

RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE ALGAS Y PLANTAS VASCULARES

J. M. SÁNCHEZ ROBLES & L. TORRES MUROS

jmsanchezrobles@hotmail.com, luciatorres_muros@hotmail.com

Alumnos Séneca (2006-2007).

Universidade de Vigo. Profesor: Marisa Castro Cerceda

Resumen: Las Embriófitas son un grupo monofilético representado por todas las plantas del medio terrestre, y algunas del medio acuático, cuyo ancestro parece encontrarse entre las carofíceas, un grupo de algas verdes. La historia inicial de las Embriófitas implica una divergencia evolutiva muy temprana y una subsiguiente evolución paralela entre los dos subgrupos diferenciados, briófitas y traqueófitas.

Palabras clave: Filogenia, Arquegonio, Carofíceas, Chlorophyta, Embriófitas, Esporofito.

Resumo: As Embriófitas son un grupo monofilético representado por todas as plantas do medio terrestre, e algunhas do medio acuático, cuxo devanceiro parece atoparse entre as carofíceas, un grupo de algas verdes. A historia inicial das Embriófitas implica unha diverxencia evolutiva moi temperá e unha subseguinte evolución paralela entre os dous subgrupos diferenciados, briófitas e traqueófitas.

Palabras clave: Filoxenia, Arquegonio, Carofíceas, Chlorophyta, Embriófitas, Esporofito.

INTRODUCCIÓN

Dos hechos fundamentales iniciaron la cadena de eventos que condujo a que las plantas de tierra firme prosperaran. El primer hecho fue su colonización por descendientes de plantas acuáticas, algas carófitas. Este hecho abrió las puertas de un nuevo mundo, donde la luz del sol no estaba atenuada por el paso a través del agua y donde el dióxido de carbono era abundante. El segundo hecho fue un cambio crucial en el ciclo vital de las plantas: la alternancia de generaciones esporofítica y gametofítica.

ORIGEN DE LA PRIMERA CÉLULA VEGETAL Y EVOLUCIÓN DE LAS ALGAS EUCARIOTAS

Las formas autotróficas procariotas ya se encontraban entre los primeros microorganismos existentes. Fue mediante una endosimbiosis primaria como se originó la primera célula eucariota. Hay una gran variedad de eucariotas heterótrofos unicelulares con mitocondrias. La fusión única de una de estas líneas de desarrollo con una bacteria fotoautótrofa (cianobacteria) en el transcurso de una segunda endosimbiosis primaria provocó la aparición de la primera célula vegetal al convertirse los endocitobiontes en plastidios (Fig. 1). De estas primeras células vegetales proceden todos los organismos vegetales (Strasburger 2002).

Estudios moleculares más recientes han venido a demostrar que la división Prochlorophyta es un grupo artificial y heterogéneo, en el que cada representante se ha originado independientemente a partir de diferentes grupos de Cianobacterias (Judd et al., 2002) y que la clorofila b se adquiere

paralelamente en clorobacterias y clorófitas. Las algas eucarióticas son por tanto un grupo

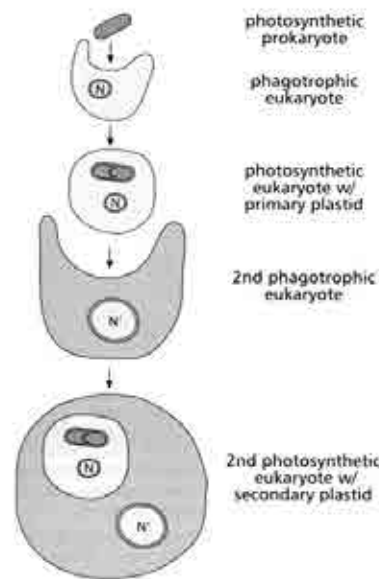


Fig. 1. Teoría de la Endosimbiosis

polifilético muy heterogéneo

El número de membranas juega un papel esencial a la hora de comprender el origen de la diversidad de los plastos. Los plastos de glaucófitas, clorófitas y rodófitas tienen dos membranas, los de euglenófitas y dinoflagelados tienen tres, los de criptófitas, cloraracniófitas, heterocontófitas y haptófitas tienen cuatro membranas. La variación en los plastos algales puede reflejar soluciones divergentes al problema de las membranas adquiridas por fagocitosis. La endosimbiosis primaria estaría relacionada con el origen de grupos como los glaucófitas.

Por otra parte resulta interesante estudiar los diferentes niveles de organización. En general, se ha llegado a admitir que las formas unicelulares son ancestrales en casi todos los grupos, lo que ha sido apoyado por estudios de secuenciación de rRNA. En el nivel de flagelados unicelulares hay interesantes variaciones internas, pero resulta difícil establecer tendencias evolutivas

En el paso de flagelados unicelulares a colonias pluricelulares con división de funciones, el caso mejor conocido es el de la línea volvocina (clorófitas), donde *Volvox* alcanza el punto culminante. En este género se alcanza la diferenciación de un polo anterior y otro posterior en la esfera. En el denominado nivel de organización de tricales, las células permanecen unidas después de la división mediante paredes celulares comunes y plasmodesmos. La tendencia evolutiva podría ser definida primero sobre el desarrollo de filamentos celulares y, después, en la aparición de estructuras laminares. La tendencia al desarrollo de talos complejos desde filamentos sencillos podría producirse a través de la aparición de los talos heterótricos. Es el caso de *Coleochaete*. Los procesos de diversificación habrían ido acompañados de una progresión hacia la organización colonial, cenobial y filamentosa a lo largo de varias líneas paralelas.

Si las primeras formas fueron, de hecho, flageladas, la evolución de una forma sedentaria desde una móvil traería como consecuencia un excedente de energía que podría ser utilizado para el crecimiento y la reproducción. Esta mayor capacidad reproductora proporcionaría la opción para establecer una línea evolutiva de organismos sedentarios. En la pérdida del movimiento libre, los estadios inmóviles comienzan como parte de un ciclo adaptativo para enfrentarse a condiciones pasajeras de desecación del biotopo. En el Orden *Chlorococcales* (clorófitas) se encuentran células que son inmóviles, permanentemente o durante la mayor parte de su progreso. En formas que viven en aguas dinámicas, la reproducción isógama parece ser una estrategia

extraordinariamente derrochadora y se comprenden las ventajas de que uno de los gametos permanezca relativamente quieto, especialmente si segrega feromonas quimiotácticas que causan la aproximación de los gametos móviles. Más aún, un cigoto que comienza su vida con una reserva copiosa tiene una mayor probabilidad de supervivencia. El incremento de tamaño, sin embargo, limita la movilidad, por lo tanto, también es una ventaja el que el gameto masculino permanezca pequeño y móvil mientras el femenino pierda su motilidad y se especialice en el almacenamiento de sustancia de reserva. Así la isogamia abre paso a la oogamia. Un cigoto inmóvil puede, por otro lado, resultar desventajoso si se posiciona de una forma desfavorable para la planta. Esto es compensado por algas, como *Coleochaete*, donde el cigoto germina mientras está todavía embutido dentro del gametófito, avanzando en cierto modo una característica de las arquegoniadas (Fig. 2)

De esta manera podemos decir que se

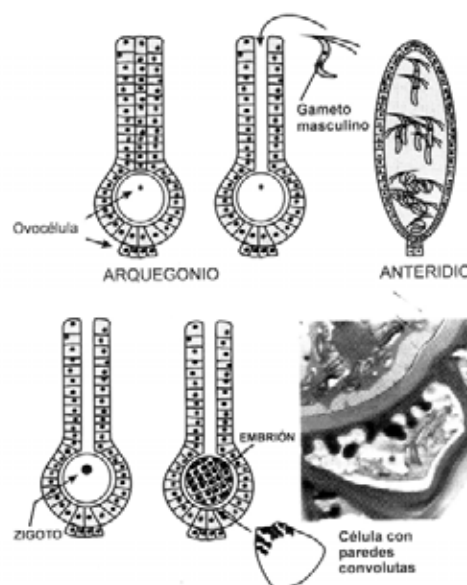


Fig. 2. Arquegonio.

pueden trazar tendencias evolutivas en algas desde los organismos más simples y

fototróficos con organización unicelular hasta la organización parenquimática, desde la Isogamia hasta la Oogamia y desde los ciclos más simples a los más elaborados. En su límite superior, la complejidad estructural y reproductora de un alga se aproxima a la de una planta terrestre. Considerando solamente el nivel de organización, la transición desde un alga compleja como *Laminaria* hasta una arquegoniada o incluso una angiosperma terrestre resulta bastante pequeña si se compara con la evolución interna que han experimentado las algas desde un unicelular flagelado.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS TERRESTRES: COLONIZACIÓN DEL MEDIO TERRESTRE

Planta terrestre es aquel organismo eucariota fotosintético que puede sobrevivir y reproducirse sexualmente sobre la tierra. En sentido estricto son Embriófitas y son un grupo monofilético. Se agrupan en Embriófitas no vasculares (Briófitas): musgos, hepáticas y anterozotas, y en Plantas Vasculares (Traqueófitos): helechos, equisetos, licopodios, gimnospermas y angiospermas. Todos los grupos de Embriófitas modernos comparten dos características esenciales del ciclo vital: una alternancia diplo-haplonte multicelular y la retención del cigoto y de su embrión dentro de una estructura llamada arquegonio (Carrión, 2003). Así la generación gametofítica de cada embriófito retiene sus embriones dentro de los arquegonios. Esta estructura aunque superficialmente tiene una apariencia simple, es un producto reproductor muy sofisticado. En el existen unas células del vientre que son fisiológicamente activas y transportan

azúcares desde el gametofito al cigoto o embrión, las células de transferencia tienen paredes muy ramificadas que incrementan enormemente la superficie a través de la cual pasan los nutrientes y las células estériles del arquegonio funcionan de modo análogo a las células placentarias de los mamíferos (Fig. 2).

La vida al aire libre, no en el agua, implicó la evolución de los tejidos vasculares, los cuales proporcionan conductos de escasa resistencia al flujo de nutrientes y agua. El salto evolutivo que aquí vamos a tratar es aquel que se enfrenta a la resistencia y tolerancia a la desecación, esto implica el recubrimiento de las superficies externas con una cubierta impermeable, la cutícula. Pero desgraciadamente la cutícula no es solo impermeable al agua sino también al oxígeno y al dióxido de carbono. Las plantas han solucionado este problema por medio de los estomas y las células guarda pero aun así la transpiración implica necesariamente pérdida de agua. Este avance evolutivo se encontró también asistido por la creación de tejidos laberínticos que proporcionan un medio de transporte de gases a través de un medio hidratado y también la aparición de esporopoleína en la cubierta de las esporas para resistir dicha desecación. La invaginación topológica de las áreas superficiales externas hacia el interior es un proceso general en seres aéreos, desde los alvéolos pulmonares hasta los aerénquimas de plantas terrestres (Carrión, 2003).

Las Clorófitas son el grupo de algas que mayores cambios sistemáticos han experimentado durante los últimos años. Todos los datos actuales confluyen en presentar a las clorófitas en dos linajes principales, ambos con formas multicelulares

(Carrión 2003). Uno de estos linajes o clados estaría constituido por las carófitas, el otro incluiría las ulvofíceas, trebouxofíceas y clorofíceas. De todas las especies de algas conocidas solo unas cuantas asignadas al orden *Coleochaetales* (dentro de la familia carófitas) comparten la mayoría de características biológicas con las 250.000 especies de Embriófitas vivientes. Este grupo tiene ovocélulas grandes e inmóviles, así que está claro que el ancestro de las Embriófitas fue oógamo. El género *Coleochaete* presenta gametos femeninos similares a los de Embriófitas. Así, el ancestro común de las Embriófitas y de *Coleochaete* tuvo la habilidad de producir un paquete de células estériles alrededor de los cigotos y estas células funcionaron de un modo análogo a las células del vientre del arqueogonio (Carrión y Cabezudo 2003) (Fig. 2). El registro fósil apoya la idea de que las algas verdes vivieron primero en el mar y luego colonizaron las aguas más continentales y someras. Resulta muy interesante que en las algas marinas sea general la producción de cigotos con paredes muy delgadas. Como estos organismos vivían en ambientes con abundancia de agua, la formación de cigotos con paredes gruesas sería de poca utilidad. Sin embargo, su aparición en algas de agua dulce tendría una gran ventaja selectiva puesto que el ambiente acuático podría ser más o menos temporal y es concebible la necesidad de supervivencia temporal al aire libre. Tiene cierto sentido presumir, por tanto, que los ancestros de las plantas terrestres eran dulceacuícolas y ya se habían adaptado a un ambiente temporalmente desecante.

Las carófitas, como hemos mencionado anteriormente, poseen muchos atributos que

podrían haber sido preadaptativos para la vida terrestre como son: divisiones celulares asimétricas de conformación espiralada (en cierto modo como las divisiones citogenéticas), células de transferencia similares a las de placentas de Embriófitas, compuestos químicos de resistencia en paredes de células vegetativas, propágulos tolerantes a la desecación, etc. (Carrión, 2003). Los ambientes impredecibles o susceptibles de sufrir desecación, resultarían idóneos para promover presiones de selección que llevaran a la terrestreización en algas acuáticas. Además las carófitas se caracterizan por presentar estructuras multiestratificadas, mitosis abiertas, huso mitótico persistente, superóxido dismutasa de Cu y Zn, aldolasas de la clase I y una glicolato-oxidasa contenida en peroxisomas que estructuralmente recuerdan a los de las plantas terrestres. El orden *Coleochaetales* y, más particularmente, el género *Coleochaete*, ha sido sometido a una intensa investigación bioquímica y citológica, por su afinidad con las embriófitas. Existen análisis moleculares que confirman que los órdenes *Charales* y *Coleochaetales* estarían más cercanos a las plantas terrestres que al resto de los clorofitas (Strasburguer 2002).

A pesar de estas semejanzas con las embriófitas los *coleochaetales* carecen de dos cosas muy importantes: el arqueogonio y una fase diploide multicelular en su ciclo vital. Podemos suponer una secuencia hipotética de eventos evolutivos en la cual se partiría de un organismo como *Coleochaete*, el cual vivía en masas someras de agua dulce o en microhabitats húmedos.

Este individuo debió tener ovocélulas grandes e inmóviles protegidas por células

corticales, las cuales habrían reducido la probabilidad del ataque microbiano y la desecación del cigoto.

Asumiremos que este organismo ya tenía algún tipo de transporte activo para los azúcares porque es lo que ocurre en la mayoría de las algas verdes (Van den Hoek et al.1999). El siguiente paso en la secuencia sería la existencia de un individuo con verdadero arquegonio, capaz de transportar nutrientes, así la ovocélula sería protegida y alimentada incluso antes de su fecundación. A continuación se produciría una evolución hacia la meiosis zigótica retrasada, la cual sucedería en una fase diploide multicelular en el ciclo vital. Las ventajas de esta innovación es que se amplifica el beneficio reproductor de cada fecundación, ya que una mitosis previa a la meiosis dará un mayor número de células que sufran meiosis, equiparables por tanto funcionalmente a la ovocélula.

Así aunque la fecundación fuera difícil, solo con que sucediese unas cuantas veces, tendríamos material para la siguiente generación poblacional. En último lugar se daría la evolución de un esporofito diploide

multicelular compuesto de células somáticas y reproductoras. Mediante el crecimiento de estas células somáticas se conseguiría elevar la porción reproductora de este esporófito, facilitando y haciendo más efectiva la dispersión a larga distancia de las esporas (Fig. 3).

Como hemos mencionado, la mayor parte de las hipótesis filogenéticas actuales apoyan la monofilesis de las plantas terrestres a partir de un grupo de algas verdes próximas a carofíceas. Así que parece que el ciclo de vida de las plantas terrestres surgió por un retraso de la meiosis en formas sin alternancia de generaciones. Esto apoyaría la llamada *teoría antitética* la cual postula que las Embriófitas habrían derivado de un antecesor con ciclo haplonte en el que el esporofito vendría a ser una generación nueva multicelular que se intercalaría entre dos gametofitos. Alternativamente, está la *teoría homóloga o de la transformación*, que apoya que las Embriófitas derivaron de especies que ya presentaban alternancia de generaciones isomórficas, de manera que el esporofito se habría convertido en la fase dominante. Sin embargo, entre las algas verdes solo existe alternancia isomórfica en ulvofíceas; el resto, incluyendo carofíceas, presentan ciclo haplonte en el que el cigoto sufre la meiosis (Carrión 2003). Por este motivo es la *teoría antitética o de la interpolación* la más apoyada actualmente (Fig. 4).

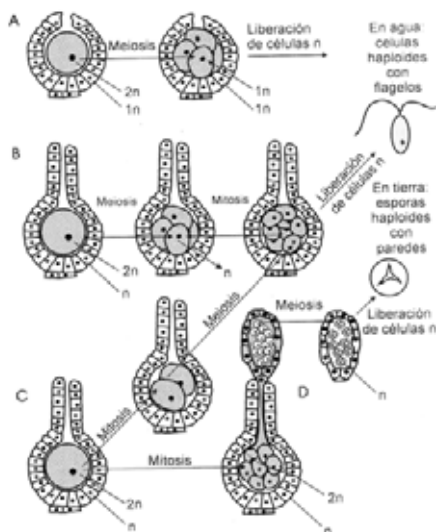


Fig. 3. Hipótesis: Aparición del arquegonio y de la fase diploide multicelular.

POSICIÓN EVOLUTIVA DE LAS BRIÓFITAS

Las Embriófitas se pueden subdividir en dos grupos: las Briófitas, que son las Embriófitas no vasculares y que incluyen musgos,

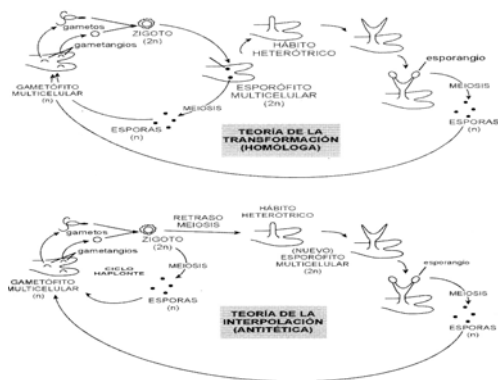


Fig. 4. Teoría Homóloga y Antitética

hepáticas y antocerotas, donde predomina el gametofito y las cormófitas o traqueófitos, donde es el esporofito el que alcanza un mayor grado de complejidad y que incluyen helechos, equisetos, licopodios, gimnospermas y angiospermas. Así deducimos que las Embriófitas exploraron dos posibles rutas evolutivas mutuamente exclusivas que parten del ancestro algal descrito anteriormente. La historia inicial de las Embriófitas implica pues una divergencia evolutiva muy temprana y una subsiguiente evolución paralela entre los dos grupos de Embriófitas, que compartieron un ancestro no vascular y arquegoniado con un ciclo alternante entre dos generaciones muy similares, ambas multicelulares (Carrión 2003).

Las briofitas son plantas terrestres, en general de pequeño tamaño, que secundariamente han colonizado el medio acuático, pero ninguna es estrictamente marina. Abundan en lugares húmedos y sombríos, pero hay especies xerófilas que pueden crecer sobre medios estacionalmente secos y algunas incluso en los desiertos. En estos casos, ligados a periodos estacionales húmedos o a humedades atmosféricas altas. En cualquier caso, su ciclo reproductor implica necesariamente una fase acuosa. A diferencia de las plantas vasculares, las

briofitas no presentan tejido conductor comparable al xilema o al floema característico de aquellas. Algunos carecen totalmente de células conductoras, absorben agua y nutrientes directamente por toda la superficie de la planta y la circulación se realiza por conducción externa capilar; unos pocos poseen, además un sistema conductor diferenciado (Izco 1998).

Las funciones reproductoras del gametofito, fase dominante en briofitas, pasan por la producción de gametos, asegurar la fecundación de ovocélulas y mantener, al menos durante un tiempo, al esporofito en desarrollo. Estas funciones requieren acceso continuo al agua líquida (Izco et al. 1998). Por esta razón los gametofitos de vida libre tienden a ser cortos, postrados y adosados al sustrato, de manera que se reduzca la distancia que ha de recorrer el gameto masculino hasta la ovocélula, minimizando así las pérdidas de agua. Por este motivo no se puede favorecer el crecimiento indiscriminado del gametofito hacia arriba, pero si en la horizontal. Este hecho es el que determina las diferentes morfologías que pueden tener los briofitos.

En contraste con el esporofito, morfológicamente más conservador, el gametofito briofítico muestra una cierta esquizofrenia morfológica, la cual puede estar relacionada con el hecho de que se trata de la generación de vida más larga y, por tanto, la que tiene la responsabilidad primaria del crecimiento vegetativo y la supervivencia, año tras año en algunos casos. Quizá el carácter conservativo de la morfología esporofítica de briofitas sea más la consecuencia de una presión de selección intensa sobre el papel reproductor que sobre su función vegetativa.

La antigua división Bryophyta no tiene sentido a la luz de los análisis cladísticos y filogenéticos recientes (Izco et al. 1998). Actualmente se suelen proponer tres grupos bien definidos: Antocerotas, Hepáticas y Musgos. La mayoría de los cladogramas sugieren la separación basal de antocerotas, basándose en los siguientes caracteres (Judd et al. 2002): presencia de un único cloroplasto central con pirenoide, meristemos intercalares en esporofito, estomas tanto en gametofito como en esporofito, citología de la emisión de mucílagos, simetría bilateral del esporofito, esporangios con dos líneas de dehiscencia, espermatozoides de simetría bilateral, números cromosómicos bajos y ausencia de apéndices externos como filidios, escamas, papilas...

Los cladogramas también muestran que las hepáticas y los musgos podrían haber evolucionado paralelamente o a partir de un ancestro común, como viene sugerido por: ultraestructura de los gametos masculinos, similitud entre gametangios, capacidad del gametofito para desarrollar filidios en tres filas, gametofitos de configuración triradial, esporofito de simetría radial y no ramificada, anatomía axial similar, protonema filamentosos y ramificado, presencia de muchos cloroplastos por célula, división primaria del cigoto, comúnmente transversal.

Aunque algunos estudios cladísticos sugieren que las briófitas son un grupo monofilético, la mayoría concluyen en su parafilia y en que los musgos aisladamente, o con las hepáticas, comparten un ancestro común con las traqueófitas, siendo los antocerotas el grupo más basal, mientras que los musgos y las hepáticas formarían un grupo hermano de los traqueófitas. En otras

palabras, las briófitas serían un nivel de organización aparte, pero no necesariamente un clado (Fig. 5).

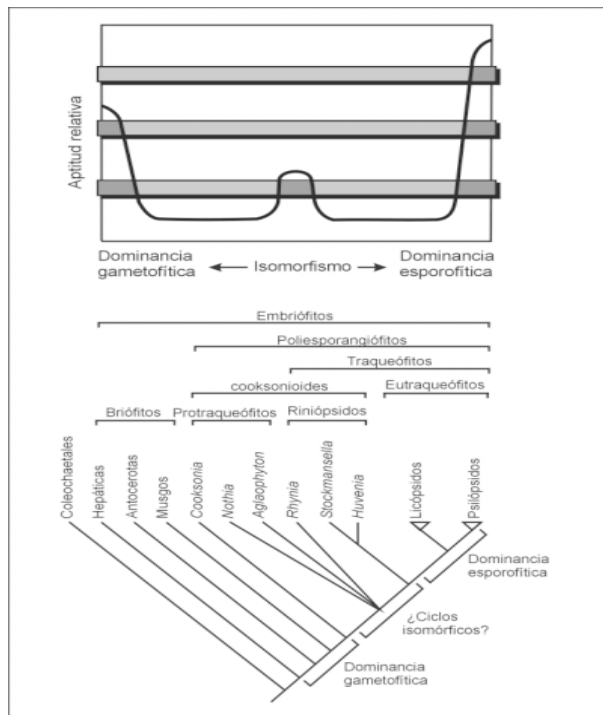


Fig. 5.

ENCUADRE TEMPORAL Y ECOLÓGICO

El registro fósil indica que las plantas terrestres evolucionaron posiblemente cerca del Ordovícico y seguro que no antes del Silúrico (Carrión 2003). Ya en el Ordovícico aparecen paredes de esporopoleína, lo que sugiere la existencia de plantas con células reproductoras con cierta resistencia a la exposición al aire. Así que actualmente hay pocas dudas de que las primeras plantas terrestres evolucionaron durante el Silúrico inicial y de que las plantas vasculares habían ya evolucionado a finales del Silúrico.

Respecto al contexto paleoecológico, se han elaborado diversas hipótesis que hacen intervenir como factores críticos la edafización, creación de ambientes litorales estables, reorganización de placas, glaciaciones y, sobre todo cambios en los niveles de dióxido de carbono.

CONCLUSIONES

Los cambios medioambientales que han tenido lugar a lo largo de la historia de la tierra han dirigido la evolución de todos los seres vivos. En un determinado momento de la historia vegetal tuvo lugar el paso evolutivo que permitió la colonización del medio terrestre. Fueron organismos vegetales los que dieron este primer gran paso. En esta evolución tuvieron que existir primero unas adaptaciones para que los individuos pudiesen sobrevivir ante nuevos factores como la desecación y las altas concentraciones de dióxido de carbono y de forma paralela una serie de adaptaciones para que dichos individuos pudieran reproducirse y asegurar así su continuidad. Las primeras están mayormente representadas por la aparición de la cutícula y la esporopoleína, contra la desecación y los estomas para permitir la transpiración. Pero los cambios más trascendentes no fueron solo éstos: la isogamia abrió paso a la oogamia, determinando así el comienzo del desarrollo de las estrategias esencialmente femenina y masculina en el medio terrestre y desarrollando para ello estructuras complejas como el arquegonio, que en cierto modo predijo el camino a seguir por otras líneas evolutivas bien distintas, como la de los mamíferos. Y otro hecho de enorme importancia fue la introducción en el ciclo de vida de una fase diploide multicelular: el esporofito. Así los individuos se van haciendo cada vez más complejos conforme se ejercen sobre ellos distintas presiones selectivas.

A pesar de que existen diferentes grupos de algas pluricelulares fue a partir de las clorofitas de donde surge el ancestro de las Embriófitas. Desde el comienzo de la historia

de este grupo se toman todos los caminos evolutivos posibles con respecto al desarrollo de su ciclo y esto es visible hoy día en los diferentes subgrupos que existen dentro de las plantas terrestres. Son las briofitas al decantarse por el dominio de la fase gametofítica, los que tienen una dependencia del medio acuático mayor dentro de las plantas terrestres, lo que determina que no puedan alcanzar un crecimiento vertical tal y como lo hacen las traqueófitas. Éstas por el contrario, se hacen más independientes del medio acuático al decantarse por el mayor desarrollo de su esporofito.

Como reflexión personal y basándonos en las condiciones de sequía que se están dando en la última década y en las previsiones existentes que se apoyan en los fenómenos del cambio global se podría llegar a pensar que son las briofitas el grupo de plantas terrestres que mayores riesgos tendrán en regiones como la nuestra, puesto que las condiciones de humedad necesarias para su desarrollo están en peligro en muchas zonas en las que no hace mucho eran frecuentes. Las traqueófitas con el aumento de temperatura y dióxido de carbono en un principio podrían experimentar un mayor desarrollo, pero esto va a ir unido a una pérdida de calidad de sus tejidos debido a un desequilibrio en la concentración de carbono con respecto a los otros nutrientes, este último hecho está descrito por Vitousek (1994), entre otros.

BIBLIOGRAFÍA

- CARRIÓN, J. (2003). *Evolución Vegetal*.^{1ª} Ed. Murcia, DM. 497 pp.
- CARRIÓN, J & CABEZUDO B. (2003).

FERNÁNDEZ- GONZÁLEZ, F. (1998). *Briófitos*. En: Izco et al. Botánica. Madrid, Mc Graw- Hill, pp. 341- 351

GALLARDO, T. (1998). *Algas*. En: Izco et al. Botánica. Madrid, Mc Graw- Hill, pp. 193-210

JUDD, W., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., STEVENS, P. F. & DONOGHUE, M. J. (2002) *The Evolution of Plant Diversity*. En: Judd, W. Plant Systematics USA, Sinaver, pp. 122-152

JUDD, W., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., STEVENS, P. F. & DONOGHUE, M. J. (2002) *An overview of Green Plant Phylogeny*. En: Judd, W. Plants Systematics USA, Sinaver, pp. 154-183

KADEREIT, W. (2002). *Sistemática y*

Filogenia. En: Strasburguer, E. Tratado de Botánica. Berlín, Omega. pp. 572-884

STRASBURGUER, E. (2002). *Evolución*. En: Strasburguer, E. Tratado de Botánica Berlín, Omega. pp. 522-569

VAN DEN HOEK, CH., MANN, D.G, & JAHNS, H.M. (1999). *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge, University Press, Cambridge.

VITOUSEK, P.M. 1994. *Beyond Global Warming: Ecology and Global Change*. Ecology 75: 1861-1876

(<http://tolweb.org/tree>)> [consulta: 28 diciembre de 2006] ISSN