

REVISIÓN

Perspectivas recientes en evolución vegetal

José S. Carrión¹ & Baltasar Cabezudo²

¹ Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Murcia, 30100 Murcia.

² Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, 29080 Málaga.

Resumen

Correspondencia

J. S. Carrión

E-mail: carrion@um.es

Tel. y Fax: 968-364995

En este artículo se revisan críticamente algunos aspectos metodológicos, conceptuales y filéticos de la evolución de cianobacterias, hongos, algas y plantas terrestres. Estos incluyen el registro fósil de DNA y otras moléculas, los retos de la cladística, las iniciativas sobre nuevos códigos filéticos, deficiencias en los modelos tradicionales de coadaptación, los equilibrios puntuados, el papel de las alteraciones heterocrónicas y heterotópicas, el neosaltacionismo, la importancia filogenética de la transferencia horizontal, el proyecto *Tree of Life*, la evidencia fósil de procariotas fotosintéticos y acritarcos, el origen y diversificación inicial de hongos, la endosimbiosis en algas eucarióticas, la terrestreización y el origen de embriófitos, así como las radiaciones de pteridófitos, pteridospermas y espermatófitos actuales. Finalmente, se revisan las hipótesis más recientes sobre la evolución del síndrome angiospérmico desde la perspectiva del desarrollo embrionario.

Palabras clave: Evolución vegetal, Filogenia, Paleobotánica, Hongos, Algas, Plantas terrestres, Espermatófitos, Angiospermas

Abstract

Review: Current perspectives in plant evolution.

This paper is a critical review of several methodological, conceptual and phylogenetic topics in the evolution of cyanobacteria, fungi, algae, and terrestrial plants. Those include the fossil record of DNA and other biomolecules, the challenges with cladistics and the new phyletic codes, the issues of conventional scenarios of coadaptation, punctuated equilibria, the role of heterochronic and heterotopic alterations, parasitism, horizontal gene transfer, the project *Tree of Life*, the fossil evidence of photosynthetic prokaryotes and acritarchs, the terrestrialization and origin of embryophytes, and the radiation of pteridophytes, pteridosperms, and modern groups of seed plants. Finally, several recent hypotheses about the origin of the angiosperm syndrome are revised from an ontogenetic perspective.

Key words: Plant evolution, Phylogeny, Palaeobotany, Fungi, Algae, Land plants, Seed plants, Angiosperms

Introducción

Corren tiempos de excitación intelectual en las ciencias evolutivas. Los datos moleculares, las nuevas

técnicas analíticas y un sinnúmero de experimentos ingeniosos y síntesis teóricas están poniendo en el paredón muchos principios que se consideraban bien asentados sobre las pautas de radiación adaptativa (Gi-

vnish 2001), la historia de la diferenciación geográfica entre especies (Schaal & Olsen 2001), el flujo génico y las escalas espaciales de diferenciación genética entre poblaciones (Cain et al. 2000), los impactos de la hibridación y la poliploidía sobre la especiación, la adaptación, la expresión génica y la evolución cromosómica (Rieserberg et al. 1996), la evolución genética de ciertos aspectos del desarrollo floral (Bowe et al. 2000), etc.

Por ello, sería una desfachatez intentar capturar en un solo artículo todo el pastiche de conceptos, ideas, experimentos y descubrimientos que comprenden de la moderna ciencia evolutiva, aunque nos limitemos al caso de algunos grupos, al contexto neontológico, o a los datos del registro fósil. Este artículo tiene como pretensión una revisión crítica de algunos de los últimos avances y perspectivas en evolución vegetal, entendida ésta como el conjunto de conocimientos e investigaciones relativas a las pautas y procesos de evolución dentro de los organismos tradicionalmente estudiados por la botánica, es decir, las cianobacterias, los hongos, las algas eucariotas y los embriófitos. Por el perfil investigador de los autores, el énfasis se pondrá en los aspectos paleobotánicos y sistemáticos.

Asumimos que, sin la perspectiva de los fósiles, los biólogos ignoraríamos completamente la existencia del 90% de todas las especies que alguna vez vivieron sobre este planeta. Con fósiles, podemos medir el tiempo que se ha requerido para los cambios evolutivos. Sin fósiles, no llegaríamos más allá de algunas especulaciones inconexas.

Cabe además resaltar que, por condicionantes históricos, el estudio de la evolución se ha concentrado casi exclusivamente en el registro animal. La evolución de plantas apenas recibe atención en los manuales sobre evolución más que de pasada o para hacer mención al paisaje en el que los animales se desarrollaban. Sin embargo, el registro fósil de plantas es amplísimo y proporciona una visión idénticamente interesante de los procesos evolutivos.

Resulta triste, por otro lado, que la taxonomía siga ocupando el escalón más bajo en la escala de nivel científico dentro de la consideración social, política, e incluso entre colegas. Para muchos, la taxonomía es una ocupación anticuada, más adecuada a los días del siglo XVIII de Linneo que al mundo moderno de la biología molecular. Pero la importancia de la actividad científica no reside en la metodología empleada sino en el impacto y en el poder reformador de las ideas expresadas y de las teorías que finalmente resultan alteradas.

Aspectos metodológicos

Registro fósil del DNA y otras moléculas

Con el advenimiento de las recientes técnicas de extracción de DNA han proliferado los estudios sobre filogenia molecular, predicciones de diagénesis y modelos de tasas evolutivas, incluyendo la calibración de relojes moleculares (Herrman & Hummel 1994). El DNA fósil, por llamarlo de alguna manera, se ha extraído a partir de especímenes de herbario, semillas y frutos carbonizados, embriones y semillas momificadas, fósiles anóxicos y ámbar. 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), el ritmo de estos trabajos se ha ralentizado.

El primer caso vino del estudio de unas hojas de *Magnolia latahensis* de 17-20 Ma de antigüedad, encontradas en depósitos lacustres expuestos en una localidad del norte de Idaho, USA (Golenberg et al. 1990). Las hojas tenían un excelente estado de preservación; incluso contenían intacta la estructura celular, los cloroplastos y algunos metabolitos secundarios. 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*. Los resultados encajaban con las consideraciones taxonómicas del grupo.

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 otra de la especie viviente *Taxodium distichum*, 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.

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 analiza ¿es realmente coetáneo del sedimento o resulta de la contaminación posterior?. Algunos argumentan 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 por hidrólisis y oxidación (Bada et al. 1999). 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. Además, 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).

El debate parece que continuará, ya que no es posible simular en un laboratorio las condiciones que tienen lugar en un proceso de fosilización a largo plazo. Algunos estudios sobre insectos fósiles en ámbar sugieren que el DNA queda deshidratado y protegido del oxígeno atmosférico y de la exposición a contaminantes bacterianos, dándose que la racemización y despurinación llegan a ser prácticamente inexistentes (Poinar et al. 1996, Bada et al. 1999). Por otro lado, el DNA está siendo utilizado con éxito 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 maíz (*Zea mays*), 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 (Goloubinoff et al. 1993).

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 como las ligninas, cutinas, cutanos, alginas, esporopoleninas y suberina. Estos compuestos aparecen, de hecho, en tejidos fosilizados, como se ha demostrado a través de análisis químicos en pteridospermas, ginkgofitos, licopodiófitos y angiospermas (Tegelaar et al. 1995). Se ha podido evidenciar, también, que estos

biomarcadores tienen una extraordinaria capacidad de preservación (Van Bergen 1999). Estas investigaciones geoquímicas se han utilizado sobre todo para la reconstrucción de condiciones ambientales en paleoecosistemas. Algunos ejemplos notables derivan del uso de ligninas para inferir la proporción de coníferas *versus* angiospermas (O'Donogue et al. 1996). En otros casos, se han identificado especies que no estaban presentes en el contingente macroscópico por la aparición de un tipo especial de lignina, cutano, alcanos o esporopolenina (De Leeuw et al. 1995).

La relación entre los isótopos estables del carbono ($\delta^{13} = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 10^3$, con $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$) contenidos en un tejido vegetal es diferente según se trate de plantas C_3 , C_4 o CAM (Edwards & Walter 1983). 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 C_3 , C_4 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 contenido 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.

Retos de la cladística

Los avances en la metodología cladística han supuesto una auténtica revolución filogenética (Ayala et al. 2001). Sin embargo, el procedimiento no está exento de excesos e incertidumbres:

- El hecho de que no se puedan aceptar grupos parafiléticos, sigue planteando un conflicto irresoluble entre cladograma y clasificación. Mientras el primero debe reflejar las relaciones resultantes, la clasificación debe ser utilitaria.
- 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 –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.

- 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 1996), pero la complejidad de las alteraciones cronológicas del desarrollo incita a la prudencia en el empleo de estos argumentos.
- 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.
- 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).
- 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. ¿Es un árbol la mejor repre-

sentación posible de la evolución en plantas? En principio, no parece que las plantas hayan evolucionado consistentemente a través de 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 (Rieseberg & Burke 2001). La posible migración de caracteres sinapomórficos en una hipótesis filética sugiere precaución en la aplicación indiscriminada del método. Es necesario invertir tiempo en el desarrollo de algoritmos que consideren la posibilidad de filogenia reticulada.

- 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 afirman Margulis & Schwartz (1998), 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 endosimbiótica,... no se podría admitir la existencia de los procariotas (serían parafiléticos).
- 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.
- ¿Cuál es el grado de representatividad de las muestras que se escogen? En la literatura cladística, a menudo, se observa como se coge una planta individual o unos cuantos especímenes para representar un taxon particular, incluso de rango elevado (Shaw & Goffinet 2000). A menudo, también, no hay información sobre el número de especímenes o los criterios de selección (Zander 1993). La segregación de un número pequeño de muestras implica que asumimos que el grupo es monofilético. ¿Cómo se justifica esta asunción?
- El peso relativo que han adquirido en las publicaciones las bases de datos moleculares (sobre todo DNA) parece a veces imprudente. 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 tra-

vés 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.

- 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.
- 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.
- 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 estirpes 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, habría que decir que, por ejemplo, los cladistas tienen poco que decir respecto a las razones por las cuales el cerebro humano ha ido aumentando de tamaño,... ¡porque las transformaciones han tenido lugar en una única línea de un cladograma!

Sobre los «códigos filéticos»

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 sentido, 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. Muy en particular, el *PhyloCode*, el cual 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».

En principio, para un botánico o un zoólogo sistemático, ésto parece 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 llegan a los 3 millones. Lo que pretende el *PhyloCode* es que cada una de ellas sea redefinida y situa-

da en un registro global sobre la base de criterios de filogenia cladística.

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.

Con estas iniciativas, ¿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 y unos beneficios económicos palpables para las empresas que se encarguen de redefinir y registrar. Cabe recordar el viejo principio anglosajón anterior al *PhyloCode*: «si no se rompe, no lo arregles».

Tópicos conceptuales

Deficiencias de los modelos tradicionales de coadaptación

La evidencia fósil actual en favor de la coevolución de angiospermas e insectos es 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 1998). 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). 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). Hay pocas dudas de que algunos polinizadores pueden haber jugado un papel relevante en la evolución de algunos géneros de angiospermas, pero ni el origen de angiospermas ni su máxima diversificación pueden ser explicados por coevolución con insectos (Labandeira 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 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 se encuentra seriamente constreñida por limitaciones ecológicas. En el caso de las especies mediterráneas, por ejemplo, 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 (Herrera 2002).

Especiación y puntuacionismo

Desde una perspectiva fitoevolutiva, está claro que el modelo de los equilibrios puntuados conecta con lo que hoy se conoce como fenómenos de especiación monogénica, es decir que derivan de mutaciones en un solo gen, como los descritos en *Oenothera*, *Nicotiana*, *Chrysanthemum* y algunas orquídeas (McLellan et al. 2002).

Lo que está claro es que «evento abrupto» significa algo distinto para el paleontólogo y para el neontólogo. 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, 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 sólo 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 interme-

días 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 podría 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.

En algunos casos, puede también 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. Pero también es cierto que los rasgos fisiológicos 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.

Puede que el debate entre el modelo de los equilibrios puntuados y gradualismo filético esté ya siendo un poco repetitivo, pues se ha polarizado innecesariamente en la importancia relativa de las fuerzas azarosas contra los determinismos (Eldredge 1995). Como ha señalado 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.

En realidad, la disputa más digna de atención es sobre la intensidad de la selección: ¿es siempre fuer-

te, 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. Aquí habría que situar la importancia de la exadaptación. Hasta ahora el dilema no tiene respuesta y, por esta razón, el sistema de pensamiento de los *Equilibrios Puntuados* sigue siendo considerado un ejercicio intelectual saludable.

Relevancia de las alteraciones en la embriogénesis

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).

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.

En este sentido, es también crucial 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 gimnosperáticos 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 gimnosperáticos. Por esta vía, las angiospermas serían versiones «simplificadas» de gimnospermas. 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. 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 autógamas desde otras alógamas (progénesis, neotenia), 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. (Gallardo et al. 1993, Alberch & Blanco 1996, Li & Johnston 2000).

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 (Schneider et al. 2002). Hay que decir, además, que los cambios de desarrollo explicados por heterocronía pueden ser a menudo interpretados como heterotópicos u homeóticos. Por ejemplo, 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 2002). 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 C_4 dentro del grupo. Por otro lado, parece ser que los procesos heterocronicos han intervenido en la configuración del particular embrión de las gramíneas.

Parasaltación: conectando niveles y controles de 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 un sistema de teorías que combinan la reticulación con los principios saltacionistas de Goldschmidt y la alopatria de Mayr (Bateman & DiMichele 1994, Bateman 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, para después integrar la producción de «proespecies» por vicarianza alopátrica con la saltación dicotómica (mutaciones) y reticulada (alopoliploidía) (Fig. 1). 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 abundan-

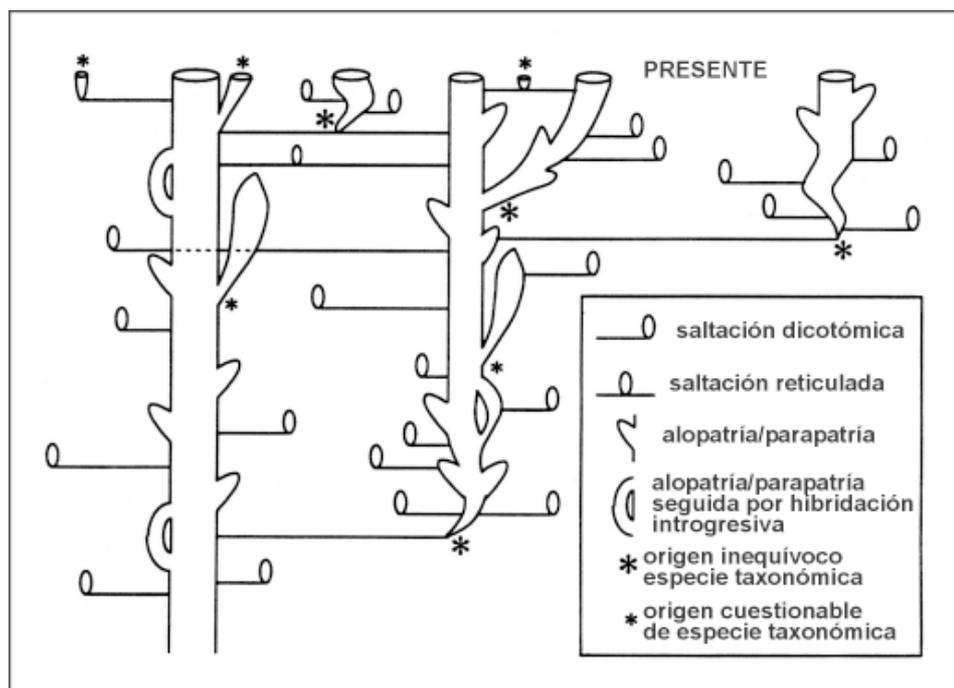


Figura 1. Pauta de evolución fenotípica deducida del registro fósil de plantas vasculares por Bateman & DiMichele (1994, 2002). El modelo combina la producción de “proespecies” por vicarianza alopátrica (neodarwinismo) con la saltación dicotómica (mutaciones) y reticulada (alopoliploidía). La mayor parte 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.

Figure 1. Patterns of phenotypic evolution deduced from the fossil record of plants according to Bateman & DiMichele (1994, 2002).

cia 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 dispartadas», 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: Hibridación, introgresión, e hibridación combinada con poliploidía, endosimbiosis y movilidad génica transespecífica.
2. Procesos intrínsecos al comportamiento del genoma: Homeosis, heterotopía, transferencia de función, neutralismo, mutación adaptativa, transferencia horizontal intraespecífica y desactivación inducida por transposones.
3. Procesos emergentes desde el control genético de la ontogenia: Epigénesis, epistasia y especiación en mosaico, heterocronías, procesos ligados directamente a la expansión ecológica de las novedades genéticas, deriva genética y cuellos de botella, selección de proespecies, selección de especies y selección de clados.

El texto de Bateman & DiMichele (2002) aumenta el énfasis en el origen de las novedades fenotípicas determinadas genéticamente y lo disminuye 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 adaptación que ésta posea en el contexto ambiental donde se inicie su existencia.

Transferencia horizontal

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. Los elementos móviles o transponibles constituyen una fracción muy grande – a veces la mayoría – del DNA de algunas especies de plantas (Gaut et al. 2001). 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, 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 (Rudall & Buzgo 2002).

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). 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 (2000) no encuentra 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, gramíneas, *Brassica* y *Arabidopsis*, se observa que el orden génico es sorprendentemente conservativo (Fedoroff 2001).

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 ocurrido por la vía del crecimiento genómico (Palmer & Delwiche 1998, Palmer et al. 2000). 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).

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. A primera vista, esta movilidad transespecífica en plantas parece un fenómeno altamente infrecuente (Niklas 1997). Las evidencias son casi siempre circunstanciales y se establecen por medio de tests de incongruencia filogenética entre cladogramas de especies y cladogramas de genes (Fedoroff 2001). Un caso es el de 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 entre los intrones del Grupo I. El descubrimiento sorpresa lo dio el género *Peperomia*, al observarse que poseía un intrón de este grupo 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 (Cho et al. 1998). Cuando se comparan la filogenia del intrón con la filogenia orgánica, se ve que ambas son altamente incongruentes: el intrón habría sido adquirido de forma independiente y transespecífica muchas veces.

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 micorrízicos. Últimamente se piensa que los virus y, especialmente algunos retrovirus podrían jugar un papel importante como vectores de transferencia horizontal en la naturaleza. Está claro que el fenómeno es común entre procariotas, pero no se conocen los mecanismos por los cuales tendría lugar en plantas.

Orígenes y filogenias

Antigüedad de la vida y evidencia fósil de procariotas fotosintéticos

Algunas de las rocas sedimentarias más antiguas de la Tierra se encuentran en lo que se conoce como Grupo Supracrustal *Isua*, al este de Labrador y suroeste de Groenlandia, en el límite del Casquete Polar Ártico. Con una antigüedad de 3900-3800 Ma, los minerales del fosfato de *Isua* presentan inclusiones carbonosas con una proporción de ^{12}C que parece ser sólo explicable sobre la base de su biogenicidad y, en particular, a través de fotosíntesis bacteriana (Mojzsis et al. 1996). Estas firmas químicas son coherentes con la existencia local de formaciones de hierro en bandas (*BIF: banded iron formations*), las cuales señalan la existencia de fuentes locales de oxígeno en interfases agua-sedimento (Fig. 2).

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 cratón de *Pilbara* (Australia) (Grotzinger & Knoll 1999) (Fig. 2). Ambas sucesiones muestran diferentes tipos de formas estromatolíticas, pero en ninguna de estas formas hay microfósiles. La biogenicidad de los depósitos es defendida por el hecho de que todos los estromatolitos de formación actual contienen células (Ramussen 2000).

De las sucesiones de *Warrawoona* (Australia), *Onverwacht* (Sudáfrica) y *Swartkoppie* (Swazilandia), las cuales incluyen rocas silíceas no estromatolíticas datadas en torno a 3600-3500 Ma, sí se han descrito microfósiles (Nisbet & Sleep 2001) (Fig. 2). 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).

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 cianobac-

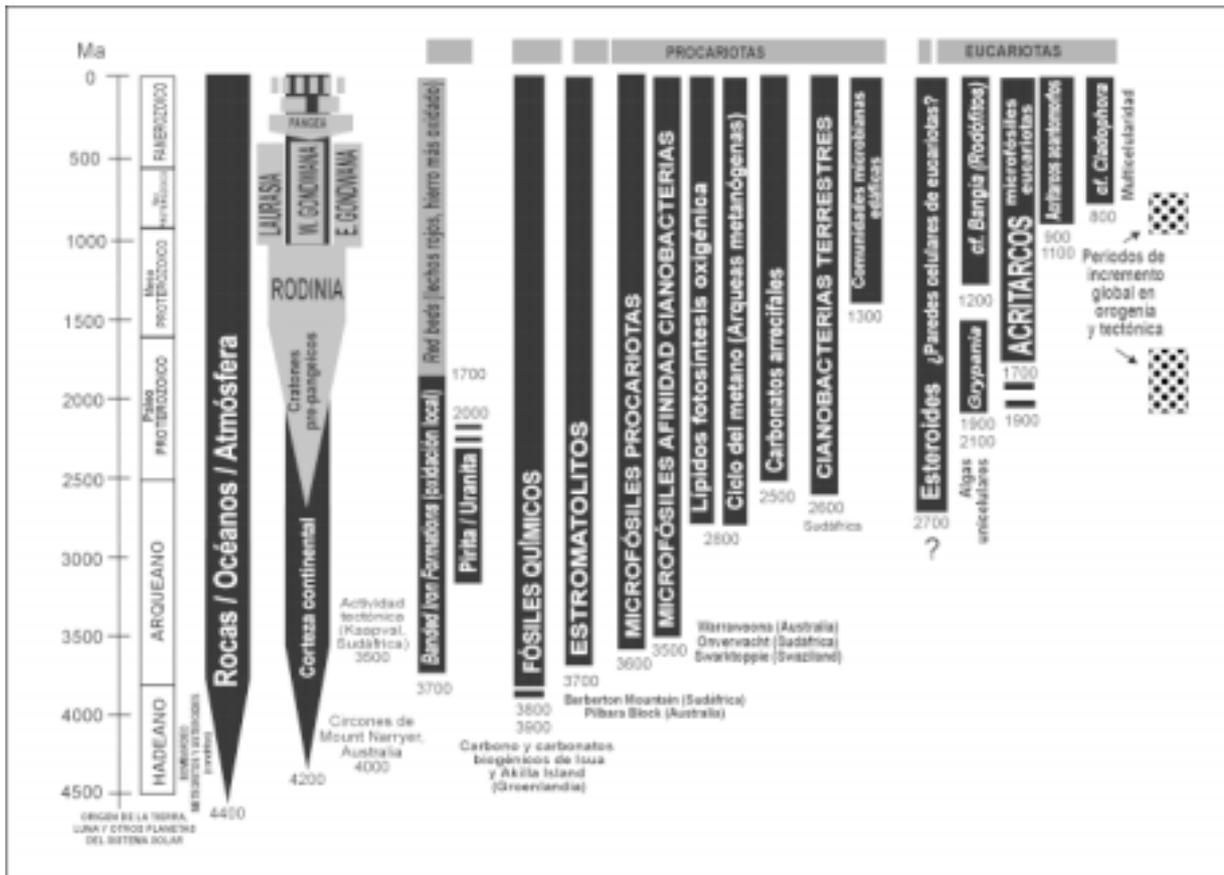


Figura 2. Cronología y secuencia de los principales eventos precámbricos.
 Figure 2. Chronology of the main Precambrian events.

terias, confirmando la existencia de fotosíntesis oxigénica en este momento.

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 el Sílex de *Gunflint* en el sur de Ontario, Canadá (Barghoorn & Tyler 1965), datada en torno a 1900 Ma (Fig. 2). Se han reconocido en torno a 12 especies, algunas de las cuales corresponden 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 microbentónica; incluye fósiles espectaculares, como *Oscillatoriopsis*, que a veces excede las 700 µm 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 el Sílex de *Bitter Springs*, Australia central (850-900 Ma), se encuentra una enorme diversidad de microorganismos similares a cianobacterias, como *Palaeolyngbya*, *Cephalophytarion*, *Palaeospirulina*, *Eopleurocapsa*, *Primorivularia*, *Gloeodiniopsis* y *Eozygion* (Schopf 1994).

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. Podríamos decir que la evolución de las cianobacterias responde a un patrón de hipobraditelia, la cual está especialmente bien documentada en las familias de células esferoides (croococáceas) y filamentos (oscilatoriáceas), las dos familias de cianobacterias más comunes en el registro fósil antiguo (Schopf 1999) (Fig. 3). La mayoría de los fósiles pueden asignarse a géneros modernos. Según esto, las cianobacterias habrían cambiado muy poco o nada desde su aparición en escena hace miles de millones de años.

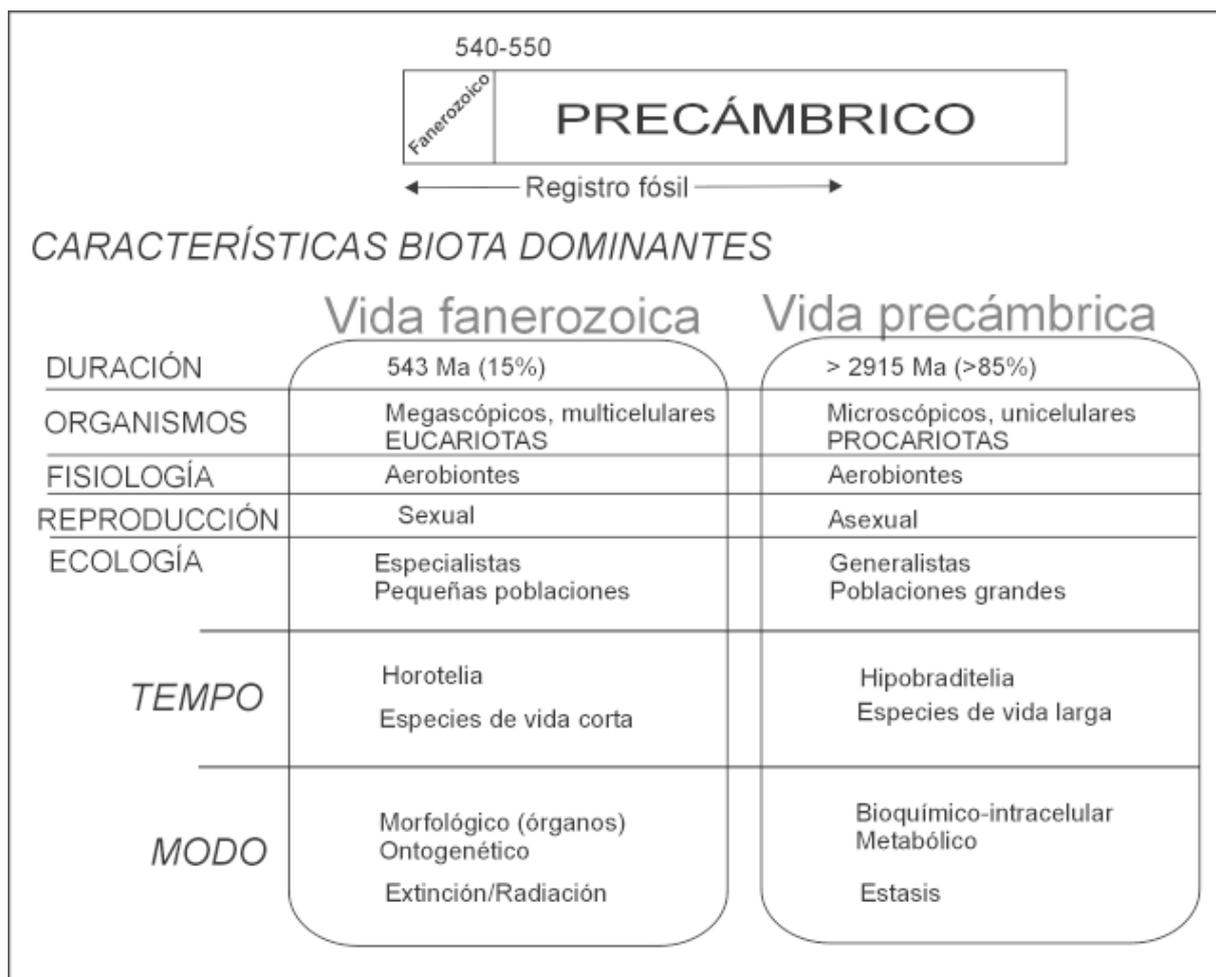


Figura 3. Pautas y ritmos de evolución comparada entre la vida precámbrica y fanerozoica (Schopf 1994).
Figure 3. Patterns and rhythms of evolution comparing Precambrian and Phanerozoic life (Schopf 1994).

El registro fósil, por tanto, proporciona elementos suficientes para asegurar que la vida fue algo extraordinariamente precoz. Los paleontólogos nos dicen que las células más antiguas (probablemente incluyendo un buen contingente de fotosintetizadores) aparecen hace unos 3600 Ma, mientras que las primeras evidencias litológicas (estromatolitos) y químicas (inclusiones de Isua) han sido datadas en 3700 y 3800 Ma respectivamente (Fig. 2). 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.

Acritarcos y 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, con rasgos que sugieren un alga verde unicelular sifonada próxima a algunas dasycladáceas (Runnegar 1994) (Fig. 2). Algunos autores prefieren recurrir a los hallazgos geoquímicos, en particular algunos tipos de esteroides, para sostener que las primeras evidencias de vida eucariótica se remontan al Arqueano terminal, en torno a 2700 Ma (Brocks et al. 1999). La síntesis de esteroides puede haber sido una propiedad emergente de la endosimbiosis mitocondrial (Margulis & Dolan 2002).

En torno a 1200 Ma, en rocas con carbonatos silicificados de la *Formación Huntington*, en el ártico canadiense (Butterfield 2000), se han descrito *Bangiomorpha pubescens* y otros fósiles permineralizados de afinidad con bangioficidas (Fig. 2). Un hallazgo posterior, aunque relevante por la presencia de multicelularidad, es el de Spitzbergen, *Formación Svanbergfjellet* (Butterfield et al. 1988), 800-700 Ma. Aquí hay algas de afinidad con Cladophorales.

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) (Fig. 2). Las rocas que los contienen, incluyen igualmente algunos derivados característicos de esteroides. Comenzando por el tamaño, los acritarcos exhiben características estructurales que dejan pocas dudas de su origen eucariótico. 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*.

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). 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 (900-543 Ma) y períodos posteriores.

Durante el período comprendido entre 800 y 650 Ma tiene lugar una extraordinaria diversificación de acritarcos, en concordancia con las primeras evidencias masivas 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) (Fig. 4). Los acritarcos posteriores también incluyen formas ornamentadas, pero pertenecientes a especies diferentes. 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 (Briggs 1995). Así, precediendo a la serie glaciar Varangeriense, hay signos de dos períodos glaciares más ate-

nados durante el Congo Inferior (900 Ma) y Estur-tiense (750-700 Ma). La última pulsación fría proterozoica, durante el Siniense inferior (600-543 Ma), representó nuevamente una catástrofe para los biota marinos.

En el Cámbrico Inferior (543-520 Ma), se dan circunstancias de recalentamiento global, intensa fosfogénesis y eustasia. Es el momento de la «explosión cámbrica» de invertebrados marinos, y coincide con una nueva diversificación de fitoplancton acantomórfico (Eerola 2001). Es obvio que debe haber alguna conexión entre ambas «explosiones» (Fig. 4). 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.

El proyecto *Tree of Life*

Sabemos 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. 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 men-

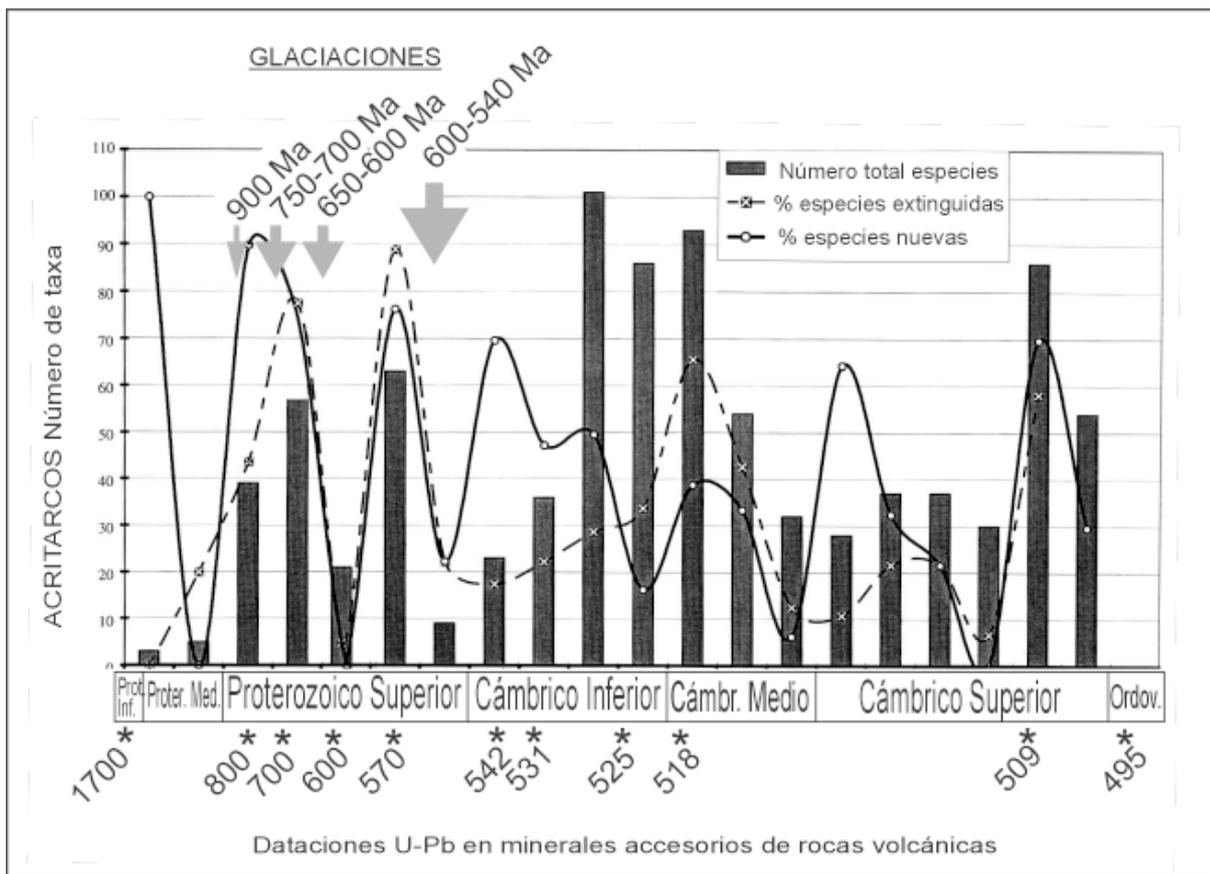


Figura 4. Relaciones entre la diversidad y las tasas de extinción y creación de especies de acritarcos durante el Proterozoico y el Cámbrico. Las glaciaciones del Proterozoico Superior parecen relacionadas con la variación en el número total de especies. Adaptado de Vidal & Moczydlowska-Vidal (1997) y Knoll (1994).

Figure 4. Relationships between diversity, extinction and generation rates of acritarc species during the Proterozoic and Cambrian. Adapted from Vidal & Moczydlowska-Vidal (1997) and Knoll (1994).

cionar 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. 5). En el proyecto, 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.

Aspectos de micología evolutiva y origen de hongos

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. Limitándonos a los eumicetos, digamos que hay varios aspectos que podrían influenciar enormemente la especiación: la prevalencia de la haploidía, el control estricto de la condición heterocariótica y una marcada tendencia a restringir el flujo génico y la recombinación mientras aumentan la apomixis. Estos rasgos de la biología fúngica deberían ser integrados en cualquier modelo, pero la ver-

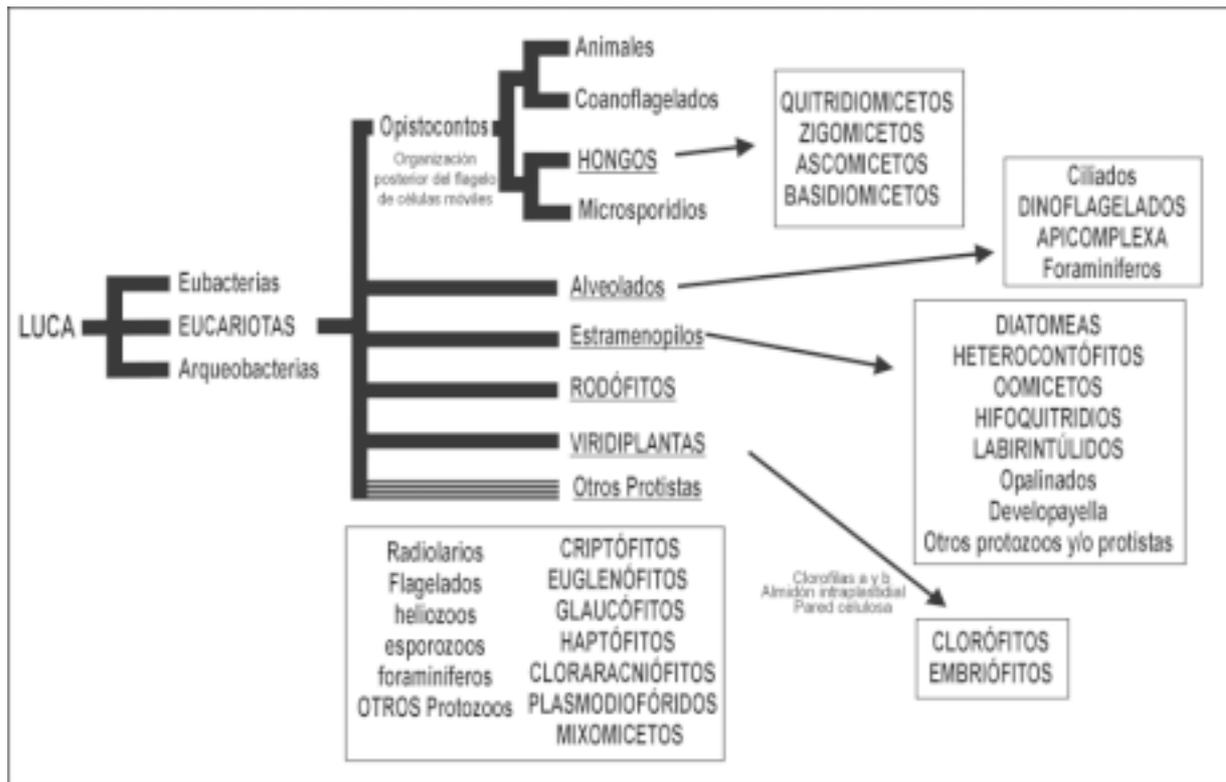


Figura 5. Relaciones filogenéticas entre plantas, hongos y organismos relacionados, según el proyecto *Tree of Life* (<http://tolweb.org/tree>), basado principalmente en datos moleculares, ultraestructurales, morfológicos y del registro fósil.
 Figure 5. Phylogenetic relationships between plants, fungi, and related organisms according to the *Tree of Life* project (<http://tolweb.org/tree>).

dad es que no disponemos de información suficiente para producir un cuadro mecanicista de la evolución fúngica a nivel general.

Cavalier-Smith (1998, 2001) ha ido restringiendo el reino Fungi para los eumicetos u hongos verdaderos, tratando a *Myxomycota s.l.* (hongos ameboides) dentro de Protozoa y a *Oomycota s.l.* (pseudohongos) dentro de Chromista. Las secuencias moleculares a partir de diversos genomas (Cavalier-Smith 1998, Lang et al. 1999), han confirmado que los pseudohongos están relacionados con algas heterocontas, siendo probable que surgieran desde algún zooflagelado marino como *Developayella* (Cavalier-Smith 2001), por adquisición de paredes celulares vegetativas y abandono de la fagotrofia.

El árbol eucariota en *Tree of Life* muestra a los animales y los hongos como parte del clado opistocontos, el cual reúne además a los microsporidios y coanoflagelados (Fig. 5). 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). Algunas discrepancias vienen de la secuenciación de la RNA-polimerasa y

el reanálisis de datos de la subunidad menor del DNA ribosómico (SSU rDNA) (Sidow & Thomas 1994).

El reciente reloj molecular propuesto por Berbee & Taylor (2001) 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. 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. En cualquier caso, surgen algunos aspectos dignos de mención: (a) la evolución inicial de las principales clases de Fungi habría sido extraordinariamente rápida, (b) los ancestros de zigomicetos habrían colonizado la tierra —y perdido los flagelos— al me-

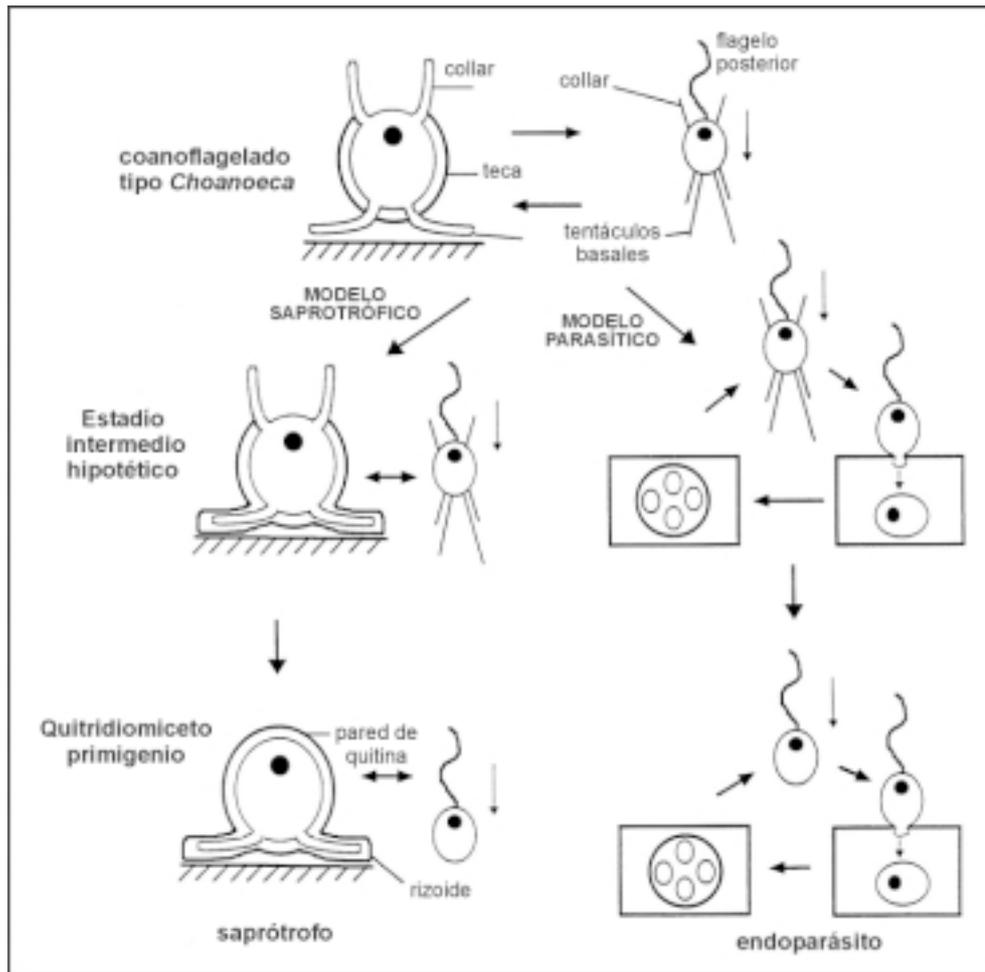


Figura 6. Origen de hongos verdaderos desde coanoflagelados, según Cavalier-Smith (2001). Izquierda: teoría saprotrofica; derecha: teoría parasítica.

Figure 6. Origin of fungi from choanoflagellates, according to Cavalier-Smith (2001).

nos tres veces, en asociación con huéspedes animales, (c) la aparición de Glomales-Endogonales (Glomomycetes), en torno a 600 Ma, representaría la cuarta pérdida, en este caso en asociación con huéspedes vegetales, (d) los hongos terrestres se habrían asociado saprotrofica, parasítica o simbióticamente, con los ancestros algales de las plantas vasculares, siguiéndolas después a la tierra.

Respecto a las relaciones internas, hay todavía grandes discrepancias (Dick 2001). Existe un problema inherente al hecho de que el rRNA haya sido casi la única molécula utilizada recientemente 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.

Las filogenias moleculares trazadas para los eucariotas muestran que el ancestro más probable de los hongos verdaderos es un coanoflagelado o, en su defecto, un organismo muy similar miembro del filum Neomonada. 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. 6). 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

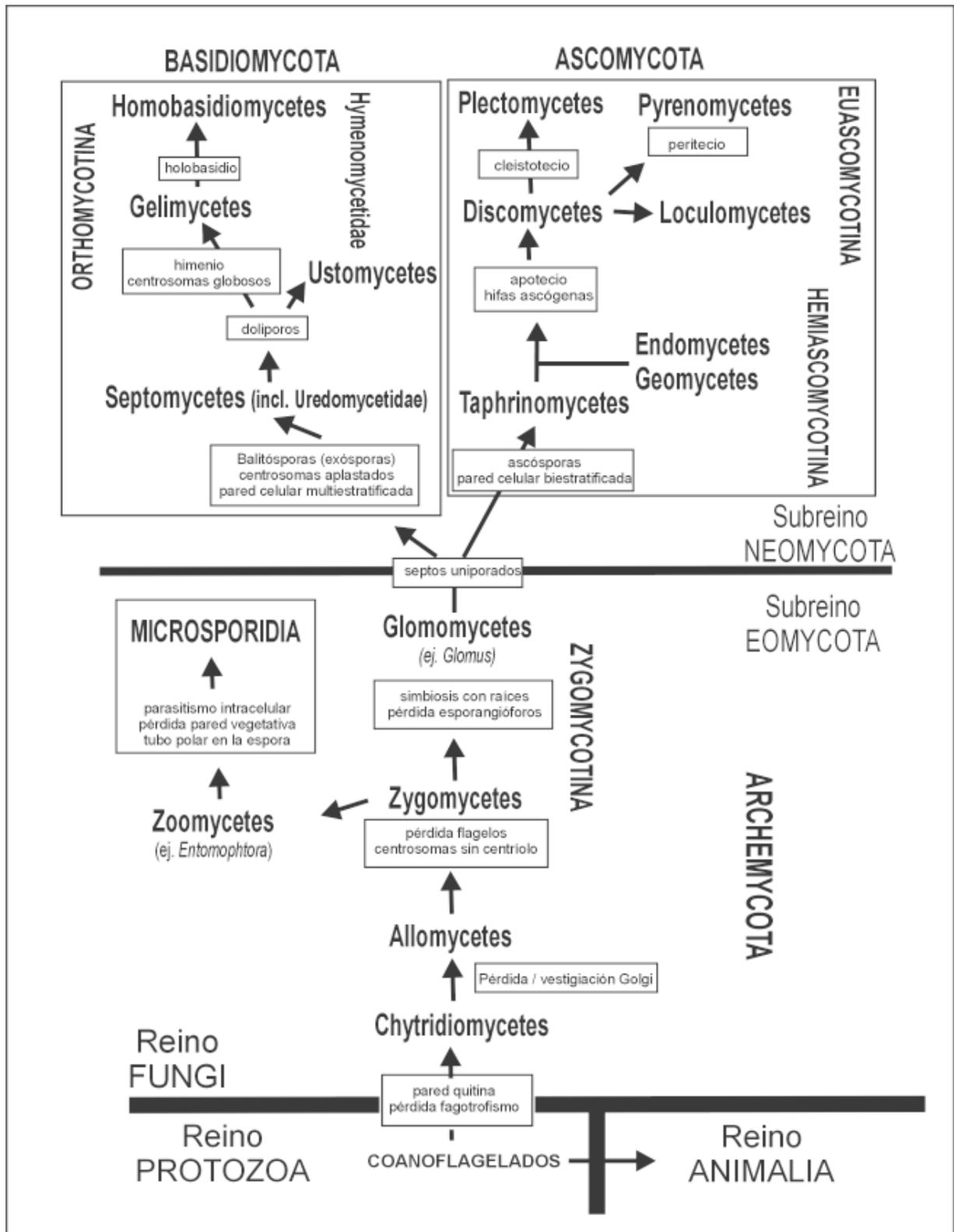


Figura 7. Eventos clave en la diversificación de hongos verdaderos. Simplificado de Cavalier-Smith (2001).
 Figure 7. Key events in the diversification of fungi. Cavalier-Smith (2001).

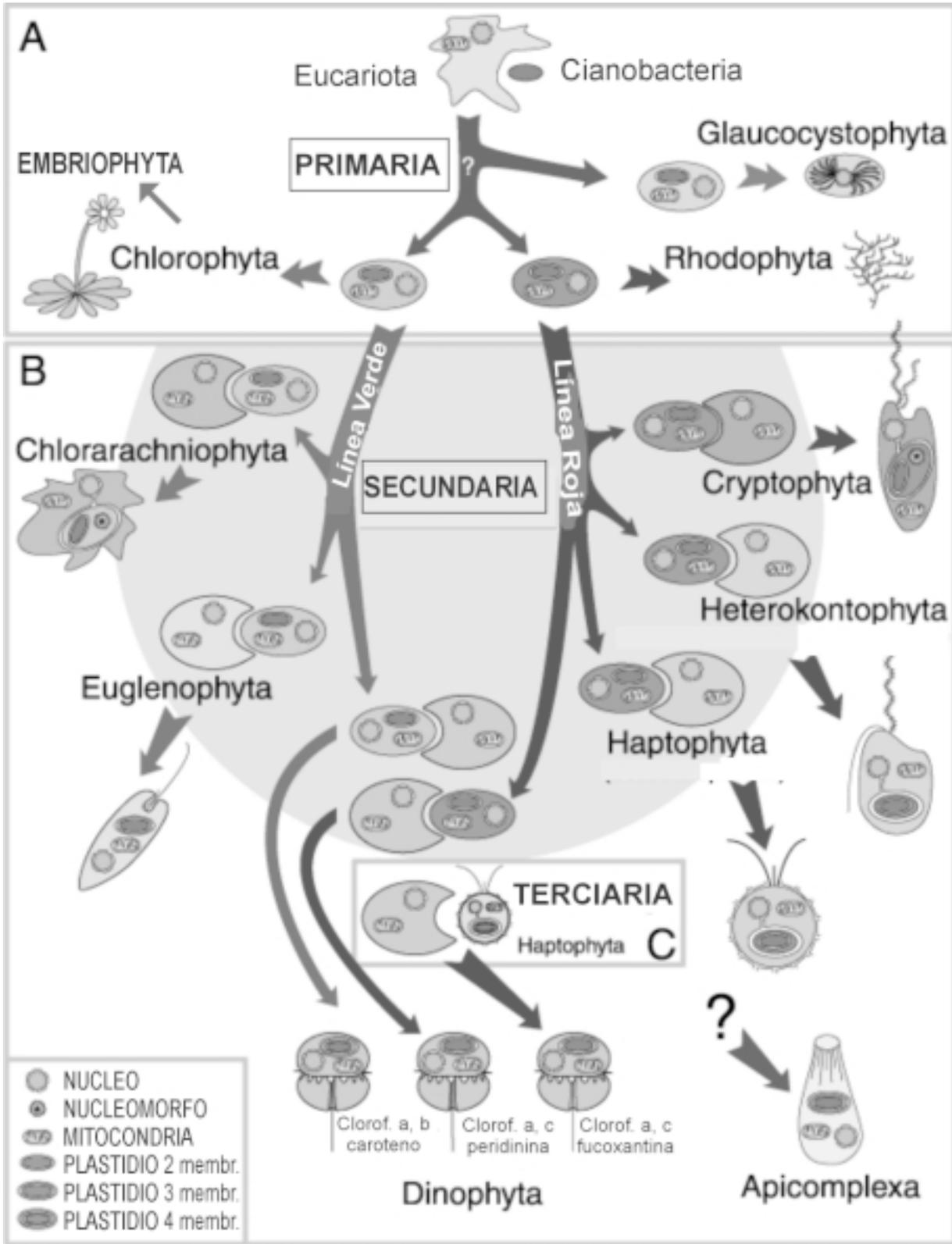


Figura 8. Hipótesis de Delwiche (1999) en relación con los eventos evolutivos que dieron lugar a los plastos de algas eucarióticas. Los plastos derivarían de cianobacterias de vida libre. La figura asume que el origen es único, pero este asunto permanece sin resolver. Los rodófitos, clorófitos y glaucocistófitos 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.

Figure 8. Hypothesis of Delwiche (1999) for the evolution of eukaryotic algae through endosymbiotic processes.

tanto, ya disponible entre los antepasados de los hongos.

La hipótesis de *Choanoeca* permite dos escenarios alternativos, dependiendo de si el quitridio ancestral fue saprófito o parásito (Fig. 6). En el modelo saprotrófico, los tentáculos del coanoflagelado pueden servir como material evolutivo de partida para los rizoides quitridiáceos. El cambio genético esencial puede haber implicado una simple mutación que causara que la pared pegajosa se extendiera alrededor 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.

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 saprofitica, 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. 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 quitridiomycetos, así como un avance en el conocimiento sobre la química de las tecas y estructuras enquistadas de coanoflagelados.

Endosimbiosis como estímulo macroevolutivo en algas eucarióticas

Actualmente, existen ya pocas dudas de que, en el origen de las algas eucarióticas, el fenómeno prevalente ha sido la adquisición de endosimbiontes fotosintéticos por protistas heterotróficos (Palmer & Delwiche 1998). En todos los casos estudiados, los mecanismos que subyacen a la reducción del genoma del plasto son la pérdida de genes y la transferencia horizontal (Palmer et al. 2000).

La endosimbiosis primaria, es decir, el proceso de adquisición de cianobacterias por huéspedes eucarió-

ticos, estaría relacionada con el origen de grupos como los glaucófitos, rodófitos, clorófitos y, por extensión, los embriófitos. Los grupos cuyos plastos parecen derivar de procesos de endosimbiosis secundaria son los euglenófitos, criptófitos, clorarcniófitos, haptófitos y heterocontófitos (Fig. 8). 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). 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 (Graham & Wilcox 2000).

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 (Palmer 2000). El análisis de genes de la ATPasa sugiere que los plastos de apicomplejos derivan 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). 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).

Evidencias de terrestreización

La evidencia ordovícica más recurrida en los últimos años han sido las criptósporas, grupo palinológico cuya geocronología se encuadra entre el Cámbrico Medio y el Devónico Inferior (Strother 2000). Desde hace unos 460-450 millones de años, estas incluyen diádas (*Cucullitheca richardsonii*, *Fusitheca fanningiae*) y tétradas permanentes (*Grisellatheca salopenensis*, *Tetrahdraletes medinensis*, *Velatitetras*), las cuales, aunque no son una evidencia indiscutible de esporófitos terrestres multicelulares, sugieren la existencia de plantas con células reproductoras que podrían vivir expuestas al aire (Edwards 2000). Hay que tener en cuenta que no hay grupos actuales de algas que produzcan esporopolenina en sus meiósporas, que existen similitudes ultraestructurales entre las pa-

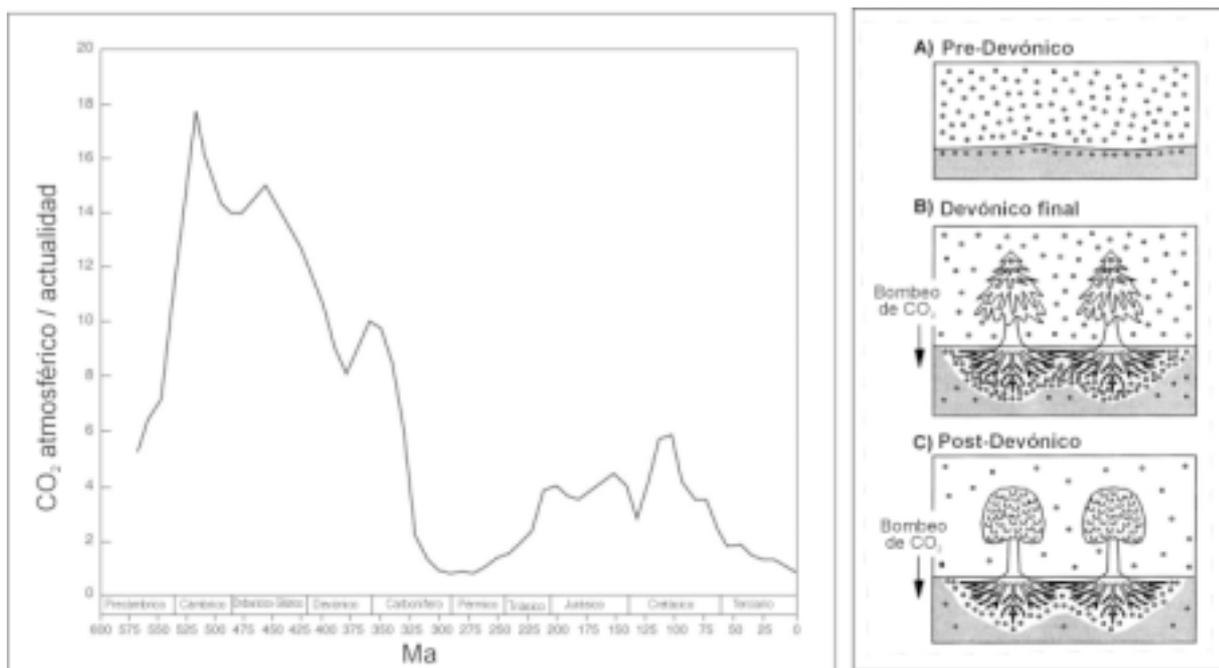


Figura 9. Cambios atmosféricos y edáficos en los niveles de dióxido de carbono como consecuencia de la expansión de las plantas vasculares durante el Devónico. Izquierda: Willis & McElwain (2002). Derecha: Algeo & Scheckler (1999).

Figure 9. Atmospheric and edaphic changes in CO₂ as consequence of Devonian colonisation of terrestrial ecosystems by vascular plants.

redes de las díadas del Silúrico Inferior y las de Sphaerocarpaceas, y que hay 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 (Gensel & Edwards 2001).

Por la presencia de cutículas, estomas, tubos en banda y nematoclastos (Edwards 2000), hay pocas dudas de que había plantas terrestres durante el Silúrico inicial y de que las plantas vasculares habían ya evolucionado a finales del Silúrico. 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 y por algunos cambios estructurales en las esporodermis.

Respecto al contexto paleoecológico, se han elaborado diversas hipótesis que hacen intervenir como factores críticos la edafización, creación de ambientes litorales estables, reorganización de placas, glaciación tardo-ordovícica (Condie & Sloan 1998) y, sobre todo cambios en los niveles de dióxido de carbono (Willis & McElwain 2002) (Fig. 9). 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 terrestrialización 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.

Origen y diversificación inicial de los embriófitos

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 Devó-

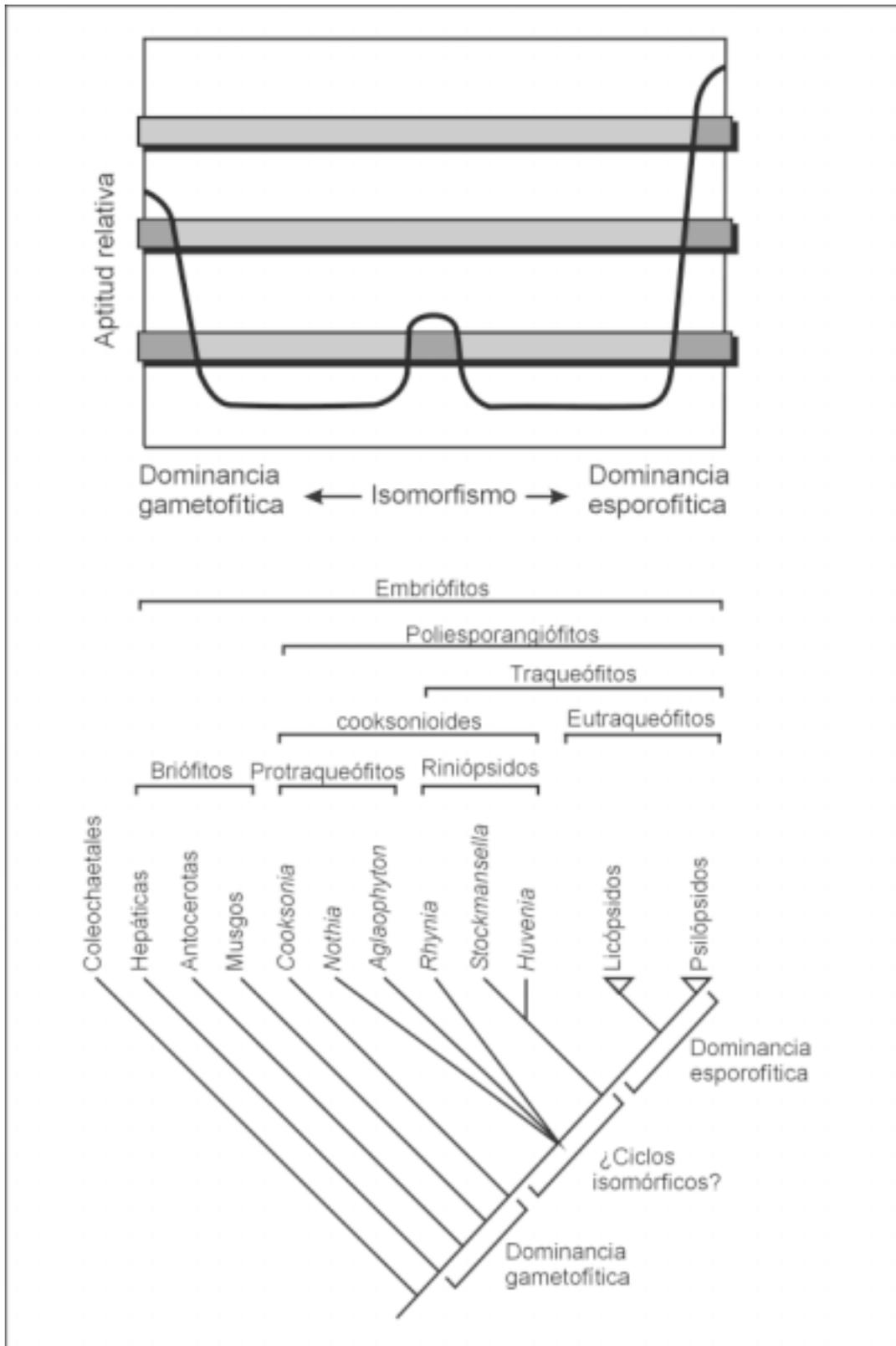


Figura 10. Relaciones entre cooksonioides, briófitos y eutraqueófitos, a través de un cladograma elaborado sobre una base de datos morfológica (DiMichele & Bateman 1996). Arriba: Representación de los picos de aptitud relativa de las generaciones gametofítica y esporofítica.

Figure 10. Relationships between cooksonioids, bryophytes, and eutracheophytes, according to DiMichele & Bateman (1996). Up: Peaks of relative fitness of the gametophytic vs. sporophytic generations.

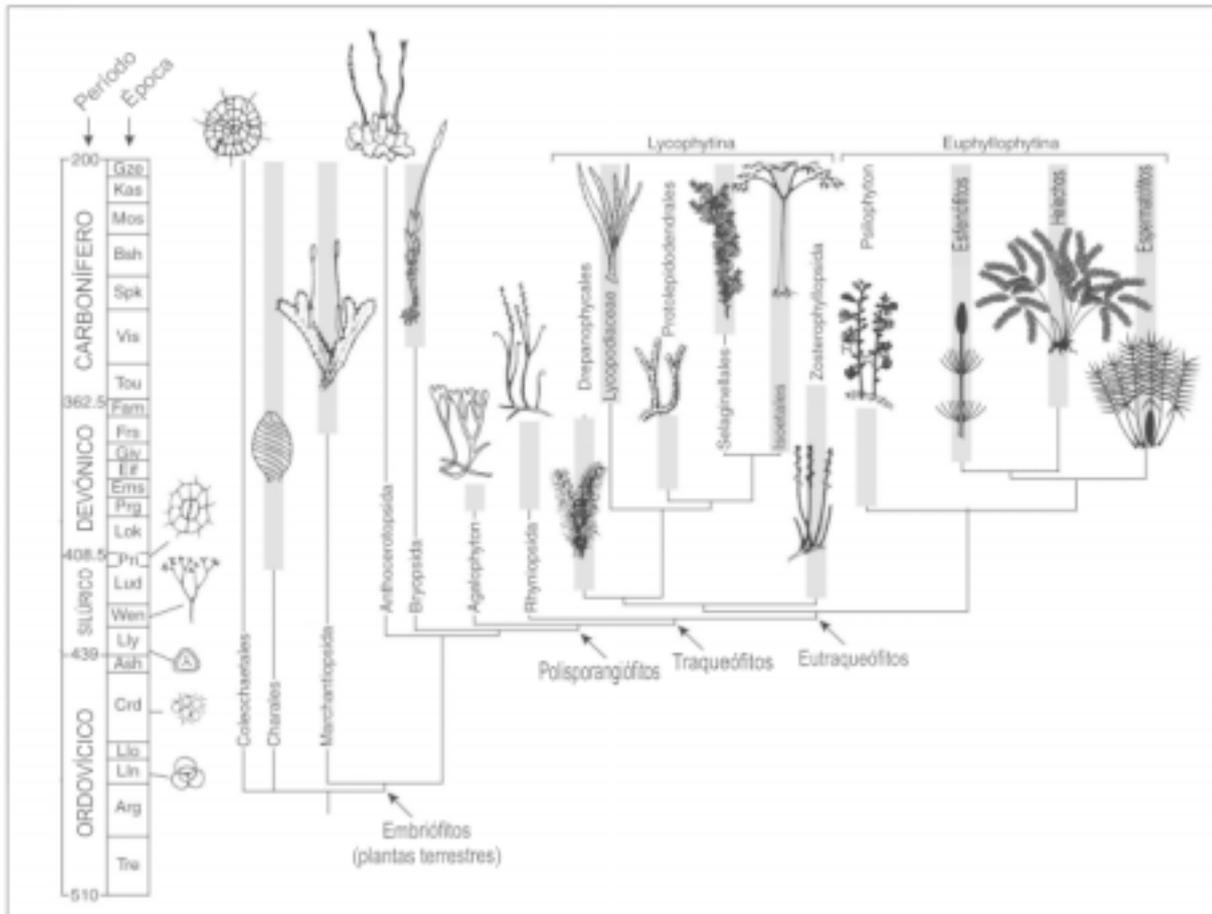


Figura 11. Relaciones filogenéticas entre los embriófitos actuales y los principales representantes fósiles. El cladograma se basa en datos morfológicos. Adaptado de Kenrick & Crane (1997b) y Willis & McElwain (2002).

Figure 11. Phylogenetic relationships in embryophytes. Adapted from Kenrick & Crane (1997b).

nico 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.

El origen de los embriófitos y del propio arqueogonio han sido objeto de intensa investigación y también de mucha especulación (Niklas 1997, Bateman et al. 1998). Durante las últimas décadas, hemos asistido a una considerable reducción de la cohorte de candidatos algales para el ancestro embriofítico. En particular, éste debe ser situado entre los clorófitos, y más particularmente entre las carófitas, como demuestran diferentes líneas de evidencia incluyendo similitudes bioquímicas y morfológicas, datos ultraestructurales, ontogenéticos y genético-moleculares (Hedderson et al. 1998, Karol et al. 2001, DeLwiche et al. 2002).

Hay que decir que, aunque la evidencia neontológica es consistente con este ancestro, todavía no dis-

ponemos de un registro fósil adecuado para ningún grupo de carófitas. Las carófitas desde el Ordovícico hasta el Silúrico, incluyendo algunas Charales, parecen haber sido primariamente marinas, mientras que la evidencia señalada indicaría una radiación primaria en agua dulce. Para justificar el origen en carófitas 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*, pues se trata de un contexto sedimentario poco fosilífero.

Aunque algunos estudios cladísticos sugieren que los briófitos son un grupo monofilético (Maden et al. 1997), la mayoría concluyen en su parafilia y en que los musgos aisladamente, o con las hepáticas, comparten un ancestro común con los traqueófitos (Kenrick & Crane 1997a, Hedderson et al. 1998), siendo los antocerotas el grupo más basal, mientras que los musgos y las hepáticas formarían un grupo

hermano de los traqueófitos. En otras palabras, los briófitos serían un nivel de organización aparte, pero no necesariamente un clado (Fig. 10).

En contraste con el esporófito, morfológicamente más conservativo, el gametófito briofítico 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. 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.

El caso es que ninguno de los estudios mencionados ha derribado la idea de que los embriófitos son monofiléticos. La descripción más parsimoniosa de la historia inicial de los embriófitos implica, pues, 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.

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. 11). 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 riniópsidos y eutraqueófitos, los primeros con ramificación adventicia, capa de abscisión en la base del esporangio y traqueidas tipo S.

Los elementos primarios en la radiación devónica son los riniófitos, zosterofilófitos y trimerófitos. 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. El complejo ancestral común estaría configurado por formas similares a los riniófitos, incluyendo fósiles 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-Lyonophyton* y *Hor-*

neophyton como representantes de un grupo de formas transicionales entre briófitos y traqueófitos, en algunos casos, con alternancia isomórfica de generaciones. Otros géneros, como *Cooksonia* o *Tortilicaulis* podrían representar los ancestros comunes a todas las plantas vasculares.

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. 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. Otro enigma evolutivo viene dado por las escamas que envuelven parcialmente a los esporangios de *Adoketophyton*. La histología de estas escamas no es concluyente respecto a su posible carácter foliar (Shou-Gang & Gensel 2001). El caso de *Nothia aphylla*, una planta del Devónico Inferior de Rhynie, 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).

Avances en la investigación evolutiva de pteridófitos y espermatófitos

Hemos avanzado mucho en la reconstrucción de las pautas filogenéticas de licófitos. El grupo, que adquiere una importancia anatómica y ecológica considerable con el desarrollo de los bosques carboníferos euroamericanos, experimenta una contracción global a partir del Pérmico. Además, los géneros fósiles son progresivamente 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). 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,

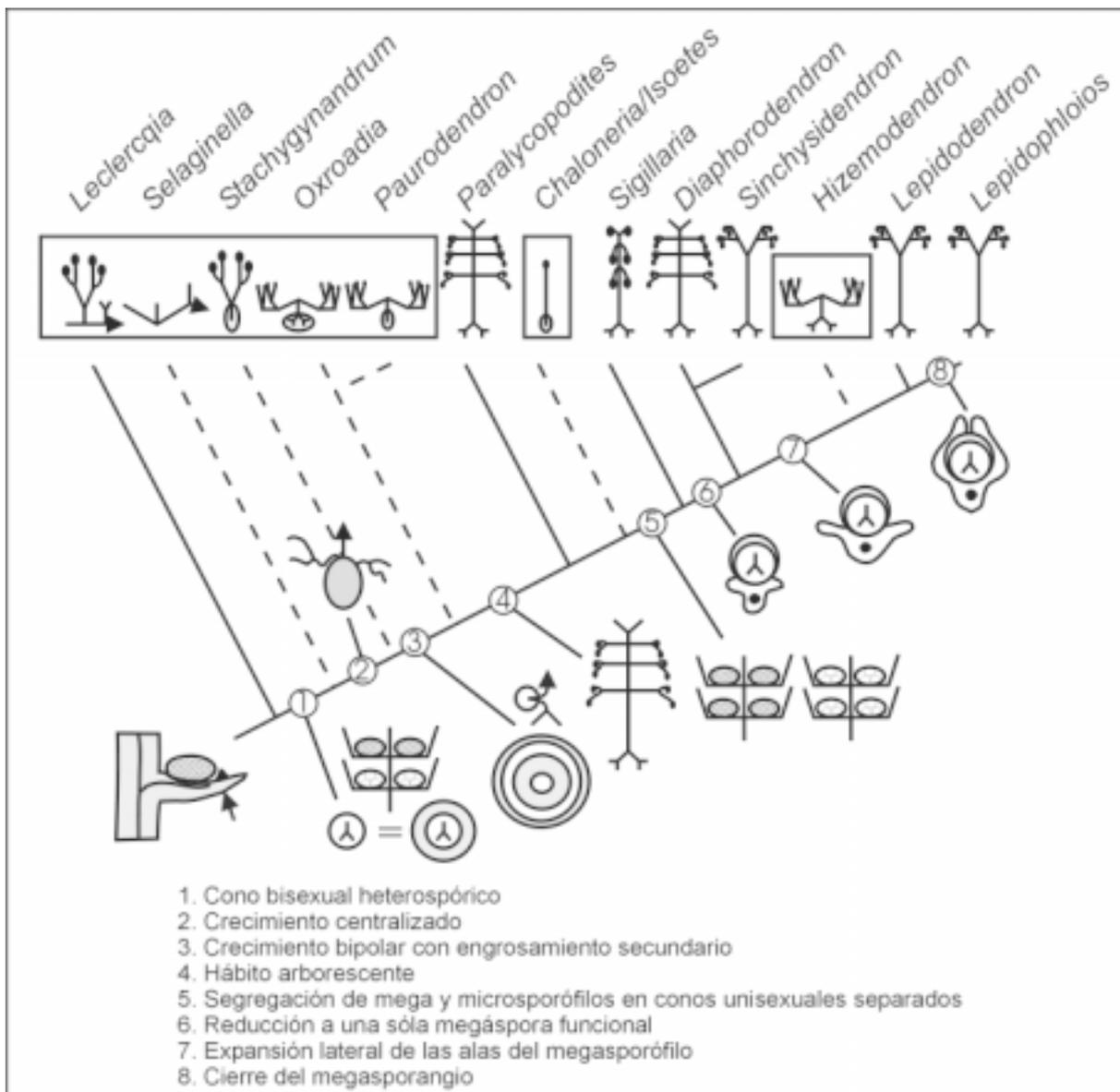


Figura 12. Filogenia morfológica de los licópsidos ligulados, de acuerdo con Bateman (1996). Los géneros de pequeño tamaño aparecen encerrados en rectángulos. Nótese cómo el hábito arbustivo ha evolucionado al menos dos veces después de la adquisición del porte arborescente (paso 4). El taxon ancestral se considera que podría ser un licópsido herbáceo rizomatoso como *Leclercqia*.
 Figure 12. Morphologic phylogeny of ligulate lycopsids. Bateman (1996).

habiendo evolucionado al menos dos o tres veces (Fig. 12).

La mayoría de las investigaciones recientes apoyan la monofilesis 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).

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 evo-

lución 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. Todo parece indicar que *Psilotum* no pertenece a ningún grupo de traqueófitos primitivos, a pesar de su supuesta similitud con Rhyniophytina. Los análisis cládico-moleculares de Hedderson et al. (1998) 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.

Parece que muchos cambios morfológicos observables entre plantas vasculares resultan de mutaciones heterocrónicas (Kellogg 2002). Es el caso de los cambios en la longitud de las fases esporofítica y gametofítica. Así, los gametófitos de vida corta habrían 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 ubicuista 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 psilotáceas carecen de raíces, pero las reconstrucciones filogenéticas indican que sus ancestros tuvieron raíces. Otras plantas sin raíces se encuentran en otros clados como el de Salviniales, incluso en angiospermas. Otras simplificaciones incluyen la ausencia de tejidos de sostén (colénquima y esclerenquima) en ofioglosáceas, la reducción foliar en psilotáceas y equisetáceas, la ausencia de medula radical en Filicales, y la reducción del perisporio y el número de esporas por esporangio en helechos leptosporangiados.

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. Bateman & DiMichele (1994) han reconocido un mínimo de diez a once eventos de origen independientes para la heterosporia. Las plantas heterospóricas debieron evolucionar tempranamente en el Devónico Inferior, hace unos 386 millones de años (Willis & McElwain 2002). Lo más interesante es que todos los eventos de origen de la heterosporia se concentran entre 380 y 310 Ma (Bateman 1996). La reiteración en la transición desde plantas homospóricas se considera uno de las tendencias evolutivas más importantes en la consecución de las plantas con semillas. A ella habría que sumarle la endosporia megasporal.

La evolución inicial de espermatófitos constituye un período de gran innovación morfológica y reproductora que puede haber inspirado cierta revolución

genética. En particular, la diversificación devónico-carbonífera 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. Posteriormente, una vez éstos se hubieran saturado, actuarían los mecanismos de tipo selectivo produciendo diversificación intra-clado en niveles cada vez más bajos.

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* (www.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*. Las hipótesis monofiléticas sobre Spermatophyta (ej. Ehrendorfer 1994) descansan sobre todo en la concepción taxonómica que Beck asignó a Progymnospermopsida, el cual se basó, fundamentalmente, en la existencia común de un cámbium vascular bifacial (Beck et al. 1982).

En las pteridospermas encontramos casi todos los componentes estructurales que definen a los espermatófitos actuales y buena parte de los extinguidos. No hay argumentos recientes para discutir la idea convencional de que las pteridospermas del Paleofítico derivarían de aneurofitales por los tipos foliares y el sistema de ramificación (Stewart & Rothwell 1993) (Fig. 13). La evolución de Lyginopteridales, Medullosales y Callistophytales sería paralela. Las Glossopteridales del Pérmico tienen una posición incierta, pero supuestamente derivarían también de progimnospermas, aunque su polen podría llevarnos a una cierta conexión con Callistophytales. También es probable que los órdenes Pentoxylales y Czekanowskiales sean la consecuencia de una mayor especialización en las estructuras típicas de los glosopteris.

Las medulosáceas primitivas, con órganos polínicos poco especializados, representan el único ancestro aducible para los cicadófitos, mientras que lignopteridales, por sus semillas cupuladas, serían el punto de partida de todas las pteridospermas mesofíticas: Caytoniales, Corystospermales y Peltaspermales (Sanderson & Hufford 1996). Los paleobotánicos

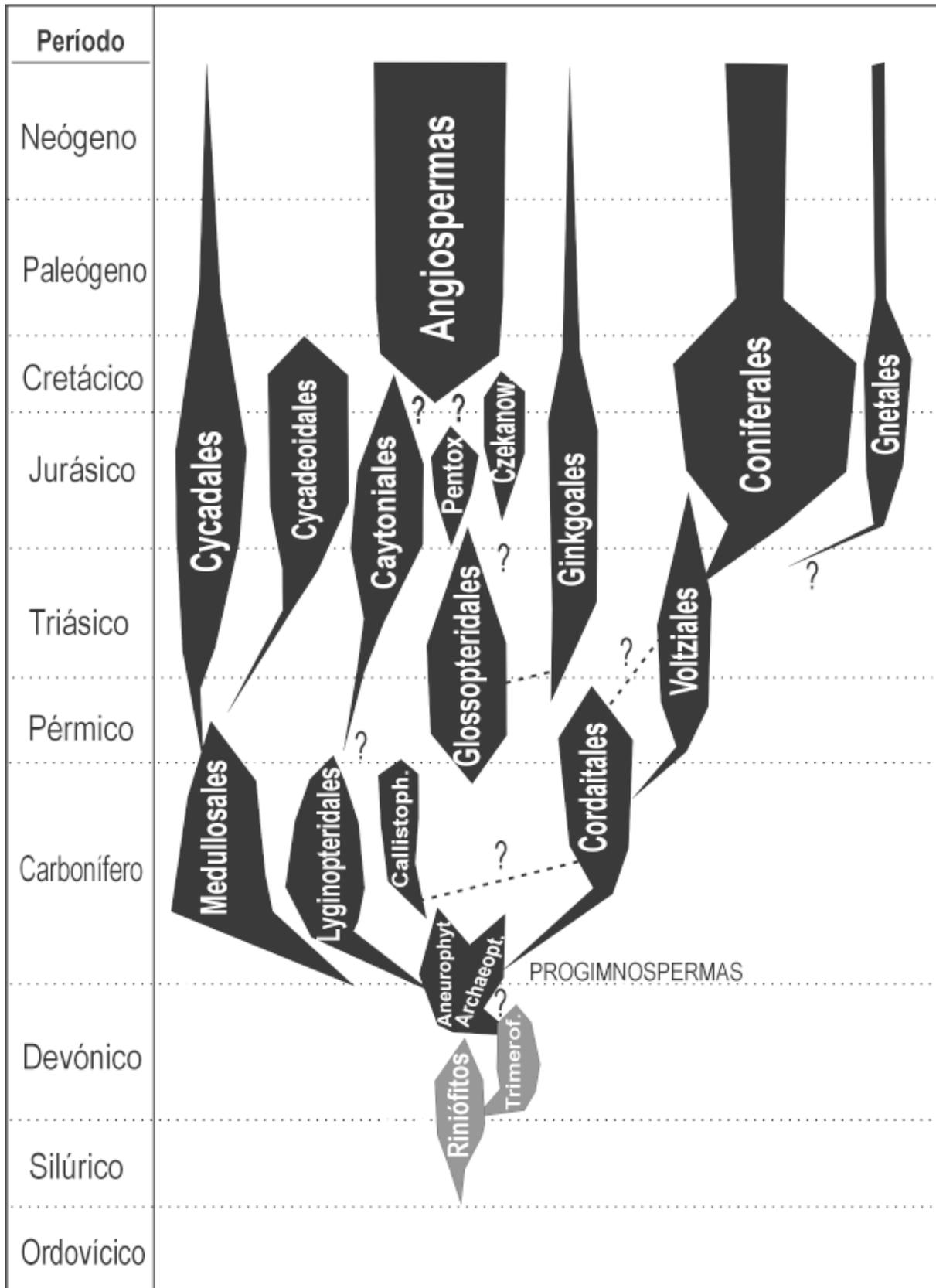


Figura 13. Relaciones evolutivas dentro de los espermatófitos. Adaptado de Stewart & Rothwell (1993).
 Figure 13. Evolutionary relationships in seed plants. Adapted from Stewart & Rothwell (1993).

siguen ligando el origen de coníferas a la secuencia Cordaitales-Voltziales-Pinales, por modificación tectónica (Taylor & Taylor 1993). La hipótesis de Rothwell (1987), sobre la relación entre coníferas y Callistophytales no ha sido, sin embargo, refutada (Fig. 13). Los análisis cladístico-moleculares sostienen que las cícadas actuales están relacionadas con ginkgófitos, y en menor grado, con coníferas y gnetales (Qiu et al. 1999, Chaw et al. 2000, Pryer et al. 2001, Soltis et al. 2002) (Fig. 14).

La secuencia diacrónica de los órdenes de pteridospermas evidencia que, entre los espermatófitos mesozoicos, hubo una tendencia manifiesta a producir palinomorfos sacatos y a encerrar los óvulos en estructuras capituliformes, cúpulas, cápsulas, valvas etc (Fig. 13). 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.

Hasta hace poco, las hipótesis cladísticas incluían cierto apoyo para el concepto de antófito, es decir, sugerían que las angiospermas tendrían ancestros comunes con Cycadeoidales y/o Gnetales, a veces incluyendo dos grupos extinguidos, Pentoxylales y Czekanowskiales (Doyle et al. 1994, Crane et al. 1995). Durante los últimos años, los datos moleculares han convergido rápidamente para rechazar la hipótesis antofítica en favor de la monofilesis de las gimnospermas actuales. Esta conclusión surge de estudios con genes de mitocondrias, cloroplastos y núcleos (Qiu et al. 1999, Chaw et al. 2000, Rydin et al. 2002) (Fig. 14). 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.

En *Tree of Life* ([wysiwyg://7/http://tolweb.org/tree/spermatopsida](http://tolweb.org/tree/spermatopsida)) se mantiene un cierto concepto de antófito, aunque quede abierta la opción de que las formas actuales de gimnospermas tengan un origen común (Fig. 14). En este esquema, las progimnospermas y semillas devónicas con reproducción hidraspérmica representan el único elemento ancestral objetivo. En segundo lugar, las pteridospermas, siendo un grupo fuertemente artificial, representan el nivel de organización de mayor relevancia a la hora de conectar evolutivamente los grupos de gimnosper-

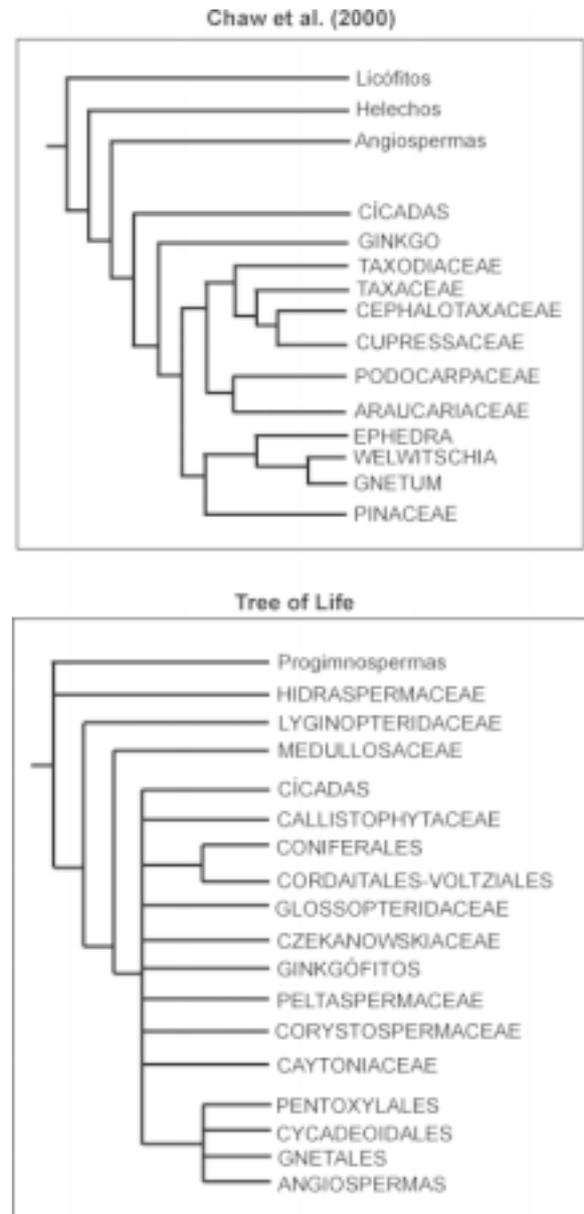


Figura 14. Comparación entre los cladogramas (simplificados) de Chaw et al. (2000) y el proyecto *Tree of Life*, para los espermatófitos. El análisis cladístico de Chaw et al. (2000) está basado en la secuenciación de tres genes (mitocondria: mtSSU rDNA, cloroplasto: rbcL y núcleo: nuSSU rDNA) en representantes 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.

Figure 14. Chaw et al. (2000) vs. *Tree of Life*. Phylogeny of seed plants.

mas. Por ejemplo, las medulosáceas y lignopteridáceas serían grupos basales, las calistofítáceas habrían evolucionado en paralelo a las coníferas y cordaites, y éstas paralelamente a los glossopteris, czekanowskiales, ginkgófitos y pteridospermas mesozoicas. El

grupo ancestral más inmediato a las angiospermas serían las caitioniáceas, pero aquellas habrían evolucionado en paralelo con Pentoxylales, Cycadeoidales y Gnetales.

Controversias en torno al origen del endospermo triploide y otros aspectos del síndrome angiospérmico

Al día de hoy, 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 entre las angiospermas y el resto de los espermatófitos, sea que estas hipótesis se enfrenten a los conceptos viejos y 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 comparativa.

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 embriogénesis 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 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 embriogénesis. 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. 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) (Fig. 15). 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). En *Nuphar* se ha visto recientemente que el endospermo es diploide, pero biparental (Williams & Friedman 2002).

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 desa-

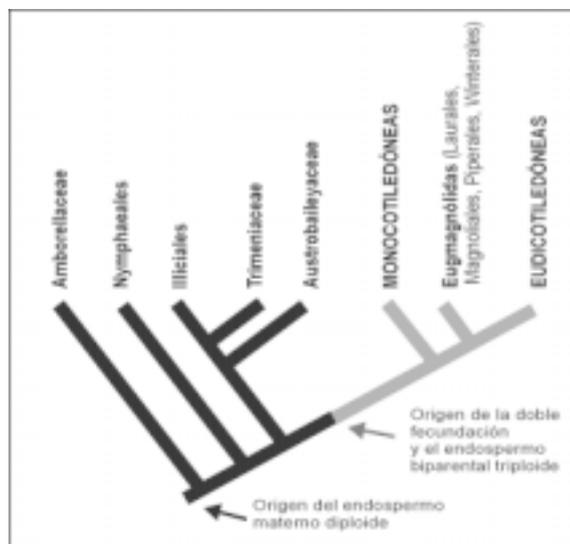


Figura 15. Hipótesis sobre el origen y evolución inicial del endospermo de las angiospermas, basada en la asunción de que las angiospermas basales no exhiben un segundo evento de fecundación. Esto implicaría la homología del endospermo de las angiospermas con el gametófito femenino de gimnospermas. Friedman & Floyd (2001).

Figure 15. Hypothesis on the origin and early evolution of angiosperm endosperm based on the assumption that the basal angiosperms exhibit a second event of fertilisation. Friedman & Floyd (2002).

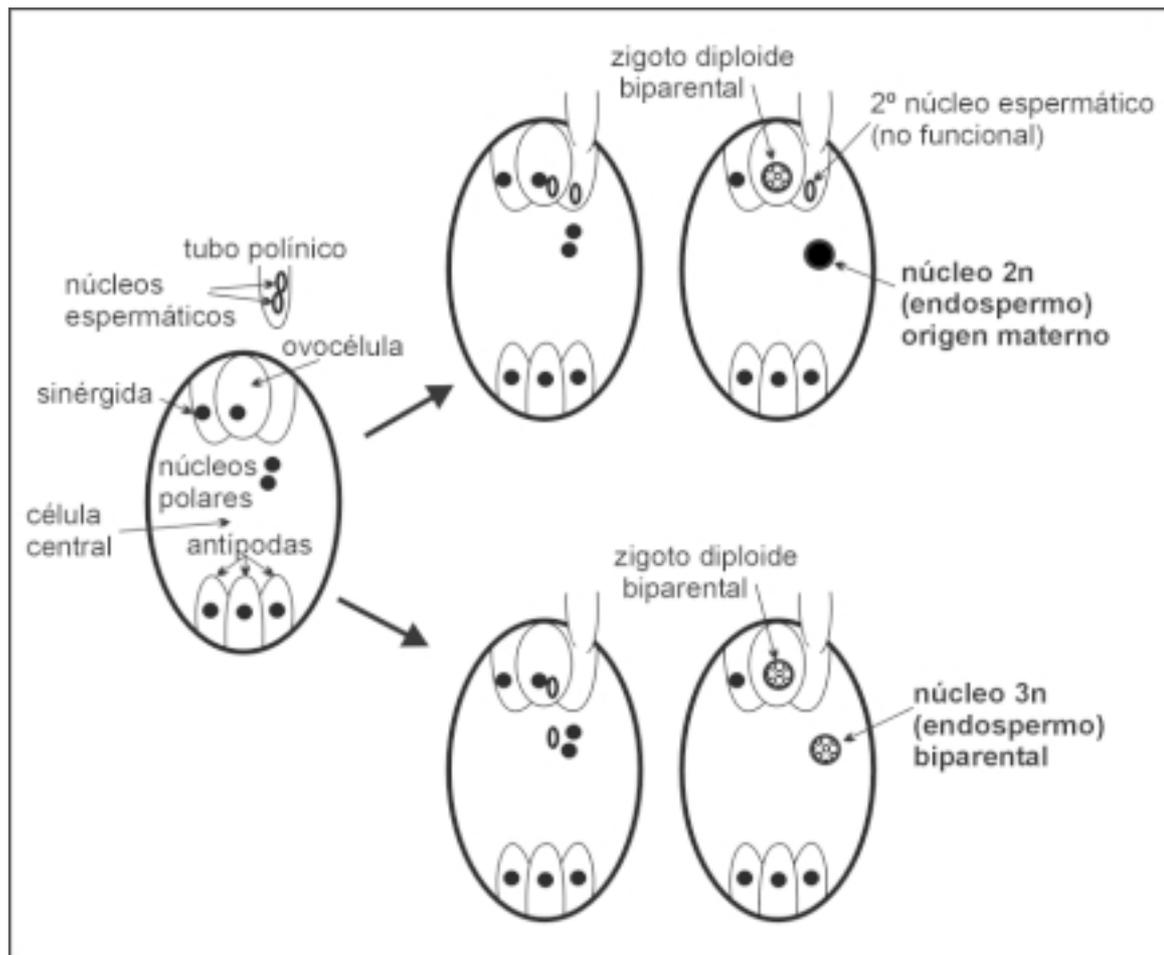


Figura 16. Ilustración de las dos pautas posibles para el desarrollo del endospermo de acuerdo con su origen materno y biparental. Arriba: antes del descubrimiento de la doble fecundación en angiospermas, a finales del siglo XIX, se asumió que la fusión de los dos núcleos polares de la célula central 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).

Figure 16. Two possible patterns for the development of endosperm according to hypotheses of maternal and biparental origin. Friedman & Floyd (2002).

rollo 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.

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 arqueogonio (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

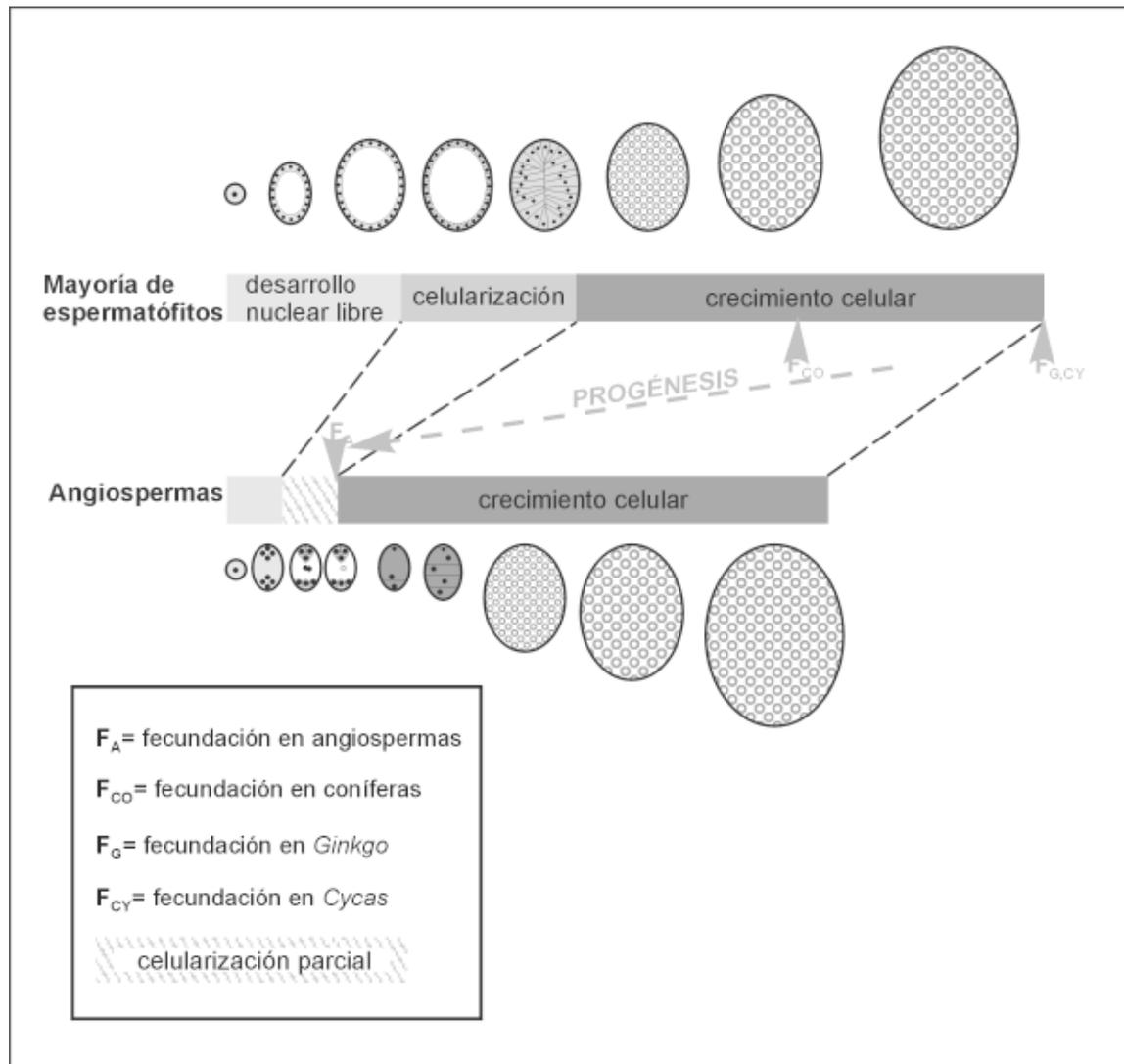


Figura 17. Trayectorias del desarrollo del gametofito femenino en angiospermas (ej. tipo *Polygonum*) y gimnospermas (ej. *Cycas*, *Ginkgo*, *Pinus*). El gametofito octonucleado de angiospermas resultaría una etapa sexualmente madura, pero somáticamente inmadura, si asumimos que la derivación heterocrónica 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).

Figure 17. Trajectories for the development of female gametophyte in angiosperms and gymnosperms, according to Friedman (2001c).

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 gametofito femenino (Ehrendorfer 1994). En este

sentido, el endospermo de angiospermas sería homólogo del gametofito 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 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 gametofito 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 (Fig. 17). Todos las gimnospermas actua-

les 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). 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. 17). El gametófito femenino en angiospermas 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.

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 (Fig. 17).

Este contexto 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*.

Agradecimientos

M.T. Borja colaboró en la elaboración de algunas figuras (Figs. 15-17). K.J. Willis nos cedió los ficheros gráficos de parte de las figuras 9 y 11. Este artículo se relaciona con investigaciones financiadas bajo los auspicios de los proyectos BOS2000-0149 (Ministerio de Educación) REN2003-02499 y PI-17/00739/FS/01 (Fundación Séneca, Gobierno Regional de Murcia).

Referencias

- Adams KL, Song K, Roessler PG, Nugent J.M. Doyle JL & Palmer JD. 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.
- Alberch P & Blanco MJ. 1996. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from laws to regularities. *International Journal of Developmental Biology* 40: 845-858.
- Algeo TJ & Scheckler SE. 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.

- Austin JJ, Smith AB & Thomas RH. 1997. Palaeontology in a molecular world: the search for authentic ancient DNA. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 303-306.
- Ayala FJ, Fitch WM & Clegg MT. 2001. Variation and evolution in plants and microorganisms. Washington: National Academy of Sciences.
- Bada JL, Wang XS & 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 RH & Gatesy J. 2002. Is morphology still relevant? In *Molecular systematics and evolution: theory and practice* (DeSalle R, Giribet G & Wheeler W, eds.). Basel: Birkhäuser Verlag, pp. 163-174.
- Baldauf SL & Palmer JD. 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.
- Barghoorn ES & Tyler SA. 1965. Microorganisms from the Gunflint Chert. *Science* 147: 563-577.
- Bateman RM. 1996. Non-floral homoplasy and evolutionary scenarios in living and fossil land-plants. In *Homoplasy and the evolutionary process* (Sanderson SJ & Hufford L, eds.). London: Academic Press, pp. 91-130.
- Bateman RM, Crane PR, DiMichele WA, Kenrick P, Rowe NP & Speck T. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 263-292.
- Bateman RM & DiMichele WA. 1994. Saltational evolution of form in vascular plants: a neoGoldschmidtian synthesis. In *Shape and form in plants and fungi* (Ingram DS & Hudson A, eds.). London: The Linnean Society of London, Academic Press, pp. 63-100.
- Bateman RM & DiMichele WA. 2002. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited. In *Developmental genetics and plant evolution* (Cronk QCB, Bateman RM & Hawkins JA, eds.). London: Taylor & Francis, pp. 109-159.
- Beck CB, Schmid R & Rothwell GW. 1982. Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. *The Botanical Review* 48: 691-815.
- Berbee ML & Taylor JW. 1993. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Canadian Journal of Botany* 71: 1114-1127.
- Berbee ML & Taylor JW. 2001. Fungal molecular evolution: gene trees and geologic time. In *Systematics and Evolution, Part B, The Mycota VII* (McLaughlin DJ, MacLaughlin EG & Lemke PA, eds.). Berlin: Springer Verlag, pp. 229-245.
- Berner, R.A. 1998. Sensitivity of Phanerozoic atmospheric CO₂ to paleogeographically induced changes in land temperature and surface runoff. In *Tectonic boundary conditions for climatic reconstructions* (Crowley TJ & Burke KC, eds.), Oxford: Oxford University Press, pp. 251-261.
- Bierhorst DW. 1971. *Morphology of vascular plants*. New York: Macmillan.
- Bocherens H, Friis EM, Mariotti A & Pedersen KJ. 1994. Carbon isotopic abundance in Mesozoic and Cenozoic fossil plants: palaeoecological interpretations. *Lethaia* 26: 347-358.
- Bowe LM, Coat G & dePamphilis CW. 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* 97: 4092-4097.
- Briggs D & Walters SM. 1997. *Plant variation and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Briggs JC. 1995. *Global biogeography*. Amsterdam: Elsevier Science.
- Brocks JJ, Logan GA, Buick R & Summons RE. 1999. Archaean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. *Science* 285: 1033-1036.
- Brown TA & Brown KA. 1994. Ancient DNA: using molecular biology to explore the past. *BioEssays* 16: 719-726.
- Butterfield NJ. 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 NJ. 2001. Ecology and evolution of Cambrian plankton. In *The ecology of the Cambrian radiation* (Zhuravlev AY & Riding R, eds.). New York: Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, pp. 200-216.
- Butterfield NJ, Knoll AH & Swett K. 1988. Exceptional preservation of fossils in Upper Proterozoic shale. *Nature* 334: 424-426.
- Cain ML, Milligan G & Strand AE. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1218.
- Cavalier-Smith T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews* 73: 203-266.
- Cavalier-Smith T. 2001. What are fungi? In *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution* (McLaughlin DJ, McLaughlin EG & Lemke PA, eds.). Berlin: Springer Verlag, pp. 2-37.
- Cerling TE, Wang Y & Quade J. 1993. Global ecological changes in the late Miocene: expansion of C₄ ecosystems. *Nature* 361: 345-347.
- Chaw SM, Parkinson CL, Cheng Y, Vincent TM & Palmer JD. 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 YL, Kuhlman P & Palmer JS. 1998. Explosive invasion of plant mitochondria by a group I intron. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 14244-14249.
- Condie KC & Sloan RE. 1998. *Origin and evolution of Earth*. New Jersey: Prentice Hall.
- Crane PR, Friis EM & Pedersen KR. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Crowley TJ & North GR. 1991. *Paleoclimatology*. Oxford: Oxford University Press.
- De Leeuw JW, Frewin NL, Van Bergen PV & Collinson ME. 1995. Organic carbon as a palaeoenvironmental indicator in the marine realm. In *Marine Palaeoenvironmental analysis from fossils* (Bosence DWJ & Allison PA, eds.). London: Geological Society Press, pp. 43-71.
- Delwiche CF. 1999. Tracing the thread of plastid diversity through the tapestry of life. *The American Naturalist* 154: 164-177.
- Delwiche CF, Karol KG & Cimino MT. 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.
- Dick MW. 2001. The Peronosporomycetes. In *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution* (McLaughlin DJ, McLaughlin EG & Lemke PA, eds.). Berlin: Springer Verlag, pp. 39-72.
- DiMichele WA & Bateman RM. 1996. Plant palaeoecology and evolutionary inference: two examples from the Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 223-247.
- DiMichele WA, Stein WW & Bateman RM. 2001. Ecological sorting of vascular plant classes during the Paleozoic evolutionary radiations. In *Evolutionary palaeoecology: the ecological context of macroevolutionary change* (Allmon WD & Bottjer DJ, eds.). New York: Columbia University Press, pp. 285-335.
- Doyle JA, Donoghue MJ & Zimmer EA. 1994. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 419-450.
- 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 G & Walker DA. 1983. C3, C4: mechanisms, and cellular and environmental regulation of photosynthesis. Oxford: Blackwell Scientific.
- Eerola T. 2001. Climate change at the Neoproterozoic-Cambrian transition. In *The ecology of the Cambrian radiation* (Zhuravlev AY & Riding R, eds.). New York: Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, pp. 90-106.
- Ehrendorfer F. 1994. Spermatophyta. In *Tratado de Botánica* (Strasburger E, Nol, F Schenck H & Schimper AFV, eds.). Barcelona: Omega.
- Eldredge, N. 1995. *Reinventing Darwin: the great evolutionary debate*. London: Weidenfeld and Nicholson.
- Esser K & Lemke PA. 2001. *The Mycota. A comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research*. 12 vols. Berlin: Springer.
- Fedoroff N. 2001. Transposons and genome evolution in plants. In *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins* (Ayala FJ, Fitch WM & Clegg MT, eds.). Washington: National Academic Press, pp. 167-186.
- Friedman WE. 1992. Double fertilization in nonflowering seed plants. *International Reviews of Cytology* 140: 319-355.
- Friedman WE. 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 WE. 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 WE. 1996. Biology and evolution of the Gnetales. *International Journal of Plant Sciences* 157: 1-220.
- Friedman WE. 2001a. Comparative embryology of basal angiosperms. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 14-20.
- Friedman WE. 2001b. Perspective: the origin of flowering plants and their reproductive biology. A tale of two phylogenies. *Evolution* 55: 217-231.
- Friedman WE. 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 WE & Carmichael JS. 1998. Heterochrony and developmental innovation: evolution of female gametophyte ontogeny in *Gnetum*, a highly apomorphic seed plant. *Evolution* 52: 1016-1030.
- Friedman WE & Floyd SK. 2001. The origin of flowering plants and their reproductive biology. A tale of two phylogenies. *Evolution* 55: 217-231.
- Fröhlich MW & Parker DS. 2000. The mostly male theory of flower evolutionary origins: from genes to fossils. *Systematic Botany* 25: 155-170.
- Gallardo R, Domínguez E & Muñoz JM. 1993. The heterochronic origin of the cleistogamous flower in *Astragalus cymbicarpos* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 80: 814-823.
- Gaut BS, Le Thierry M, Peek AS & Sawkins MC. 2001. Maize as a model for the evolution of plant nuclear

- genomes. In *Variation and evolution in plants and microorganisms. Toward a new synthesis 50 years after Stebbins* (Ayala FJ, Fitch WM & Clegg MT, eds.). Washington: National Academic Press, pp. 187-210.
- Gensel PG & Edwards D. 2001. Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives. *Critical Moments & Perspectives in Paleobiology and Earth history*. New York: Columbia University Press.
- Givnish TJ. 2001. The rise and fall of plant species: a population biologist's perspective. *American Journal of Botany* 88: 1928-1934.
- Golenberg EM, Giannasi DE, Clegg MT, Smiley CJ, Durbin M, Henderson D & Zurawski G. 1990. Chloroplast DNA sequence from a Miocene *Magnolia* species. *Nature* 344: 656-658.
- Goloubinoff P, Pääbo S & Wilson AC. 1993. Evolution of maize inferred from sequence diversity of an *adh2* gene segment from archaeological specimens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90: 1997-2001.
- Gould SJ. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press, Massachusetts.
- Graham LE & Wilcox LW. 2000. *Algae*. Upper Saddle River: Prentice Hall.
- Grotzinger JP & Knoll AH. 1999. Stromatolites in Precambrian carbonates: evolutionary mileposts or environmental dipsticks? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 27: 313-358.
- Hedderson TA, Chapman RL & Cox CJ. 1998. The origins and diversification of land plants; new evidence from molecular data. In *Bryology for the twenty-first century* (Bates JW, Ashton NW & Duckett JG, eds.). Leeds: Maney & The British Bryological Society, pp. 65-77.
- Herrera CM. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- Herrera CM. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In *Plant-animal interactions. An evolutionary approach* (Herrera CM & Pellmyr O, eds.). Oxford: Blackwell Science, pp. 185-208.
- Herrman B. & Hummel S. 1994. Introduction. In *Ancient DNA* (Herrman B & Hummel S, eds.). Berlin: Springer Verlag, pp. 1-13.
- Hey J. 2001. The mind of the species problem. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 326-329.
- Hollingsworth PM, Bateman RM & Gornall RJ. 1999. *Molecular systematics and plant evolution*. London: Taylor & Francis.
- Hufford L. 1996. Ontogenetic evolution, clade diversification, and homoplasy. In *Homoplasy. The recurrence of similarity in evolution* (Sanderson MJ & Hufford L, eds.). San Diego: Academic Press, pp. 271-301.
- Jones M & Brown TA. 2000. Agricultural origins: the evidence of modern and ancient DNA. *The Holocene* 10: 769-777.
- Jones TP & Chaloner WG. 1991. Fossil charcoal, its recognition and palaeoatmosphere significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (Global and Planetary Change Section) 97: 35-50.
- Karhu JA & Holland HD. 1996. Carbon isotopes and the rise of atmospheric oxygen. *Geology* 24: 867-870.
- Karol KG, McCourt RM, Cimino MT & Delwiche CF. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* 294: 2352-2353.
- Kellogg EA. 2002. Are macroevolution and microevolution qualitatively different? Evidence from Poaceae and other families. In *Developmental genetics and plant evolution* (Cronk QCB, Bateman RM & Hawkins JA, eds.). London: Taylor & Francis, pp. 70-84.
- Kenrick P & Crane PR. 1997a. *The origin and early diversification of land plants*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Kenrick P & Crane PR. 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. In *Plants invade the land. Evolutionary and environmental consequences* (Gensel PG & Edwards D, eds.). New York: Columbia University Press, pp. 52-82.
- Knoll AH. 1985. Patterns of evolution in the Archean and Proterozoic eons. *Palaeobiology* 11: 53-64.
- Knoll AH. 1992. The early evolution of eukaryotes: a geological perspective. *Science* 256: 622-627.
- Knoll AH & Lipps JH. 1993. Evolutionary history of prokaryotes and protists. In *Fossil prokaryotes and protists* (Lipps JH, ed.). Boston: Blackwell, pp. 19-31.
- Köhler S, Delwiche CF, Denny PW, Tilney LG, Webster P, Wilson RJM, Palmer JS & Roos DS. 1997. A plastid of probable green algal origin in apicomplexan parasites. *Science* 275: 1485-1489.
- Kranz HD, Miks D, Siegler ML, Capesius I, Sensen CW & Huss VAR. 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.
- Labandeira CC. 1998. The role of insects in late Jurassic to middle Cretaceous ecosystems. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 14: 105-124.
- Labandeira CC. 2002. The history of associations between plants and animals. In *Plant-animal interactions. An evolutionary approach* (Herrera C & Pellmyr O, eds.). Oxford: Blackwell, pp. 26-74.

- Labandeira CC, Dilcher DL, Davis DR & Wagner DL. 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.
- Lang DF, Gray MW & Burger G. 1999. Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes. *Annual Review of Genetics* 33: 351-397.
- Leitsch CEW, Kowallik KW & 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.
- Li P & Johnston MO. 2000. Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century. *The Botanical Review* 66: 57-88.
- Maden AR, Whittier DP, Garbary DJ & Renzaglia KS. 1997. Ultrastructure of the spermatozoid of *Lycopodiella lateralis* (Lycopodiaceae). *Canadian Journal of Botany* 75: 1728-1738.
- Margulis L & Dolan F. 2002. *Early life: evolution on the Precambrian Earth*. Boston: Jones and Bartlett Publishers.
- Margulis L & Schwartz KV. 1998. *Five kingdoms. An illustrated guide to the phyla of life on Earth*. New York: Freeman and Company.
- 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.
- McElwain JC, Beerling DJ & Woodward FI. 1999. Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science* 285: 1386-1390.
- McLellan T, Shephard HL & Ainsworth C. 2002. Identification of genes involved in evolutionary diversification of leaf morphology. In *Developmental genetics and plant evolution* (Cronk QCB, Bateman RM & Hawkins JA, eds.). London: Taylor & Francis, pp. 315-329.
- Mojzsis SJ, Arrhenius KD, McKeegan TM, Harrison TM, Nutman AP & Friend GRL. 1996. Evidence for early life on Earth before 3800 millions years ago. *Nature* 384: 55-59.
- Niklas KJ. 1997. *The evolutionary biology of plants*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Niklas KJ, Tiffney BH & Knoll AH. 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- Nisbet EG & Sleep NH. 2001. The habit and nature of early life. *Nature* 409: 1083-1091.
- Nguyen Tu TT, 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 RP & Brown T. 1996. Remarkable preservation of biomolecules in ancient radish seeds. *Nature* 263: 541-547.
- Ohad N, Yadegari R, Margossian L, Hannon M, Michaeli D, Harada JJ, Goldberg RB & Fischer RL. 1999. Mutations in *FIE*, a WD polycomb group gene, allow endosperm development without fertilization. *Plant Cell* 11: 1945-1952.
- Orban I, Bouharmont J. 1998. Megagametophyte development of *Nymphaea nouchali* Burm. f. (Nymphaeaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 126: 339-348.
- Palmer JD. 2000. A single birth of all plastids? *Nature* 405: 32-33.
- Palmer JD, Adams KL, Cho Y, Parkinson CL, Qiu YL & 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 of the United States of America* 97: 6960-6966.
- Palmer JD & Delwiche CF. 1998. The origin and evolution of plastids and their genomes. In *Molecular systematics of plants II. DNA sequences* (Soltis DE, Soltis PS & Doyle JJ, eds.). Norwell: Kluwer Academic Publishers, pp. 375-409.
- Poinar JrGO, Höss M, Bada G & Pääbo S. 1996. Amino acid racemization and the preservation of ancient DNA. *Science* 272: 864-866.
- Pryer KM, Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Wolf PG, Hunt JS & Sipes SD. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- Qiu Y-L, Lee J, Bernasconi-Quadroni F, Soltis DE, Soltis P, Zanis M, Zimmer EA, Chen Z, Savolainen V & Chase MW. 1999. The earliest angiosperms. *Nature* 402: 404-407.
- Ramussen R. 2000. Filamentous microfossils in a 3,235 million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit. *Nature* 405: 676-679.
- Rieseberg LH & Burke JM. 2001. The biological reality of species: gene flow, selection and collective evolution. *Taxon* 50: 47-67.
- Rieseberg LH, Sinervo B, Linder CR, Ungerer MC & Arias DM. 1996. Role of gene interactions in hybrid speciation: evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272: 741-744.
- Rothwell GW. 1987. The role of development in plant phylogeny: a paleobotanical perspective. *Review of Palaeobotany and Palynology* 50: 97-114.
- Rudall PJ & Buzgo M. 2002. Evolutionary history of the monocot leaf. In *Developmental genetics and plant evolution* (Cronk QCB, Bateman RM & Hawkins JA, eds.). London: Taylor & Francis, pp. 431-458.
- Runnegar B. 1994. Discovery of megascopic fossils resembling *Grypania spiralis* in 2.1 Ga old banded iron

- formations in Northern Michigan. In *Early Life on Earth* (Bengston S, ed.). New York: Columbia University Press.
- Rydin C, Källersjö M & Friist EM. 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.
- Sakai AK, Wagner WL, Ferguson DM & Herbst DR. 1995. Biogeographical and ecological correlations of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- Sanderson MJ & Hufford L. 1996. Homoplasy. The recurrence of similarity in evolution. San Diego: Academic Press.
- Schaal BA & Olsen K M. 2001. Gene genealogies and population variation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 7024-7029.
- Shaw J & Goffinet B (eds.) 2000. *Bryophyte biology*. New York: Cambridge University Press.
- Schneider H, Pryer KM, Smith AR & Wolf PG. 2002. Evolution of vascular plant body plans: a phylogenetic perspective. In *Developmental genetics and plant evolution* (Cronk QCB, Bateman RM & Hawkins JA, eds.). London: Taylor & Francis, pp. 330-364.
- Schopf JM. 1993. Microfossils of the early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260: 640-650.
- Schopf JW. 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 JW. 1999. Cradle of life. The discovery of Earth's earliest fossils. New York: Princeton University Press.
- Shou-Gang H & Gensel PG. 2001. The Posongchong floral assemblages of southeastern Yunnan, China. Diversity and disparity in early Devonian plant assemblages. In *Plants invade the land. Evolutionary and environmental consequences* (Gensel PG & Edwards D, eds.). New York: Columbia University Press, pp. 103-119.
- Sidow A & Thomas W. 1994. A molecular evolutionary framework for eukaryotic model organisms. *Current Biology* 4: 596-603.
- Singh RS & Krimbas CB. 2000. *Evolutionary genetics: from molecules to morphology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Soltis P, Soltis D & Smiley CJ. 1992. An *rbcL* sequence from a Miocene *Taxodium* (Bald Cypress). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89: 449-451.
- Soltis DS, Soltis P, & Zanis MJ. 2002. The evolution of gymnosperms redrawn by phytochrome genes: the Gnetales appear at the base of the gymnosperms. *Journal of Molecular Evolution* 54: 715-724.
- Stevens PF. 2000. Botanical systematics 1950-2000: change, progress, or both?. *Taxon* 49: 635-659.
- Stewart WN & Rothwell GW. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stiller JW & Hall BD. 1997. The origin of red algae: implications for plastid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 4520-4525.
- Strother P. 2000. Cryptospores: the origin and early evolution of the terrestrial flora. *The Paleontological Society Papers* 6: 3-20.
- Summons RE, Jahnke LL, Hope JM & Logan GA. 1999. 2-methylhopanoids as biomarkers for cyanobacteria oxygenic photosynthesis. *Nature* 49: 554-557.
- Taylor TN & Taylor EL. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Englewood Cliffs: Prentice Hall.
- Tegelaar EW, Hollman G, Van de Vegt P, De Leeuw JW & Hollowat PJ. 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.
- Thorness PE & Fox TD. 1990. Escape of DNA from mitochondria to the nucleus in *Saccharomyces cerevisiae*. *Nature* 346: 376-379.
- Valentine JW. 2000. Two genomic paths to the evolution of complexity in body plans. *Paleobiology* 26: 513-519.
- Van Bergen PV. 1999. Pyrolysis and chemolysis of fossil plant remains: applications to palaeobotany. In *Fossil Plants and Spores* (Jones TP & Rowe NP, eds.). London: The Geological Society, pp. 143-149.
- Vaughn JC, Mason MT, Sper-Whitis GL, Kuhlman P & Palmer JD. 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.
- Wheeler QD & Meier R. 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press.
- Williams JH & Friedman WE. 2002. Identification of diploid endosperm in an early angiosperm lineage. *Nature* 415, 522-526.
- Willis KJ & McElwain JC. 2002. *The evolution of plants*. Oxford: Oxford University Press.
- Zander RH. 1993. *Genera of the Pottiaceae: mosses of harsh environments*. New York: Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences, N° 32.
- Zanis MJ, Soltis DE, Soltis PS, Mathews S & Donogue MJ. 2002. The root of angiosperms revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99: 6848-6853.