

Una perspectiva paleobotánica –y por tanto heterodoxa– para las grandes extinciones

José S. Carrión
Santiago Fernández
Noemí Fuentes

Introducción

Como habitantes del siglo XXI, socialmente convencidos de nuestro papel de guardianes de la biodiversidad y desde la óptica prevalente del movimiento conservacionista, la extinción tiene connotaciones incuestionablemente negativas. Sin embargo, para aquellos que se interesan por los procesos evolutivos, la extinción representa un regocijante motivo de investigación, pues al tiempo que significa desaparición de linajes, adaptaciones y variaciones genéticas irrepetibles, proporciona oportunidades para la innovación en los diseños estructurales y funcionales.

La extinción resulta, pues, paradójica en la medida en que se define por componentes destructivos, pero acaba por generar escenarios de inesperada creatividad. Un ecologista tenderá a contemplar la extinción en términos de responsabilidad sociopolítica. Un paleontólogo o un biólogo evolutivo se verán más atraídos por lo que la extinción supone de experimento natural.

Este capítulo adoptará este último enfoque. Y lo hará desde la heterodoxia –como reza el título– porque se orientará hacia las pautas y procesos de extinción en plantas. Definitivamente, la mayor parte de las discusiones teóricas sobre extinción,

ya sean en un contexto evolutivo o paleoecológico, se han centrado y siguen centrandose en torno a la evidencia aportada por los fósiles animales. Ello es así por condicionantes históricos y afecta a todos los aspectos de la investigación evolutiva. Los procesos de especiación y extinción en organismos fotosintéticos apenas reciben atención en los manuales sobre evolución más que de pasada o para hacer mención al paisaje en el que los animales se desenvolvían. No obstante, el registro fósil de los mismos es impresionante y proporciona una visión mucho más ajustada de los ecosistemas del pasado desde hace unos 3.700 Ma.

Apuntes históricos

Las ideas sobre la extinción suscritas en el marco de las primeras teorías evolutivas tuvieron un recibimiento hostil, por no decir traumático, en la Inglaterra victoriana de mediados del siglo XIX. Hay que tener en cuenta que las doctrinas religiosas basadas en el texto bíblico del Génesis afirmaban que todos los seres vivos eran productos de un único acto creador cuyo punto culminante venía materializado por el hombre. Cualquier discusión del enunciado bíblico representaba, por sí misma, una blasfemia.

No era cuestionable si los seres vivos cambiaban a lo largo del tiempo, puesto que ello implicaba que el acto creador era, de algún modo, imperfecto. Tampoco se podía plantear duda alguna sobre el hecho de que todas las formas de vida creadas en un principio seguían existiendo. ¿Qué sentido tenía la extinción en el contexto de la creación?

Los siglos XVIII y XIX contemplaron, sin embargo, la acumulación de evidencias fósiles que despertaban inquietudes filosóficas. Para muchos, los fósiles no eran más que el producto de una fuerza vital de la Tierra, que se esforzaba por crear imágenes de la creación divina. Pero las similitudes morfológicas entre los fósiles y algunos seres vivos contemporáneos no pasaron desapercibidas por mucho tiempo y llegó un momento en el que quedaron pocas dudas de que se trataba de restos petrificados de seres que vivieron en otras épocas. En un alarde imaginativo, la doctrina oficial produjo un nuevo modelo que integraba la evidencia en favor del cambio y la extinción: la clave estaría en el Diluvio, tal y como se narra en la Biblia; los fósiles serían los restos de los animales que se ahogaron en el Diluvio y luego quedaron enterrados en los sedimentos formados por la inundación.

Como se puede imaginar, este argumento no satisfizo a muchos geólogos por el mero hecho de que no había forma de explicar cómo todas las capas de roca fosilífera podrían haberse formado al mismo tiempo. La dialéctica continuó enconada hasta llegar a un punto en que el discurso oficial tuvo que aceptar que los sedimentos y los fósiles no procedían todos de un mismo diluvio bíblico. La opción alternativa sería que ambos eran la consecuencia de una serie de diluvios, el último de los cuales habría sido el de Noé. Las catástrofes anteriores no habrían quedado recogidas en el Antiguo Testamento. Más allá de todo ello, hay que señalar que el clero ortodoxo nunca ha considerado grata la idea de la extinción, especialmente desde que, debido a la aceleración en el ritmo de la exploración paleontológica, empezó a hacerse obvio que algunos fósiles correspondían a animales y plantas que ya no existían en la Tierra.

Académicamente, en línea con este desentendimiento secular, conviene situar dos concepciones

contrapuestas sobre la extinción que podrían venir encarnadas por los trabajos de Darwin y Lyell respectivamente. En su teoría de la “descendencia con modificación”, Darwin define la extinción como el resultado de la competencia interespecífica y enfatiza el carácter incompleto del registro geológico dentro de un paradigma de gradualismo filético que ha penetrado el pensamiento evolutivo hasta nuestros días a través de la denominada “teoría sintética”. En cierto modo, la extinción darwinista viene a estar ineludiblemente acompañada por el éxito o fracaso del proceso adaptativo, tanto en relación al contexto abiótico como al fenómeno de la competencia interespecífica. La extinción de una especie, por tanto, estaría tanto en función de lo que hacen otras especies como de lo que hace ella misma.

Para Lyell (1797-1875), no había otros procesos operando en el mundo vivo más que los que determinaban y mantenían los rasgos de una especie. Así, las especies aparecerían y se extinguirían, mientras la extinción se debería a cambios en el ambiente físico: los cambios locales afectarían solamente a la distribución, los cambios globales a la extinción. Para Lyell, las especies –sus fenotipos, diríamos hoy– no tienen responsabilidad alguna en su proceso de extinción. Éste sería azaroso, accidental y condicionado abióticamente; por decirlo coloquialmente, las especies extinguidas habrían tenido cierta dosis de “mala suerte”. Viene a ser curioso que los sistemas de pensamiento alternativos al gradualismo filético, como el modelo de los equilibrios puntuados o el de los pulsos renovadores, se encuentren epistémicamente más cerca de Lyell que de Darwin en lo que concierne a las causas de la extinción.

Extinciones en masa de animales y plantas terrestres

Considerando intervalos de tiempo geológico relativamente breves, se habla de *extinciones en masa* cuando tiene lugar la desaparición de un porcentaje muy elevado de especies, géneros y familias, incluso órdenes, a nivel global o en áreas geográficas muy extensas. La extinción en masa, por

tanto, implica una notable pérdida de biodiversidad bajo circunstancias ambientales que se pueden considerar catastróficas. Según la ingente documentación geológica disponible hasta la fecha, estas catástrofes incluirían ciertamente impactos ambientales causados por enfriamiento global y glaciación, vulcanismo masivo, cambios en la salinidad o el oxígeno oceánico, variaciones en los niveles marinos, impactos de meteoritos, tormentas producidas por cometas, radiación desde supernovas y grandes llamaradas solares. Luego, estos fenómenos tendrían una incidencia ambiental a través de la aparición abrupta de largos períodos de oscuridad y frío, olas de calor, lluvias ácidas, toxicidad, inundaciones, etc. En el registro fósil de animales marinos (el mejor conocido), los paleontólogos han identificado entre doce y cinco grandes extinciones en masa durante los últimos 600 millones de años. Detengámonos en cada una de las “cinco grandes” y en el impacto biótico que, según las bases de datos paleobiológicas, habrían producido a diferentes escalas taxonómicas.

Hace unos 443 Ma, a finales del Ordovícico, tuvo lugar una extinción masiva que afectó al 96% de las especies de animales marinos. La catástrofe tuvo que afectar en gran medida al fitoplancton, aunque las estimas de extinción son controvertidas en este nivel. Sin embargo, hay que señalar que el Ordovícico final es el momento en el que se constatan las primeras evidencias fragmentarias de vida vegetal terrestre, sobre todo por la aparición de estomas, cutículas, y especialmente esporas agrupadas permanentemente en díadas y tétradas, con paredes de esporopolenina, las cuales, aunque no son una evidencia indiscutible de esporófitos terrestres multicelulares, sí que sugieren la existencia temprana de plantas con células reproductoras que podían vivir expuestas al aire. De algún modo una catástrofe mayúscula para la vida marina, asociada a diversas crisis glaciares, supuso cierto estímulo para la conquista del aire por las plantas; en concreto para la derivación de los embriófitos a partir de un pequeño grupo de algas continentales, las carofíceas.

En el Devónico existe una transición geológica (Frasniense-Fameniense, o *evento F-F*) asociada a una segunda extinción masiva. La cronología se ha

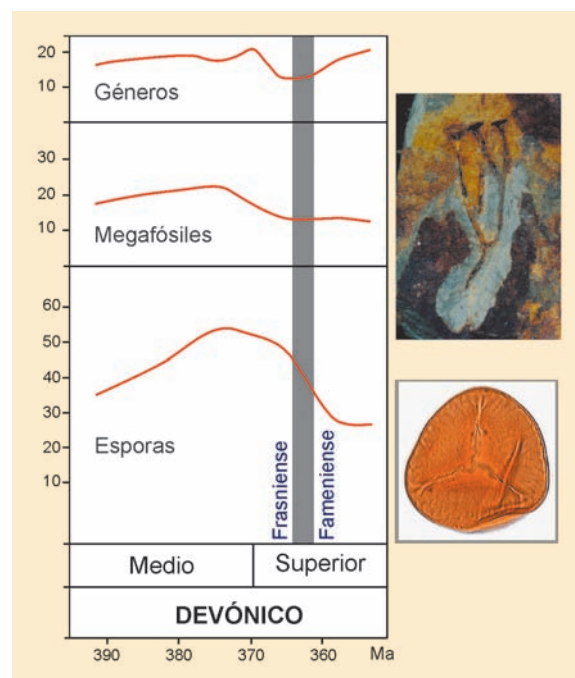


Figura 1. La diversidad de plantas durante el Devónico final (evento Frasnense-Fameniense) no experimentó un declive comparable al de los animales, con independencia de si se toman como referencia los recuentos de microfósiles o megafósiles. Redibujado de Willis y McElwain (2002).

calibrado en torno a 364 Ma. El evento F-F produjo una reducción del 95% de las especies animales de aguas superficiales y del 60% a nivel de especies marinas de agua profunda. En otros cálculos, se estima que la extinción afectó a la mitad de los géneros de animales, incluyendo cnidarios, braquiópodos, foraminíferos, equinodermos, algas bentónicas, cefalópodos, conodontos, peces, y en general zooplancton.

Curiosamente, de nuevo, el evento F-F coincide con un momento en el que la especiación vegetal se mantiene relativamente importante dentro de un marco cronológico que supone una esquizofrenia estructural bien conocida en la historia evolutiva de las plantas (figura 1). Nos referimos a la radiación de trimerófitos, zosterofilófitos, licófitos, esfenófitos, helechos y progimnospermas. Esta diversidad implica innovación en los sistemas vasculares, mecanismos de anclaje y tipos foliares. Por añadidura, a finales del Devónico se descubre la primera semilla fósil, *Archaeosperma arnoldii* y aparecen sofisticados mecanismos para la reproducción sexual de los primeros espermatófitos.

El final del Devónico contempla, además, la configuración de las estructuras edáficas conocidas y sirve de punto de partida para la aparición de los primeros bosques, que adquieren su máximo desarrollo en las cuencas paráticas del Carbonífero. En su conjunto, el Devónico (417-354 Ma) se puede considerar un período de “excitación” evolutiva homologable con la “explosión cámbrica” de animales, del mismo modo que el Carbonífero (354-290 Ma), supondrá la acentuación de los procesos de diversificación interna en los grupos ya existentes. Así, mientras el Devónico conlleva ocupación de nichos ecológicos, el Carbonífero es un período de competencia y adaptación, una fase de sofisticación y complejación de relaciones paleoecológicas. Tanto un período como otro incluyen fases de desaparición de grupos, pero no se puede considerar que exista una catástrofe taxonómica en las plantas terrestres, como demuestran los recuentos de fósiles (figura 1). Y lo que es de importancia capital, en ningún momento del Devónico, incluyendo la frontera F-F, se constata evidencia alguna de extinción masiva en plantas terrestres.

La tercera gran extinción acontece en el Pérmico Superior, hace unos 248 Ma. Sin duda alguna fue la más brutal, suponiendo la pérdida de entre el 90 y el 96% de los invertebrados y del 54% de las familias de animales marinos, así como el 75% de las familias de tetrápodos. Los paleontólogos son unánimes respecto a que los cambios ambientales durante este momento fueron muy acentuados en términos de enfriamiento global, aridificación y continentalización, incluso glaciación. Pero del mismo modo que durante la extinción tardodevónica, no parece clara la existencia de un evento similar de extinción masiva entre las plantas. Antes de esta transición, la mayor parte de los biomas venían caracterizados por licófitos, esfenófitos, helechos arborescentes, cordaites, glosopteris y pteridospermas no cupuladas (Medullosales, Callistophytales).

Sin embargo, después del Triásico inicial (256-242 Ma) tiene lugar una reducción de los grupos paleozoicos, la radiación de las equisetáceas y osmundáceas después del declive de los esfenófitos y helechos arborescentes, y una expansión de las pteridospermas cupuladas, cícadas, ginkgófitos,

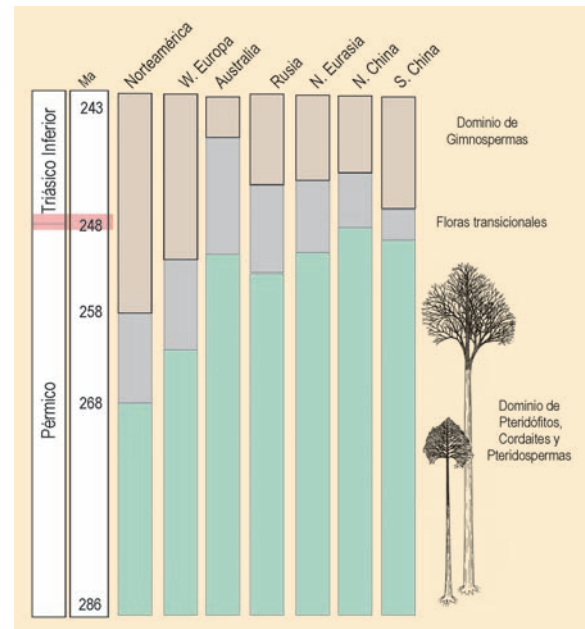


Figura 2. Reemplazamiento de la vegetación dominada por licófitos, esfenófitos, filicófitos, cordaites y pteridospermas, por otra en la que los elementos dominantes son cícadas, ginkgos, cicadeoidófitos y coníferas, durante el tránsito Pérmico-Triásico (256-242 Ma). Se observa una fase de transición, de unos 20 Ma, pero no hay evidencias de extinción en masa. Redibujado de Willis y McElwain (2002), basado en Knoll (1984).

voltziales y coníferas (figura 2). En otras palabras, una reorganización de la estructura ecológica con aparición de nuevas especies y cambios en la distribución de las ya existentes. Sin embargo, sin obviar el “trauma ecológico”, respecto a lo primero hay que decir que las investigaciones desarrolladas en las diferentes regiones emergidas indican que la diversidad de familias no descendió nunca notablemente y que, en cualquier caso, los cambios discurren a través de varias decenas de millones de años. Es decir, estamos hablando de un tiempo más que suficiente para la interacción ecológica y el reemplazamiento de nichos por competencia. No parece, por tanto, haber una extinción en masa en el registro de plantas terrestres leñosas a finales del Pérmico.

La cuarta gran extinción se registra en la transición Triásico-Jurásico (206 Ma), precisamente uno de esos momentos geológicos que resultan análogos de la situación actual de recalentamiento global e incremento del dióxido de carbono atmosférico. Para los paleontólogos, es el episodio de extinción de los ammonites, pero la transición re-

presenta en realidad una nueva extinción en masa que diezmó especialmente los sistemas arrecifales (unas 300 familias de animales) y afectó también a los vertebrados e insectos terrestres. Las reconstrucciones basadas en polen, esporas y macrorrestos demuestran que, por ejemplo, las floras del norte de Europa y Norteamérica fueron sustituidas en un 95%. Sin embargo, no hubo ningún cambio significativo en la composición de las floras en latitudes bajas de Norteamérica. No estaríamos, por tanto, hablando de extinción en masa, porque no se cumple el requisito de amplitud geográfica o globalidad, más que en lo que concierne a los glosopteris, peltaspermás y coristospermás. La extinción fue más un fenómeno regional que global (figura 3). Desde otra perspectiva, la transición contempla incluso la aparición de nuevos grupos y las radiaciones de otros. Es el caso de las Bennettiales (sobre todo williamsoniáceas, que alcanzarán su apogeo en el Jurásico), Caytoniales y Pentoxylales (que lo lograrán en el Cretácico) y de algunos grupos prominentes de helechos (*Schizaeaceae*, *Mattoniaceae*). Más todavía, estamos en el momento de la diversificación inicial de las familias modernas de coníferas.

La quinta extinción en masa –la más afamada– ocurrió entre el Cretácico y el Terciario (*K-T*), hace unos 65 Ma. El impacto de uno o varios cuerpos extraterrestres, al menos uno sobre la Península del Yucatán, acabaría por producir una reducción del 80% en los invertebrados marinos, la extinción total de los dinosaurios y una drástica reducción en el número de especies de mamíferos. Existen evidencias bien fundadas de declive taxonómico en muchos vertebrados pelágicos, foraminíferos y moluscos. El impacto debió producir incendios devastadores, inicialmente frío intenso, oscuridad prolongada y, después, recalentamiento global y lluvia de ácido nítrico.

Esto supuso que entre el 70 y el 80% de todos los animales se extinguieron. El evento *K-T* se ha documentado sobre todo a través de las concentraciones de iridio, un elemento raro en la corteza terrestre pero abundante en los asteroides.

Desde el punto de vista de la vegetación terrestre, lo cierto es que a finales del Cretácico, muchos

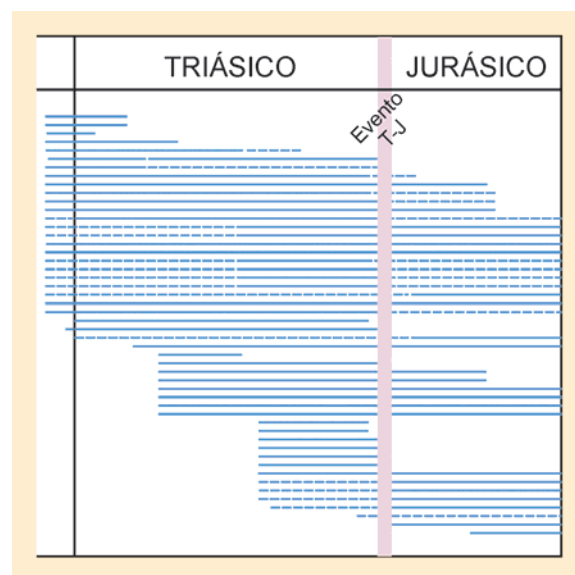


Figura 3. Biocronología de los tipos palinológicos europeos en la frontera Triásico-Jurásico. Las líneas interrumpidas indican incertidumbre en los límites cronológicos. La idea de que el evento Triásico-Jurásico no tuvo contrapartida de extinción en masa entre las plantas vasculares queda afianzada con estos datos. Redibujado de Traverse (1988).

biomas estaban ya dominados por las angiospermas, las cuales, para la mayoría de los paleobotánicos, aparecen en el Cretácico Inferior, hace unos 140 Ma, en las zonas ecuatoriales del Hemisferio Norte. Por tanto, el final del Cretácico fue un episodio prolífico en términos de formación de especies de plantas. Algunas secuencias sedimentarias evidencian cambios en la composición florística en la frontera *K-T*.

Estos cambios afectan a la diversidad de espermatófitos *versus* helechos o a la de angiospermas *versus* gimnospermas, sobre todo coníferas. Pero en la mayor parte de los registros, con independencia de los cambios florísticos, se constata la recuperación del ecosistema original. El escenario paleoambiental inferido es, sin duda, el de una catástrofe ambiental, durante la cual algunas especies oportunistas, sobre todo helechos, pero también angiospermas, habrían aprovechado su capacidad para expandirse después de episodios reiterados de incendios. En cualquier caso, a diferencia de lo que ocurre en el registro animal, la escala del trauma paleoecológico entre las plantas vasculares dista mucho de ser global, constatándose una enorme heterogeneidad espacial en el impacto biótico.

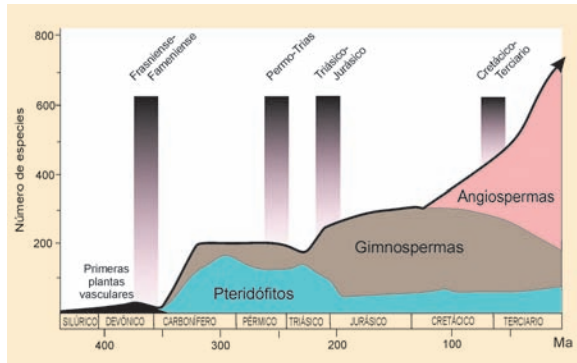


Figura 4. Diversidad de especies de plantas vasculares durante los últimos 440 Ma. Se indican también las cuatro últimas extinciones en masa del registro animal marino. Redibujado de Willis y McElwain (2002) y Carrión (2003). Basado en Niklas et al. (1983).

La extinción K-T se cifra más en desaparición de morfotipos o estructuras que en términos de diversidad global y, en este sentido, las floras tropicales habrían sido las más afectadas, probablemente por la extraordinaria sensibilidad de estos ecosistemas tan complejos. La respuesta de las floras de latitudes elevadas a los cambios climáticos acaecidos no tiene nada que ver con un evento abrupto de extinción; sino en todo caso con cierta reducción gradual de la diversidad. Los procesos de preadaptación habrían sido importantes en plantas que habían estado en contacto previo con situaciones de estrés abiótico. Hay que tener en cuenta que muchas especies cretácicas ya existían en el Trías, durante el cual se constatan episodios de frío y aridez que han dejado testimonios geológicos de cambio climático no menos importantes que los que se describen para esta transición. Queda claro, pues, que las pautas de cambio vegetal a lo largo del episodio K-T, como en los eventos anteriores, no parecen implicar nada parecido a una extinción en masa. Más bien sugieren un incremento de la estacionalidad en áreas de latitud baja, procesos de sucesión ecológica con recuperación de la estructura original y algún reemplazamiento de nicho y, finalmente, una modificación en la pauta de distribución geográfica de algunas zonas de vegetación.

Así pues, los eventos de extinción en masa de animales marinos no tienen equivalente dentro de la evolución de plantas vasculares (figuras 4, 5).

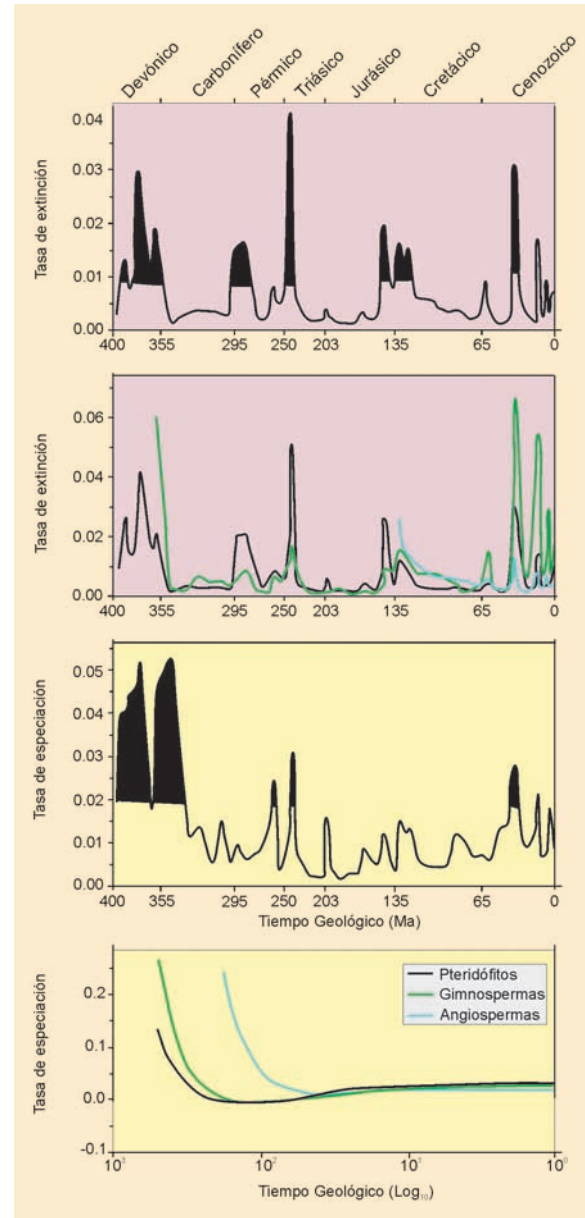


Figura 5. Tasas de extinción y especiación de plantas vasculares terrestres a lo largo de los últimos 400 Ma. Los episodios de mayor extinción no coinciden con los eventos en masa de animales marinos ni con los de tetrápodos terrestres. Nótese también cómo la intensidad de las extinciones de especies no es equivalente entre los tres grupos reproductores (pteridófitos, gimnospermas, angiospermas) y cómo la tasa de especiación es inicialmente muy alta en los tres grupos para disminuir hasta una línea basal subsiguientemente. El Devónico y el Carbonífero aparecen como las grandes fases de diversificación de plantas vasculares. Redibujado de Niklas (1997).

Sí hay paralelismo en relación con los tetrápodos terrestres para las tres extinciones más recientes (Permo-Trías, Triásico-Jurásico y Cretácico-Paleoceno), aunque éstos experimentarían, por añadidura, algunas extinciones importantes durante el Ceno-

zoico y sufren un declive igualmente importante entre el Carbonífero y el Pérmico. Respecto a los insectos, es bien cierto que existen múltiples excepciones a estas pautas generales. Globalmente, los insectos resistieron con cierto éxito el evento K-T. Probablemente, ello es debido a la extraordinaria plasticidad espacio-temporal de sus rangos de distribución (muchos grupos de insectos tienen gran longevidad en el registro fósil). En todo caso, existen patrones particulares. Así, tanto durante el evento del Permo-Trías como durante el K-T, algunos grupos desaparecieron abruptamente. Nos referimos sobre todo a los fitófagos especialistas cuyos huéspedes vegetales se extinguieron en estos episodios.

Tolerancia a la disrupción físico-química en las plantas vasculares

Las plantas vasculares tienen, por tanto, una mayor capacidad que los animales para soportar los cambios ambientales drásticos. ¿A qué puede deberse esta mayor capacidad? Desde luego, se conjugan varios rasgos. En primer lugar, las diferencias en las necesidades básicas: se puede decir que las plantas son más austeras desde el punto de vista fisiológico. En otras palabras, que se las arreglan con agua, fotones, dióxido de carbono, nitrógeno, magnesio, fósforo, potasio y algunos oligoelementos. Esto es aplicable lo mismo a una palmera, a una orquídea que a una sigilaria del Carbonífero. La extinción implica siempre una disrupción en el ambiente físico-químico y en este contexto, la política fisiológica de “mínimos” que tienen las plantas podría haber sido muy eficaz.

En segundo lugar, hay que hacer intervenir el ingente papel que alcanzan la hibridación, la evolución en mosaico, modular y reticulada, dentro del mundo vegetal. Es bien conocido que, por ejemplo, las plantas vasculares suelen superar la esterilidad inducida por hibridación a través de la poliploidía y la reproducción vegetativa. Las barreras sexuales al cruzamiento entre especies, incluso entre géneros, no son tan exigentes como en animales. La multiplicidad de avenidas para la dispersión eficiente del material génico explica por qué los híbri-

dos intergenéricos en animales suelen ser piezas de museo, mientras que, entre las plantas, son relativamente frecuentes. Existen complejos híbridos tanto en musgos como en helechos (el caso de *Asplenium* es espectacular) y sobre todo en las angiospermas.

Respecto a la evolución en mosaico, una estrategia en la que se alteran diferencialmente unos órganos y no otros, tenemos un ejemplo bien documentado en los archivos sedimentarios del Pérmico y Triásico, el cual viene de la distribución de los pólenes denominados taeniados o poliplicados. Este palinotipo se caracteriza por la presencia de pliegues longitudinales en la exina que permiten la expansión y retracción del polen en respuesta a variaciones en la humedad atmosférica. Presumiblemente, la configuración taeniada fue una respuesta adaptativa a las crisis de aridez que comienzan en el Carbonífero Superior y se generalizan en el Permo-Trías. La exina poliplicada se presenta en pólenes con uno, dos, muchos, o ningún saco aerífero, y con simetría radial o bilateral. No hay tampoco exclusividad taxonómica y tendríamos que hablar de convergencia evolutiva en el rasgo, dado que aparece hoy residualmente en gnetófitos (*Ephedra*, *Welwitschia*) (figura 7) y angiospermas (acantáceas), mientras que se asocia a multitud de grupos de gimnospermas mesofíticas, incluyendo diversos órdenes de pteridospermas y coníferas. Todos estos grupos tenían además modificaciones foliares que indican la exposición, al menos temporal, a condiciones de aridez extrema. El mosaico evolutivo vendría ilustrado por la coexistencia de líneas evolutivas independientes en el gametófito (grano de polen) y en el esporófito (formas foliares, cutículas, indumentos).

En tercer lugar, existe una cierta facilidad para la persistencia y consecución de la madurez reproductora en individuos y generaciones producidas después de cambios evolutivos en el desarrollo embrionario (lo que se denomina heterocronías y heterotopías o procesos homeóticos). Los “monstruos” vegetales tienen a menudo altas esperanzas de vida. En parte, ello está relacionado con el hecho de que las plantas tienen una mayor simplicidad estructural, con un menor número de tejidos y órganos que

requieran integración durante la ontogenia; sin olvidar que el control del desarrollo no está centralizado como en los animales. La evolución de las angiospermas a partir de algún grupo de pteridosperma mesozoica ilustra bien este fenómeno, puesto que en realidad, el cambio más sustancial implicó la progénesis del saco embrionario, tomando como consecuencia un “rejuvenecimiento morfológico” de la planta haploide sexualmente madura, y críticamente un adelanto en el tiempo de fecundación que facilitó una tasa intergeneracional mucho más elevada. Así pues, un “error” que afectó a las primeras fases del desarrollo embrionario dio lugar a una estirpe que acabaría por dominar la mayor parte de las zonas de vegetación terrestre después del Cretácico y una vez que existieron posibilidades para la competencia con los bosques gimnospermi- cos diezmos por la catástrofe ambiental.

En cuarto lugar, debemos señalar la capacidad que tienen muchas plantas para retener la viabilidad de sus semillas durante muchas décadas en el banco del suelo. Hipotéticamente, esta fase de resistencia o dormancia podría haber sido suficiente para soportar algunos de los períodos de catástrofe ambiental descritos anteriormente. Un quinto factor de resistencia se liga con la opción migratoria: las diásporas (polen, esporas, semillas, incluso fragmentos de plantas o individuos enteros) pueden ser transportadas por el viento, el agua o los animales y alcanzar distancias considerables. Finalmente, hay que señalar que, en comparación con los animales, la mayor parte de las especies de plantas tienen una menor sensibilidad al tamaño poblacional, es decir, una población de plantas vasculares formada por unos cuantos individuos puede persistir marginalmente mucho mejor que una similar de tetrápodos.

Puede que todo lo anterior explique el comportamiento de las curvas de diversidad para las plantas fósiles cuando se comparan con las del registro de animales marinos o el de tetrápodos herbívoros. Desde su aparición hace unos 420-430 Ma, el registro fósil de plantas vasculares demuestra una tendencia hacia el incremento total en la diversidad de especies a través del tiempo geológico. Y si comparamos los tres grandes grupos de diseño reproduc-



Figura 6. *Welwitschia mirabilis*, una gimnosperma del desierto del Namib. Se trata de un fósil viviente que podría tener una longevidad taxonómica de 200 millones de años (foto: Graciela Gil Romera).

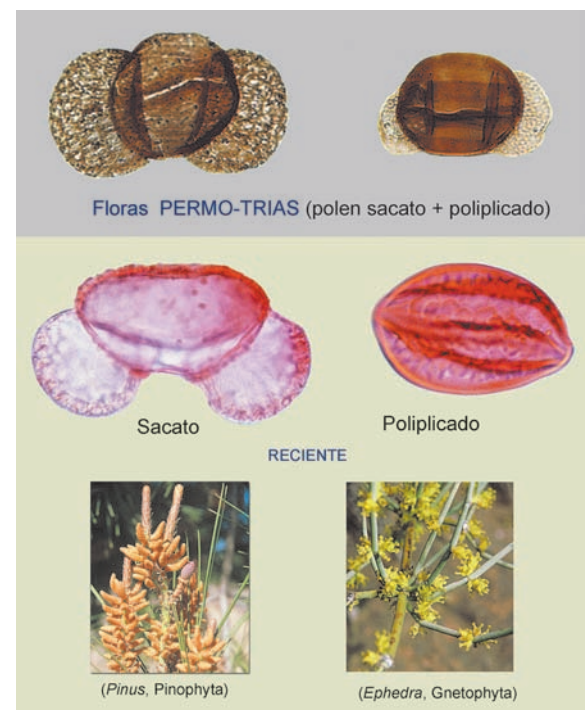


Figura 7. Pólenes taeniados: una adaptación a la aridez que se presenta de forma reiterativa en el Pérmico y durante la crisis del Permo-Trías. Así, a finales del Paleófitico se combinaban la incorporación de sacos aeríferos con el carácter poliplicado. En la actualidad, estos rasgos aparecen segregados. Mientras los gnetófitos *Ephedra* y *Welwitschia* presentan granos de polen poliplicados no sacatos, un buen número de géneros de coníferas (*Pinus*, *Cedrus*, *Abies*, *Picea*) presentan simplemente polen sacato.

tor (pteridofítico, gimnospermico y angiospermico), observamos cómo, con la aparición y consolidación de cada nuevo grupo, se produce un declive gradual en los grupos previamente dominantes (figuras 5, 7). Digamos, en todo caso, que desde una perspectiva macroevolutiva, las especies vegetales tendrían inicios abruptos pero declives graduales. Esto no ocurre con los animales, en los que la naturaleza de la extinción es más abrupta, y las fronteras bioestratigráficas, menos difusas. Así, las cícadas todavía se encuentran en Australia, África y México 100 Ma después de que perdieran algunos de sus biotopos preferidos de los cuales fueron expulsados por las angiospermas en zonas tropicales.

Un último detalle digno de mención deriva de la longevidad entre las plantas de los “fósiles vivientes”, es decir, taxones de larga supervivencia en el tiempo geológico. Las comparaciones entre familias son poco pertinentes, pero es bien cierto que las colonias del género *Botryococcus* encuentran contrapartidas en el Ordovícico Medio, hace unos 470 Ma, mientras que géneros como *Selaginella*, *Equisetum* y *Lycopodium*, cuyas especies suman unos mil supervivientes en la actualidad, parecen tener su origen en el Carbonífero, hace más de 300 Ma. ¿Dónde fueron a parar los sauropterigios, ictiosauros y pelicosauros? En otro orden de magnitud, las plantas demuestran una tenacidad morfológica asombrosa: *Metasequoia*, *Cunninghamia* y *Sequoia* apenas han cambiado en los últimos 100 Ma, *Ginkgo* y *Araucaria* en los últimos 200 Ma, *Dicksonia* se identifica con las formas de hace unos 180 Ma. El criterio de perpetuación taxonómica incluiría igualmente taxones como *Welwitschia mirabilis* (figura 6), *Cycas*, *Taxus baccata*, *Marattia*, *Osmunda* y *Ephedra*, entre otros.

Extinciones regionales de plantas, preadaptación y otros condicionamientos bióticos y fisiográficos

Habiendo hecho las generalizaciones precedentes, conviene detenerse en algunos episodios de la evolución vegetal sobre los cuales existe documentación para comprender la respuesta de los ecosistemas a los cambios climáticos a una escala regio-

nal. En este sentido, los dos últimos períodos del Paleozoico (Carbonífero y Pérmico) ofrecen oportunidades excelentes para estudiar las reacciones de la vegetación terrestre a las fluctuaciones de tipo glacial-interglacial (las cuales, en contra de lo que se asume habitualmente, no son un rasgo exclusivo del Cuaternario) (figuras 8, 9). En Norteamérica, por ejemplo, los depósitos de origen lacustre, fluvial y deltaico proporcionan una resolución estratigráfica más que aceptable para este intervalo, durante el cual tuvo lugar el declive de magníficas formaciones forestales de licófitos y esfenófitos, con su reemplazamiento por bosques de plantas con semillas.

A lo largo de unos 70-75 Ma hay evidencias litológicas (principalmente *tillitas*) de dos glaciaciones globales que, como durante el Cuaternario, coincidieron con fases áridas en algunos territorios tropicales. Los datos de polen y esporas fósiles indican que algunos grupos de plantas que habían evolucionado en el Devónico Superior se diversificaron internamente durante el Carbonífero Inferior. Este es un intervalo interesante para la diversificación de los licófitos, esfenófitos, helechos, pteridospermas y cordaites. A finales del Carbonífero, se constata una notable segregación de nichos ecológicos, de modo que los licófitos rizomórficos (*Lepidodendrales*) ocupan principalmente las zonas pantanosas, los helechos arborescentes la mayor parte de

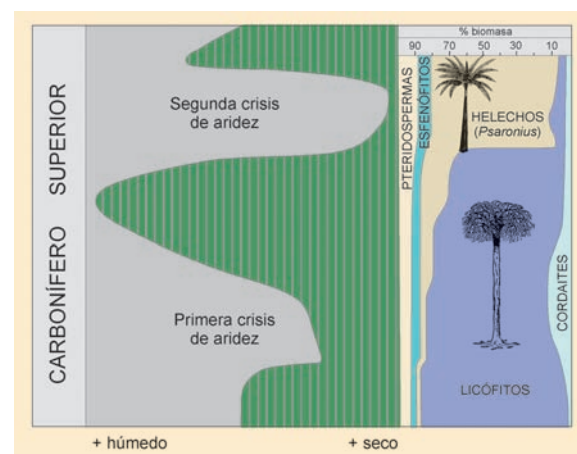
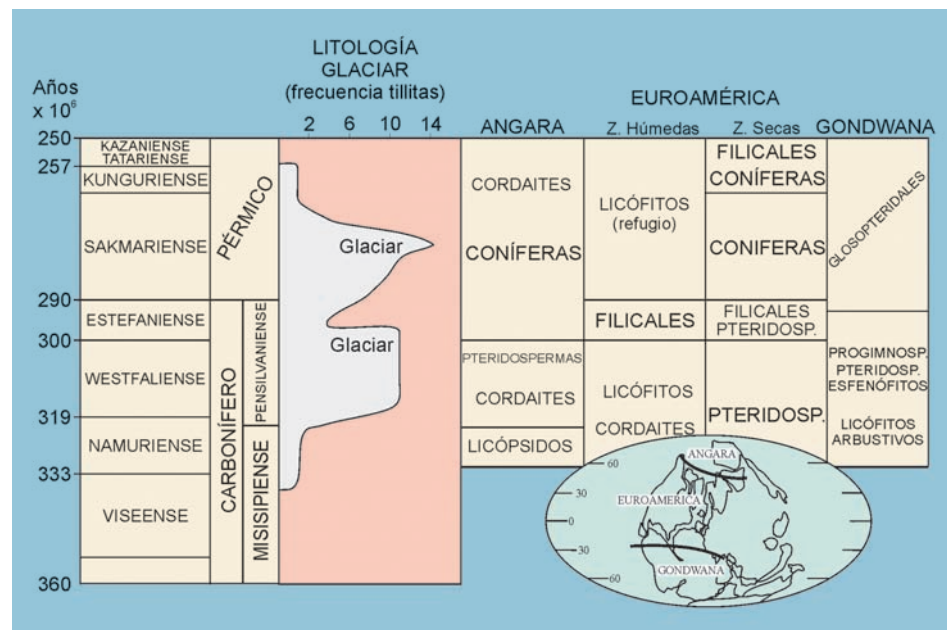


Figura 8. Relaciones paleoecológicas entre la abundancia de plantas vasculares y los cambios climáticos durante el Pensilvaniense de la Euroamérica húmeda. Redibujado de Philips y Gentry (1994).

Figura 9. Relaciones entre los procesos de glaciación/recalentamiento global y los cambios en la vegetación del Paleozoico Superior. Los límites entre las biofasas tienen lugar entre uno y diez mil años, mientras que la mayor parte de las etapas cubren varios millones de años. Obsérvese la falta de coherencia estratigráfica en los tiempos de respuesta vegetal a nivel de los diferentes subcontinentes. Modificado de Gastaldo et al. (1996).



los ecosistemas sometidos a algún tipo de perturbación extrínseca, las pteridospermas y cordaites los suelos bien drenados y los biotopos más áridos, y los esfenófitos una amplia gama de ambientes de transición.

Las glaciaciones del Westfaliense y Sakmariense provocaron una importante modificación a largo plazo en la composición de las floras paleozoicas a nivel de los tres dominios biogeográficos existentes: Angara, Euroamérica y Gondwana. Globalmente, el cambio supuso promover la dominancia de especies oportunistas o con ciclos vitales similares a los de los espermatófitos actuales: las glaciaciones representaron situaciones de intensa alteración del contexto físico-químico y parece coherente la expansión de aquellas especies que, precompetitivamente, habían desarrollado estrategias vitales para sobrevivir en ambientes inhóspitos. Sin embargo, hubo importantes diferencias en las trayectorias descritas y en la secuencia de eventos. Así, el paisaje vegetal de Angara se modificó sensiblemente con el advenimiento de la glaciación westfaliense: los bosques de licófitos rizomórficos dieron lugar rápidamente a formaciones abiertas de pteridospermas y cordaites. En contraste, la mayor riqueza florística de la flora de Gondwana permitió que el espectro taxonómico de los grupos dominantes no cambiara perceptiblemente durante esta pri-

mera fase glaciar. Las floras tropicales apenas experimentaron variación: los licófitos (*Lepidophloios*, *Paralycopodites*, *Sigillaria*, *Lepidodendron*, *Diaphorodendron*) y cordaites siguieron caracterizando el paisaje de Euroamérica en los ecosistemas más húmedos, mientras que diversos órdenes de pteridospermas mantuvieron su dominancia en contexto árido (figura 9).

La glaciación sakmariense provocó la expansión de las coníferas en Angara y en los biotopos áridos de Euroamérica, así como el advenimiento de la flora glosopteridácea de Gondwana, mientras que se mantuvieron algunos enclaves relicticos de licófitos en la región oriental del continente euroamericano. En cualquier caso, ni los macrofósiles ni el polen muestran tampoco coherencia bioestratigráfica en su respuesta a esta segunda crisis climática. En cuanto al recalentamiento global que tuvo lugar durante el Estefaniense, la reacción casi inmediata de las floras de Angara y Euroamérica contrasta con la inercia de la flora de Gondwana. De hecho, el declive de los esfenófitos, los licófitos arbustivos, las pteridospermas y las progimnospermas en este subcontinente se produjo con un desfase de 9 millones de años en relación con la invasión de Angara por las coníferas. A finales del Pérmico, justo antes de la extinción en masa de animales, toda la compartimentación de nichos

descrita habría dado paso a un escenario donde las plantas portadoras de semillas dominaban ya la mayor parte de los hábitats descritos.

Si analizamos con más profundidad lo que ocurre durante el Carbonífero Superior, el marco de la extinción regional es muy similar. Las fases iniciales, tanto del Westfaliense como del Estefaniense, fueron episodios de incremento de la aridez, teniendo un reflejo en las palinocenosis (figura 8). La primera crisis de aridez apenas impactó sobre la vegetación. Sin embargo, al comienzo de la crisis estefaniense tiene lugar una rápida regresión de las formaciones vegetales dominadas por lepidodendros y cordaites mesófilos (*Mesoxylon*, *Cordaixylon*), siendo reemplazadas por helechos arborescentes, sobre todo *Psaronius*, así como pteridospermas (*Medullosa*) y esfenófitos (*Sphenophyllum*, *Calamites*). Los lepidodendros fueron retrocediendo progresivamente y terminaron por extinguirse al final de la segunda crisis. Todo ello fue, obviamente, debido a que las floras pensilvanienses estaban muy influenciadas por la cantidad de agua fresca disponible. Durante el Pérmico, la aridez se incrementaría dramáticamente, lo cual tiene que ver con el cambio continuo en la posición de las masas continentales y con una importante glaciación en Gondwana que afectó al nivel del mar y a la salinidad. Esto acabó con la mayor parte de las zonas pantanosas del Carbonífero y proporcionó oportunidades para la expansión de plantas como las coníferas de tipo *Walchia*.

Cabe enfatizar que las secuencias vegetales descritas cubren etapas de millones de años. Sin embargo, los episodios de cambio apenas cubren varios miles de años. De hecho, la mayor parte de los eventos de migración, extinción de especies y reorganización de la estructura ecológica que han tenido lugar durante el Carbonífero y el Pérmico como consecuencia de cambios climáticos se describen adecuadamente como *respuestas tipo umbral* en las que no siempre es el cambio climático el último factor determinante. Destaquemos como, en el caso de las zonas húmedas de Euroamérica, un primer intervalo de aridez durante el Westfaliense apenas tuvo relevancia sobre la configuración ecológica. El registro fósil indica procesos de extinción

regional, pero en algunos casos, con retorno en la ocupación de nichos, y en otros, con reemplazamiento, sin que se constaten grandes traumas en la configuración funcional del sistema ecológico más que hasta finales del Pérmico.

El Cuaternario supone otro período en el que se observan condicionamientos bióticos a la extinción inducida por cambios ambientales. Esto implica que las características biogeográficas y adaptativas de los grupos han sido a veces tan importantes como el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes y estructuras funcionales después de cada crisis. Durante el Cuaternario, la Tierra ha estado sujeta a cambios climáticos cíclicos debido a su posición, movimiento relativo e interacción gravitatoria con otros planetas dentro del sistema solar. Se han establecido tres frecuencias de periodicidad en el cambio: 23.000 años (precesión de los equinoccios), 41.000 años (oscilación del eje) y 100.000 años (excentricidad de la órbita). La historia glacial del Cuaternario se describe habitualmente a través de cambios en la excentricidad de la órbita e inclinación del eje de rotación, los cuales a su vez han modificado la intensidad y la distribución, tanto latitudinal como estacional, de la radiación solar que incide sobre la Tierra.

Para considerar la respuesta vegetal a estos cambios, hemos de tener en cuenta que los tiempos de supervivencia de los organismos vegetales están muy por debajo de aquellos en los que se miden los fenómenos orbitales. En términos prácticos, ello significa que las plantas individuales no estarían preparadas para tolerar la variación climática y que, por lo tanto, es previsible que la misma tenga un enorme impacto sobre individuos y poblaciones. No es de extrañar que la variación orbital haya provocado importantes cambios en la distribución de especies vegetales durante el Cuaternario, incluyendo extinciones a nivel regional (figura 10). En el continente europeo, las últimas glaciaciones ocasionaron migraciones importantes, la retracción de zonas de vegetación y el acantonamiento de las especies forestales en zonas de refugio. Así, los diagramas polínicos del norte de Europa apenas muestran elementos arbustivos durante los estadios cua-

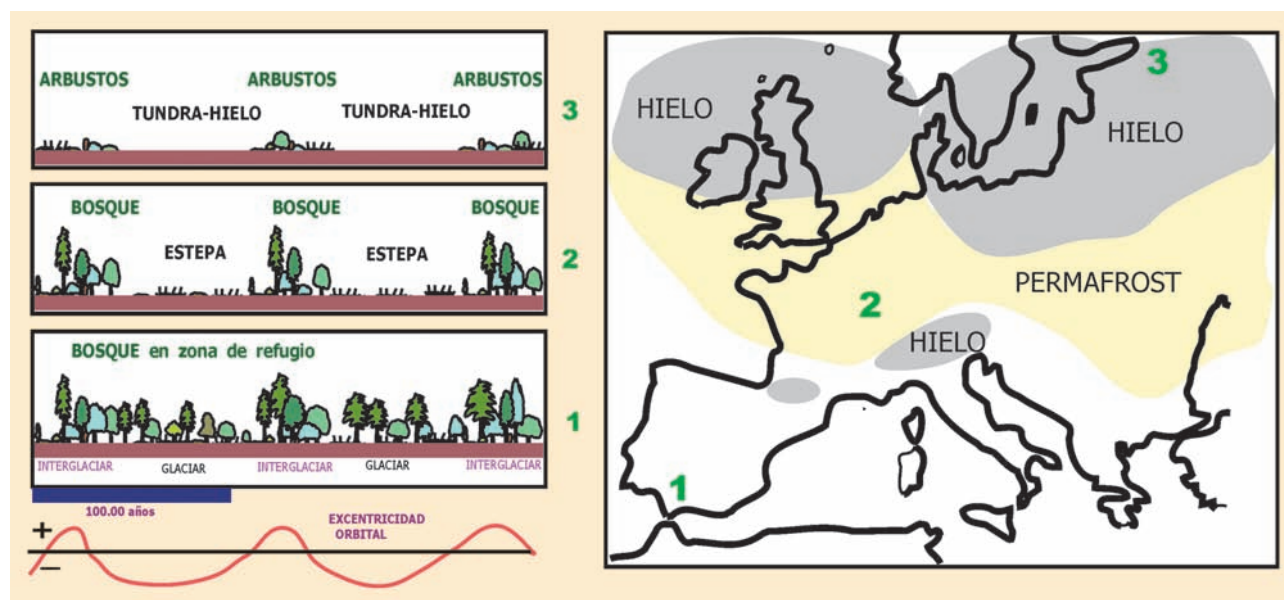


Figura 10. Situación simplificada de las floras leñosas en el continente europeo durante el último máximo glacial (20.000-18.000 años BP). Obsérvese la posición de reservorio de fitodiversidad en el extremo meridional. Modificado de Carrión (2002).

ternarios, mientras que éstos aparecen y desaparecen en la mayor parte de los diagramas obtenidos en el sur de Europa (figura 10). Sin embargo, algunos registros meridionales muestran la presencia continua de elementos mesotermófilos y suponen evidencias incuestionables de refugio local, como ocurría en las zonas húmedas de Euroamérica durante el Sakmariense (figura 9).

Pero la vida media de las especies, en contraste con los tiempos de pervivencia individual, supera la duración del cambio orbital, y por eso sucede que la alternancia de fases glaciares e interglaciares ha provocado cambios microevolutivos, además de los puramente biogeográficos. No en vano, se han descrito pautas diferenciales de variación genética poblacional sobre material reciente de un amplio número de especies vegetales y animales. Dentro del continente europeo, la mayor parte de dichas pautas aparecen ligadas al aislamiento en refugios glaciares en las penínsulas ibérica, itálica y balcánica. El aislamiento habría dejado una impronta sobre la diversidad actual, pero desconocemos si estas diferencias indican el comienzo del proceso de especiación.

Desde otro punto de vista, el más pertinente a este capítulo, cabe preguntarse cuál es el efecto a lar-

go plazo de la dinámica reiterativa de muerte poblacional y migración sur-norte dentro de los continentes del final del Cenozoico. El cuadro general es de diezmación genérica para taxones arbóreos. Sin embargo, la respuesta no ha sido la misma en los diferentes continentes y regiones, siendo mucho más acentuada en Europa que en Norteamérica, probablemente porque la posición de las grandes cordilleras en sentido perpendicular u oblicuo a las vías de migración ha ejercido una potente barrera restrictiva a la supervivencia, pero también por la propia composición específica de la biota. En la propia Península Ibérica se dan peculiaridades. En la mayor parte de Europa, el Plio-Pleistoceno supone un período crítico para los géneros característicos de los bosques tropicales y subtropicales del Plioceno, dándose la circunstancia de que todas las taxodiáceas acabaron por desaparecer. La originalidad de la Península Ibérica radica en que un buen número de los restantes taxones sobreviven durante el Pleistoceno Inferior (ej. *Aesculus*, *Carya*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Ostrya*, *Symplocos*, *Engelhardia* y *Zelkova*), mientras que algunos que se extinguen del norte de Europa llegan al Holoceno (ej. *Fagus*, *Castanea*, *Celtis*, *Juglans*). En contraste, la mayor extinción genérica parece darse, no en el Plio-Pleistoceno, sino du-

rante el Waaliense, hace 1,4-1 Ma. En cualquier caso, la mayor parte de los taxones extinguidos se observan hoy día en otras áreas del planeta, generalmente bajo climas de régimen tropical o subtropical. De nuevo, encontramos cómo las especies vegetales han podido escapar al estrés abiótico por la vía de la redistribución geográfica. Y de nuevo, podemos observar cómo algunos taxones muestran respuestas de diferente magnitud a los eventos de extinción, lo cual sugiere que los factores bióticos intrínsecos son importantes agentes en la supervivencia vegetal.

Extinciones masivas en procariontas y protistas fotosintéticos

A estas alturas del hilo narrativo podemos tener en mente que las características de la genética reproductora de plantas les proporcionan una especial plasticidad o flexibilidad ante cambios ambientales que pueden resultar catastróficos para muchos grupos animales. Sin embargo, las distinciones entre plantas vasculares y animales no son generalizables a todos los organismos fotosintéticos. De hecho, las variaciones en la diversidad de organismos fotosintéticos marinos encuentran un mayor paralelismo con la situación descrita para las faunas marinas y las de tetrápodos terrestres.

En primer lugar, aunque no hay testimonio fósil, tenemos pocas dudas de que durante el Precámbrico hubo extinciones masivas de microorganismos anaeróbicos provocadas por el incremento de oxígeno atmosférico. En cierto modo, la innovación metabólica más importante en la historia del planeta –la evolución de la fotosíntesis– habría sido la responsable de la primera catástrofe taxonómica. De los datos paleoquímicos se deduce que, tras su aparición inicial, los procariontas productores de oxígeno se multiplicaron y diversificaron ampliamente durante el eón Arqueano. Como consecuencia, la productividad global de éstos se incrementó y así, a principios del Proterozoico, la tasa de producción de oxígeno excedía la del consumo. En algún momento entre 2.800 y 2.400 Ma, la atmósfera de la Tierra llegó a tener ya entre el 1-2% de la

concentración actual. El resultado físico fue la generación de una atmósfera enriquecida en oxígeno que, sin duda, restringiría los hábitats para la vida anaeróbica y favorecería la proliferación de los organismos aeróbicos. Sin duda, desde entonces ha tenido lugar una diversificación de las pautas aeróbicas del metabolismo siguiendo diferentes vías evolutivas. De esta forma, el oxígeno, el producto de desecho de las cianobacterias arqueanas, se definió como agente selectivo.

Un grupo para el que sí disponemos de registro fósil son los acritarcos, cuya aparición más temprana se sitúa en torno a 1.900-1.700 Ma. Los acritarcos exhiben características estructurales que dejan pocas dudas de su origen eucariótico (en algunas microfotografías se aprecia cómo tenían núcleos separados por una membrana); sin embargo es general el desconcierto respecto a la naturaleza biológica del organismo productor. Parece ser que la mayor parte de los acritarcos representarían endocistes de paredes gruesas y cubiertas de células móviles de protistas planctónicos, aunque algunos podrían ser estructuras reproductoras de talófitos o quizá carcasas de huevos de zooplancton.

Con independencia de su origen biológico –una abrumadora mayoría serían organismos fotosintéticos– lo que sabemos con certeza es que la aparición de los acritarcos es explosiva y que sus fases de evolución inicial se caracterizan por fuertes oscilaciones en el número de paleoespecies y en los tipos ornamentales (figura 11).

Los microfósiles del Proterozoico Inferior (2.500-1.600 Ma) muestran pocos rasgos de provincialidad y, entre ellos, predominan las formas de paredes lisas. Durante el Proterozoico Medio (1.600-900 Ma), hay una mejor preservación, así como incremento del tamaño (hasta 2 mm) y de la diversidad, con aparición de formas estriadas y a menudo con una ornamentación a base de procesos superficiales, a veces ramificados. Estos tipos de acritarcos fuertemente ornamentados, denominados *acantomorfos*, son, en cualquier caso, más típicos del Proterozoico Superior (900-543 Ma) y períodos posteriores.

Durante el Proterozoico Superior, entre 800 y 650 Ma, se constata uno de los hitos más importantes en la evolución de los organismos eucariotas, te-

niendo lugar una extraordinaria diversificación de acritarcos, en concordancia con las primeras evidencias de vida multicelular. Sin embargo, el 75% de los taxones que se originan en este período desaparecerán durante la glaciación Varangeriense (650-600 Ma, máximo en 610-600 Ma). Se trata, sin duda, de una extinción masiva para el conjunto del fitoplancton precámbrico. 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. Así, precediendo a la glaciación Varangeriense, hay signos de dos períodos glaciares más atenuados durante el Congo Inferior (900 Ma) y Esturtiense (750-700 Ma). La última pulsación fría proterozoica, durante el Siniense inferior (600-543 Ma), representó nuevamente una catástrofe para los biota marinos. El Cámbrico Inferior (543-520 Ma), momento de la “explosión cámbrica” de invertebrados marinos, coincide con un recalentamiento global, movimientos tectónicos, y variaciones en los isótopos de oxígeno y estroncio en los sedimentos marinos. Curiosamente, coincide también con una nueva diversificación de fitoplancton acantomórfico (figura 11). Es obvio que debe haber alguna conexión entre ambas “explosiones” porque los acritarcos pudieron representar perfectamente la base alimentaria de los invertebrados cámbricos.

Los acritarcos representan un sistema modelo para evaluar el alcance taxonómico y paleogeográfico de las extinciones de fitoplancton a lo largo de las primeras fases de evolución biótica. Con posterioridad, uno de los grupos que han resultado más interesantes para esta misma tarea han sido los haptófitos. Este grupo de algas eucarióticas poseen uno de los mejores registros micropaleontológicos desde el Carbonífero hasta la actualidad, incluyendo excelentes fósiles guía, los cocolitofóridos. Esto se debe a la naturaleza carbonatada de los mismos, a su bajo nivel de endemismo y a su extraordinaria abundancia y ubicuidad.

El registro de cocolitofóridos evidencia que los haptófitos se vieron seriamente afectados por la extinción del Permo-Trías, aunque las medidas de extinción genérica (no menores del 60%) son todavía objeto de controversia. Es interesante contemplar,

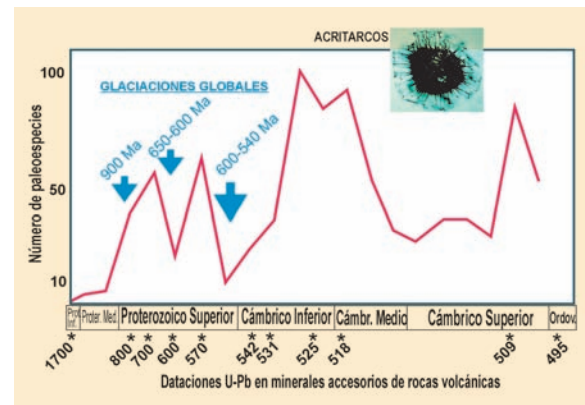


Figura 11. Relaciones entre la diversidad del fitoplancton (acritarcos) y las glaciaciones durante el Proterozoico y el Cámbrico. Las glaciaciones del Proterozoico Superior parecen relacionadas con la variación en el número total de especies. Adaptado de Vidal y Moczydlowska-Vidal (1997) y Carrión (2003).

en cualquier caso, cómo la gran radiación del grupo tiene lugar justo después, hace unos 240-245 Ma. Tras la extinción, puede que los haptófitos tuvieran oportunidades para diversificarse en contexto marino. Durante el Cretácico final, entre 95-65 Ma, tiene lugar otro pulso de generación de especies. Sin embargo, el 80% de éstas se extinguen de nuevo durante la frontera K-T. Así pues, estos organismos fotosintéticos, al igual que ocurría con los acritarcos, experimentaron serios varapalos taxonómicos que, sin duda, se podrían describir como extinciones masivas, a diferencia de lo que ocurría con las plantas terrestres. En contraste, los dinoflagelados y las diatomeas parece que escaparon a este evento de extinción, aunque bien es cierto que el registro es discontinuo geográficamente y filéticamente. Necesitamos más estudios para confirmar este último postulado.

Desacoplando los impactos ecológico y taxonómico de la extinción

La mayor parte del esfuerzo investigador en torno a la extinción se ha orientado sobre la idea de que, para medir los impactos de la misma sobre la biosfera, debíamos trabajar con recuentos de fósiles, es decir, valorando las pérdidas de biodiversidad. Sin embargo, los paleontólogos han puesto recientemente en su punto de mira el estudio de las va-

riaciones en la magnitud de los impactos ecológicos. Lo que se mide en estos “experimentos paleoecológicos” es, por ejemplo, si hay colapso en el ecosistema preexistente al evento de extinción, si el ecosistema sufre disrupción pero no colapso y, por tanto, se puede recuperar; si hay disrupción y pérdida permanente de componentes del ecosistema, si la disrupción es sólo temporal y la organización ecológica previa a la extinción se reestablece, etc.

Evidentemente, estas investigaciones sólo han sido posibles a lo largo de la última década, cuando hemos afinado la resolución temporal de los eventos de extinción y comprobado que, en la mayoría de los casos, los procesos de cambio ambiental y las respuestas bióticas tienen lugar en etapas. El evento P-T, por ejemplo, produce pautas de variación a lo largo de un intervalo no menor de 5 a 8 Ma.

Los resultados de estos estudios son, en cierto modo, sorprendentes: los impactos ecológicos no siempre se correlacionan con el desastre taxonómico. Así, respecto a los ecosistemas marinos, los eventos F-F, P-T y K-T suponen una pérdida permanente en algunos componentes cruciales. Sin embargo, no sucede lo mismo con el final del Ordovícico, donde no hay cambio alguno en la distribución de las comunidades marinas. En los sistemas arrecifales, pelágicos y bentónicos, la crisis ordovícica sólo produjo un descenso de biodiversidad, mientras la estructura ecológica reemergió tal y como estaba durante la diversificación del Silúrico inicial. La mayor diferencia se da en la transición K-T, la cual viene a ser la menos severa en términos de diversidad taxonómica a todos los niveles, pero el segundo evento más catastrófico desde el punto de vista estructural.

Lamentablemente estos modelos no se han investigado todavía con fósiles vegetales, donde para esta tarea existen problemas básicos de procedimiento. Nos referimos esencialmente al hecho de que las estimas de extinción en plantas suelen estar sesgadas según prevalezcan los recuentos de macrofósiles o los de microfósiles. Se da la circunstancia de que, conforme avanza la investigación paleobotánica, diferentes macrofósiles (ej. hojas, pecíolos, tallos, semillas, maderas, inflorescencias, etc) pueden confirmarse como evidencias fragmen-

tarias de una sola especie. Es decir, que las paleoespecies pueden dar una imagen de máximos en términos de diversidad específica real. Por contraposición, los microfósiles, sobre todo las palinofloras, suelen minimizar el contingente real, ya que es muy habitual la reiteración morfológica, de manera que a veces un palinotipo puede indicar un género, una familia o incluso todo un orden de plantas vasculares. No es de extrañar, por tanto, que algunas estimas de megaflores hayan inflado la extinción K-T, no siendo infrecuente encontrar datos sugiriendo que hasta el 80% de las plantas terrestres se habrían extinguido en algunas regiones. En el otro extremo, la homoplasia de los palinotipos del Pérmico y Mesozoico inferior podría estar enmascarando una importante extinción global durante el evento P-T.

De lo que no hay duda es de que el Permo-Trías representa una fase destructiva de los ecosistemas vegetales a gran escala. Las evidencias son aplastantes desde varias fuentes de información: hay un cese en la formación de turbas, fenómenos de erosión edáfica catastrófica e indicaciones paleoambientales, tanto biológicas como geoquímicas, de una deforestación masiva. La destrucción del ecosistema floral queda también indicada en muchas regiones por la distribución global de esporas de helechos y hongos, asociándose a una degradación a nivel global de materia orgánica, especialmente ligninas. Entre los supervivientes, parece que se encontraban a menudo algunos licófitos de porte reducido, los cuales habrían jugado un papel relevante como pioneros, revegetando los suelos deforestados. Algunos estudios recientes sugieren que las esporas de estos licófitos se dispersaban sobre todo en tétradas, lo cual –no siendo habitual en el grupo– puede indicar un fallo en el proceso normal de desarrollo que debería llevar a la separación de las esporas desde el estadio de tétrada postmeiótica. La explicación más extendida pasa por la concurrencia de una mutagénesis crónica inducida por un incremento de la radiación UV asociado a una ruptura del balance de ozono estratosférico debido, a su vez, a la emisión excesiva de compuestos organohalógenos hidrotermales en contexto de vulcanismo masivo. En estos ambientes, las especies

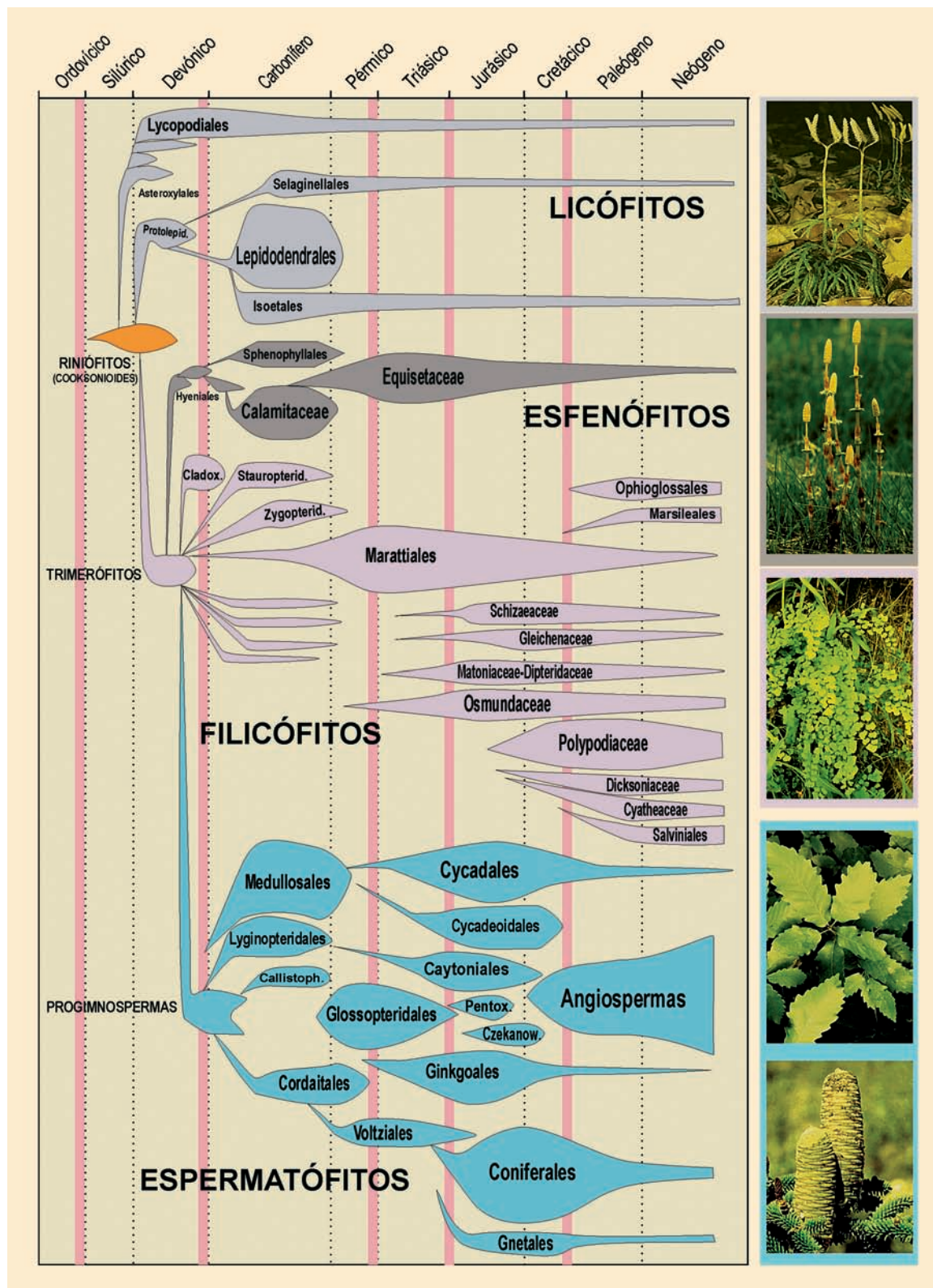


Figura 12. Esquema simplificado de la biocronología e importancia taxonómica (eje vertical) de plantas vasculares en el tiempo geológico. Nótese la ausencia de correlación con los eventos de extinción masiva en animales, la pauta de diversificación rápida y extinción suave, así como las diferencias en las historias evolutivas de cada uno de los grandes grupos (licófitos, esfenófitos, filicófitos y espermatófitos). Redibujado de Stewart y Rothwell (1993) y Carrión (2003).



Figura 13. *Pleuromeia*, un licófito reminiscente de los Lepidodendrales del Carbonífero, el cual encontró su papel como oportunista justo después de la catástrofe ecológica del Permo-Trías en amplias superficies del Hemisferio Norte.

oportunistas de ciclo corto y supervivencia en condiciones de ciclo vegetativo, habrían tenido un éxito diferencial. Es el caso de *Pleuromeia*, un licófito de talla media, del cual sabemos que cubrió de forma monótona vastas superficies del planeta justo después de la catástrofe (figura 13).

Debemos, pues, mantener cierta amplitud de miras cuando hagamos generalizaciones sobre la extinción. La vida está más repleta de historias concretas que de tendencias generales o pautas esperables. Así, mientras los trabajos de los paleobotánicos parecen haber asumido la falta de importancia del Permo-Trías como agente destructor de biodiversidad, su impronta sobre las reglas del juego en el ecosistema podría haber sido trascendental para explicar la dominancia mesozoica de algunos grupos de gimnospermas en muchos biotopos previamente comandados por especies de pteridófitos y cordaites.

Pero, ¿por qué habrían de andar desacoplados los impactos taxonómico y ecológico? El argumento puede llegar a ser trivial: debido a sus diferentes rasgos morfológicos y funcionales, todos los taxones no tienen la misma importancia en el ecosistema. A los efectos oportunos, la remoción selectiva de algunos rasgos biológicos, o de taxones de rango elevado, puede producir una auténtica catástrofe. Por ejemplo, la extinción de los dinosaurios, reptiles marinos y ammonites en el evento K-T provocó el

final de una Era, la Mesozoica. De otro lado, no podemos obviar que las pérdidas de biodiversidad no sólo son el resultado de las tasas de extinción elevadas; también pueden ser estimuladas por una depresión en la tasa de generación de especies. Y, desde luego, por una combinación de ambas.

La extinción como tragedia evolutiva: explosiones y pérdidas de diseños estructurales

Tal vez porque las malas noticias facilitan más que cualquier otra cosa la captación de audiencia, lo cierto es que algunos asuntos relacionados con la extinción de grupos animales han ocupado portadas de revistas internacionales y programas televisivos, cosa poco habitual en esta sociedad desintelectualizada. Pero no se puede comprender la extinción si no atendemos a la misma como componente del historial evolutivo de la biosfera. Y en este sentido, debemos detenernos en sus relaciones con los eventos de generación de especies, lo que se conoce comúnmente como radiaciones. Para los zoólogos, la radiación o explosión cámbrica (530-525 Ma) representa un hito irrepetible. Los botánicos empiezan a entender también que el Proterozoico y el tránsito del Devónico Superior al Carbonífero Inferior fueron momentos de gloria particular en la génesis de nuevos proyectos estructurales (figura 12). En el primer ca-

so, estaríamos hablando de tres mil millones de años de abrumadora simplicidad biológica que se vieron sustituidos en sólo cinco millones por una complejidad sin precedentes, una fase en la que ya encontramos el primer antepasado de los cordados.

Fijémonos por otro lado en que, si consideramos las estimas que nos dan los paleontólogos, los mares modernos contendrían más del doble número de especies animales que los del mundo cámbrico. La diversidad específica habría ido en aumento. Sin embargo, sabemos también que cada progresión se vio interrumpida por colapsos fatales en la diversidad. Como resultado, y éste es el hecho relevante, el 99,9% de todas las especies animales que vivieron alguna vez están hoy extinguidas.

Como ocurre con las extinciones, sin embargo, se ha exagerado la importancia del componente taxonómico. El asunto preeminente puede que no sea tanto la cantidad de especies como la calidad de la innovación evolutiva y esto es aplicable tanto a las explosiones del Precámbrico (procariotas, eucariotas fotosintéticos) y Cámbrico (primeros animales) como a las del Devónico (cormófitos, espermatófitos) (figura 5). Es bien cierto que la diversidad animal y vegetal actuales son muy grandes, pero también lo es que todas las especies actuales pertenecen a unos cuantos tipos estructurales de entre los treinta y tantos animales (Cámbrico) y de entre los veinte vegetales (Devónico Superior). En cierto modo, toda la innovación postcámbrica para los animales y postdevónica para los vegetales habría circulado en torno a variaciones sobre temas preexistentes. Y en ambos casos, el cambio real supondría el paso de pocas especies circunscritas a muchos grupos, a muchas especies catalogables en menos grupos.

En un marco macroevolutivo y contemplada como una contingencia más de la historia biológica, la extinción tiene algo de literario: vivir es perder. Y es que, no obstante las diferencias aducidas entre plantas y animales, lo cierto es que desde una perspectiva morfoestructural no hay diferencias básicas: las pérdidas han sido profundas (figura 12). Mientras la mayor parte de los grupos de animales descritos en Burgess Shale y Ediacara han desaparecido, lo mismo ocurre con un buen com-

pendio de las estructuras y divisiones de plantas del Paleozoico Inferior. Por ejemplo, algunas semillas del Devónico Superior y Carbonífero Inferior tenían estructuras de captación polínica (lagenotomas) que introducían una complejidad estructural y una sofisticación funcional sin parangón entre los espermatófitos actuales. Muchas plantas del Carbonífero, Pérmico, Jurásico y Cretácico (sobre todo pteridospermas) ya eran polinizadas por insectos, tenían órganos polínicos mucho más complejos que los estambres actuales y enclaustraban sus primordios seminales en estructuras apreciablemente más laberínticas que los ovarios de las angiospermas (figura 14).

¿Y qué decir de aquellos grupos para los que cualquier tiempo pasado fue mejor? En la actualidad, los licófitos han quedado reducidos a unos cuantos géneros herbáceos de porte centimétrico, entre los que hay que destacar a *Selaginella*, *Isoetes* y *Lycopodium*, representantes relictuales de los tres órdenes de licópsidos herbáceos más importantes. Sin embargo, el grupo –sobre todo a través del Orden Lepidodendrales– tuvo una extraordinaria diversidad y dominancia de biotopos forestales durante el Carbonífero y buena parte del Pérmico (figura 11). Una historia evolutiva algo coincidente es la de los esfenófitos. Las principales familias fósiles, las calamitáceas y esfenofilales, dominaron muchos ecosistemas del Paleozoico Superior y, sin embargo, hoy no nos queda más que un descendiente indirecto: el género *Equisetum* (vulgarmente conocido como “cola de caballo”). La historia con los helechos, en contra de lo que se piensa habitualmente, ha sido más generosa, pues éstos exhiben en abundancia pautas de diversificación post-carbonífera, sobre todo a principios del Triásico, finales del Jurásico y durante el Cretácico final y Paleógeno (figura 11).

¿Cómo explicar este fenómeno tan llamativo? La explicación más recurrida tiene tintes ecológicos y aduce que los organismos que se incorporan a las fases iniciales de cada radiación lo harían por entrar en un mundo desprovisto de competidores. En el caso de los mares cámbricos, las algas unicelulares y las bacterias representarían para los primeros metazoos más una fuente de alimento que un

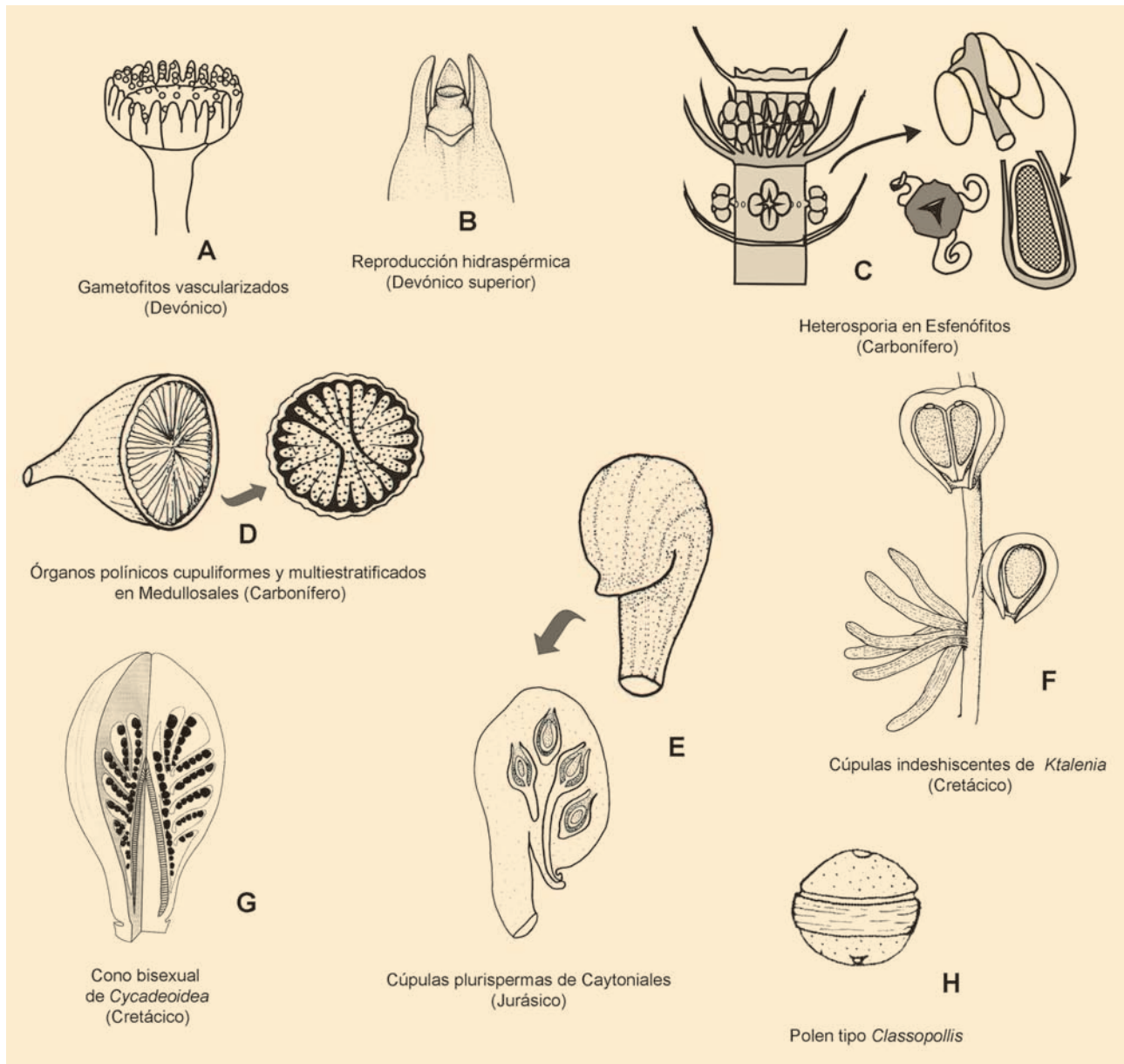


Figura 14. Extinción estructural en plantas vasculares. Aunque las extinciones masivas en el registro animal no tienen correspondencia entre las plantas terrestres (las pérdidas de biodiversidad han sido considerablemente menores), algunos diseños estructurales se han perdido irreversiblemente desde el Devónico. Incluimos sólo algunos ejemplos representativos. **A:** En las primeras fases de radiación de plantas terrestres encontramos gametofitos y esporofitos con haces vasculares (en la actualidad sólo los esporofitos están vascularizados). **B:** Las primeras semillas (Devónico superior) presentaban estructuras apicales más complejas que en la actualidad, las cuales se asociaban a un tipo de reproducción muy sofisticada que no se encuentra entre los espermatófitos modernos. **C:** La heterosporia es hoy día desconocida en *Equisetum*, el único género viviente de una vasta saga arborescente del Carbonífero. **D:** Los órganos polínicos de las Medullosales representan el máximo de complejidad anatómica de un órgano reproductor masculino en toda la historia evolutiva de las plantas. **E-F:** Las cúpulas de Caytoniales (**E**) y algunas otras plantas enigmáticas del Mesozoico (*Ktalenia*: **F**) no tienen contrapartidas en las gimnospermas de nuestros días. **G:** Las angiospermas no representan, en contra de lo que se piensa habitualmente, la incorporación de la bisexualidad en el órgano reproductor; ni tampoco la exclusividad en la protección de los óvulos. *Cycadeoidea* un género del Cretácico, ya reunía estas características en un órgano más complejo que las flores de las angiospermas. **H:** En el Mesozoico, muchas plantas produjeron un tipo polínico (*Classopollis*) que combinaba características en la exina que no se encuentran a partir del Terciario. El corolario general sería que la evolución vegetal no ha transcurrido necesariamente por la vía del incremento en la complejidad estructural o de la sofisticación funcional. Reconstrucciones de fósiles modificadas de Miklas (1997), Stewart y Rothwell (1993), Taylor y Taylor (1993) y Carrión (2003)

reto competitivo. Dada la cantidad de nichos ecológicos disponibles, muchas variantes evolutivas habrían sido viables: la evolución procedería, así, a grandes saltos. Después de la extinción del Pérmico, aún cuando se perdieron muchas especies, toda la gama de nichos ecológicos habría seguido estando ocupada, por lo que las oportunidades ya no estarían allí, como en el Cámbrico. Una hipótesis alternativa sostiene que la evolución animal produjo en el Cámbrico tantas formas espectaculares porque las dotaciones genéticas de las especies carecían del grado de coherencia y el estrecho control epigenético que desarrollaron más adelante. En el caso de los organismos fotosintéticos, el Proterozoico representaría el escenario de competencia a la baja: obviamente los acritarcos se habrían nutrido de un espacio ecológico deshabitado durante más de 1.000 millones de años. La endosimbiosis, la reproducción sexual y la aparición del núcleo no fueron procesos banales. Para las plantas terrestres, la continentalización y eustasia posteriores al Ordovícico fueron muy relevantes. No parece que hubiera sistemas geomorfológicos que facilitaran la pedogénesis con anterioridad, con lo cual el anclaje y supervivencia en superficies emergidas no habría sido posible. Sin embargo, las plantas terrestres que surgen entre el Silúrico y el Devónico tienen sistemas de ramificación universalmente dicotómicos, esporangios terminales, vascularizaciones sencillas y escasa diversidad en los tipos de esporas y rizomorfos. La complejación será un acontecimiento reservado para el final del Devónico e inicios del Carbonífero.

Hay, así, cierto sustrato lógico para la idea de un control genético, sin olvidar el contexto que da la función dentro del ecosistema.

En realidad, ambos modelos no son incompatibles. Puede que la realidad evolutiva fuera intermedia y haya que considerar la vieja metáfora del relieve adaptativo a nivel del desarrollo embrionario: éste representaría un “relieve adaptativo rugoso”, en el que se llegaría muy pronto a los óptimos locales, pero alcanzar variantes más aptas al principio del desarrollo se haría cada vez más difícil. La ontogenia temprana se quedaría como congelada y las nuevas variantes tendrían que venir cada vez

más del desarrollo posterior. La consecuencia sería que los cambios evolutivos serían menos drásticos. Los espermatófitos devónico-carboníferos podrían explotar nuevas variantes de eficacia biológica al principio de la ontogenia y dar grandes saltos evolutivos, pero cuando llegó el Pérmico las reglas del juego cambiarían y sólo serían posibles pequeños cambios. Para un matemático de la complejidad, los animales cámbricos y los espermatófitos devónicos pueden ser contemplados como parte de un sistema que se mueve hacia el límite del caos, pero sin haberlo alcanzado todavía.

La explosión cámbrica de invertebrados y la radiación devónica de espermatófitos significarían regímenes caóticos, con perturbaciones causando grandes avalanchas y una mayor propensión a la innovación evolutiva. A medida que ambos sistemas evolucionaron hacia un estado de equilibrio (el límite del caos), habrían disminuido las respuestas a las perturbaciones. Corolario: una innovación menos atrevida –o más reiterativa–.

Los paleontólogos llaman a esto “evolución difusiva”: las diversificaciones iniciales serían la consecuencia de encontrarse el borde de un ambiente reproductivamente inexplorado y donde la selección sobre las variantes habría sido débil comparada con la que vendría después. A lo largo del tiempo, las presiones de selección habrían ido actuando sobre esta variación eliminando especies que fueran menos aptas competitivamente. Ciertamente, éste es un argumento encajable en el paradigma darwiniano, pero la extinción es otra cosa. Las extinciones en masa son inevitables y la supervivencia posterior no tiene por qué estar relacionada con el éxito o la capacidad adaptativa.

Reconozcamos, así, la intuición de Lyell, tal y como se planteaba al comienzo de este capítulo: los organismos no son responsables de su extinción, ésta no es predecible sobre la base de modelos adaptativos o de competencia interespecífica. Las grandes extinciones han tenido un condicionamiento extrínseco, ya sea terrestre o extraterrestre, y los procesos ecológicos se han encargado después de hacer los ajustes necesarios. Esto no quiere decir que la selección sea un mecanismo inexistente o despreciable. La historia de la vida parece mez-

clar episodios de diversificación compulsiva, largos períodos en los que se constata escasa innovación y breves intervalos de tragedia taxonómica. En un sentido general, las extinciones son fenómenos multicausales y habrían tenido un mayor impacto sobre los ecosistemas marinos que sobre los terrestres, sobre los tropicales que sobre las zonas templadas y boreales; definitivamente más sobre los animales que sobre los vegetales.

Una última apreciación: del mismo modo que, dentro del paleoecosistema, las extinciones masivas han eliminado lo mismo a los componentes exitosos que a los subordinados, es igualmente cierto que nunca han reseteado el reloj evolutivo: incluso las enormes pérdidas de biodiversidad del final del Pérmico, las cuales parece que reestructuraron permanentemente las comunidades marinas y terrestres, animales y vegetales, dejaron suficientes taxones y grupos funcionales como para facilitar la recuperación sin necesidad de añadir nuevos fila.

La extinción actual

Aunque resulta difícil establecer comparaciones directas debido a la diferente calidad de la base de datos, lo cierto es que el ritmo actual de destrucción de biodiversidad podría ser superior al que muestran las perturbaciones ambientales que dieron lugar a lo que hemos denominado extinciones en masa y muy superior a cualquiera de las extinciones regionales descritas. Así, durante el intervalo que iría desde el Dryas reciente (hace unos 10.500 años) y el Holoceno (últimos 10.000 años) puede que llevemos ya la mitad de las especies perdidas, dejando aparte el enorme impacto que se ha producido sobre los ecosistemas tropicales desde hace unos 5.000 años.

La crisis biótica que está teniendo lugar en nuestro planeta parece que provocará irremediablemente una extinción masiva. Lo que no sabemos muy bien es si provocará –y en qué medida– la disrupción de algunos procesos evolutivos básicos. No es un interrogante baladí, porque ello podría tener consecuencias que persistieran durante millones de años. De momento, lo que se puede asegurar con

solvencia es que la crisis está provocando la homogeneización de biotas, la proliferación de especies oportunistas, una ecología vegetal dominada por neófitos y malas hierbas, un incremento de la especiación entre taxa antropófilos (sobre todo insectos, pequeños mamíferos y angiospermas nitrófilas), un declive de la disparidad biológica y, sin duda, el final de la especiación de los grandes vertebrados y el declive del poder de refugio de los trópicos.

No desestimemos esta última apreciación: los trópicos, al igual que ocurre con algunas plataformas marinas, han sido los ingenieros de la biodiversidad durante al menos los últimos 250 millones de años. Por alguna razón, los trópicos parecen ser fuentes importantes de novedades evolutivas post-extinción, pero las implicaciones de este potencial no han sido suficientemente exploradas. Si tuviéramos un conocimiento más profundo sobre los condicionantes históricos de estos *hotspots*, tal vez podríamos establecer unas tareas prioritarias tanto para la investigación como para la conservación. ¿Son los *hotspots*, como entidades geográficas, los reservorios primarios de riqueza taxonómica para el inventario global de biodiversidad, o más bien deberían ser destacados como refugios de biodiversidad?

Lamentablemente estamos ante preguntas sin respuesta inmediata. Hacen falta investigaciones dirigidas específicamente a estos problemas, porque sólo tenemos una idea rudimentaria de cómo estamos alterando el escenario evolutivo. Ello se refleja en la incertidumbre de las políticas de conservación que, desde luego, ignoran los efectos a largo plazo. La respuesta evolutiva a la extinción en masa es lenta en la escala humana, difícil de predecir debido a los avatares de las condiciones post-extinción y geográficamente heterogénea.

¿Qué hacer, pues? Quizá la mejor estrategia sería orientar la gestión hacia la salvaguardia de los ecosistemas y los biotopos asociados, los cuales representan el principal potencial para la generación de biodiversidad. Justo lo contrario de lo que hacen hoy día casi todos los programas de conservación: dirigirse maniáticamente hacia el endemismo.

Pero sean cuales sean las políticas que se adopten –el intervencionismo sobre el sistema ecológico

también tiene sus aristas—, esta crisis biótica provocará la emergencia de novedades evolutivas inesperadas. Digámoslo de forma rotunda: los intentos para predecir el comportamiento evolutivo después de un evento de extinción masivo sólo pueden operar a la escala de las generalizaciones, y siempre con la premisa bien presente de que *debemos esperar lo inesperado*. Cuando contemplamos las curvas de fósiles, que pueden parecer inescrutables al profano y aburridas al neontólogo profesional, nos topamos de frente con toda la grandeza y toda la miseria de nuestro sistema epistémico de investigación: la evolución después de estos procesos es demasiado oportunista, demasiado rápida y al mismo tiempo está demasiado constreñida por el stock de morfologías disponibles. Y es que estamos ante un sistema complejo en el que se mezclan las influencias extrínsecas de fondo, los accidentes históricos y las contingencias bióticas internas.

Bibliografía

- Agustí, J. (ed.). 1996. *La lógica de las extinciones*. Tusquets Editores, Metatemas, Barcelona.
- Álvarez, L.H.R. 2001. Does increased stochasticity speed up extinction? *Journal of Mathematical Biology* 43: 534-544.
- Bennett, K.D. 1997. *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brenchley, P.J. 1990. End Ordovician. En: Briggs, D.E.G. y Crowther, P.R., (eds.), *Paleobiology: a synthesis*. Blackwell, Oxford, pp. 181-184.
- Carrión, J.S. 2003. *Evolución Vegetal*. DM, Murcia.
- DiMichele, W.A., Pfefferkorn, H.W. y Gastaldo, R.A. 2001. Response of Late Carboniferous and early Permian plant communities to climate change. *Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences* 29: 461-487.
- Eldredge, N. 1989. *Macroevolutionary dynamics: species, niches, and adaptive peaks*. McGraw-Hill, New York.
- Fowell S.J., Cornet B. y Olsen, P.E. 1994. Geologically rapid late triassic extinctions; palynological evidence from the Newark Supergroup. En: Klein G.D., (ed.), *Pangea; paleoclimate, tectonics, and sedimentation during accretion, zenith and breakup of a supercontinent*. Geological Society of America, Boulder, pp. 197-206.
- Gastaldo, R.A., Dimichele W. y Pfefferkorn, H.W. 1996. Out of the Icehouse into the greenhouse: a Late Paleozoic analog for modern global vegetational change. *GSA Today* 6: 1-7.
- Gensel, P.G. y Edwards, D. 2001. *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Critical Moments y Perspectives in Paleobiology and Earth history. Columbia University Press, New York.
- Givnish, T.J. 2001. The rise and fall of plant species: a population biologist's perspective. *American Journal of Botany* 88: 1928-1934.
- Gould, S.J. 1989. *Wonderful life*. Penguin Books, London (traducción española, La Vida Maravillosa, Crítica, Barcelona, 1996).
- Gould, S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Belknap, Harvard.
- Hallam, A. y Wignall, P.B. 1997. *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press, Oxford.
- Jablonski, D. 2000. Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. *Paleobiology* 26: 15-52.
- Jablonski, D. 2001. Lessons from the past: evolutionary impacts of mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5393-5398.
- Kaufman, S.A. 1989. Cambrian explosion and Permian quiescence: implications of rugged fitness landscapes. *Evolutionary Ecology* 3: 274-281.
- Knoll, A.H. 1984. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. En: Nitecki, M.H., (ed.), *Extinctions*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 21-68.
- Labandeira, C., Johnson, K.R. y Wilf, P. 2002. Impact of the terminal Cretaceous event on plant-insect associations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 2061-2066.
- Leakey, R. y Lewin, R. 1997. *La sexta extinción. El futuro de la vida y de la humanidad*. Metatemas, Tusquets, Barcelona.
- Levin, D.A. 2000. *The origin, expansion, and demise of plant species*. Oxford University Press, Oxford.
- McGhee, G.R. Jr., Sheenan, P.M., Bottjer, D.J. y Droser, M.L. 2004. Ecological ranking of Phanerozoic biodiversity crises: ecological and taxonomic severities are decoupled. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 211: 289-297.
- Myers, N. y Knoll, A.H. 2001. The biotic crisis and the

- future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5389-5392.
- Niklas, K.J. 1997. *The evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas, K.J., Tiffney, B.H. y Knoll, A.H. 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- Pfefferkorn, H.W. 2004. The complexity of mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 12779-12780.
- Phillips, O.L. y Gentry, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263: 954-958.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 215: 1501-1503.
- Stewart, W.N. y Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Taylor, T.N. y Taylor, E.L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Traverse, A. 1988. Plant evolution dances to a different beat. *Historical Biology* 1: 277-301.
- Upchurch Jr, G.R. y Wolfe, J.A. 1987. Mid-Cretaceous to early Tertiary vegetation and climate: Evidence from fossil leaves and woods. En: Friis, E.M., Chaloner, W.G. y Crane, P.R., (eds.), *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 75-105.
- Vakhrameev, V.A. 1991. *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vidal, G. y Moczydlowska-Vidal, M. 1997. Biodiversity, speciation, and extinction trends of Proterozoic and Cambrian phytoplankton. *Paleobiology* 23: 230-246.
- Visscher, H., Brinkhauis, H., Dilcher, D., Elsik, D., Eshet, W.C., Looy, C.V., Rampino, M.R. y Traverse, A. 1996. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 2155-2158.
- Visscher, H., Looy, C.V., Collinson, M.E., Brinkhuis, H., Van Konijnenburg, J., Kürschner, W.M. y Sephton, M.A. 2004. Environmental mutagenesis during the end-Permian ecological crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 12952-12956.
- Willis, K.J. y McElwain, J.C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Wilf, P., Johnson, K.R. y Huber, B.T. 2003. Correlated terrestrial and marine evidence for global climate changes before mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 599-604.
- Zhuravlev, A.Y. y Riding, R. 2001. *The ecology of the Cambrian radiation*. Perspectives in Paleobiology and Earth History, Columbia University Press, New York.