

La gran historia del agua



OLGA GARCÍA MORENO
ARMANDO MENÉNDEZ VISO
(EDITORES)

La gran historia del agua



2022



Reconocimiento-No Comercial-Sin Obra Derivada (by-nc-nd): No se permite un uso comercial de la obra original ni la generación de obras derivadas.



Usted es libre de copiar, distribuir y comunicar públicamente la obra, bajo las condiciones siguientes:



Reconocimiento – Debe reconocer los créditos de la obra de la manera especificada por el licenciadore:

García Moreno, O.; Menéndez Viso, A. (editores) (2022). *La gran historia del agua*. Universidad de Oviedo.

La autoría de cualquier artículo o texto utilizado del libro deberá ser reconocida complementariamente.



No comercial – No puede utilizar esta obra para fines comerciales.



Sin obras derivadas – No se puede alterar, transformar o generar una obra derivada a partir de esta obra.

© 2022 Universidad de Oviedo

© Los autores

Algunos derechos reservados. Esta obra ha sido editada bajo una licencia Reconocimiento-No comercial-Sin Obra Derivada 4.0 Internacional de Creative Commons.

Se requiere autorización expresa de los titulares de los derechos para cualquier uso no expresamente previsto en dicha licencia. La ausencia de dicha autorización puede ser constitutiva de delito y está sujeta a responsabilidad.

Consulte las condiciones de la licencia en:

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode.es>

Este libro ha sido sometido a evaluación externa y aprobado por la Comisión de Publicaciones de acuerdo con el Reglamento del Servicio de Publicaciones de la Universidad de Oviedo.



Esta Editorial es miembro de la UNE, lo que garantiza la difusión y comercialización de sus publicaciones a nivel nacional e internacional

Servicio de Publicaciones de la Universidad de Oviedo

Edificio de Servicios - Campus de Humanidades

ISNI: 0000 0004 8513 7929

33011 Oviedo - Asturias

985 10 95 03 / 985 10 59 56

servipub@uniovi.es

www.publicaciones.uniovi.es

ISBN: 978-84-18324-51-2

DL AS 2922-2022

ÍNDICE

PRÓLOGO: LA IMPORTANCIA DEL AGUA	11
I. EL SIGNIFICADO DEL AGUA EN LA GRAN HISTORIA	15
EL DESCUBRIMIENTO DEL PLANETA AZUL	15
EL CONCEPTO DEL AGUA	20
<i>Principio</i>	20
<i>Sustancia elemental</i>	22
<i>De elemento a compuesto</i>	25
<i>El agua como fuerza histórica</i>	35
<i>Fuerza geológica</i>	35
<i>Fuerza vital</i>	37
<i>Fuerza económica</i>	38
<i>Fuerza simbólica</i>	39
EL AGUA Y LA GRAN HISTORIA	43
II. EL ORIGEN DEL AGUA EN EL UNIVERSO Y EN LA TIERRA ..	49
CREACIÓN Y EVOLUCIÓN DEL UNIVERSO	49
NUCLEOSÍNTESIS PRIMORDIAL.....	52
RECOMBINACIÓN Y FORMACIÓN DEL FONDO CÓSMICO DE MICROONDAS ...	55
COMPOSICIÓN DEL UNIVERSO	59
LA CREACIÓN Y EVOLUCIÓN DE LAS ESTRELLAS	63
FORMACIÓN DEL AGUA EN EL UNIVERSO	68
FORMACIÓN DEL SOL Y DEL SISTEMA SOLAR	70
ABUNDANCIA DEL AGUA EN EL SISTEMA SOLAR	73
FORMACIÓN DE LA TIERRA Y ORIGEN DEL AGUA TERRESTRE.....	78
¿POR QUÉ LA TIERRA ES EL ÚNICO PLANETA DEL SISTEMA SOLAR QUE TIENE AGUA LÍQUIDA EN SU SUPERFICIE?	80
EL PAPEL REGULADOR DEL AGUA PARA EL CLIMA TERRESTRE	83
CONCLUSIONES	85
III. EL AGUA EN LA TIERRA	89
EL PLANETA AZUL	89

DÓNDE ESTÁ EL AGUA EN LA TIERRA	92
EL PLANETA DEL AGUA Y DE LA VIDA	99
IV. LA VIDA Y EL AGUA	109
INTRODUCCIÓN	109
LUCA EVOLUCIONA, SE DIVERSIFICA EN EL AGUA Y SUS	
DESCENDIENTES LIBERAN OXÍGENO.....	110
SURGIMIENTO DE LOS EUCARIOTAS EN EL AGUA	112
PREPARANDO EL ACCESO VEGETAL A LA TIERRA.....	115
DONDE TAMBIÉN SE ENCUENTRAN LOS HONGOS	116
ORIGEN DE LOS PRIMEROS ANIMALES O METAZOOS	116
LAS ESPONJAS.....	119
CNIDARIOS, CTENÓFOROS Y LA SIMETRÍA RADIAL.....	120
LOS GUSANOS PLANOS Y LA APARICIÓN DE LA BILATERALIDAD	121
MOLUSCOS, ANÉLIDOS Y OTROS INVERTEBRADOS MARINOS.....	122
LOS EQUINODERMOS Y LOS PRIMEROS CORDADOS	123
LA APARICIÓN DE LOS PECES.....	125
EL PALEOZOICO, EL ABANDONO DEL AGUA Y LAS PRINCIPALES	
INNOVACIONES EVOLUTIVAS.....	126
EL ORIGEN DE LAS PLANTAS TERRESTRES Y LOS PRIMEROS ARTRÓPODOS.....	128
LOS PRIMEROS ANFIBIOS.....	131
LOS TERÁPSIDOS DEL PÉRMICO Y EL AMBIENTE ACUOSO DEL	
HUEVO AMNIOTA	132
DINOSAURIOS (INCLUIDAS LAS AVES), MAMÍFEROS Y PLANTAS	
CONTINENTALES.....	135
LOS MAMÍFEROS MARINOS DEL CRETÁCICO	140
LA EMERGENCIA DE LAS ANGIOSPERMAS	142
ORIGEN DE LOS PRIMATES	144
V. EL SIGNIFICADO DEL AGUA EN LA EVOLUCIÓN Y	
DISPERSIÓN DE NUESTRA ESPECIE	157
EL AGUA Y LA VIDA	157
EL PARAÍSO DEL MIOCENO COMO PUNTO DE PARTIDA.....	159
LOS ESTUDIOS SOBRE LA EVOLUCIÓN HUMANA.....	162
¿EL ÚLTIMO ANTEPASADO COMÚN ERA ESTEAFRICANO?.....	167
LOS AUSTRALOPITECOS Y LOS AMBIENTES ACUÁTICOS	170

LOS PARÁNTROPOS EN UN MUNDO QUE SE SECA	172
LOS PRIMEROS HUMANOS Y EL APROVECHAMIENTO DE LOS RECURSOS ACUÁTICOS.....	174
<i>HOMO ERGASTER</i> , MIGRACIONES Y RECURSOS MARINOS	176
LOS ECOSISTEMAS ACUÁTICOS EN ASIA Y SU SIGNIFICADO EN EL LINAJE HUMANO	179
LOS ÁCIDOS GRASOS ESENCIALES Y EL CRECIMIENTO DEL CEREBRO	183
EL HOMBRE DE NEANDERTAL Y EL VALOR DEL AGUA EN LA SUPERVIVENCIA ..	186
LOS HUMANOS ANATÓMICAMENTE MODERNOS Y SU DISPERSIÓN POR EL PLANETA.....	190
AUSTRALIA, NUEVA GUINEA Y TASMANIA	199
LA ENTRADA EN EUROPA.....	201
LA LLEGADA A AMÉRICA.....	203
LA OCEANÍA REMOTA	205
 VI. LA PREHISTORIA Y EL AGUA.....	 219
LOS SENDEROS PALEOLÍTICOS Y LA ORGANIZACIÓN DEL HÁBITAT.....	219
SECUENCIAS DEPOSICIONALES Y TAFONOMÍA.....	223
GOTA A GOTA, GRAFÍAS RUPESTRES Y CRONOLOGÍA	228
FLUJO ACUOSO, PATRIMONIO RUPESTRE Y CONSERVACIÓN	231
LA PALABRA Y EL AGUA	234
CONCLUSIONES	235
 VII. EL AGUA Y LA VIDA: CÓMO LOS ANIMALES ACUÁTICOS CAMBIARON NUESTRA HISTORIA.....	 243
PRIMEROS ALIMENTOS DE ORIGEN ACUÁTICO, APARICIÓN Y DESARROLLO DE LA PESCA Y LA ACUICULTURA.....	244
ANIMALES ACUÁTICOS MEDICINALES Y PRODUCTOS TERAPÉUTICOS DE ORIGEN ACUÁTICO	252
IMPORTANCIA DE LOS GUSANOS MARINOS PARA EL HOMBRE Y EL ECOSISTEMA: LOS POLIQUETOS EUNICIFORMES COMO EJEMPLO.....	265
 VIII. ECOLOGÍA ACUÁTICA Y SERES HUMANOS: PERSPECTIVA DIDÁCTICA	 271
INTRODUCCIÓN	271
EL AGUA Y LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD	272

CICLO NATURAL DEL AGUA	273
CUENCAS HIDROGRÁFICAS Y CORREDORES FLUVIALES	273
IMPORTANCIA CULTURAL DE LA ECOLOGÍA ACUÁTICA	278
LA HUMANIDAD MODIFICA EL CICLO DEL AGUA... ..	280
... TRASLOCA ESPECIES	283
... AFECTA A LA CALIDAD DEL AGUA... ..	284
... Y MODIFICA LAS COMUNIDADES DE SERES VIVOS ASOCIADAS.....	288
REVERTIENDO INTERACCIONES NEGATIVAS	290
ALGUNAS ORIENTACIONES DIDÁCTICAS	292
IX. AGUA, DESASTRES Y GÉNERO.....	305
INTRODUCCIÓN	305
EL AGUA Y LOS DESASTRES.....	306
EL AGUA Y EL GÉNERO	310
LA PERSPECTIVA DE GÉNERO EN EL ESTUDIO DE LOS DESASTRES ASOCIADOS AL AGUA	317
<i>El enfoque de la vulnerabilidad</i>	318
<i>El enfoque de las capacidades</i>	326
LA AGENDA INTERNACIONAL SOBRE EL AGUA Y LOS DESASTRES DESDE LA PERSPECTIVA DE GÉNERO	328
REFLEXIONES FINALES.....	330
X. LA PEQUEÑA GRAN HISTORIA DE OVIEDO Y EL AGUA ..	335
OVIEDO, UNA CIUDAD SIN RÍO. EL CONTEXTO GEOLÓGICO Y GEOGRÁFICO..	336
<i>De agua a roca</i>	336
<i>La formación del relieve</i>	338
<i>De la atmósfera a la hidrosfera</i>	345
<i>El agua en circulación</i>	349
<i>De la hidrosfera a la biosfera</i>	350
OVIEDO, UNA CIUDAD SIN RÍO. LA HISTORIA HIDRÁULICA URBANA.....	356
<i>El agua en la ciudad medieval</i>	357
<i>El agua en la ciudad moderna</i>	362
<i>El agua en la ciudad contemporánea</i>	372

IV. LA VIDA Y EL AGUA

Andrés Arias,* Antonio Torralba-Burrial y
Belén López Martínez***

* Departamento de Biología de Organismos y Sistemas,
Universidad de Oviedo

** Departamento de Ciencias de la Educación e Instituto de Recursos
Naturales y Ordenación del Territorio (Indurot),
Universidad de Oviedo

INTRODUCCIÓN

La evolución de la vida está ligada al agua desde su origen. De hecho, durante mucho tiempo se pensó que, en el agua o en medios acuosos, podía originarse vida una y otra vez de forma espontánea, y el agua, de una forma u otra, fue parte principal de los tres siglos (XVII-XIX) de sucesivos experimentos que acabaron desterrando las teorías de la generación espontánea continua de la vida.¹ Y, no obstante, la vida sí surgió en el agua, aunque no en las condiciones actuales. Charles Darwin ya elucubraba sobre las condiciones que podrían haber tenido las charcas calientes de la Tierra primitiva para haber podido desarrollarse la vida en ellas, y recientemente se sigue discutiendo sobre las opciones de estas charcas cálidas y las surgencias hidrotermales para las primeras moléculas de ARN;² en todo caso, asociadas al agua. Como se vio en el capítulo

¹ Martínez y Arsuaga, 2002.

² Pearce, Pudritz, Semenov y Henning, 2017.

anterior,³ en el agua apareció el antepasado común a todos los seres vivos actuales (abreviado LUCA, por las siglas de *Last Universal Common Ancestor*) algo antes de los fósiles más antiguos conocidos, de unos 3500 millones de años. Representaría pues las primeras células procariotas. Y en el agua se desarrolló la mayor parte de su historia, puesto que la vida tardó unos 3000 millones de años en salir del agua y empezar a colonizar las tierras emergidas.

Los cambios más importantes, la evolución hacia el surgimiento de los principales arquetipos de seres vivos, ocurrieron también en un ambiente acuático. Así, de los 35 filos en los que clasificamos a los animales, 34 han surgido en ambientes acuáticos, y el único del que solo hay registradas especies terrestres actuales, los onicóforos, está limitado a hábitats con una humedad muy elevada y posiblemente su origen también ha sido acuático. Y las adaptaciones a la vida, en cuanto a su gradual independencia del agua exterior, han generado la amplia biodiversidad a la que nos encontramos más acostumbrados. En cuanto a las plantas, han sido precisamente la progresiva conquista de la tierra emergida y esa independencia paulatina del agua exterior las que han marcado las principales divisiones reconocidas. Así, seis divisiones de plantas son exclusivas de ambientes terrestres (antocerotófitos, psilófitas, ginkgófitas, gnetófitas, cica-dófitas y coniferófitas), si bien las dos primeras requieren hábitats con agua libre para la fecundación.⁴ En este capítulo vamos a seguir precisamente la evolución de la vida desde la perspectiva de su relación con el agua.

LUCA EVOLUCIONA, SE DIVERSIFICA EN EL AGUA Y SUS DESCENDIENTES LIBERAN OXÍGENO

El paso desde la primera célula, LUCA, hasta la diversidad actual no está claro. Como sería de esperar desde un inicio simple, se han ido alcanzando en unos casos nuevas formas de complejidad durante la evolución, al tiempo que otros organismos se han diversificado dentro del mismo grado de complejidad. Actualmente se considera que los seres vivos pertenecen a tres dominios distintos, arqueas, bacterias y eucariotas, de los cuales no presentan núcleo definido por una membrana los dos primeros, frente al último que sí. Esta primera desigualdad indica precisamente diferencias de complejidad, tanto de la estructura interna de la célula, como derivadas, también de tamaño (las células eucarióticas son mayores que las procariotas) y la posibilidad de originar organismos

³ García Moreno, 2022.

⁴ Moss, 2010.

verdaderamente pluricelulares (distintos de las colonias de células procariotas). Este planteamiento de los tres dominios implica categorizar a los seres vivos en, al menos, siete reinos, conformando los dos primeros dominios sendos reinos, y correspondiéndose con los eucariotas los cinco restantes (protozoos, cromistas, plantas, hongos y animales).⁵ Las rutas de manejo de información y los ribosomas más semejantes entre las arqueas y los eucariotas parece determinar su mayor proximidad. En todo caso, los eucariotas habrían surgido posteriormente a los otros dos, a través de una endosimbiosis seriada, como la propuesta por Lynn Margulis, al menos para dar cuenta de mitocondrias, plastos y la formación de membranas nucleares.⁶ No se han conservado fósiles de los primeros organismos, y todos los estimados más antiguos de 3500 millones de años han resultado sumamente dudosos,⁷ por lo que las rutas metabólicas y el ADN se convierten en las únicas guías en las que apoyarnos.

Dentro de los procariotas, los heterótrofos consumen materia orgánica, mientras que los autótrofos generan su propia materia orgánica a partir de materia inorgánica (generalmente dióxido de carbono). No todos los autótrofos lo hacen de la misma forma, sino que en unos casos obtienen la energía de las propias reacciones químicas (quimiotrofos), mientras que otros la obtienen de la luz solar (fotosintéticos). Existen quimiosintéticos que emplean en el proceso sulfuro de hidrógeno; otros, amoníaco, o varios compuestos de hierro (de hecho, asignaron a unas bacterias del hierro de surgencias hidrotermales marinas unos dudosos fósiles de hace 3800 millones de años).⁸ También hay organismos fotosintéticos que emplean sulfuro de hidrógeno, mientras que otros emplean la molécula objeto de este libro, el agua. Esto es, ya no solo había bacterias capaces de sintetizar materia orgánica empleando el hidrógeno del sulfuro de hidrógeno (y liberando el azufre), sino que surgieron otras que empleaban hidrógeno del agua, liberando oxígeno. Esas bacterias reciben el nombre de cianobacterias y, al contrario que otras bacterias, sus colonias pueden ser visibles a simple vista, bien formando tapetes microbianos de varias capas sobre el barro de zonas húmedas, bien formando unas estructuras mucilaginosas en el agua dulce o en ambientes terrestres algo húmedos (por ejemplo, *Nostoc*).

⁵ Ruggiero, Gordon, Orrell, Bailly, Bourgoin, Brusca... y Kirk, 2015.

⁶ Archibald, 2015.

⁷ Javaux, 2019.

⁸ Dodd, Papineau, Grenne, Slack, Rittner, Pirajno... y Little, 2017.

Las cianobacterias también pueden acabar generando rocas sedimentarias, que se denominan estromatolitos y pueden observarse en la actualidad, así como fósiles. De hecho, hay estromatolitos fósiles en Pilbara (Australia), y en otros lugares del mundo, de hace casi 3500 millones de años, y en el registro fósil se ha encontrado variedad de estromatolitos de distintos hábitats acuáticos más recientes (Figura 1),⁹ mostrando así evolución y adaptación. En los estromatolitos actuales, así como en los tapetes microbianos, hay tanto organismos autótrofos como heterótrofos, lo que sería también esperable en su versión pretérita. Su acción continuada representaba una ventaja competitiva, ya que el oxígeno liberado resultaba tóxico para los organismos no resistentes. Hace unos 2500 millones de años, el oxígeno producido por estos procariotas tanto en los estromatolitos como probablemente por cianobacterias libres cambió las condiciones existentes en las aguas someras.¹⁰ Parte había estado formando óxidos de hierro, combinado en otras reacciones químicas, o escapado a la atmósfera, pero ya se estaba produciendo lo suficiente para oxigenar las aguas circundantes. Y en los 500 millones de años posteriores oxigenó la superficie del planeta y la atmósfera. Además, una pequeña parte de ese oxígeno (O_2) acabó transformándose en la parte alta de la atmósfera en ozono (O_3), filtrando parcialmente los rayos ultravioletas, dañinos para la vida. La producción de oxígeno en grandes cantidades a partir del agua se trató del mayor cambio ambiental planetario y generó nuevos nichos evolutivos.

SURGIMIENTO DE LOS EUCARIOTAS EN EL AGUA

El paso entre procariotas y eucariotas no fue lineal, sino que parece que se produjo una simbiosis entre linajes distintos, esto es, organismos que no pertenecían a la misma línea de descendencia acaban juntándose, cooperando, de alguna manera, y conformando un linaje distinto a los anteriores. Las nuevas células, eucariotas, presentan un núcleo rodeado por una membrana, así como distintos orgánulos celulares, membranosos. En procariotas, sí que es factible un intercambio de genes entre linajes muy distintos, a través por ejemplo de los plásmidos, pero en este caso estamos ante la incorporación de un organismo en otro, dando lugar a la aparición de un nuevo nivel de complejidad en la vida. Atendiendo a esta complejidad, las diferencias entre procariotas y eucariotas

⁹ Fortey, 1997.

¹⁰ Cowen (2013).

son, probablemente, las más dramáticas que podemos encontrar en la evolución de la vida.¹¹



Figura 1. Estromatolitos. Trombolitos en el Parque Nacional de Yalgorup, Australia - Adaptado de Wikimedia Commons- (izquierda).
Estromatolito fósil del desierto del Sahara, Marruecos (derecha).

Parece ser que la simbiosis se produjo entre alfa-proteobacterias que darían lugar a mitocondrias, y arqueas de Asgard que serían las hospedadoras de las primeras. Con este nombre de reminiscencias mitológicas nórdicas se define a unas arqueas de sedimentos acuáticos encontradas primeramente en las cercanías de unas surgencias hidrotermales marinas, denominadas *Castillo de Loki*, y situadas en el Atlántico, entre Noruega y Groenlandia. Dentro de ellas, precisamente serían las arqueas de Loki, o *Lokiarcheota*, las candidatas a esa simbiosis que daría lugar a los eucariotas, atendiendo a datos genómicos que muestran su relativa complejidad celular y similitudes con los genomas eucariotas.^{12, 13} Estos primeros eucariotas (LUCA o último antecesor común de los eucariotas) se piensa habrían vivido hace alrededor de 1866-1679 millones de años, y tendrían un aspecto similar a un ameboide desnudo,¹⁴ tal vez con

¹¹ Margulis and Sagan, 1986.

¹² Zaremba-Niedzwiedzka, Caceres, Saw, Bäckström, Juzokaite, Vancaester... y Ettema, 2017.

¹³ Eme, Spang, Lombard, Stairs y Ettema, 2017.

¹⁴ Butterfield, 2015.

dos flagelos para moverse en el agua.¹⁵ No obstante, se trata de una morfología poco propicia para dejar fósiles, siendo los primeros fósiles de eucariotas los de un alga pluricelular de 1870 millones de años, *Grypania* (de filiación no resuelta y presenta grandes parecidos con las cianobacterias) y el protista no asignado a grupo, *Tappania* (1630 millones de años, India y China).¹⁶

Los grupos basales de eucariotas son muy variados, con relaciones complejas y simbiosis, convergencias y radiaciones evolutivas, que tuvieron lugar en el agua. El incremento de la movilidad, la capacidad de obtener energía a partir de la luz solar, la forma de obtener y generar materia orgánica, fueron definiendo los distintos grupos de eucariotas basales (protozoos y cromistas, si bien análisis meramente genómicos generan muchos más grupos basales),¹⁷ con afinidades posteriores con los reinos pluricelulares que nos resultan más conocidos (hongos, plantas, animales).

Los protozoos son organismos unicelulares y están íntimamente asociados al agua. Fueron descubiertos y descritos por primera vez por Anton van Leeuwenhoek en el siglo XVII en el agua, concretamente en el agua de un lago. Con sus microscopios iniciales, Leeuwenhoek describió estos pequeños seres (*dierogens*, pequeños animales, en holandés, *animalcules* en traducciones iniciales), más pequeños que todos los que se habían descrito hasta el momento, y permitiendo que la Biología comenzara a mirar hacia la microbiología, preguntándose por esos seres algo difíciles de clasificar en las categorías tradicionales de animales y vegetales y que resultaban invisibles al ojo humano desnudo. Los protozoos actualmente abarcan algunos grupos distintos mientras que otros pasaron a ser considerados cromistas. Dentro de los protozoos, que mantienen su parafilia, se encuentran los euglenozoos (euglenas, que habrían incorporado de forma secundaria plastos de un alga verde, tripanosomas y Bonodida), excavata (looukozoos, metamonadas y percolozoos) y sarcomastigotas (amebas, coanoflagelados, microsporidios y sulcozoos).¹⁸

Los cromistas agruparían algas unicelulares con cloroplastos procedentes de endosimbiosis secundarias (o terciarias) desde algas rojas (que fueron incluidas en diatomeas, cocolitofóridos, dinoflagelados y algas pardas en los océanos del Mesozoico) o verdes (de donde fueron incorporadas en los

¹⁵ Derelle, Torruella, Klimeš, Brinkmann, Kim, Vlček... y Eliáš, 2015.

¹⁶ Butterfield, 2015.

¹⁷ Burki, Roger, Brown and Simpson, 2020.

¹⁸ Ruggiero, Gordon, Orrell, Bailly, Bourgoin, Brusca... y Kirk, 2015.

océanos del Paleozoico, Ediacara y Criogénico).¹⁹ Entre esas algas pardas estarían los cromistas de mayor tamaño, alcanzando decenas de metros en los bosques de laminarias marinas. Además, también incluye a los Pseudofungi, y a los anteriormente considerados protozoos *Heliozoa*, miozoos, ciliados, esporozoos, foraminíferos y radiolarios, entre otros. Numerosos y variados grupos, parafiléticos según casos, que incluyen en sus subdivisiones algunos anteriormente considerados vegetales y otros animales (sin que se correspondan tampoco con dos clados concretos). Mirando en detalle los árboles filogenéticos actuales puede dar algo de vértigo, y probablemente sus relaciones sean modificadas en los próximos años, pero los patrones siguen resultando reconocibles viéndolos desde la suficiente perspectiva.²⁰ En todo caso, se trata de grupos que permanecen en el agua, en ambientes muy húmedos, o son parásitos de otros organismos.

PREPARANDO EL ACCESO VEGETAL A LA TIERRA

Anteriormente incluidas dentro del cajón de sastre de los protistas (conjunto de eucariotas unicelulares con afinidades vegetales o animales), las algas se integran actualmente en el reino de las plantas.²¹ Se trataría, en efecto, de las primeras células vegetales, formadas por endosimbiosis al incorporar cianobacterias a protistas, y dichas cianobacterias acabarían originando los cloroplastos vegetales. Con tres linajes distintos, glaucobiontes, rodobiontes (algas rojas) y clorobiontes (algas verdes). Ya hemos comentado el caso de *Grypania*, fósil considerado un alga pluricelular de 1870 millones de años, pero no asignado a grupo. Por el contrario, *Bangiomorpha* (unos 1200 millones de años) sí que puede ser asignado a uno de esos grupos, las algas rojas,²² y habría que esperar hasta hace 1000 millones de años para encontrar fósiles de algas verdes (si bien ya macroscópicos, pluricelulares y con células diferenciadas: *Proterocladus*).²³ Los demás grupos de algas provendrían de sucesivas endosimbiosis secundarias con otros eucariotas heterótrofos,²⁴ posteriores, por tanto, y quedarían asignados como hemos visto con anterioridad a los cromistas.

¹⁹ Keeling, 2013.

²⁰ Hinchliff, Smith, Allman, Burleigh, Chaudhary, Coghill... y Cranston, 2015.

²¹ Ruggiero, Gordon, Orrell, Bailly, Bourgoin, Brusca... y Kirk, 2015.

²² Butterfield, 2015.

²³ Tang, Pang, Yuan, y Xiao, 2020.

²⁴ Site, Weiler, Kadereit, Bresinsky y Krörner, 2002.

Hace unos 450 millones de años aparecieron los carófitos, algas verdes de agua dulce como las actuales *Spirogyra* y *Chara*, emparentadas con las plantas terrestres. En el caso de las carófitas, se ha alcanzado una mayor complejidad que en el resto de las algas verdes: sus talos presentan una división regular, con discos nodales y ejes laterales ramificados, y con estructuras reproductoras características, que habitan desde aguas salobres a dulces, en ríos y charcas. Precisamente en el borde de estas aguas dulces fue desde donde comenzaron a conquistar la tierra las plantas. De hecho, se ha expuesto que esas algas verdes podrían haber ocupado hábitats temporales y haber sido resistentes a la desecación, pudiendo además generar unas primeras cutículas para reducir la desecación, si bien de no mucha eficiencia,²⁵ como veremos más adelante.

DONDE TAMBIÉN SE ENCUENTRAN LOS HONGOS

Todavía no se tiene claro si el último antecesor común de los hongos (*Fungi*) vivía en los mares (solo se conocen unas pocas especies de hongos marinos) o en el agua dulce,²⁶ pero sí que las principales radiaciones han sido terrestres.²⁷ En todo caso, hay registros fósiles de finales del Precámbrico o principios del Paleozoico, y los grupos principales han sido encontrados en el Devónico y Carbonífero, con radiaciones importantes asociadas a las relaciones simbióticas con plantas.²⁸ Los líquenes, hongos con algas simbiotes, que presentan especies con gran capacidad para colonizar y empezar a degradar roca desnuda, incluso en condiciones de poca humedad, parece que no surgieron hasta después de que las plantas empezaran a colonizar las tierras emergidas.²⁹

ORIGEN DE LOS PRIMEROS ANIMALES O METAZOOS

Durante encuentros coloniales entre protozoos flagelados ancestrales se empezó a esbozar un sistema que consistía en un perfeccionamiento de la «conjugación», que es la fusión de dos células de una especie para formar una nueva con una carga genética doble, consecuencia de la fusión de los dos núcleos celulares en uno.³⁰ Aparece así un organismo con un patrimonio genético

²⁵ Graham y Gray, 2001.

²⁶ James, Kauff, Schoch, Matheny, Hofstetter, Cox y Vilgalys, 2006.

²⁷ Carr y Baldauf, 2011.

²⁸ Tripathi, 2011.

²⁹ Nelsen, Lücking, Boyce, Lumbsch y Ree, 2020.

³⁰ Massa, 2011.

diploide ($2n$). Este hecho representó un gran avance para la vida, ya que, si una copia del material genético se daña, la supervivencia del individuo estaría garantizada por la presencia de una segunda copia intacta.³¹ Esta existencia diploide con meiosis gamética (ciclo cromosómico diplobióntico), unida a la pluricelularidad, son dos de las características fundamentales (diagnósticas) de los organismos conocidos como animales o metazoos. Otras características propias de estos son la posesión de una primera etapa de desarrollo embrionario común (el estadio de blástula, etapa embrionaria con una única capa de células), la capacidad para formar una proteína exclusiva de los animales, el colágeno, y que están, generalmente, dotados de capacidad de movimiento y sensibilidad.^{32, 33}

Tradicionalmente, se ha considerado que hace unos 550 millones de años en los mares primitivos, la vida pluricelular se diversificó en los primeros animales en un fenómeno conocido como «Explosión Cámbrica» y que ha quedado plasmado en el registro fósil de algunos yacimientos, entre los que destaca el famoso yacimiento de Burgess (o Burgess-Shale), descubierto en 1909 por C. D. Walcott en la Columbia Británica (Canadá).^{34, 35} La mayor parte de los fósiles de la fauna de Burgess son artrópodos acorazados, aunque también se han encontrado formas ligeramente esqueletizadas de esponjas, moluscos, equinodermos, gusanos anélidos y priapúlidos y otras que no pueden ser clasificadas entre los grupos de animales modernos.³⁶ En un periodo de la historia de la Tierra anterior, conocido como *Vendianse* o *Ediacariense*, se han encontrado evidencias fósiles en forma de impresiones o moldes de una gran diversidad de animales sin estructuras esqueléticas datados de hace 580 a 560 millones de años.³⁷ Entre estos animales, conocidos como la «fauna de Ediacara», por las colinas del Sur de Australia donde R. C. Springg encontró el yacimiento en 1949, parecen encontrarse posibles cnidarios (medusas y plumas de mar), gusanos de tipo anelidiano, artrópodos y otros. Para algunos autores, como el paleontólogo alemán Adolf Seilacher, algunos organismos ediacáricos como los similares a cnidarios, no eran tales en realidad, sino que representarían un grupo totalmente distinto y no presente actualmente. Este

³¹ *Idem.*

³² *Idem.*

³³ Hickman, Roberts y Larson, 2018.

³⁴ Massa, 2011.

³⁵ Gould, 1993.

³⁶ *Idem.*

³⁷ Gould, 1993.

grupo, denominado el «Jardín de Ediacara» o «Vendobionta» estaría constituido por formas sin esqueleto con apariencia acolchada, capacidad fotosintética y es interpretado como un experimento fallido de la evolución. Sin embargo, el «reloj molecular», metodología de datación que se basa en el estudio de la acumulación de mutaciones regulares a lo largo del tiempo, parece indicar que los metazoos aparecieron mucho antes, hace unos 1200 millones de años.³⁸ Por tanto, parece probable que los primeros animales surgieran en tiempos precámbricos, pero que al carecer de partes duras (esqueléticas), no habrían conseguido fosilizar fácilmente, lo que explicaría su ausencia en el registro fósil de esa época.³⁹ Si esto es así, la «Explosión Cámbrica» sería un fenómeno solo aparente de radiación evolutiva caracterizado por la aparición de animales con esqueleto, que pudieron fosilizar y conservarse en el tiempo. Sea como fuere, pertenecientes a este periodo, se han encontrado prácticamente la gran mayoría de los filos o grupos animales existentes en la actualidad.⁴⁰

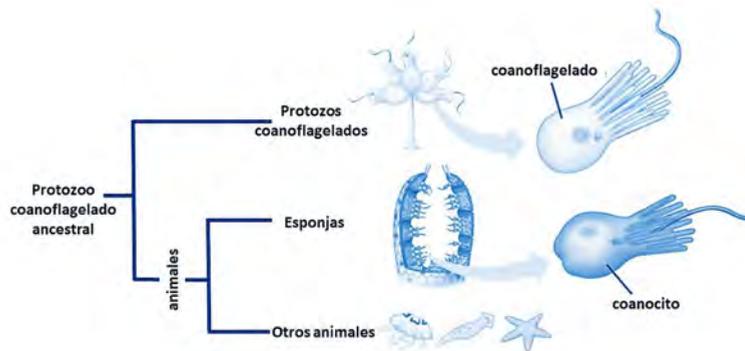


Figura 2. Relaciones filogenéticas de los protozoos coanoflagelados con los animales. Modificado de Pearse Education Inc. 2008.

El origen de los animales o metazoos a partir de un antecesor unicelular es quizá una de las cuestiones filogenéticas más enigmáticas. La mayoría de las pruebas actuales apuntan que los metazoos surgieron a partir de un protozoo coanoflagelado ancestral (Figura 2).⁴¹ Estos protozoos flagelados son

³⁸ Massa, 2011.

³⁹ *Idem.*

⁴⁰ Hickman, Roberts y Larson, 2018.

⁴¹ *Idem.*

considerados como el grupo hermano de los metazoos y comparten una característica fundamental con un filo de animales basales (las esponjas o poríferos), que es la posesión de células con collar monoflageladas, esencialmente idénticas a los coanocitos (células exclusivas de esponjas). La versión actual de la denominada «teoría colonial», originalmente propuesta por Haeckel en 1874, postula que las células de un protozoo coanoflagelado primitivo no se separaron después de dividirse por mitosis y permanecieron unidas formando una colonia de células que, con el tiempo, se fueron especializando en diferentes funciones (células somáticas, reproductoras...) y dieron lugar a un organismo multicelular ancestral similar a una esponja (Figura 2).⁴²

LAS ESPONJAS

Se cree que las esponjas, también conocidas como poríferos, fueron uno de los primeros grupos animales que poblaron los mares precámbricos. Las esponjas tienen una diversidad actual de unas 15 000 especies, los adultos son sésiles (viven fijos al sustrato) y son mayoritariamente marinas, solo el 1 % se encuentra en agua dulce.⁴³ Son animales con un nivel de organización celular muy simple, la mayoría carecen de verdaderos tejidos (es decir, sus células no presentan uniones estrechas entre ellas y carecen de membrana basal) y son asimétricos o bien poseen una simetría radial superficial (como una adaptación a su modo de vida). Se alimentan por filtración y tienen el cuerpo perforado por poros (de ahí su nombre científico *Porifera* «portadores de poros»), con canales y cámaras que sirven para el paso del agua. Presentan células totipotentes dispuestas en dos capas: pinacodermo (células aplanadas de revestimiento) y coanodermo formado por los coanocitos (células monoflageladas con collar que provocan corrientes de agua). Entre ambas capas existe una matriz interna gelatinosa mesohilo (o mesoglea) siempre con amebocitos y, normalmente, con elementos esqueléticos. Pueden presentar un endoesqueleto inorgánico, formado por espículas de carbonato cálcico o dióxido de sílice u orgánico formado por fibras de colágeno diversamente modificado. Las esponjas carecen de aparato digestivo (la digestión es intracelular), de sistema excretor (excreción y osmoregulación por difusión) y de un sistema nervioso desarrollado. Combinan la reproducción sexual (a través de células gaméticas especializadas, línea germinal) y asexual (a partir de células del cuerpo o somáticas) y la mayoría de las

⁴² *Idem.*

⁴³ *Idem.*

especies conocidas son hermafroditas (un mismo individuo es capaz de generar tanto gametos masculinos como femeninos). Al ser organismos filtradores, tienden a aumentar (mejorar) la eficiencia del filtrado, lo que se consigue gracias al aumento del coanodermo (conjunto de coanocitos), que es la superficie que actúa como filtro, y que se hace cada vez más compleja aumentando el número de estas células. Así, se pueden encontrar tres modelos de organización corporal: 1) «asconoide», el más simple y el más común en las especies primitivas y en las fósiles; 2) «siconoide», el primer estado de plegamiento del coanodermo, y 3) «leuconoide», la condición más compleja con cámaras de coanocitos aisladas, sistema de canales y engrosamiento del mesohilo (es el más eficiente y el más común en las especies actuales).⁴⁴

CNIDARIOS, CTENÓFOROS Y LA SIMETRÍA RADIAL

El siguiente hito evolutivo en la historia de los animales es la aparición de los primeros animales con verdaderos tejidos (con uniones estrechas entre células y membrana basal), también conocidos como «eumetazoos». Entre los primeros eumetazoos, destacan dos filos animales que tradicionalmente han sido agrupados bajo el nombre de «radiados», por poseer un cuerpo con simetría de tipo radial o birradial, los cnidarios (Cnidaria) y los ctenóforos (Ctenophora, conocidos comúnmente como «nueces de mar»). Este tipo de simetría aparece asociada a una vida sedentaria, incluso sésil, o que se deja llevar a la deriva por las corrientes marinas, contactando por todos los lados del cuerpo con el ambiente. Los cnidarios pudieron haber evolucionado a partir de una larva primitiva de una esponja tipo homoescleromorfa.⁴⁵ Son animales con orgánulos celulares urticantes, llamados nematocistos o cnidos tanto en la epidermis como en la gastrodermis, lo que constituye una de las características más distintas del grupo. Los cnidarios son animales dimórficos, es decir presentan dos tipos básicos de individuos: el pólipo y la medusa. Poseen un cuerpo con dos capas de células (diblasticos), epidermis (externa) y gastrodermis (interna), con una estructura entre ellas llamada *mesoglea*. Su tubo digestivo (cavidad gastrovacular) es ciego o incompleto, con una única abertura que comunica con el exterior que, aunque recibe el nombre de «boca», realiza las funciones de boca y ano. Presentan además otras innovaciones importantes, que se mantendrán en el resto de los animales: 1) la aparición de un sistema

⁴⁴ *Idem.*

⁴⁵ Nielsen, 2008.

nervioso, conocido como plexo nervioso con sinapsis simétricas, conducción difusa y con algunos órganos sensoriales, y 2) aparición de musculatura de tipo epitelio-muscular. Carecen de sistema excretor, respiratorio y de cavidad celómica. Combinan mecanismos de reproducción asexual y sexual. Los pólipos se reproducen asexualmente, mientras que las medusas, por el contrario, lo hacen de forma sexual. La fecundación es externa en agua de mar circundante y su desarrollo es de tipo indirecto por medio de una larva llamada «plánula». A este grupo pertenecen las medusas, las anémonas, los corales, las plumas de mar y las gorgonias o abanicos de mar, entre otros.

Los ctenóforos, son el grupo de animales exclusivamente marinos, que forman junto con los cnidarios el clado de los radiados. Son organismos complejos, con un tubo digestivo completo y funcionalmente tripartido (zona de ingestión, zona de distribución y zona de eliminación de residuos), como el de otros animales más avanzados.⁴⁶ Presentan una mesoglea muy desarrollada, que es considerada por algunos especialistas como derivada de una tercera hoja embrionaria (mesodermo).⁴⁷ En los últimos años, gracias a los nuevos estudios moleculares y filogenéticos, una corriente de pensamiento científico está empezando a considerar a los ctenóforos como un grupo basal respecto al resto de los animales, que pudo haber surgido incluso antes que las esponjas.⁴⁸

LOS GUSANOS PLANOS Y LA APARICIÓN DE LA BILATERALIDAD

Con la aparición de los gusanos planos (acelomorfos y platelmintos), gracias a su modo de vida más activo a la hora de buscar alimento, refugio o pareja, surge un nuevo plan corporal que se va a mantener en todos los restantes grupos animales actuales, la bilateralidad. Este nuevo plan estructural está caracterizado por la presencia de un único plano de simetría bilateral (denominado plano sagital) que implica que las mitades izquierda y derecha del animal son imágenes especulares la una de la otra. El plan corporal de los animales bilaterales está asociado a la adquisición de una tercera hoja embrionaria (blastodérmica), denominada *mesodermo*, lo que hace que se los conozca también como animales triblásticos. La bilateralidad está relacionada con la tendencia de estos animales a mantener el mismo extremo del cuerpo hacia delante y la misma superficie hacia abajo mientras nadan o se arrastran. Esto genera que

⁴⁶ Presnell, Vandepas, Warren, Swalla, Amemiya y Browne, 2016.

⁴⁷ Nielsen, 2008.

⁴⁸ Whelan, Kocot, Moroz, Mukherjee, Williams, Paulay, Moroz y Halanych, 2017.

su sistema nervioso y sus órganos de los sentidos tiendan a concentrarse en el extremo anterior (el conductor, el que normalmente va por delante). De igual modo, la boca también tiende a ubicarse en ese mismo extremo anterior, lo que facilita la ingestión del alimento que ha sido previamente detectado por los órganos sensoriales de la parte delantera. Así, se explica que la bilateralidad esté estrechamente unida a otro proceso muy importante, la aparición de una cabeza o proceso de cefalización.

Los gusanos acelomorfos son de pequeño tamaño (normalmente menores de 5 mm), habitan en ambientes marinos o estuarinos y la mayoría de las especies del grupo son de vida libre. Actualmente, son considerados el linaje más antiguo dentro de los animales bilaterales (Figura 3). Con relación a los platelmintos, uno de sus principales avances con respecto a los animales diblásticos, es que han desarrollado un sistema excretor, formado por unas estructuras especializadas denominadas *células en llama* que están conectadas por túbulos colectores formando una red nefridial que terminan en uno o varios poros que vierten al exterior.

MOLUSCOS, ANÉLIDOS Y OTROS INVERTEBRADOS MARINOS

Tras su aparición a principios del Cámbrico, algunos grupos animales como los anélidos y los moluscos se diversificaron en un revoltijo de nuevas formas de vida que marcó el final del Cámbrico y el principio del Ordovícico. Esta explosión de biodiversidad multiplicó por tres el número de especies conocidas en un lapso de unos 50 millones de años. Aparecieron nuevos grupos de moluscos como los gasterópodos y los cefalópodos, y estos últimos elevaron y afilaron sus conchas, las tabicaron y rellenaron de gas, pudiendo así abandonar la vida bentónica (en el fondo marino) y colonizar la columna de agua (medio nectónico o nécton).⁴⁹ Otro de los avances más significativos que experimentaron estos grupos fue la aparición de un sistema circulatorio, con corazones que bombean el líquido circulatorio o sangre que discurre por los vasos sanguíneos y senos y transporta oxígeno gracias a la posesión de diferentes pigmentos respiratorios (hemoglobina, hemocianina, clorocruorina etc.). También surgen nuevas estructuras respiratorias como las branquias o ctenidios.⁵⁰

Los braquiópodos articulados, un grupo de invertebrados con concha bivalva, se expandieron en algunos hábitats marinos y un grupo de artrópodos,

⁴⁹ Gould, 1993.

⁵⁰ Hickman, Roberts y Larson, 2018.

los delgados ostrácodos calcáreos, radiaron en diversas formas y modalidades de vida como filtradores (suspensívoros) y carroñeros.⁵¹

A principios del Ordovícico apareció un nuevo grupo de animales, los briozoos o «animales musgo», pequeños invertebrados filtradores coloniales que forman tapices sobre diferentes sustratos duros marinos y que eran desconocidos en el periodo Cámbrico.⁵² A nivel global, la ecología de las comunidades marinas se reorganizó en esta época y las especies clave se alimentaban mayoritariamente de plancton o materia orgánica en suspensión y habitaban sobre el fondo marino. Un ejemplo de estas especies fueron los corales que formaban grandes arrecifes tropicales, que a su vez albergaban una gran diversidad de fauna marina asociada.⁵³

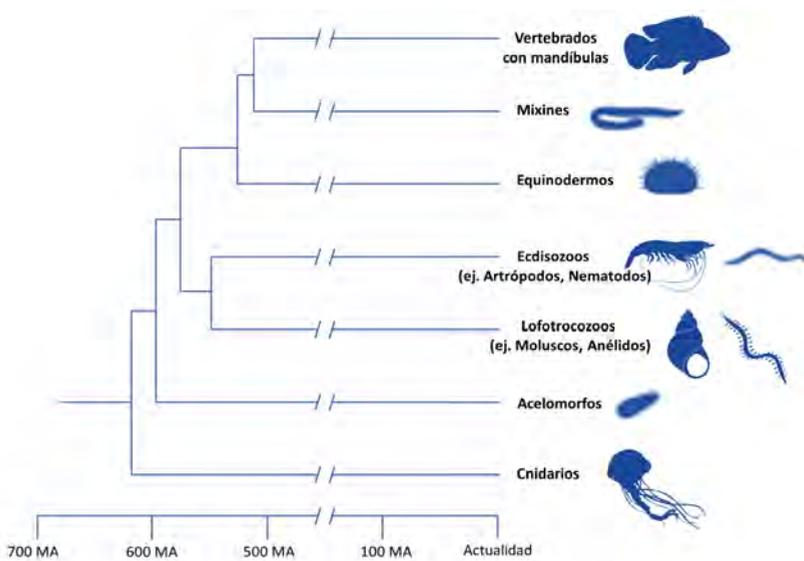


Figura 3. Árbol filogenético simplificado de la vida animal.

LOS EQUINODERMOS Y LOS PRIMEROS CORDADOS

Los equinodermos (del griego, *echinos*, espina, y *dermos*, piel) son un grupo de animales exclusivamente marinos que engloba a los lirios de mar, las estrellas, las ofiuras, los pepinos y erizos de mar. Una de sus características más evidentes

⁵¹ Gould, 1993.

⁵² *Idem.*

⁵³ *Idem.*

es su cuerpo con simetría radial pentámera, aunque esta es un rasgo adquirido secundariamente como una adaptación al modo de vida sésil y sedentario de los primeros equinodermos que fueron los lirios de mar (crinoideos).^{54, 55} Los antepasados inmediatos de los equinodermos, así como sus larvas tempranas, tienen simetría bilateral. Incluso algunos grupos, como los pepinos de mar, han vuelto a superponer una simetría bilateral superficial sobre la simetría radial que aún se les puede apreciar en su organización interna (Figura 4). Los equinodermos, gracias a su endoesqueleto, que puede ser continuo, formado por placas unidas (por ejemplo, erizos de mar), o formado por pequeños osículos o escleritos calcáreos (por ejemplo, estrellas de mar), tienen un buen registro fósil. Estos animales invertebrados experimentaron una gran radiación evolutiva en el Cámbrico. Ya en el Ordovícico se pueden reconocer representantes de todos los grupos actuales a excepción de los pepinos de mar u holoturias que aparecieron posteriormente.



Figura 4. Equinodermos. Crinoideo fósil de la especie *Cyathocrinites iowensis* del Carbonífero Misisipiense, Indiana, EE. UU. (izquierda). Estrella de mar actual, *Marthasterias glacialis*, en el intermareal rocoso del mar Cantábrico (derecha).

⁵⁴ *Idem.*

⁵⁵ Hickman, Roberts y Larson, 2018.

Los cordados son un tipo de animales, entre los que nos encontramos los humanos, caracterizados por la posesión de una varilla flexible de sostén que discurre por la parte dorsal del cuerpo, denominada notocorda.⁵⁶ Los resultados obtenidos por los estudios morfológicos, anatómicos, embriológicos y moleculares sugieren que el grupo más próximo a los cordados es el de los equinodermos. Un grupo animal fósil, los calicicordados, podría ser el eslabón intermedio entre los equinodermos y los cordados.⁵⁷ Actualmente, equinodermos y cordados se engloban bajo la denominación de *deuteróstomos*, un grupo de animales que comparte una característica embrionaria única: la boca definitiva del animal se forma secundariamente, sin dependencia alguna del blastoporo (abertura inicial embrionaria que comunica el futuro tubo digestivo [arquén-teron] con el exterior), el cual da lugar al ano. Por el contrario, en los animales que llamamos protóstomos (gusanos planos, moluscos y anélidos, entre otros), el blastoporo da lugar a la boca, y el ano es una neoformación.⁵⁸ A finales del siglo XIX, Garstang postuló una hipótesis sobre el origen de los cordados a partir de una larva de ascidia (procordado) que, aunque hoy en día parece no estar respaldada por los últimos estudios moleculares, resulta bastante verosímil. Garstang propuso que una larva móvil de una ascidia ancestral (que en esta fase de su desarrollo presenta una notocorda que posteriormente se pierde cuando se fija y se transforma en el adulto) dio lugar a los primeros cordados por un proceso de paedomorfosis (un proceso de retención de caracteres juveniles en el adulto).

LA APARICIÓN DE LOS PECES

Coloquialmente, el término *pez* hace referencia a un animal vertebrado acuático, que respira por medio de branquias, posee extremidades en forma de aletas y que, generalmente, presenta una piel cubierta por escamas. No obstante, desde el punto de vista zoológico es un concepto ambiguo, sin definición ni límites claros y que no tiene valor taxonómico.⁵⁹ Los peces son un grupo de animales que no es monofilético (del griego *mónos*, solo, único, y *phyl(o)*, raza, estirpe, origen), es decir, no reúne al antecesor común más próximo y a todos sus descendientes bajo su manto, y que podrían definirse desde un punto de

⁵⁶ Gould, 1993.

⁵⁷ *Idem.*

⁵⁸ Hickman, Roberts y Larson, 2018.

⁵⁹ *Idem.*

vista evolutivo como «vertebrados no tetrápodos».⁶⁰ Los peces son el grupo más antiguo y diverso de todos los vertebrados y es muy probable que se hayan originado a partir de un procordado primitivo (¿una larva de ascidia?) hace unos 550 millones de años en el periodo Cámbrico o incluso antes. Los primeros vertebrados fueron una constelación parafilética (del griego *para*, al lado, cerca de, y *phyl(o)*, raza, estirpe, origen) de peces sin mandíbulas (agnatos) denominados *ostracodermos* (peces acorazados actualmente extintos).⁶¹ Posteriormente, un grupo de estos daría lugar a los vertebrados con mandíbulas (gnatostomados). Los agnatos actuales están solamente representados por los mixines y las lampreas, peces con cuerpo anguiliforme, sin extremidades pares y adaptados a una vida carroñera o parásita. Todos los demás peces actuales tienen aletas pares y mandíbulas, y están incluidos junto con los tetrápodos (vertebrados semi-acuáticos y terrestres) en el grupo de los gnatostomados, considerado como monofilético. Los peces con mandíbulas irrumpen en el registro fósil en el periodo Silúrico y alcanzan una gran radiación evolutiva en el Devónico, también conocido como «la era de los peces». Entre los peces gnatostomados podemos diferenciar los condriictios (tiburones, torpedos, rayas y quimeras), que tienen un esqueleto cartilaginoso y que han tenido un gran éxito evolutivo, y los peces óseos. Estos últimos se pueden dividir en dos grupos: 1) los sarcopterigios, peces con aletas lobuladas representados actualmente por el celacanto y los peces pulmonados, y que habrían dado lugar a los tetrápodos terrestres, y 2) los actinopterigios, el mayor grupo de peces marinos y de agua dulce actual, que presentan aletas radiadas y, a veces, con radios espinosos.⁶²

EL PALEOZOICO, EL ABANDONO DEL AGUA Y LAS PRINCIPALES INNOVACIONES EVOLUTIVAS

En el Paleozoico (~540–252 millones de años) casi todas las tierras emergidas se encontraban en el hemisferio sur, desde el ecuador hasta el polo (supercontinente Gondwana). La exigua existencia de vida terrestre se limitaba a algunas cianobacterias y algas dulceacuícolas y no han proporcionado buena información sobre el clima. Se cree que comenzó siendo una época estable, de clima eminentemente oceánico y poco estacional. El efecto invernadero debido a las altas concentraciones de CO₂ elevó la temperatura de la superficie del

⁶⁰ *Idem.*

⁶¹ *Idem.*

⁶² *Idem.*

mar entre 20 y 25 grados centígrados. Esta situación de calentamiento pudo haberse mantenido, al menos, hasta el Silúrico (444-419 millones de años) e incluso el comienzo del Devónico (419-359 millones de años), momento en el que el nivel de los océanos alcanzó un gran máximo y se intensificó la construcción de arrecifes por parte de los corales, lo que originó la diversificación de los organismos asociados a los mismos.⁶³

A mediados del Devónico medio (~375 millones de años) un cambio drástico en las condiciones de vida imperantes hasta ese momento estuvo detrás de la extinción en masa que hizo desaparecer al 70 % de las especies animales marinas.⁶⁴ Los científicos han buscado una explicación relacionada con el agotamiento de oxígeno en las aguas superficiales y la extinción de fauna asociada a los arrecifes. Sumado a ello se habría evidenciado un secuestro de carbono en los fondos oceánicos, que, unido a una significativa producción primaria de las plantas terrestres, determinó una reducción de la cantidad de CO₂ atmosférico. El resultado podría estar relacionado con un enfriamiento global que conllevó la formación de glaciares en las proximidades al polo sur.⁶⁵

Progresivamente las plantas, los invertebrados y finalmente los vertebrados evolucionaron para adaptarse a la vida en tierra firme. Abandonar el agua supuso grandes desafíos relacionados con la exposición al aire y el propio hecho de dejar de estar cubiertos por agua. Así que, por muy húmedo que fuera el aire terrestre que los acogiera, los organismos tuvieron que encontrar mecanismos que evitaran su desecación. Los estadios de desarrollo embrionario y las primeras fases de la vida son especialmente sensibles a la pérdida de agua. Igualmente influye el tamaño del organismo: en los cuerpos de menor tamaño la vulnerabilidad a la deshidratación aumenta dada su relativa gran superficie en relación con las escasas reservas de agua. El peso también es un aspecto que considerar: en el aire los organismos pesan más que en el agua, así que el soporte del peso corporal fue una dificultad añadida en los primeros animales terrestres. Por otro lado, las temperaturas sobre la superficie de la Tierra son más extremas que en el agua y tuvieron que hacer frente a situaciones de frío y calor. En cuanto a los gases, ni el O₂ ni el CO₂ tienen las mismas propiedades en el agua que sobre la superficie terrestre, por lo que fue necesaria una transformación de los mecanismos fisiológicos de intercambio de gases. Es evidente que algunos de los sentidos, como la vista y el oído, difieren de un organismo acuático a uno

⁶³ Hearing, Harvey, Williams, Leng, Lamb, Wilby... y Donnadieu, 2018.

⁶⁴ McGhee, 1988.

⁶⁵ McGhee, 2005.

terrestre y, por tanto, se vieron modificados para poder adaptarse al abandono del medio acuático.⁶⁶

Cabe señalar que el modo de vida terrestre supuso superar también retos ecológicos que tienen que ver con las fuentes de alimentación que están disponibles. Un ente acuático tiene a su disposición nutrientes disueltos en ese medio líquido que no son solubles en el aire. Así que para que los organismos, sobre todo los de pequeño tamaño, atravesaran esa importante barrera ecológica hacia el medio terrestre, se hicieron necesarios cambios sustanciales en el modo de alimentación.⁶⁷

Es conveniente indicar que, lógicamente, todas estas adaptaciones para la vida sobre la tierra evolucionaron como adaptaciones en el agua y solo una vez que estuvieron bien establecidas allí, pudieron ser aprovechadas por los organismos para pasar largos periodos en tierra firme (por ejemplo, el pulmón de algunos peces osteíctios).

EL ORIGEN DE LAS PLANTAS TERRESTRES Y LOS PRIMEROS ARTRÓPODOS

Estamos a punto de describir el momento en el que, por primera vez, los animales van a conquistar la tierra firme, pero antes es necesario dar cuenta, aunque sea muy brevemente, de los aspectos más significativos del origen de las plantas terrestres o embriofitas. Después de todo, mucho tiempo antes de que los animales se atrevieran a dar el primer paso hacia la superficie terrestre, las plantas ya lo habían conseguido —en compañía de hongos y bacterias—. Podemos incluso decir que, sin esa primera colonización por parte de los organismos vegetales, el poblamiento de la fauna terrestre no habría sido posible y hoy nosotros no estaríamos aquí.

El organismo vegetal pionero y antepasado común de todas las plantas terrestres también tuvo que hacer frente a condiciones ambientales terrestres retadoras, debido a la sequedad, al aire, la insolación, la oscilación térmica, etc. Y, por supuesto, a un nuevo modo de alimentarse, concretamente al modo de adquirir eficazmente los nutrientes minerales. Al igual que en los animales, fueron los cambios evolutivos surgidos en el medio acuático y relacionados con su morfología y su fisiología los que permitieron hacer frente a esas nuevas circunstancias. Este antepasado común de las embriofitas fue un alga de agua dulce, genéticamente preadaptada para relacionarse con hongos y bacterias

⁶⁶ Cowen, 2013.

⁶⁷ Agustí, 2003.

(relaciones simbióticas),⁶⁸ tal y como lo hacen las plantas terrestres para capturar agua y nutrirse del suelo (por ejemplo, la asociación de las legumbres con bacterias fijadoras de nitrógeno). Por lo tanto, las bacterias que colonizaron el medio terrestre (hace aproximadamente 3200 millones de años) habrían preparado el camino para la posterior llegada de las primeras plantas a ese medio.⁶⁹

En los últimos años, la aplicación de métodos filogenéticos ha puesto de manifiesto la estrecha cercanía de las embriofitas con una clase de algas, *Zygnematophyceae* (algas verdes conjugadas de agua dulce).⁷⁰ Los representantes actuales de estas algas son todos acuáticos excepto dos especies que, al igual que los musgos, viven en ambientes terrestres húmedos. Pues bien, se cree que el antepasado común de las embriofitas y las *Zygnematophyceae* se habría adaptado a una forma de vida terrestre y tal vez habría colonizado este medio hace más de 500 millones de años.⁷¹

No es posible conocer cuál fue el lugar que acogió por primera vez a estas plantas pioneras. Se piensa que fue en un entorno de clima cálido con lluvias estacionales, cerca de lugares donde las aguas dulces se unían con las marinas y, además, con fluctuaciones en el nivel del agua que alternaría inundaciones estacionales y sequías. Aunque parece ser que las primeras evidencias de plantas (esporas fosilizadas) proceden del Ordovícico, lo cierto es que la escasez de sus macrofósiles (visibles sin necesidad de microscopio) y las dudas sobre su posición estratigráfica hacen que, para muchos autores, el registro fósil sea poco fiable. Estudios recientes basados en el reloj genético molecular –diferencias en el ADN entre las especies vivientes y las fósiles– indican un origen de las embriofitas en un intervalo Cámbrico–Ordovícico temprano. Ese grupo se divide a su vez en briófitas o plantas terrestres no vasculares (musgos, hepáticas y antoceras) y traqueófitas o plantas con sistema vascular (licopodios, helechos, gimnospermas y angiospermas). La primera cobertura vegetal que colonizó la superficie emergida correspondería a una capa de simples briófitas de tipo musgo que, como los actuales, carecían de conductos internos para el transporte del agua y los nutrientes del suelo. Las edades estimadas para las traqueófitas varían desde el Ordovícico tardío (~458 millones de años) hasta el Silúrico tardío (~427 millones de años). Estos periodos de establecimiento temprano de

⁶⁸ Delaux, Radhakrishnan, Jayaraman, Cheema, Malbreil, Volkening... y Ané, 2015.

⁶⁹ Martin, Uroz, y Barker, 2017.

⁷⁰ Delwiche y Cooper, 2015.

⁷¹ Cheng, Xian, Fu, Marin, Keller, Wu... y Melkonian, 2019.

las plantas en los ecosistemas terrestres están en estrecha concordancia con las estimaciones recientes sobre el origen de los linajes de animales en ese medio.⁷²

A partir del Devónico (~419 millones de años) las plantas ocuparon hábitats cada vez más áridos y eso fue posible gracias a que desarrollaron modos de retener el agua y proteger los estadios embrionarios de la pérdida de ese líquido.⁷³ Uno de los mayores avances fue la semilla, que es el embrión fecundado y protegido en un contenedor estanco con nutrientes que lo mantendrán hasta su posterior dispersión y germinación en un lugar adecuado. Incluso la plántula seguirá alimentándose de la misma manera hasta que sus raíces y hojas sean capaces de sostener y nutrir a la planta.⁷⁴

Nadie duda de la relación entre la expansión de las plantas terrestres y la alteración radical del clima. La vegetación terrestre ha sido un elemento esencial para la evolución de nuestro planeta, contribuyendo al desgaste químico de las rocas continentales, un proceso que es clave en el ciclo del carbono y que ha regulado la atmósfera y el clima de la Tierra a lo largo de millones de años. La colonización de las plantas supuso, por ejemplo, una disminución drástica de los niveles de dióxido de carbono (un gas que tiene efecto invernadero) en la atmósfera y ello favoreció el enfriamiento global.⁷⁵ En definitiva, las plantas son las protagonistas de una profunda transformación del medio terrestre. Desde su aparición fueron progresivamente sentando las bases para la vida de la vasta diversidad animal que estaría por llegar a los recién enverdecidos ecosistemas.

Los animales marinos mejor preadaptados para la vida en la tierra, sin duda, fueron los artrópodos consumidores de desechos vegetales y otros artrópodos que se alimentaban de los primeros. Posiblemente llegaron a tierra firme a finales del Silúrico y se conocen principalmente por sus huellas fósiles. Había arañas, ciempiés y milpiés, colémbolos y ácaros. Algunos de ellos colonizaron, por diferentes vías, el medio aéreo, sobre todo a medida que las plantas se hacían más altas y tridimensionales.⁷⁶ A partir del Devónico inferior, el número de pequeños artrópodos se incrementa notablemente y se alimentan tanto de plantas muertas como vivas. A su vez, algunos de estos sirvieron de alimento para artrópodos carnívoros como las arañas primitivas.⁷⁷

⁷² Morris, Puttick, Clark, Edwards, Kenrick, Pressel... y Donoghue, 2018.

⁷³ Gerrienne, Gensel, Strullu-Derrien, Lardeux, Steemans y Prestianni, 2011.

⁷⁴ Decombeix, Meyer-Berthaud y Galtier, 2011.

⁷⁵ Cowen, 2013.

⁷⁶ Labandeira, 2007.

⁷⁷ Cowen, 2013.

LOS PRIMEROS ANFIBIOS

El abandono del medio acuático y la llegada a los continentes de los vertebrados (385-360 millones de años) es una de las transiciones evolutivas más importantes. Los antepasados del primer vertebrado terrestre hacía tiempo que venían preparándose para ese gran salto. Algunos de los peces sarcopterigios como *Eusthepnotheron* (385 millones de años), *Panderichthys* (380 millones de años) o *Tiktaalik* (375 millones de años) ya poseían aletas fuertes con la estructura del quiridio (extremidad tipo de los vertebrados tetrápodos) y una interesante combinación de pulmones y branquias. Progresivamente su cuello se fue haciendo más móvil, y sus movimientos, independientes del resto del cuerpo, lo que les permitía cazar más fácilmente. Algunos peces sarcopterigios estaban adaptados a vivir en aguas someras y salobres, respiraban aire a través de una coana y de los pulmones. Su cuerpo estaba cubierto por escamas y tenían aletas lobuladas que no soportaban el peso del cuerpo, pero que les permitían desplazarse por el fondo.^{78,79}

Algunos autores consideran que *Acanthostega* (365 millones de años) representa el tránsito de peces a tetrápodos o incluso que podría ser el primer anfibio. Otros se inclinan por *Ichtyostega* (365 millones de años), con sus pseudopatas de siete dedos y con hábitos aún más acuáticos que terrestres, aunque no todos los expertos están de acuerdo. Para otros especialistas, esa primera forma anfibia estaría representada por *Hynnerpeton* (365-360 millones de años), un carnívoro de pulmones evolucionados, y *Tulerpeton* (365 millones de años) con seis dedos y sin branquias. Los primeros anfibios pierden las escamas y tienen extremidades más fuertes con dedos. Los huesos de la mandíbula se transforman en un sistema auditivo que les permite detectar el sonido en el aire. Además, al perder las branquias la excreción del amoníaco, que es tóxico, se hace, en forma de urea, a través de los riñones.^{15,16}

Lo que sí sabemos es que este primer tetrápodo que salió del agua lo hizo a un mundo sin competidores (aunque los artrópodos, algunos moluscos como babosas y caracoles de tierra y las plantas habían colonizado antes los continentes). Estos primeros vertebrados, lo mismo que los actuales anfibios, aún no habían desarrollado adaptaciones para vivir muy lejos del agua. Sobre todo, no eran capaces de reproducirse fuera de ella ya que, como los peces y los anfibios actuales, eran anamniotas o, lo que es lo mismo, su embrión se desarrolla sin una membrana que lo envuelva (sin amnios). Sus huevos son

⁷⁸ Zardoya, 2012.

⁷⁹ Agustí, 2003.

pequeños y gelatinosos y se hinchan al contacto con el agua, pero no cuentan con una barrera de protección que permita prosperar al embrión en un medio seco.⁸⁰ Por otro lado, la pionera toma de la tierra por parte de plantas y los artrópodos, que utilizaban a las primeras como alimento y refugio, dio lugar a un incremento de nutrientes orgánicos a orillas de las aguas y esos recursos fueron aprovechados por aquellos primeros anfibios.

A pesar de sus aparentes carencias, los antepasados de los actuales anfibios protagonizaron una importante explosión de su diversidad. De hecho, algunos, como los antracosaurios, con el tiempo fueron adquiriendo más adaptaciones terrestres y se sitúan en el origen de los saurópsidos (antiguamente reptiles y aves) y los sinápsidos (mamíferos).^{81, 82}

LOS TERÁPSIDOS DEL PÉRMICO Y EL AMBIENTE ACUOSO DEL HUEVO AMNIOTA

Como se ha mencionado en varias ocasiones, las alteraciones en las condiciones climáticas y ambientales han sido habituales a lo largo de la historia de nuestro planeta, lo que ha influido significativamente en la aparición y desaparición de grupos de organismos terrestres.⁸³ En la última parte del periodo Carbonífero (~320 millones de años) se produce un nuevo cambio: en el supercontinente sur de Gondwana se constata una intensa glaciación que afectó a los continentes que hoy se localizan en el hemisferio sur (Sudamérica, África, Australia y la Antártida). En Laurasia, que era la agrupación de tierras al norte (actualmente Norteamérica, Europa y Asia), el clima se vuelve más continental. Es en este momento cuando surgen las primeras formas reptilianas, unos tetrápodos con cuatro extremidades a ambos lados del tronco que incorporaron una innovación fundamental: el huevo amniota (Figura 5). En este tipo de huevo el embrión crece protegido por cuatro capas extraembriónicas: 1) el corion, que es la capa más externa y en cuyo alrededor se localiza la albúmina, que es el reservorio de agua; 2) el alantoides, que es la membrana para el intercambio de gases y desechos; 3) el saco amniótico, que es el que proporciona el ambiente acuoso y que se conecta con 4) el saco vitelino, que aporta los nutrientes al embrión. Finalmente, una cáscara de carbonato cálcico protege todo el huevo, permitiendo al mismo tiempo el intercambio de gases

⁸⁰ San Mauro 2012.

⁸¹ Cowen, 2013.

⁸² Schoch, 2014.

⁸³ Hallam y Wignall, 1999.

con el medio (vapor de agua, dióxido de carbono y oxígeno).⁸⁴ Este exceso de protección, comparativamente con el huevo anamniota de los peces y anfibios, también está vinculado con un necesario proceso de fecundación interna que precede a la formación del huevo y que evolucionó en los primeros saurópsidos o en sus inmediatos ascendientes. Este proceso fue crítico para la independencia de los tetrápodos del medio acuático y la conquista definitiva de la superficie terrestre.¹⁹

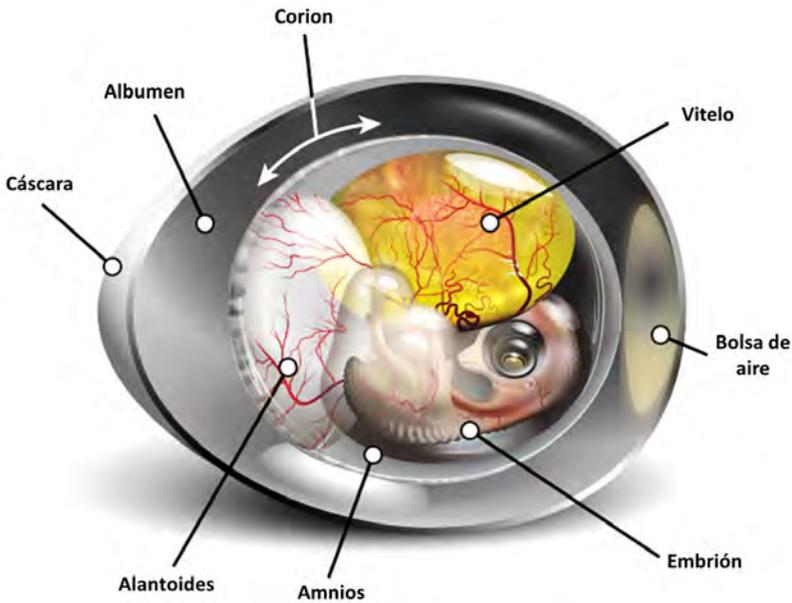


Figura.5. Esquema del huevo amniota. Adaptado de Wikimedia Commons.

A finales del Carbonífero, un calentamiento generalizado retiró los hielos polares y las temperaturas en latitudes elevadas se suavizaron. En las áreas continentales próximas al ecuador, la pluviosidad descendió y el clima se volvió más seco. Bajo estas condiciones aparecieron los saurópsidos, que, en la siguiente época, el Pérmico (~299-252 millones de años), se diversificaron. Esas innovaciones reproductoras que hemos descrito les permitieron el acceso a lugares prohibidos para los anfibios.

⁸⁴ Hickman, Roberts y Larson, 2006.

De entre todos los grupos de la época (hace unos 300 millones de años), solo vamos a mencionar a uno de ellos, el grupo de los pelicosaurios (sinápsidos), ya que fue ese grupo el que desarrolló una serie de adaptaciones que están en el origen de los mamíferos.⁸⁵ Los pelicosaurios tenían grandes crestas dorsales, como velas, que se cree tenían una función de regulación de la temperatura corporal. Su cráneo exhibía una característica fosa temporal detrás de la órbita (fenestra temporal) y una dentición heterodonta (con dientes de distintos tamaños y agrupados en zonas). Aunque es muy probable que su comienzo estuviera en Laurasia (Euroamérica), desde mediados del Pérmico estuvieron extendidos por Gondwana. A mediados del Pérmico (~275 millones de años) alguno de estos pelicosaurios dará lugar a los primeros terápsidos (o mal llamados reptiles mamiferoides), con anatomía craneal y extremidades más afines con los mamíferos; incluso algunos podían ser ya homeotermos y haber tenido pelo. Con sus mandíbulas más potentes y una mejor locomoción, desplazaron definitivamente a los demás pelicosaurios. Sin embargo, los terápsidos aún conservan muchas características reptilianas, como una mandíbula formada por varios huesos. Estos aparecen por primera vez en latitudes altas del supercontinente sur, lo que hace sospechar que tenían una termorregulación avanzada. Los mamíferos (mamaliformes, para ser exactos) evolucionaron a partir de algunos de los últimos terápsidos de finales de Triásico que sobrevivieron a uno de los mayores eventos de extinción.⁸⁶

Hace 252 millones de años la gran extinción del Pérmico-Triásico (la Gran Mortandad) hizo sucumbir a la mayor parte de las especies animales terrestres y marinas (con porcentajes de extinción del 70 y 95 % respectivamente). Se trató de la mayor catástrofe ambiental detectada en el registro fósil y se sospecha que fue debida a la intensa actividad volcánica en los *traps* (formaciones volcánicas de basalto) de Siberia. Posiblemente influyera la emisión de metano desde el fondo del mar y también las descomunales emisiones de magma, que provocaron un calentamiento global que condujo a una sucesión de catástrofes que convirtieron a la Tierra, en unos pocos miles de años, en un lugar absolutamente inhóspito.⁸⁷ La vida tardó mucho en recuperarse, hasta nueve millones de años, según señalan algunos estudios. El aspecto positivo de la recuperación fue la aparición de grupos completamente nuevos, como los reptiles marinos y los crustáceos decápodos, así como nuevos tetrápodos, incluidos los saurópsidos (antepasados

⁸⁵ Kemp, 2005.

⁸⁶ Kemp, 2006.

⁸⁷ Jurikova, Gutjahr, Wallmann, Flögel, Liebetrau, Posenato... y Eisenhauer, 2020.

de pterosaurios y dinosaurios), que radiaron posteriormente y dieron lugar a formas carnívoras y herbívoras. En general, en respiración y locomoción eran muy superiores a otros vertebrados terrestres.⁸⁸ Afortunadamente, un grupo de terápsidos sobrevivió a la catástrofe y se diversificó en el Triásico. Algunas formas ya adelantan la inminente llegada de los mamíferos, con unas extremidades con articulaciones extensibles y un cráneo con paladar secundario, que independiza la cavidad nasal de la cavidad oral, lo que supone la gran ventaja de deglutir los alimentos y respirar al mismo tiempo.⁸⁹ Hay evidencias de que algunos de ellos podrían haber tenido pelo y ser endotermos. Pero lo más interesante, lo que de verdad caracterizó a todos los mamíferos de esa época y de las posteriores, es la modificación que se produjo en los huesos que unían la mandíbula al cráneo en sus ancestros. A partir de entonces se transforman en una única pieza ósea que se articula en las fosas glenoideas del hueso temporal en el cráneo. El resto de los huesos evolucionarán hasta convertirse en los huesecillos del oído medio, con una nueva función, que es la transmisión del sonido.⁹⁰

DINOSAURIOS (INCLUIDAS LAS AVES), MAMÍFEROS Y PLANTAS CONTINENTALES

Los primeros dinosaurios aparecen en Gondwana a mediados del Triásico, hace unos 235 millones de años. Al principio muchos de ellos eran pequeños, ágiles, bípedos y carnívoros y descendían de algún pequeño arcosaurio (reptil) bípedo. El enorme tamaño de algunos de los últimos representantes evolucionaría mucho más tarde. Esos primeros dinosaurios se cree que vivían en una suerte de equilibrio de fuerzas con otros muchos organismos, pero tiempo después se produjeron cambios ecológicos y los dinosaurios reemplazaron a los últimos terápsidos carnívoros y herbívoros. Los dinosaurios se volvieron dominantes y se diversificaron en grupos como los terópodos (bípedos y carnívoros), que incluyen algunos de los más avanzados dinosaurios y a las aves y los ornitiskios (bípedos y herbívoros), que fueron los responsables de la gran radiación de los dinosaurios herbívoros o los sauropodomorfos (grandes y robustos herbívoros), con pies grandes y extremidades columnares. Estos, en una temprana radiación, darán lugar a los prosaurópodos y en una posterior a los célebres saurópodos, que son los que representan las formas más conocidas de dinosaurios y entre los que se encontraron los animales terrestres más grandes

⁸⁸ Chen y Benton, 2012.

⁸⁹ Rubidge y Sidor, 2001.

⁹⁰ Agustí, 2003.

conocidos.⁹¹ Se cree que eran animales que, a pesar de su tamaño, debido a sus hábitos herbívoros, realizaban grandes desplazamientos, tal y como hacen hoy muchos otros herbívoros, por ejemplo, en el continente africano. El tamaño es posible que supusiera una ventaja a la hora de desplazarse, ya que podrían recorrer grandes distancias en relativo poco tiempo.

También en ese periodo entran en escena los mamaliformes, pero lo hacen de una manera muy discreta. Eran de tamaño muy reducido, insectívoros y probablemente de hábitos nocturnos.⁹² El primer mamífero verdadero apareció en el Triásico tardío (~200 millones de años), unos 70 millones de años después de los primeros terápsidos y unos 30 millones de años después de la aparición de los primeros mamaliformes.⁹³

En esa época se produce la radiación de las plantas continentales (su origen podría remontarse al Devónico ~395-359 millones de años).⁹⁴ Después de la gran extinción del Triásico, los ecosistemas siguen dominados por los helechos de tipo arborescente, pero a partir de mediados del Triásico aparece un nuevo tipo de plantas que se hará dominante. Son las plantas con semillas (gimnospermas) y mayoritariamente serán las coníferas quienes tomen ventaja en la colonización de los ecosistemas terrestres. Precisamente de esa época han llegado hasta nuestros días algunos de aquellos representantes, como las araucarias, las cícadas o los ginkgos.⁹⁵ La ventaja de estas plantas con semillas es su resistencia a la sequía estacional y unos sistemas de polinización eficientes en un mundo repleto de insectos.⁹⁶

En el Jurásico (201-146 millones de años) la estabilidad ambiental aumenta con temperaturas medias altas, sin diferencias latitudinales. Es un periodo en que, como en el Cretácico, se producen importantes desplazamientos de las masas continentales que dejarán el planeta diseñado tal y como es en la actualidad.⁹⁷ Muchas zonas anteriormente terrestres son invadidas por masas de agua y de ahí la importancia de los océanos en la vida del periodo. En esa época vivió uno de los grandes depredadores de los mares (~248-94 millones de años), el ictiosauro, un ejemplo paradigmático de convergencia evolutiva. Con su morfología parecida a la de un delfín (en las formas evolucionadas del Jurásico),

⁹¹ Brusatte, Nesbitt, Irmis, Butler, Benton y Norell, 2010.

⁹² Kemp, 2005.

⁹³ Vargas, 2012.

⁹⁴ Biswas y Johri, 1997.

⁹⁵ Wang y Ran, 2014.

⁹⁶ Cowen, 2013.

⁹⁷ Levin, y King, 2016.

los ictiosaurios mesozoicos son iconos de la evolución, reptiles oceánicos con especializaciones anatómicas hacia una existencia marina obligada. Es decir, estamos hablando de un reptil absolutamente independiente del medio terrestre. Se cree que eran vivíparos y parían crías directamente en las aguas del mar.⁹⁸

Las aves evolucionaron, probablemente en Gondwana durante el Jurásico (hace alrededor de 165-150 millones de años), a partir de dinosaurios terópodos. Las características que mayoritariamente definen hoy a las aves se fueron adquiriendo gradualmente a lo largo de varios de millones de años de evolución. Inicialmente hubo una importante diversificación de esas primeras aves a largo del Jurásico y del Cretácico. A finales del Cretácico, las aves fueron diezmadas junto con sus parientes los dinosaurios. Después de la extinción masiva, se diversificaron (radiación adaptativa) de nuevo, culminando en las más de diez mil especies actuales distribuidas en todo el mundo. Todas ellas pertenecen a las neornites (cuyos fósiles más antiguos son del Cretácico tardío), que fue el único grupo que sobrevivió a otra extinción masiva a finales del Cretácico. Es posible que las aves se beneficiaran de la desaparición de los dinosaurios y de los pterosaurios (primeros tetrápodos en conquistar el aire) con los que competían por el alimento.⁹⁹

Archaeopteryx lithographica es, posiblemente, uno de los fósiles de aves mejor conocidos por presentar características intermedias entre reptil y ave, y es un ejemplo clásico de evolución en mosaico en los libros de texto.¹⁰⁰ Sus restos, adscritos al Jurásico tardío, fueron descubiertos en depósitos de calizas en Alemania en 1861, tan solo dos años después de que Darwin publicara su obra sobre el origen de las especies. A pesar de que sus fósiles se conocían desde el siglo XIX, durante mucho tiempo la posibilidad de que las aves tuvieran un antepasado entre los dinosaurios era mayoritariamente rechazada. Las primeras descripciones del fósil fueron hechas por dos antidarwinistas de la época que, curiosamente, llegaron a conclusiones opuestas: Andreas Wagner (1862) pensaba que este animal representaba claramente un lagarto un tanto extraño, mientras que Richard Owen (1863) opinaba que el fósil, sin duda, se correspondía con un pájaro.¹⁰¹

Hoy ya nadie duda de la estrecha relación de los dinosaurios con las aves. Un elemento clave de esta conexión lo encontramos en la fúrcula, que deriva

⁹⁸ Gutarra, Moon, Rahman, Palmer, Lautenschlager, Brimacombe y Benton, 2019.

⁹⁹ Ericson, 2012.

¹⁰⁰ Hickman, Roberts, y Larson, 2006.

¹⁰¹ Rauhut y Foth, 2020.

de la fusión de las dos clavículas y cuya presencia es fundamental para poder volar. Lo cierto es que los fósiles de dinosaurios con clavículas tardaron en aparecer y la ausencia de esta pieza que, sin embargo, sí estaba presente en reptiles ancestrales, era un obstáculo para el establecimiento de la relación entre los dos grupos de organismos. Afortunadamente, aparecieron varios esqueletos de carnosaurios, un tipo de pequeño dinosaurio del Cretácico, claviculado y muy parecido a *Archaeopteryx* en muchos de sus caracteres, excepto que no tenían plumas. Hoy sabemos que la presencia de clavículas en los terópodos es bastante antigua, incluso hay ejemplos de estos dinosaurios con fúrcula.¹⁰² Además, en las últimas décadas, son numerosos los fósiles de dinosaurios emplumados que se han descrito (Figura 6). El descubrimiento de plumas bien preservadas y pertenecientes a terópodos no aviáres representa la confirmación definitiva del origen de este grupo en los dinosaurios.¹⁰³ Aun así, el debate sobre los detalles de las relaciones filogenéticas de los dinosaurios terópodos y, por lo tanto, sobre la génesis de las aves, sigue existiendo.¹⁰⁴



Figura 6. Reproducciones de dinosaurios emplumados expuestas en el Museo del Jurásico de Asturias. Izquierda, *Dromaeosaurus*; derecha, *Oviraptor*.

Las aves son el linaje más diverso de vertebrados tetrápodos existentes. En la actualidad hay más de diez mil especies,¹⁰⁵ que muestran una gran variedad

¹⁰² Nesbitt, Turner, Spaulding, Conrad y Norell, 2009.

¹⁰³ Zelenitsky, Therrien, Erickson, DeBuhr, Kobayashi, Eberth y Hadfield, 2012.

¹⁰⁴ Hackett, Kimball, Reddy, Bowie, Braun, Braun... y Yuri, 2008.

¹⁰⁵ Gill, Donsker y Rasmussen, 2022.

de formas, comportamientos y, además, una significativa heterogeneidad ecológica. Tratar de establecer relaciones evolutivas en las aves es difícil, dada la rápida y temprana divergencia evolutiva que ha resultado en muchos grupos distintivos.¹⁰⁶ Un gran número de las especies de aves son acuáticas y su vida en mayor o menor medida depende de este hábitat. Algunas de ellas dividen su tiempo entre ambientes acuáticos y terrestres, mientras que otras pasan la mayor parte de su vida en el agua y regresan a la tierra solo para reproducirse.¹⁰⁷

Las aves acuáticas son numerosas. Solo las que dependen del medio marino, al menos en una parte de su ciclo de vida, representan unas 350 especies (3,5 % de todas las aves). La vida en ambientes acuáticos las ha llevado a desarrollar, a lo largo de decenas de millones de años, una serie de adaptaciones especiales para su supervivencia. Estos rasgos que han ido incorporando están sobre todo relacionados con su estilo de alimentación, basado principalmente en organismos acuáticos (peces, invertebrados, plancton...) y la acomodación de su cuerpo al buceo (plumas hidrófobas, capacidad de apnea, fisionomía apta para la natación...). Las especies buceadoras de agua salada poseen, además, unas glándulas salinas especiales que ayudan a excretar el exceso de sal que resulta de beber agua de mar. Pueden tener membranas alrededor de sus dedos o patas alargadas que les permiten caminar fácilmente por el agua mientras mantienen seco el resto de su cuerpo. Algunas especies zancudas encuentran alimento removiendo el agua con sus pies; otras, en cambio, usan sus picos para filtrar la comida. Las especies más grandes con patas largas también poseen cuellos largos y flexibles que les permiten obtener la comida de debajo de la superficie del agua.¹⁰⁸

Algunos estudios sugieren que muchas adaptaciones terrestres y acuáticas de las aves son convergentes dentro del grupo de las aves acuáticas. Parece que hubo una gradual adquisición de las características acuáticas que ha culminado en especies como los pingüinos, que representan, entre otros, a los habitantes obligados de los medios acuáticos.¹⁰⁹ Los pingüinos son aves no voladoras cuyo origen se remonta a hace unos 30 millones de años, cuando sus antepasados comenzaron a capturar alimento bajo las aguas del mar. Se caracterizan por tener una gruesa capa de grasa y una cobertura muy densa de plumas que les ayuda a flotar y a mantener la temperatura corporal adecuada en aguas muy

¹⁰⁶ Brusatte, O'Connor y Jarvis, 2015.

¹⁰⁷ Vierling y Sullivan, 2018.

¹⁰⁸ Frederick, 2001.

¹⁰⁹ Brusatte, O'Connor y Jarvis, 2015.

frías. Poseen una figura extraordinariamente hidrodinámica y están muy bien adaptados a la natación bajo el agua, alcanzando velocidades de hasta 25 kilómetros por hora. También pueden llegar a sumergirse a más de 500 metros de profundidad. Ello fue posible porque los huesos de las alas se comprimieron progresivamente y las articulaciones perdieron su función hasta que definitivamente adquirieron la forma y las competencias de una aleta.^{110, 111}

Sobre tierra firme los mamíferos se diversifican en varios grupos y, además de las formas insectívoras, aparecen especializaciones herbívoras y carnívoras. Algunos de esos mamíferos del Jurásico son los docodontos, los multituberculados (grupo más numeroso y diversificado), que persistirán hasta el Eoceno, y los triconodontos.¹¹²

LOS MAMÍFEROS MARINOS DEL CRETÁCICO

El protagonismo de los mamíferos en la evolución de la vida en la Tierra no fue relevante hasta el Cretácico (145-66 millones de años), a pesar de existir, diversificados en grupos, desde finales del Triásico (~220 millones de años). Antes de la caída del meteorito que, supuestamente, llevó a la desaparición de los dinosaurios y otros grupos (cabe recordar que existen otras hipótesis que relacionan estas extinciones con un momento de intensa actividad volcánica), no hay apenas evidencia fósil de su existencia.

En la segunda parte del Cretácico la situación mejora notablemente para los mamíferos. Se extendían por el Viejo Mundo (Asia central) y el Nuevo Mundo (las dos Américas), lo cual podría estar relacionado con los cambios de vegetación.¹¹³ En esa época, junto con los multituberculados, aparecen otros tres grupos: los marsupiales, los placentarios y los monotremas, un grupo de mamíferos que pone huevos (actuales ornitorrincos y equidnas) y que fue el primero en diferenciarse de los tres. De las cinco especies de monotremas vivientes (todas ellas en Oceanía), el ornitorrinco de pico de pato (*Ornithorhynchus anatinus*) es el único semiacuático y vive en arroyos, lagos y lagunas en el este de Australia y Tasmania. Hoy sabemos que los mamíferos marsupiales se originaron en Sudamérica y de allí pasaron a Australia por la Antártida (sin hielo por entonces), alcanzaron incluso África y Europa, aunque con una

¹¹⁰ Boersma, 2008.

¹¹¹ Davis y Renner, 2003.

¹¹² Agustí, 2003.

¹¹³ Chen, Strömberg y Wilson, 2019.

existencia fugaz. La única especie verdaderamente semiacuática dentro de los marsupiales es la zarigüeya acuática sudamericana (*Chironectes minimus*). Por su parte, los mamíferos placentarios se originaron en algún lugar del Viejo Mundo (Asia central) y desde allí se extendieron al Nuevo Mundo, pero nunca llegaron a Australia, con la excepción de los murciélagos. Entre los placentarios se reconocen varias especies semiacuáticas, pero solo los cetáceos y los sirenios son estrictamente acuáticos.^{114, 115}

Los mamíferos placentarios son el grupo dominante y más diverso de los tres linajes que actualmente existen (placentarios, marsupiales y monotremas). *Eomaia* fue un mamífero placentario (eutherio) que se cree que podría estar en el origen de la radiación evolutiva que dio lugar a casi todas las formas de mamíferos continentales.¹¹⁶

Esta aparición, extinción y distribución de grupos tiene un elemento condicionante y no es otro que el clima, cuya progresión desde el inicio del Cretácico nos habla de una tendencia hacia un planeta más seco y notablemente más frío (por supuesto con sus altibajos). Este periodo de recrudescimiento climático comenzó con la formación de un casquete polar en la Antártida que, probablemente, determinó que la concentración de dióxido de carbono fuera menor (otros autores apuntan a la formación de grandes cadenas montañosas y a procesos de tectónica de placas). Sabemos que este gas tiene un importante efecto invernadero y el descenso de su concentración fue la principal causa del descenso de la temperatura. Hay quien opina que, aunque la catástrofe del meteorito de Yucatán no hubiera tenido lugar, el descenso de las temperaturas habría llevado irremediablemente a la extinción de los dinosaurios y a su sustitución por los mamíferos, con su ventajosa termorregulación.

Un hábito recurrente en la evolución de los tetrápodos es el retorno a los ecosistemas acuáticos. En el caso de los anfibios, hemos visto que nunca consiguieron independizarse totalmente del agua. Sin embargo, todos los demás grupos de tetrápodos (reptiles, aves y mamíferos) tienen varios representantes que han regresado a ese medio para una existencia completamente acuática o, al menos, para desarrollar un estilo de vida anfibio o semiacuático. Los mamíferos en particular han retornado al agua en al menos siete ocasiones dando lugar a siete linajes, de los que solo cinco han llegado hasta nuestros días.¹¹⁷

¹¹⁴ Arsuaga, 2019.

¹¹⁵ Veron, Patterson y Reeves, 2007.

¹¹⁶ Ji, Luo, Yuan, Wible, Zhang y Georgi, 2002.

¹¹⁷ Uhen, 2007.

El origen de los mamíferos marinos es relativamente tardío, a principios del Cenozoico (~66 millones de años). Los cetáceos (ballenas, delfines y marsopas) y sirenios (manatíes y dugongos) emergieron durante la época del Eoceno, hace unos 50 millones de años. Los pinnípedos (focas, leones marinos y morsas) aparecen en el Oligoceno (~29-23 millones de años), la nutria marina del Pacífico norte hace unos 7 millones de años, a finales del Mioceno, y los primeros osos polares son de finales del Pleistoceno (hace unos 500 000 años). Algunos de estos linajes han conservado la mayor parte de su forma terrestre mientras pasan mucho tiempo en el agua; sin embargo, otros han cambiado su morfología drásticamente y pasan casi todo, si no todo, su tiempo en el agua.¹¹⁸

Los mamíferos marinos, a pesar de sus orígenes evolutivos independientes, comparten varios rasgos fenotípicos adaptados a ese medio y, por ello, representan un ejemplo de evolución convergente. Muchas de las características acuáticas evolucionaron independientemente en cada uno de estos grupos como soluciones morfológicas a las mismas circunstancias. Los pinnípedos, sirenios y cetáceos comparten una serie de adaptaciones a los desafíos locomotores, térmicos, sensoriales, de comunicación y anaeróbicos de una existencia acuática, incluidas las extremidades adaptadas para nadar, la densidad ósea preparada para controlar la flotabilidad y una gran reserva de oxígeno en relación con el tamaño corporal. Los primeros representantes de estos grupos muestran características morfológicas que indican que ya se alimentaban en el agua, lo que sugiere que la ecología de la alimentación es un factor clave en la evolución de los mamíferos marinos.¹¹⁹

LA EMERGENCIA DE LAS ANGIOSPERMAS

Un suceso que no puede pasarse por alto en este recorrido evolutivo por los organismos terrestres es el que tuvo lugar a finales del Mesozoico, en la época conocida como Cretácico: la radiación de las plantas angiospermas o plantas con flores completas que producen frutos.¹²⁰ Actualmente suponen el 90 % de las plantas terrestres e incluyen unas 250 000 especies (algunos autores mencionan hasta 400 000).¹²¹

¹¹⁸ Berta y Sumich, 1999.

¹¹⁹ Foote, Liu, Thomas, Vinař, Alföldi, Deng... y Gibbs 2015.

¹²⁰ Una flor completa implica la presencia de sépalos, pétalos, estambres y ovario, pudiendo darse tanto reducciones como modificaciones. Además, las semillas se encuentran encerradas en frutos que resultan de la fecundación de la flor.

¹²¹ Bell, Soltis y Soltis, 2010.

El tímido origen de las angiospermas, según estimaciones moleculares, pudo ser en el Jurásico (180-140 millones de años).⁵¹ Se cree que aparecieron cerca del ecuador, en lo que hoy es Sudamérica, África y sudeste de Asia, cuando el clima se estaba volviendo seco y caluroso. A pesar de ese temprano origen, no se diversificarán ampliamente hasta comienzos del Cretácico.¹²² Hasta ese momento las masas forestales seguían gobernadas por las grandes coníferas de tipo secuoyas y otras gimnospermas (plantas con semillas desnudas), cada vez más adaptadas a esos climas calurosos y que se concentraban cerca de lugares húmedos como las líneas de costa, ríos, lagos y zonas pantanosas. La reproducción de las plantas con semillas tiene dos fases: la fecundación por parte de un organismo polinizador y la dispersión de la semilla formada a un lugar favorable para que tenga lugar la germinación. Una ventaja de las angiospermas es que los organismos animales pueden encargarse de los dos procesos. El éxito evolutivo de este grupo de plantas terrestres se debe principalmente a su forma de reproducción, más eficaz que la de las gimnospermas. Esta implica la presencia de unas estructuras anatómicas mucho más avanzadas, que ofrecen, por ejemplo, protección de la oosfera (ovocélula) en el interior del ovario de la flor. Todo esto permitió el desarrollo de una nueva estrategia de colonización terrestre.

Los fósiles más antiguos que se conservan de angiospermas son granos de polen de hace unos 135 millones de años. El desfase respecto a los datos moleculares podría explicarse porque estas primeras plantas con flor vivieron en un ambiente con un bajo potencial de preservación de fósiles. Las primeras angiospermas tenían formas arborescentes, parecidas a las actuales magnolias y otras plantas con flores adaptadas a medios más áridos. Fueron desplazando a las coníferas hasta que finalmente estas últimas quedaron relegadas a las zonas más altas. Una continua y activa interacción de las angiospermas con otros organismos (simbiontes, polinizadores, etc.) ha permitido que estas fueran dominando numerosos medios desde su aparición, desde hábitats acuáticos hasta ambientes extremos, debido a la falta de agua o de luz. Una vez diferenciados los primeros tipos de angiospermas, en tan solo unos 5 millones de años se generaron los linajes que darán lugar al 97 % de las especies. Hace 130 millones de años podemos decir que las plantas con flor estaban bien distribuidas por el ecuador, alcanzando latitudes hasta los 45° norte y sur. Las latitudes elevadas, dada la limitación de luz y temperatura, supusieron un reto que consiguieron

¹²² Wikstrom, Savolainen y Chase, 2001.

superar hace tan solo 100 millones de años, por lo que su diversidad en esas zonas es mucho menor. A pesar de ello, salvo en las regiones polares, estas plantas se volvieron dominantes hace unos 65-75 millones de años y son la base de la vegetación moderna.

Dentro del grupo, es importante destacar a las fanerógamas marinas, como las posidonias o las zoosteras, entre otras. Se trata de plantas con tallo, hojas, flores, frutos y semillas similares a las plantas terrestres, que se han adaptado a la vida submarina y que se conocen con el nombre de praderas o pastos submarinos (*seagrasses* en inglés). Las praderas submarinas, a pesar de la baja diversidad de especies y de sus características fisiológicas únicas, han colonizado con éxito todos los mares someros menos los más polares. Se trata de especies monocotiledóneas, con una baja diversidad taxonómica. Existen unas 60 especies en todo el mundo (en comparación con las aproximadamente 250 000 angiospermas terrestres), que evolucionaron a partir de plantas terrestres que reconquistaron los océanos entre hace 100 y 70 millones de años. Influyen profundamente en los entornos físicos, químicos y biológicos de las aguas costeras actuando como ingenieros o arquitectos ecosistémicos.¹²³ Su existencia resulta imprescindible para el mantenimiento de los ecosistemas marinos costeros de los que depende la vida de miles de especies marinas de plantas y animales. Esto es debido a que son importantes productores primarios, es decir, convierten la luz solar y el dióxido de carbono de manera eficiente en forma orgánica (son lugares de cría y alimentación), oxigenan las aguas a través de la fotosíntesis e igualmente estabilizan y estructuran el lecho marino en el que crecen muchos otros organismos.¹²⁴

ORIGEN DE LOS PRIMATES

Existen diversas hipótesis que tratan de explicar el origen de los primates o, dicho de otro modo, por qué un grupo de mamíferos se convirtió en primates. Una de las más factibles precisamente se relaciona con la radiación de las angiospermas (plantas que producen frutos) y explica que las adaptaciones originales de los primates son para el consumo de frutas que crecen en los extremos terminales. Los primates no son los únicos organismos adaptados al consumo de los frutos: también los insectos, que pasarán a estar disponibles como alimentos para los primates.¹²⁵

¹²³ Orth, Carruthers, Dennison, Duarte, Fourqurean, Heck... y Williams, 2006.

¹²⁴ Larkum, Orth, y Duarte (eds.), 2006.

¹²⁵ Sussman, Rasmussen y Raven, 2012.

Muy poco después de la desaparición de los dinosaurios no aviares, a finales del Mesozoico, comenzaron a aparecer unos mamíferos que tenían características similares a las de los primates: son los plesiadapiformes, a menudo denominados *primates arcaicos*. Como muchos de los actuales primates, los plesiadapiformes eran pequeños animales arbóreos que generalmente comían frutas, insectos y, ocasionalmente, hojas.¹²⁶ Este suborden fósil (no existen representantes actuales) se diversifica durante el Paleoceno (66-56 millones de años) y se extiende por todo el hemisferio norte, que, en aquel momento, formaba una única masa continental que favorecía el intercambio de la fauna (principalmente América del Norte y Eurasia). Tiene bastante éxito durante diez millones de años (algunos de sus representantes persistieron hasta hace 37 millones de años), dando lugar a más de una decena de familias y varias especies. Seguramente la radiación de los plesiadapiformes se vio favorecida por las condiciones climáticas, que en aquella época se asemejan a un clima tropical y subtropical que se extendía hasta las regiones polares, hasta 60° N (húmedo y cálido). Apenas había variaciones estacionales y en concreto en Norteamérica, de donde proceden los restos más antiguos, había selvas tupidas y pantanosas con árboles deciduos y coníferas.¹²⁷ A pesar de su enorme éxito, los plesiadapiformes desaparecen a lo largo de la siguiente época, muy probablemente porque no son capaces de competir con los verdaderos primates y los roedores que se diversifican a partir de entonces en el hemisferio norte.

En el Eoceno (56-34), el clima se fue haciendo progresivamente más cálido y húmedo. La vegetación tropical se extendió por el planeta y la jungla llegó a los polos.¹²⁸ Al comienzo de esta época aparecen muchos de los actuales órdenes de mamíferos, entre ellos los verdaderos primates, que surgieron abruptamente en América del Norte, Europa y Asia en asociación con ese evento de rápido calentamiento global. Hasta mediados del Eoceno, el Atlántico norte aún no había separado completamente los dos continentes y los mamíferos se movían libres entre América y Eurasia. Los euprimates ya presentan las características propias de los verdaderos primates, como son un anillo óseo que rodea completamente la órbita, ojos frontalizados, uñas en lugar de garras, un cerebro relativamente grande, etc. Se dividen en dos grupos: los adápidos y los omomíidos, siendo estos los predecesores directos de los demás primates. Las relaciones

¹²⁶ Silcox, Bloch, Boyer, Chester, y López-Torres, 2017.

¹²⁷ Zachos, Pagani, Sloan, Thomas y Billups, 2001.

¹²⁸ Wilf, 2000.

con los actuales prosimios (lémures, lorísidos y tarseros) parecen bastante claras, pero las afinidades con los antropoideos son inciertas.¹²⁹

Al entrar en el Oligoceno (34–23 millones de años) el mundo se encontraba en pleno proceso de enfriamiento y de intensificación de la estacionalidad. El cambio más significativo de los ecosistemas del Oligoceno es la expansión global de los pastizales y una regresión de los bosques tropicales a la franja ecuatorial.⁵⁸ El registro fósil de primates es sorprendentemente diferente a otras épocas. Los primates anteriores (plesiadapiformes, adápidos y omomíidos) desaparecen de Europa y se hacen raros en Norteamérica. Debido al clima, tan poco amable, apenas hay fósiles que procedan del hemisferio norte y el protagonismo corresponde al continente africano. El yacimiento de El Fayum en Egipto es un testigo de la diversificación de los antropoideos (al que pertenecemos los humanos) y encontramos primates que representan a los antepasados comunes de los primates del Nuevo Mundo (platirrininos) y del Viejo Mundo (catarrinos) y otros más avanzados que ya son catarrinos, grupo que incluye a los monos del Viejo Mundo (cecopitecoideos) y a los simios antropomorfos (hominoideos), incluidos nosotros los humanos.^{59, 130}

Los primates platirrininos o monos del Nuevo Mundo son mamíferos inmigrantes cuyo registro fósil proviene de sedimentos del Terciario y del Cuaternario de América del Sur y de las caribeñas Antillas Mayores.¹³¹ Este es un momento en el que el agua resulta esencial para explicar y entender la llegada de los primates a Sudamérica, donde juegan un papel fundamental en la preservación de la biodiversidad tropical, gracias a su contribución a la regeneración de los bosques y al mantenimiento de la salud de los ecosistemas.¹³²

Hacia finales del Oligoceno los primates (platirrininos) se establecieron en Sudamérica. Los análisis genéticos muestran que, junto con los catarrinos, forman un grupo monofilético (aparece una única vez en un único lugar) o, dicho de otra manera, comparten un antepasado común, africano.¹³³ El cómo llegaron a Sudamérica estos primates ha dado lugar a diversas hipótesis: puentes de tierra, salto entre isla volcánicas (*island hopping*) o navegación fortuita en islas flotantes. Parece que el modelo de una dispersión transatlántica en balsas naturales es la alternativa más plausible. Sería, además, compatible con la dirección oeste tanto

¹²⁹ Fleagle, 1999.

¹³⁰ Seiffert, 2007.

¹³¹ Tejedor, 2013.

¹³² Estrada, Garber, Rylands, Roos, Fernandez-Duque, Di Fiore... y Li, 2017.

¹³³ Poux, Chevret, Huchon, de Jong y Douzery, 2006.

de las paleocorrientes oceánicas como de los vientos imperantes, que habrían favorecido el rápido desplazamiento desde África al continente americano. Al mismo tiempo, esta migración habría sido facilitada por la existencia de islas de tamaño considerable en el Atlántico sur y hoy sumergidas.^{134, 135}

En el Mioceno (23-5 millones de años) tuvieron lugar importantes sucesos geofísicos que afectaron al clima y a la biogeografía de los mamíferos del Viejo Mundo. Así, por ejemplo, se abrió el estrecho de Drake (separación definitiva de América del sur y la Antártida) y las fuertes presiones tectónicas dieron lugar al levantamiento de varias de las grandes cadenas montañosas de hoy. Estos y otros acontecimientos cambiaron definitivamente las pautas existentes de circulación, tanto atmosférica como oceánica. Consecuencia de ello fueron los cambios en la pluviosidad mundial y en la vegetación.

Justo antes del límite Oligoceno-Mioceno (23 millones de años), la placa africana y la euroasiática colisionaron. El continente africano, que anteriormente estaba aislado, entró geológicamente en contacto con Eurasia, permitiendo el intercambio de faunas entre ambos continentes.¹³⁶ El Oligoceno tardío se caracterizó en África por la presencia de linajes de mamíferos que habían evolucionado en aislamiento. Después de la unión de África y Eurasia, muchos de esos taxones desaparecieron y las faunas del Mioceno temprano quedaron dominadas por inmigrantes llegados del norte de Eurasia.

El lago Turkana, situado en África Oriental, con sus más de 6400 km² en la actualidad, fue un lugar esencial para la vida de muchas especies en aquella época. Se trata de uno de los lagos de entornos desérticos más grandes del mundo. En el Mioceno, el lugar era más húmedo; el lago, más extenso y profundo; y las praderas y los árboles tapizaban el actual desierto. Se han recuperado fósiles de diferentes épocas que, por ejemplo, representan el momento de la radiación evolutiva de los primeros simios (hominoideos).¹³⁷ Estos primates aprovecharían la autopista terrestre que se abrió entre Eurasia y África para salir del continente y dispersarse por un nuevo lugar, rico en hábitats y sin competidores (diversificación del grupo). En el lago también se atestiguan los reemplazos de fauna que tuvieron lugar cuando los mamíferos euroasiáticos entraron en África para refugiarse de los fríos del norte.¹³⁸

¹³⁴ Oliveira, Molina y Marroig, 2009.

¹³⁵ De Queiroz, 2014.

¹³⁶ Potter y Szatmari, 2009.

¹³⁷ Leakey, Grossman, Gutiérrez, y Fleagle, 2011.

¹³⁸ Begun, 2015.

REFERENCIAS

- AGUSTÍ, Jordi: *El ajedrez de la vida. Una reflexión sobre la idea de progreso en la evolución*, Barcelona: Crítica, 2003.
- ARCHIBALD, John M.: «Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution», *Current Biology*, 25, 19, (2015), R911-R921.
- ARSUAGA, Juan L.: *Vida, la gran historia: un viaje por el laberinto de la evolución*, Barcelona: Planeta. 2019.
- BEGUN, David R.: *The real planet of the apes: a new story of human origins*, Princeton: Princeton University Press. 2015.
- BELL, Charles D., SOLTIS, Douglas E. y SOLTIS, Pamela S.: «The age and diversification of the angiosperms re-revisited», *American Journal of Botany*, 97, 8, (2010) 1296-1303.
- BERTA, Annalisa, SUMICH, James L. y KOVACS, Kit M.: *Marine mammals: evolutionary biology* (2nd ed.), San Francisco: Academic Press, 1999.
- BISWAS Chhaya y JOHRI Brij Mohan: *The gymnosperms*, Berlin: Springer-Verlag. 1997.
- BOERSMA, P. Dee: «Penguins as Marine Sentinels», *BioScience*, 58(7), (2008), 597-607.
- BRUSATTE, Stephen L., NESBITT, Sterling J., IRMIS, Randall B., BUTLER, Richard J., BENTON, Michael J., y NORELL, Mark A.: «The origin and early radiation of dinosaurs», *Earth-Science Reviews*, 101, 1-2, (2010), 68-100.
- BRUSATTE, Stephen L., O'CONNOR, Jingmai K. y JARVIS, Erich D.: «The Origin and Diversification of Birds», *Current Biology*, 25, 19, (2015), R888-R898.
- BURKI, Fabien, ROGER, Andrew J., BROWN, Matthew W. y SIMPSON, Alastair G.: «The new tree of eukaryotes», *Trends in ecology and evolution*, 35, 1, (2020), 43-55.
- BUTTERFIELD, N. J.: «Early evolution of the Eukaryota», *Palaeontology*, 58, 1, (2015) 5-17.
- CARR, Martin, y BALDAUF, Sandra L.: «The Protistan Origins of Animals and Fungi», Pöggeler, S. y J. Wöstemeyer (eds.): *Evolution of Fungi and Fungal-Like Organisms*: Heidelberg: Springer, 2011, 3-23.
- COWEN, Richard: *History of life*. 5.^a ed: Malden: Wiley-Blackwell. 2013.
- CHEN, Meng, STRÖMBERG, Caroline A. E., y WILSON, Gregory P.: «Assembly of modern mammal community structure driven by Late Cretaceous dental evolution, rise of flowering plants, and dinosaur demise», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 20, (2019), 9931-9940.

CHEN, Zhong-Qiang y BENTON, Michael J.: «The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction», *Nature Geoscience*, 5, 6, (2012), 375-383.

CHENG, Shifeng, XIAN, Wenfei, FU, Yuan, MARIN, Birger, KELLER, Jean, WU, Tian... MELKONIAN, Michael: «Genomes of Subaerial Zygnematophyceae Provide Insights into Land Plant Evolution», *Cell*, 179, 5, (2019), 1057-1067. e14.

DAVIS, Lloyd S. y RENNER, Martin: *Penguins*, New Haven (CT): Yale University Press. 2003.

DE QUEIROZ, Alan: *The Monkey's Voyage: How Improbable Journeys Shaped the History of Life*, New York: Basic Books, 2014.

DECOMBEIX, Anne-Laure, MEYER-BERTHAUD, Brigitte y GALTIER, Jean: «Transitional changes in arborescent lignophytes at the Devonian-Carboniferous boundary», *Journal of the Geological Society*, 168, 2, (2011), 547-557.

DELAUX, Pierre-Marc, RADHAKRISHNAN, Guru V., JAYARAMAN, Dhileepkumar, CHEEMA, Jitender, MALBREIL, Mathilde, VOLKENING, Jeremy D... y ANÉ, Jean-Michel M.: «Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 43, (2015), 13390-13395.

DELWICHE, Charles F y COOPER, Endymion D.: «The Evolutionary Origin of a Terrestrial Flora», *Current Biology*, 25, 19, (2015), R899-R910.

DERELLE, Romain, TORRUELLA, Guifre, KLIMEŠ, Vladimir, BRINKMANN, Henner, KIM, Eunsoo, VLČEK, Āestmír, LANG, Franz y ELIÁŠ, Marek: «Bacterial proteins pinpoint a single eukaryotic root», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 7, (2015), E693-E699.

DODD, Mathew S., PAPINEAU, Dominic, GRENNE, Tor, SLACK, John E., RITTNER, Martin, PIRAJNO, Franco, O'NEIL, Jonathan y LITTLE, Crispin T. S.: «Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates», *Nature*, 543, (2017), 60-64.

EME, Laura, SPANG, Anja, LOMBARD, Jonathan, STAIRS, Courtney W. y ETTEMA, Thijs J. G.: «Archaea and the origin of eukaryotes», *Nature Reviews Microbiology*, 15, 12, (2017) 711.

ERICSON, Per G. P. (2012). «Aves», VARGAS, P. y ZARDOYA, R. (eds.): *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*, Madrid: Impulso Global Solutions, 2012, 435-443.

ESTRADA, Alejandro, GARBER, Paul A., RYLANDS, Anthony B., ROOS, Christian, FERNÁNDEZ-DUQUE, Eduardo, DI FIORE, Anthony... y LI, Baoguo:

«Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter», *Science advances*, 3, 1, (2017), e1600946.

FLEAGLE, John G.: *Primate adaptation and evolution*, New York: Academic Press, 1999.

FOOTE, Andrew D., LIU, Yue, THOMAS, Gregg W. C., VINAŘ, Tomáš, ALFÖLDI, Jessica, DENG, Jixin... y GIBBS, Richard A.: «Convergent evolution of the genomes of marine mammals», *Nature Genetics*, 47, 3, (2015), 272-275.

FORTEY, Richard: *Life: an unauthorised biography. A natural history of the first 4,000,000,000 years of life on Earth*, London: HarperCollins, 1997.

FREDERICK, Peter C.: «Wading birds in the marine environment», Schreiber, E. A. y Burger, J. A., (eds.): *Biology of marine birds*. Hoboken: CRC Press, 2001, 617-656.

GARCÍA MORENO, Olga: «El planeta azul», O. GARCÍA-MORENO y A. MENÉNDEZ VISO (eds.), *La Gran Historia del agua*, Oviedo: Ediciones de la Universidad de Oviedo, 2022.

GERRIENNE, Philippe, GENSEL, Patricia G., STRULLU-DERRIEN, Christine, LARDEUX, Hubert, STEEMANS, Philippe y PRESTIANNI, Cyrille: «A simple type of wood in two Early Devonian plants», *Science*, 333, 6044, (2011), 837-837.

GILL, Frank, DONSKER, David y RASMUSSEN, Pam (Eds.). *IOC World Bird List* (v12.1). 2022.

GOULD, Stephen J.: *El libro de la vida*, Barcelona: Drakontos-Crítica, 1993.

GRAHAM, Linda E. y GRAY, Jane: «The origin, morphology and ecophysiology of early embryophytes: neontological and paleontological perspectives», Gensel & D. Edwards (eds.): *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*, New York: Columbia University Press, 2001, 140-158.

GUTARRA, Susana, MOON, Benjamin C., RAHMAN, Imran A., PALMER, Colin, LAUTENSCHLAGER, Stephan, BRIMACOMBE, Alison J., y BENTON, Michael J.: «Effects of body plan evolution on the hydrodynamic drag and energy requirements of swimming in ichthyosaurs», *Proceedings of the Royal Society B*, 286, 1898, (2019), 20182786.

HACKETT, Shannon J., KIMBALL, Rebecca T., REDDY, Sushma, BOWIE, Rauri C., BRAUN, Edward L., BRAUN, Michael J... y YURI, Tamaki: «A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history», *Science*, 320, 5884, (2008), 1763-1768.

HALLAM, Anthony y WIGNALL, Paul B.: «Mass extinctions and sea-level changes», *Earth-Sci. Rev.*, 48, 4, (1999), 217-250.

HEARING, Thomas W., HARVEY, Thomas H. P., WILLIAMS, Mark, LENG, Melanie J., LAMB, Angela L., WILBY, Philip. R., GABBOTT, Sarah E., POHL, Alexandre y DONNADIEU, Yannick: «An early Cambrian greenhouse climate», *Science Advances*, 4, 5, (2018), eaar5690.

HICKMAN Cleveland P., ROBERTS, Larry S. y LARSON, Allan: *Principios integrales de zoología* (13.^a ed.), Madrid: Mac Graw-Hill/Interamericana. 2006.

HICKMAN, Cleveland P., ROBERTS, Larry S. y LARSON, Allan: *Integrated Principles of Zoology*: New York: McGrawHill, 2018.

HINCHLIFF, Cody E., SMITH, Stephen A., ALLMAN, James F., BURLEIGH, J. Gordon, CHAUDHARY, Ruchi, COGHILL, Lyndon M... y CRANSTON, Karen A.: «Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 41, (2015), 12764-12769.

JAMES, Timothy Y., KAUFF, Frank, SCHOCH, Conrad L., MATHENY, P. Brandon, HOFSTETTER, Valérie, COX, Cymon J... y VILGALYS, Rytas: «Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny», *Nature*, 443, 7113, (2006), 818-822.

JAVAUX, Emmanuelle J.: «Challenges in evidencing the earliest traces of life», *Nature*, 572, (2019), 451-460.

Ji, Qiang, LUO, Zhe-Xi, YUAN, Chong-Xi, WIBLE, Jhon R., ZHANG, Jian-Ping y GEORGI, Justin A.: «The earliest known eutherian mammal». *Nature*, 416, 6883, (2002), 816-822.

JURIKOVA, Hana, GUTJAHR, Marcus, WALLMANN, Klaus, FLÖGEL, Sascha, LIEBETRAU, Volker, POSENATO, Renato... y EISENHAUER, Anton: «Permian-Triassic mass extinction pulses driven by major marine carbon cycle perturbations», *Nature Geoscience*, 13, 11, (2020), 745-750.

KEELING, Patrick J.: «The number, speed, and impact of plastid endosymbioses in eukaryotic evolution». *Annual review of plant biology*, 64, (2013), 583-607.

KEMP, Tom S.: «The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis», *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 4, (2006), 1231-1247.

KEMP, Tom S.: *The Origin and Evolution of Mammals*, Oxford: Oxford Univ. Press. 2005.

LABANDEIRA, Conrad: «The origin of herbivory on land initial patterns of plant tissue consumption by arthropods», *Insect Sci.*, 14, (2007), 259-275.

LARKUM, Anthony W. D., ORTH, Robert J. y DUARTE Carlos: *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*, Dordrecht: Springer, 2006.

LEAKEY, Meave, GROSSMAN, Ari, GUTIÉRREZ, Mercedes, y FLEAGLE, John G.: «Faunal Change in the Turkana Basin during the Late Oligocene and Miocene», *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20, 6, (2011), 238-253.

LEVIN, Harold L. y KING David T. Jr.: *The Earth Through Time* (8th Ed): Hoboken, NJ: John Wiley & Sons Inc., 2016.

MARGULIS, Lynn y SAGAN, Dorion: *Microcosmos. Four billion years of microbial evolution*, California: University of California Press, 1986.

MARTIN, Francis M., UROZ, Stéphane, y BARKER, David G.: «Ancestral alliances: plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria», *Science*, 356, 6340, (2017), ead4501.

MARTÍNEZ, Ignacio y ARSUAGA, Juan L. (2002). *Amalur. Del átomo a la mente*, Madrid: Ediciones Temas de Hoy, 2002.

MASSA, Renato: *El origen de la vida: La evolución de las especies*, Madrid: Susaeta ediciones, 2011.

MCGHEE, George R.: «Testing Late Devonian extinction hypotheses». OVER, J., MORROW, J. y WIGNALL, P. B. (eds.): *Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events Towards an Integrated Approach. Developments. Developments in Paleontology & Stratigraphy*, Amsterdam: Elsevier Science, 20, 37-50, 2005.

MCGHEE, George R.: «The Late Devonian extinction event: evidence for abrupt ecosystem collapse», *Paleobiology*, 14, 03, (1988), 250-257.

MORRIS, Jennifer L., PUTTICK, Mark N., CLARK, James W., EDWARDS, Dianne, KENRICK, Paul, PRESSEL, Silvia... y DONOGHUE, Philip C. J.: «The timescale of early land plant evolution» *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 10, (2018), E2274-E2283.

MOSS, Brian: *Ecology of freshwaters. A view for the Twenty-first Century*. 4th ed., Chichester: Wiley-Blackwell. 2010.

NELSEN, Mathew P., LÜCKING, Robert, BOYCE, C. Kevin., LUMBSCH, H. Thorsten., y REE, Richard. H.: «No support for the emergence of lichens prior to the evolution of vascular plants», *Geobiology*, 18, 1, (2020), 3-13.

NESBITT, Sterling J., TURNER, Alan H., SPAULDING, Michael, CONRAD, Jack L. y NORELL, Mark A.: «The theropod furcula», *J Morphol.* 270, (2009), 856-879.

NIELSEN, Claus: «Six major steps in animal evolution: are we derived sponge larvae». *Evolution & Development* 10, (2008), 241-257.

OLIVEIRA, Felipe B. D., MOLINA, Eder C. y MARROIG, Gabriel: «Paleogeography of the South Atlantic: a route for primates and rodents into the New World?», GABER, P.A., ESTRADA, A., BICCA-MARQUES, J. C., HEYMANN,

E.W. y STRIER, K. B. (eds.) *South American primates. Comparative Perspectives in the study of Behavior, Ecology, and conservation*: New York: Springer, 2009, 55-68.

ORTH, Robert J., CARRUTHERS, Tim J. B., DENNISON, William C., DUARTE, Carlos M., FOURQUREAN, James W., HECK, Kenneth L... y WILLIAMS, Susan L.: «A Global Crisis for Seagrass Ecosystems», *BioScience*, 56, 12, (2006), 987-996.

PEARCE, Ben K. D., PUDRITZ, Ralph E., SEMENOV, Dmitry A., y HENNING, Thomas K.: «Origin of the RNA world: The fate of nucleobases in warm little ponds», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 43, (2017), 11327-11332.

POTTER, Paul E., y SZATMARI, Peter: «Global Miocene tectonics and the modern world», *Earth-Science Reviews*, 96, 4, (2009), 279-295.

POUX, Celine, CHEVRET, Pascale, HUCHON, Dorothée, DE JONG, Wilfried W. y DOUZERY, Emmanuel J. P.: «Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America», *Syst. Biol.* 55, (2006), 228-244.

PRESNELL, Jason S., VANDEPAS, Lauren E., WARREN, Kaitlyn J., SWALLA, Billie J., AMEMIYA, Chris T. y BROWNE, William E.: «The presence of a functionally tripartite Through-Gut in ctenophora has implications for metazoan character trait evolution», *Current Biology* 26, (2016), 2814-2820

RAUHUT, Oliver W., FOTH, Christian: «The Origin of Birds: Current Consensus, Controversy, and the Occurrence of Feathers». Foth, C., Rauhut, O.W.M. (eds.): *The Evolution of Feathers*: Cham: Springer, 2020, 27-45.

RUBIDGE, Bruce S. y SIDOR, Christian A.: «Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids», *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 32, (2001), 449-480.

RUGGIERO, Michael A., GORDON, Dennis P., ORRELL, Thomas M., BAILLY, Nicolas, BOURGOIN, Thierry, BRUSCA, Richard C. CAVALIER-SMITH, Thomas, GUIRY, Michael D. y KIRK, Paul M.: «A higher-level classification of all living organisms», *PLoS One*, 10, 4, (2015), e0119248.

SAN MAURO, Diego: «Anfibios», Vargas, P. y Zardoya, R. (eds.): *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*, Madrid: Impulso Global Solutions, 2012. 400-407

SCHOCH, Rainer R.: *Amphibian Evolution. The Life of Early Land Vertebrates*, Wiley-Blackwell. 2014.

SEIFFERT, Erik R.: «Evolution and Extinction of Afro-Arabian Primates Near the Eocene-Oligocene Boundary», *Folia Primatologica*, 78, 5-6, (2007), 314-327.

SILCOX, Mary T., BLOCH, Jonathan I., BOYER, Doug M., CHESTER, Stephen G. B., y LÓPEZ-TORRES, Sergi: «The evolutionary radiation of plesiadapiforms», *Evolutionary Anthropology: Issues, News, & Reviews*, 26, 2, (2017), 74-94.

SITTE, Peter, WEILER, Elmar W., KADEREIT, Joachim W., BRESINSKY, Andreas y KRÖRNER, Christian: *Strasburger – Lehrbuch der Botanik für Hochschulen* (35 ed.), Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag. 2002.

SUSSMAN, Robert W., RASMUSSEN, D. Tab, y RAVEN, Peter H.: «Rethinking Primate Origins Again», *American Journal of Primatology*, 75, 2, (2012), 95-106.

TANG, Qing, PANG, Ke, YUAN, Xunlai y XIAO, Shuhai: «A one-billion-year-old multicellular chlorophyte», *Nature ecology and evolution*, 4, 4, (2020), 543-549.

TEJEDOR, Marcelo F.: «Sistemática, evolución y paleobiogeografía de los primates Platyrrhini», *Rev. Mus. La Plata Sec. Zool.* 20, (2013), 20-39.

TRIPATHI, S. K. M. (2011). «The systematics and evolutionary perspectives of fossil fungi», Misra, J. P. Tewari y S.K. Deshmukh (eds.): *Systematics and evolution of Fungi*, Boca Raton: CRC Press, 2011, 15-27.

UHEN, M. D.: «Evolution of marine mammals: Back to the sea after 300 million years. The Anatomical Record», *Advances in Integrative Anatomy & Evolutionary Biology*, 290, 6, (2007), 514-522.

VARGAS, Pablo: «Mamíferos», VARGAS, P. y ZARDOYA, R. (eds.): *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*, Madrid: Impulso Global Solutions, 2012. 409-423.

VERON, Geraldine, PATTERSON, Bruce D. y REEVES, Randall: «Global diversity of mammals (Mammalia) in freshwater», *Hydrobiologia*, 595, 1, 2007, 607-617.

VIERLING, Kerri T. y SULLIVAN, Mažeika S. P.: «Ecosystem and Landscape Management and Planning», Morrison M. L., Rodewald A. D., Voelker G., Colón M. R., Prather J. F. (eds.): *Ornithology: Foundation Analysis and Application*: Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2018, 853-881.

WANG, Xiao-Quan, y RAN, Jin-Hua: «Evolution and biogeography of gymnosperms», *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 75, (2014), 24-40.

WHELAN, Nathan V., KOCOT, Kevin M., MOROZ, Tatiana P, MUKHERJEE, Krishanu, WILLIAMS, Peter, PAULAY, Gustav, MOROZ, Leonid L. y HALANYCH, Kenneth M.: «Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals», *Nature Ecology and Evolution* 1, (2017), 1737-1746.

WIKSTROM, Niklas, SAVOLAINEN, Vincent y CHASE, Mark W.: «Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 1482, (2001), 2211-2220.

WILF, Peter: «Late Paleocene-early Eocene climate changes in southwestern Wyoming: Paleobotanical analysis», *Geological Society of America Bulletin*, 112, 2, (2000), 292-307.

ZACHOS, James, PAGANI, Mark, SLOAN, Lisa, THOMAS, Ellen y BILLUPS, Kathrina: «Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present». *Science*, 292, 5517, (2001), 686-693.

ZARDOYA, Rafael: «Sarcopterigios», VARGAS, P. y ZARDOYA, R. (eds.): *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*, Madrid: Impulso Global Solutions, 2012. 393-399

ZAREMBA-NIEDZWIEDZKA, Katarzyna, CACERES, Eva F., SAW, Jimmy H., BÄCKSTRÖM, Disa, JUZOKAITE, Lina, VANCAESTER, Emmelien... y ETTEMA, Thijs J. G.: «Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity», *Nature*, 541, (2017), 353-358.

ZELENITSKY, Darla K., THERRIEN, François, ERICKSON, Gregory M., DEBUHR, Christopher L., KOBAYASHI, Yoshitsugu, EBERTH, David A., y HADFIELD, Frank: «Feathered Non-Avian Dinosaurs from North America Provide Insight into Wing Origins», *Science*, 338, 6106, (2012), 510-514.