

MACROEVOLUCIÓN EN PLANTAS VASCULARES

José S. CARRIÓN y Juan GUERRA

RESUMEN. *Macroevolución en plantas vasculares.* Se revisan los sistemas jerarquizados de evolución vegetal, desde una perspectiva paleoecológica y con énfasis en los controles del nivel superior para las plantas vasculares. Este nivel supone la existencia de breves episodios de intensa radiación, seguidos por largas fases de estabilización y declive taxonómico. El registro fósil sugiere que no han existido extinciones masivas entre las plantas terrestres, en el sentido en que ésta expresión se emplea para la evolución de animales, es decir, la existencia de fuertes pérdidas de biodiversidad en períodos breves de tiempo geológico comparados con la vida media de las especies. Durante los episodios de estrés ambiental, las plantas han reaccionado haciendo valer sus capacidades de migración, recolonización, desplazamiento competitivo y, en suma, reorganizando la estructura ecológica o fitogeográfica. A un nivel taxonómico elevado, la mayoría de los grandes grupos exhiben un importante componente de supervivencia (fósiles vivientes). El único estrés al que no han podido escapar parece haber sido el de tipo abiótico y extrínseco que supone el incremento atmosférico del dióxido de carbono durante los eventos de superpluma asociados a las pulsaciones tectónicas. De entre éstas, aquellas constatables para el Ordovícico Medio-Silúrico (460-430 Ma), Devónico Medio-Carbonífero Inferior (375-350 Ma), Jurásico (150 Ma) y Cretácico Inferior (120-80 Ma), se correlacionan con fases de incremento rápido en la especiación y con la aparición de nuevos proyectos reproductores, a saber embriófitos, espermatófitos, gimnospermas actuales y angiospermas respectivamente. El artículo concluye considerando las opciones dialécticas de la radiación difusiva frente a la hipótesis adaptacionista, el papel de la preadaptación y la evolución de la complejidad.

Palabras clave. Evolución, paleobotánica, paleoecología, plantas terrestres, extinciones masivas, preadaptación, pulsaciones tectónicas.

ABSTRACT. *Macroevolution in vascular plants.* Here we review hierarchical, evolutionary model systems for vascular plants from a palaeoecological perspective, with emphasis in the controls for the highest tier. This involves the existence of rapid events of radiation, followed by enduring phases of stabilization and taxonomic declining. The fossil record fails to recognize mass extinctions among terrestrial plants, at least in the sense adopted for the evolution of animals, namely, short periods of geological time involving strong losses of biodiversity if compared with average lifetimes of the extinct species. During stages of environmental stress, the vascular plants have exploited their capabilities to migration, recolonization, and competitive displacement; shortly, reorganization of the ecological and fitogeographic structure. At high taxonomic levels, most groups exhibit persistence, inertia, and survival rather than extinction, demonstrably through the existence of a number of living fossils among the main clades. The only environmental factor to which plants could not escape was extrinsic abiotic stress in the form of increasing atmospheric CO₂ during superplumes associated to tectonics pulsations. In fact, those dated at the Mid-Ordovician to Silurian (460- 430 Ma), Mid-Devonian to Lower Carboniferous (375-350 Ma), Jurassic (150 Ma), and Lower Cretaceous (120-80 Ma), correlate with phases of rapid speciation within the principal reproductive groups, namely embriophytes, seed plants, gymnosperms, and angiosperms respectively. We conclude

discussing related issues of palaeoecological concern, such as diffusive *versus* adaptive hypotheses of radiation, the role of preadaptation in plant evolution, and the long-term patterns of complexity.-

Key words. Evolution, palaeobotany, palaeoecology, land plants, mass extinctions, preadaptation, pulsation tectonics.

INTRODUCCIÓN

Existen condicionantes históricos y hasta razones culturales para explicar por qué la mayoría de los libros y revisiones sobre la estructura de la teoría evolutiva se basan en el registro fósil y viviente de animales (Gould 2002). Este zoocentrismo es particularmente pronunciado en un contexto macroevolutivo, siendo muy raras las excepciones (Stebbins, 1974; Grant, 1963, 1971; Chaloner, 1970; Banks, 1970; Knoll & Niklas, 1987; Niklas *et al.*, 1983; Niklas, 1997; Willis & McElwain, 2002).

Dicho ésto, cabe resaltar que el registro fósil de plantas terrestres y otros organismos fotosintéticos es amplísimo y proporciona una visión idénticamente fascinante de los procesos evolutivos. Los primeros fotosintetizadores proceden de capas datadas del Arqueano Inferior de Australia, Sudáfrica y Swazilandia, en torno a los 3500 millones de años (Ma) (Schopf, 1994) y todo parece indicar que los primeros eucariotas tienen una afinidad vegetal indiscutible, resultando clasificables entre las algas rojas y verdes (Knoll, 1992; Butterfield *et al.*, 1994). Las plantas colonizaron los ambientes terrestres como muy tarde en el Silúrico, hace unos 415 Ma, y en unos 75 Ma habían evolucionado desde formas rastreras

arbusculares hasta árboles de más de 60 m de altura (Gensel & Edwards, 2001). Las primeras plantas con semillas aparecen ya hace unos 380 Ma, mientras las angiospermas retrasan su aparición hasta hace unos 140 Ma (Labandeira, 2002). Esta particular diacronía de la evolución vegetal obliga a un planteamiento propio de los mecanismos y controles implicados, especialmente si las observaciones se contextualizan en un sistema jerarquizado al estilo de Eldredge (1995), Bennett (1997) o Gould (1986) (tabs. 1 y 2).

Durante la última década, se observa en la literatura pertinente una inclinación hacia la búsqueda de modelos cuya pretensión es explicar las pautas de macroevolución desde una perspectiva paleoecológica que resulte coherente con los avances en biología molecular y genética del desarrollo, sin olvidar la ecofisiología. Este artículo revisará críticamente esas investigaciones con énfasis en las plantas vasculares, las únicas con un registro fósil suficientemente abundante para satisfacer los protocolos matemáticos que se requieren para esa tarea.

Planteamiento: del gradualismo filético a los modelos jerarquizados del puntuacionismo

En el gradualismo filético, las especies vendrían a representar fases dentro de un

Nivel	Causa	Proceso evolutivo
Primero	Competencia	Eventos en el tiempo ecológico
Segundo	Cambio climático	Eventos puntuados de especiación
Tercero	Extinción en masa	Desaparición y reemplazamiento de especies

Tabla 1. Jerarquía temporal de los procesos que controlan el cambio evolutivo de acuerdo con el registro geológico. Adaptado de Gould (1985). *Temporal hierarchy of processes controlling evolutionary change according to the geological record. Adapted from Gould (1985).*

continuum de cambio gradual y las interacciones ecológicas que percibimos serían la fuerza primaria de la macroevolución. El gradualismo filético suele asociarse pictóricamente al famoso árbol de diversidad y complejidad morfológica crecientes, única figura del libro de Darwin (1859). Es inherente a esta teoría la asunción de que el ecosistema actual es el más diversificado y morfológicamente adaptado de todo el tiempo geológico.

El gradualismo filético constituye también el eje dialéctico de la “teoría sintética moderna” o “síntesis moderna” de la evolución, que tiene sus raíces en la publicación más o menos simultánea de los libros de Dobzhansky (1937), Mayr (1942) y Simpson (1944) y se incorpora a la evolución vegetal por Stebbins (1950). Se asume en la *Síntesis* que la evolución gradual puede ser explicada en términos de pequeños cambios genéticos (mutaciones) y recombinación, y que la ordenación de esta variación genética por selección natural, así como los fenómenos evolutivos observados, particularmente los procesos macroevolutivos

y la especiación, pueden ser explicados de forma consistente con los mecanismos genéticos conocidos que operan a nivel de poblaciones. La macroevolución es considerada, pues, como un problema de transformación a gran escala de caracteres fenotípicos.

Es indiscutible que la teoría sintética es un *corpus* de pensamiento que se enfrenta de forma unitaria a las complejidades de la evolución. Como hace cualquier buena teoría, intenta caracterizar el fenómeno en su totalidad y explicarlo en los términos más simples que parezcan apropiados y efectivos. Es cuestionable, en cualquier caso, si el precio de la simplificación no ha sido demasiado caro (Gould, 1997). La inclinación al reduccionismo es bastante general entre los neodarwinistas y se expresa en la primacía con la que el gen se sitúa en la escala jerárquica de la teoría. Estos aparecen como entidades atomísticas, particuladas, cuya historicidad nunca ha sido mejor apreciada que en la visión de Dawkins (1979) de los genes como potencialmente inmortales.

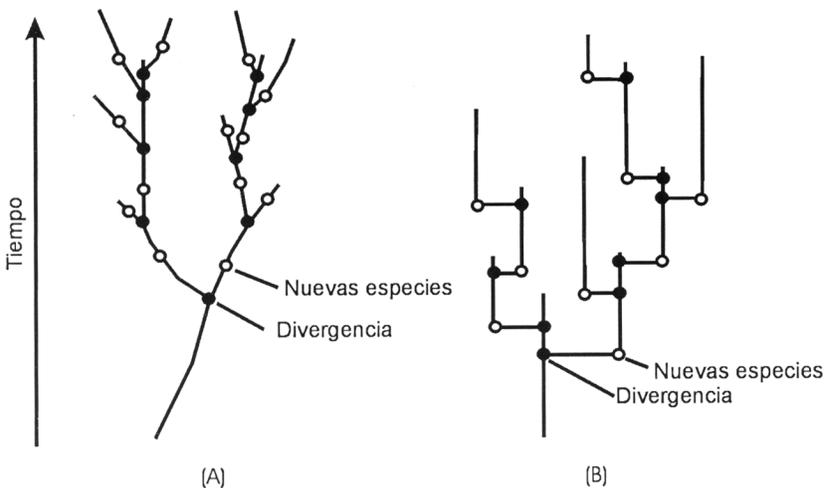


Figura 1. Especiación por divergencia gradual (A), comparada con la pauta que sugiere el modelo de los equilibrios puntuados (B). *Speciation by gradual divergence (A) as compared with the pattern suggested by the punctuated equilibria.*

En una posición dialéctica aparentemente irreconciliable, el modelo de los equilibrios puntuados o intermitentes (Eldredge, 1971; Eldredge & Gould, 1972) se basa en la observación de que el registro geológico no indica una secuencia continua de especies intermedias entre las formas más conocidas, tal y como sería esperable si el gradualismo filético fuera el procedimiento por el que actúa la especiación. Al contrario, habría largos períodos con escaso cambio morfológico, seguidos por etapas relativamente rápidas de especiación (fig. 1).

Históricamente, esta pauta de especiación abrupta en el registro geológico había sido atribuida a las lagunas del registro fósil. Eldredge y Gould, como muchos otros después (Vrba & Eldredge, 1984; Vrba, 1995; Bateman & DiMichele, 1994; Bennett, 1997), argumentaron que esta asunción es completamente incorrecta y que dichas lagunas representan períodos de rápida especiación. El

modelo vendría a ser como una línea filética que estaría normalmente en estasis, pero que llegaría a romperse sólo por eventos rápidos y episódicos de especiación.

Tanto los modelos estrictamente puntuacionistas como el de los pulsos renovadores (Vrba, 1995) (fig. 2), incorporan finalmente la sugerencia de que las extinciones en masa serían las fuerzas que, episódicamente, inducirían los eventos de especiación rápida. Las extinciones limpiarían parte de la evolución acumulada de algunos linajes y permitirían a algunas ramas evolucionar con rapidez para rellenar los nichos desocupados. De este modo, el tiempo evolutivo se encontraría jerarquizado en tres niveles, el superior de los cuales, la extinción masiva, representaría el control definitivo del cambio observado a través del tiempo geológico (tab. 1).

En este punto cabe señalar la importante contribución de S.M. Stanley (1979) al definitivo arranque de las modernas

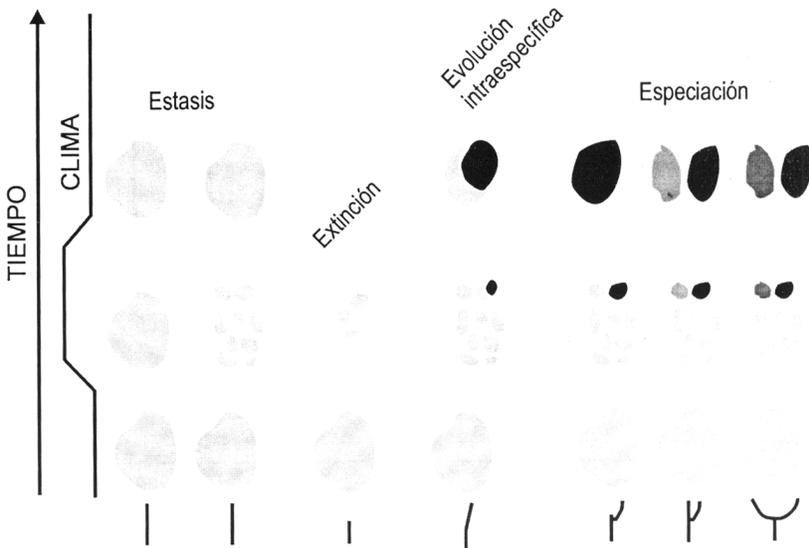


Figura 2. Respuestas alternativas de las especies al cambio climático, según Vrba (1995). Las zonas manchadas indican áreas de distribución. Debajo de cada respuesta se representan árboles filogenéticos simplificados. *Alternative responses of species to climatic change, according to Vrba (1995).*

“heterodoxias macroevolutivas”. La obra de este autor representa un hito al proponer un modelo de evolución orgánica que integra apropiadamente sistemas ecológicos, cambios climáticos continentales, variación de la temperatura y anoxia en el medio oceánico, estacionalidad, continentalidad, tectónica, vulcanismo, ciclicidad orbital e impactos extraterrestres. Por primera vez, un tratado sobre evolución (Stanley 1979) revela las enormes inestabilidades que tienen lugar episódicamente en el sistema geosfera-biosfera.

¿Hay extinciones masivas entre las plantas vasculares?

Las denominadas extinciones masivas de grupos animales representan uno de los tópicos científicos más populares en la literatura paleontológica de la última década (Agustí, 1996; Alvarez, 2001). La expresión hace referencia a la existencia de intervalos relativamente cortos de tiempo geológico, durante los cuales tiene lugar una extinción de un porcentaje importante de taxa con diversidad elevada y distribución geográfica amplia (Jablonski, 2000). En otras palabras, las pérdidas de biodiversidad son rápidas en comparación con la vida media de los taxa afectados (Sepkoski, 1986). Respecto a las causas, la verdad es que se han vertido numerosos puntos de vista, incluyendo la intervención de elementos extraterrestres, como impactos de meteoritos, tormentas

producidas por cometas o radiación desde supernovas (Álvarez *et al.*, 1980; Hallam & Wignall, 1997), glaciaciones (Stanley, 1988), vulcanismo masivo (McElwain *et al.*, 1999), reducción de la salinidad o del oxígeno oceánico (Kennett & Stott, 1995), variaciones en los niveles marinos (Hallam, 1994), etc. Por la fenomenología descrita, parece difícil que exista una causa única para todas las extinciones masivas, comprendiendo las cinco principales del registro marino y las tres o cuatro que muestran pautas similares entre las faunas terrestres (Willis & McElwain, 2002) (fig. 3).

Pero el dilema esencial es que los vuelcos taxonómicos asociados a una extinción masiva no se observan, en ningún caso, en el registro fósil de plantas terrestres (fig. 3). Sobre la primera gran crisis, que ocurrió hace unos 443 Ma, a finales del Ordovícico, y afectó al 12% de las familias y al 96% de las especies marinas (Brenchley, 1990), no hay posibilidad de comparación, porque las primeras evidencias fragmentarias de vida embriofítica tienen lugar precisamente en ese momento (Niklas, 1997). La segunda extinción tuvo lugar hace unos 364 Ma, en la transición Frasnense-Fameniense del período Devónico. Este evento produjo una reducción del 14% a nivel de familias, del 60% a nivel de especies marinas de agua profunda y del 95% en las especies de aguas superficiales (McGhee, 1996). Estos cálculos incluyen los recuentos de algas bentónicas y fitoplancton. Sin embargo, el registro de plantas indica sólo

Nivel	Periodicidad	Causa	Proceso evolutivo
Primero	—————	Selección natural	Cambio microevolutivo dentro de las especies
Segundo	20.000-100.000 años	Cambio orbital	Disrupción de comunidades y pérdida de cambio acumulado
Tercero	—————	Aislamiento	Especiación
Cuarto	~ 26 Ma	Extinción en masa	Desaparición y reemplazamiento de especies

Tabla 2. Jerarquía temporal de los procesos que controlan el cambio evolutivo de acuerdo con el registro geológico. Bennett (1990, 1997). *Temporal hierarchy of processes controlling evolutionary change according to the geological record. Bennett (1990, 1997).*

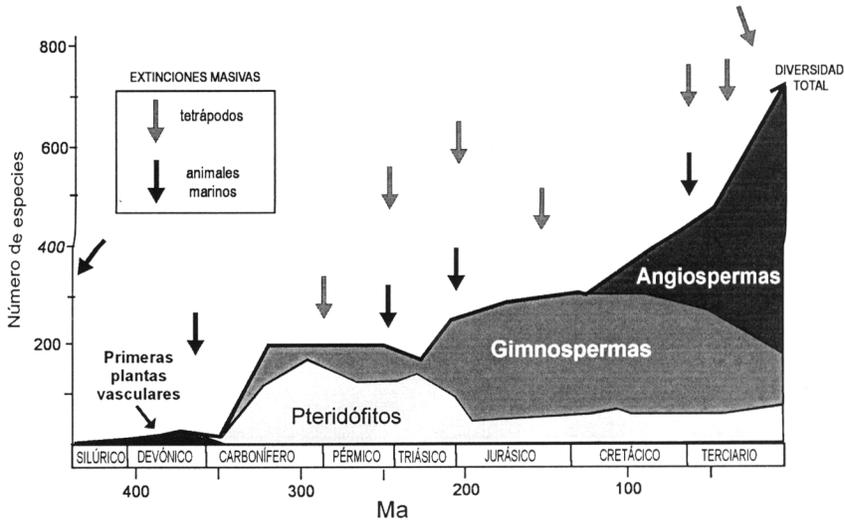


Figura 3. Variación de la diversidad de los grupos de plantas vasculares a lo largo del tiempo geológico y su relación con las extinciones masivas de fauna marina y tetrápodos terrestres. Adaptado de Niklas *et al.* (1983), Niklas (1997) y Willis & McElwain (2002). *Variation of diversity in vascular plants through the geological time and its relationship with mass extinctions of marine fauna and terrestrial tetrapods. Adapted from Niklas et al. (1983), Niklas (1997) and Willis & McElwain (2002).*

una breve estabilización en la pauta de incremento de diversidad que tiene lugar a lo largo de todo el Devónico Superior. Curiosamente, este es un momento de especiación acelerada en muchos grupos vegetales, incluyendo licófitos, esfenófitos, helechos y progimnospermas (Taylor & Taylor, 1993). De hecho, es cuando se asientan las pautas edáficas y geomorfológicas para el establecimiento de los primeros bosques.

El episodio de finales del Pérmico (248 Ma), que afectó al 96% de todos los invertebrados marinos a nivel de especie (Erwin, 1993) y supone la mayor extinción en la historia de la biota, se constata en el registro vegetal por una reducción gradual de la diversidad y procesos de reemplazamiento florístico en algunas zonas (Willis & McElwain, 2002). La vegetación euroamericana de licófitos, esfenófitos, helechos, cordaites y pteridospermas fue sustituida en algunas

regiones por formaciones donde estos grupos se redujeron en favor de las cícadas, ginkgófitos, cicadeoídfitos y coníferas (Willis & McElwain, 2002) (fig. 4). El evento supuso una revegetación rápida de las áreas devastadas, como en Gondwana, donde las floras glosopteridáceas fueron inmediatamente reemplazadas por bosques de *Dicroidium* (Briggs, 1995). En otras palabras, después del Permo-Trías tuvo lugar una reorganización de la estructura ecológica con aparición de nuevas especies y cambios en la distribución de las ya existentes (Knoll & Niklas, 1987) (fig. 4), pero no una reducción catastrófica en la diversidad de fósiles. Los análisis de cambios en el nivel taxonómico indican que la diversidad de familias descendió en un 50% y que ello tuvo lugar a lo largo de un período de 25 millones de años.

El evento Triásico-Jurásico (206 Ma) es famoso por la extinción masiva de ammonites

Grupo	Género	Ma
Selaginellaceae	<i>Selaginella</i>	300
Lycopodiaceae	<i>Lycopodium</i>	325
Equisetaceae	<i>Equisetum</i>	280
Cycadales	<i>Cycas</i>	240
Ginkgoales	<i>Ginkgo biloba</i>	240
Taxaceae	<i>Taxus</i> (?)	214
Marattiaceae	<i>Marattia</i>	200
Matoniaceae	<i>Matonia</i>	200
Gnetales	<i>Welwitschia</i>	200
Gnetales	<i>Ephedra</i>	200
Cephalotaxaceae	<i>Cephalotaxus</i>	200
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia</i>	180
Schizaeaceae	<i>Schizaea</i>	180
Taxodiaceae	<i>Cunninghamia</i>	160
Araucariaceae	<i>Araucaria</i>	150
Pinaceae	<i>Pinus</i>	140
Taxodiaceae	<i>Metasequoia</i>	140
Osmundaceae	<i>Osmunda</i>	120
Platanaceae	<i>Platanus</i>	120
Winteraceae	<i>Takhtajania</i>	120
Chloranthaceae	<i>Chloranthus</i>	120
Magnoliaceae	<i>Magnolia</i>	120
Taxodiaceae	<i>Sequoia</i>	100
Fagaceae	<i>Nothofagus</i>	90
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	90
Betulaceae	<i>Betula</i>	87
Fagaceae	<i>Castanea</i>	87
Betulaceae	<i>Alnus</i>	87
Ulmaceae	<i>Ulmus</i>	80

Tabla 3. Ejemplos de géneros de plantas vasculares de persistencia particular en el registro fósil. Se muestran los millones de años (Ma) de existencia de formas morfológicamente similares al género actual (adaptado de Traverse 1988, Scott & Wing 1998 y Willis & McElwain 2002). *Genera of vascular plants of particular persistence in the fossil record.*

y vertebrados, así como una importante regresión en los ecosistemas arrecifales (Fowell *et al.*, 1994). Las secuencias polínicas y de macrorrestos son abundantes para este período y demuestran igualmente procesos de sustitución de floras, pero en este caso sólo en latitudes elevadas del Hemisferio Norte, donde tanto *Classopollis* como los ginkgófitos xerofíticos, llegaron a ser muy abundantes (Traverse, 1988). Se llame como se llame al posible evento vegetal, éste evidencia más algunos procesos regionalizados de “adaptación

en masa” a condiciones de mayor aridez, que una extinción de carácter global.

La quinta gran extinción ocurrió en el tránsito Cretácico-Terciario (K-T), hace unos 65 Ma, y produjo una reducción del 80% en los invertebrados marinos, la extinción de los dinosaurios y diversos grupos de reptiles, así como una drástica reducción en el número de especies de mamíferos (Osterbrock & Raven, 1988). Algunas secuencias sedimentarias han demostrado cambios florales asociados con la frontera K-T, durante la cual se extendieron

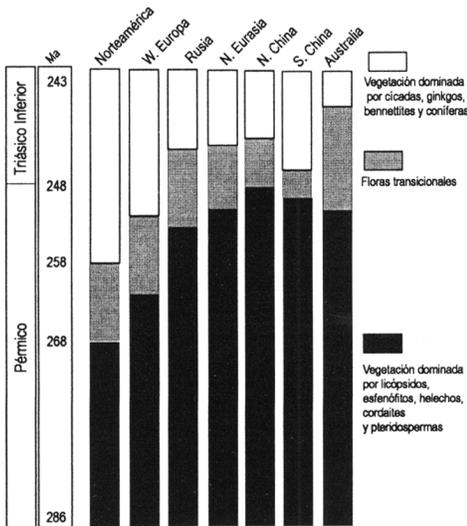


Figura 4. Reemplazamiento de la vegetación dominada por licófitos, esfenófitos, filicófitos, cordaites y pteridospermas por otra en la que los elementos dominantes son cicadaes, ginkgos, cicadeoidófitos y coníferas, durante el tránsito Pérmico-Triásico (256-242 Ma). Se observa una fase de transición, de unos 20 Ma, pero no hay evidencias de extinción en masa. Knoll (1984) y Willis & McElwain (2002). *Taxonomical turnover during the Permo-Trias transition.*

grupos de helechos oportunistas al tiempo que se constatan incrementos en la concentración de microcarbones (Saito *et al.*, 1986; Wolfe & Upchurch, 1987). En algunas regiones meridionales hay pocas dudas de una catástrofe ambiental asociada con intensos episodios de fuego (Spicer & Parrish, 1990). Sin embargo, la escala del trauma ecológico entre las plantas dista mucho de ser global. En principio, la vegetación del Cretácico Superior estaba ya casi totalmente dominada por las angiospermas, las cuales siguen mostrando su pauta de diversificación ininterrumpidamente hacia el Paleoceno (Jacobs *et al.*, 1999). Por otro lado, algunos modelos teóricos sugieren que la mayor parte de las especies preexistentes habrían soportado las condiciones climáticas que se

suponen novedosas para esta fase (Read & Francis, 1992).

Cabe preguntarse cuáles son los mecanismos que dirigen el nivel superior de la jerarquía evolutiva de Bennett (1997) o Gould (2002) para las plantas terrestres (tabs. 1 y 2). Porque el registro fósil sugiere inercia y resiliencia a nivel regional (fig. 5) y modificaciones en las pautas de distribución geográfica continental para cada uno de estos eventos, pero en ningún caso extinciones masivas. Es evidente que las plantas tienen una mayor capacidad que los animales para soportar los cambios ambientales drásticos, hecho que puede estar relacionado con la existencia de necesidades básicas más limitadas, potencial de la hibridación, la poliploidía, la evolución en mosaico, la dormancia y la reproducción asexual, persistencia de formas producidas por heterocronías y heterotopías, tolerancia a la perturbación durante el desarrollo, construcción corporal multimodular, control hormonal descentralizado, capacidades migratorias y menor sensibilidad al tamaño mínimo poblacional (Willis & McElwain, 2002). Todo ello explicaría la abundancia de “fósiles vivientes” entre los embriófitos (Traverse, 1988) (tab. 3).

Cronología de las radiaciones y papel de la interacción ecológica

Los paleontólogos parecen estar de acuerdo sobre la rapidez de la explosión cámbrica (530-525 Ma), durante la cual se originaron los principales tipos estructurales que representan la vida planetaria actual entre los animales, incluyendo al primer cordado, *Pikaia* (Sepkoski, 1986; Gould, 1989). Desde entonces, habrían acontecido expansiones y declives y, aunque las especies se han diversificado enormemente, también habrían resultado aniquiladas en las cinco grandes extinciones masivas (Butterfield, 2001). Además, aunque la diversidad específica moderna es considerable, todas las especies

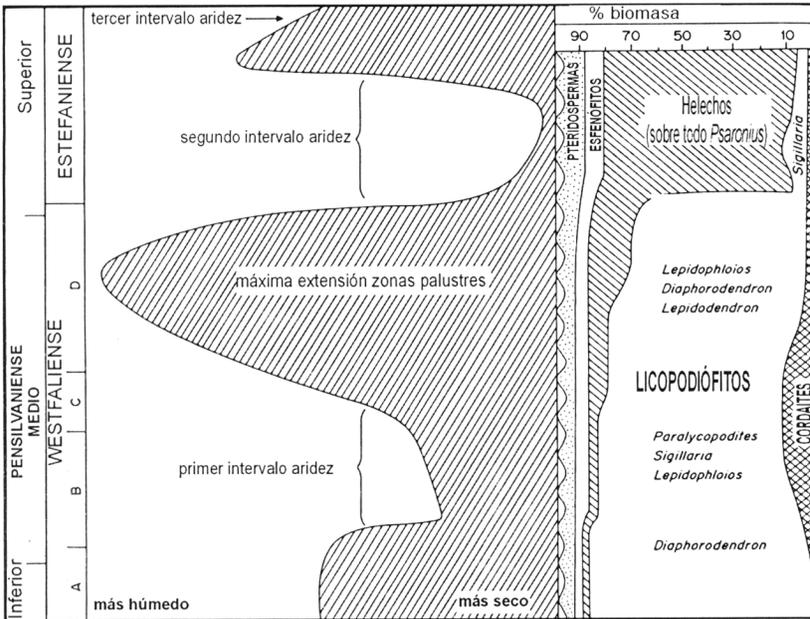


Figura 5. Relaciones paleoecológicas entre la abundancia de plantas vasculares y los cambios climáticos durante el Pensilvaniense de la Euroamérica húmeda. Phillips & Sheil (1997). *Paleoecological relationships between the abundance of vascular plants and climatic changes during the Pennsylvanian in humid Euramerica.*

actuales pertenecen a unos cuantos tipos estructurales de entre los treinta y tantos que aparecían en el Cámbrico (Zhuravlev & Riding, 2001). El “árbol” de la vida animal tiene más bien la forma de un arbusto talado episódicamente (Gould, 2002); una iconografía de diversificación y diezmación parece más apropiada que la propuesta por el gradualismo filético.

Podemos decir que la evolución de los organismos fotosintéticos contempla historias similares de explosión y reducción taxonómica. El Precámbrico ofrece varios ejemplos entre los acritarcos, los cuales experimentan fluctuaciones muy acentuadas durante el Proterozoico Superior y Cámbrico Inferior (Vidal & Moczydlowska-Vidal, 1997) en consonancia con eventos de glaciación global (Eerola, 2001). Los haptófitos, que tienen uno de los mejores registros fósiles entre las algas

eucarióticas, experimentan su pulso principal de radiación hace unos 240 Ma, justo después del evento de extinción masiva del Permo-Trías (Winter & Sieser, 1994). Curiosamente, su extinción más pronunciada tiene lugar en la frontera K-T, a cuyas consecuencias parecen haber escapado tanto las diatomeas como los dinoflagelados (Spector, 1984). Los rodófitos coralinos tienen su clímax en el Ordovícico, una segunda pulsación (solenoporáceas) en el Jurásico y una extinción impresionante en el Paleoceno (Brooke & Riding, 1998). Los clorófitos han experimentado pulsos de diversificación durante el Ordovícico (carofíceas), Silúrico (carofíceas calcificadas), Devónico (desmidiáceas), Carbonífero (origen de *Botryococcus* y afines), Pérmico-Triásico (dasieladáceas marinas), Cretácico (carofíceas actuales, origen de *Pediastrum* y afines) y Eoceno (radiación de formas similares a

Tetraedron) (Taylor & Taylor, 1993; Van den Hoek *et al.*, 1999). En conjunto, los máximos de diversidad para las algas verdes se detectan en el Pérmico (250 Ma), Triásico Medio (230 Ma), Cretácico Inferior (130 Ma) y principios del Terciario (55 Ma) (Friedl, 1997), los cuales se correlacionan con la elevación del nivel eustático y con la existencia de amplios mares continentales.

En relación con las plantas terrestres, Willis & McElwain (2002) han señalado que las principales fases de producción de especies son: (1) terrestreización durante el Ordovícico Medio-Silúrico (460-430 Ma); (2) aparición y diversificación de licópsidos, esfenópsidos, progimnospermas y primeros espermatófitos (sobre todo pteridospermas y cordaites) entre el Devónico Medio y el Carbonífero inicial (375-350 Ma); (3) radiación y expansión ecológica de gimnospermas durante el intervalo Carbonífero Superior-Pérmico Inferior (300-260 Ma); (4) diversificación de Caytoniales, Cycadeoidales, Pentoxylales, Czekanowskiales y Gnetales en el Jurásico Medio (170-150 Ma) (lo que podría ser denominado "antofitización"); y (5) explosión inicial de angiospermas entre el Aptiense y el Campaniense (120-80 Ma).

Sin contradicción alguna con estos datos, todos los recuentos coinciden en señalar una tendencia al incremento general en la diversidad específica a través del tiempo geológico (fig. 3), pauta que se observa en algunos estudios para las familias y órdenes (Knoll, 1984; Niklas *et al.*, 1983; Lupia *et al.*, 1999, 2000). Resulta digno de mención que no sólo no hay evidencias de extinción masiva coetánea, sino que las propias pautas macroevolutivas de plantas no coinciden en el tiempo con las de los animales (fig. 3). Parece que las grandes radiaciones vegetales tienen lugar con la generación de nuevos proyectos morfológicos, a saber, el embriofítico (etapa 1), el pteridofítico (etapa 2), el gimnospérmico (etapas 2 y 3), el antofítico (etapa 4) y el estrictamente angiospérmico

(etapa 5).

Con la radiación de cada nuevo grupo, se produce un declive gradual en los linajes previamente dominantes. Esto implica que las interacciones biológicas (adaptación, competencia y coevolución) deben haber jugado un papel importante en la diversificación de las plantas terrestres, provocando la disminución de la diversidad específica en cada grupo reproductor en el momento en que un nuevo grupo evoluciona. Sin embargo, en dichas interacciones no encontraremos los controles de los principales episodios de especiación observados en el registro fósil de plantas. Entre otras razones, porque los pulsos de aparición no tienen lugar después de los eventos de pérdida de especies (Willis & Bennett, 1995).

Lo que se observa al contemplar las tasas de cambio en la diversidad total de especies (Niklas *et al.*, 1985; Crane & Lidgard, 1989; Kovach & Batten, 1993) es que, con la radiación de cada grupo nuevo, las tasas de especiación son inicialmente muy elevadas y luego descienden hasta estabilizarse en la base (fig. 7). Así, el registro fósil de plantas terrestres parece indicar períodos de rápida especiación e incrementos asociados en la diversidad de especies, seguidos por una estabilización y después un declive.

En cualquier caso, la historia de la vida vegetal, como en el caso de los animales, tiene poco de gradual y uniforme. Parece claro que los principales cambios evolutivos también se habrían concentrado en intervalos de tiempo geológico relativamente cortos, seguidos por largos intervalos en los cuales se constata poca innovación (estabilidad en las curvas de diversidad de especies). Resulta, por lo tanto comprensible, la adopción de modelos puntuacionistas (Bateman *et al.*, 1998; Wheeler & Meier, 2000); adicionalmente, porque la estasis es aparente dentro de muchas morfoespecies (Burt, 2001).

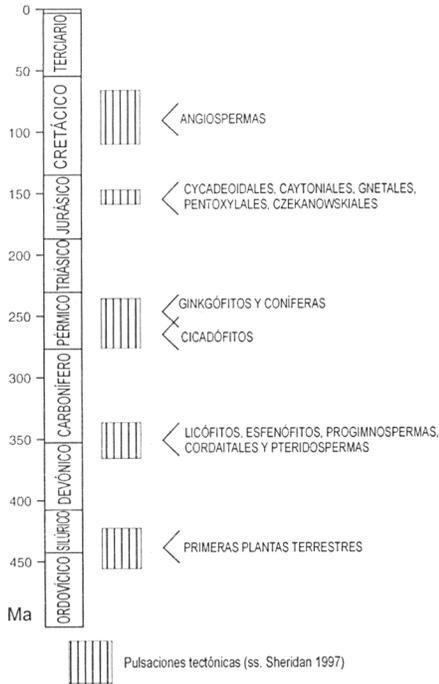


Figura 6. Pulsaciones tectónicas (Sheridan 1997) y principales fases de radiación de grupos vegetales, según Willis & McElwain (2002). *Pulsation tectonics and main radiation stages in plants.*

Determinismo ambiental en los episodios de radiación

Influencias climático-astronómicas

Reconsideremos el modelo de los pulsos renovadores (Vrba, 1995). Lo cierto es que la idea de que los cambios ambientales pueden dirigir la evolución de las plantas también ha suscitado debates enconados (Knoll, 1991; Niklas, 1997). Lo que Elizabeth Vrba viene a proponer es que esta influencia puede encajarse en la filosofía puntuacionista, sosteniendo que la especiación no tiene lugar a menos que se vea forzada por cambios en el ambiente físico, en particular oscilaciones climáticas, posiblemente de origen tectónico, pero más probablemente de origen astronómico.

La influencia de la variación orbital ha sido considerada exhaustivamente por Bennett (1997) en una de las joyas de la literatura evolutiva moderna. A lo largo del tiempo geológico, la Tierra ha estado sujeta a cambios climáticos cíclicos debidos a su posición, movimiento relativo e interacción gravitatoria con otros planetas dentro del sistema solar. La naturaleza cíclica de estas variaciones produce una ritmicidad climática en intervalos aproximados de 400, 100, 41 y 23-19 miles de años. La evidencia de los registros oceánico y continental indica que estos ciclos se extienden más allá del Jurásico, pero que probablemente han ocurrido desde el comienzo del tiempo geológico (Bradley, 1999).

La sugerencia sería que la ritmicidad señalada estaría detrás de las fases de cambio evolutivo que establece el modelo de los pulsos renovadores: el efecto acumulativo a largo plazo de estos ciclos sobre las comunidades que quedaban fragmentadas y aisladas durante los episodios fríos, seguido por recombinación en estadios cálidos habría llevado al final a la especiación y evolución de nuevos linajes (fig. 2) (Dynesius & Jansson, 2000). Los pequeños cambios adaptativos pueden acumularse durante el tiempo geológico, pero la mayor parte de éstos se perderán cuando las comunidades se pongan de nuevo en contacto (Willis & Bennett, 1995) (tab. 2). La especiación sólo habría tenido lugar ocasionalmente en poblaciones que han llegado a quedar aisladas de forma perpetua a través de estos cambios climáticos de naturaleza orbital.

La palinología cuaternaria aporta abundante documentación sobre este particular (Tzedakis *et al.*, 1997; Willis *et al.*, 1999; Carrión, 2002) y viene a demostrar que la consecuencia biogeográfica sería el cambio cíclico de distribución, teniendo una especial relevancia el concepto de refugio a efectos de una posible especiación alopatrica (Comes & Kadereit, 1998; Willis & Whittaker, 2000; Carrión *et al.*, 2003). Sin embargo, no es fácil

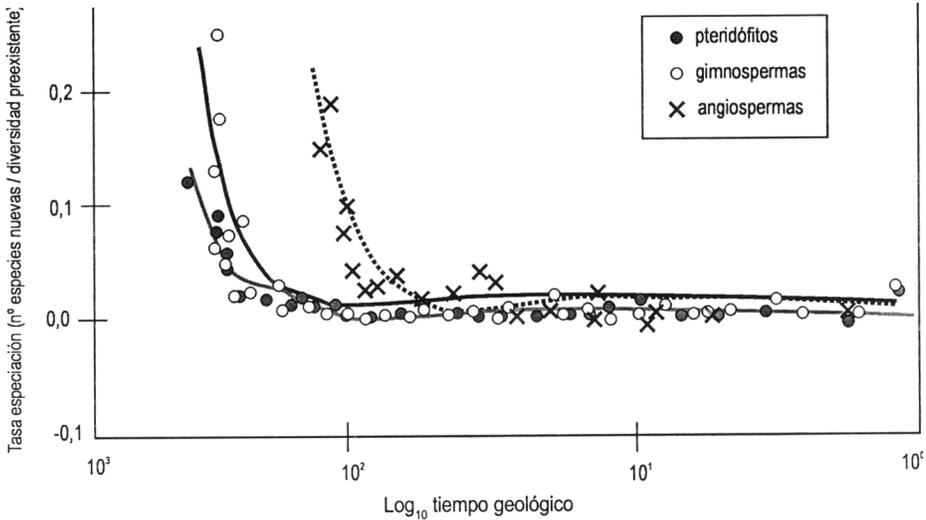


Figura 7. Variación geológica de las tasas de especiación en plantas vasculares. Adaptado de Niklas (1997). *Geological variation of speciation rates in vascular plants. Adapted from Niklas (1997).*

demostrar, sobre la base del registro fósil, que este proceso de aislamiento y redistribución haya llevado a la especiación y así a la micro y/o macroevolución. De hecho, la evidencia paleoecológica es ambigua en este sentido y, así, algunas secuencias indican que el efecto global de la alternancia de fases es más bien la extinción regional que la especiación (Huntley *et al.*, 1997) (fig. 8). Por otro lado, las mayores radiaciones en el registro fósil de plantas tuvieron lugar a lo largo de millones de años, mientras que las glaciaciones cuaternarias apenas proporcionarían aislamiento durante 2 millones de años, como mucho.

Por encima de la escala de tipo Milankovitch, se sitúan los megaestados *icehouse* o *greenhouse*, los cuales sabemos que tienen lugar cada 30 Ma aproximadamente, siendo teóricamente posible una interacción entre ambas escalas. Así, las fases *icehouse* serían aquellas en las que las variaciones orbitales habrían provocado efectos más notorios sobre el clima y, por tanto, también deberían ser tiempos de aislamiento más pronunciado y, por tanto de especiación.

De nuevo surge un problema con los datos, pues el registro fósil de las plantas vasculares contradice este postulado. Por ejemplo, durante la glaciación Carbonífero-Pérmica (~300-280 Ma), donde hay claras evidencias geológicas de extensas placas de hielo en los polos (Frakes *et al.*, 1992), hubo más extinciones regionales que surgimiento de nuevos taxa y la tasa de recambio de especies fue de las más bajas de la historia geológica (Niklas, 1997). Un comportamiento similar se constata durante el *icehouse* cenozoico (Martin, 1998). En resumen, incluso durante un largo período de glaciación, en torno a los 20 Ma, parece no haber evidencia de incremento en la especiación debido al aislamiento de las poblaciones.

Cambios fitogeográficos mediados por la reorganización de las placas litosféricas

No estamos negando que las plantas exhiban respuestas evolutivas al determinismo climático orbital. De hecho, es fácil demostrar la concurrencia de procesos regionales de adaptación y especiación (Hewitt, 2000). Lo único que sugiere el registro fósil es que el

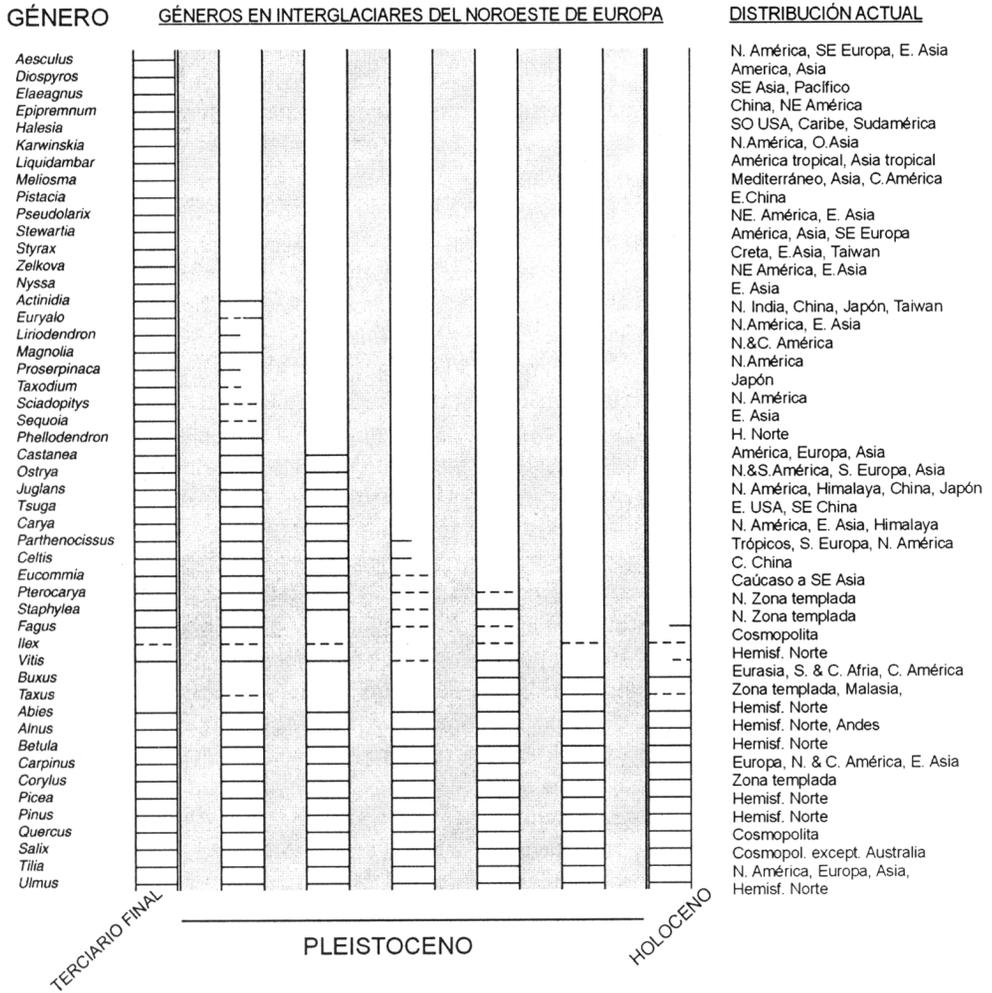


Figura 8. Desaparición de taxa arbóreos en el noroeste de Europa durante el Cuaternario. Las fases glaciares han sido sombreadas. Adaptado de Coxon & Waldren (1997). *Disappearance of woody taxa in northwestern Europe during the Quaternary. Glacial stages have been shadowed. Adapted from Coxon & Waldren (1997).*

hipotético aislamiento y redistribución durante varios ciclos conllevan globalmente una reducción media en el número de especies y, por tanto, ni la extinción masiva ni el cambio climático bajo control astronómico pueden ser utilizados para categorizar el proceso superior de la jerarquía de Bennett (1997).

En una idéntica escala planetaria, cabe considerar la influencia de los cambios

tectónicos. En primer lugar, porque éstos afectan a todos los componentes del ambiente global: apertura y cierre de mares, orogenia, aislamiento o recombinación de continentes, cambios en los niveles marinos, cambios climáticos y alteración de las pautas de circulación oceánica y atmosférica (Ruddiman, 1997). En segundo lugar, porque existen multitud de evidencias litológicas y

geomorfológicas de que la separación de placas y la subducción han sido episódicas, con períodos relativamente cortos de actividad (“pulsaciones” *ss.* Sheridan, 1997) separados por largos períodos de inactividad (Condie, 1998). Pero más críticamente, porque las cinco principales pulsaciones tectónicas coinciden en el tiempo con las fases de radiación vegetal señaladas anteriormente (fig. 6).

Willis & McElwain (2002) han analizado los posibles mecanismos subyacentes a este aparente determinismo tectónico. No parece que la correlación se justifique por la extensión de la superficie terrestre disponible, como sugirieron Warren & Koprowski (1991), aunque pueda existir cierta correlación con algunos eventos de incremento en la diversidad específica continental (Huggett, 1997). Tampoco parece haber una correspondencia palpable con el número de masas de tierra separadas (Tiffney & Niklas, 1990), pues mientras que existen tres períodos de incremento de la actividad tectónica que se relacionan con la deriva continental (460-430 Ma, 170-160 Ma, 120-80 Ma), hay otros dos que se asocian con fases de coalescencia (Sheridan, 1997). Asumida una correlación entre el número de masas de tierra separadas y las fuerzas evolutivas, está claro que el efecto biogeográfico sería antagónico.

La distribución latitudinal de las masas terrestres se ha correlacionado a veces con la diversidad (Stevens, 1992), pero tampoco proporciona una explicación sobre por qué los principales grupos de plantas terrestres evolucionaron en momentos particulares de la escala geológica del tiempo. Las áreas de tierra con regímenes climáticos relativamente estables se localizaban en las regiones ecuatoriales mucho antes del origen de los principales grupos de espermatófitos (Condie & Sloan, 1997). Por otro lado, la posibilidad de que el control venga ejercido por cambios climáticos globales queda descartada, porque se ha comprobado que este tipo de cambios no

alteran las variables climáticas de forma homogénea (Bradley, 1999). Esto es evidente por el propio hecho de que los biomas se han contraído y expandido durante los episodios de cambio climático (McKerrow & Scotese, 1990).

Eventos superpluma y fluctuaciones en la química atmosférica

El dióxido de carbono es uno de los requerimientos más importantes para el crecimiento y la supervivencia vegetal. Sabemos que las plantas modifican su anatomía, morfología, arquitectura general e incluso pautas bioquímicas para optimizar la captura de dióxido de carbono en relación con las pérdidas de agua (McElwain, 1998). No sería sorprendente, por lo tanto, que las fluctuaciones de lo que representa el principal “nutriente” vegetal supusieran un papel importante en la macroevolución de las plantas.

El caso es que, por aumentar la velocidad de separación del suelo oceánico e incrementar la actividad volcánica, las pulsaciones tectónicas se asocian con una mayor emisión de gases desde el manto, incluyendo CO₂ (McElwain *et al.*, 1999) (“eventos superpluma”: Sheridan, 1997). El efecto general de estos cambios sobre el clima global habría sido un incremento generalizado de las temperaturas, la evaporación y la capacidad de almacenamiento de agua en la atmósfera.

Para cuatro de las cinco pulsaciones descritas anteriormente, la hipótesis de correlación tiene tanto un soporte factual como teórico. Las evidencias del incremento en la concentración de dióxido de carbono sugieren la existencia de cuatro eventos “superpluma” a través de los análisis de la composición isotópica de paleosuelos (Eckart *et al.*, 1999), cambios en la densidad de estomas sobre cutículas fósiles (McElwain, 1998; McElwain *et al.*, 1999) y diversos indicadores isotópicos marinos en registros terciarios (Pagani *et al.*, 1999; Pearson & Palmer, 1999). Las estimas de CO₂ proporcionadas por estos *proxies*

coinciden con las que derivan de los modelos GEOCARB del ciclo del carbono (Berner, 1994; Willis & McElwain, 2002).

El primer episodio, hace entre 460 y 430 Ma (Ordovícico Medio-Silúrico) se asocia con un aumento en la concentración de dióxido de carbono desde 4200 a 4500 p.p.m., lo cual equivaldría, respectivamente, a unas 14 y 15 veces el nivel de la época preindustrial (300 p.p.m.) (Berner, 1991). El segundo, entre 375 y 350 Ma (Devónico Medio-Carbonífero Inferior) se asocia con una elevación hasta 3000 p.p.m. El tercer episodio, en torno a 150 Ma (Jurásico), coincide con un incremento rápido desde 2200 hasta 4000 p.p.m. y un descenso posterior igualmente abrupto. Finalmente, el cuarto episodio de superpluma, entre 120 y 80 Ma (Cretácico), se asocia con un incremento rápido en el dióxido de carbono atmosférico desde 900 hasta 1800 p.p.m., o posiblemente más, superando incluso las 4000 p.p.m. (Retallack, 2001).

A simple vista, y dejando aparte la anomalía del Pérmico, parece que existe una relación entre las pautas temporales de origen de los principales proyectos reproductores de plantas y las fluctuaciones en la concentración atmosférica de CO₂. Si exploramos matemáticamente estas relaciones, nos encontramos con una correlación positiva entre la concentración de dióxido de carbono, o su tasa de cambio, y la tasa de generación de nuevas especies en el registro fósil dentro de cada uno de los tres principales proyectos vitales de plantas vasculares (pteridófitos, gimnospermas y angiospermas) (fig. 9).

Es preciso señalar que, en el caso de las angiospermas, a pesar de que se originaron durante un episodio de cambio rápido de CO₂, su diversificación ulterior dentro del Cretácico tuvo lugar bajo concentraciones en declive progresivo. Se puede especular sobre el hecho de que la tendencia general al declive del CO₂ durante el Cretácico influyó diferencialmente a los grupos de plantas

vasculares (Lupia *et al.* 2000), provocando un umbral competitivo favorable a las angiospermas. Es bien conocido por estudios fisiológicos que, en comparación con las gimnospermas y los pteridófitos, las respuestas fotosintéticas de las angiospermas se optimizan para concentraciones bajas de CO₂ (Beerling &

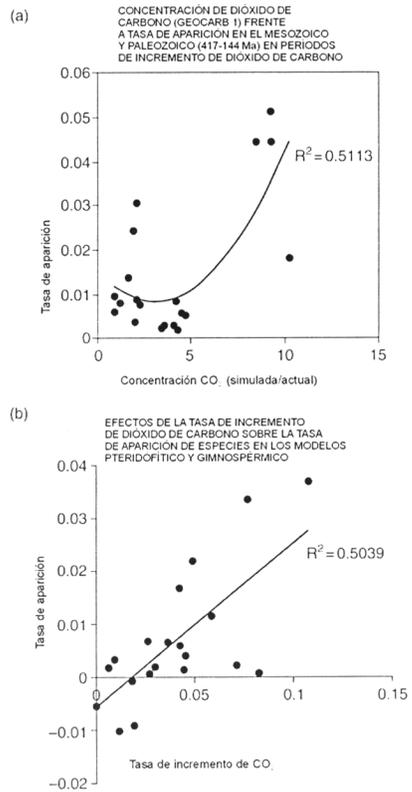


Figura 9. Tasa de aparición de especies de plantas vasculares en el registro fósil frente a la concentración absoluta de dióxido de carbono y la tasa de variación del mismo durante el Paleozoico y Mesozoico. Se observa que las tasas de aparición se incrementaron tanto cuando aumentó la concentración absoluta de dióxido de carbono, como la tasa de cambio en dicha concentración. La tasa de aparición se mide como el cambio en la diversidad específica a lo largo del tiempo en relación a la diversidad total por etapa. Niklas (1997), Berner (1991), Willis & McElwain (2002). *Plot of the rate of origination of fossil plant species against absolute CO₂ concentration and rate of CO₂ change during the Paleozoic and Mesozoic.*



Figura 10. Modelo de Willis & McElwain (2002) para los mecanismos implicados en los grandes eventos de evolución y radiación de grupos vegetales durante los episodios de incremento de la concentración atmosférica de dióxido de carbono. *Model of Willis & McElwain (2002) for the mechanisms involved in the main events of evolution and radiation of plant groups during episodes of increased atmospheric CO₂.*

Woodward, 1997). Esto habría que situarlo, además, en el contexto de una mayor eficacia en la reproducción, al menos en lo que concierne a la velocidad de producción de diásporas (Holsinger, 2000).

En la misma línea de pensamiento, Ehleringer & Monson (1993) y Robinson (1994) han sugerido que precisamente ese “hambre de CO₂” habría jugado un papel crucial en la evolución de las gramíneas y otras angiospermas herbáceas, incluyendo muchas plantas C₄ durante el Terciario (Willis &

McElwain, 2002). Sin embargo, esta influencia sobre la fisiología de las plantas terrestres no explica por qué las principales innovaciones evolutivas en el registro fósil de plantas coinciden con momentos de incremento en la concentración de CO₂.

En términos de respuesta individual, no se puede establecer una regla fija sobre la reacción al incremento de CO₂ para todas las especies. Muchas muestran mayor eficacia en varios aspectos como la captación de agua, fotosíntesis, utilización de nutrientes, actividad

de asociación simbiótica con hongos micorrícicos y bacterias fijadoras de N_2 , fenología, producción de semillas, y contenido en nutrientes de frutos y semillas (Woodward *et al.*, 1991). Un incremento en la concentración atmosférica de CO_2 puede también compensar las bajas intensidades luminosas y mejorar las consecuencias negativas de los altos niveles de estrés salino a través de efectos fisiológicos indirectos (Bazzaz, 1990). Pero ninguna de estas pautas es generalizable. Algunas especies, incluso no exhiben modificación aparente en su fisiología, reducen la fotosíntesis bajo presiones elevadas de CO_2 , o la estabilizan más allá de determinados umbrales de CO_2 (Reuveni & Bugbee, 1997).

La situación es bien diferente a escala de poblaciones y comunidades, pues aquí sí que se observan tendencias generales, sobre todo cuando las densidades son elevadas. Primero, a incrementar la interacción competitiva por recursos como la luz, el agua y el nitrógeno. Por otro lado, a intensificar la selección y la diversidad génica intrapoblacional (Bazzaz *et al.*, 1995). Finalmente, el incremento del CO_2 puede reducir los tiempos medios de generación de plantas (Phillips & Sheil, 1997). Plausiblemente, estos tres fenómenos pueden relacionarse con incrementos en las tasas de renovación, en la probabilidad de fijación de mutaciones, deriva génica y especiación (fig. 10). Se trata de un escenario combinado de cambio climático global y efecto invernadero que tiene análogos paleoecológicos, particularmente durante el tránsito Triásico-Jurásico y Carbonífero-Pérmico, períodos en los que la renovación de especies es extraordinariamente elevada (Gastaldo *et al.*, 1996; McElwain *et al.*, 1999). Siguiendo estos razonamientos, Willis & McElwain (2002) sugieren que esta variación geológica en los niveles de CO_2 representaría ese nivel superior que precisa, de forma exclusiva, un modelo jerarquizado de evolución vegetal, una vez minimizada la relevancia de las extinciones masivas.

Consideraciones finales: evolución difusiva, estrés abiótico extrínseco y preadaptación

Un detalle fundamental del postulado de Willis & McElwain (2002) radica en el hecho de que los cambios en el CO_2 atmosférico sean globales, ya que así no existen opciones para la migración, la adaptación o la recolonización, como sucedía con el efecto climático de control orbital. Se trata, por tanto, de un factor capaz de provocar lo que DiMichele *et al.* (1987) denominan “estrés abiótico extrínseco”, es decir, una influencia cuyo ámbito cronoespacial excede la capacidad de dispersión de las poblaciones vegetales. Este concepto se opone al de tipo intrínseco, cuyas causas son usualmente edáficas y asociadas al hábitat (Axelrod 1972).

El estrés abiótico extrínseco habría jugado, por lo tanto, un papel fundamental en la evolución de las plantas vasculares, al haber creado o delimitado hábitats con reducida competencia interespecífica, es decir, oportunidades para la supervivencia de fenotipos divergentes. Circunstancialmente, esto conlleva un alto grado de evolución no adaptativa, o si se quiere, de selección no vectorial. En efecto, el papel de la selección natural y su influencia sobre la especiación en los intervalos de explosión taxonómica es difícil de sostener desde la perspectiva del registro fósil de plantas. Más bien, se constata que los grados de libertad para la experimentación morfológica no selectiva (el “*patio ludens*” de Van Steenis 1976) han sido mucho mayores en las plantas que en los animales. Para cualquier período que se considere, encontraremos muchos más caracteres que resultarán neutrales en un sentido adaptativo, o que tendrán una explicación más lógica partiendo de una hipótesis de exaptación (Bateman & DiMichele, 1994; Herrera, 1996).

Queda claro, en cualquier caso, que el registro fósil de plantas terrestres indica

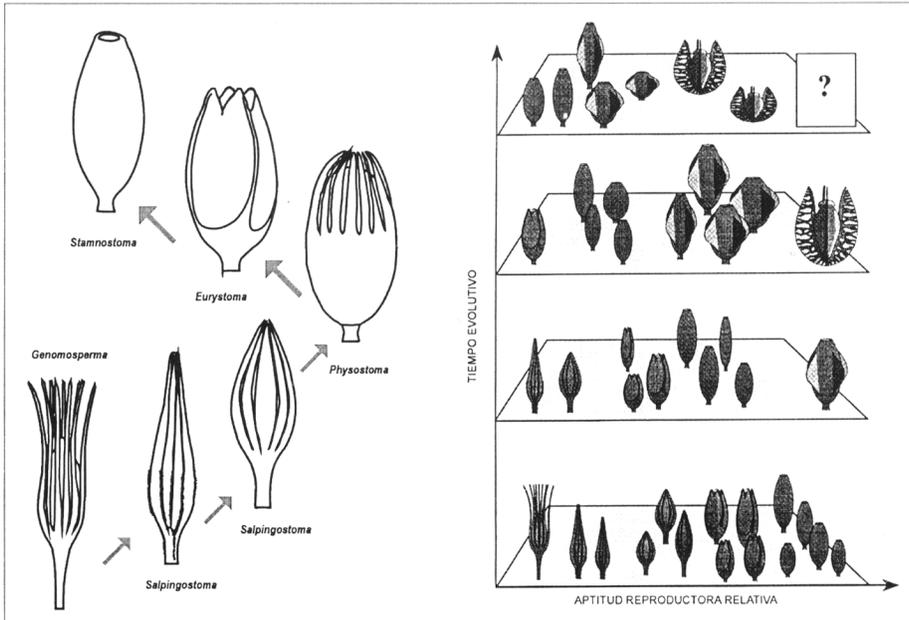


Figura 11. Evolución morfológica de las semillas desde el Devónico hasta el Carbonífero. La secuencia de la izquierda pretende mostrar la evolución del tegumento. Adaptado de Long (1977) y Niklas (1997). Derecha: visión alternativa, según Niklas (1997). Una radiación inicial conduciría a una gran diversidad de morfologías con diferentes grados de aptitud en términos de protección del gametófito y los embriones. A lo largo del tiempo, estas morfologías se someterían a las presiones de la selección natural, de modo que acabarían por permanecer sólo unos cuantos tipos (imagen superior).

períodos abruptos de diversificación seguidos por fases largas de estabilización y declive en la producción de especies. La estasis es también aparente en muchas morfoespecies (Morris *et al.*, 1995). Respecto a las pautas de declive, todo parece indicar la existencia de desplazamientos competitivos. Sin embargo, sigue habiendo muchas dudas sobre qué factores determinan la explosión inicial y la estabilización posterior.

Niklas (1997) ha contemplado las fases de evolución diversificadora sobre la base de un modelo más difusivo que adaptativo (Gillespie, 2001) (fig. 11). En el caso de la proliferación devónico-carbonífera de estructuras ovulíferas, la situación fáctica es netamente favorable a esta hipótesis (Bateman,

1996) y probablemente lo mismo ocurre en la radiación de los órdenes de cícadas, coníferas y ginkgos durante el Pérmico (DiMichele *et al.*, 2001). El modelo difusivo básicamente supone la ocupación apresurada de nichos vacíos. Posteriormente, una vez éstos se hubieran saturado, actuarían los mecanismos de tipo selectivo. Así, por ejemplo, las plantas con megasporangios expuestos habrían perdido más semillas por predación de insectos que aquellas con prominencias tegumentarias; las plantas con semillas de diseño aerodinámico deficiente pueden haber dado menos semillas viables mientras que las semillas aladas favorecerían la especiación alopátrica, reducirían la competencia local, eliminarían presiones de depredación, etc.

La evolución inicial de los espermatófitos constituiría, pues, un período de gran innovación morfológica y reproductora que puede haber inspirado cierta revolución genética. La diversidad inicial podría haber sido la consecuencia de encontrarse al borde de un ambiente reproductivamente inexplorado y donde la selección sobre las variantes fuera débil comparada con la que vendría después. A lo largo del tiempo, las presiones de selección irían actuando sobre esta variación, eliminando plantas y especies que fueron menos aptas competitivamente.

La preadaptación debe haber sido importante en algunos períodos, aunque el límite superior de su alcance geográfico no ha sido definido todavía (Carrión, 2001). Como idea preliminar, tengamos en cuenta que las primeras semillas aparecen en el Devónico Superior, pero los espermatófitos no adquieren una dominancia ecológica global hasta el Carbonífero Superior final y, sobre todo, el Pérmico (Bateman & DiMichele, 2002). Algo similar ocurre con las angiospermas entre el Cretácico Inferior y el Paleoceno (Hughes, 1994). Más atrás todavía, las primeras evidencias de vida terrestre (criptósporas, esporopoleninas, cutículas, estomas, nematoclastos, tubos, tráqueas) aparecen en el Ordovícico y Silúrico Inferior (Niklas, 1997; Strother, 2000), pero la conquista "geográfica" del medio terrestre no se completa hasta el Devónico Inferior (Edwards & Wellman, 2001).

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a K. J. Willis (Universidad de Oxford) el permiso para reproducir y redibujar las figuras 4, 6, 9 y 10. Los comentarios de Carlos Herrera y Paul Palmquist sobre un primer manuscrito fueron especialmente útiles.

REFERENCIAS

AGUSTÍ, J. -1996- *La lógica de las extinciones*. Tusquets Editores, Metatemas, Barcelona.
 ÁLVAREZ, L. -2001- Does increased stochasticity

speed up extinction? *J. Math. Biol.* 43: 534-544.
 AXELROD, D.I.-1972- Edaphic aridity as a factor in angiosperm evolution. *American Naturalist* 106: 311-320.
 BANKS, H. -1970- *Evolution and plants of the past*. Wadsworth Pub. Co, Belmont.
 BATEMAN, R.M., CRANE, P.R., DIMICHELE, W.A., KENRICK, P., ROWE, N.P. & T. SPECK -1998- Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29: 263-292.
 BATEMAN, R.M. & W.A. DIMICHELE -1994- Saltational evolution of form in vascular plants: a neoGoldschmidtian synthesis. In: D.S. INGRAM y A. HUDSON (eds.) *Shape and form in plants an fungi*, pp 63-100. The Linnean Society of London, Academic Press, London.
 BATEMAN, R.M. & W.A. DIMICHELE -2002- Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited. In: Q.C.B. CRONK, R.M. BATEMAN & J.A. HAWKINS (eds) *Developmental genetics and plant evolution*, pp. 109-159. Taylor & Francis, London.
 BAZZAZ, F.A. -1990- The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 167-196.
 BAZZAZ, F.A., JASIENSKI, M., THOMAS, S.C. & P. WAYNE -1995- Microevolutionary responses in experimental populations of plants to CO₂-enriched environments. Parallel results from 2 model systems. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 92: 8161-8165.
 BEERLING, D.J. & F.I. WOODWARD -1997- Changes in land plant function over the Phanerozoic: reconstructions based on the fossil record. *Bot. J. Linn. Soc.* 124: 137-153.
 BENNETT, K.D. -1997- *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge.
 BERNER, R.A. -1991- A model for atmospheric CO₂ over phanerozoic time. *Am. J. Sc.* 291: 339-375.
 BERNER, R.A. -1994- GEOCARB II: A revised model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *Am. J. Sc.* 294: 56-91.
 BRADLEY, R.S. -1999- *Paleoclimatology. Reconstructing climates of the Quaternary*. Academic Press, London.

- BRENCHLEY, P.J. –1990- End Ordovician. In: D.E.G. BRIGGS & P.R. CROWTHER (eds.) *Paleobiology: a synthesis*, pp. 181-184. Blackwell, Oxford.
- BRIGGS, J.C. –1995- *Global biogeography*. Elsevier, Amsterdam.
- BROOKE, C. & R. RIDING –1998- Ordovician and Silurian coralline red alga. *Lethaia* 31: 185-195.
- BURT, D.B. –2001- Evolutionary stasis, constraint and other terminology describing evolutionary patterns. *Biol. J. Linn. Soc.* 72: 509-517.
- BUTTERFIELD, N.J. –2001- Ecology and evolution of Cambrian plankton. In: ZHURAVLEV, A.Y. & R. RIDING (eds.) *The ecology of the Cambrian radiation*, pp. 200-216. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York.
- BUTTERFIELD, N.J., KNOLL, A.H. & K. SWETT –1994- Paleobiology of the Neoproterozoic Svanbergfjellet Formation, Spitzbergen. *Fossils and Strata* 34: 75-82.
- CARRIÓN, J.S. –2001- Condicionantes de la respuesta vegetal al cambio climático. Una perspectiva paleobiológica. *Acta Bot. Malacitana* 26: 157-176.
- CARRIÓN, J.S. –2002- Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quat. Sc. Rev.* 21: 2047-2066.
- CARRIÓN, J.S., YLL, E.I., WALKER, M.J., LEGAZ, A.J., CHAÍN, C. & A. LÓPEZ –2003- Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in southeastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecol. Biogeogr.* 12: 119-129.
- CHALONER, W.G. –1970. The rise of the first land plants. *Biol. Rev.* 45: 353-377.
- CONDIE, K.C. –1997- *Plate tectonics and crustal evolution*. Pergamon Press, New York.
- CONDIE, K.C. & R.E. SLOAN –1998- *Origin and evolution of Earth*. Prentice Hall, New Jersey.
- COXON, P. & S. WALDREN –1997- Flora and vegetation of the Quaternary temperate stages of NW Europe: evidence for large-scale range changes. In: B.E. HUNTLEY, W. CRAMER, A.V. MORGAN, H.C. PRENTICE & J.R.M. ALLEN (eds.), *Past and future rapid environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota*, pp. 103-117. Springer-Verlag, Berlin.
- CRANE, P.R. & S. LIDGARD –1989- Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 246: 675-678.
- DARWIN, C. –1859- *The origin of species*, Penguin Classics 1985 edn., London.
- DAWKINS, R. 1979. *El gen egoísta*. Labor, Barcelona.
- DIMICHELE, W.A., PHILLIPS, T.L. & R.G. Olmstead –1987- Opportunistic evolution: abiotic environmental stress and the fossil record of plants. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 50: 151-178.
- DIMICHELE, W.A., STEIN, W.E. & R.M. BATEMAN –2001- Ecological sorting of vascular plant classes during the Paleozoic evolutionary radiations. In: W.D. ALLMON & D.J. BOTTJER (eds.), *Evolutionary palaeoecology: the ecological context of macroevolutionary change*, pp. 285-335. Columbia University Press, New York.
- DYNESIUS, M. & R. JANSSON –2000- Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 97: 9115-9120.
- DOBZHANSKY, T. –1937- *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- EDWARDS, D. & C. WELLMAN –2001- Embryophytes on land: the Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) record. In: P.G. GENSEL & D. EDWARDS (eds.), *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*, pp. 3-28. Columbia University Press, New York.
- EEROLA, T. –2001- Climate change at the Neoproterozoic-Cambrian transition. In: A.Y. ZHURAVLEV & R. RIDING (eds.), *The ecology of the Cambrian radiation*, pp. 90-106. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York.
- EHLERINGER, J.R. & R.K. MONSON –1993- Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 411-439.
- EKART, D.P., CERLING, T.E., MONTÁNEZ, I.P. & N.J. TABOR –1999- A 400 million-year carbon isotope record of pedogenic carbonate: implications for paleoatmospheric carbon dioxide. *Am. J. Sc.* 299: 805-827.
- ELDREDGE, N. –1971- The allopatric model and

- phylogeny in Paleozoic invertebrates. *Evolution* 25: 156-167.
- ELDREDGE, N. –1995- *Reinventing Darwin: the great evolutionary debate*. Weidenfield and Nicholson, London.
- ELDREDGE, N. & S.J. GOULD –1972- Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: T.J. SCHOPF (ed.), *Models in paleobiology*, pp. 82-243. Freeman, Cooper & Company, San Francisco.
- ERWIN, D.H. –1993- *The great Paleozoic crisis: life and death in the Permian*. Columbia University Press, New York.
- FOWELL, S.J., CORNET, B. & P.E. Olsen –1994- Geologically rapid late triassic extinctions; palynological evidence from the Newark Supergroup. In: G.D. KLEIN (ed.), *Pangea; paleoclimate, tectonics, and sedimentation during accretion, zenith and breakup of a supercontinent*, pp. 197-206. Geological Society of America, Boulder.
- FRAKES, L.A., FRANCIS, J.E. & J.I. SYKTUS. 1992. *Climate modes of the Phanerozoic: the history of the Earth's climate over the past 600 million years*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRIEDL, T. 1997. The evolution of the Green Algae. In: D. BHATTACHARYA (ed.), *Origin of algae and their plastids*, pp. 87-101. Springer, Viena.
- GASTALDO, R.A., DIMICHELE, W.A. & H.W. PFEFFERKORN –1996- Out of the Icehouse into the Greenhouse: a Late Paleozoic analog for modern global vegetational change. *GSA Today* 10:1-7.
- GENSEL, P.G. & D. EDWARDS –2001- *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Critical Moments & Perspectives in Paleobiology and Earth history. Columbia University Press, New York.
- GILLESPIE, R.G. –2001- Adaptive radiation: innovations and insights. *Diversity and Distributions* 7: 105-108.
- GRANT, V. –1963- *The origin of adaptations*. Columbia University Press, New York.
- GRANT, V. –1971- *Plant speciation*. Columbia University Press, New York.
- GOULD, S.J. –1986- Punctuated equilibrium at the third stage. *Systematic Zoology* 35: 143-148.
- GOULD, S.J. –1989- *Wonderful life*. Penguin Books, London.
- GOULD, S.J. –1997- Darwinian fundamentalism. *New York Review of Books* 44: 34-37.
- GOULD, S. J. –2002- *The structure of evolutionary theory*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- HALLAM, A. –1994- *An outline of Phanerozoic biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- HALLAM, A. & P.B. WIGNALL –1997- *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press, Oxford.
- HERRERA, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a Devil's Advocate approach. In: D.G. LLOYD, C. SPENCER & H. BARRETT (eds.), *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp 65-87. Chapman & Hall, New York.
- HEWITT, G. –2000- The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- HOLSINGER, K.E. –2000- Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 97: 7037-7042.
- HUGGETT, R.J. –1997- *Environmental change: the evolving ecosphere*. Routledge, London.
- HUGHES, N.F. –1994- *The enigma of angiosperm origins*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUNTLEY, B.E., CRAMER, W., MORGAN, A.V., PRENTICE, H.C. & J.R.M. ALLEN –1997- *Past and future rapid environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota*. Springer-Verlag, Berlin.
- JABLONSKI, D. –2000- Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. *Paleobiology* 26: 15-52.
- JACOBS, B.F., KINGSTON, J.D. & L.L. JACOBS –1999- The origin of grass dominated ecosystems. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 590-644.
- KENNETT, J.P. & L.D. STOTT –1995- Terminal Paleocene mass extinction in the deep sea; association with global warming. In: S.M. STANLEY (ed.), *Effects of past global change on life*, pp 94-107. National Academy Press, Washington.
- KNOLL, A.H. –1984- Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. In: M.H. NITECKI, *Extinctions*, pp 21-68. The University of Chicago Press, Chicago
- KNOLL, A.H. –1992- The early evolution of eukaryotes: a geological perspective. *Science* 256: 622-627.
- KNOLL, A.H. & K.J. NIKLAS –1987- Adaptation, plant evolution, and the fossil record. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 50: 127-149.

- KOVACH, W.L. & D.J. BATTEN –1993- Diversity changes in lycopoid and aquatic fern megaspores through geologic time. *Paleobiology* 19: 28-42.
- LONG, A.G. -1977- Lower Carboniferous pteridosperm cupules and the origin of angiosperms. *Trans. R. Soc. Edinb.* 70: 13-35.
- LUPIA, R., CRANE, P.R. & S. LIDGARD –2000- Angiosperm diversification and mid-Cretaceous environmental change. In: S.J. CULVER & P.F. RAWSON (eds.), *Biotic response to global change: the last 245 million years*, pp. 207-222. Cambridge University Press, Cambridge.
- LUPIA, R., LIDGARD, S. & P.R. CRANE –1999- Comparing palynological abundance and diversity: implications for biotic replacement during the Cretaceous angiosperm radiation. *Paleobiology* 25: 305-340.
- MARTIN, R.E. –1998- *One long experiment: scale and process in Earth history*. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E. –1942- *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- McELWAIN, J.C., BEERLING, D.J. & F.I. WOODWARD –1999- Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science* 285: 1386-1390.
- McGHEE, G.R. –1996- *The Late Devonian extinction*. Columbia University Press, New York.
- McKERROW, W.S. & SCOTESE, C.R. –1990- *Palaeozoic palaeogeography and biogeography*. Blackwell, Geological Society of London, London.
- MORRIS, P.J., IVANY, L.C., SCHOPF, K.M. & C.E. BRETT –1995- The challenge of paleoecological stasis: reassessing sources of evolutionary stability. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 92: 11269-11273.
- NIKLAS, K.J. –1997- *The evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- NIKLAS, K.J., TIFFNEY, B.H. & A.H. KNOLL – 1983- Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- OSTERBROCK, D.E. & P.H. RAVEN –1988- *Origins and extinctions*. Yale University Press, New Haven.
- PAGANI, N.H., FREEMAN, K.H. & M.A. ARTHUR –1999- A Late Miocene atmospheric CO₂ concentration and expansion of C₄ grasses. *Science* 285: 876-879.
- PEARSON, P.N. & M.R. PALMER –1999- Middle Eocene seawater pH and atmospheric carbon dioxide concentrations. *Science* 236: 1824-1825.
- PHILLIPS, O.L. & D. SHEIL –1997- Forest turnover, diversity and CO₂. *Trends Ecol. Evol.* 404: 35-49.
- READ, J. & J.E. FRANCIS –1992- Responses of the Southern Hemisphere tree species to a prolonged dark period and their implications for high latitude Cretaceous and Tertiary floras. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 99: 271-290.
- RESTALLACK, G.J. –2001- A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. *Nature* 411: 287-290.
- REUVENI, J. & B. BUGBEE –1997- Very high CO₂ reduces photosynthesis, dark respiration and yield in wheat. *Ann. Bot.* 80: 539-546.
- ROBINSON, J.M. –1994- Speculations on carbon-dioxide starvation, Late Tertiary evolution of stomatal regulation and floristic modernization. *Plant Cell Environ.* 17: 345-354.
- RUDDIMAN, W.F. –1997- Tropical Atlantic terrigenous fluxes since 25000 yrs B.P. *Marine Geol.* 136: 189-207.
- SAITO, T., YAMANOI, T. & K. KAIHO –1986- End-Cretaceous devastation of terrestrial flora in the boreal Far East. *Nature* 323: 253-255.
- SCHOPF, J.W. –1994- Disparate rates, differing fates: tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 91: 6735-6742.
- SEPKOSKI, J.J. –1986- An overview of Phanerozoic mass extinctions. In: D. JABLONSKI & D.M. RAUP (eds.), *Pattern and process in the history of life*, pp. 277-295. Springer-Verlag, Berlin.
- SHERIDAN, R.E. –1997- Pulsation tectonics as a control on the dispersal and assembly of supercontinents. *J. Geodynam.* 23: 173-196.
- SIMPSON, G.G. –1944- *Tempo and mode in evolution*. Columbia Biological Series. Columbia University Press, New York.
- SPECTOR, D.L. –1984- *Dinoflagellates*. Academic Press, New York.
- SPICER, R.A. & J.M. PARRISH –1990- Late Cretaceous-Early Tertiary palaeoclimates of northern high latitudes: a quantitative view. *J. Geol. Soc., London* 147: 329-341.
- STANLEY, S.M. -1979- *Macroevolution: pattern and process*. W.H. Freeman and Co., San Francisco.

- STANLEY, S.M. –1988- Paleozoic mass extinctions: shared patterns suggest global cooling as a common cause. *Am. J. Sc.* 288: 334-352.
- STEVENS, G.C. –1992- The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapport's latitudinal rule to altitude. *Am. Natur.* 140: 893-911.
- STEBBINS, G.L. –1950- *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York.
- STEBBINS, G.L. –1974- *Flowering Plants: evolution above the species level*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- STROTHER, P. –2000- Cryptospores: the origin and early evolution of the terrestrial flora. In: R.A. GASTALDO & W.A. DIMICHELE (eds.), *Phanerozoic terrestrial ecosystems*, pp 3-20. The Paleontological Society, Chicago.
- TAYLOR, T.N. & E.L. TAYLOR –1993- *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- TIFFNEY, B.H. & K.J. NIKLAS –1990- Continental area, dispersion, latitudinal distribution, and topographic variety: a test of correlation with terrestrial plant diversity. In: R.M. ROSS & W.D. ALLMON (eds.), *Causes of evolution: a paleontological perspective*, pp 76-102. The University of Chicago Press, Chicago.
- TRAVERSE, A. –1988- Plant evolution dances to a different beat. *Historical Biology* 1: 277-301.
- TZEDAKIS, P.C., ANDRIEU, V., DE BEAULIEU, J.-L., CROWHURST, S., FOLLIERI, M., HOOGHMESTRA, H., MAGRI, D., REILLE, M., SADORI, L., SHACKLETON, N.J. & T.A. WIJMSTRA –1997- Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500,000 years. *Earth Planet. Sc. Letters* 150: 171-176.
- VANDEN HOEK, C., MANN, D.G. & H.M. JAHNS –1999- *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- VAN STEENIS, C.G.G.J. –1976- Autonomous evolution in plants: differences in plant and animal evolution. *Garden's Bulletin, Singapore* 29: 103-126.
- VIDAL, G. & M. MOCZYDLOWSKA-VIDAL –1997- Biodiversity, speciation, and extinction trends of Proterozoic and Cambrian phytoplankton. *Paleobiology* 23: 230-246.
- VRBA, E.S. –1995- On the connections between paleoclimate and evolution. In: E.S. VRBA, DENTON, G.H. & T.C. PARTRIDGE (eds.), *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*, pp 24-45. Yale University Press, New York.
- VRBA, E.S. & N. ELDREDGE –1984- Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology* 10: 146-171.
- WARREN, L. & H. KOPROWSKI –1991- *New perspectives on evolution*. John Wiley & Sons, Pennsylvania.
- WHEELER, Q.D. & R. MEIER –2000- *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.
- WILLIS, K.J. & K.D. BENNETT –1995- Mass extinction, punctuated equilibrium and the fossil plant record. *Trends Ecol. Evol.* 10: 308-309.
- WILLIS, K.J., KLECZKOWSKI, A., BRIGGS, K.M. & C.A. GILLIGAN –1999- The role of sub-Milankovitch climatic forcing in the initiation of the northern hemisphere glaciation. *Science* 285: 568-571.
- WILLIS, K.J. & J.C. McELWAIN –2002- *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.
- WILLIS, K.J. & R. WHITTAKER –2000- The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- WINTER, A. & W.G. SIESSER –1994- *Coccolithophores*. Cambridge University Press, New York.
- WOLFE, J.A. & G.R. UPCHURCH –1987- Leaf assemblages across the Cretaceous-Tertiary boundary in the Raton Basin, New Mexico and Colorado. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 84: 5096-5100.
- WOODWARD, F.I., THOMPSON, G.B. & I.F. MCKEE –1991- The effects of elevated concentrations of carbon-dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. *Ann. Bot.* 67: 23-38.
- ZHURAVLEV, A.Y. & R. RIDING –2001- *The ecology of the Cambrian radiation*. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York.

Aceptado para su publicación en julio de 2003

Dirección de los autores. Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Murcia, 30100 Murcia. E-mail: J.S. Carrión: carrión@um.es; J. Guerra: jguerra@um.es