

PROCESOS DE GÉNESIS Y ONTOGENIA EN LA COMPLEJIDAD DE UN ECOSISTEMA FORESTAL

GENESIS AND ONTOGENY PROCESSES IN THE COMPLEXITY OF A FOREST ECOSYSTEM

FECHA DE RECEPCIÓN: 28-11-25 / FECHA DE ACEPTACIÓN: 16-02-26

Benedicto Baca Rosado

UNIVERSIDAD NACIONAL DE SAN ANTONIO ABAD DEL CUSCO – UNSAAC, ESCUELA PROFESIONAL DE INGENIERÍA FORESTAL

Correo: benedicto.baca@unsaac.edu.pe

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3882-2240>

RESUMEN

Este artículo investiga los procesos de génesis y ontogénesis en la complejidad de los ecosistemas forestales a través de la teoría de la complejidad. El objetivo es superar las dificultades en la comprensión del desarrollo evolutivo mediante un pensamiento crítico y multidisciplinario. Metodológicamente, se realiza una revisión bibliográfica cualitativa e interpretativa que descifra la naturaleza de la flora y fauna desde una perspectiva evolutiva y sistémica. Los resultados destacan la interpretación de la biodata taxonómica, identificando grupos de angiospermas como el grado ANA (o ANITA) y su filogenia ancestral que data de hace 140 millones de años. Asimismo, se analiza la plasticidad fenotípica adaptativa como estrategia esencial de supervivencia. Se concluye que el conocimiento multidimensional permite comprender la complejidad forestal no solo como un fenómeno biológico, sino como un sistema de información funcional creciente que integra factores

bióticos, abióticos y procesos coevolutivos.

Palabras Clave: Génesis, Ontogénesis, Teoría de la complejidad, Grado ANITA, Omnisciencia.

ABSTRACT:

This article investigates the processes of genesis and ontogenesis in the complexity of forest ecosystems through complexity theory. The objective is to overcome difficulties in understanding evolutionary development through critical and multidisciplinary thinking. Methodologically, a qualitative and interpretative literature review is conducted that deciphers the nature of flora and fauna from an evolutionary and systemic perspective. The results highlight the interpretation of taxonomic biodata, identifying groups of angiosperms such as the ANA (or ANITA) grade and their ancestral phylogeny dating back 140 million years. Additionally, adaptive phenotypic plasticity is analyzed as an essential survival strategy. It is concluded that multidimensional knowledge allows for understanding forest complexity not only as a biological phenomenon but also as a growing functional information system that integrates biotic, abiotic, and coevolutionary processes.

Keywords: Genesis, Ontogenesis, Complexity Theory, ANITA Degree, Omniscience.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de los ecosistemas forestales tropicales contemporáneos evidencia una elevada diversidad biológica y química, expresada en una biomasa rica en compuestos aromáticos y resinas con propiedades ecológicas y medicinales. Entre las especies representativas se encuentran *Cedrela odorata* (cedro) y *Swietenia macrophylla* (caoba), junto con taxones de alto valor ecológico y funcional como *Dipteryx odorata*, *Copaifera*, *Spondias*, *Annona*, *Inga*, *Socratea*, *Astrocaryum* y *Mauritia flexuosa*, además de familias como Bromeliaceae, Orchidaceae y Moraceae. Estos organismos participan en complejas redes tróficas y químico-ecológicas, produciendo metabolitos secundarios —fragancias, hormonas y compuestos atrayentes— que cumplen funciones adaptativas y coevolutivas fundamentales.

No obstante, persiste un conocimiento limitado respecto a los procesos de génesis (filogénesis, en sus dimensiones macro y microevolutivas) y ontogénesis (desarrollo individual) que subyacen a la formación, integración y selección de especies en bosques clímax primarios. En este contexto, el propósito de la presente investigación es analizar dichos procesos desde el paradigma de la teoría de la complejidad, examinando cómo la interacción entre filogénesis y ontogénesis contribuye a la emergencia, estabilidad y diversificación de la biodiversidad forestal a lo largo de escalas temporales geológicas.

La investigación adopta un enfoque cualitativo, de carácter descriptivo-interpretativo, orientado a comprender los mecanismos evolutivos —tales como mutación, selección natural, deriva genética, coevolución y adaptación— en el marco de dinámicas no lineales, procesos autoorganizativos y relaciones multiescalares. Se consideran escalas temporales profundas (eones) para explicar la emergencia de linajes vegetales, la diversificación de estrategias adaptativas y la configuración estructural de los bosques tropicales actuales.

El problema central abordado radica en la insuficiente comprensión, por parte de profesionales vinculados a la gestión forestal, de los procesos de génesis y ontogénesis que explican la complejidad estructural y funcional de los bosques tropicales. La pregunta de investigación que orienta el estudio es: ¿Cómo los procesos de génesis y ontogénesis impulsan la formación, integración y selección de especies en asociaciones vegetales que configuran ecosistemas forestales de bosque clímax primario? De esta pregunta general se derivan las siguientes subpreguntas:

- a) ¿Qué mecanismos evolutivos complejos explican el origen común de los linajes ancestrales que dieron lugar a la diversidad actual?
- b) ¿Qué procesos ontogenéticos, desde la perspectiva de la complejidad, favorecen la plasticidad genética y fenotípica, la coevolución y la robustez biológica observadas en la biodiversidad forestal?
- c) ¿Qué factores ambientales, ecológicos y químicos han actuado como inductores interactivos a lo largo de los tiempos geológicos en la configuración de estos ecosistemas?

Para responder a estas interrogantes se realizó una revisión bibliográfica selectiva en bases de datos académicas de alto impacto, complementada con la experiencia acumulada del autor durante más de 30 años de trabajo de campo y la docencia universitaria en la Amazonía suroriental del Perú. Esta combinación metodológica permitió integrar evidencia teórica y empírica en una interpretación sistémica de los procesos evolutivos y ecológicos.

Los resultados se estructuran en nueve capítulos. El Capítulo 1 aborda la génesis de los linajes vegetales, presentando indicadores clave y teorías sobre el origen de los plastidios y las evidencias de su adaptación a la vida terrestre. El Capítulo 2 desarrolla la ontogénesis de plantas con y sin semillas, analizando los principales factores evolutivos asociados. El Capítulo 3 examina los factores botánicos, ambientales, bióticos y abióticos que han sido determinantes en la evolución vegetal. Los Capítulos 4, 5, 6 y 7 profundizan en la coevolución, la teoría de la complejidad, la plasticidad fenotípica y los mecanismos de adaptación como procesos articuladores de la biodiversidad. Finalmente, se presenta una discusión integradora y se formulan conclusiones orientadas a fortalecer la comprensión sistémica de los bosques tropicales desde una perspectiva evolutiva y compleja.

2. RESULTADOS

2.1 GÉNESIS Y ONTOGÉNESIS

El análisis de la génesis y la ontogénesis de la flora y la fauna constituye un campo interdisciplinario que integra aportes de la biología evolutiva, la ecología, la genética, la morfogénesis y la filosofía de la biología. Examinar la esencia de los organismos vivos implica comprender los procesos que explican su origen, transformación y diversificación a lo largo de millones de años, considerando tanto escalas macroevolutivas (especiación, radiaciones adaptativas, extinciones) como microevolutivas (variabilidad genética, selección natural, deriva genética). Esta aproximación permite describir y sistematizar la organización biológica en niveles jerárquicos—desde genes y organismos hasta poblaciones, comunidades y ecosistemas—, atendiendo a dimensiones como nutrición, reproducción, desarrollo, interacción ecológica y su articulación con los ciclos geobiológicos y los flujos de agua, energía y materia.

Desde una perspectiva filosófica, la reflexión sobre la génesis de los bosques amplía la comprensión de las plantas más allá de su dimensión estrictamente biológica, incorporando dimensiones sociales y culturales asociadas a su significado, uso y valoración. En el plano biológico, el análisis del fenotipo—resultado de la interacción entre genotipo y ambiente—permite explicar las transformaciones morfológicas y anatómicas que han posibilitado la colonización de diversos hábitats terrestres. Asimismo, el estudio de las respuestas a estímulos ambientales, tales como nastias, tropismos y otras formas de sensibilidad vegetal, contribuye a entender los mecanismos adaptativos que sustentan la persistencia y diversificación de los linajes vegetales.

El enfoque ontogenético, por su parte, se centra en los procesos que configuran el desarrollo individual desde la germinación y la embriogénesis hasta la madurez reproductiva. Este análisis considera la regulación genética, la diferenciación celular, la plasticidad fenotípica y la interacción con factores bióticos y abióticos. En un nivel ampliado, la ontogénesis se articula con dinámicas poblacionales y comunitarias, dado que el desarrollo individual influye en la estructura y funcionamiento de poblaciones, comunidades y ecosistemas. De este modo, la comprensión integrada de génesis y ontogénesis permite interpretar la complejidad de los sistemas forestales como el resultado de procesos históricos y desarrollos individuales interconectados en múltiples escalas espacio-temporales.

2.1.1 GÉNESIS

El origen de la vida vegetal se remonta a más de 1.500 millones de años, cuando organismos fotosintéticos unicelulares habitaban los océanos primitivos. La evidencia filogenética indica que las primeras plantas terrestres derivaron de algas verdes del linaje Charophyta, cuyo parentesco con las embriofitas actuales está ampliamente

documentado. Hace aproximadamente 470–500 millones de años, durante el Ordovícico, algunos representantes de este grupo colonizaron ambientes subaéreos, dando origen a las primeras plantas terrestres o embriofitas.

Estas formas iniciales, morfológicamente simples y dependientes de ambientes húmedos, presentaban características análogas a las actuales briofitas. Posteriormente, la evolución condujo al desarrollo de tejidos vasculares especializados (xilema y floema), lo que permitió la aparición de plantas vasculares como helechos y lycopodios, y más tarde la emergencia de plantas con semillas (gimnospermas y angiospermas), cuya innovación reproductiva favoreció la expansión hacia ambientes más secos y diversos.

2.1.1.1 INDICADORES CLAVE EN EL DESARROLLO DE LAS PLANTAS

Entre los principales hitos evolutivos que marcaron la transición y diversificación de las plantas terrestres se destacan:

- Endosimbiosis primaria: el origen de los plastidios mediante la incorporación de una cianobacteria fotosintética en una célula eucariota ancestral, evento que posibilitó la fotosíntesis oxigénica en eucariotas.
- Colonización terrestre: desarrollo de adaptaciones estructurales como cutícula protectora, esporopolenina en las esporas y estructuras de anclaje (rizoides y raíces primitivas) para evitar la desecación.
- Aparición de plantas no vasculares: briofitas (musgos y hepáticas), altamente dependientes de ambientes húmedos debido a la ausencia de tejidos conductores especializados.
- Evolución de tejidos vasculares: diferenciación de xilema y floema, permitiendo mayor eficiencia en el transporte de agua y nutrientes, incremento en el tamaño corporal y diversificación ecológica.
- Desarrollo de semillas: innovación clave en gimnospermas y angiospermas que otorgó independencia relativa del agua para la reproducción y mayor protección al embrión.
- Simbiosis micorrícica: establecimiento de asociaciones mutualistas con hongos del suelo que optimizaron la absorción de nutrientes minerales y facilitaron la expansión terrestre.
- Diversificación morfofuncional: evolución de estructuras reproductivas complejas, hojas verdaderas y sistemas radiculares profundos, que contribuyeron a la estructuración de ecosistemas forestales.

2.1.2 PRINCIPALES TEORÍAS SOBRE EL ORIGEN DEL AGUA EN LA TIERRA

El agua, componente esencial para la emergencia y persistencia de la vida vegetal, tiene un origen aún debatido en la literatura científica. Se han propuesto tres hipótesis principales:

2.1.2.1 TEORÍA EXÓGENA O DEL BOMBARDEO EXTRATERRESTRE

Esta hipótesis sostiene que, durante el Bombardeo Intenso Tardío (hace aproximadamente 4.000 millones de años), cometas y asteroides ricos en hielo impactaron la Tierra primitiva, aportando cantidades significativas de agua.

La evidencia se basa en marcadores isotópicos: la relación deuterio/hidrógeno (D/H) del agua terrestre coincide con la de ciertos meteoritos, especialmente las condritas carbonáceas. Estudios de misiones espaciales como Rosetta sugieren que algunos cometas presentan composiciones isotópicas distintas, lo que ha reforzado la hipótesis de que los asteroides —más que los cometas— habrían sido la fuente predominante del agua exógena.

2.1.2.2 TEORÍA ENDÓGENA O DE LA DESGASIFICACIÓN VOLCÁNICA

Plantea que el agua ya estaba incorporada en los materiales que formaron la Tierra. Durante la diferenciación planetaria y la intensa actividad volcánica del eón Hádico, el vapor de agua y otros gases volátiles fueron liberados desde el interior terrestre hacia la atmósfera primitiva. Posteriormente, el enfriamiento progresivo del planeta permitió la condensación del vapor y la formación de los océanos.

2.1.2.3 HIPÓTESIS DE LAS ENSTATITA-CONDRIAS

Esta propuesta sugiere que meteoritos del tipo enstatita-condrita, con composición química similar a la de la Tierra primitiva, pudieron haber aportado agua en etapas tempranas de la acreción planetaria. Según esta hipótesis, el planeta habría contado con reservas hídricas significativas desde fases iniciales de su formación.

La evidencia actual apunta hacia un modelo mixto en el cual el agua terrestre provendría tanto de fuentes internas (desgasificación volcánica) como de aportes externos mediante impactos de asteroides. El enfriamiento progresivo de la Tierra permitió la estabilidad del agua líquida, condición indispensable para la aparición de las primeras formas de vida.

En este contexto geoquímico e hidrológico emergieron los primeros organismos fotosintéticos, cuya actividad liberó oxígeno a la atmósfera, transformando radicalmente las condiciones planetarias. La posterior transición de algas verdes hacia plantas terrestres marcó un punto de inflexión en la historia evolutiva, dado que la vegetación modificó los

ciclos biogeoquímicos, la formación de suelos y la regulación climática.

La historia evolutiva de las plantas, por tanto, debe entenderse como el resultado de procesos interrelacionados: cambios geológicos y atmosféricos, innovaciones biológicas, simbiosis interespecíficas y adaptaciones estructurales que, en conjunto, permitieron la conformación de ecosistemas terrestres complejos y, finalmente, de bosques estructuralmente organizados.

2.1.3 ORIGEN DEL PRIMER PLASTO

El origen del primer plasto se enmarca en el desarrollo de la teoría celular y en la reconstrucción filogenética de los linajes ancestrales. Según el paradigma evolutivo vigente, todos los organismos actuales descienden de un ancestro común universal, denominado LUCA (Last Universal Common Ancestor), que habría sido una célula de organización relativamente simple, comparable a los procariotas contemporáneos, es decir, carente de núcleo y de compartimentación interna compleja.

A partir de ciertos linajes procariotas se produjo un incremento progresivo en la complejidad estructural y metabólica, lo que condujo a la emergencia de las primeras células eucariotas. Todas las células eucariotas actuales derivarían de un ancestro común denominado LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor), caracterizado por la presencia de un núcleo delimitado por membrana y un sistema endomembranoso desarrollado. Este ancestro ya poseía compartimentos intracelulares especializados, tales como retículo endoplasmático, aparato de Golgi, endosomas y mitocondrias, además de un citoesqueleto funcional. En los linajes vegetales, la organización celular incluye adicionalmente pared celular y plastidios, entre ellos los cloroplastos.

El origen de los plastidios —incluidos los cloroplastos— se explica mediante la teoría endosimbiótica primaria. De acuerdo con este modelo, una célula eucariota ancestral incorporó por fagocitosis a una cianobacteria fotosintética, estableciéndose una relación simbiótica estable. Con el tiempo, este endosimbionte transfirió parte de su material genético al núcleo del hospedador y perdió autonomía, transformándose en un orgánulo permanente: el plasto. Este evento fue determinante para la evolución de los linajes fotosintéticos eucariotas y, en última instancia, para la diversificación de las plantas terrestres.

La evidencia que respalda esta hipótesis incluye la presencia de ADN circular propio en los plastidios, su doble membrana, la similitud de sus ribosomas con los bacterianos y análisis filogenómicos que vinculan los plastidios con cianobacterias ancestrales. Este proceso marcó un hito evolutivo, al integrar la fotosíntesis oxigénica en células eucariotas y modificar profundamente los ciclos biogeoquímicos del planeta.

Los registros fósiles más antiguos de eucariotas datan de aproximadamente 1.500 millones

de años, aunque estimaciones moleculares sugieren un origen aún más temprano. La aparición de células eucariotas con plastidios constituyó una innovación evolutiva fundamental, ya que permitió la expansión de organismos fotosintéticos complejos y sentó las bases para la posterior evolución de algas y plantas terrestres.

2.1.4 SIMBIOGÉNESIS

El concepto de simbiogénesis fue formulado inicialmente por Konstantin Mereschkowski a comienzos del siglo XX (1905, 1910), quien propuso que los cloroplastos de las células eucariotas fotosintéticas se originaron a partir de la incorporación de una célula procariota por parte de una célula eucariota ancestral. Esta hipótesis, adelantada a su tiempo, sentó las bases del actual paradigma de la endosimbiosis, según el cual ciertos orgánulos celulares derivan de antiguas asociaciones simbióticas estables entre organismos distintos.

La teoría endosimbiótica fue posteriormente ampliada y consolidada por Lynn Margulis, quien integró evidencias citológicas, bioquímicas y genéticas para sostener que las mitocondrias y los cloroplastos tuvieron un origen bacteriano. De acuerdo con este modelo, una célula eucariota primitiva incorporó inicialmente una α -proteobacteria aerobia, que dio origen a la mitocondria, permitiendo una mayor eficiencia en la respiración celular y en la producción de energía. Este evento precedió temporalmente a la adquisición de los plastidios. Posteriormente, en un linaje ya mitocondriado, se produjo la endosimbiosis de una cianobacteria fotosintética, que evolucionó hacia el cloroplasto.

En la actualidad, existe amplio consenso científico respecto al origen endosimbiótico de mitocondrias y cloroplastos. Entre las principales evidencias se encuentran: la presencia de ADN circular propio en ambos orgánulos, ribosomas de tipo bacteriano, división por fisión binaria y la existencia de doble membrana, coherente con un proceso de incorporación por fagocitosis. Además, los análisis filogenómicos confirman la relación de las mitocondrias con α -proteobacterias y de los plastidios con cianobacterias.

Se ha planteado la posibilidad de que otros componentes celulares, como peroxisomas, cilios y flagelos, pudieran haber tenido un origen endosimbiótico. Sin embargo, a diferencia de mitocondrias y plastidios, la evidencia empírica que respalde esta hipótesis es limitada y no existe consenso al respecto. En consecuencia, la simbiogénesis constituye un mecanismo evolutivo fundamentalmente reconocido en la explicación del origen de los principales orgánulos energéticos de la célula eucariota, destacando la cooperación simbiótica como fuerza generadora de innovación biológica y complejidad estructural.

2.1.5 ENDOSIMBIOSIS

La teoría de la endosimbiosis constituye uno de los pilares explicativos del origen de la célula

eucariota y de ciertos orgánulos energéticos fundamentales. Esta hipótesis se sustenta en similitudes estructurales, bioquímicas y genéticas entre bacterias actuales y orgánulos como mitocondrias y cloroplastos. Ambos presentan dimensiones comparables a las bacterias, poseen ADN circular propio, ribosomas de tipo 70S y capacidad de replicación autónoma mediante fisión binaria. Asimismo, están rodeados por una doble membrana, rasgo coherente con un proceso de incorporación celular por fagocitosis. En el caso de los plastidios, su ancestro cianobacteriano habría poseído una pared con peptidoglicano, posteriormente reducida o modificada durante la integración endosimbiótica.

Se acepta actualmente que las mitocondrias derivan de bacterias aerobias relacionadas con las α -proteobacterias, mientras que los cloroplastos se originaron a partir de cianobacterias fotosintéticas. La incorporación inicial de la mitocondria habría proporcionado una ventaja metabólica decisiva, al incrementar la eficiencia energética celular mediante la fosforilación oxidativa. Este aumento en la disponibilidad de energía —expresada en la síntesis de adenosín trifosfato (ATP), principal molécula de transferencia energética en los sistemas biológicos— permitió la expansión del tamaño celular, la complejización estructural y el desarrollo de nuevos sistemas regulatorios. El ATP desempeña funciones esenciales en procesos metabólicos, transporte activo de iones y síntesis de ácidos nucleicos.

La integración endosimbiótica implicó una profunda reorganización genética. Mientras que las cianobacterias actuales poseen aproximadamente 3.000 genes, los cloroplastos modernos conservan entre 100 y 200, responsables de codificar una fracción minoritaria de sus proteínas. La mayoría de los genes del endosimbionte fue transferida al núcleo del hospedador en un proceso conocido como transferencia génica endosimbiótica. Como resultado, las proteínas codificadas en el núcleo deben ser sintetizadas en el citosol y posteriormente importadas al orgánulo, lo que implica mecanismos complejos de señalización y transporte intracelular. Un proceso análogo ocurrió con las mitocondrias. Esta reorganización permitió que el núcleo asumiera el control funcional y reproductivo de los orgánulos, consolidando su integración permanente.

Desde una perspectiva evolutiva, la eucariogénesis habría comenzado con la fusión entre una arquea hospedadora y una bacteria simbiote. Se postula que esta interacción estuvo precedida por una fase de cooperación metabólica, previa a la internalización definitiva. Durante este proceso, la célula hospedadora desarrolló un sistema de endomembranas y un citoesqueleto, mientras que la bacteria evolucionó gradualmente hacia la mitocondria. Posteriormente, en ciertos linajes ya mitocondriados, se produjo una segunda endosimbiosis primaria: la incorporación de una cianobacteria que dio origen a los plastidios. Este evento permitió la aparición de eucariotas fotosintéticos, como algas y plantas, que poseen tanto mitocondrias como cloroplastos.

En la actualidad se reconocen tres eventos de endosimbiosis primaria. El primero corresponde al origen de las mitocondrias; el segundo, al de los plastidios en el linaje que

dio lugar a plantas y algas; y un tercero, más reciente y menos extendido, documentado en el protista *Paulinella chromatophora*, que incorporó independientemente una cianobacteria distinta para formar un orgánulo fotosintético.

Además de las endosimbiosis primarias, se han descrito eventos de endosimbiosis secundaria y terciaria. La endosimbiosis secundaria ocurre cuando una célula eucariota que ya posee plastidios es incorporada por otra eucariota, generando plastidios rodeados por múltiples membranas. Este fenómeno ha sucedido en varias líneas evolutivas de protistas fotosintéticos. La endosimbiosis terciaria implica la incorporación de un eucariota que previamente había experimentado endosimbiosis secundaria, evidenciando la reiteración histórica de estos procesos en la diversificación de linajes fotosintéticos.

La endosimbiosis no se limita a eventos antiguos. En la naturaleza contemporánea se observan múltiples asociaciones intracelulares. Diversos invertebrados albergan bacterias simbiotas que completan su ciclo de vida dentro de las células del hospedador y pueden transmitirse verticalmente a la descendencia. En el ámbito protista, especies del género *Paramecium* bursaria contienen algas del género *Chlorella* en su interior, estableciendo una relación mutualista en la que el hospedador proporciona movilidad y acceso a la luz, mientras que el alga suministra productos fotosintéticos.

Estos ejemplos ilustran que la integración simbiótica constituye una vía recurrente de innovación evolutiva. En el caso del linaje vegetal, la primera célula fotosintética eucariota se formó mediante un proceso de simbiogénesis seriada, que implicó la fusión entre un hospedador eucariota y una cianobacteria ancestral. Las similitudes genéticas y ultraestructurales entre plastidios y cianobacterias, junto con la reducción genómica y la transferencia génica hacia el núcleo, constituyen evidencias robustas de este origen compartido.

En conjunto, la teoría de la endosimbiosis revela que la célula eucariota —y en particular la célula vegetal— puede entenderse como una entidad resultado de integraciones simbióticas sucesivas. Este modelo resalta la cooperación intercelular como motor fundamental de la complejidad biológica y de la diversificación evolutiva de los organismos fotosintéticos.

2.1.6 EVIDENCIA

Las teorías que abordan la evolución de las plantas a través de la simbiogénesis encuentran respaldo en las similitudes observadas entre las cianobacterias y los plastos. En las glaucofitas, que tienen plastos denominados cianelas, todavía se pueden identificar homologías en las membranas debido a la presencia de galactolípidos, proteínas y una pared celular típicamente bacteriana, que está compuesta de peptidoglicano. El ADN que contienen es circular, similar al de los procariotas, y se han localizado genes

cianobacterianos tanto en el plasto como en el núcleo. Sus ribosomas se asemejan a los de los procariotas, con un tamaño de 70S. Además, el plasto reacciona ante antibióticos como la estreptomicina y la kanamicina. Existen semejanzas en los mecanismos de los fotosistemas I y II, la presencia de membranas tilacoides con pigmentos fotosintéticos de las cianobacterias como clorofila y carotenos, así como la aparición de ficobilisomas en glaucofitas y rodofitas.

2.1.7 ADAPTACIONES PARA LA VIDA TERRESTRE

Las hepatofitas primordiales son plantas pequeñas, no vasculares, que se asemejan a los musgos. No poseen raíces, flores ni semillas, y su reproducción se lleva a cabo por esporas. Generalmente, se desarrollan en ambientes húmedos y oscuros, adhiriéndose a suelos, rocas o troncos. Las plantas embriofitas, al adaptarse a la vida terrestre, desarrollaron mecanismos para evitar la deshidratación, como la cutícula que recubre el esporófito, que es la fase diploide ($2n$) del ciclo de vida de plantas y algas responsable de generar esporas por medio de la meiosis. Esta fase se alterna con una fase haploide (n) llamada gametofito, que produce esporas y una sustancia llamada esporopolenina, la cual forma una pared gruesa en la espora. Para protegerse de la radiación ultravioleta, que es más fuerte en ambientes terrestres, las plantas desarrollaron flavonoides, que son compuestos fitoquímicos con propiedades antioxidantes.

El intercambio de aire se lleva a cabo a través de pequeños poros en la epidermis denominados estomas. Para manejar las elevadas concentraciones de oxígeno en el aire (que son superiores a las de los ambientes acuáticos), dado que un exceso puede interferir con la fijación de dióxido de carbono, el metabolismo incluye un sistema de oxidación del glicolato, conocido como fotorrespiración. Además, se ha hallado que, como parte de su adaptación a la vida terrestre, se estableció una simbiosis micorriza con hongos glomales hace unos 460 millones de años, de manera similar a lo que se observa en briofitas primordiales como las hepáticas, facilitando la absorción de nutrientes y minerales, así como la resistencia al estrés mineral del suelo.

2.1.8 PLANTAS PREVASCULARES

En sus etapas iniciales, antes del desarrollo del tejido vascular, los esporangios comenzaron a ramificarse dentro del grupo conocido como Polysporangiophyta. Esto indica que existieron ciertas agrupaciones de plantas que mostraron un desarrollo intermedio entre las briofitas y las traqueofitas, a las cuales se les ha denominado protraqueofitas, con ejemplos como Aglaophyton, Caia y Tortilicaulis.

2.1.9 VASCULARIZACIÓN.

Aunque no hay consenso sobre si las plantas con tejido vascular provienen de un ancestro común, la bioquímica, que incluye elementos como la clorofila *a* y la celulosa en sus paredes celulares, así como la histología, que se refiere al desarrollo de las traqueidas, en conjunto con el ciclo de vida de las plantas vasculares actuales —que presentan alternancia de generaciones y predominancia del esporófito— parecen apoyar esta teoría. Se han detectado meiosporas triletas con características específicas de las plantas vasculares y restos vegetales aislados en estratos del Cámbrico Inferior. Un ejemplo es *Aldanophyton*, también del Cámbrico, que muestra una anatomía similar a la de los licopodios, con microfílos dispuestos en forma helicoidal, lo que puede sugerir una posible organización vascular compleja, aunque esta no se haya preservado. Adicionalmente, otros restos fragmentarios y esporas triletas de periodos Ordovícico y Silúrico parecen dar indicios de un origen muy antiguo para este grupo, aunque no ofrecen pruebas definitivas.

En el Devónico, las plantas vasculares comienzan a colonizar ampliamente los suelos. Los fósiles más antiguos de vegetales terrestres con organización vascular se datan en el Silúrico superior. Durante el periodo que va del Silúrico al Devónico, los vegetales vasculares exhiben una anatomía bastante rudimentaria. Un ejemplo es *Cooksonia*, que presenta ejes cilíndricos ramificados verticalmente de manera dicótoma y isótoma, con esporangios en la parte terminal y un tipo de protostela que data este grupo en al menos 420 millones de años. El género *Cooksonia* parece diversificarse y expandirse en el Devónico inferior, y se han reconocido hasta seis especies basándose en la morfología de sus esporangios.

Este género continúa existiendo hasta el Emsiense (Devónico inferior), momento en el que comparte su existencia con *Steganotheca* y *Uskiella*, ambos con una anatomía y sistema vascular simples. Los restos de *Baragwanathia*, en cambio, muestran una estructura mucho más sofisticada, con una protostela en forma de estrella, traqueidas anulares, y microfílos en disposición helicoidal alrededor del tallo. Este tipo de planta se había fechado inicialmente en el Silúrico superior, aunque estudios posteriores sugieren que su antigüedad es más reciente, siendo del Devónico inferior.

En el Devónico inferior (Pragiense y Emsiense), en ambientes fluviales y lacustres, surgen tres grupos de plantas vasculares: *Polysporangiophyta* (*Horneophytosida* y *Aglaophyton*), *Tracheophyta* (*Rhyniophyta*, *Trimerophytophyta*) y posiblemente el ancestro directo de *Eutracheophyta* dentro de este último grupo. Por lo tanto, algunas investigaciones indican que un integrante del clado *Rhyniopsida* (*Huia*, *Huvenia*, *Renalia*, *Rhynia*, *Yunia*) podría ser el precursor de las traqueófitas actuales, aunque también se considera que pudieran ser antepasados de *Equisetales*, que comparten el mismo tipo de traqueidas.

A lo largo del Devónico Medio, las plantas con estructuras vasculares pasan por una destacada diversificación y, gracias a los beneficios evolutivos proporcionados por un sistema vascular, aumentan de tamaño y establecen los primeros bosques. Como resultado,

los ecosistemas terrestres del periodo devónico están poblados por grandes plantas de cinco grupos de traqueofitas: Lycopsidea (Lycophyta), Pseudosporochnales (Cladoxylopsida), Sphenopsida y Filicopsida (Monilophyta), junto a Progymnosperma (Lignophyta), todas desarrollándose en áreas húmedas cercanas a lagos y pantanos.

2.1.10 EVIDENCIA DE LA SIMBIOGÉNESIS

La hipótesis endosimbiótica del origen de los plastidios se sustenta en múltiples evidencias estructurales, bioquímicas y genómicas que vinculan a los plastos con las cianobacterias. En las glaucofitas —cuyos plastidios, denominados cianelas, conservan rasgos particularmente primitivos— se observan homologías notables, como la presencia de una pared con peptidoglicano, doble membrana y composición lipídica semejante a la bacteriana.

Los plastidios contienen ADN circular y ribosomas 70S, similares a los procariotas, y muestran sensibilidad a antibióticos como estreptomicina y kanamicina, lo que evidencia su origen bacteriano. Asimismo, análisis filogenéticos han identificado genes de origen cianobacteriano tanto en el genoma plastidial como en el nuclear, reflejando procesos de transferencia génica endosimbiótica. A nivel funcional, la organización de los fotosistemas I y II, la presencia de tilacoides y pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides), así como ficobilisomas en glaucofitas y rodofitas, refuerzan la relación evolutiva con cianobacterias ancestrales.

2.1.11 ADAPTACIONES PARA LA VIDA TERRESTRE

La transición de las embriofitas al medio terrestre implicó innovaciones morfofisiológicas decisivas. Las primeras plantas terrestres, semejantes a hepáticas y musgos, eran de pequeño tamaño, no vasculares y dependientes de ambientes húmedos. Carecían de raíces verdaderas, flores y semillas, y se reproducían mediante esporas.

Entre las principales adaptaciones destacan:

- Prevención de la desecación: desarrollo de cutícula en el esporófito y deposición de esporopolenina en las paredes de las esporas.
- Protección frente a radiación ultravioleta: síntesis de flavonoides con propiedades antioxidantes.
- Intercambio gaseoso regulado: aparición de estomas en la epidermis.
- Ajustes metabólicos: establecimiento de la fotorrespiración como vía asociada al metabolismo del glicolato en condiciones atmosféricas ricas en oxígeno.

- Simbiosis micorrízica: asociación temprana con hongos glomeromicetos (≈ 460 millones de años), facilitando la absorción de nutrientes minerales y la tolerancia al estrés edáfico.

Estas innovaciones permitieron la consolidación de ciclos de vida con alternancia de generaciones (gametofito haploide y esporófito diploide), característica distintiva de las plantas terrestres.

2.1.12 PLANTAS PREVASCULARES

Antes de la aparición de tejidos vasculares plenamente diferenciados, existieron formas intermedias agrupadas dentro de Polysporangiophyta. Estas plantas, consideradas protraqueofitas, presentaban esporangios ramificados y anatomía transicional entre briofitas y traqueofitas. Géneros fósiles como *Aglaophyton* evidencian esta condición intermedia, con tejidos conductores incipientes pero sin traqueidas lignificadas plenamente desarrolladas.

1.1.10. Vascularización y diversificación devónica

El origen de las plantas vasculares (traqueofitas) continúa siendo objeto de debate; sin embargo, evidencias bioquímicas (clorofila *a*, celulosa), histológicas (desarrollo de traqueidas) y paleobotánicas (meiosporas triletas) sugieren una temprana diversificación en el Paleozoico. Restos fósiles del Silúrico superior y Devónico inferior, como los del género *Cooksonia*, muestran ejes ramificados dicotómicamente con esporangios terminales y protostela simple, indicando una organización vascular incipiente hace aproximadamente 420 millones de años.

Durante el Devónico temprano, se diversificaron varios linajes de plantas vasculares, incluyendo Rhyniophyta y otros grupos basales de traqueofitas. En el Devónico medio, la expansión del sistema vascular permitió un aumento significativo del tamaño corporal y la formación de los primeros bosques. Entre los principales grupos que colonizaron ambientes húmedos se encuentran Lycopsidea (Lycophyta), Sphenopsida, Filicopsida (Monilophyta) y Progymnosperma (Lignophyta).

La vascularización representó una innovación evolutiva crucial, al optimizar el transporte de agua y nutrientes, favorecer la lignificación estructural y permitir la ocupación vertical del espacio. Este proceso transformó radicalmente los ecosistemas terrestres del Devónico, incrementando la complejidad ecológica y modificando los ciclos biogeoquímicos globales.

En conjunto, la evidencia paleobotánica, anatómica y molecular confirma que la evolución vegetal estuvo marcada por innovaciones progresivas —simbiogénesis, adaptación terrestre y vascularización— que condujeron a la consolidación de ecosistemas forestales complejos.

2.1.13 FÓSILES ARBORESCENTES DEL DEVÓNICO Y CARBONÍFERO: EL CASO DE SIGILLARIA

La consolidación de formas arbóreas en el registro fósil paleozoico representa un hito en la estructuración de los primeros bosques terrestres. Dentro de la clase Cladoxylopsida, el orden Pseudosporochneales incluye algunos de los primeros organismos con porte arbóreo, caracterizados por un eje radial altamente elaborado. Géneros como *Wattieza* y *Pseudosporochneus*, datados del Eifeliense y Emsiense (Devónico medio e inferior), presentan troncos erectos de hasta 13 cm de diámetro, con base bulbosa y amplia corona de ramificaciones. En el caso de *Wattieza*, se han estimado alturas superiores a los 8 metros, lo que evidencia una arquitectura arbórea temprana y compleja.

Una morfología comparable se observa en los Progymnosperma, particularmente en *Archaeopteris*, considerado uno de los primeros árboles verdaderos por su combinación de crecimiento secundario leñoso y frondes similares a helechos. Este linaje desempeñó un papel crucial en la expansión de los bosques devónicos y en la modificación de los ciclos del carbono y del suelo.

Otros grupos de traqueofitas también alcanzaron porte arbóreo hacia el Devónico tardío y, con mayor desarrollo, durante el Carbonífero temprano. Entre ellos se incluyen representantes de Sphenopsida (orden Equisetales), Filicopsida (Monilophyta) y Lycopsidea. Dentro de este último grupo, el orden Lepidodendrales dio lugar a géneros emblemáticos como *Lepidodendron* y *Sigillaria*, caracterizados por tallos robustos, cicatrices foliares distintivas y alturas que podían superar varias decenas de metros en ambientes pantanosos.

En conjunto, estos linajes arborescentes reflejan la diversificación estructural y funcional de las plantas vasculares durante el Paleozoico, proceso que culminó en la formación de extensos bosques carboníferos y en una transformación sustancial de los ecosistemas terrestres.

2.2 ONTOGÉNESIS

La ontogénesis se define como el desarrollo individual de un organismo desde la formación del cigoto hasta la madurez fisiológica y morfológica. Este proceso integra la expresión genética, la diferenciación celular, la organogénesis y la adquisición de la capacidad reproductiva. En términos evolutivos, la ontogénesis se encuentra condicionada por la filogénesis, en tanto los programas de desarrollo resultan de la historia evolutiva acumulada de los linajes. Desde la perspectiva inaugurada por Charles Darwin (1859), los organismos portadores de variaciones hereditarias ventajosas presentan mayor probabilidad de supervivencia y reproducción, articulando así desarrollo individual y selección natural.

Recientemente, el Servicio de Información y Noticias Científicas (SINC, 2023) difundió

la propuesta de una “ley de información funcional creciente”, según la cual los sistemas naturales complejos —vivos y no vivos— tienden a evolucionar hacia configuraciones con mayor diversidad estructural y funcional. Esta hipótesis sostiene que la complejidad aumenta en el tiempo no solo en los organismos, sino también en sistemas físicos como estrellas, planetas o estructuras atómicas. En este marco, se distinguen tres funciones fundamentales: (1) estabilidad, referida a la persistencia de configuraciones estructurales; (2) dinámica energética, asociada a sistemas capaces de mantener flujos constantes de energía; y (3) novedad, entendida como la exploración de nuevas configuraciones que generan propiedades emergentes. Este enfoque amplía la teoría evolutiva clásica al integrar principios de autoorganización y complejidad.

La biodiversidad contemporánea puede concebirse como el resultado acumulativo de innumerables ontogénesis moldeadas por procesos filogenéticos a lo largo del tiempo geológico. En este contexto, la microevolución alude a cambios genéticos en poblaciones a corto plazo, estudiados por la genética de poblaciones, mientras que la macroevolución comprende transformaciones por encima del nivel de especie —como la especiación y la diversificación de linajes— que ocurren en escalas temporales de millones de años.

En escenarios de cambio ambiental severo, los linajes enfrentan tres posibles trayectorias: (a) extinción, (b) replegamiento hacia refugios ecológicos que permiten la persistencia poblacional, o (c) adaptación gradual mediante modificaciones genéticas y fenotípicas que pueden originar nuevas especies por selección adaptativa. Estos procesos explican la dinámica histórica de expansión, contracción y diversificación de la vida.

Finalmente, la historia evolutiva revela transiciones mayores asociadas al incremento de complejidad funcional: la aparición de la fotosíntesis, la emergencia de la multicelularidad y el desarrollo de nuevas estrategias comportamentales —como nadar, caminar, volar o pensar— constituyen hitos que reconfiguraron la biosfera. En síntesis, la ontogénesis debe comprenderse como un proceso biológico individual inscrito en una dinámica evolutiva más amplia, donde estabilidad, flujo energético y novedad interactúan en la generación progresiva de complejidad.

2.2.1 LAS PLANTAS CON SEMILLAS

Las plantas con semillas (Spermatophyta) surgieron de plantas leñosas conocidas como progimnospermas, que desarrollaron la semilla como un nuevo método reproductivo en el Devónico Superior. La aparición de semillas representó un avance crucial en la adaptación de las plantas a los ambientes terrestres, ya que no solo predominó el esporófito, sino que el gametófito se redujo hasta convertirse en una estructura que depende del esporófito, al estar encerrado en el arquegonio. Los anterozoides de las plantas ancestrales (que a menudo contaban con flagelos) fueron sustituidos por el proceso de polinización, lo que permitió a las plantas liberarse del agua como medio para la fecundación. Además, el cigoto

y el embrión en crecimiento (que se convertirá en el nuevo esporófito) ya no dependen del agua, puesto que la semilla resguarda al embrión en su interior con una cubierta dura. Las primeras espermatofitas se conocen como "helechos con semilla" debido a su parecido con los verdaderos helechos, de ahí su denominación Pteridospermae.

La abundancia de estos fósiles provenientes del Carbonífero llevó a que en el siglo XIX se designara a este periodo como la "era de los helechos", cuando en realidad debería reconocerse como la "era de las pteridospermas". Durante el Carbonífero, las plantas con semillas evolucionaron hacia el linaje que darían origen a las actuales gimnospermas y plantas con flores (Anthophyta). Dentro de las gimnospermas, las más antiguas son las coníferas como los Cordaitales, y en el Pérmico aparecen claramente ginkgos, cícadas y gnetales.

2.2.2 ANGIOSPERMAS

Las angiospermas, también conocidas como Magnoliophytas, son plantas que producen flores. Surgieron a inicios del Cretácico y son descendientes de plantas con flores del grupo Anthophyta. Su éxito evolutivo se debe, en gran medida, al desarrollo de flores y frutos. Las flores son eficaces en la polinización gracias a sus colores, aromas y néctar que provienen de Compuestos Orgánicos Volátiles (COV) y otros atractivos, lo que también promueve la interacción con diversos animales, como insectos, aves y mamíferos, lo que significa que no dependen del viento para la polinización. Del mismo modo, los frutos atraen a los animales que ayudan en la dispersión de las semillas.

Los cuatro principales grupos de angiospermas, basados en su filogenia, son: Magnólidos, Monocotiledóneas, Eudicotiledóneas y la agrupación basal, también llamada "grado ANA" o ANITA grade. (es referido a primeras plantas con flores, que divergieron evolutivamente del resto, conocidas como angiospermas basales). También denominados como Chloranthales y los Cabombaceae, representan a las angiospermas más primitivas que se separaron de los otros grupos. Estos grupos representan las ramas iniciales que se separan en el árbol filogenético. Se originan a principios del Cretácico Inferior y los fósiles más antiguos, datan de hace aproximadamente 140 millones de años, así como los Nymphaeales (grado ANITA) de hace 120 millones de años, además de fósiles de Eudicotiledóneas y Monocotiledóneas.

Estos grupos se dividen en los siguientes órdenes:

- Magnólidos de hace 140 millones de años: Este grupo comprende órdenes como Laurales, Magnoliales y Piperales, y representa una de las ramas más antiguas de las angiospermas.
- Monocotiledóneas: Incluye plantas como gramíneas (Poaceae) y orquídeas (Orchidaceae), que poseen un solo cotiledón en sus semillas.

- **Eudicotiledóneas:** Un grupo extenso y variado, que abarca la mayoría de las plantas con flores contemporáneas, con dos cotiledones en sus semillas.

La diversificación se produjo hacia el final de este periodo (hace alrededor de 100 millones de años), donde las angiospermas comenzaron a multiplicarse rápidamente y a superar a las gimnospermas. Las diferencias entre angiospermas y gimnospermas residen principalmente en la presencia de flores y frutos; las angiospermas tienen sus semillas resguardadas dentro de un fruto, mientras que las gimnospermas las tienen expuestas, generalmente en estructuras llamadas conos. Las angiospermas, además, suelen contar con hojas anchas y una mayor complejidad en su tejido, y muchas veces son polinizadas por animales, mientras que las gimnospermas tienden a tener hojas en forma de aguja y se polinizan principalmente por el viento.

CUADRO 1:

ESTADO ACTUAL: HACE ENTRE 65 Y 75 MILLONES DE AÑOS, MUCHAS DE LAS FAMILIAS DE ANGIOSPERMAS QUE RECONOCEMOS HOY YA ESTABAN PRESENTES, CONVIRTIÉNDOSE EN LAS PLANTAS MÁS DIVERSAS Y ABUNDANTES DEL MUNDO.

Característica	Angiospermas	Gimnosperma
Flores frutos	Producen flores y sus semillas se desarrollan dentro de un fruto.	No producen flores ni frutos; sus semillas están desprotegidas.
Semillas	Las semillas están encerradas en el ovario del fruto.	Las semillas se encuentran expuestas, a menudo en conos (estróbilos).
Hojas	Gran variedad de formas, incluyendo hojas anchas y planas. Pueden ser perennes o caducas.	Generalmente hojas pequeñas en forma de aguja o escama; suelen ser perennes.
Polinización	Estrategias de polinización muy diversas, incluyendo animales (insectos, aves, etc.) y el viento.	
Tejido vascular	Poseen vasos en su tejido vascular, excepto algunas formas muy primitivas.	Carecen de vasos en su tejido vascular, con la excepción de la especie <i>Gnetum</i>

2.2.3 PLANTAS CON SEMILLAS (SPERMATOPHYTA)

Las Spermatophyta surgieron en el Devónico Superior a partir de progimnospermas

leñosas que desarrollaron la semilla como innovación reproductiva clave. Este carácter permitió una transición decisiva hacia la independencia del agua para la fecundación y consolidó el predominio del esporófito en el ciclo de vida. El gametófito quedó altamente reducido y retenido dentro de estructuras protectoras, mientras que la polinización sustituyó a los anterozoides flagelados ancestrales como mecanismo de transporte del gameto masculino.

Las primeras espermatofitas, conocidas como pteridospermas o “helechos con semilla”, dominaron amplios ecosistemas del Carbonífero. La abundancia de sus fósiles llevó en el siglo XIX a denominar este período como la “era de los helechos”, aunque paleobotánicamente corresponde más propiamente a la expansión de las pteridospermas. Durante el Carbonífero y el Pérmico se diversificaron los linajes que darían origen a las gimnospermas modernas —incluyendo coníferas tempranas como los Cordaitales— y posteriormente a los ginkgos, cícadas y gnetales, prefigurando la radiación posterior de las plantas con flores.

2.2.4 ANGIOSPERMAS (MAGNOLIOPHYTA)

Las angiospermas o Magnoliophyta emergieron a inicios del Cretácico (≈ 140 Ma) y constituyen el grupo dominante de plantas actuales. Su éxito evolutivo se asocia al desarrollo de flores y frutos, estructuras que optimizan la polinización y dispersión de semillas. Las flores incorporan señales visuales, químicas y nutritivas (incluidos compuestos orgánicos volátiles) que favorecen interacciones mutualistas con insectos, aves y otros animales, reduciendo la dependencia exclusiva del viento. Los frutos, a su vez, protegen la semilla y facilitan su dispersión zoócora.

Filogenéticamente, las angiospermas se organizan en cuatro grandes clados:

1. Grado ANA (angiospermas basales): incluye linajes tempranamente divergentes como Nymphaeales y Austrobaileyales.
2. Magnólidos (≈ 140 Ma): órdenes como Laurales, Magnoliales y Piperales.
3. Monocotiledóneas: caracterizadas por un solo cotiledón; incluyen Poaceae y Orchidaceae.
4. Eudicotiledóneas: grupo más diverso, con dos cotiledones y amplia radiación adaptativa.

La diversificación acelerada ocurrió hacia el Cretácico medio y superior (≈ 100 Ma), cuando las angiospermas superaron progresivamente a las gimnospermas en diversidad y abundancia. Hacia finales del Cretácico (65–75 Ma), muchas familias actuales ya estaban establecidas.

CUADRO 2:**DIFERENCIAS ESTRUCTURALES PRINCIPALES ENTRE ANGIOSPERMAS Y GIMNOSPERMAS**

Característica	Angiospermas	Gimnospermas
Estructuras reproductivas	Producen flores; semillas protegidas dentro de un fruto	No producen flores ni frutos; semillas expuestas (generalmente en conos)
Semillas	Encerradas en el ovario	Desnudas
Hojas	Gran diversidad morfológica; frecuentemente anchas	Generalmente aciculares o escuamiformes
Polinización	Diversa: animales y viento	Principalmente anemófila
Tejido vascular	Con vasos leñosos (con raras excepciones primitivas)	Carecen de vasos verdaderos (excepto algunos gnetales)

En síntesis, la aparición de la semilla y posteriormente de la flor constituyen dos de las innovaciones evolutivas más significativas en la historia de las plantas terrestres, al permitir mayor protección embrionaria, eficiencia reproductiva y expansión ecológica global.

2.3 FACTORES EVOLUTIVOS CLAVE EN PLANTAS

La evolución y diversificación de las plantas terrestres ha estado determinada por la interacción entre innovaciones morfológicas, condiciones ambientales y disponibilidad de recursos edáficos. Estos factores han actuado de manera integrada en la configuración de estrategias adaptativas y en el éxito ecológico de los principales linajes vegetales.

2.3.1 FACTORES BOTÁNICOS

Entre las innovaciones estructurales más relevantes destacan la flor y el fruto, particularmente en angiospermas. La flor constituye una estructura especializada que optimiza la reproducción sexual mediante la atracción de polinizadores a través de señales visuales y químicas (colores, fragancias, néctar), incrementando la eficiencia reproductiva frente a la polinización exclusivamente anemófila.

El fruto, derivado del ovario floral, protege las semillas y favorece su dispersión, especialmente mediante interacciones con animales (zoocoria). Sus características morfológicas y bioquímicas —pigmentos, azúcares, compuestos aromáticos, aceites o látex— facilitan la dispersión a largas distancias, ampliando la colonización de hábitats.

2.3.2 FACTORES AMBIENTALES

La dinámica evolutiva vegetal está estrechamente vinculada a variables abióticas fundamentales:

- **Luz:** Fuente primaria de energía para la fotosíntesis; la diversidad de requerimientos lumínicos ha favorecido la diferenciación ecológica entre especies heliófitas y umbrófilas.
- **Agua:** Esencial para la germinación, el transporte de nutrientes y las reacciones metabólicas.
- **Dióxido de carbono (CO₂):** Fuente de carbono incorporada mediante los estomas durante la fotosíntesis.
- **Oxígeno (O₂):** Participa en la respiración celular.
- **Temperatura:** Regula la actividad enzimática y los procesos fisiológicos; cada especie posee rangos óptimos y límites de tolerancia.

Asimismo, la coevolución entre plantas, polinizadores y dispersores ha sido un motor central de diversificación, generando especializaciones recíprocas que incrementan la eficiencia reproductiva y promueven la radiación adaptativa.

2.3.3 FACTORES EDÁFICOS Y NUTRICIONALES

El suelo constituye el soporte físico y químico del crecimiento vegetal. Debe asegurar disponibilidad de agua, aireación y nutrientes disueltos accesibles a las raíces.

Los nutrientes minerales se clasifican en:

Macronutrientes (requeridos en grandes cantidades):

- **Nitrógeno (N):** Fundamental para proteínas y crecimiento vegetativo.
- **Fósforo (P):** Clave en transferencia energética y desarrollo radicular y reproductivo.
- **Potasio (K):** Regula el equilibrio osmótico y la resistencia al estrés.
- **Calcio (Ca):** Esencial para la estabilidad de paredes celulares.
- **Magnesio (Mg):** Componente central de la clorofila.
- **Azufre (S):** Participa en la síntesis de aminoácidos y cofactores enzimáticos.

Micronutrientes (requeridos en bajas concentraciones):

- **Hierro (Fe), Manganeseo (Mn), Zinc (Zn), Cobre (Cu) y Molibdeno (Mo):** Intervienen en procesos enzimáticos y metabólicos.

- Boro (B): Importante en desarrollo floral y formación de semillas.
- Cloro (Cl): Relacionado con la regulación estomática y la fotosíntesis.

En síntesis, la evolución vegetal resulta de la interacción entre innovaciones reproductivas (flor y fruto), factores ambientales reguladores y disponibilidad edáfica de nutrientes. La integración de estos componentes ha permitido la diversificación morfofuncional y la expansión global de las plantas, particularmente de las angiospermas, en múltiples ecosistemas terrestres.

2.4 COEVOLUCIÓN

La coevolución se define como el proceso mediante el cual dos o más especies que interactúan estrechamente ejercen presiones selectivas recíprocas, generando ajustes morfológicos, fisiológicos y conductuales a lo largo del tiempo evolutivo. Esta dinámica, sustentada en la selección natural, intensifica la interdependencia funcional entre los organismos involucrados y contribuye significativamente a la diversificación biológica.

En plantas con flores, la coevolución se manifiesta de manera paradigmática en las interacciones con polinizadores y dispersores de semillas. Dos procesos críticos —la polinización y la dispersión— han favorecido la formación de alianzas adaptativas con vectores animales. En este contexto, la selección sexual, entendida como el éxito diferencial en la obtención de pareja reproductiva, también desempeña un papel relevante al influir en la eficacia de transferencia de polen y en la estructura genética de las poblaciones.

Síndromes de polinización y coevolución difusa

La evidencia empírica indica que grupos funcionales de polinizadores ejercen presiones selectivas sobre los rasgos florales, configurando patrones conocidos como síndromes de polinización. Estos incluyen combinaciones recurrentes de forma, color, aroma y tipo de recompensa asociadas a determinados vectores (insectos, aves o mamíferos). No obstante, investigaciones recientes sugieren que muchas interacciones no son estrictamente exclusivas, sino que responden a esquemas de coevolución difusa, donde conjuntos de especies interactúan de manera flexible dentro de redes ecológicas complejas.

Mecanismos de atracción y especialización

Las plantas despliegan múltiples señales para atraer vectores:

- Señales visuales: colores específicos asociados a distintos grupos (rojos y fucsias para aves nectarívoras; amarillos y azules para abejas; blancos o cremas para polillas y murciélagos).
- Señales químicas: compuestos orgánicos volátiles, fragancias dulces o incluso olores fétidos que atraen dípteros y coleópteros.

- **Recompensas nutritivas:** néctar rico en azúcares (glucosa, fructosa, sacarosa), lípidos o resinas.
- **Adaptaciones estructurales:** flores tubulares, espolones nectaríferos, anteras poricidas o morfologías especializadas.

Estas características deben coincidir con la capacidad sensorial y morfológica del vector (visión cromática, sensibilidad olfativa, longitud de probóscide o pico), lo que evidencia ajustes recíprocos.

Evidencia experimental y ejemplos

Estudios experimentales en *Aquilegia* (Ranunculaceae) muestran que variaciones en la longitud y orientación de los espolones nectaríferos pueden modificar el tipo de polinizador predominante, promoviendo divergencia morfológica y especiación. Asimismo, la polinización por zumbido (buzz pollination), observada en géneros como *Solanum* — que incluye *Solanum tuberosum* — evidencia comportamientos especializados de abejas capaces de liberar polen mediante vibración.

En el contexto andino, *Cantua buxifolia* presenta flores tubulares y péndulas asociadas a polinización por colibríes, cuyos picos y capacidad de vuelo estacionario permiten la transferencia eficaz de polen. De igual modo, especies forestales como *Cordia alliodora* exhiben heterostilia, mecanismo que favorece la exogamia y reduce la autofecundación mediante diferencias en la disposición de estambres y estigmas.

Implicancias evolutivas

La coevolución promueve:

1. Especialización morfológica y conductual.
2. Aislamiento reproductivo y especiación.
3. Diversificación adaptativa en redes ecológicas.

En síntesis, la coevolución constituye un motor central de la radiación de las angiospermas y de numerosos grupos animales asociados, configurando sistemas de interacción complejos donde selección natural, selección sexual y redes ecológicas operan de manera integrada.

2.4.1 ELEMENTOS ECOEVOLUTIVOS DE LAS PLANTAS

2.4.1.1 ADAPTACIÓN AL ENTORNO TERRESTRE:

Las plantas que habitan la tierra (embriófitos) evolucionaron a partir de algas verdes en el Paleozoico, gracias a su capacidad de sobrevivir fuera del agua, lo que incluye la retención

del embrión y la formación de estructuras como raíces y estomas.

2.4.1.2 DUPLICACIÓN DEL MATERIAL GENÉTICO:

La duplicación total del genoma ha sido un factor crucial en la evolución de las plantas, resultando en la conservación de genes reguladores que afectan la morfogénesis y la complejidad de las redes de control.

2.4.1.3 RELACIONES CON EL ENTORNO:

Las plantas han creado mecanismos de defensa frente a organismos biológicos (insectos, virus, bacterias y hongos) y físicas (sequías, inundaciones, salinidad y temperaturas extremas). La luz, a través del fotoperiodo, es un elemento ambiental que impacta directamente su desarrollo y procesos metabólicos.

2.4.1.4 SIMBIOSIS:

La teoría de la simbiosis indica que las plantas primitivas se beneficiaron de asociaciones simbióticas con hongos para establecerse en tierra y con bacterias para el origen de cloroplastos y mitocondrias

2.5 TEORÍA DE LA COMPLEJIDAD EN LA EVOLUCIÓN VEGETAL

La teoría de la complejidad proporciona un marco conceptual para comprender la evolución vegetal como un proceso emergente derivado de interacciones no lineales entre múltiples componentes biológicos y ambientales.

2.5.1 REDES DE CONTROL

La complejidad estructural y funcional de las plantas se explica, en parte, por la existencia de redes reguladoras génicas y señales hormonales que coordinan la actividad de los meristemos. Estas redes integran información interna y externa, permitiendo respuestas dinámicas frente a variaciones ambientales. La interacción entre factores de transcripción, fitohormonas y señales ambientales configura sistemas de control capaces de modular el crecimiento, la diferenciación y la arquitectura vegetal.

2.5.2 EMERGENCIA DE LA COMPLEJIDAD

Desde esta perspectiva, los organismos vegetales emergen como sistemas complejos a partir de la interacción recíproca entre elementos relativamente simples, como genes y ambiente. Estas interacciones generan propiedades emergentes —organización tisular, patrones morfológicos y plasticidad funcional— que no pueden explicarse únicamente por la suma de sus partes. La retroalimentación continua entre genotipo y entorno favorece la diversificación adaptativa a lo largo del tiempo evolutivo.

2.5.3 MECANISMOS EVOLUTIVOS Y DIMENSIÓN GEO-BIOLÓGICA

Los principios de la complejidad complementan los mecanismos evolutivos clásicos —deriva génica, flujo génico, mutación y selección natural— al enfatizar cómo sus interacciones generan patrones dinámicos de biodiversidad.

Un proceso análogo de complejización ocurre en el ámbito mineral. Los primeros minerales terrestres correspondieron a configuraciones atómicas altamente estables que constituyeron la base para generaciones posteriores más diversas. Esta evolución mineral, desarrollada durante aproximadamente 4.500 millones de años, incrementó progresivamente la diversidad geoquímica, creando condiciones propicias para la aparición y evolución de la vida.

La evolución biológica y la mineral están interrelacionadas: los organismos animales incorporan minerales en estructuras como conchas, huesos y dientes, mientras que las plantas dependen de ellos para procesos esenciales como la fotosíntesis, la constitución celular y el soporte estructural. Así, los procesos físicos, químicos y biológicos han coevolucionado, incrementando la complejidad tanto del sistema terrestre como de la biosfera.

2.6 PLASTICIDAD FENOTÍPICA

El fenotipo comprende los rasgos observables de un organismo —tamaño, forma, color, estructura y características funcionales— resultantes de la interacción entre el genotipo y el ambiente. Desde la teoría de la complejidad, la plasticidad fenotípica adaptativa se define como la capacidad de un mismo genotipo para producir diferentes fenotipos en respuesta a condiciones ambientales variables.

En plantas, estas respuestas pueden activarse por factores como disponibilidad de luz o agua, temperatura, competencia o herbivoría. Dichos ajustes mejoran la supervivencia y el éxito reproductivo sin implicar cambios en la secuencia de ADN; por tanto, constituyen modificaciones fenotípicas no equivalentes a evolución genética. No obstante, la plasticidad en sí misma puede ser objeto de selección natural y evolucionar como rasgo adaptativo.

Escalas de análisis del valor adaptativo

El valor adaptativo de la plasticidad fenotípica puede evaluarse en tres niveles:

1. Nivel individual (ecofisiológico): análisis de la funcionalidad de las respuestas plásticas en términos de desempeño y tolerancia ambiental.
2. Nivel poblacional (ecología evolutiva): estudio de la relación entre norma de reacción y éxito reproductivo de los genotipos frente a variabilidad ambiental.
3. Nivel de especie (ecología clásica): evaluación del papel de la plasticidad en los patrones de distribución y amplitud ecológica.

Asimismo, la plasticidad puede fortalecerse mediante componentes estocásticos que generan heterogeneidad fenotípica dentro de las poblaciones. La variación genética intraespecífica puede originar ecotipos adaptados a microhábitats particulares, mecanismo especialmente relevante en plantas, cuya movilidad limitada impide la migración activa hacia ambientes más favorables.

2.7 MECANISMOS DE ADAPTACIÓN EN PLANTAS

Los mecanismos de adaptación vegetal comprenden procesos estructurales y funcionales que permiten a las plantas ajustarse a la heterogeneidad ambiental mediante modificaciones fenotípicas reguladas por la interacción entre factores genéticos y condiciones externas.

2.7.1 RESPUESTA AL ENTORNO

La adaptación se manifiesta como la capacidad de las plantas para modificar su morfología y fisiología en función de las condiciones ambientales. Por ejemplo, en suelos con baja disponibilidad hídrica pueden desarrollar sistemas radicales más profundos o extensos, mientras que en ambientes con limitada radiación lumínica pueden incrementar el área foliar para optimizar la captación de luz. Estas respuestas permiten mantener el balance hídrico, la eficiencia fotosintética y el rendimiento reproductivo.

2.7.2 INTERACCIÓN GENOTIPO–AMBIENTE ($G \times E$)

El desarrollo fenotípico resulta de la interacción entre el genotipo y el ambiente. Si bien la información genética establece un rango potencial de respuestas, es el entorno el que modula la activación diferencial de vías de desarrollo, produciendo un fenotipo específico (estructura, tamaño, coloración, arquitectura radical y foliar, eficiencia en el uso del agua, entre otros rasgos).

La variación en la magnitud y dirección de estas respuestas entre distintos genotipos se denomina interacción genotipo–ambiente ($G \times E$), fenómeno clave para comprender la

diversidad intraespecífica y la capacidad adaptativa de las poblaciones.

2.7.3 VENTAJA EVOLUTIVA

La plasticidad fenotípica adaptativa puede ser favorecida por la selección natural cuando incrementa la aptitud biológica en ambientes variables. Esta capacidad amplía el rango ecológico potencial de las especies, facilita la colonización de nuevos hábitats y contribuye a la persistencia frente a escenarios de cambio ambiental, incluido el cambio climático.

2.7.4 RELEVANCIA EN ORGANISMOS SÉSILES

Dado que las plantas son organismos sésiles, su supervivencia depende fundamentalmente de ajustes locales más que de desplazamientos. En este contexto, la plasticidad fenotípica constituye un mecanismo compensatorio esencial frente a fluctuaciones ambientales espaciales y temporales.

2.7.5 IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y AGRÍCOLA

La comprensión de la plasticidad fenotípica es fundamental para predecir patrones de distribución vegetal y dinámicas comunitarias. En el ámbito agrícola, permite seleccionar y desarrollar cultivares con mayor flexibilidad fisiológica y estabilidad productiva, optimizando el rendimiento bajo condiciones ambientales variables.

2.8 DISCUSIÓN

Los resultados permiten ampliar la concepción darwiniana clásica de supervivencia, entendida como éxito reproductivo diferencial, integrándola en un marco de complejidad biológica. En este contexto, la dinámica evolutiva puede interpretarse como la interacción de tres funciones fundamentales: (i) estabilidad estructural, asociada a configuraciones atómicas y moleculares persistentes; (ii) sistemas dinámicos abiertos con flujo continuo de energía; y (iii) generación de novedad, entendida como exploración de nuevas configuraciones funcionales. Esta última se vincula con la denominada “ley del incremento de la información funcional”, que postula una tendencia al aumento de complejidad tanto en sistemas vivos como no vivos a lo largo del tiempo geológico.

Génesis, ontogénesis y formación de especies

En respuesta a la pregunta sobre cómo la génesis y la ontogénesis impulsan la integración y selección de especies en asociaciones vegetales, los hallazgos indican que la formación de especies resulta de la interacción entre procesos ontogenéticos (desarrollo, diferenciación,

regulación génica y epigenética) y procesos filogenéticos (mutación, variación heredable, selección natural y coevolución). La teoría celular, la genética y la epigenética sustentan este ensamblaje biológico, mientras que la teoría de la complejidad explica cómo redes moleculares y hormonales generan propiedades emergentes en organismos y comunidades forestales.

Mecanismos de diversidad en el tiempo geológico

Respecto a los mecanismos que rigen la diversidad a escala geológica, se distinguen dos niveles complementarios:

1. Microevolución, asociada a cambios genéticos en poblaciones a corto plazo.
2. Macroevolución, relacionada con procesos de especiación y diversificación de linajes a lo largo de millones de años.

Factores ecológicos como clima, fuego, disponibilidad hídrica, luz y competencia han modelado estos procesos, junto con migraciones, refugios biogeográficos y adaptaciones progresivas o extinciones.

Coevolución planta–animal

La interacción planta–animal se interpreta como un proceso coevolutivo, frecuentemente mutualista y especializado, en el que ajustes morfológicos y conductuales optimizan la transferencia de polen y la dispersión de semillas. Adaptaciones florales —forma, color, néctar y simetría— se ajustan a la anatomía y comportamiento de los polinizadores, generando relaciones de interdependencia funcional. Este proceso incrementa la eficacia reproductiva y contribuye a la diversificación taxonómica.

Plasticidad y mecanismos ontogénicos

Desde la perspectiva de la complejidad, la plasticidad fenotípica constituye un mecanismo ontogénico central que permite variaciones en la expresión génica sin modificar la secuencia de ADN. Cambios en la regulación transcripcional, ajustes hormonales y modificaciones metabólicas posibilitan respuestas rápidas frente a perturbaciones ambientales. Estos mecanismos favorecen la adaptación inmediata y pueden ser objeto de selección natural.

Ensamblaje de especies en ecosistemas forestales

El ensamblaje de individuos y especies en ecosistemas forestales responde a procesos dinámicos que incluyen:

- sucesión ecológica y competencia por recursos;
- filtros ambientales (clima, suelo, topografía);
- perturbaciones naturales o antrópicas;
- interacciones bióticas (redes tróficas, mutualismos, dispersión de semillas);

- organización estructural en estratos verticales y horizontales.

Estos factores determinan la composición, estructura y funcionalidad de las comunidades, generando nichos que permiten la coexistencia mediante partición de recursos.

Robustez biológica y estabilidad funcional

La robustez biológica describe la capacidad de mantener la funcionalidad y estabilidad fenotípica frente a perturbaciones genéticas o ambientales. Incluye:

- robustez mutacional, mediada por redes amortiguadoras;
- robustez ambiental, asociada a procesos de canalización;
- robustez funcional, que preserva la homeostasis fisiológica.

Estos mecanismos permiten la acumulación de variación genética críptica y facilitan adaptaciones futuras.

Implicancias para la biología forestal

Desde un enfoque de complejidad, la biología forestal integra niveles que abarcan desde la regulación molecular hasta la dinámica ecosistémica. La comprensión de estos procesos es esencial para la conservación, el manejo sostenible y la mejora genética, así como para valorar los servicios ecosistémicos que proveen los bosques.

En conjunto, la discusión confirma que la biodiversidad actual es el resultado de interacciones multiescalares entre génesis, ontogénesis, filogénesis y procesos ecológicos, en un sistema dinámico donde estabilidad, energía y novedad actúan como fuerzas estructurantes de la evolución.

3. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos permiten afirmar que la problemática abordada en esta investigación presenta una relación directa y consistente entre los factores analizados y las variables de estudio, cumpliéndose el objetivo general planteado. El análisis integral evidencia que los fenómenos examinados no ocurren de manera aislada, sino que responden a una interacción compleja de procesos estructurales, funcionales y contextuales previamente definidos en las preguntas de investigación.

En relación con los objetivos específicos, se constató que cada uno de los componentes estudiados contribuye significativamente a la comprensión del fenómeno central. Las subpreguntas permitieron desagregar el problema en dimensiones analíticas concretas, facilitando la identificación de patrones, regularidades y posibles mecanismos explicativos. Esta aproximación sistemática fortaleció la validez interna del estudio y aseguró coherencia metodológica entre planteamiento, análisis e interpretación.

Asimismo, los hallazgos confirman que las variables consideradas presentan comportamientos diferenciados según el contexto evaluado, lo que evidencia la importancia de incorporar enfoques multidimensionales en investigaciones futuras. La consistencia entre los resultados empíricos y el marco teórico respalda las hipótesis implícitas derivadas de las preguntas de investigación.

Desde una perspectiva aplicada, los resultados aportan fundamentos sólidos para la toma de decisiones en el ámbito correspondiente, ya que permiten anticipar escenarios, optimizar estrategias y orientar intervenciones con base en evidencia científica. De igual forma, se identifican líneas de investigación complementarias que podrían ampliar la comprensión del fenómeno y profundizar en aspectos no explorados exhaustivamente en el presente estudio.

REFERENCIAS

- Andersson, S., & Shaw, R. G. (1994). Phenotypic plasticity in *Crepis tectorum* (Asteraceae): Genetic correlations across light regimens. *Heredity*, 72, 113–125. <https://doi.org/10.1038/hdy.1994.17>
- Antonovics, J. (1971). Heavy metal tolerance in plants. *Advances in Ecological Research*, 7, 1–85. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60232-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60232-0)
- Arce, R. (2025). Los prefijos bio y eco y su relación con las ciencias forestales. *Revista Forestal del Perú*, 40(19), 4–19. <https://doi.org/10.21704/rfp.v40i1.1278>
- Baskauf, C. J., & Eickmeier, W. G. (1994). Comparative ecophysiology of a rare and a widespread species of Echinacea (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 81, 958–964.
- Bennington, C. C., & McGraw, J. B. (1995). Natural selection and ecotypic differentiation in *Impatiens pallida*. *Ecological Monographs*, 65, 303–323.
- Bennington, C. C., Fetcher, N., Vavrel, M., Shaver, G. R., Cummings, K. J., & McGraw, J. B. (2012). Home site advantage in two long-lived arctic plant species: results from two 30-year reciprocal transplant studies. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01984.x>
- Black-Samuelsson, S., & Andersson, S. (1997). Reaction norm variation between and within populations of two rare plant species, *Vicia pisiformis* and *V. dumetorum* (Fabaceae). *Heredity*, 79, 268–276. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6882120>
- Bradshaw, A. D., & Hardwick, K. (1989). Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 137–155. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02099.x>
- Castro Sáez, B. (2011). Aportes de Niklas Luhmann a la teoría de la complejidad. *Polis*, (29). <http://journals.openedition.org/polis/2017>
- Chapin, F. S. (1991). Integrated responses of plants to stress. *Bioscience*, 41, 29–36. <https://doi.org/10.2307/1311538>
- Chapin, F. S., & Chapin, M. C. (1981). Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology*, 62, 1000–1009.
- Cipollini, D. F., & Schultz, J. C. (1999). Exploring cost constraints on stem elongation in plants using phenotypic manipulation. *American Naturalist*, 153, 236–242. <https://doi.org/10.1086/303164>
- Cordell, S., Goldstein, G., Mueller-Dombois, D., Webb, D., & Vitousek, P. M. (1998). Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: The role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 113, 188–196. <https://doi.org/10.1007/s004420050367>
- Crawley, M. J. (1997). Life history and environment. En M. J. Crawley (Ed.), *Plant ecology* (pp. 73–131). Blackwell.
- De Jong, G. (1995). Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *American Naturalist*, 145, 493–512.

REFERENCIAS

- Dieguez, A. (2003). ¿Qué es la Epistemología Evolucionista? Teleskop. Ciencia en perspectiva filosófica. https://www.researchgate.net/publication/228648400_Qué_es_la_Epistemología_Evolucionista
- Dudley, S. A., & Schmitt, J. (1996). Testing the adaptive plasticity hypothesis: Density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist*, 147, 445–465. <https://doi.org/10.1086/285863>
- Futuyma, D. J., & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 19, 207–233.
- Galen, C., Shore, J. S., & Deyoe, H. (1991). Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: Genetic structure, quantitative variation, and local adaptation. *Evolution*, 45, 1218–1228.
- Gavrilets, S., & Scheiner, S. M. (1993). The genetics of phenotypic plasticity. V. Evolution of reaction norm shape. *Journal of Evolutionary Biology*, 6, 31–48.
- Gianoli, E. (2001). Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 162, 1247–1252.
- Gianoli, E. (2003). Phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) to physical support availability in sun and shade. *Plant Ecology*, 165, 21–26.
- Gianoli, E. (2004a). Plasticidad Fenotípica Adaptativa en Plantas. En *Fisiología Ecológica en Plantas* (pp. 13–25). Universidad de Concepción. <http://www2.udec.cl/~egianoli/04gianolifisioeco.pdf>
- Gianoli, E. (2004b). Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2827>
- Gomulkiewicz, R., & Kirkpatrick, M. (1992). Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution*, 46, 390–411.
- Grace, J. (1997). Plant water relations. En M. J. Crawley (Ed.), *Plant ecology*. Blackwell.
- Hutchings, M. J., & De Kroon, H. (1994). Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159–238.
- Jaune, L. A. (2013). Contenido y conocimiento animal en la epistemología naturalizada de Fre Dretske (Tesis de pregrado, Universidad de las Islas Baleares).
- Larcher, J., Wagner, G., Neuner, M., Méndez, M., Jiménez, M. S., & Morales, D. (1991). Thermal limits of photosynthetic function and viability of leaves of *Persea indica* and *Persea americana*. *Acta Oecologica*, 12, 529–541.
- Li, B., Suzuki, J., & Hara, T. (1998). Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 115, 293–301.
- Linhart, Y. B., & Grant, M. C. (1996). Significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 237–277. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.237>

- Luhmann, N. (1998). Complejidad y modernidad: De la unidad a la diferencia. Editorial Trotta.
- MacDonald, S. E., & Chinnappa, C. C. (1989). Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex. *American Journal of Botany*, 76, 1627–1637.
- Marcelo, G. F. (2014). Biología del comportamiento- 090- desarrollo individual. análisis de la ontogenia del comportamiento. Facultad de Psicología, Universidad de Buenos Aires.
- Masis, I. K. (2023). La Epistemología evolucionista y el conocimiento según Platón. Escuela de Filosofía, Universidad de Costa Rica.
- Nilsson, T. (1995). Phenotypic plasticity in *Saxifraga osloensis*: Comparisons among populations. *Acta Botanica Neerlandica*, 44, 453–467.
- Novak, S. J., Mack, R. N., & Soltis, D. E. (1991). Genetic variation in *Bromus tectorum* (Poaceae): Population differentiation in its North American range. *American Journal of Botany*, 78, 1150–1161.
- Peres, D. G. (1993). Historia y Epistemología de las Ciencias. Contribucion de la historia y de la filosofía de las ciencias al desarrollo de un modelo de enseñanza-aprendizaje como investigación. Universidad de Valencia.
- Pigliucci, M. (1996). How organisms respond to environmental changes: From phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 168–173.
- Pigliucci, M., Whitton, J., & Schlichting, C. D. (1995). Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology*, 8, 421–438.
- Ravanal, M. E., Quintanilla, G. M., & Labarrere, S. A. (s.f.). Concepciones epistemológicas del profesorado de biología en ejercicio sobre la enseñanza de la biología. Universidad Central Santa Isabel.
- Sala, A., & Nowak, R. S. (1997). Ecophysiological responses of three riparian graminoids to changes in the soil water table. *International Journal of Plant Sciences*, 158, 835–843.
- Scheiner, S. M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 24, 35–68.
- Scheiner, S. M. (1998). The genetics of phenotypic plasticity. VII. Evolution in a spatially-structured environment. *Journal of Evolutionary Biology*, 11, 303–320.
- Scheiner, S. M., & Callahan, H. S. (1999). Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution*, 53, 1704–1713.
- Scheiner, S. M., & Lyman, R. F. (1991). The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 4, 23–50.
- Scheiner, S. M., & Yampolsky, L. Y. (1998). The evolution of *Daphnia pulex* in a temporally varying environment. *Genetical Research*, 72, 25–37.
- Schlichting, C. D., & Pigliucci, M. (1995). Lost in phenotypic space: Environment-dependent morphology in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 156, 542–546.

REFERENCIAS

- Schlichting, C. D., & Pigliucci, M. (1998). Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sinauer Associates.
- Schmalhausen, I. I. (1949). Factors of evolution: The theory of stabilizing selection. Blakiston.
- Schmitt, J., Dudley, S. A., & Pigliucci, M. (1999). Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: Phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *American Naturalist*, 154, S43–S54.
- Schmitt, J., McCormac, A. C., & Smith, H. (1995). A test of the adaptive plasticity hypothesis using transgenic and mutant plants disabled in phytochrome-mediated elongation responses to neighbors. *American Naturalist*, 146, 937–953.
- Schweitzer, J. A., & Larson, K. C. (1999). Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 126, 15–23.
- Sultan, S. E. (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, 44, 363–383.
- Sultan, S. E. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 82, 328–343.
- Sultan, S. E., & Bazzaz, F. A. (1993a). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution*, 47, 1009–1031.
- Sultan, S. E., & Bazzaz, F. A. (1993c). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution*, 47, 1050–1071.
- Thompson, J. D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 246–249. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90070-E](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90070-E)
- Tucic, B., Tomi, V., Avramov, S., & Pemac, D. (1998). Testing the adaptive plasticity of *Iris pumila* leaf traits to natural light conditions using phenotypic selection analysis. *Acta Oecologica*, 19, 473–481.
- Tufto, J. (2000). The evolution of plasticity and nonplastic spatial and temporal adaptations in the presence of imperfect environmental cues. *American Naturalist*, 156, 121–130. <https://doi.org/10.1086/303381>
- Van Tienderen, P. H. (1991). Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, 45, 1317–1331.
- Van Tienderen, P. H. (1997). Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution*, 51, 1372–1380.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D., & Van Tienderen, P. H. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: Consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 212–217. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89061-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89061-8)
- Weber, E., & Schmid, B. (1998). Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany*, 85, 1110–1121.