



Historia evolutiva de las coníferas

Apellidos, nombre	Ferriol Molina, María ¹ (mafermo@upvnet.upv.es)
Departamento	¹ Dpto. Ecosistemas Agroforestales
Centro	Universitat Politècnica de València



1 Resumen de las ideas clave

Los coniferópsidos, comúnmente llamadas coníferas, constituyen el clado más diverso dentro de las gimnospermas, o plantas con semillas desnudas. Surgieron hace unos 300 millones de años, cuando en la Tierra existía un único supercontinente, llamado Pangea. En el Mesozoico, durante el cual el Pangea se fue dividiendo en dos partes, una al norte (Laurasia) y otra al sur (Gondwana), las coníferas tuvieron su apogeo. Hace unos 150 millones de años, surgieron las angiospermas, que fueron diversificándose y dominando los hábitats terrestres más favorables en una época de calentamiento global. A partir de ese momento, comenzó el declive de las coníferas. Miles de especies se extinguieron y la mayoría de las que han perdurado hasta la actualidad han visto su área de distribución reducida, sobre todo en el hemisferio sur.

2 Introducción

Las gimnospermas surgieron hace unos 319 millones de años. Son los espermatófitos más primitivos que existen en la actualidad. Poseen semillas desnudas y carecen de flores y frutos verdaderos, a diferencia de las angiospermas, que aparecieron más tarde, hace unos 150 millones de años. Las gimnospermas incluyen los clados de los cicadópsidos, los gnetópsidos, los ginkgópsidos, y los coniferópsidos, llamados comúnmente coníferas.

Todas las coníferas que han persistido hasta la actualidad son leñosas, la mayoría arbóreas y con crecimiento monopódico. Las hojas son todas simples, de forma acicular, acintada o escamosa, y suelen ser perennes y presentar adaptaciones a la sequía y a la herbivoría. El carácter común a todas ellas es la presencia de conos unisexuales, que en el caso femenino son estructuras compuestas portadoras de los primordios seminales.

Desde el punto de vista ecológico, son plantas terrestres generalmente heliófilas e incapaces de germinar en la sombra. Debido a la mayor capacidad competitiva de las angiospermas, la mayoría de las coníferas ha sido relegada a áreas con factores ecológicos muy limitantes, como el frío boreal, la sequía, o suelos desfavorables (arenosos, pobres en nutrientes, o tóxicos).

En el presente artículo docente, se muestra la historia evolutiva de las coníferas desde su aparición, hace unos 300 millones de años, la cual ayuda a entender la poca riqueza en especies que existe en la actualidad, así como su distribución biogeográfica.

3 Objetivos

Una vez que el alumno se lea con detenimiento este documento, será capaz de:

- Exponer las fases evolutivas de las coníferas, especialmente su aparición, apogeo y declive.
- Explicar los factores que han modelado la historia evolutiva de las coníferas.
- Describir las áreas de distribución de las familias de coníferas existentes.

4 Desarrollo

Las coníferas forman un grupo monofilético, al tener un mismo antepasado común.

En la actualidad, las coníferas poseen de 6 a 8 familias: Araucariaceae, Cupressaceae (parece haber consenso en que esta familia incluye la anteriormente considerada Taxodiaceae), Podocarpaceae, Phyllocladaceae (incluida en Podocarpaceae según autores) Taxaceae, Cephalotaxaceae (incluida en Taxaceae según autores), Pinaceae y Sciadopityaceae. La totalidad de estas familias comprenden entre 53 y 71 géneros, y entre 546 y 670 especies, que no están igualmente distribuidos entre las familias. Las familias más diversas son Pinaceae (aprox. 231 especies), seguida de Podocarpaceae (175 a 190 especies) y Cupressaceae (aprox. 135 especies). En el otro extremo, la familia Sciadopityaceae incluye una única especie, *Sciadopitys verticillata*. Al igual que *Sciadopitys*, hay muchos géneros monotípicos, con una única especie, siendo los géneros *Pinus*, *Podocarpus* y *Juniperus* los más grandes.

La existencia de esta gran cantidad de familias y géneros con una única especie o con muy pocas indica una larga historia evolutiva del grupo de las coníferas, con una primera etapa de diversificación y una posterior de declive, caracterizada por extinciones en masa, quedando en muchos géneros una única especie superviviente (Figura 1).

4.1 Aparición y diversificación de las coníferas

Las coníferas surgieron hace unos 319 millones de años. Las primeras familias de coníferas se extinguieron al final de la era Paleozoica, en el periodo Pérmico, hace unos 245 millones de años. En la era Paleozoica, existía un único supercontinente formado por todas las tierras emergidas unidas, llamado Pangea, por lo que las primeras familias de coníferas eran virtualmente cosmopolitas. De esta época data el orden Cordaitales, representado por árboles de hasta 30 metros de altura y hojas acintadas muy grandes, de hasta un metro de longitud y nerviación paralela. Tenían las estructuras reproductivas femeninas y masculinas separadas. En los conos femeninos la bráctea seminífera era en realidad una ramificación lateral con hojas escamosas y una bráctea apical fértil portadora de los primordios seminales (Figura 2).

La única familia que consiguió sobrevivir a la extinción masiva del Pérmico y llegar hasta el periodo Jurásico de la era Mesozoica, hace 200 millones de años, fue Voltziaceae. Esta familia constaba de especies con hojas lanceoladas y muy nerviadas. Los conos femeninos eran ya compuestos y compactos, más similares a los de las coníferas actuales (Figura 3). En esta época el supercontinente Pangea había comenzado a desgajarse en dos partes: una gran parte llamada Laurasia quedó al Norte, y otra llamada Gondwana quedó al sur. Por aquel entonces habían comenzado a surgir nuevas familias, derivadas de la cosmopolita Voltziaceae y de otras familias del Paleozoico ya desaparecidas. La tectónica de placas provocó que estas nuevas familias quedaran divididas muy tempranamente en dos clados, uno distribuido en Laurasia y otro en Gondwana. Entre las nuevas familias que evolucionaron a partir de familias extintas del Paleozoico se encuentran dos que han persistido hasta hoy, Podocarpaceae y Araucariaceae, que son las familias más primitivas de todas las coníferas existentes. Ambas se localizan en la actualidad en el hemisferio sur aunque se han encontrado fósiles por todo el mundo, lo que indica que antiguamente estaban distribuidas por todo el Pangea y se extinguieron posteriormente en Laurasia. El resto de las familias que conocemos en la actualidad evolucionaron a partir de Voltziaceae, que poseía muchos

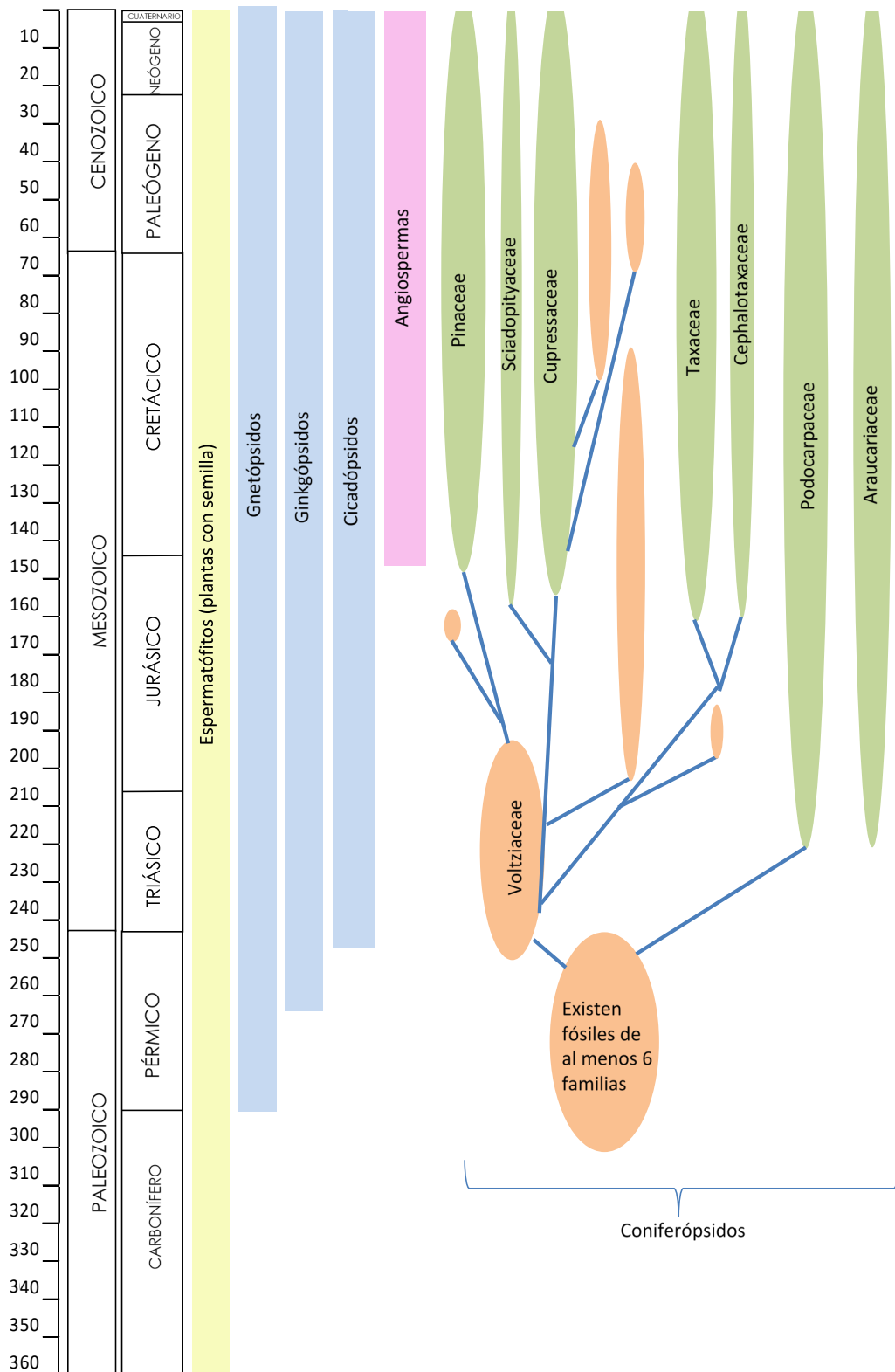


Figura 1. Evolución de las coníferas. A la izquierda se indican con barras la aparición de las plantas con semillas (amarillo), otros grupos de gimnospermas (azul) y las angiospermas (rosa). En los coniferópsidos, la anchura de la barra de las familias indica la diversidad en especies. En naranja, familias extinguidas, en verde, familias que han sobrevivido hasta la actualidad.

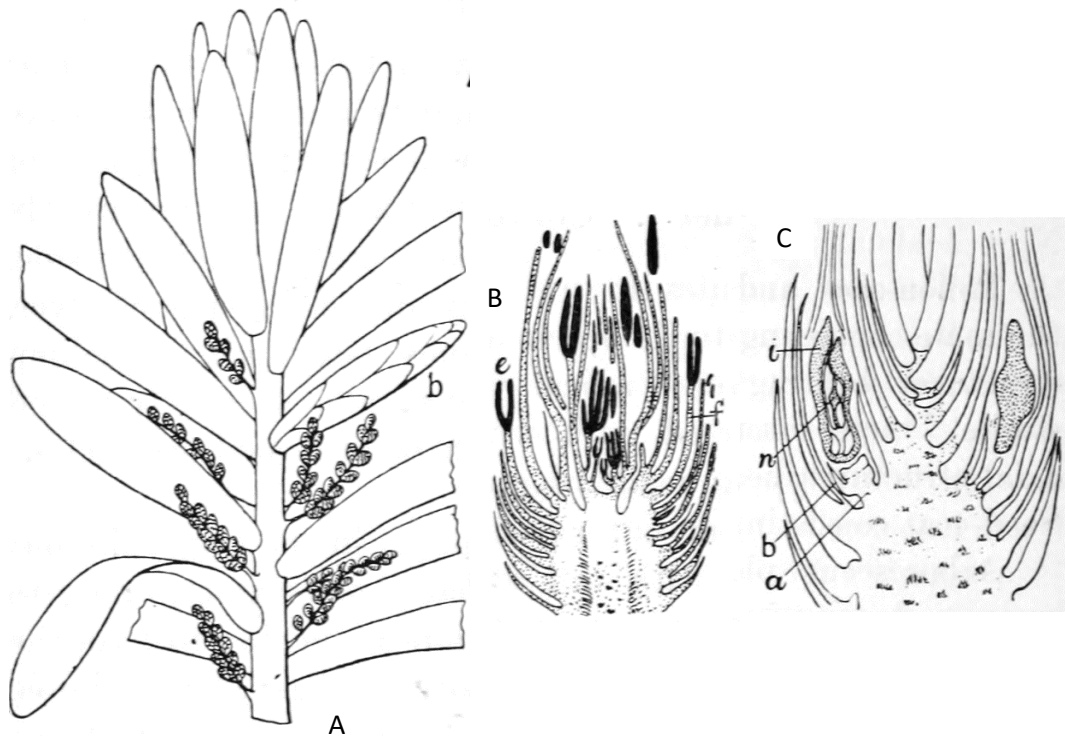


Figura 2. Cordaitales. A. Rama con hojas alargadas, con un brote lateral (b) y conos. B. Sección longitudinal de un cono masculino mostrando brácteas y sacos polínicos (en negro). C. Sección longitudinal de un cono femenino mostrando las brácteas. En la axila de dos de ellas hay dos brotes con primordios seminales: a. Eje del brote. b. Bracteola lateral. i: tegumento del primordio seminal. n. Nucela. Dibujos de A.B. Rendle (*The classification of flowering plants*), con licencia CC-BY 2.0.

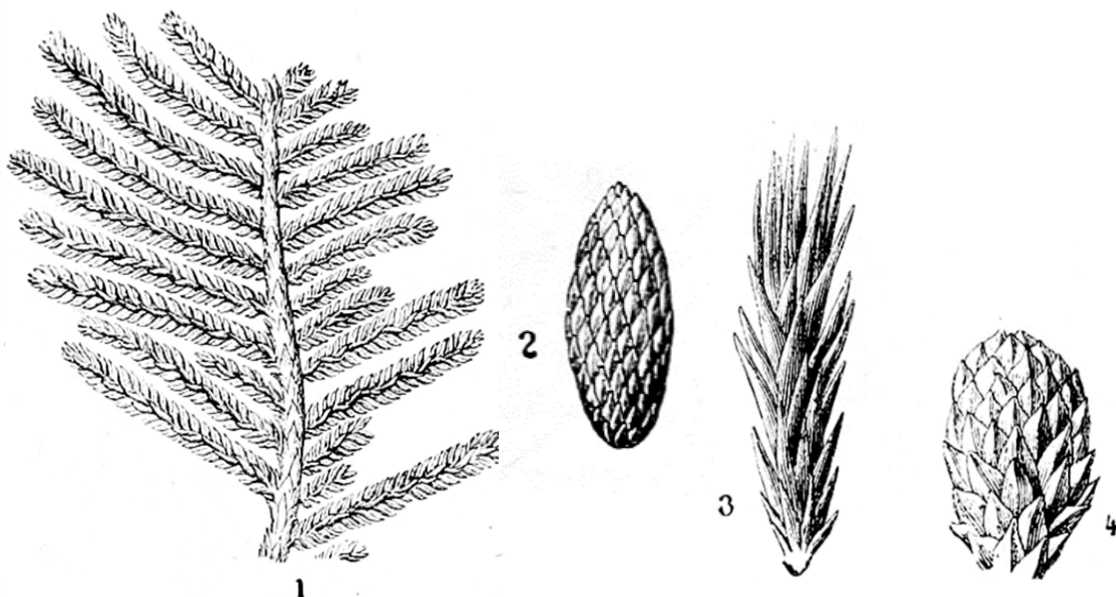


Figura 3. Voltziaceae (género *Walchia*). 1. Rama de *Walchia piniformis*. 2. Cono femenino de *Walchia piniformis*. 3. Rama de *Ulmannia frumentaria*. 4. Piña de *Ulmannia frumentaria*. Dibujos de G. Marqués de Saporta y K. C. Vogt (*Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen*), con licencia CC-BY 2.0.



géneros con conos relativamente modernos. Mientras que Cupressaceae es cosmopolita, apareciendo tanto en el norte como en el sur, Pinaceae, Taxaceae y Sciadopityaceae estuvieron más restringidas a Laurasia, localizándose actualmente en el hemisferio norte.

Esta radiación y diversificación de las coníferas alcanzó su apogeo en el Jurásico, con hasta 20.000 especies y 11 familias en este periodo. Había especies leñosas arbóreas y arbustivas, especies semisuculentas capaces de vivir en medios salinos, e incluso una especie ruderal herbácea. Durante todo el Mesozoico, las coníferas estaban muy ampliamente distribuidas. Convivieron con plantas más primitivas sin semillas, como helechos, equisetos y licopodios, así como con otras gimnospermas, como cícadas y ginkgópoides.

4.2 Declive de las coníferas

Las angiospermas son plantas que, a diferencia de las gimnospermas, poseen flores y frutos verdaderos. Surgieron hace relativamente poco, hace unos 150 millones de años, y se diversificaron en el Cretácico, hace 125 a 120 millones de años. Eran especies con mayor capacidad competitiva frente a las gimnospermas, capaces de germinar a la sombra. Además, hubo al final del Cretácico un calentamiento global, provocando la aparición de climas más tropicales, que favorecieron a las angiospermas. Su competencia provocó el declive de las gimnospermas, incluyendo las coníferas. Hubo extinciones de miles de especies. El registro fósil muestra que al menos 12 familias, con caracteres muy diversos y distintos de los de las coníferas que han perdurado hasta hoy, se extinguieron. El orden Voltziales, que incluye la familia Voltziaceae, desapareció por completo.

Hace 35 millones de años, al final de la época Eoceno y principios del Oligoceno de la era Cenozoica, se habían extinguido todas las familias salvo las que han perdurado hasta la actualidad, y desde entonces se han ido extinguiendo especies de manera paulatina. Las glaciaciones recientes que comenzaron hace un millón de años y acabaron hace unos 10000 años provocaron las últimas grandes extinciones de coníferas. Por ejemplo, los géneros *Sequoia*, *Sequoiadendron* y *Taxodium* eran muy abundantes en Europa, pero no pudieron sobrevivir al frío de las glaciaciones en nuestro continente. Además, debido a la mayor competencia de las angiospermas en la mayoría de los climas favorables, los taxones que han sobrevivido han ido reduciendo su área de distribución.

Actualmente, los géneros de coníferas presentes en el hemisferio norte (Laurasia) están por lo general ampliamente distribuidos debido a la continuidad de las tierras emergidas. Sin embargo, existen pocas especies y éstas suelen ser vicariantes, apareciendo unas especies en Norteamérica y especies hermanas, procedentes del mismo ancestro, en Eurasia. Lo contrario ocurre en el hemisferio sur (Gondwana), en el que fragmentos más pequeños de tierra emergida se fueron separando gradualmente entre los distintos mares y océanos. Esto provocó la aparición de poblaciones disyuntas, que o bien se extinguieron o bien evolucionaron en especies distintas. En el hemisferio sur, muchas especies son en la actualidad relicticas, y se desarrollan en zonas pequeñas y aisladas, a menudo con topografías abruptas. Es asimismo el hemisferio sur el que contiene la mayor parte de los centros de diversidad de coníferas (sur de Chile, Nueva Zelanda, Tasmania, Nueva Caledonia, islas Fiji, costa sureste de Australia, Nueva Guinea y Borneo) respecto al hemisferio norte (Japón, costa noroeste del Pacífico, California, Guatemala y sur de México, Filipinas y Taiwan) (Figura 4).

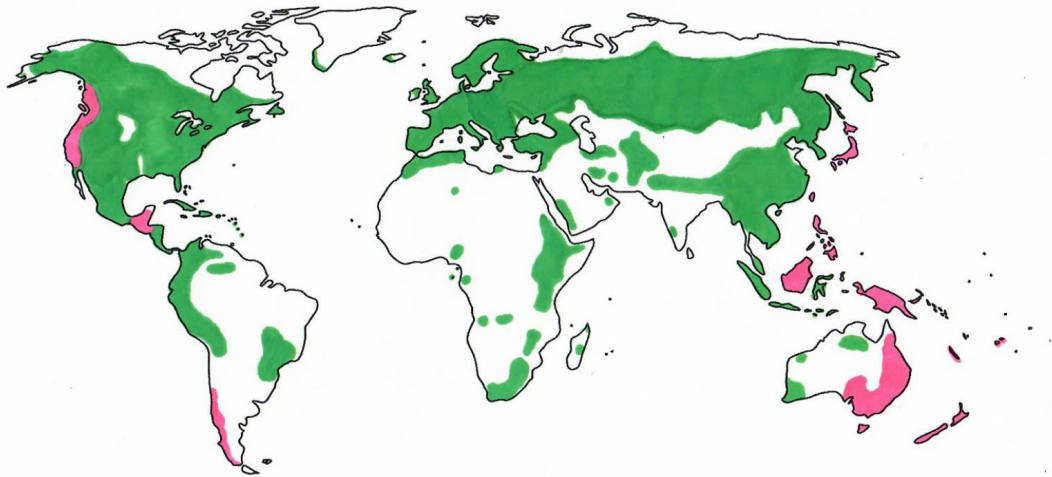


Figura 4. Distribución de las coníferas en el planeta. En rojo, se muestran las áreas con gran diversidad de coníferas.

5 Cierre

Las coníferas han evolucionado desde hace aproximadamente 300 millones de años. Los tres grandes factores que han modelado la evolución de las coníferas a lo largo de este tiempo han sido los grandes cambios climáticos, la aparición de las angiospermas y la deriva continental. Los dos primeros provocaron que, tras su apogeo en el Mesozoico, las coníferas fueran en declive, sufriendo extinciones y reducciones de su área de distribución. Actualmente hay muchas especies relicticas, tanto desde el punto de vista taxonómico -han sobrevivido cuando muchas especies emparentadas se han extinguido- como desde el punto de vista biogeográfico -antiguamente ocupaban un área mucho más extensa que la actual-. Por su parte, la deriva continental ha provocado que la mayor parte de las familias se distribuyen o bien en el hemisferio norte (Laurasia) o bien en el hemisferio sur (Gondwana). Dentro de estas dos regiones, la presencia y diversidad de coníferas están asociadas a la separación de los fragmentos de tierras emergidas, el aislamiento, el clima y la topografía.

6 Bibliografía

6.1 Libros:

Farjon, A. "A natural history of conifers", Timber Press, Portland, London, 2008.

Izco, J. (Coord.). "Botánica". 2ª edición. McGraw Hill-Interamericana, Madrid, 2010.

Neale, D.B., Wheeler, N.C. "The conifers: Genomes, variation and evolution". Springer Nature, 2019.



6.2 Revistas:

Condamine, F.L., Silvestro, D., Koppelhus, E.B., Antonelli, A. The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117: 28867-28875, 2020