

## LA CLASIFICACIÓN DE LAS PLANTAS CON FLOR

Dr. D. Juan Antonio Devesa, Catedrático de Botánica de la Universidad de Córdoba

Uno de los retos más importantes con los que se enfrentan los seres vivos es conocer el mundo que les rodea. Un buen conocimiento del medio, de sus características y recursos, es imprescindible para garantizar el mínimo de posibilidades que hagan posible la supervivencia. Esta premisa es válida también en el caso del hombre pero, a diferencia de los animales, su mayor inteligencia le confiere unas potencialidades muy superiores; una aprehensión mayor y su extraordinaria capacidad de análisis, le facultan para poder clasificar y organizar cuantas cosas y hechos existen o suceden a su alrededor.

Desde sus orígenes, el hombre ha tratado de comprender el mundo que le rodea, y la asimilación de conocimientos y su transmisión durante generaciones, han propiciado la evolución cultural que le ha convertido en la especie dominante.

Hace más de un millón de años que el hombre emplea útiles en su propio beneficio. Nos consta, por la facilidad de su conservación, que el hombre tallaba determinados tipos de piedra para obtener rascadores, lascas, hachas de mano y puntas de flecha, y la elección del material más adecuado para ello necesariamente hubo de pasar por un buen conocimiento de su naturaleza, por una clasificación de los materiales disponibles. Pero no solo era importante un conocimiento básico sobre la naturaleza de las rocas, con las que hacía algunos de sus útiles. Nuestros antepasados debían conocer perfectamente los animales con los que competían y de los que se alimentaba y, desde luego, el mundo de los vegetales, ya que éstos le proporcionaban frutos y semillas para alimento, madera para sus venablos y flechas, soporte para sus palafitos, hojas para las techumbres y todo un sinfín de elementos de los que todavía hoy día hacen uso algunos pueblos que sobreviven casi en el estadio de cazadores-recolectores. Para que ello fuera posible, sin duda, fue necesario un previo y largo período de observación y acumulación de conocimientos, su sistematización y clasificación.

Es precisamente de la clasificación de las plantas, especialmente de aquellas que tienen flores, de lo que nos vamos a ocupar seguidamente salvando, desde luego, los antecedentes prehistóricos, que se pierden en el tiempo, y que sin duda debieron responder a criterios utilitaristas, eminentemente prácticos, enfocados hacia aspectos esenciales para la supervivencia. No cabe la menor duda que nuestros antepasados debieron distinguir bien los vegetales comestibles de los que no lo eran, los que eran tóxicos, los de madera dura o flexible (según necesidades), los más aptos para el fuego, los que tenían propiedades tintóreas, etc., y más recientemente, hace unos 12.000 años, aquellos más aptos para ser cultivados en su propio beneficio.

### I. LA ESENCIA DE TODA CLASIFICACIÓN

De acuerdo con el Diccionario de la Real Academia, clasificar es “*dividir un conjunto de cosas en clases o grupos*”, y también “*asignar una cosa a una clase o grupo*”, en definitiva, ordenar lo que vemos para su mejor comprensión.

Una biblioteca es el mejor ejemplo de la utilidad de una clasificación. Si los libros se almacenaran al azar, sin regla alguna, su utilidad sería muy limitada, mucho menor cuantos más volúmenes existieran. Si los libros se agruparan por tipo de encuadernación, o por el color de su cubierta, por su tamaño o fecha de publicación, difícilmente podríamos encontrar lo que necesitamos en un momento determinado; una clasificación de este tipo es muy *artificial* y proporciona poca información de los grupos establecidos, nos ayuda muy poco a comprender el contenido de la biblioteca. De manera semejante, poca información obtendríamos de una clasificación de los vegetales que atendiese a características muy superficiales, como su tamaño o el color de las flores, ya que el sentido común nos dice que poco tiene que ver una palmera y una encina aunque tengan ambas gran desarrollo, o un jaramago y una rosa aunque ambas puedan presentar flores de color amarillo.

Para establecer una clasificación de utilidad hace falta, en primer lugar, proceder escrupulosamente a la caracterización de las cosas o seres que queremos clasificar; en segundo lugar, definir los grupos y acotar sus características diferenciales y, en última instancia, efectuar la clasificación atendiendo a la finalidad perseguida. La dificultad de esta tarea en el caso de los seres vivos y de los vegetales en particular, está fuertemente condicionada por varios aspectos fundamentales: a) la extraordinaria diversidad existente, b) la consiguiente dificultad para delimitar los grupos objeto de estudio, c) la necesidad de su identificación mediante un nombre con validez universal y d) la conveniencia de que la clasificación jerarquizada que se elabore refleje las interrelaciones evolutivas entre los grupos.

#### a) *La diversidad*

En la actualidad, se han descrito alrededor de 1,7 millones de especies vivientes y unas 300.000 fósiles; de ellas, alrededor de 1.250.000 son artrópodos, y entre ellos son los insectos el grupo más numeroso. En lo concerniente a los vegetales, el número total de especies conocido se sitúa en alrededor de 350.000 y de ellas, las plantas vasculares, con alrededor de 250.000 (que algunos autores estiman mucho más elevado, por no haberse completado aún el inventario), constituyen el segundo gran grupo conocido, cuya diversidad se reparte muy desigualmente en el espacio. Se conocen zonas de la Tierra especialmente importantes en este sentido (los denominados *hot spots*), entre ellos el Chocó-Costa Rica, los Andes, las regiones atlánticas de Brasil, Himalaya oriental-Yunnan, Borneo e inmediaciones, Nueva Guinea e islas adyacentes, etc., zonas todas con ambientes de carácter tropical o subtropical y en las que a veces puede haber una concentración de plantas vasculares que supera las 5.000 especies por cada 10.000 km<sup>2</sup>. Fuera de estas regiones la riqueza florística es mucho menor pero, aun así, hay zonas también muy importantes, y la Región Mediterránea es una de ellas, donde habitan alrededor de 25.000 especies de plantas vasculares, de las que casi el 60% son endémicas.

Con todo, el número de especies descritas y con nombre asignado dista mucho de acercarse a la realidad. Las estimaciones sobre el número de especies vivas en la actualidad apuntan hacia valores cercanos a los 5 millones,

en los cálculos más modestos, y alrededor de unos 50 millones en los más optimistas. Un cálculo realista gira en torno a unos 20 millones, de lo que se infiere que en la actualidad es muy posible que apenas conozcamos sino el 10% de la biodiversidad, por lo que a lo largo de este siglo seguirán describiéndose gran número de especies, particularmente en los grupos menos conocidos, como los de insectos, nematodos y hongos, y también el de las plantas con flor, aunque no es menos cierto que antes de que sean descritos, muchos de ellos van a desaparecer.

A nadie se le escapa que la elaboración de una clasificación puede erigirse en una tarea dura, dependiendo de la diversidad y grado de conocimiento de cada grupo en particular.

#### b) *La delimitación de los grupos*

Dejando al margen el conocimiento incompleto de algunos grupos y la necesidad de explorar algunas zonas de la Tierra todavía mal conocidas, la delimitación de los seres de que tenemos constancia real pasa por el análisis exhaustivo de sus características. Si, por ejemplo, estamos ante un conjunto de plantas con flor que desconocemos, procederemos en un primer lugar a reunir los individuos según su parecido, atendiendo a sus caracteres más evidentes. Estudiaremos su hábito, su tamaño, la forma y disposición de las hojas, sus inflorescencias y flores, las características de sus frutos y semillas, etc. Cualquier carácter que analicemos y sea de utilidad para definirlos es un *carácter taxonómico*, y el grupo que delimitaremos en base a ello es un *taxon*. Táxones serán las *especies* que definamos, y las *subespecies*, *variedades* y *formas* que pudiéramos reconocer, así como aquellas otras categorías a las que las adscribiésemos en un sistema jerarquizado (especies reunidas en *géneros*, éstos en *familias*, etc.).

La delimitación de los grupos se hace sobre la base de información muy variada, que puede ser morfológica, anatómica, genética, reproductiva, filogenética o de cualquier otra índole, de donde se derivan las características esenciales que los van a definir. Esta labor *sistemática* (compilatoria de la información) es imprescindible para la *taxonómica* (delimitación de los táxones), y las dos son previas a una clasificación. Ambas, además, constituyen una tarea viva, inacabada, pues cada día se describen infinidad de nuevos táxones, fruto del estudio y aplicación de las técnicas más diversas, adecuadas a los distintos grupos de estudio.

c) *Una nomenclatura con validez universal*

Una planta tan popular como la amapola, que todo el mundo reconoce (aunque hay muchos tipos de ella), recibe en nuestra país denominaciones tan dispares en los diversos marcos geográficos (se la conoce también como papola, ababol, rosillas, etc.) que sería muy difícil entendernos y todos, sin embargo, una vez descritas las características de la planta, seguro que estaríamos de acuerdo en que nos referíamos a la misma. El problema, que ya puede presentarse a nivel local, se agravaría al cambiar de comunidad (gallarets, en catalán; mitxoleta, en euskera; papoleira, en gallego, etc.) y, más aún, al hacerlo de país.

Es evidente, pues, que es necesario un sistema de denominación con validez universal, esto es, que a cada taxon se le asigne un nombre que todos podamos reconocer más allá de su ubicación, y que se asocie por tanto al conjunto de caracteres que lo definen. En nuestro ejemplo, el de la amapola, baste decir que al igual que los restantes seres vivos conocidos, puede reconocerse con un nombre científico, el suyo: *Papaver rhoeas*, con el que conocería la especie –y sus caracteres asociados– cualquier botánico, en cualquier parte del mundo.

Para designar las especies se utilizan siempre dos palabras, un sistema ideado por el botánico sueco Carlos Linneo (Fig. 1) a mediados del siglo XVIII (generalizado en su obra *Species Plantarum*, 1753) y que se conoce como *sistema binominal*. Antes que él, la mención de cualquier especie pasaba por la diagnosis de sus características más relevantes (un *nombre frase*). Estaba claro que este complejo proceder tenía sus días contados..., sobre todo a medida que iba inventariándose la enorme diversidad existente.

De la misma forma que existe un método estandarizado para la designación de las especies, lo mismo sucede para la de todos los táxones de rango superior (géneros, familias, etc.) e inferior (subespecies, variedades, etc.); en el primer caso mediante una sola palabra, y en los del segundo con tres, todo ello regulado mediante el conocido Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

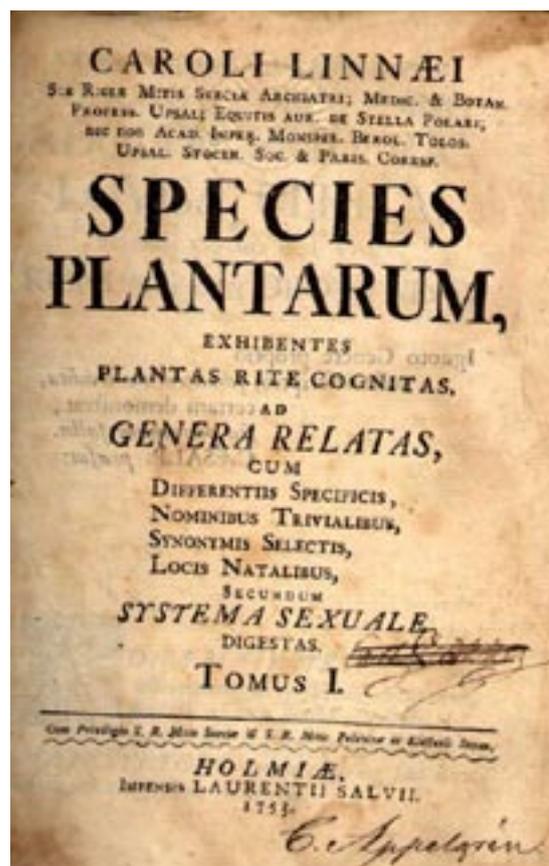


Fig. 1. Carlos Linneo (1707-1778). Abajo, página de presentación de su *Species Plantarum* (1753)

#### d) La clasificación

Las especies constituyen la unidad básica en Taxonomía (o ciencia de la clasificación), al ser una realidad que podemos percibir en la naturaleza. Con facilidad y sin mayor formación, cualquiera puede reconocer una amapola, un pino o un cardo mariano, e incluso aunque no conociera sus nombres, enumerar con facilidad los rasgos que comparten y los caracteres diferenciales, así como sacar conclusiones sobre sus aptitudes ecológicas y sobre su distribución. Pero hay muchos tipos de amapolas, pinos y cardos, y plantas de todo tipo, que al juntar por sus mayores o menores afinidades posibilitan la creación de un sistema jerarquizado, o *clasificación*, en la que pueden distinguirse distintos niveles de relación, superiores o inferiores. Es de la historia de este proceder de la que nos vamos a ocupar en los apartados siguientes, tratando de dejar clara la tendencia conducente desde las clasificaciones más simples y utilitaristas, las primeras en hacerse, hasta las de mayor actualidad, en las que subyace la idea fundamental de que reflejen las verdaderas interrelaciones entre los táxones.

El nombre que recibe en la clasificación cada uno de los grupos establecidos lleva implícitas el conjunto de características de los que a su vez reúne.

## II. LAS CLASIFICACIONES A LO LARGO DE LA HISTORIA

Toda clasificación es válida, pero lo verdaderamente importante en ellas es su utilidad, aunque esta finalidad ha de ser matizada. Las plantas pueden ser clasificadas atendiendo a caracteres muy diversos, algunos sencillos, como su hábito, tamaño, color de las flores –cuando las poseen–, su olor, etc., pero en este caso el resultado igual nos conduce a reunir plantas que apreciamos como muy diferentes. Así, por ejemplo, si solo atendemos al valor como alimento, una platanera y una lechuga pertenecerían al mismo grupo, y el sentido común nos indica con claridad que diseños tan diferentes no pueden pertenecer estrictamente al mismo grupo de vegetales.

La clasificación, pues, no debe ser solo una herramienta práctica en el sentido utilitarista, sino también un sistema para almacenar información (cada grupo reconocido, con independencia de su nivel, debe quedar definido por algunos caracteres implícitos),

y en Biología, además, como ya se ha dicho, la clasificación debe reflejar las relaciones evolutivas entre los táxones, lo que no es fácil ni resulta siempre posible.

Sin embargo, a lo largo de la historia, las clasificaciones de las plantas han sido conceptualmente muy diferentes. Dejando a un lado las que debieron hacer nuestros más remotos antepasados (v.gr., vegetales comestibles vs. tóxicos), puede decirse que el comienzo del estudio y observación de los vegetales *per se* no empieza de manera sistematizada sino en la Grecia clásica, y de aquí hasta nuestros días. A lo largo de este dilatado período de tiempo pueden reconocerse por convención tres grandes períodos, que coinciden con los tres tipos fundamentales de clasificaciones que reconocemos: artificiales, naturales y filogenéticas.

### Clasificaciones artificiales (desde la Grecia clásica al siglo XVIII)

Se inician con el filósofo griego TEOFRASTO (378-287 a.C.; Fig. 2), nacido en Eresbos (isla de Lesbos) y muerto en Atenas, discípulo de Aristóteles y conocido como el “padre de la Botánica”. En su *Historia Plantarum* habla de muchas plantas de interés, de su cultivo y aprovechamiento, de sus propiedades, etc., y efectúa en ella la más antigua de las clasificaciones botánicas conocidas, sin duda tan simple como artificial, reconociendo cuatro grandes grupos: árboles, arbustos, subarbustos y hierbas.

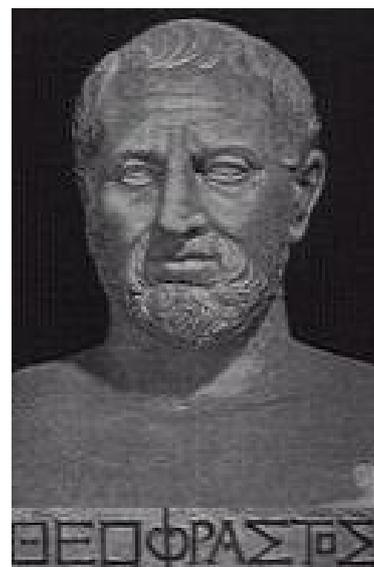


Fig. 2. Teofrasto (378-287 a. C.)

Desde entonces, y aunque las plantas fueron objeto de importantes estudios por conocidos naturalistas y médicos durante el apogeo de Roma, como Plinio el Viejo o Dioscórides, no se conocen nuevas aportaciones a la verdadera práctica clasificatoria sino hasta mediados del siglo XIII. Fue con el insigne ALBERTO MAGNO (Lauingen 1193-Colonia 1280; Fig. 3), filósofo, matemático, naturalista, teólogo y predicador alemán (beatificado en 1622 por el papa Gregorio XV), con quien de nuevo encontramos una aportación de interés, que ve la luz en su *De Vegetalibus* (1256), y en la que resalta el valor de la posesión de las hojas y los cotiledones. Para él hay dos grandes grupos de vegetales; uno, el de las *plantas sin hojas*, que en buena medida se correspondería con las criptógamas, y otro el de *plantas con hojas*, es decir, lo que conocemos como plantas vasculares, distinguiendo en las últimas *Corticadas* y *Tunicadas*, las primeras equiparándose en esencia con las Dicotiledóneas en el sentido tradicional y las últimas a las Monocotiledóneas.



Fig. 3. Alberto Magno (1193-1280)

Ya en la Edad Moderna (1492-1789), merece destacarse a JOHN RAY (1627-1705; Fig. 4), inglés, graduado en el Trinity College y profesor de Griego y Matemáticas en Cambridge; llegó a ser predicador de la Iglesia protestante, que abandonó en 1662, para dedicarse casi exclusivamente a la Botánica, y también a la Ornitología e Ictiología.

Para este incansable viajero, que recorrió Europa para estudiar su flora y fauna, lo importante era que *todas las partes de la planta deben ser usadas en una clasificación*, un principio de extraordinaria importancia y que sería la base de las futuras clasificaciones naturales. Él

mismo, en su *Historia Plantarum* (1686-1704), trata de unas 18.000 especies vegetales, muchas de las cuales reúne en grupos muy naturales, entre ellos *Verticillatae* (nuestras labiadas), *Tetrapetalae* (crucíferas), *Stamineae* (gramíneas) y *Leguminosae*, que junto a muchos otros reconoce en una clasificación muy elaborada, cuyos rasgos básicos se recogen en la Fig. 5.



Fig. 4. John Ray (1627-1705)

- |   |
|---|
| <p>I. HERBAE (hierbas)</p> <p><b>A. Imperfectae (criptógamas p.máx.p.)</b></p> <p><b>B. Perfectae (fanerógamas)</b></p> <p>- Dicotyledones</p> <p>- Monocotyledones</p> <p>II. ARBORAE (árboles y arbustos)</p> <p>A. Dicotyledones</p> <p>B. Monocotyledones</p> |
|---|

Fig. 5. Sistema de clasificación de John Ray

Contemporáneos suyos y muy importantes también fueron los franceses Magnol y Tournefort, y el alemán Camerarius. Al primero, PIERRE MAGNOL (1638-1715; Fig. 6), médico y botánico, que fue profesor del Jardín Botánico de Montpellier, se debe el concepto moderno de **familia**, la categoría en que él reunía las plantas con caracteres similares (en su *Prodromus historiae generalis, in que familiae per tabulas disponitur*, 1689, enumera un total de 66), y a su discípulo JOSEPH PITON DE TOURNEFORT (1656-1708; Fig. 7), el concepto de **género**.

Tournefort, que se inició en la carrera eclesiástica por influencia de su padre (que dejó en 1677, al morir éste), fue médico y profesor de Botánica en el Jardín du Roi de París (creado en 1635; *Jardín des Plantes* desde la revolución francesa) en la época de Luis XIV, e incansable viajero por Europa (estuvo varias veces en España) y Asia Menor.



Fig. 6. Pierre Magnol (1638-1715)



Fig. 7. J.P. Tournefort (1656- 1708)

Para la delimitación de los géneros de plantas utilizó caracteres tales como la posesión o no de pétalos, que éstos estuvieran libres o soldados, que las corolas fueran regulares o irregulares, etc., y para cada uno de ellos enumeraba las especies que incluía. En su *Institutiones Rei Herbariae* (1700) llegó a describir 10.146 especies y 698 géneros, algunos de ellos posteriormente utilizados por Linneo (*Abutilon*, *Acer*, *Betula*, *Quercus*, *Ulmus*, etc.).

Curiosamente, muchos de los caracteres de importancia taxonómica que usaron, tanto

Tournefort como algunos de los botánicos que le precedieron, eran caracteres florales, es decir, estructuras sexuales, pero esta condición –la de la sexualidad– no les fue reconocida sino gracias a la aportación de RUDOLF CAMERARIUS (1665-1721), director del Jardín Botánico de Tübingen, cuyo descubrimiento tuvo un enorme influjo en el desarrollo de la Botánica.

Camerarius, en una carta suya (*De sexu plantarum*, 25 de agosto de 1694) dirigida a un colega de Giessen, atribuyó el carácter masculino a los estambres y el femenino al ovario, y afirmó que la flor pistilada no produce semillas sin estar presentes flores estaminadas, así como que el polen es la estructura necesaria para que se desencadene el proceso. Fueron precisamente los caracteres sexuales de las plantas los que marcarían la clasificación de Linneo, el botánico sin duda más importante de este período y al que se le considera el *padre* de la Botánica moderna.



Fig. 8. Carlos Linneo (1707-1778)

El sueco CARLOS LINNEO [Carl Linné, Carolus Linnaeus] (Rashult 1707-Uppsala 1778; Fig. 8), hijo de un clérigo protestante, comenzó en 1727 sus estudios de Medicina en la Universidad de Lund, trasladándose el año siguiente a la de Upsala, en donde el profesor de Teología Olaf Celsius, viendo su gran afición y formación botánica, le ayudó económicamente a cambio de que hiciera un estudio de las plantas de la Biblia. Durante esta

época Linneo centró su atención en el estudio de los estambres y pistilos de las plantas y fruto de ello fue la elaboración, en 1729, de un breve tratado sobre la sexualidad de las plantas, que entregó al profesor de Botánica Olaf Rudbeck, quien por su avanzada edad lo tomó como adjunto: Linneo comienza en 1730 a dar clases de Botánica y a ocuparse del Jardín de su Universidad. Desde entonces, Linneo comienza una fecunda actividad, que se ve enriquecida tanto por la experiencia que adquiere en viajes exploratorios (como el realizado a Laponia, en 1732, gracias a una ayuda económica de la Academia de Ciencias de Upsala, región que recorrió durante 5 meses y cuyas observaciones publicó más tarde en su *Flora lapponica*, de 1737) como con los fecundos contactos que efectuó con importantes botánicos de la época en las distintas estancias que realizó fuera de su país (v.gr., Holanda en 1735, para doctorarse en Medicina; Inglaterra, en 1736, y Francia, en 1738). Finalmente, Linneo regresa a su país y se establece en Estocolmo como médico, pero en 1741 se incorpora a una cátedra de Medicina de la Universidad de Upsala, cambiando ésta por la de Botánica el año siguiente, y es en esta ciudad donde acabaría sus días.

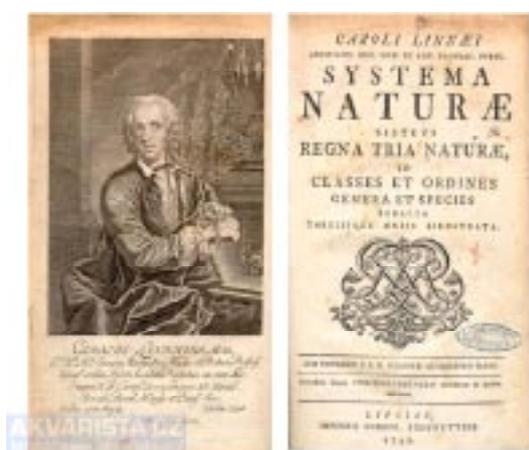


Fig. 9. *Systema Naturae* (1735)

La obra de Linneo es tan abundante como trascendente. A nuestros efectos, destacar aquí, por encima de todo, su *Systema Naturae* (1735; Fig. 9), donde sienta las bases de su sistema de clasificación de las plantas (también de los animales y minerales). Atiende para ello sobre todo a caracteres sexuales, como el número de estambres, su disposición, la existencia o no de flores, etc., lo que le permite reconocer

24 clases de plantas (Fig. 10), grupos en los que reúne elementos muy dispares a la luz de los conocimientos actuales; así, por ejemplo, en su clase VI, *Hexandria* (con 6 estambres), quedan reunidas plantas tan poco afines como los ajos (*Allium* sp.) y las acederillas (*Rumex* sp.). Este sistema sexual constituye, pues, una clasificación muy artificial, ya que los organismos, reunidos tan solo por compartir algún atributo sexual, no necesariamente pueden estar evolutivamente relacionados, es decir, que el grupo establecido puede no ser natural. El propio Linneo era consciente de ello cuando muchos años después, en su *Genera Plantarum* (1764), decía "*Ordines naturales valent de natura plantarum. Artificiales in diagnosi plantarum*" (Los órdenes naturales indican la naturaleza de las plantas. Los artificiales sirven para categorizar o identificar las plantas).

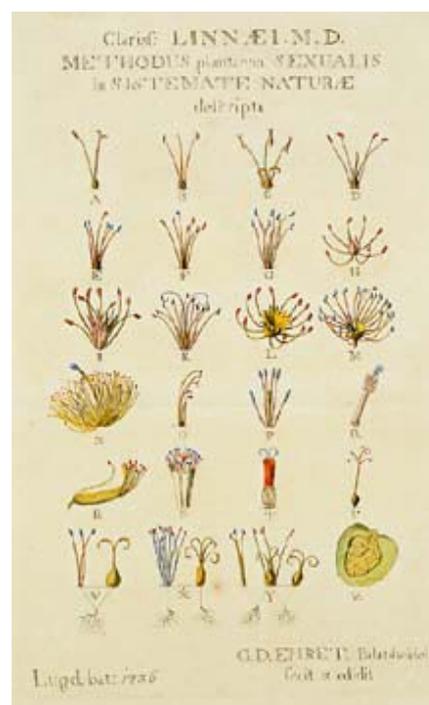


Fig. 10. Linneo: sistema sexual

De la clasificación de las plantas efectuada por Linneo poco queda en las clasificaciones modernas, pero su sistema binominal de nomenclatura de las especies, al que más arriba nos hemos referido, ha sido de extraordinaria importancia para el desarrollo de la Botánica por su simplicidad, y sigue vigente en la actualidad.

Es más, tan sencilla manera de designar las especies permitió el estudio descriptivo y

clasificación de la ingente cantidad que de ellas iba llegando a Europa de manera fragmentaria, fruto de las expediciones científicas de los siglos XVIII y XIX a los lugares menos conocidos tanto del Viejo como del Nuevo Mundo, donde el propio Linneo envió a muchos de sus discípulos. Con Linneo se inicia el vertiginoso auge de la Botánica, al tiempo que concluye la era de las clasificaciones artificiales.

### Clasificaciones naturales (siglos XVIII-XIX)

Una clasificación natural es aquella que, por estar basada en el uso de numerosos caracteres, reúne en los grupos que establece –así como en las categorías que reconocen– tanto más próximos cuanto mayor es el número de caracteres que comparten, lo que indirectamente puede dar una idea bastante aproximada de sus relaciones filogenéticas, aunque no necesariamente. Este tipo de clasificaciones, que comienzan a desarrollarse después de Linneo, están basadas solo y exclusivamente en caracteres morfológicos, por lo que las afinidades que la mayoría de las veces evidencian son estrictamente fenéticas, si bien suponen un un paso hacia delante muy significativo.



Fig. 11. M. Adanson (1727-1806)

Al botánico francés MICHEL ADANSON (1727-1806; Fig. 11), incansable viajero y naturalista, y muy crítico con el sistema artificial de Linneo, se debe el uso de numerosos caracteres –65 concretamente, todos valorados de igual

manera– en un sistema clasificatorio, tal y como hizo en su *Familles des Plantes* (1763), donde al hacer preponderar uno de ellos sobre los demás, le permitió elaborar 65 clasificaciones diferentes. Lo verdaderamente destacable de tal procedimiento fue comprobar cómo algunos grupos de plantas se dibujaban cualquiera que fuera el criterio dominante, es decir, afloraban de esta forma grupos naturales, a los que dio categoría de *familia*, en total unas 58, de las que unas 38 todavía siguen siendo aceptadas en la actualidad.

Contemporáneo de éste fue ANTOINE LAURENT DE JUSSIEU (1748-1836; Fig. 12), profesor del Jardin du Roi en 1770, y miembro de la Academia de Ciencias de París desde 1773.

En su *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita* (1789), describió unas 100 de familias de plantas, que él denominó “*ordines naturales*”, y que reunió a su vez en *clases*; esta contribución constituye el punto de partida para los nombres de familias de fanerógamas según el C.I.N.B.

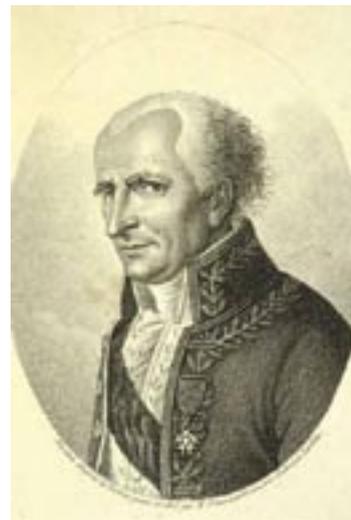


Fig. 12. A. Laurent de Jussieu (1748-1836)

Su sistema, que difería del de Michel Adanson por dar mayor importancia a algunos caracteres en particular, sobre todo los relativos a los cotiledones, el embrión y a la flor (estambres y pistilo, periantio, etc.), le permitió elaborar una clasificación de los vegetales muy elaborada (Fig. 13).

ANTOINE LAURENT DE JUSSIEU (1748-1836)	
<i>Genera plantarum secundum ordines naturales disposita</i> (1789)	
<b>Clases</b>	
I ACOTYLEDONES (las criptógamas <i>s. lat.</i> ; algas, hongos, musgos)	
II-IV MONOCOTYLEDONES	con estambres hipóginos (v.gr., <i>Poaceae</i> ) con estambres períginos (v. gr., <i>Iridaceae</i> ) con estambres epíginos (v. g., <i>Orchidaceae</i> )
V-XIV DICOCOTYLEDONES	<b>Apetalae</b> con estambres hipóginos (V) (v.gr., <i>Amaranthaceae</i> ) <b>Apetalae</b> con estambres períginos (VI) (v.gr., <i>Polygonaceae</i> ) <b>Apetalae</b> con estambres epíginos (VII) (v.gr., <i>Aristolochiaceae</i> )  <b>Monopetalae</b> corola hipógina (VIII) (v.gr., <i>Lamiaceae</i> ) <b>Monopetalae</b> corola perígina (IX) (v.gr., <i>Ericaceae</i> ) <b>Monopetalae</b> corola epígina anteras connadas (X) (v.gr., <i>Asteraceae</i> ) <b>Monopetalae</b> corola epígina anteras libres (XI) (v.gr., <i>Rubiaceae</i> )  <b>Polypetalae</b> con estambres epíginos (XII) (v.gr., <i>Apiaceae</i> ) <b>Polypetalae</b> con estambres hipóginos (XIII) (v.gr., <i>Ranunculaceae</i> ) <b>Polypetalae</b> con estambres epíginos (XIV) (v.gr., <i>Fabaceae</i> )
XV DICLINES IRREGULARIS (Gimnospermas, <i>Euphorbia</i> , etc.)	

Fig. 13. Sistema de clasificación de A. L. de Jussieu

Mucha mayor difusión tuvo la efectuada por el botánico suizo AGUSTIN PYRAMUS DE CANDOLLE (1778-1841; Fig. 14), miembro de una familia protestante francesa que se había refugiado en Suiza. Por su naturaleza enfermiza, pasó parte de su juventud en el campo (cerca del lago Neuchatel), donde pudo familiarizarse con la naturaleza y destacar muy pronto en su conocimiento. Tras su traslado a París, en 1796, comenzó el estudio de la Medicina y las Ciencias Naturales, entablando relaciones con grandes naturalistas de su época, como Cuvier, Desfontaines y Lamarck, botánico este último que le encomendó incluso la preparación de una tercera edición de su *Flore Française*.

En 1806 el gobierno francés le financió un viaje como naturalista por todo el Imperio, y más tarde se le ofreció la cátedra de Botánica de Montpellier. Finalmente, regresó a Ginebra, donde murió. Su familia, se dedicaría a la Botánica a lo largo de tres generaciones, y su influjo se extendería hasta el descubrimiento de Darwin.

En su *Théorie élémentaire de la Botanique* (1813), De Candolle expuso los principios básicos en los que debe de fundamentarse toda



*A. P. De Candolle*

Fig. 14. A.P. De Candolle (1778-1841)

clasificación natural: a) determinar *a priori* cuáles son los caracteres de mayor trascendencia y b) determinar qué caracteres son los más constantes en cada grupo, es decir, los más importantes,

criterios que guiaron la clasificación de los vegetales (Fig. 15) que publicó en dicha obra.

AGUSTIN PYRAMUS DE CANDOLLE (1778-1841)  
*Théorie élémentaire de la Botanique* (1813)

I. PLANTAS VASCULARES  
(o cotiledóneas)

EXÓGENAS (1)

Diploclamídeas (con cáliz y corola)

*Talamifloras* (dialipétalas hipóginas)  
*Calicifloras* (dialipétalas períginas o epíginas)  
*Corolifloras* (simpétalas hipóginas)

Monoclamídeas (solo con cáliz)

ENDÓGENAS (2)

Fanerógamas (monocotiledóneas s. str.)

Criptógamas (helechos)

II. PLANTAS CELULARES  
(o acotiledóneas)

FOLIOSAS

Musgos  
Hepáticas

AFILAS

Algae  
Fungi  
Lichenes

- (1) Con crecimiento exógeno por aposición de anillos (dicotiledóneas)  
(2) Con crecimiento endógeno, sin anillos (monocotiledóneas)

Fig. 15. Sistema de clasificación de A.P. De Candolle

Además, a él se debe también el comienzo, en 1824, de una obra botánica gigantesca, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* (1824-1873), cuyo fin era compilar toda la diversidad conocida en su época. La obra acabó, finalmente, en 17 volúmenes, pero los 10 últimos (el séptimo, que se publicó en 1839, fue el último que supervisó) ya bajo la dirección de su hijo ALPHONSE DE CANDOLLE (1806-1893). De su importancia baste recordar que Linneo había descrito a lo largo de su vida 7.700 especies (él pensaba que en el mundo existirían unas

10.000), pero en 1873, cuando se publicó el último volumen del *Prodromus*, se habían dado a conocer 58.805 especies de dicotiledóneas.



Fig. 16. Robert Brown (1773-1858)

De finales de este período que hemos venido a denominar la era de las clasificaciones naturales, merecen destacarse también dos importantes sistemas de clasificación que recogen, en lo que se refiere a las plantas vasculares, la idea del inglés ROBERT BROWN (1773-1858; Fig. 16) de que las gimnospermas constituyen un grupo claramente diferenciado por la posesión de primordios seminales y semillas desnudos, es decir, no encerrados en el interior de un fruto.

El primero de ellos se debe a MAURICIO WILLKOMM (1821-1895; Fig. 17), botánico sajón con gran reconocimiento en nuestro país por ser todavía autor de la única flora completa de la Península Ibérica (*Prodromus Florae Hispanicae*, 1861-1880), en la que dio a conocer más de 5.000 especies, y que en buena medida es el fruto de la experiencia tras sus intensas exploraciones por el territorio durante los años 1844-46, 1850 y 1873.

Su excelente y avanzada clasificación de los vegetales vio la luz en un texto de Botánica que publicó en 1854 (*Anleitung zum Studium der wissenschaftlichen Botanik. Zweiter Theil: Specielle Botanik*), donde tras analizar los principales sistemas publicados, tanto artificiales (el sistema sexual de Linneo) como naturales (v.gr., de Jussieu, De Candolle, etc.), desarrolla

y fundamenta el suyo (Fig. 18), agrupando los vegetales en dos Reinos, uno para las plantas con esporas y los hongos (*Sporophyta*) y otro para las plantas productoras de semillas (*Spermatophyta*).



Fig. 17. Mauricio Willkomm (1821-1895)

El segundo sistema a destacar se debe a los ingleses GEORGE BENTHAM (1800-1884; Fig. 19) y JOSEPH HOOKER (1817-1911; Fig. 20), quienes lo dan a conocer en su obra *Genera Plantarum* (1862-1883), y que incluye el avance sobre el conocimiento acumulado sobre las espermatofitas a nivel de grandes grupos (Fig. 21), bajo los que ellos reconocen 202 órdenes (familias) que agrupan en *cohortes* (en la actualidad, órdenes).



Fig. 19. G. Bentham (1800-1884)



Fig. 20. J. Hooker (1817-1911)

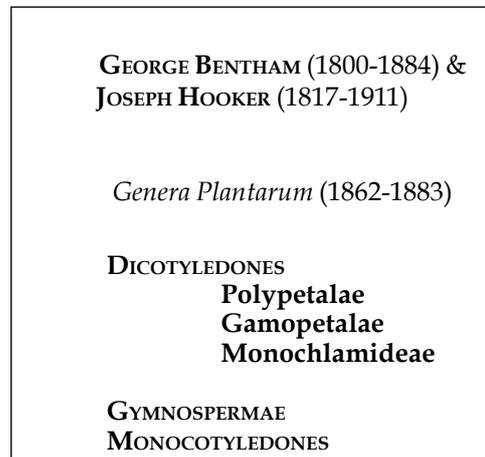


Fig. 21. Sistema de clasificación de Bentham & Hooker

En suma, la era de las clasificaciones naturales de los vegetales concluye con un esquema que, conceptualmente, no es muy diferente en su generalidad de la idea que ha prevalecido hasta nuestros días:



**Clasificaciones filogenéticas (siglos XIX-XXI)**

La era de las clasificaciones filogenéticas puede decirse que comienza con la publicación por CHARLES ROBERT DARWIN (1809-1882; Fig. 22) del *Origen de las especies*, en 1859, y la consiguiente generalización del pensamiento evolutivo, uno de los que mayor trascendencia ha tenido para la humanidad.

WILLKOMM (1854)

PRIMER REINO

Plantas con esporas:

*Sporophyta, plantae sporophorae*

**1ª División.** Plantas con esporas cubiertas o carentes de sexo:

*Plantae angiosporae, Sporophyta agama*

**I. Clase.** Angiospóreas filamentosas o incompletas: *Angiosporae fibro-cellulosae s. imperfectae* (hongos y líquenes).

**II Clase.** Angiospóreas parenquimatosas o completas: *Angiosporae cellulis parenchymatoides praeditae s. perfectiores* (algas).

**2ª División.** Plantas con esporas desnudas o sexuadas:

*Plantae gymnosporae,*

*Sporophyta gamica*

**III. Clase.** Gimnospóreas celulares: *Gymnosporae cellulares* (caráceas, hepáticas, musgos).

**IV. Clase.** Gimnospóreas con vasos conductores: *Gymnosporae vasculares* (helechos, equisetáceas, rizocarpáceas, licopodiáceas).

SEGUNDO REINO

Plantas con semillas:

*Spermatophyta, plantae spermatophorae*

**1ª División.** Semillas desnudas: *Gymnospermae*

**V. Clase.** Semillas desnudas: *Gymnospermae*.

**2ª División.** Semillas envueltas: *Angiospermae*

**VI. Clase.** Provistas de un cotiledón: *Monocotyledoneae*.

**VII. Clase.** Provistas de dos cotiledones: *Dicotyledoneae*.

**1. Subclase.** Carentes de corola: *Apetalae*.

**2. Subclase.** Flor completa: *Gamopetalae*.

**3. Subclase.** Corola con más de un verticilo: *Pleiopetalae*.

Fig. 18. Sistema de clasificación de M. Willkomm

Inglés, hijo y nieto de médicos, Darwin comenzó a estudiar Medicina, disciplina por la que no mostró ningún entusiasmo, y sí por la Historia Natural, tal vez fruto de su intenso afán de coleccionismo. A los dos años de iniciados los estudios galénicos fue enviado a Cambridge para iniciarse en los estudios de Teología, pero su pasión por la naturaleza no pasó inadvertida al reverendo y botánico J. S. Henslow (1796-1861), quien le recomendó embarcarse como naturalista en el H.M.S. Beagle. Obtenido el permiso paterno, Darwin comenzó a finales de 1831 un periplo que le permitió conocer América del Sur, muchas islas del Pacífico, Australia, Nueva Zelanda y el S de África, regresando a puerto el día 2 de octubre de 1836, tras haber hecho acopio de gran cantidad de seres vivos de todos los lugares que visitó y haber teorizado sobre todo lo que veía. Algunas de las observaciones efectuadas en esta extraordinaria experiencia fueron decisivas, años más tarde, para fraguar su idea sobre la evolución, que acabó impregnando el pensamiento científico.

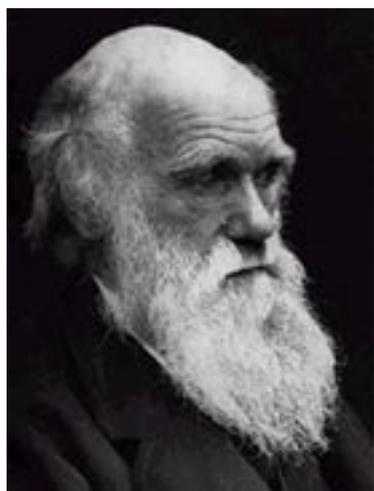


Fig. 22. Charles Darwin (1809-1882)

A esta idea no fueron ajenas las clasificaciones botánicas, que se beneficiaron además del auge de nuevas disciplinas de estudio, entre ellas la Palinología, Cariología, Embriología, Fitoquímica y, por supuesto la Paleontología, tras el reconocimiento inequívoco de los fósiles como restos conservados de táxones pretéritos, antecesores de los actuales; el registro fósil, aunque muy incompleto, permitiría afinar mucho en las clasificaciones, sobre todo en aquellos grupos en los que la fosilización es frecuente. Es precisamente este último hecho, por la mayor

facilidad con que se conservan las estructuras de las fanerógamas (pólenes, hojas, tallos, etc.), a diferencia de la mayoría de las criptógamas, lo que iba a propiciar que los mayores avances tuvieran lugar en relación con la clasificación de las plantas con flor y los helechos. Pronto quedó claro que los fósiles de los helechos son mucho más antiguos que los de las gimnospermas, y los de éstas que los de las angiospermas, por lo que se confirmaba el origen de las segundas a partir de aquéllos, y el de las angiospermas a partir de las gimnospermas, aunque se planteó entonces el enigma que iba a condicionar las clasificaciones a partir de entonces en relación con las plantas con flor:

¿De qué grupo de gimnospermas derivan las angiospermas?

En la era de las clasificaciones filogenéticas, que se extiende hasta el presente, pueden reconocerse dos fases muy diferentes, como distintos son el *modus operandi* y las herramientas utilizadas para elaborarlas, con resultados más complementarios que contradictorios.

#### A) Período precladista

En esta fase, que antecede al desarrollo de las técnicas *cladistas* (véase más adelante), las clasificaciones se cimentan sobre un gran volumen de datos de todo tipo, entre ellos los derivados del registro fósil y sus interpretaciones. Los grupos resultantes son, con mucha frecuencia, naturales, pero su integración en una clasificación que refleje sus interrelaciones evolutivas tiene una fuerte componente intuitiva o subjetiva



Fig. 23. Wilhelm Eichler (1839-1887)

Una clasificación de este tipo fue la de WILHEIM EICHLER (1839-1887; Fig. 23), profesor de Botánica en Munich, Graz (1871), Kiel (1873) y Berlín (1878), y miembro de la Academia de Ciencias de Berlín desde 1880.

En su *Blütendiagramme* (Diagramas florales, 1875-78) presentó una clasificación de los vegetales (incluyendo los hongos) cuyo esquema general ha inspirado a casi todos los autores posteriores durante casi un siglo; en ella dibuja claramente los grandes grupos de criptógamas, y respecto de las fanerógamas, separa claramente las gimnospermas de las angiospermas (fig. 24).

<p><b>WILHEIM EICHLER</b> (1839-1887) <i>Blütendiagramme</i> (1875-78)</p>
<b>A. CRYPTOGRAMAE</b>
División <b>TALLOPHYTA</b>
FUNGI
ALGAE
División <b>BRYOPHYTA</b>
HEPATICAE
MUSCI(*)
División <b>PTERIDOPHYTA</b>
LYCOPODINEAE
EQUISETINEAE
FILICINEAE
<b>B. PHANEROGAMAE</b>
<b>GYMNOSPERMAE</b>
<b>ANGIOSPERMAE</b>
MONOCOTYLEAE
DICOTYLEAE
Choripetalae
Sympetalae
-----
(*) incluye también los líquenes

Fig. 24. Sistema de clasificación de W. Eichler

Las clasificaciones que sucedieron a ésta, en lo concerniente a las plantas con flor, estuvieron fuertemente influenciadas por la idea que se tuviera sobre el origen de la flor de una angiosperma, un tema controvertido al que ya Darwin se refirió como un "misterio abominable".

Para unos, los defensores de la teoría **pseudántica**, la flor de una angiosperma bien podría derivar de un estróbilo unisexual, como el que presentan las *Gnetales*, por lo que las angiospermas más primitivas presentarían flores unisexuales, y su origen tendría lugar por acortamiento de los ejes secundarios y la concrecencia o desaparición de las brácteas (Fig. 25 B); consecuentemente, en la base de este tipo de clasificación ubicaron a las Amentíferas.

Por el contrario, para los seguidores de la teoría **euántica**, que consideran que la flor de las angiospermas era hermafrodita, el origen habría que buscarlo en las extintas *Bennettitales*, cuyas estructuras reproductoras cumplen tal condición; aquí la fusión de los microsporangios explicaría con credibilidad la aparición de los estambres (Fig. 25 A), aunque mucho más difícil es explicar el origen carpelar a partir de una estructura sexual con los primordios desnudos, dispuestos a lo largo de ejes. De hecho, hoy día, el asunto sigue siendo todavía litigioso, pues si bien se acepta el primitivismo de la flor hermafrodita, todavía no está claro el grupo gimnospérmico del que derivan las angiospermas, habiéndose propuesto diversos grupos (véase más adelante).

Los "padres" de la teoría euántica fueron los alemanes ADOLF ENGLER (1844-1930; Fig. 26), profesor en las universidades de Kiel (1878-1884), Breslau (1884-1889) y Berlín (desde 1889, donde fue también director de su Jardín Botánico) y KARL PRANTL (1849-1893), criptogamista, profesor de Botánica en el Instituto Forestal de Aschaffenburg, y desde 1889 profesor y director del Jardín Botánico de Breslau.

Ambos fueron los autores de los 20 volúmenes de *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* (1887-1899), en cuyas diversas ediciones fueron publicando una clasificación de los vegetales que tuvo una gran difusión, sobre todo a partir de 1924 con la publicación de su *Syllabus der Pflanzenfamilien*.



Fig. 25. Posible origen de la flor de angiospermas. A, teoría euántica; B, teoría pseudántica.  
Tomado de Sitte & al. (2004)



Fig. 26. A. Engler (1844-1930).



Fig. 27. R. von Wettstein (1862-1931)

Engleriano fue también RICHARD VON WETTSTEIN (1862-1931; Fig. 27), eminente botánico austriaco, que en su *Handbuch der Systematischen Botanik* (1901) -y sobre todo en su cuarta revisión, de 1930-1934, efectuó una

clasificación muy similar a la de Engler, en el sentido de considerar a las angiospermas con flores desnudas y unisexuales como las más primitivas, derivando a las monocotiledóneas de las dicotiledóneas a través de las Ranales.

La consideración de las angiospermas hermafroditas como primitivas tiene su mejor defensor en el norteamericano CHARLES EDWIN BESSEY (1845-1915; Fig. 28), que fue profesor de Botánica en el Colegio Agrícola de Iowa (1870-1884) y, desde 1884, catedrático de Botánica en la Universidad de Nebraska. En su sistema, que dio a conocer en *The phylogenetic Taxonomy of Flowering Plants*, consideró a las angiospermas apétalas más avanzadas que las hermafroditas. Para él, el estróbilo gimnospermo ancestral hubo de ser bisexual, con megasporófilos arriba y microsporófilos abajo; de éste derivaría una flor bisexual e hipógina, al acortarse el eje y hacerse estériles los esporófilos inferiores (véase Fig. 25 A), que acabaron transformándose en los sépalos y pétalos. Pensó que las *Bennettitales* y plantas similares podían ser buenos



Fig. 28. Ch.E. Bessey (1845-1915)



(o telomas) portadoras o no de esporangios; en suma, seres del tipo de la extinta *Rhynia*, cuyo origen a su vez hay que buscar en antepasados algales tras dicotomización y vascularización de sus talos. En lo concerniente a las plantas con flor, derivaba las gimnospermas de las extintas *Pteridospermas* mesozoicas, y las angiospermas de gimnospermas del grupo *Bennettitales*.

Su clasificación de las angiospermas vió la luz en 1954, pero es en su aproximación de 1966 cuando reconoce por vez primera varias subclases para las Monocotiledóneas y Dicotiledóneas (Fig. 31), dibujando un sistema que completó definitivamente en 1980 en lo que a las angiospermas (División *Magnoliophyta*) se refiere, reconociendo siete subclases para las dicotiledóneas (clase *Magnoliopsida*) y tres para las monocotiledóneas (clase *Liliopsida*), que deriva de las primeras a través de las *Magnoliidae*.

El sistema de Cronquist en lo que se refiere a las plantas con flor no difiere significativamente

del de Takhtajan, excepto en la mayor difusión por ámbito cultural e idiomático. De hecho, en 1965 viajó a Leningrado para contactar con Takhtajan, y desde entonces se inició una colaboración muy fecunda, al encontrar muchos puntos en común.



Fig. 30. A. Takhtajan (1930)

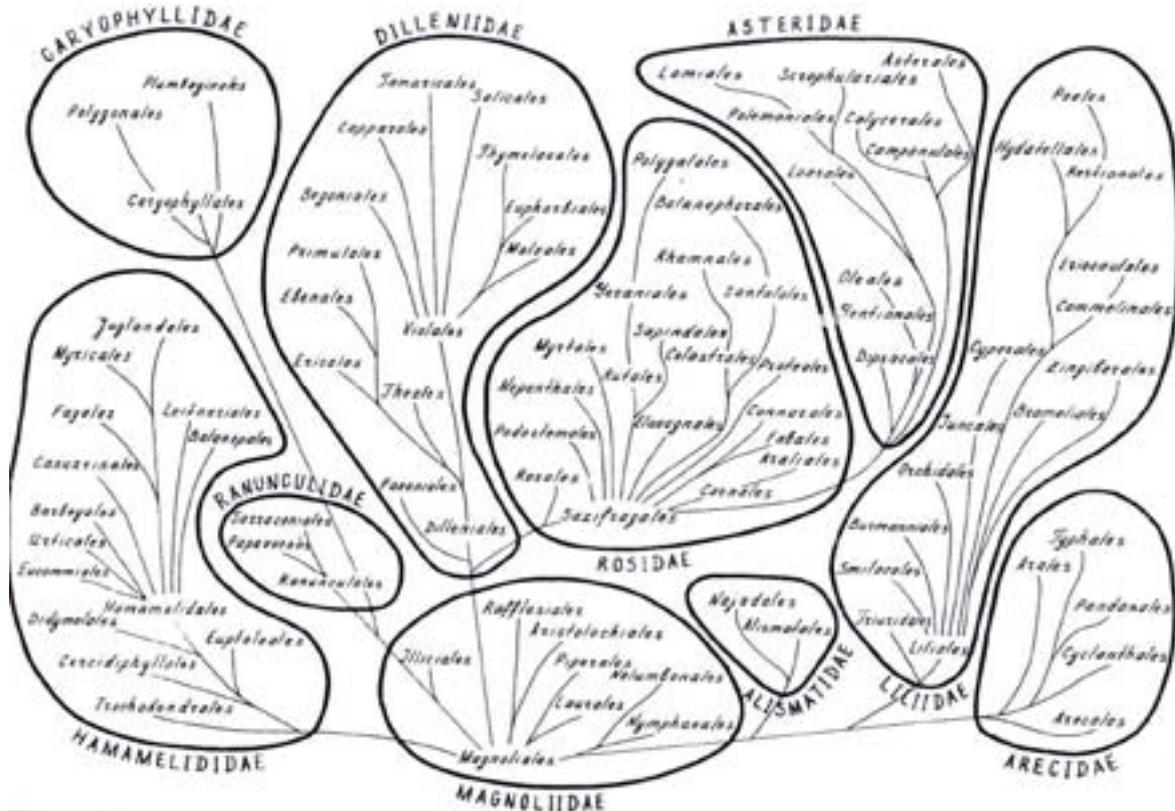


Fig. 31. Sistema de clasificación y relaciones entre grupos, de A. Takhtajan (1930)



Fig. 32. A. Cronquist (1919-1992)

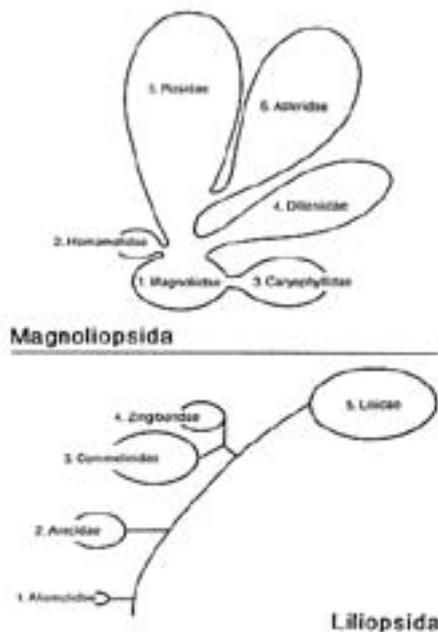


Fig. 33. Sistema de clasificación y relaciones entre grupos, de A. Cronquist

En su libro *The Evolution and Classification of Flowering Plants* (1968) sentó las bases de su clasificación, que culminó en 1981 con *An integrated system of classification of flowering plants*, obra de amplísima difusión y por la que se ha regido la enseñanza de la sistemática de Angiospermas hasta nuestros días. En su clasificación de las plantas con flor (Fig. 33) hay, respecto a Takhtajan, nuevos órdenes y familias, la supresión de una subclase (*Ranunculidae*) en las angiospermas y la adición de dos más

en las monocotiledóneas (*Commelinidae* y *Zingiberidae*).

Merece que se destaque también la clasificación del insigne genético norteamericano G. LEDYARD STEBBINS (1906-2000; Fig. 34), conocido sobre todo por ser autor de *Variation and Evolution in Plants* (1950), una de las obras que constituyen los pilares básicos de la Teoría Sintética de la Evolución.



Fig. 34. G.L. Stebbins (1906-2000)

Tras su jubilación en la Universidad de Davis, en 1973, publicó su conocida *Flowering plants: evolution above the species level* (1974), donde da a conocer una clasificación (Fig. 35) similar a la de Cronquist, cuya mayor originalidad radica en el diagrama circular escogido para representarla (Fig. 36), y en donde argumenta que son las *Caytoniales* el grupo gimnospérmico más íntimamente relacionado con las angiospermas.

Una opción gráfica parecida es la seguida en las clasificaciones del botánico danés ROLF DAHLGREN (1932-1987), la primera de 1975, así como en las posteriores actualizaciones, de 1980, 1981 y 1983. Su clasificación, que basa en una abundante información, entre la que abunda la relativa a caracteres fitoquímicos, ultraestructurales y embriológicos, la esquematiza en un diagrama arborescente visto desde arriba, en el que da preponderancia a los superórdenes. A su muerte, en 1987, su esposa, GERTRUD DAHLGREN continuó publicando actualizaciones, como la 1989, en la que reconoce para las Dicotiledóneas 25 superórdenes, y 8 para las Monocotiledóneas.



Fig. 35. Sistema de clasificación de G.L. Stebbins

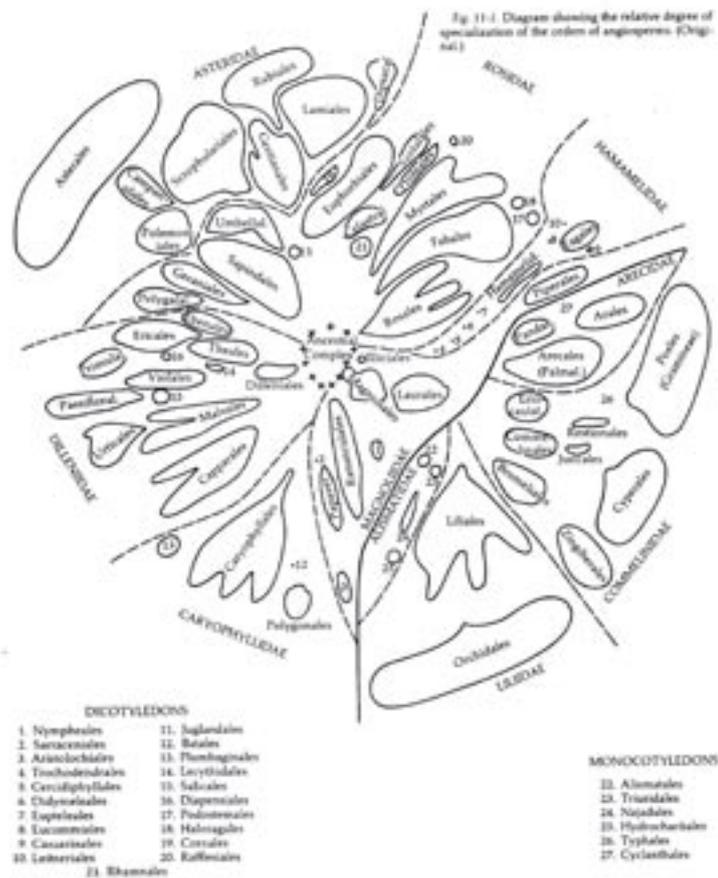


Fig. 36. Diagrama mostrando las relaciones entre grupos, de G.L. Stebbins

## B) Período cladista

Las clasificaciones filogenéticas modernas, que persiguen la agrupación de los organismos según sus relaciones evolutivas, están fuertemente impregnadas por el pensamiento cladista, entendiendo por **cladística** (del griego *klados* = rama) la rama de la Biología que define las relaciones evolutivas entre organismos basándose en las *similitudes derivadas compartidas* (o *sinapomorfías*). Las bases de este proceder, de la sistemática cladística, las sentó el entomólogo alemán WILLY HENNIG (1913-1976; Fig. 37) en su *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* (1950), obra que empezó a cobrar influencia tras la publicación de una versión revisada en inglés, en 1965.

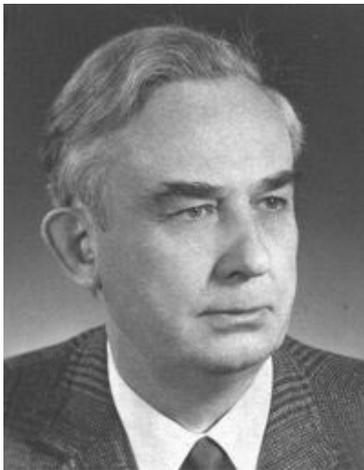


Fig. 37. W. Hennig (1913-1976)

En la sistemática cladista la elaboración de una clasificación requiere de un conocimiento previo de la filogenia o historia evolutiva de los grupos en estudio, asumiendo una serie de premisas fundamentales. En la base del análisis subyace la idea de que las poblaciones evolucionan y que se producen cambios génicos (consecuencia de factores muy diversos, como las mutaciones), lo que se traduce a la postre en la aparición de nuevos **linajes** o líneas de descendencia. Cada vez que esto sucede en una población, puede surgir un nuevo grupo de organismos, que diverge del anterior en uno o más caracteres, de forma que algunos de éstos van presentando un **estado** diferente; el estado nuevo de un carácter respecto de la condición primitiva se dice que es **derivado**.

Todo grupo que integre un antecesor y todos sus descendientes se dice que es

**monofilético** (un **clado**), y éste puede reconocerse porque muestra todo un conjunto de caracteres derivados o **sinapomorfías**.

En una clasificación cladista los grupos o táxones que se reconozcan lo serán en base al mayor número de características compartidas, y siempre han de ser monofiléticos. En la representación gráfica de las relaciones evolutivas entre diversos grupos reconocidos de organismos o táxones mediante un árbol o *cladograma*, podemos reconocer grupos *monofiléticos* (Fig. 38 a), tal y como se han definido previamente (incluyendo el antecesor y todos sus descendientes), pero también *parafiléticos* (Fig. 38 b) o *polifiléticos* (Fig. 38 c), dependiendo de que incluya solo parte de los descendientes o éstos pertenezcan a linajes distintos. Las dos últimas condiciones son inadmisibles en una clasificación de este tipo y, sin embargo, son frecuentes en las clasificaciones tradicionales.

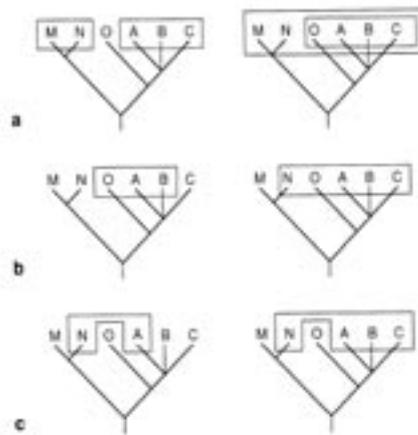


Fig. 38. Táxones -delimitados mediante recuadros de tipo: a, monofilético; b, parafilético y c, polifilético. Tomado de Wiley & al. (1991)

Con estos considerandos queda claro, pues, que el conocimiento de la filogenia es el requisito ineludible y previo, pero para su reconstrucción hay que resolver algunas dificultades así como utilizar herramientas y algoritmos muy sofisticados.

La primera dificultad a superar deriva de que para el estudio y establecimiento de la filogenia de un grupo de táxones, para cada carácter que utilicemos hemos de saber si su estado es **primitivo** o **derivado**, es decir, cuál es su **polaridad**. El carácter (o atributo estudiado del organismo) en su estado ancestral se dice

que es **plesiomórfico** y en su estado derivado **apomórfico**, pero establecerlo es difícil en muchos casos, siendo a veces de utilidad para ello la información del registro fósil, y la complejidad estructural también. No todos los caracteres que pueden utilizarse en el estudio de un grupo poseen información, hay algunos que pueden no variar y otros pueden ser informativamente neutros.

Cuando se tiene toda la información relativa a los caracteres que vamos a utilizar en el grupo de estudio, se construye una matriz con el estado de los caracteres (la polaridad ha de estar definida), y esta información se analiza con herramientas informáticas mediante las que se obtienen **árboles** que reflejan las interrelaciones entre los táxones, siendo muchas las posibilidades o árboles que pueden obtenerse.

En dicha matriz, además, se debe haber incluido los caracteres de algún **grupo externo** (*outgroup*) al que estudiamos, que es el que da sentido por su primitivismo a la serie de transformación de cada carácter, y que es imprescindible para que el árbol o árboles que se obtengan estén enraizados. Con dicha elección se asume que los táxones del grupo de estudio (*ingroup*) mantienen más afinidades entre sí que con el grupo externo, y esto exige a veces el uso de varios de ellos.

El árbol así elaborado es una estructura ramificada que consta de un conjunto de **nudos** y **entrenudos** (Fig. 39). Los nudos representan

sucesos o eventos de especiación, y están conectados por líneas o entrenudos, el más inferior del árbol es conocido como **raíz**.

Si el árbol refleja solo la topología de las relaciones jerárquicas entre los táxones tenemos un **cladograma** pero, si además de ello las longitudes de sus entrenudos son proporcionales al número de cambios determinantes acaecidos, entonces es un **filograma**, y si incorpora también información sobre el tiempo transcurrido y la ubicación de los nodos está definida en el tiempo, entonces se trata de un **árbol filogenético** en sentido estricto, aunque las tres representaciones reflejan la filogenia.

En la elaboración de los árboles hay que minimizar siempre el efecto de la **homoplasia**, es decir, evitar la distorsión que pueda haber jugado en la agrupación de los táxones la similitud superficial en estructuras que son radicalmente diferentes. En definitiva, hay procesos que pueden llevar a que un carácter muestre el mismo estado en organismos no relacionados, lo que puede ser la consecuencia de una **evolución convergente** (un buen ejemplo de ello, fuera del mundo vegetal, lo constituyen las aletas de peces y delfines), y también de **reversiones**, cuando un carácter derivado vuelve al estado ancestral.

De todos los árboles que puede generar una herramienta informática sólo uno representa la verdadera filogenia y, sin embargo, son muchos los árboles que por lo general pueden explicar

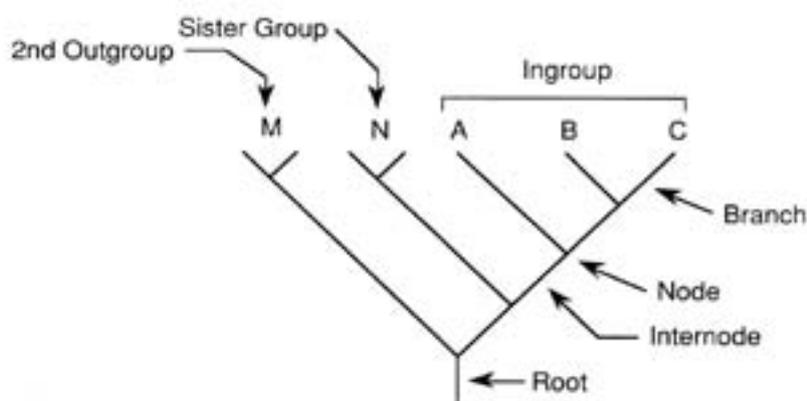


Fig. 39. Cladograma. A, B, C, M y N, táxones. Tomado de Wiley & al. (1991)

casi por igual lo sucedido, sobre todo a medida que aumenta el tamaño del grupo en estudio: son 3 árboles los que pueden explicar las interrelaciones para 3 táxones; 15, para 4; 105, para 5; 945, para 6; 34.459.425, para 10, etc.). Está claro, pues, que hay que proceder a una elección acertada, y para ello es importante seguir una serie de reglas importantes, algunas de ellas obligadas.

Por ejemplo, en la metodología cladista (hay otras posibilidades en el campo de la Fenética) trata de escogerse el árbol en el que los clados aparezcan definidos por el mayor número de caracteres derivados y, al mismo tiempo, sea el más **parsimonioso**, es decir, aquel que para ello haya requerido el menor número de pasos (principio de la **máxima parsimonia**); en un ejemplo sencillo, con animales, sería como asumir que patos, águilas y torcaces tienen alas porque comparten el mismo antepasado, que ya tenía alas, a que hayan evolucionado independientemente y el carácter aparecido en tres momentos diferentes, mucho más difícil de que suceda. Pero cuando se aplican los programas *ad hoc* es común que se generen numerosos árboles igualmente parsimoniosos, siendo el problema entonces seleccionar de entre todos ellos el que mejor refleje la filogenia; lo que suele hacerse es elaborar un **árbol de consenso**, es decir, un cladograma derivado de combinar aspectos comunes entre dos o más cladogramas. Hay diversas maneras de llevar a cabo este diseño y una de ellas, muy usada, consiste en hacer un árbol de **consenso**

**estricto** (*strict consensus tree*), entendiendo así el árbol más simple que incluya aquellas ramas que aparecen en todos los cladogramas más parsimoniosos, es decir, que contenga **todos los grupos monofiléticos comunes a todos los árboles** (véase Fig. 40).

Una vez seleccionado el árbol que representa la filogenia, es importante disponer de información sobre su grado de bondad o solidez, ya que el escogido no deja de ser una hipótesis, la mejor, sobre la filogenia de un grupo de plantas.

A tal efecto, pueden calcularse algunos índices de interés, unos para determinar el grado de homoplasia de los caracteres o del árbol en su totalidad (*índice de consistencia, índice de retención, etc.*), o la fuerza que tienen los nudos, es decir, valorar la topología -que al fin y al cabo es la que describe las interrelaciones entre los táxones- a través de la robustez (*robustness*) de los nudos (*Bootstrapping, Jackknife, Test de Bremer, etc.*).

La construcción de los árboles filogenéticos puede estar basada solo en caracteres morfológicos o en caracteres moleculares, o incluso pueden combinarse los resultados de ambos buscando un árbol de consenso, como se ha hecho en grupos como el de las espermatofitas gimnospermas, en la búsqueda de una filogenia armonizadora (véase Fig. 41) de los árboles obtenidos con marcadores moleculares (a partir de representantes actuales) y los obtenidos con caracteres morfológicos

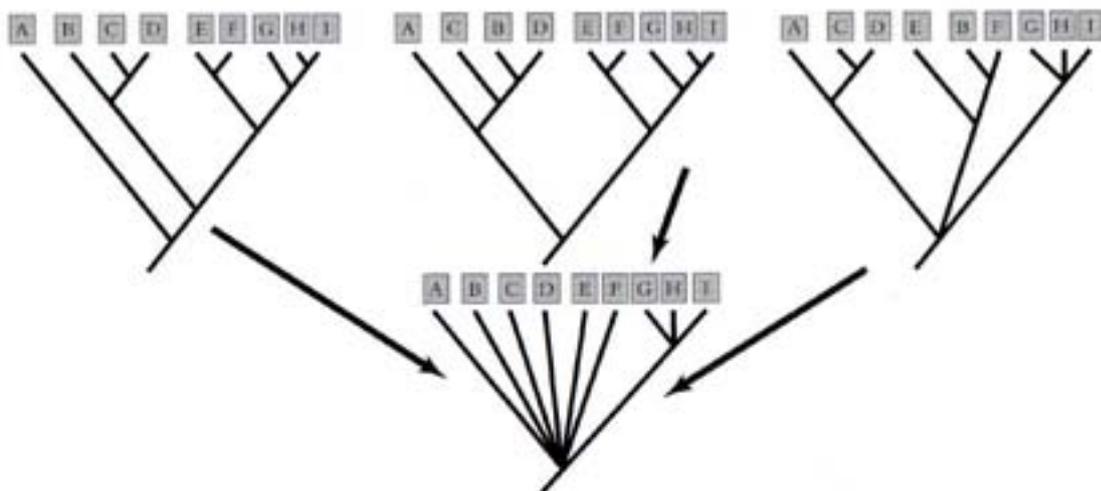


Fig. 40. Elección del árbol de consenso estricto (abajo). Tomado de Skelton & Smith (2002)

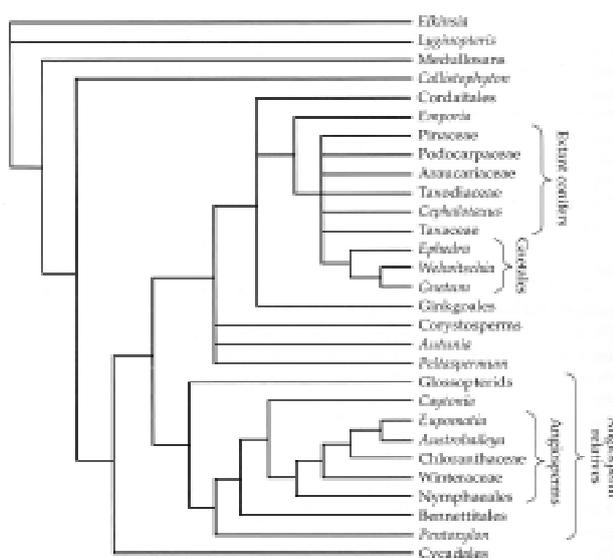


Fig. 41. Árbol de consenso que muestra las posibles relaciones filogenéticas de las Espermatofitas usando caracteres morfológicos de táxones extintos y caracteres moleculares. Tomado de Soltis & al. (2005)

de representantes extintos, única manera de resolver un grupo con mayor representación y variabilidad en el pasado que en la actualidad.

En particular, el uso de los caracteres moleculares para el estudio de la filogenia se ha revelado como el procedimiento más potente pues permite la comparación de las secuencias génicas. Si se conoce, por ejemplo, la naturaleza y el orden de los nucleótidos de una región particular del genoma, dispondremos para analizar tantos caracteres como nucleótidos haya en la secuencia que se compara, de tal forma que si hay 1000 nucleótidos se interpretan como 1000 caracteres, aunque muchos de ellos puede que no varíen, por lo que carecen de interés, e igual sucede con aquellos que solo lo hacen en un taxon (*autoapomorfía*). El análisis podrá llevarse a cabo en el genoma cloroplástico, mitocondrial o nuclear, según necesidades, siendo necesario para ello la extracción del ADN y, posteriormente, su amplificación (la obtención de millones de copias de la región genómica que nos interesa), al objeto de obtener cantidad suficiente del mismo para análisis posteriores. En estudios de filogenia, pues, lo ideal es la secuenciación del ADN, es decir, conocer la composición específica de nucleótidos de la región particular del genoma que se pretende analizar, un proceso que hoy día se realiza de forma automática, mediante aparatos sofisticados (secuenciadores).

Una vez obtenidas todas las secuencias de las muestras de estudio se procede al *alineamiento* de las mismas, de forma manual o mediante programas específicos, y una vez efectuado pueden detectarse los cambios habidos en unas respecto de otras, tanto en su longitud como en la naturaleza de sus nucleótidos.

### III. LA CLASIFICACIÓN DE LAS PLANTAS CON FLOR: NUEVOS PUNTOS DE VISTA

En la actualidad, la clasificación de las plantas con flor o Angiospermas no está ajena al conocimiento que se dispone sobre las interrelaciones evolutivas de los grupos que la integran, particularmente del que se deriva de la filogenia obtenida con datos moleculares. El grupo, que comprende más de 250.000 especies, constituye junto con el de las "Gimnospermas", las denominadas plantas con semilla o Espermatofitas, persistiendo todavía dudas sobre el grupo gimnospermico del cual pueden haber derivado.

Desde este punto de vista, conviene resaltar que las primeras plantas con semilla aparecen en el Devónico (hace unos 370 millones de años), y que una primera radiación de ellas tiene lugar durante el Carbonífero. De esta época, se tiene constancia de representantes gimnospermicos, que adquirieron gran apogeo posteriormente, pero que hoy día poseen una

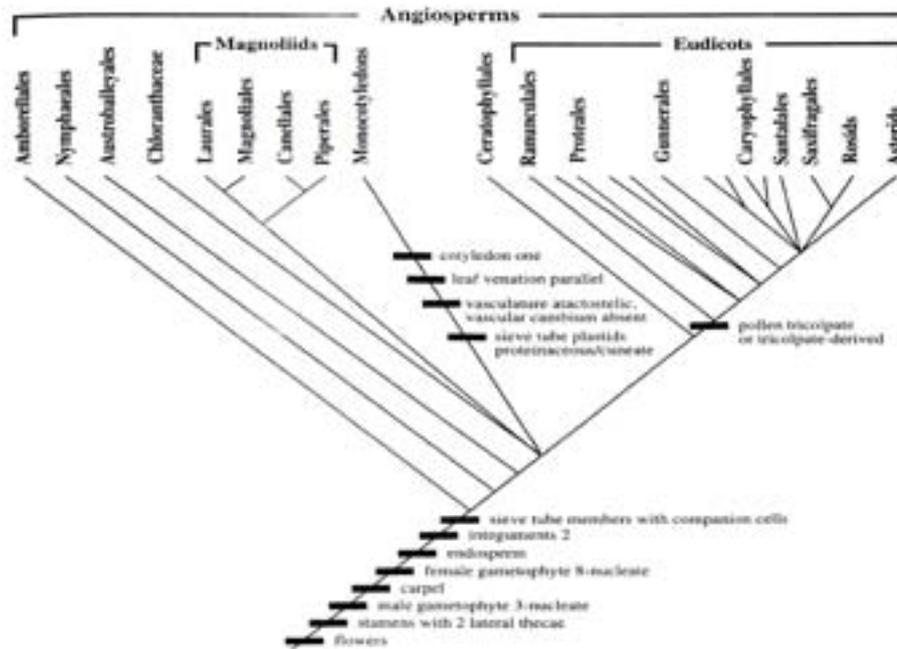


Fig. 42. Relaciones filogenéticas entre los principales clados de Angiospermas. Tomado de Simpson (2006)

representación muy reducida. Precisamente este hecho, es decir, una mayor diversidad pretérita (conocida a partir de los fósiles) limita obviamente el uso de los marcadores moleculares en la resolución de las filogenias, ya que éstos solo pueden usarse con representantes actuales. El estudio de las interrelaciones entre los grupos gimnospermas, y entre éstos y las Angiospermas, queda así seriamente mermado, aunque es posible el uso combinado de la información morfológica y molecular en la búsqueda de árboles de consenso que puedan facilitar la comprensión. Cuando esta opción es la elegida (Fig. 41), son las *Caytoniales*, que vivieron entre el Triásico Superior y el Cretácico Inferior, el grupo que parece configurarse como hermano de todas las Angiospermas, quedando algo más alejados otros, como *Bennettitales* (el grupo hermano en tratamientos cladistas solo con caracteres morfológicos) y, mucho más *Gnetales*, cualesquiera sean los datos utilizados.

Todas las evidencias apuntan a que la aparición de las Angiospermas tuvo lugar hace unos 140 millones de años, así como a su carácter monofilético, siendo sus principales sinapomorfías: posesión de flores; estambres con 2 tecas laterales; gametofitos masculinos trinucleados; existencia de carpelo; gametofito femenino octonucleado; aparición

de endosperma; primordios seminales con 2 tegumentos, y presencia de células anejas a las células cribosas del floema. Además, una gran novedad en las clasificaciones modernas la constituye el hecho de que no hay respaldo molecular a la clásica distinción de Monocotiledóneas y Dicotiledóneas o, al menos, para las segundas en su acepción tradicional, pues mientras que las primeras constituyen un grupo monofilético, las últimas no, ya que parte de ellas son claramente basales y el resto forman un clado inequívoco: el de las Eudicotiledóneas.

En la base de la clasificación actual (Fig. 42) se sitúan las *Amborellaceae*, el grupo hermano de las restantes Angiospermas, sólo con *Amborella trichopoda*, un endemismo de nueva Caledonia, antes incluido en *Laurales*, pero que a diferencia de otros representantes tiene las piezas florales espiraladas y los carpelos están cerrados solo por secreción y no por fusión como en la mayoría de las angiospermas, lo que se considera un carácter plesiomórfico. Junto a las *Amborellaceae*, y también muy basales, se sitúan los clados de las *Nymphaeaceae* (uno de los grupos con fósiles más antiguos, de hace unos 125 MA), de las *Austrobaileyales* (bien definido por caracteres moleculares, y único grupo de las Angiospermas basales con polen tricolpado)

y de las *Chloranthaceae*, familia tropical con fósiles muy antiguos y típicos estambres, con frecuencia tripartidos.

También basales (Fig. 42) son las Magnólidas en su actual acepción, ya que no coinciden exactamente con las antiguas *Magnoliidae*, aunque sí en su consideración como primitivas, como se las consideraba ya en las últimas clasificaciones precladistas (v.gr., Stebbins, Cronquist, Takhtajan). Sus relaciones se conocen mejor, y todo parece apuntar a la existencia de dos subclados: *Magnoliales-Laurales* y *Canellales-Piperales*. Se han apuntado algunas sinapomorfías, entre ellas la presencia de asarona (un compuesto de fenilpropano), de los lignanos galbacina y veraguensina, y la del neolignano licarin.

Las Monocotiledóneas (Figs. 42 y 43) constituyen un grupo claramente monofilético, que incluye alrededor del 22% de todas las Angiospermas (unas 52.000 especies). En ellas hay sinapomorfías muy claras, y que han apoyado tradicionalmente su delimitación: plántulas por lo general con un cotiledón; hojas casi siempre paralelinervias; haces vasculares dispersos (atactostela); posesión de raíces adventicias; crecimiento predominantemente

simpódico; presencia de células cribosas con plastos (tipo P2) conteniendo varios cristales proteicos cuneados, etc. Las flores trímeras, tan frecuentes, son plesiomórficas y aparecen en otros grupos de angiospermas basales. *Acorales* es el grupo hermano de las restantes monocotiledóneas y, tras ellas, *Alismatales*.

Las *Ceratophyllaceae* (Fig. 42) constituyen el grupo hermano de las verdaderas dicotiledóneas o Eudicotiledóneas, aunque en muchos estudios lo son de las Monocotiledóneas. El clado incluye sólo el género *Ceratophyllum*, cosmopolita y con seis especies de hierbas perennes, acuáticas y sumergidas, muy comunes en corrientes lentas de agua. Entre sus caracteres más notables destacan la carencia de raíces, sus hojas a menudo dimórficas, dispuestas en verticilos de 3-10 y divididas dicotómicamente en segmentos lineares serrulados, y sus flores unisexuales y homoclamídeas, las masculinas productoras de polen liso e inaperturado.

El clado de las Eudicotiledóneas, cuyos primeros fósiles datan también de hace unos 125 millones de años, comprende el 75% de las Angiospermas y a pesar de tener un fuerte respaldo con caracteres moleculares, tan solo muestra una única sinapomorfía: la posesión

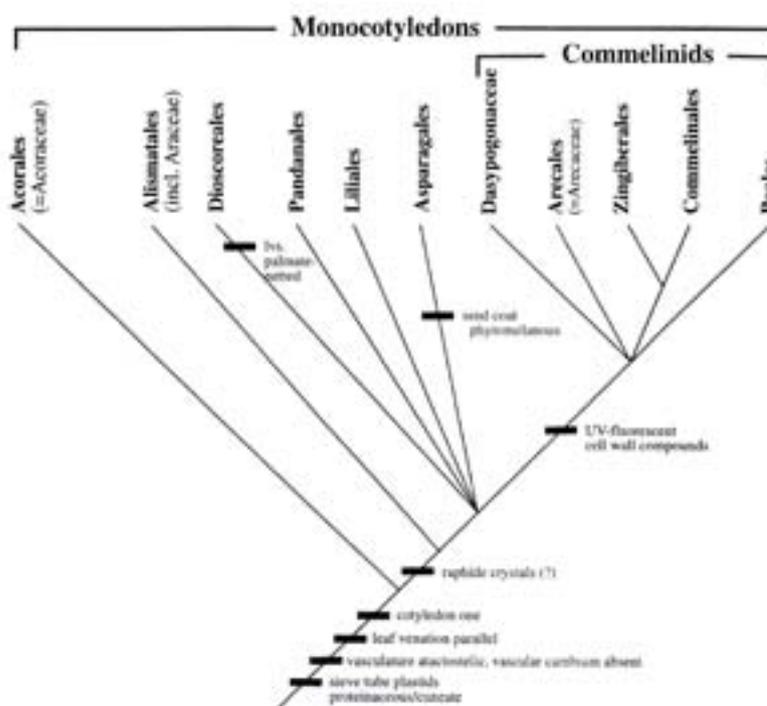


Fig. 43. Relaciones filogenéticas entre los principales clados de Monocotiledóneas. Tomado de Simpson (2006)



Fig. 44. Relaciones filogenéticas entre los principales clados de Eudicotiledóneas. Tomado de Simpson (2006)

de polen tricolpado o de un tipo derivado de éste.

Dentro de las Eudicotiledóneas (Fig. 44) hay un conjunto de grupos basales, entre ellos el de las *Ranunculaceae*, el grupo hermano de las restantes eudicotiledóneas. Además de las Ranunculáceas, podemos señalar en una posición muy basal otros pequeños linajes, como *Proteales*, *Sabiales*, *Buxales* y *Trochodendrales*, cuyos representantes, al igual que los de las Angiospermas basales (excepto *Nymphaeaceae*), carecen de ácido elágico.

El verdadero núcleo de las Eudicotiledóneas lo integran diversos clados (Fig. 44), con mayor o menor diversidad (*Gunnerales*, *Santalales* – muchos representantes parásitos–, *Saxifragales*, *Caryophyllales*, con predominio de betaína en lugar de antocianos, etc.) y, sobre todo, dos extraordinariamente grandes, el de las Rósidas y el de las Astéridas, no del todo coincidentes con los grupos taxonómicos así denominados en las clasificaciones tradicionales.

El clado de las Rósidas (Fig. 44) comprende muchas de las familias antes incluidas en las tradicionales subclases *Magnoliidae*, *Hamamelidae* y *Dilleniidae*. En él no hay sinapomorfías

claras, aunque con mucha frecuencia sus representantes comparten algunos caracteres, como endosperma de tipo nuclear, polen con exina reticulada, tubos cribosos por lo general con perforaciones simples, 2 ó más verticilos de estambres y presencia de ácido elágico. A su vez, dentro de él pueden reconocerse varios linajes pequeños (*Geraniales*, *Myrtales* y *Crossomatales*) y dos grandes: Eurósidas I (Málvidas) y Eurósidas II (Fábidas), con gran respaldo molecular, algunos de estos subgrupos respaldados también por datos.

Finalmente, señalar que el clado de las Astéridas (Fig. 44) se ajusta mucho más que el anterior a la tradicional subclase de las *Asteridae*. No es fácil aquí saber cuáles son las sinapomorfías, pero lo cierto es que la mayor parte de sus representantes comparten diversos caracteres, entre ellos la posesión de compuestos iridoides, el predominio de la simpetalia, la posesión de primordios seminales unitégmicos y tenuinucelados, endosperma de tipo celular, etc. El clado de las *Cornales* constituye el grupo hermano de las restantes Astéridas, en las que además del linaje de las *Ericales* pueden reconocerse dos

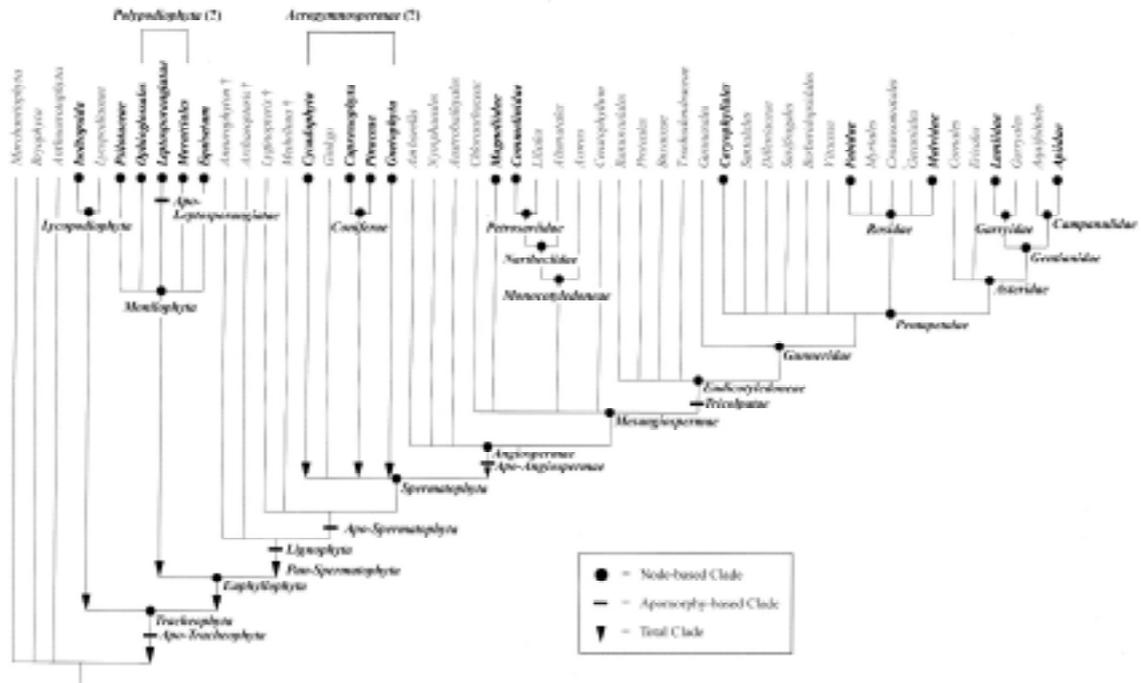


Fig. 45. Relaciones filogenéticas entre los principales clados de Embriofitas. Tomado de Cantino & al. (2007)

subgrupos claros: Astéridas I (la mayoría de sus representantes poseen hojas opuestas, con márgenes enteros, flores hipóginas, simpetalia incipiente, fusión de los filamentos estaminales a la corola y frutos capsulares) y Astéridas II, que incluye representantes con hojas alternas, de márgenes a menudo serrado-dentados, flores epíginas, simpetalia notable, filamentos estaminales libres respecto de la corola y frutos indehiscentes.

Esta valiosa información sobre las interrelaciones evolutivas entre los diversos grupos de Angiospermas constituye la base sobre la que debe construirse toda clasificación moderna, pero el procedimiento no está exento de dificultades, y requiere de la estrecha colaboración entre taxónomos y biólogos evolucionistas. Además, existen problemas muy importantes relacionados con la nomenclatura adecuada para designar los nuevos grupos, en gran parte disponible pero cuya aplicación puede alterar notablemente el uso y sentido tradicional. De hecho, en muchas de las clasificaciones filogenéticas que ven la luz en la actualidad en obras especializadas, a los nombres aceptados para la denominación de los táxones, se suman otros que no lo están, así como denominaciones para los grandes clados

y subclados que no se ajustan a las categorías taxonómicas contempladas en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (CINB) vigente.

Para terminar, indicar que las respuestas a esta situación son variadas, pero que en lo esencial se reducen a dos, conceptualmente diferentes: una aproximación en la que solo se reconocen los clados, evitando así cualquier subjetividad, o bien la ortodoxa, esto es, clasificaciones sujetas al CINB que incorporan el conocimiento derivado de los nuevos hallazgos sobre las relaciones evolutivas, con un último y claro reflejo en los táxones y su agrupación. Para las aproximaciones del primer tipo, es decir, aquellas en la que se reconocen y denominan solo los clados con independencia de su rango, señalar que existe ya un Código Internacional de Nomenclatura Filogenético (*PhyloCode*) para regular dicha práctica, y que un ejemplo de ella puede verse en su aplicación para las Embriofitas recogida en la Figura 45. Del segundo tipo de aproximación, destacar la clasificación propuesta por ROBERT THORNE (n. 1920), profesor emérito y conservador en el Jardín Botánico Rancho de Santa Ana (Claremont, California), internacionalmente conocido por la publicación, en 1968, de un sistema de clasificación que ha

revisado periódicamente (en 1976, 1981, 1983, 1992). Su clasificación de las Angiospermas no era muy diferente a las de Cronquist, Takhtajan o Stebbins, pero en su representación gráfica y en el gran peso asignado a los superórdenes se aproximaba más a las de Dahlgren. Su última actualización, de 2007 (Fig. 46), es un buen ejemplo de clasificación impregnada de los recientes hallazgos sobre la filogenia del grupo. En ella reconoce 12 subclases, 35 superórdenes, 87 órdenes, 40 subórdenes, 472 familias y 400 subfamilias, en las que incluye 13.372 géneros y 253.300 especies.

THORNE (2007)	
Clase MAGNOLIOPSIDA (472 familias, 13372 géneros, 253300 spp.)	
Subclase CHLORANTHIDAE (19/250)	(n. géneros y especies)
Superorden Chloranthales	
Subclase MAGNOLIDAE (276/8805)	
Superorden Magnoliales	
Subclase ALISMATIDAE (235/3606)	
Superorden Alismales	
Superorden Arales	
Superorden Alismatales	
Subclase LILIIDAE (1261/29885)	
Superorden Pandanales	
Superorden Dioscoreales	
Superorden Liliales	
Superorden Asparagales	
Subclase COMMELINIDAE (1116/23270)	
Superorden Areciales	
Superorden Commelinales	
Subclase RANUNCULIDAE (298/6350)	
Superorden Proteales	
Superorden Ranunculales	
Subclase HAMAMELIDAE (145/3870)	
Superorden Hamamelidiales	
Subclase CARYOPHYLLIDAE (889/13875)	
Superorden Berberidopsidales	
Superorden Caryophyllales	
Superorden Dilleniales	
Superorden Santalales	
Subclase ROSTRIDAE (2258/48127)	
Superorden Celastrales	
Superorden Violales	
Superorden Pedalidiales	
Superorden Oxalidiales	
Superorden Geraniales	
Superorden Rosales	
Superorden Myrtales	
Subclase MALVIDAE (1430/29490)	
Superorden Malvales	
Superorden Rafflesiales	
Superorden Capparales	
Superorden Huerteales	
Superorden Rubiales	
Subclase ANTEKIDAE (2677/44970)	
Superorden Coriariales	
Superorden Ericales	
Superorden Arabidales	
Superorden Asterales	
Subclase LAMIIDAE (2782/50310)	
Superorden Solanales	
Superorden Lamiales	

Fig. 46. Sistema de clasificación de R. Thorne

## Referencias Bibliográficas

A.P.G. (1998): An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.

A.P.G. (2003): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.

CANTINO, P.D., J.A. DOYLE, S.W. GRAHAM, W.S. JUDD, R.G. OLMSTEAD, D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS & M.J. DONOGHUE (2007): Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56 (3): 822-846.

CARRIÓN, J.S. (2003): *Evolución vegetal*. Librero-Editor. Murcia.

CATALÁN, P. (2002): *Técnicas moleculares aplicadas a estudios taxonómicos, evolutivos, y de conservación de plantas superiores*. Manuscrito no publicado. Zaragoza.

CHASE, M.W., D.E. SOLTIS, R.G. OLMSTEAD & AL. (1993): Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.

CRONQUIST, A. (1960): The Divisions and Classes of Plants. *Bot. Rev.* 26(4): 425-482.

DAHLGREN, G. (1989): An updated angiosperm classification. *Bot. J. Linn. Soc.* 100: 197-203.

DEVESA, J.A. (2004): *Plantas con semilla*. In: J. IZCO (coord.) *Botánica*, ed. 2: 417-636. Mc Graw Hill-Interamericana. Madrid.

FREEMAN, S. & J.C. HERRON (2002): *Análisis evolutivo*. Prentice-Hall. Madrid.

FRIIS, E.M., K.RAUNSGAARD & P.R. CRANE (2006): Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeol. Palaeocl. & Palaeocol.* 232: 251-293.

FURNESS, C.A. & P.J. RUDALL (2004): Pollen aperture evolution- a crucial factor for Eudicot success? *Trends Pl. Sci.* 9 (3): 154-158.

GONZÁLEZ BUENO, A. (1998): *Los sistemas de clasificación de los seres vivos*. Akal. Madrid.

HASTON, E., J.E. RICHARDSON, P.F. STEVENS, M.W. CHASE & D.J. HARRIS (2007): A linear sequence of Angiosperm Phylogeny Group II families. *Taxon* 56: 7-12.

- JUDD, W.S., C.S. CAMPBELL, E.A. KELLOGG & P.F. STEVENS (1999): *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- SHU-MIAU, CH., CHIEN-CHANG CH., HSIN-LIANG, CH. & LI. WEN-HSIUNG (2004): Dating the Monocot-Dicot Divergence and the origin of core Eudicots using whole chloroplast genomes. *J. Mol. Evol.* 58: 424-441.
- SIMPSON, M.G. (2006): *Plant Systematics*. Elsevier Academic Press. Amsterdam.
- SING, G. (1999): *Plant Systematics*. Science Publishers, Inc. Enfield, New Hampshire. USA.
- SITTE, P., E.W. WEILER, J.W. KADEREIT, A. BRESINSKY & C. KÖRNER (2004): *Strasburger. Tratado de Botánica*, ed. 35. Ed. Omega. Barcelona.
- SKELTON, P. & A. SMITH (2002): *Cladistics. A practical primer on CD-Rom*. Cambridge University Press. Cambridge.
- SOLTIS, D.E., P.S. SOLTIS, P.K. ENDRESS & M.W. CHASE (2005): *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- SOLTIS, P.S. & D.E. SOLTIS (2004): The origin and diversification of Angiosperms. *Amer. J. Bot.* 91: 1614-1626.
- SPICHTER, R.E., V.V. SAVOLAINEN & M. FIGET (2000): *Botanique systématique des plantes à fleurs: une approche phylogénétique nouvelle des Angiospermes*. Presses Polytechniques et Universitaires romandes. Lausanne.
- STEBBINS, G.L. (1974): *Flowering Plants. Evolution above the species level*. Edward Arnold Publishers. London.
- STEWART, W.N. & G.W. ROTHWELL (1993): *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press. Cambridge.
- STUESSY, T. (1989): *Plant Taxonomy. The Systematic Evaluation of Comparative Data*. Columbia University Press. New York.
- TAKHTAJAN, A.L. (1954): *The origin of Angiosperm plants*. Moscow. (Trad. O.H. Gankig, 1958, American Institute of Biological Sciences. Washington, D.C.).
- TAKHTAJAN, A.L. (1966): *A system and phylogeny of the flowering plants*. Nauka. Moscow & Leningrad.
- TAKHTAJAN, A.L. (1980): Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46 (3): 225-359.
- THORNE, R.F. (1992): Classification and Geography of the Flowering Plants. *Bot. Rev.* 58 (3): 225-348.
- THORNE, R.F. (2007): An Updated Classification of the Class Magnoliopsida ("Angiospermae"). *Bot. Rev.* 73 (2): 67-182.
- WILEY, E.O., D. SIEGEL-CAUSEY & D.R. BOOKS (1991): *The Compleat Cladistic. A Primer of Phylogenetic Procedures*. The University of Kansas. Lawrence.
- WOODLAND, D.W. (1997): *Contemporary plants systematics*, ed. 2. Andrews University Press.

#### Webs de interés

Tree of life project: <http://www.tolweb.org/tree/>

PHYLOCODE: [HTTP://WWW.OHIU.EDU/PHYLOCODE/](http://www.ohiou.edu/PHYLOCODE/)