741-744.
- Rieseberg, L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 359-389.

- Rieseberg, L.H. & Burke, J.M. 2001. The biological reality of species: gene flow, selection and collective evolution. *Taxon* 50: 47-67.
- Rippka, R., Waterbury, J.B. & Stanier, R.Y. 1981. Provisional generic assignments for cyanobacteria in pure culture. En: Starr, M.P., Stolp, H., Trüper, H.G., Balows, A. & Schlegel, H.G. (eds.), *The Prokaryotes, A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria*, vol 2. Springer, Berlin.
- Ritchie, J.C. 1986. Climate change and vegetation response. *Vegetatio* 67: 65-74.
- Rivera, M.C. & Lake, J.A. 1992. Evidence that eukaryotes and eocyte prokaryotes are immediate relatives. *Science* 257: 74-76.
- Roberts, N. 1998. *The Holocene*. Blackwell, Oxford.
- Robertson, M.P. & Miller, S.L. 1995. An efficient prebiotic synthesis of cytosine and uracil. *Nature* 375: 772-774.
- Robinson, J.M. 1991. Phanerozoic atmospheric reconstructions: a terrestrial perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 97: 51-62.
- Rodrigo, A.G., Bergquist, P.R. & Bergquist, P.I. 1994. Inadequate support for an evolutionary link between the metazoa and the fungi. *Systematic Biology* 43: 578-584.
- Rogers, J.J.W. 1996. A history of continents in the past three billion years. *The Journal of Geology* 104: 91-107.
- Rollo, F., Venanzi, F.M. & Amici, A. 1994. DNA and RNA from ancient plant seeds. En: Herrman, B. & Hummel, S. (eds.), *Ancient DNA*. Springer - Verlag, New York, pp. 218-235.
- Rosenberg, M. 1997. Mutation for survival. *Current Opinions in Genetics and Development* 7: 829-834.
- Rosignol, M., Rosignol, L., Oldeman, R.A.A. & Benzine-Tizroutine, S.B. 1998. *Struggle of life or the natural history of stress and adaptation*. Grafisch Service Centrum, Wageningen.
- Rothwell, G.W. 1972. *Palaeosclerotium pusillum* gen & sp nov., a fossil eumycete from the Pennsylvanian of Illinois. *Canadian Journal of Botany* 50: 2353-2356.
- Rothwell, G.W. 1980. The Callistophytaceae (Pteridospermopsida). II. Reproductive features. *Paleontographica* 173: 85-106.
- Rothwell, G.W. 1986. Classifying the earliest gymnosperms. En: Spicer, R.A. & Thomas, B.A. (eds.) *Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany*, vol 31. Systematic Association Special, Oxford University Press, Oxford, pp. 137-161.
- Rothwell, G.W. 1987. The role of development in plant phylogeny: a paleobotanical perspective. *Review of Palaeobotany and Palynology* 50: 97-114.
- Rothwell, G.W. 1999. Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. *The Botanical Review* 65: 188-218.
- Rothwell, G.W. & Scheckler, S.E. 1988. Biology of ancestral gymnosperms. En: Beck, C.B. (ed.), *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 85-134.
- Rothwell, G.W. & Serbet, R. 1994. Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes - a numerical cladistic-analysis. *Systematic Botany* 19: 443-482.
- Rothwell, G.W. & Stockey, R.A. 1989. Fossil Ophioglossaceae in Paleocene of western North America. *American Journal of Botany* 76: 637-644.
- Rothwell, G.W. & Stockey, R.A. 2002. Anatomically preserved *Cycadeoidea* (Cycadeoidaceae), with a reevaluation of systematic characters for the seed cones of Bennettitales. *American Journal of Botany* 89: 1447-1458.
- Rouffa, A.S. 1973. Natural origin of the appendageless *Psilotum*. *American Fern Journal* 63: 145-146.
- Rouffa, A.S. 1978. On phenotypic expression, morphogenetic pattern, and synangium evolution in *Psilotum*. *American Journal of Botany* 65: 629-713
- Rowley, D.B., Raymond, A., Parrish, J.T., Lottes, A.L., Scotese, C.R. & Ziegler, A.M. 1985. Carboniferous paleogeographic, phytogeographic, and paleoclimatic reconstructions. *International Journal of Coal Geology* 5: 7-42.
- Rudall, P.J. & Buzgo, M. 2002. Evolutionary history of the monocot leaf. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 431-458.
- Ruddiman, W.F. 1997. Tropical Atlantic terrigenous fluxes since 25000 yrs B.P. *Marine Geology* 136: 189-207.
- Ruddiman, W.F. & Kutzbach, J.E. 1989. Forcing of the Late Cenozoic northern hemisphere climate by plateau uplift in southern Asia and the American West. *Journal of Geophysical Research* 94: 18409-18427.
- Runnegar, B. 1994. Discovery of megascopic fossils resembling *Grypanian spiralis* in 2.1 Ga old banded iron formations in Northern Michigan. En: Bengston, S., (ed.), *Early life on Earth*. Columbia University Press, New York.
- Ruse, M. 1999. *El misterio de los misterios. ¿Es la evolución una construcción social?* Tusquets Editores, Metatemas, Barcelona.
- Rydin, C., Källersjö, M. & Friist, E.M. 2002. Seed plant relationships and the systematic position of Gnetales based on nuclear and chloroplast DNA: conflicting data, rooting problems, and the monophyly of conifers. *International Journal of Plant Sciences* 163: 197-214.
- Sahni, B. 1932. A petrified *Williamsonia* (*W. sewardiana*, sp. nov.) from the Rajmahal Hills, India. *Palaeontologia Indica* 20: 1-19.
- Saito, T., Yamanoi, T. & Kaiho, K. 1986. End-Cretaceous devastation of terrestrial flora in the boreal Far East. *Nature* 323: 253-255.
- Sakai, A.K., Wagner, W.L., Ferguson, D.M. & Herbst, D.R. 1995. Biogeographical and ecological correlations of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- Samuels, G.J. & Blackwell, M. 2001. Pyrenomycetes, fungi with perithecia. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, pp. 221-255.
- Sanderson, M.J. & Hufford, L. 1996. *Homoplasy. The recurrence of similarity in evolution*. Academic Press, San Diego.
- Saunders, G.W. & Kraft, G.T. 1997. A molecular perspective on red algal evolution: focus on the Florideophycidae. En: Bhattacharya, D. (ed.), *Origin of algae and their plastids*, Springer, Viena, pp. 115-138.

- Savolainen, V., Chase, M.W., Hoot, S.B., Morton, C.M., Soltis, D.E., Bayer, C., Fay, M.F., De Bruijn, A.Y., Sullivan, S. & Qiu, Y.L. 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Systematic Biology* 49: 306-362.
- Scagel, R.F., Bandoni, R.J., Rouse, G.E., Schofield, W.B., Stein, J.R. & Taylor, M.C. 1987. *El Reino vegetal*. Omega. Barcelona.
- Schaal, B.A. & Olsen, K. M. 2000. Gene genealogies and population variation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 7024-7029.
- Schaal, B.A. & Olsen, K.M. 2001. Gene genealogies and population variation in plants. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 235-251.
- Scheckler, S.E. 1986. Geology, floristics and paleoecology of Late Devonian coal swamps from Appalachian Laurentia (U.S.A.). *Annals de la Société géologique de Belgique* 109: 209-222.
- Schidlowski, M. 1983. Evolution of photoautotrophy and early atmospheric oxygen levels. *Precambrian Research* 20: 319-335.
- Schidlowski, M. 1988. A 3800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks. *Nature* 333: 313-318.
- Schlegel, M. 1994. Molecular phylogeny of eukaryotes. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 330-335.
- Schneider, H., Pryer, K.M., Smith, A.R. & Wolf, P.G. 2002. Evolution of vascular plant body plans: a phylogenetic perspective. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 330-364.
- Schopf, J.M. 1992. The oldest fossils and what they mean. En: Schopf, J.M., (ed.), *Major events in the history of life*. Jones and Bartlett, Boston, pp. 29-63.
- Schopf, J.M. 1993. Microfossils of the early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260: 640-650.
- Schopf, J.W. 1994. Disparate rates, differing fates: tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6735-6742.
- Schopf, J.W. & Packer, B.M. 1987. Early Archean (3.3-billion to 3.5-billion-year-old) microfossils from Warrawoona Group, Australia. *Science* 237: 70-73.
- Schrödinger, E. 1997. *¿Qué es la vida?*. Metatemas, Barcelona. 1997, 4ª edición.
- Schuster, R.M. 1966. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America. Vol. I*. Columbia University Press, New York.
- Scott, A.C. 1987. *Coal and coal-bearing strata: recent advances*. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Scott, A.C. & Chaloner, W.G. 1983. The earliest fossil conifer from the Westphalian B of Yorkshire. *Proceedings of Royal Society London B* 220: 163-182.
- Scott L. 1999. Vegetation history and climate in the Savanna biome South Africa since 190,000 ka: a comparison of pollen data from the Tswaing Crater (the Pretoria Saltpan) and Wonderkrater. *Quaternary International* 57: 215-223.
- Scott, L. & Cooremans, B. 1992. Pollen in recent *Procavia* (hyrax), *Petromus* (dassie rat) and bird dung in South Africa. *Journal of Biogeography* 19: 205-215.
- Seifert, K.A. & Gams, W. 2001. The taxonomy of anamorphic fungi. En: McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. & Lemke, P.A. (eds), *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*, Springer Verlag, Berlin, pp. 307-347.
- Sepkoski, J.J. 1986. An overview of Phanerozoic mass extinctions. En: Jablonski, D. & Raup, D.M., (eds.), *Pattern and process in the history of life*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 277-295.
- Shackleton, N.J. & Opdyke N.D. 1976. Oxygen-isotope and paleomagnetic stratigraphy of Pacific Core V28-239 Late Pliocene to Latest Pleistocene. *Geological Society of America Memoir* 145: 449-464.
- Shaw, J. & Goffinet, B. (eds.) 2000. *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, New York.
- Shen-Miller, J., Mudgett, M.B., Schopf, J.W., Clarke, S. & Berger, R. 1995. Exceptional seed longevity and robust growth: ancient Sacred Lotus from China. *American Journal of Botany* 82: 1367-1380.
- Sheridan, R.E. 1987. Pulsation tectonics as the control of long-term stratigraphic cycles. *Paleoceanography* 2: 97-118.
- Sheridan, R.E. 1997. Pulsation tectonics as a control on the dispersal and assembly of supercontinents. *Journal of Geodynamics* 23: 173-196.
- Sherwood-Pike, M.A. 1991. Fossils as keys to evolution of fungi. *Biosystems* 25: 121-129.
- Sherwood-Pike, M.A. & Gray, J. 1985. Silurian fungal remains: probable records of the Class Ascomycetes. *Lethaia* 18: 1-20.
- Shou-Gang, H. & Gensel, P. G. 2001. The Posongchong floral assemblages of southeastern Yunnan, China. Diversity and disparity in early Devonian plant assemblages. En: Gensel, P.G. & Edwards, D. (eds.), *Plants invade the land. Evolutionary and environmental consequences*. Columbia University Press, New York, pp. 103-119.
- Sidow, A. & Thomas, W. 1994. A molecular evolutionary framework for eukaryotic model organisms. *Current Biology* 4: 596-603.
- Silva, P.C. 1982. Classification of algae. En Lewin, R.A. (ed.), *Physiology and biochemistry of algae*, pp. 827-837. Academic Press, London.
- Silvertown, J., Franco, M. & Harper, J.L. 1997. *Plant life histories. Ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Biological Series. New York: Columbia University Press.
- Simpson, G.G. 1951. The species concept. *Evolution* 5: 285-298.
- Simpson, G.G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia University Press, New York.
- Singh, H. 1978. *Embryology of gymnosperms*. Gebrüder Bornträger, Berlin.
- Singh, A. 1988. History of arid land vegetation and climate: a global perspective. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 63: 156-198.

- Singh, R.S. & Krimbas, C.B. 2000. *Evolutionary genetics: from molecules to morphology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Skog, J.E. & Banks, H.P. 1973. *Ibyka amphikoma*, gen. et sp. n., a new protoarticulate precursor from the late Middle Devonian of New York state. *American Journal of Botany* 60: 366-380.
- Sleep, N.H. & Zahnle, K. 1998. Refugia from asteroid impacts on early Mars and the early Earth. *Journal of Geophysical Research* 103: 2829-2844.
- Sloan, L.C. & Barron, E.J. 1992. Paleogene climatic evolution: a climate model investigation of the influence of continental elevation and sea-surface temperature upon continental climate. En: Prothero, D.R. & Berggren, W.A., (eds.), *Eocene-Oligocene climate and biotic evolution*. Princeton University Press, New York, pp. 202-217.
- Smartt, J. & Simmonds, N.W. 1995. *Evolution of crop plants*. Longman Scientific & Technical. Essex.
- Smit, J. 1990. Meteorite impact, extinctions and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Geologie en Mijnbouw* 69: 187-204.
- Smith, A.B. & Littlewood, D.T.J. 1994. Paleontological data and molecular phylogenetic analysis. *Paleobiology* 20: 259-273.
- Smocovitis, V.B. 1992. Disciplining botany: a taxonomic problem. *Taxon* 41: 459-470.
- Sneath, P.H.A. 1957. The application of computers to taxonomy. *Journal of Genetics and Microbiology* 17: 201-226.
- Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. 1973. *Numerical taxonomy: The principles and practices of numerical classification*. Freeman, San Francisco.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. 3 ed. W. H. Freeman and Company. New York.
- Soltis, P., Soltis, D. & Smiley, C.J. 1992. An rbcL sequence from a Miocene *Taxodium* (Bald Cypress). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89: 449-451.
- Soltis, P.S. & Soltis, D.E. 2001. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. En: Ayala, F.J., Fitch, W.M. & Clegg, M.T. (eds.), *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins*. National Academic Press, Washington, pp. 310-329.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E. & Chase, M.W. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402: 402-404.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., Albert, V.A., Oppenheimer, D., dePamphilis, C.W., Frohlich, M.W. & Theiben, G. 2002. Missing links: the genetic architecture of the flower and floral diversification. *Trends in Plant Science* 238: 25-39.
- Soltis, D.S., Soltis, P., & Zanis, M.J. 2002. The evolution of gymnosperms redrawn by phytochrome genes: the Gnetatae appear at the base of the gymnosperms. *Journal of Molecular Evolution* 54: 715-724.
- Soulié-Marsche, I. 1991. Charophytes as lacustrine biomarkers during the Quaternary in North Africa. *Journal of African Earth Sciences* 12: 341-351.
- Specht, R.L. & Specht, A. 1999. *Australian plant communities. Dynamics of structure, growth and biodiversity*. Oxford University Press, Oxford.
- Gugerli, F., Sperisen, C., Buchler, U., Brunner, I., Brodbeck, S., Palmer, J.D. & Qiu, Y.L. 2001. The evolutionary split of Pinaceae from other conifers: evidence from an intron loss and a multigene phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 167-175.
- Spicer, R.A. 1989. Plants at the K/T boundary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 325: 291-305.
- Spicer, R.A. & Parrish, J.M. 1990. Late Cretaceous-Early Tertiary palaeoclimates of northern high latitudes: a quantitative view. *Journal of the Geological Society, London* 147: 329-341.
- Sporne, K. R. 1959. On the phylogenetic classification of plants. *American Journal of Botany* 46: 385-394.
- Sporne, K.R. 1974. *The morphology of gymnosperms. The structure and evolution of primitive seed plants*. Hutchinson University Library, London.
- Stace, C. A. 1989. *Plant taxonomy and biosystematics*. Allen Press, London.
- Standish, R.K. 2002. On complexity and emergence. *Complexity International* 9: 28-45.
- Stanley, S.M. 1988. Paleozoic mass extinctions: shared patterns suggest global cooling as a common cause. *American Journal of Science* 288: 334-352.
- Stanley, S.M. 1989. *Earth and Life through time*. W.H. Freeman, New York.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York.
- Stebbins, G.L. 1959. The role of hybridization in evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 103: 231-251.
- Stebbins, G.L. 1971. *Chromosomal evolution in Higher Plants*. Edward Arnold, London.
- Stebbins, G.L. 1974. *Flowering Plants: evolution above the species level*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Steel, M. 2002. Some statistical aspects of the maximum parsimony method. En: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 125-139.
- Stefanovic, S., Jager, M., Deutsch, J., Broutin, J. & Masselot, M. 1998. Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences. *American Journal of Botany* 85: 688-697.
- Stein, W.W., Wight, D.C. & Beck, C.G. 1984. Possible alternatives for the origin of Sphenopsida. *Systematic Botany* 9: 102-118.
- Stevens G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140: 893-911.
- Stevens, P.F. 2000. Botanical systematics 1950-2000: change, progress, or both?. *Taxon* 49: 635-659.
- Stevenson, D.W. & Loconte, H. 1995. Cladistic analysis of monocot families. En: Rudall, P.J., Cribb, P.J., Cutler, D.F. & Humphries, C.J., (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 543-578.
- Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Stidd, B.M. 1980. The neotenus origin of the pollen organ of the gymnosperm *Cycadeoidea* and its implications for the origin of the higher taxa. *Paleobiology* 6: 161-167.
- Stidd, B.M. & Cosentino, K. 1975. *Albugo*-like oogonia from the American Carboniferous. *Science* 190: 1092-1093.
- Stiller, J.W. & Hall, B.D. 1997. The origin of red algae: implications for plastid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 4520-4525.
- Stokes, S. 1999. Luminescence dating applications in geomorphological research. *Geomorphology* 29: 153-171.
- Stokes, S. 2000. Luminescence dating methods. En: Thomas, D.S.G. & Goudie, A., (eds.), *Dictionary of physical geography*. Blackwell Scientific, Oxford, 3^a ed.
- Stone, A.C. & Stoneking, M. 1999. Analysis of ancient DNA from a prehistoric Amerindian cemetery. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 354: 153-159.
- Strasburger, E., Knoll, F., Schenck, H. & Schimper, A.F.W. 1994. *Tratado de Botánica*. Omega, Barcelona.
- Strother, P. 2000. Cryptospores: the origin and early evolution of the terrestrial flora. *The Paleontological Society Papers* 6: 3-20.
- Stuessy, T.F. 1990. *Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press, New York.
- Suc, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429-432.
- Suc, J.P., Violanti, D., Londeix, L., Poumot, C., Robert, C., Clauzon, G., Gautier, F., Turon, J.L., Ferrier, J., Chikhi, H. & Cambon, G. 1995. Evolution of the Messinian Mediterranean environments: the Tripoli Formation at Capodarso (Sicily, Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology* 87: 51-79.
- Sugiyama, J., Nagahama, T. & Nishida, H. 1996. Fungal diversity and phylogeny with emphasis on 18S ribosomal DNA sequence divergence. En: Cowell, R. Simidu, U. & Ohwada, K. (eds.), *Microbial diversity in time and space*. Plenum, New York, pp. 150-160.
- Summons, R.E., Jahnke, L.L., Hope, J.M. & Logan, G.A. 1999. 2-methylhopanoids as biomarkers for cyanobacteria oxygenic photosynthesis. *Nature* 49: 554-557.
- Sun, G., Dilcher, D.L., Zheng, S. & Zhou, Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science* 282: 1692-1695.
- Surlyk, F. 1990. Cretaceous-Tertiary (marine). En: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R., (eds.), *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Science, Oxford, pp. 198-203.
- Swann, E.C. & Taylor, J.W. 1993. Higher taxa of basidiomycetes: an 18S rRNA gene perspective. *Mycologia* 85: 923-936.
- Swann, E.C. & Taylor, J.W. 1995. Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics: evidence from the 18S rRNA gene. *Canadian Journal of Botany* 73: 862-868.
- Swisher, C.C.I., Wang, Y.Q., Wang, X.L. & Wang, Y. 1999. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature* 400: 58-61.
- Swezey, C. 2001. Eolian sediment responses to late Quaternary climate changes: temporal and spatial patterns in the Sahara. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167: 119-155.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. & Cosson, J.F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- Tajika, E. 1999. Carbon cycle and climate change during the Cretaceous inferred from a biogeochemical carbon cycle model. *The Island Arc* 8: 293-303.
- Takhtajan, A. 1969. *Flowering plants. Origin and dispersal*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Takhtajan, A.L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *The Botanical Review* 46: 225-359.
- Takhtajan, A.L. 1986. *Floristic regions of the world*. University of California Press, Berkeley.
- Takhtajan, A.L. 1987. *Systema Magnoliophytorum*. Nauka, Leningrad.
- Takhtajan, A.L. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A.L. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Talavera, S. 1997. Taxonomía vegetal. En: Izco, J. (ed.). *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 1-22.
- Tallis, J.H. 1991. *Plant community history: long-term changes in plant distribution and diversity*. Chapman and Hall, London.
- Tanai, T. 1972. Tertiary history of vegetation in Japan. En: Graham, A., (ed.), *Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 235-255.
- Taylor, D.W. & Hickey, L.J. 1990. An Aptian plant with attached leaves and flowers - Implications for angiosperm origin. *Science* 247: 702-704.
- Taylor, D.W. & Hickey, L.J. 1992. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 180: 137-156.
- Taylor, D.W. & Hickey, L.J. 1996. Evidence for and implications of an herbaceous origin for angiosperms. En: Taylor, D.W. & Hickey, L.J., (eds.), *Flowering plant origin, evolution and phylogeny*. Chapman and Hall, New York, pp. 232-266.
- Taylor, E.L. 1996. Enigmatic gymnosperms? Structurally preserved Permian and Triassic seed ferns from Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 303-318.
- Taylor, J.W. 1995. Making the Deuteromycota redundant: a practical integration of mitosporic and meiosporic fungi. *Canadian Journal of Botany* 73 (supl.): 754-759.
- Taylor, J.W., Bowman, B., Berbee, M.L. & White, T.J. 1993. Fungal model organisms: phylogenetics of *Saccharomyces*, *Aspergillus*, and *Neurospora*. *Systematic Biology* 42: 440-457.
- Taylor, T.N. 1988. The origin of land plants: some answers, more questions. *Taxon* 37: 805-833.
- Taylor, T.N. 1992. Fungi from the lower Devonian Rhynie chert: Chytridiomycetes. *American Journal of Botany* 79: 1233-1241.
- Taylor, T.N. & Osborn, J. M. 1996. The importance of fungi in shaping the paleoecosystem. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 249-262.
- Taylor, T.N., Hass, H., Remy, W. & Kerp, H. 1995. The oldest fossil lichen. *Nature* 378: 244-245.

- Taylor, T.N., Remy, W. & Hass, H. 1994. *Allomyces* in the Devonian. *Nature* 367: 601.
- Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1997. The distribution and interactions of some Paleozoic fungi. *Review of Palaeobotany and Palynology* 95: 83-94.
- Tippo, O. 1942. A modern classification of the plant kingdom. *Chronica Botanica* 7: 203-206.
- Teeri, T.H., Albert, V.A., Elomaa, P., Hämäläinen, J., Kotilainen, M., Pöllänen, E. & Uimari, A. 2002. Involvement of non-ABC MADS-box genes in determining stamen and carpel identity in *Gerbera hybrida* (Asteraceae). En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 220-232.
- Tegelhaar, E.W., Hollman, G., Van de Vegt, P., De Leeuw, J.W. & Hollowat, P.J. 1995. Chemical characterisation of the periderm tissue of some angiosperm species: recognition of an insoluble, non-hydrolyzable, aliphatic biomacromolecule (suberan). *Organic Geochemistry* 23: 239-250.
- Theißen, G., Becker, A., Münster, T., Kirchner & Saedler, H. 2002. How the land plants learned their floral ABCs: the role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 173-205.
- Theophrastus. 1916. (facsimil). *De causis plantarum*. Heinemann, Philadelphia.
- Thomas, B.A. 1986. The biochemical analysis of fossil plants and its use in taxonomy and systematics. En: Spicer, R.A. & Thomas, B.A. (eds.), *Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany*. Clarendon Press, Oxford.
- Thomas, B.A. & Spicer, R.A. 1987. *The evolution and palaeobiology of land plants*. Croom Helm, London.
- Thomas, H.H. 1955. Mesozoic pteridosperms. *Phytomorphology* 5: 177-184.
- Thomasson, J.R. 1987. Fossil grasses: 1820-1986 and beyond. En: Soderstrom, T.R., Hillu, K.W., Campbell, C.S. & Barkworth, M.E., (eds.), *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Thorne, R.F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 6: 57-66.
- Thorne, R.F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. *Evolutionary Biology* 9: 35-106.
- Thorne, R.F. 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 13: 365-390.
- Thorness, P.E. & Fox, T.D. 1990. Escape of DNA from mitochondria to the nucleus in *Saccharomyces cerevisiae*. *Nature* 346: 376-379.
- Tiffney, B.H. & Niklas K.J. 1990. Continental area, dispersion, latitudinal distribution, and topographic variety: a test of correlation with terrestrial plant diversity. En: Ross R.M. & Allmon W.D., (eds.), *Causes of evolution: a paleontological perspective*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 76-102.
- Tiffney, B.H. & Niklas, K.J. 1985. Clonal growth in land plants: A paleobotanical perspective. En: Jackson, J.B.C., Buss, L.W. & Cook, R.E., (eds.), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, New Haven, pp. 35-66.
- Tobe, H., Jaffre, T. & Raven, P.H. 2000. Embryology of *Amborella* (Amborellaceae): descriptions and polarity of character states. *Journal of Plant Research* 113: 271-280.
- Tralau, H. 1968. Evolutionary trends in the genus *Ginkgo*. *Lethaia* 1: 63-101.
- Traverse, A. 1982. Response of world vegetation to Neogene tectonic and climatic events. *Alcheringa* 6: 197-209.
- Traverse, A. 1988a. *Paleopalynology*. Unwin Hyman Ltd, Boston.
- Traverse, A. 1988b. Plant evolution dances to a different beat. *Historical Biology* 1: 277-301.
- Traverse, A. 1992. Manifestations of sporopollenin, chitin and other "non-degradable plastics" in the geologic record, as evidence for major biologic events. *Geophytology* 22: 65-71.
- Treiman, A. 1998. The history of Allan Hills 84001 revised: multiple shock events. *Meteoritic and Planetary Sciences* 33: 753-764.
- Trifonov, E.N. 1999. Glycine clock: Eubacteria first, Archaea next, Protoctista, Fungi, Planta and Animalia at last. *Gene Therapy and Molecular Biology* 4: 313-323.
- Trifonov, E.N. & Bettecken, T. 1997. Sequence fossils, triplet expansion, and reconstruction of earliest codons. *Gene* 205: 1-6.
- Troughton, J.H., Card, K.A. & Hendy, C.H. 1974. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. *Carnegie Institute of Washington Year Book* 73: 768-780.
- Truswell, E.M. 1990. Cretaceous and Tertiary vegetation of Antarctica: a palynological perspective. En: Taylor, T.N. & Taylor, E.L., (eds.), *Antarctic paleobiology*. Springer-Verlag, pp. 71-88.
- Tryon, A.F. & Tryon, F. 1982. *Ferns and fern allies with special reference to tropical America*. Springer-Verlag, Berlin.
- Tzedakis, P.C., Andrieu, V., de Beaulieu, J.-L., Crowhurst, S., Follieri, M., Hooghiemstra, H., Magri, D., Reille, M., Sadori, L., Shackleton, N.J. & Wijmstra, T.A. 1997. Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500,000 years. *Earth and Planetary Science Letters* 150: 171-176.
- Unger-Hamilton, R. 1989. The Epi-Palaeolithic southern Levant and the origins of cultivation. *Current Anthropology* 30: 88-103.
- Uno, G., Storey, R. & Moore, R. 2001. *Principles of botany*. McGraw Hill, Boston.
- Upchurch Jr, G.R., Otto-Bliesner, B.L. & Scotese, C.R. 1999. Terrestrial vegetation and its effect on climate during the latest Cretaceous in Barrera. En: Barrera, E. & Johnson, C.C., (eds.), *Evolution of the Cretaceous ocean-climate system*. Geological Society of America, Boulder, pp. 406-426.
- Upchurch Jr, G.R. & Wolfe, J.A. 1987. Mid-Cretaceous to early Tertiary vegetation and climate: Evidence from fossil leaves and woods. En: Friis, E.M., Chaloner, W.G. & Crane, P.R., (eds.), *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 75-105.

- Urbach, E., Robertson, D.L. & Chisholm, S.W. 1992. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes within the cyanobacterial radiation. *Nature* 355: 267-269.
- Uzquiano, P. 1992. The Late Glacial / Postglacial transition in the Cantabrian Cordillera (Asturias and Cantabria, Spain) based on charcoal analysis. *Palaios* 7: 540-547.
- Vakhrameev, V.A. 1991. *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valdés, B. 1984. Karyosystematics and the differentiation of Iberian angiospermous groups. *Webbia* 38: 491-511.
- Valdés, B. 1997. Caracteres taxonómicos. Citología y citogenética. En: Izco, J. (ed.). *Botánica*. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, pp. 133-154.
- Valentine, J.W. 2000. Two genomic paths to the evolution of complexity in body plans. *Paleobiology* 26: 513-519.
- Valentine, J.W. & Moores, E.M. 1970. Plate-tectonics, faunal diversity and sea level: a model. *Nature* 228: 657-659.
- Valentine, J.W., Tiffney, B.H. & Sepkoski, J.J. Jr. 1991. Evolutionary dynamics of plants and animals: a comparative approach. *Palaios* 6: 81-88.
- Van Bergen, P.V., Collinson, M.E., Briggs, D.E.G., De Leeuw, J.W., Scott, A.C., Evershed, R.P. & Finch, P. 1995. Resistant biomacromolecules in the fossil record. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 319-342.
- Van Bergen, P.V., Collinson, M.E., Hatcher, P.G. & De Leeuw, J.W. 1993. Lithological control on the state of preservation of fossil seed coats of water plants. *Advances in Organic Geochemistry* 22: 683-702.
- Van Bergen, P.V., Hatcher, P.G., Boon, J.J., Collinson, M.E. & De Leeuw, J.W. 1997. Macromolecular composition of the propagule wall of *Nelumbo nucifera*. *Phytochemistry* 45: 601-610.
- Van den Hoek, Ch., Mann, D.G. & Jahns, H.M. 1995 (1999). *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge, University Press, Cambridge.
- Van der Hammen, T. 1983. Paleoeecology of tropical South America. En: Prance, G.T., (ed.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, pp. 60-66.
- Van Geel, B. 1978. A palaeoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and The Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals. *Review of Palaeobotany and Palynology* 25: 1-120.
- Van Geel, B., Coope, G.R. & Van der Hammen, T. 1989. Palaeoecology and stratigraphy of the Lateglacial type section at Usselo (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology* 60: 25-129.
- Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.
- Vaughn, J.C., Ligrone, R., Owen, H.A., Hasegawa, J. Campbell, E.O., Renzaglia, K.S. & Monge-Nájera, J. 1992. The anthocerochloroplast: a review. *New Phytologist* 120: 169-190.
- Vaughn, J.C., Mason, M.T., Sper-Whitis, G.L., Kuhlman, P. & Palmer, J.D. 1995. Fungal origin by horizontal transfer of a plant mitochondrial group I intron in the chimeric coxI gene of *Peperomia*. *Journal of Molecular Evolution* 41: 563-572.
- Vidal, G. & Moczydlowska-Vidal, M. 1997. Biodiversity, speciation, and extinction trends of Proterozoic and Cambrian phytoplankton. *Paleobiology* 23: 230-246.
- Visscher, H., Brinkhuis, H., Dilcher, D., Elsik, D., Eshet, W.C., Looy, C.V., Rampino, M.R. & Traverse, A. 1996. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 2155-2158.
- Vitt, D.H. 1984. Classification of the *Bryopsida*. En: Schuster, R.M. (ed.), *New manual of bryology*. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 696-759.
- Vossbrink, C.R., Maddox, J.R., Friedman, S., Debrunner-Vossbrink, B.A. & Woese, C.R. 1987. Ribosomal RNA sequence suggests microsporidia are extremely ancient eukaryotes. *Nature* 326: 411-414.
- Vrba, E.S. 1985. Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *South African Journal of Science* 81: 229-236.
- Vrba, E.S. 1993. Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics. *American Journal of Science* 293: 418-452.
- Vrba, E.S. 1995. On the connections between paleoclimate and evolution. En: Vrba, E.S., Denton, G.H. & Partridge, T.C., (eds.), *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*. Yale University Press, pp. 24-45.
- Vrba, E.S. & Eldredge, N. 1984. Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology* 10: 146-171.
- Wächtershäuser, G. 1990. Evolution of the first metabolic cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 87: 200-204.
- Wächtershäuser, G. 1997. The origin of life and its methodological challenge. *Journal of Theoretical Biology* 187: 483-494.
- Wagensberg, J. 1998. *Ideas para la imaginación impura. 53 reflexiones en su propia sustancia*. Metatemas, Barcelona.
- Wainright, P.O., Hunkle, G., Sogin, M.L. & Stickel, S.K. 1993. Monophyletic origins of the Metazoa, an evolutionary link with Fungi. *Science* 260: 340-342.
- Walbot, V. 2002. Impact of transposons on plant genomes. En: Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 15-31.
- Walker, J.W. (ed.). 1975. The bases of angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 515-834.
- Walsh, M.M. 1992. Microfossils from early Archean Onverwacht Group, Barberton Mountain land, South Africa. *Precambrian Research* 54, 271-293.
- Walter, M.R. 1994. Stromatolites: the main geological source of information on the evolution of the early benthos. En: Bengtson, S., (ed.), *Early life on Earth*. Columbia University Press, New York, pp. 278-286.
- Warren, L. & Koprowski, H. 1991. *New perspectives on evolution*. John Wiley & Sons, Massachusetts.
- Webb, S.D., Hulbert, R.C. & Lambert, W.D. 1995. Climatic Implications of Large-Herbivore Distributions in the Miocene of North America. En: Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C. & Burckle, L.H., (eds.), *Paleoclimate and evolution*. Yale University Press, New Haven, pp. 91-108.

- Webb, T., III. 1987. The appearance and disappearance of major vegetational assemblages: long-term vegetational dynamics in eastern North America. *Vegetatio* 69: 177-187.
- Webster, J. 1980. *Introduction to fungi*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weigel, D. & Meyerowitz, E.M. 1994. The ABCs of floral homeotic genes. *Cell* 78: 203-209.
- Weishampel, D.B. & Norman, D.B. 1989. Vertebrate herbivory in the Mesozoic; jaws, plants and evolutionary metrics. *Special Papers of the Geological Society of America* 238: 87-100.
- Weismann, A. 1882. *Studies in the theory of descent*. Sampson, Londres.
- Wells, K.W. 1994. Jelly fungi then and now. *Mycologia* 86: 18-48.
- Wesson, R. 1993. *Beyond natural selection*. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wheeler, E.A. & Baas, P. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19: 487-498.
- Wheeler, Q.D. & Meier, R. 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.
- White, M.E. 1990. *The flowering of Gondwana*. Princeton University Press, Princeton.
- Whiton, B.A. & Potts, M. (eds.). 2000. *The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space*. Kluwer, Dordrecht.
- Whittaker, R.H. 1959. On the broad classification of organisms. *Quarterly Review of Biology* 34: 210-226.
- Whittaker, R.H. & Margulis, L. 1978. Protist classification and the kingdoms of organisms. *Biosystems* 10: 3-18.
- Wieland, G.R. 1906-1915. *American fossil cycads*. Carnegie Institute, Washington.
- Wignall, P.B. & Hallam, A. 1992. Anoxia as a cause of the Permian/Triassic extinction: Facies evidence from northern Italy and the western United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 93: 21-46.
- Wignall, P.B. & Twitchett, R.J. 1996. Oceanic anoxia and the end Permian mass extinction. *Science* 272: 1155-1158.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley, New York.
- Wilkinson, D.M. 1998. The evolutionary ecology of mycorrhizal networks. *Oikos* 82: 407-410.
- Williams, G.C. 1992. *Natural selection: domains, levels and challenges*. Oxford University Press, Oxford.
- Williams, J.H. & Friedman, W.E. 2002. Identification of diploid endosperm in an early angiosperm lineage. *Nature* 415: 522-526.
- Williams, M.A.J., Dunkerley, D., De Deker, P., Kershaw, P. & Chapell, J. 1998. *Quaternary Environments*. Arnold, London.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Populations and Community Biological Series, Chapman & Hall, London.
- Willis, K.J. 1996. Where did all the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. *Endeavour* 20: 110-114.
- Willis, K.J. & Bennett, K.D. 1995. Mass extinction, punctuated equilibrium and the fossil plant record. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 308-309.
- Willis, K.J., Kleczkowski, A., Briggs K.M. & Gilligan C.A. 1999b. The role of sub-Milankovitch climatic forcing in the initiation of the northern hemisphere glaciation. *Science* 285: 568-571.
- Willis, K.J., Kleczkowski, A. & Crowhurst, S.J. 1999a. 124,000-year periodicity in terrestrial vegetation change during the late Pliocene epoch. *Nature* 397: 685-688.
- Willis, K.J. & McElwain, J.C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Willis, K.J. & Whittaker, R. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- Wilmotte, A. 1994. Molecular evolution and taxonomy of the cyanobacteria. En: Bryant, D.A. (ed.), *The molecular biology of cyanobacteria*, Kluwer, Amsterdam, pp. 1-25.
- Wills, C. & Bada, J. 2000. *The spark of life: Darwin and the primeval soup*. Perseus, Cambridge.
- Wills, P.R. 2000. Evolution of the molecular biological interpreter. *Complexity International* 8: 85-89.
- Wilmotte, A. 1994. Molecular evolution and taxonomy of cyanobacteria. En: Bryant, D.A. (ed.), *The molecular biology of Cyanobacteria*, Academic Publisher, Amsterdam, pp. 1-25.
- Wilson, E.O. 1994. *The diversity of life*. Penguin Books, London.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge (trad. en Omega, Barcelona, 1980).
- Wilson, E.O. 1999. *Consilience. La unidad del conocimiento*. Galaxia Gutenberg, Barcelona.
- Wilson, C. & Szostak, J.W. 1995. *In vitro* evolution of a self-alkylating ribozyme. *Nature* 374: 777-782.
- Wing, S.L. 1998. Tertiary vegetation of North America as a context for mammalian evolution. En: Janis, C.M., Scott, K.M. & Jacobs, L.L., (eds.), *Evolution of Tertiary mammals of North America*. Cambridge University Press, pp. 37-66.
- Wing, S.L. & Boucher, L.D. 1998. Ecological aspects of the Cretaceous flowering plant radiation. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26: 379-421.
- Wing, S.L., Hickey, L.J. & Swisher, C.C. 1993. Implications of an exceptional fossil flora for Late Cretaceous vegetation. *Nature* 363: 342-344.
- Wing, S.L., Sues, H.D., Tiffney, B.H., Stucky, R.K., Weishampel, D.B., Spicer, R.A., Jablonski, D., Badgley, C.E., Wilson, M.V.H. & Kovach, W.L. 1992. Mesozoic and Early Cenozoic terrestrial ecosystems. En: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D. & Wing, S.L., (eds.), *Terrestrial ecosystems through time*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 327-416.
- Wing, S.L. & Tiffney, B.H. 1987. The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory. *Review of Palaeobotany and Palynology* 50: 179-210.
- Winter, A. & Siesser, W.G. (eds.). 1994. *Coccolithophores*. Cambridge University Press, New York.
- Winter, K.U., Becker, A., Munster, J.T., Kim T., Saedler, H. & Thiessen, G. 1999. The MADS-box genes reveal that gymnosperms are more closely related to conifers than to flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 7342-7347.

- Wnuk, C. 1996. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 6-40.
- Woese, C.R. 1994. There must be a prokaryote somewhere. *Microbiological Reviews* 58: 1-9.
- Woese, C.R. 2000. Interpreting the universal phylogenetic tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 8392-8396.
- Woese, C.R. & Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 74: 5088-5090.
- Woese, C.R., Kandler, O. & Wheelis, M.L. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 87: 4576-4579.
- Wolf, J.B., Brodie, E.D. III & Wade, M.J. (eds.). 2000. *Epistasis and the evolutionary process*. Oxford University Press, Oxford.
- Wolf, P.G. 1997. Evaluation of *atpB* nucleotide sequences for phylogenetic studies of ferns and other pteridophytes. *American Journal of Botany* 84: 1429-1440.
- Wolf, P.G., Schneider, H. & Ranker, T.A. 2001. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? *Journal of Biogeography* 28: 263-270.
- Wolfe, J.A. 1985. Distribution of major vegetation types during the Tertiary. En: Sundquist, E.T. & Broecker, W.S., (eds.), *The carbon cycle and atmospheric CO₂*. American Geophysical Union, Washington, pp. 357-375.
- Wolfe, J.A. 1987. An overview of the origins of modern vegetation and flora of the northern Rocky Mountains. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 785-803.
- Wolfe, J.A. 1991. Palaeobotanical evidence for a June 'impact winter' at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature* 352: 420-423.
- Wolfe, J.A. 1992. Climatic, floristic and vegetational changes near the Eocene/Oligocene boundary in North America. En: Prothero, D.R. & Berggren, W.A., (eds.), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, pp. 421-436.
- Wolfe, J.A. & Upchurch Jr, G.R. 1986. Vegetation, climate and floral changes at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature* 324: 148-152.
- Wolfe, J.A. & Upchurch Jr, G.R. 1987. Leaf assemblages across the Cretaceous-Tertiary boundary in the Raton Basin, New Mexico and Colorado. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 84: 5096-5100.
- Wolpert, L. 1991. *The triumph of the embryo*. Oxford University Press, Oxford.
- Woodward, F.I., Thompson G.B. & McKee I.F. 1991. The effects of elevated concentrations of carbon-dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. *Annals of Botany* 67: 23-38.
- Woolbach, W.S., Lewis, R.S. & Anders, E. 1985. Cretaceous extinctions: evidence for wildfires and search for meteoric material. *Science* 230: 167-170.
- Wrenn, J.H., Suc, J.P. & Leroy, S.A.G. 1999. *The Pliocene: time of change*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah.
- Wright, R. & Cita, M.B. 1979. Geodynamics and biodynamics effects of the Messinian salinity crisis in the Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 29: 215-222.
- Wright, S. 1968-1978. *Evolution and the genetics of populations*. Chicago University Press, Chicago.
- Xiong, J. & Bauer, C.E. 2002. Complex evolution of photosynthesis. *Annual Reviews of Plant Biology* 53: 503-521.
- Yamada, T., Tobe, H., Imaichi, R. & Kato, M. 2001. Developmental morphology of the ovules of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) and *Chloranthus serratus* (Chloranthaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 137: 277-290.
- Yao, X., Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1995. The corystosperm pollen organ *Pteruchus* from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 82: 535-546.
- Yapp, C. & Poths, H. 1992. Ancient atmospheric CO₂ pressures inferred from natural goethites. *Nature* 355: 342-344.
- Yin-Long Q., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D.E., Soltis P.S., Zanis, M., Zimmer, E.A., Chen, Z., Savolainen, V. & Chase M.W. 1999. The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.
- Zander, R.H. 1993. *Genera of the Pottiaceae: mosses of harsh environments*. Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences 32. New York.
- Zanis, M.J., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Mathews, S. & Donoghue, M.J. 2002. The root of angiosperms revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99: 6848-6853.
- Zhuravlev, A.Y. & Riding, R. 2001. *The ecology of the Cambrian radiation*. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York.
- Ziegler, A.M., Raymond, A.L., Gierlowski, T.C., Horrell, M.A., Rowley, D.B. & Lottes, A.L. 1987. Coal, climate and terrestrial productivity: the present and early Cretaceous compared. *Geological Society of America Special Publication* 32: 25-49.
- Zimmermann, W. 1952. Main results of the "telome theory". *Palaeobotanist* 1: 456-470.
- Zimmermann, W. 1959. *Die phylogenie der pflanzen*. Fischer, Stuttgart.
- Zimmermann, W. 1976. *Evolución vegetal*. Omega, Barcelona.
- Zohary, D. & Hopf, M. 1994. *Domestication of plants in the old world*. Oxford Science Publications.
- Zuckerandl, E. & Pauling, L. 1965. Evolutionary divergence and convergence of proteins. In: Bryson, V. & Vogel, H.J., (eds.), *Evolving genes and proteins*. Academic Press, New York, pp. 97-166.