Coloquios de Paleontología, n.º 47. Editorial Complutense, Madrid, 1995

Plantas: Un caso especial de evolución y morfogénesis

Plants: A special case of evolution and morphogenesis

Miquel DE RENZI[1]

RESUMEN

Este trabajo versa sobre teoría evolutiva (especialmente mecanismos evolutivos y evolución morfológica) y paleobotánica. Las plantas fósiles conservan muy bien su estructura histológica, y por ello poseen un alto contenido de información. La evolución de las plantas tiene aspectos específicos: no hay secuestro de la línea germinal (WEISMANN) y la poliploidía es un mecanismo de aislamiento reproductivo frecuente. Los conceptos de la Morfodinámica de SEILACHER son útiles para entender las limitaciones en la evolución de las plantas. La heterocronía es otro campo a tener en cuenta.

ABSTRACT

This paper is concerned with evolutionary theory (specially evolutionary mechanisms and morphological evolution) and paleobotany. Fossil plants have very well preserved histological structures providing a high information content. Plant evolution has some specific aspects: Weismannian early germ-line sequestration is not present in plant development; poliploidy is a very frequent isolating mechanism. Concepts from SEILACHER's Morphodynamics are very useful to understand constraints in plant evolution. Heterochrony is another field to take into account.

Palabras clave: Teoría evolutiva, Morfodinámica, Heterocronía, Limitaciones evolutivas, Paleobotánica

Key words: Evolutionary Theory, Morphodynamics, Heterochrony, Evolutionary Constraints, Paleobotany

[1] Dept. Geologia. Universitat de València. Campus de Burjassot. Burjassot 46100 València. España.

De acuerdo con esto, los vegetales podrían ensayar multitud de novedades de una manera mucho más versátil que los animales —al menos más que en aquellos animales más ajustados al modelo weismanniano de separación entre soma y *germen*— y esa versatilidad les permitiría hacer uso de un modo más eficaz del oportunismo inherente a la evolución. BUSS (1987) comenta al respecto que esa capacidad de acceso de todos los linajes celulares a la línea germinal haría que en las plantas se pudiera retener una gran cantidad de variantes benéficas, lo cual hizo que proliferara una gran cantidad de planes estructurales en dicho reino desde el Silúrico. No ocurrió así con los animales, que cerraron el acceso casi de inmediato a nuevas variantes y, por tanto, a nuevas posibilidades, entre el final del Precámbrico y el Cámbrico (ver también, al respecto, GOULD, 1989).

Particularidades de la especiación en las plantas.— Las plantas, aparte de los mecanismos de especiación comunes con los animales, poseen uno, basado en la poliploidía, que se puede considerar como muy característico de las mismas. La poliploidía es rara en el reino animal, restringida principalmente a aquellos grupos de organismos hermafroditas y partenogenéticos (*cf.* WHITE, 1978). Ella establece automáticamente el aislamiento reproductivo de aquellos individuos en que tiene lugar con respecto de los del resto de la población, ya que los híbridos derivados del cruce entre formas poliploides y normales serían estériles; ello es así porque la meiosis que precede a la formación de gametos no podría darse normalmente, puesto que una de las dotaciones cromosómicas no tendría homólogo con el cual aparearse; por lo tanto, las formas poliploides sólo tendrían descendencia fértil cruzándose entre ellas y, por dicho motivo, tal modo de especiación sería de naturaleza simpátrica, sin necesidad alguna de barreras físicas.

La poliploidía puede tener dos orígenes: El primero, autopoliploidía, consiste en la no separación de los cromosomas de cada pareja durante la meiosis, con lo cual se originan gametos diploides que, al fusionarse, dan origen a un zigoto tetraploide. El segundo caso requiere la hibridación de gametos haploides pertenecientes a especies distintas; si el zigoto resultante duplica sus cromosomas antes de la primera división celular, resulta un tetraploide; al ser originado por especies distintas, se habla de alopoliploidía. Como se puede ver, además, el caso de la alopoliploidía está basado en algo muy alejado de aquello a lo que estamos acostumbrados con especies animales aisladas reproductivamente, puesto que su origen está en la formación de un zigoto híbrido de dos especies; es la duplicación de cromosomas, previa a la división del huevo, la que inaugura lo que puede ser una nueva especie.

Vale la pena destacar que la alopoliplodía, al contrario de la autopoliploidía,

confiere a sus portadores —a causa de la condición híbrida— una capacidad de adaptación a un mayor número de ambientes, lo cual no ocurre con los autopoliploides. Esta capacidad de formar organismos poliploides parece muy relacionada con los taxones más primitivos de las plantas. Por otra parte, estamos muy acostumbrados a concebir la evolución como un proceso ramificado y la anastomosis de linajes —reunión de ramas divergentes— es algo que parece repugnarnos. La alopoliploidía, conducente a especiación en plantas, nos muestra que ello también puede ocurrir; pensemos que para el origen de los distintos eucariotas, MARGULIS ha enfatizado la anastomosis en algunas de sus conferencias; véase MARGULIS & McMENAMIN (1990) para un resumen de la idea de endosimbiosis serial y el papel que juega en el origen de plantas, animales y hongos, aunque en este trabajo no utilice el término anastomosis.

Desde el punto de vista paleontológico, la poliploidía se puede seguir a través de sus consecuencias morfológicas; una de ellas es el aumento de tamaño celular que acompaña al aumento del número de cromosomas, aunque en realidad refleja el aumento de la cantidad de ADN. Dado que las paredes celulares se conservan en un gran número de casos en los procesos de fosilización, es posible comparar tamaños celulares entre fósiles de especies afines y poder dar idea, para cada caso, del papel jugado por la poliploidía. Granos de polen o células de estomas (*cf.* la foto 5 de BARALE, 1991; BEERLING, 1993) responden a esta regla, y lo mismo las semillas (WHITE, 1978; p. 263). Sin embargo, los estomas poseen gran variabilidad incluso en la misma planta y, por ello, su uso sería muy problemático; en ese sentido, una certeza algo mayor la presentarían las semillas o las células leñosas (C. DIÉGUEZ, comunicación personal).

EVOLUCIÓN Y DESARROLLO

El carácter rígido de las células vegetales va a condicionar los procedimientos de diferenciación celular con respecto a los animales. La diferenciación (*cf.* GRANT, 1978) es causada por la expresión de determinados genes, con la consiguiente formación de proteínas específicas para cada fenotipo celular, lo cual resulta de la regulación génica, dependiente a su vez de distintas señales morfogenéticas, las cuales, tanto en animales como en plantas pueden difundirse. Sin embargo, la movilidad propia de las células animales es causante de que, en un momento dado del desarrollo, un tejido se ponga en contacto con otro y se desencadene un proceso de inducción, con la consiguiente diferenciación celular del tejido respondiente (*cf.* GRANT, *op. cit.*); por tal motivo, la inducción sólo será posible en el reino animal. En las plantas, la difusión de hormonas vegetales

responsables de la diferenciación celular, que suelen sintetizarse en células indiferenciadas, será la causante de tales fenómenos (*cf.* HILL, 1984).

De aquí pasamos al tema más general de la evolución morfológica. El organismo alcanza su forma estable a través del proceso de desarrollo, que básicamente consiste en diferenciación y crecimiento; los fenómenos de diferenciación se ordenan espacio-temporalmente en el sistema en desarrollo, lo cual constituye los patrones (*pattern*). El crecimiento, por otra parte, no consiste únicamente en aumentar la cantidad de materia viva en el tiempo, sino también en distribuirla espacialmente; por tanto, no significa solamente aumento de tamaño, sino también adquisición de forma; esta última suele cambiar durante la ontogenia, a causa de que la distribución de material es cambiante con la misma. Tal distribución variable durante el crecimiento es el fundamento de la alometría.

Los procesos de desarrollo tienen que ver, en última instancia, con parámetros asociados a los procesos biológicos o físico-químicos más primarios. Pensemos en términos tales como tasas de proliferación celular; concentraciones de auxinas; aspectos que rigen determinados procesos puramente biofísicos que se traducen en estructuras morfológicas concretas, etc. Todos estos parámetros tienen un fundamento hereditario —directo o indirecto—; si ese fundamento cambia, lógicamente variarán, a su vez, tales parámetros, lo cual se traducirá, consecuentemente, en innovaciones morfológicas y, a nivel poblacional —a través de todos los procesos de tría actuantes—, en evolución morfológica.

Procesos heterocrónicos en plantas.— La evolución morfológica procede de la modificación de parámetros esenciales del desarrollo, que, en muchos casos, tienen una traducción observable en cambios en la temporización de acontecimientos relacionados con dicho proceso. Es decir, toda estructura o característica tiene, durante el desarrollo, una edad de inicio α, otra de acabado β y cambia con una tasa k a partir de un tamaño inicial S_0; como puede apreciarse, los tres primeros son parámetros temporales; si y (tamaño, forma, etc.) es una magnitud ligada a dicha estructura o característica, cambiará con la edad a (no necesariamente expresada como tiempo), y su ley de crecimiento (ALBERCH *et al.* 1979) relacionará y con α,β,k y S_0 como sigue: $dy/da=f(y|\alpha,\beta,k,S_0)$, cuya integración da la trayectoria ontogenética de la magnitud ligada a la estructura; esto, según los mismos autores, expresaría cuantitativamente el concepto de creodo de WADDINGTON (1957). Los cambios en los parámetros de temporización α, β y k —a consecuencia de cambios en los parámetros esenciales del desarrollo—, darán lugar a los fenómenos de heterocronía al pasar de antepasado a descendiente. Estas constituyen dos grandes grupos: las peramorfosis (ALBERCH *et al.* 1979) y las pedomorfosis. Las primeras incluyen aceleración

e hipermorfosis, mientras que las segundas incluyen progénesis y neotenia como principales tipos de heterocronías asociados a cada una de estas dos categorías.

Aunque no han sido nombradas de ese modo, en plantas existen numerosos estudios que muestran trayectorias ontogenéticas de determinados órganos, como pueden ser las hojas. Se han estudiado aspectos cuantitativos tales como el área de la hoja o el número de células; aunque las gráficas se presentan como algo puramente empírico, en ellas se pueden conjeturar las trayectorias exponencial, saturada y logística (ALBERCH *et al.*, 1979); para ejemplos de ello, ver Fig. 1.

La heterocronía, cuando se trata de plantas, pone dificultades a causa del crecimiento abierto de aquéllas y de su enorme variabilidad fenotípica; las comparaciones homológicas, fundamento de los estudios de heterocronía en animales, son difíciles de poner en práctica. GUERRANT (1988) propone homologías basadas en el desarrollo, aunque él mismo ve las dificultades que ello comporta cuando se habla de xilema «juvenil» o «maduro», al ser fruto de diferente meristema. En principio, el concepto de homología es un concepto topológico (posición de una estructura en relación con otras) y no de desarrollo; y ello ya ha sido discutido numerosas veces (DE BEER, 1962; ALBERCH, 1985).

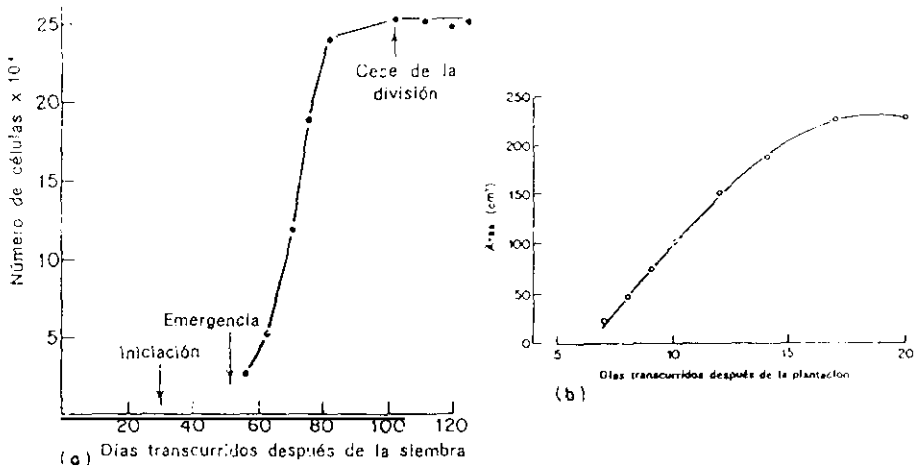

Figura 1.—Trayectorias ontogenéticas en plantas. a) Número de células en función del número de días para la décima hoja de *Helianthus annuus* (trayectoria logística). b) el mismo gráfico para el área del par primario de hojas de *Phaseolus vulgaris* (trayectoria saturada). De DALE (1983).
Figure 1.—Ontogenetic trajectories in plants. a) cell number in function of days for the 10th leaf of *Helianthus annuus* (logistic trajectory). b) the same plot for area of the primary leaf pair of *Phaseolus vulgaris* (saturated trajectory). From DALE (1983).

No es el propósito de este trabajo entrar de lleno en una discusión acerca del tema de la heterocronía en las plantas; aunque ello ha sido poco tratado explícitamente, no quiere decir que no haya preocupado a los botánicos. Esporófito y gametófito son estudiables desde este punto de vista por separado (GUERRANT, 1988); así, por ejemplo, el gametófito masculino sufre una enorme reducción en las angiospermas; la evolución del polen y el saco embrional en dicho grupo cabe ser calificada de pedomorfosis, ya que la producción de gametos se inicia tan pronto que no llegan a formarse gametangios; si usamos la terminología consagrada al uso, este tipo de pedomorfosis es la llamada progénesis (detención del desarrollo y maduración en una fase inicial). Como la heterocronía puede tener frecuentemente manifestación histológica, se puede acceder a sus consecuencias en los fósiles.

MORFODINÁMICA Y EVOLUCIÓN VEGETAL

En la manera de ver la evolución morfológica propuesta por los planteamientos de la Morfodinámica (anteriormente Morfología Construccional; SEILACHER, 1970, 1991; RAUP, 1972), se muestra que aquella ha de ser concebida como un juego entre tres grupos de factores: histórico, fabricacional y funcional, a los que hay que añadir el ambiente efectivo. La mayor parte de morfólogos entienden la forma desde un punto de vista adaptativo, pero sin explicar cómo se forman las estructuras adaptativas, sin plantearse si son posibles o no. Ésta ha sido precisamente la temática de la Morfodinámica; aunque incluye también el factor adaptativo, no voy a darle tanto peso en esta revisión como a los otros dos por ser el más considerado ordinariamente.

Factor histórico; limitaciones impuestas a la evolución vegetal.— Dentro de esta manera de ver las cosas, se hace especial hincapié en la noción de limitación (*constraint*) impuesta por los factores históricos. Si el sistema en desarrollo es concebido como un sistema físico-químico abierto, que cambia en el tiempo a partir de una situación inicial de baja heterogeneidad, su entropía disminuye durante el proceso, ya que aumenta la entropía del medio circundante, y el sistema aumenta su heterogeneidad —léase información— (PRIGOGINE, 1974); organización y estructuración, pues, son compatibles con el segundo principio de la Termodinámica, pero éste no las explica; su explicación se debe a que el sistema está lejos de la situación de equilibrio (*cf.* JOU, 1985).

Por otra parte, sistemas de esa clase se pueden estudiar mediante las variables que los describen en sus rasgos esenciales de comportamiento, y el cambio de las

mismas a través del tiempo viene dado por un sistema de ecuaciones diferenciales no-lineales (WADDINGTON, 1957; ALBERCH, 1991). Ello expresa matemáticamente un sistema dinámico no-lineal; al representarlo en el espacio de fase, únicamente existe un conjunto discreto de regiones en las cuales el sistema está en estado estacionario estable; es decir, correspondientes a morfologías definidas. A todo esto respondían los términos canalización del desarrollo y creodo acuñados por WADDINGTON (*op. cit.*) hace ya más de 30 años.

Pequeños cambios genéticos pueden, pues, inducir respuestas no-lineales (saltos) con el consiguiente paso de una región a otra, mientras que las respuestas lineales están confinadas a regiones que representan estados estacionarios estables. Ello quiere decir que el desarrollo será difícil de modificar tanto desde dentro (cambios genéticos, fluctuaciones estocásticas del metabolismo) como desde fuera (cambios ambientales).

STEBBINS (1988) niega la importancia que, desde este punto de vista, se le concede al desarrollo como factor limitante de la evolución, y ello basándose en trabajos de otros autores; para él, las limitaciones selectivas serían mucho más importantes en la evolución vegetal y, por ello, muchas pautas de desarrollo se adquirirían a través de la selección natural sobre las formas antepasadas, otro aspecto histórico a su vez. Aquí cabría señalar que las plantas son organismos con una inmensa plasticidad fenotípica y carácter modular, dotados de crecimiento abierto; TOMLINSON *in* GUERRANT (1988) señalaba cómo en la ontogenia de organismos modulares cabe distinguir entre adición de módulos (desarrollo ontogenético), y desarrollo de primordios, por el cual los módulos son elaborados por un precursor meristemático; creo que al primer caso le corresponde máxima plasticidad, mientras que en el segundo, las limitaciones hacen notar su peso.

Sin embargo, al afirmar la primacía de la selección con respecto al desarrollo, muchos de estos autores que defienden el paradigma neodarwinista parecen olvidar que los sistemas vivientes obedecen a unas leyes físico-químicas que actúan durante el proceso de desarrollo de un modo preponderante; en esas fases, la selección no tiene peso y es entonces cuando se establecen las limitaciones por las vías mencionadas anteriormente; sólo posteriormente sobrevendrá la selección de los sistemas así formados. BUSS (1987) afirma que si el desarrollo evolucionó de una libre competición entre fenotipos celulares hacia el tipo de proceso integrado tal como lo conocemos hoy día, fue a causa de que habrían verdaderos conflictos entre el éxito de determinados linajes celulares dentro del organismo, y el éxito de éste en su ambiente. Sin embargo, ni aun en este caso, estas competiciones no reconocerían cualquier estado final; únicamente existiría un cierto número de estados estables, y ello de acuerdo con la teoría ecológica.

Factor de fabricación.— Los materiales y los mecanismos morfogenéticos están estrechamente ligados al legado impuesto por la historia del grupo; el reino Plantae presenta diversas particularidades en este sentido. Los mecanismos morfogenéticos harían uso de los biomateriales disponibles en cada momento, lo cual se traduciría en una trama de interacciones mecano-químicas, cuyo resultado sería la formación de patrones (*cf.* SEILACHER, 1991).

El biomaterial vegetal característico es la celulosa, que impone, a su vez, rigidez a las paredes celulares, de aquí que muchas de sus peculiaridades morfogenéticas nada tengan que ver con las de los animales. Los hongos son rígidos merced a la pared celular revestida por quitina, pero su carácter cenocítico (es decir, con nucleos compartiendo un mismo citoplasma; la celularización sólo se da en los hongos provistos de grandes órganos fructificadores o setas) hace que, a su vez, sigan líneas divergentes de evolución con respecto a los multicelulares Plantae y Animalia (*cf.* BUSS, 1987).

Por otra parte, si atendemos a los patrones del mundo de las plantas, cabe considerar todo lo referente a ramificación y a la filotaxis. Los procesos de ramificación pueden llegar a cubrir superficies planas —hojas— de tejido conductor, o bien pueden llegar a extender una parte del vegetal o su totalidad en una región tridimensional. Los «árboles» son algo que ha llamado siempre la atención de los matemáticos, tanto desde la perspectiva más abstracta de la Topología (*cf.* MACDONALD, 1983; sección 1.2 y capítulo 11) como de la geometría fractal (MANDELBROT, 1983; capítulos 14, 16 y 17).

Deseo hacer un breve comentario al amplio tema de la geometría fractal; SEILACHER (1991) ya habló de su importancia a la hora de describir patrones biológicos, y una de sus figuras hacía referencia a patrones de venación de hojas. No está de más recordar algunos presupuestos de la geometría fractal y su aplicación al mundo de las plantas, de los hongos, etc. Las figuras fractales se caracterizan por su auto-semejanza, pero no en el sentido estándar, ejemplificado por la semejanza de la celda fundamental con respecto a una porción de la red cristalina; además, su rasgo definitorio es que, aunque sean conjuntos de puntos aislados, líneas o superficies, tienden a ocupar espacios de dimensión mayor a la que les corresponde; la dimensión que les corresponde por ser puntos, líneas o superficies es la dimensión topológica; es decir, 0, 1 y 2 respectivamente; sin embargo, su tendencia a ocupar espacios de dimensión topológica mayor se expresa mediante el concepto de dimensión fractal, que difiere de la topológica correspondiente. La venación de una hoja tiende a cubrir, por ramificación, una superficie muy grande de la misma; tales venaciones tienen dimensión topológica 1, por ser líneas, pero dimensión fractal comprendida entre 1 y 2, que denota su tendencia a cubrir gran parte de una superficie (Fig. 2B). MANDELBROT

(1983) ha destacado cómo la morfología de muchas umbelas, tales como las de la coliflor o el bróculi resultan de procesos iterativos de ramificación conservando constante el ángulo entre las ramas (Fig. 2A); de acuerdo con MANDELBROT, es probable que la diferencia entre dichas formas pueda expresarse cuantitativamente mediante dimensiones fractales distintas.

Los fractales naturales son la resultante morfológica de determinados procesos físico-químicos que distribuyen materia en el tiempo y en el espacio. La citada obra de MANDELBROT contiene una elegante presentación de tales procesos; más recientemente, STANLEY (1991) ha insistido en que los fractales simples se originarían en procesos en que la entropía gana terreno a la energía, lo cual hace que en las estructuras resultantes domine la aleatoriedad sobre «el estricto orden euclideano». Los fractales biológicos, podemos decir, se originan en procesos en que las fuerzas puramente físicas actúan localmente sin prácticamente mediatización alguna por parte del organismo; esa permisividad es hereditaria, no así los detalles concretos, que derivan de procesos con un importante componente de azar. Por ejemplo, las suturas complejas de ammonoideos han sido interpretadas por GARCIA-RUIZ *et al.* (1990) como el resultado de producirse, previa a la mineralización, una interfase inestable entre dos fluidos de diferente viscosidad en un gradiente de presión.

Vamos a hablar ahora de la filotaxis y las inflorescencias; ambos casos son consecuencia de un tema mucho más general; en filotaxis podríamos partir de que las yemas se sitúan sobre la superficie de un cilindro, mientras que las inflorescencias lo hacen sobre la de un cono —pensemos en el disco de un girasol o el cuerpo de la piña— de diversa hechura (THOMPSON, 1942). Pues bien, todas estas superficies tienen en común su carácter desarrollable; como superficies tienen dimensión topológica 2, pero están sumergidas en un espacio tridimensional; no obstante, al ser desarrollables se pueden convertir en regiones planas. Aunque muchos problemas no son resolubles en tres dimensiones, se pueden resolver fácilmente en términos de geometría plana, tal como hace THOMPSON para este caso.

Es interesante entender mínimamente la geometría implícita en los patrones de la filotaxis: basta con un ángulo y una distancia constantes —una buena

había dado HOFMEISTER en el siglo pasado, como destacan DOUADY & COUDER (1993); estos autores las enuncian así: 1) los primordios se alejan del ápice durante el crecimiento de las yemas; 2) los primordios aparecen periódicamente, y 3) el nuevo primordio aparece en el ápice en el mayor espacio disponible dejado por los precedentes. Esto último se puede conseguir simular de un modo absolutamente físico mediante interacciones repulsivas; en el mencionado trabajo, se muestra un experimento que simula esta situación, mediante gotas de ferrofluido que se van depositando periódicamente en un plato giratorio con aceite y bajo la acción de un campo magnético, que las polariza; esto último hace que se repelan entre sí; las particularidades de la filotaxis surgen también en esta modelización, lo cual parece sugerir reglas estructuralmente análogas. De hecho, diversos experimentos afectando al desarrollo del ápice se muestran concordes con la presencia de un campo de inhibición generado por las células centrales apicales, con un gradiente de intensidad del centro a los márgenes del campo central (STEEVES & SUSSEX, 1989). Entonces, estas hermosas geometrías vegetales no constituyen ningún «misterio orgánico», como pretendía A.H. CHURCH, criticado por THOMPSON (1942). La periodicidad es la única exigencia, y ello tiene su fundamento en los ritmos biológicos, que a su vez están controlados genéticamente. Por otra parte, DOUADY & COUDER (1993) ponen de manifiesto que un crecimiento dinámico prohíbe determinadas disposiciones y transiciones, que serían las que no siguen la regla de FIBONACCI; a las variaciones continuas de los parámetros relevantes corresponden bifurcaciones del esquema de la filotaxis. Estamos, pues, ante limitaciones evolutivas.

Factor funcional.— Morfogénesis y biomateriales; es decir, los aspectos de la fabricación impuestos a través de la filogenia, van a constreñir extraordinariamente las posibilidades adaptativas de los vegetales; por otra parte, la funcionalidad de las estructuras pondrá, a su vez, fuertes limitaciones evolutivas (*cf.* STEBBINS, 1988; son las que admite como tales). Igual que en los otros casos, me limitaré a señalar algunos puntos de interés, haciendo especial hincapié en aspectos geométricos relacionados con adaptación, ya que estos últimos revelan de un modo muy directo los procesos morfogenéticos implicados.

NIKLAS (1988) ha enfatizado que la mayoría de vegetales parten de recursos similares para formar sus metabolitos primarios y secundarios, lo cual hace que la diversidad fisiológica, de las algas a las plantas, sea algo muy limitado, mucho más que, por ejemplo, en los vertebrados. Supervivencia, crecimiento y reproducción son, para este autor, los aspectos a que una morfología vegetal ha de responder; para ello, se requiere una buena intercepción de la luz para la fotosíntesis; el sostener el peso de las partes elevadas por encima del suelo

(compensando, además, los efectos de lluvia, viento o nieve); la posibilidad de intercambio gaseoso con la atmósfera; la capacidad de absorción y conducción de líquidos, y, por último, la reproducción.

Todo ello depende de las relaciones área/volumen (A/V) en el organismo; estas son esenciales, tanto desde el punto de vista de su arquitectura funcional como para su adaptación al medio (GOULD, 1966). Este mismo autor señala que para la solución de tales problemas existen tres vías: crecimiento diferencial de superficies por complicación de la estructura: crecimiento diferencial con cambio de forma (la alometría clásica), y la incorporación de material inerte. La primera comporta proliferación celular más procesos biofísicos que suelen conducir a los típicos objetos fractales, que fueron discutidos más arriba; un ejemplo sería la nerviación de las hojas, que tendería a formar una figura fractal de dimensión comprendida entre 1 y 2, que implicaría máximo aprovechamiento de superficie (una doble función: llevar nutrientes a todas las células de la hoja y transportar los productos de la fotosíntesis de todas ellas a los tejidos vivos de la planta). El segundo caso vendría dado por el crecimiento diferencial de una hoja según una o más direcciones; lo normal es en dos direcciones, con apenas crecimiento en el sentido perpendicular a las mismas: la típica hoja plana; o bien, la hoja acicular, que sólo crece significativamente en una dirección, con apenas crecimiento en las otras dos; la función sería la de obtener un área adecuada para la recepción de la luz. El tercer caso sería lo que se observa en los árboles: la gran altura en un bosque tupido (sobresalir a la luz) produce la necesidad de una actividad fotosintética que alcance a toda la parte viva del vegetal (función de la superficie total de las hojas; ésta se incrementa por ramificación). Un vegetal alto, además, ha de ser grueso para poderse mantener erecto, puesto que ello representa la resolución de ciertos requisitos biomecánicos (el diámetro de la base y la altura a alcanzar —Fig. 2C— dependen del módulo de elasticidad y de la densidad del material; *cf.* McMAHON & BONNER, 1983); luego, el modo de evitar que la superficie total de las hojas sea insuficiente para las necesidades del volumen total vivo consiste en reducir este último, supliendo el resto de material para alcanzar el tamaño necesario con la madera, que es inerte.

Si volvemos a los argumentos de NIKLAS (1988), veremos como la forma de la hoja y el crecimiento alométrico entre su expansión, de una parte, y el alargamiento del pecíolo, de otra, son factores que reducen la superposición de superficies fotosintéticas, lo cual facilita que una mayoría queden expuestas a la luz. Además, se ha mostrado mediante técnicas de simulación que la luz interceptada por ramas singulares —con el mismo número de hojas y la misma área foliar total— depende de la forma de la hoja, del patrón de filotaxis y de la distancia internodal.

Todo esto muestra que hay una fuerte interacción entre procesos morfogenéticos y resolución de problemas funcionales; ya vimos como en la filotaxis existen transiciones prohibidas morfogenéticamente; aspectos mecánicos están implicados con los específicamente referidos a la fotosíntesis. Volvemos, pues, a la cuestión de que el paradigma para una función no siempre se alcanza, sino que más bien se dan soluciones de compromiso entre varias funciones que concurren en una misma estructura, o estructuras estrechamente ligadas.

CONCLUSIÓN

La Paleobotánica se puede integrar perfectamente en el actual paradigma paleobiológico; es posible efectuar una comprensión evolutiva de las plantas a través del registro fósil, algo más que el simple trazado de esquemas filogenéticos. Es decir, podemos tratar de dilucidar las limitaciones impuestas a su evolución, así como las soluciones adaptativas a las cuales acceden, y ello gracias al enorme contenido de información tafonómica y paleobiológica de sus fósiles. Aquí, la modelización puede jugar un papel muy fructífero, como ya lo hizo en el terreno de la Paleozoología. Por otra parte, aspectos tales como la heterocronía, o los procesos de especiación asociados a la poliploidía, tienen su contrapartida histológica que se puede poner de manifiesto en los fósiles. Una parte del porvenir de la Paleobotánica se situaría en este marco conceptual.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Profesor Adolph SEILACHER (Universidades de Tübingen y Yale) sus comentarios y discusión sobre este trabajo; también doy las gracias al Dr. Sixto FERNÁNDEZ LÓPEZ (Universidad Complutense) y a la Dra. Carmen DIÉGUEZ (Museo Nacional de Ciencias Naturales) por sus aportaciones. Esta investigación queda incluida en el Proyecto PB91-0644 de la DGICYT.

Recibido el día 31 de Marzo de 1994
Aceptado el día 23 de Mayo de 1994

BIBLIOGRAFÍA

ALBERCH, P. (1985). «Problems with the interpretation of developmental sequences». *Systematic Zoology*, **34(1)**, 46-58.

—(1991): «Del gen al fenotipo: sistemas dinámicos y evolución morfológica». *Revista Española de Paleontología*, **nº Extraordinario**, 13-19.

ALBERCH, P., S.J. GOULD, G.F. OSTER & D.B. WAKE (1979). «Size and shape in ontogeny and phylogeny». *Paleobiology*, **5(3)**, 296-317.

ALVAREZ-RAMIS, C. (1989). «Paleohistología vegetal». *In*: AGUIRRE, E. (ed.): *Paleontología. Nuevas tendencias*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas; Madrid, pp. 143-160.

BARALE, G. (1991). «La flora fòssil de les calcàries litogràfiques del Cretaci inferior (Berriasià-Valanginià) del Montsec (província de Lleida, Espanya)». *In:* MARTINEZ-DELCLOS, X. (Ed.): *Les calcàries litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec. Deu anys de campanyes paleontològiques*. Institut d'Estudis Ilerdencs, Lleida, 51-69.

BEERLING, D.J. (1993). «Changes in the stomatal density of *Betula nana* leaves in response to increases in atmospheric carbon dioxide concentration since the late-glacial». *In:* COLLINSON, M.E. & SCOTT, A.C. (Eds.): *Special papers in Palaeontology*. **49**. The Palaeontological Association, London, 181-187.

BUSS, L.W. (1987). *The evolution of individuality*. Princeton University Press; Princeton, New Jersey. 201 pp.

DALE, J.E. (1983). *El crecimiento de las hojas*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, 72 pp.

DE BEER, G. (1962). *Embryos and ancestors*. Oxford University Press, 3ª edición, Oxford at The Clarendon Press, 197 pp.

DOUADY, S. & COUDER, Y. (1993). «La física de las espirales vegetales». *Mundo científico*. **133**: 234-243.

GARCIA-RUIZ, J.M., A. CHECA & P. RIVAS (1990). «On the origin of ammonite sutures». *Paleobiology*. **16(3)**: 349-354.

GOULD, S.J. (1966). «Allometry and size in ontogeny and phylogeny». *Biol. Rev.*, **41**: 587-640.

—(1989): *Wonderful life. The Burgess shale and the nature of History*. W.W. Norton & Company. New York; London. 347 pp.

GRANT, P. (1978). *Biology of developing systems*. Holt, Rinehart and Winston, New York, 720 pp.

GUERRANT, E.O., Jr. (1988). «Heterochrony in plants. The intersection of evolution ecology and ontogeny». *In:* McKINNEY, M.L. (Ed.): *Heterochrony in evolution. A multidisciplinary approach*. Topics in Geobiology, **8**. Plenum Press, New York, 111-133.

HILL, T.A. (1984). *Hormonas reguladoras del crecimiento vegetal*. Cuadernos de Biología, Eds. Omega, S.A., Barcelona, 74 pp.

JOU, D. (1985). *Introducció a la termodinàmica de processos biològics*. Institut d'Estudis catalans. Monografies de la Secció de Ciències, 2. Barcelona, 143 pp.

McDONALD, N. (1983). *Trees and networks in biological models*. John Wiley & Sons, New York, 215 pp.

McMAHON, T.A. & BONNER, J.T. (1983). *Tamaño y vida*. (Trad. española 1986) Biblioteca Scientific American, Prensa Científica, Editorial Labor, 255 pp.

MANDELBROT, B.B. (1983). *The fractal geometry of Nature*. W.H Freeman and Company, New York, 468 pp.

MARGULIS, L. & McMENAMIN, M. (1990). «Kinetosome-centriolar DNA: Significance for endosymbiosis theory». *Treballs de la Societat catalana de Biologia*. **41**: 5-16.

NIKLAS, K.J. (1988). «Biophysical limitations on plant form and evolution». *In:* GOTTLIEB, L.D. & JAIN, S.K. (eds.): *Plant evolutionary biology*. Chapman and Hall; London, pp. 185-220.

PRIGOGINE, I. (1974). *Introducción a la Termodinámica de los procesos irreversibles*. Selecciones Científicas, Madrid, 169 pp.

RAUP, D.M. (1972). «Approaches to morphologic analysis». *In:* SCHOPF, T.J.M. (Ed.): *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper & Company, San Francisco, 28-44.

SEILACHER, A. (1970). «Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie». *Lethaia*, **3**, 393-396.

—(1991): «Self-organizing morphogenetic mechanisms as processors of evolution». *Revista Española de Paleontología*, **nº Extraordinario**, 5-11.

STANLEY, H.E. (1991). «Fractals and multifractals: the interplay of Physics and Geometry». *In:* BUNDE, A. & HAVLIN, S. (Eds.): *Fractals and disordered systems*. Springer-Verlag, Berlin, 1-49.

STEBBINS, G.L. (1988). «Essays in comparative evolution. The need for evolutionary comparisons». *In:* GOTTLIEB, L.D. & JAIN, S.K. (eds.): *Plant evolutionary biology*. Chapman and Hall; London, pp. 3-20.

STEEVES, T.A. & SUSSEX, I.M. (1989). *Patterns in plant development*. (Repr. 1990). Cambridge University Press, Cambridge, 388 pp.

THOMPSON, D'A.W. (1942). *On growth and form*. 2nd ed. reprinted 1972. Cambridge at the University Press, 1116 pp.

WADDINGTON, C.H. (1957). *The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology*. George Allen & Unwin LTD, London, 261 pp.

WHITE, M.J.D. (1978). *Modes of speciation*. W.H. Freeman and Company. San Francisco. 455 pp.