

Estudios evolutivos-del desarrollo en tallos fósiles de Corystospermaceae (Corystospermales, Spermatoxida)

Josefina BODNAR

División de Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque S/N B1900FWA
La Plata, Argentina. CONICET. E-mail: jbodnar@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract: Evolutionary developmental studies in fossil stems of Corystospermaceae. A methodological criteria to study the development of permineralized stems is proposed, which is applied in the analysis of the evo-devo patterns of Corystospermaceae axes, the most important Mesozoic seed fern family in gondwanic Triassic paleofloras. This group accounts for an excellent case study because their stems are preserved permineralized, showing cellular and histological details, and it is possible to examine their whole ontogeny in a single individual since the cells of the secondary xylem and phloem are produced in successive layers retaining permanently their position. In the ontogenetic studies of pteridosperms, regulating mechanisms of development must be discerned comparing with ontogenies of comparable living plants. This extrapolation is possible since it is known that regulating processes of secondary growth are homologous in all lygnophytes. Most of corystosperm axes present a dissected secondary vascular cylinder, and tissues with unusual development and position, which is caused by four classes of cambial deviations: 1- differential activity throughout the stem circumference; 2- remnant activity; 3- inverse or centripetal cambium; and 4 - successive inverse and/or normal cambia (polyxyly). The origin of these cambium deviations is intimately linked to heterotopic events, including neoheterotopy and homeosis. By comparison with living plant studies, it is theorized that homeotic genes implied with these events could be those related to the beginning of cambial activity, cell differentiation, and vascular bundle arrangement.

Key words: Pteridosperms, Ontogeny, Heterotopy, Heterochrony, Trunks.

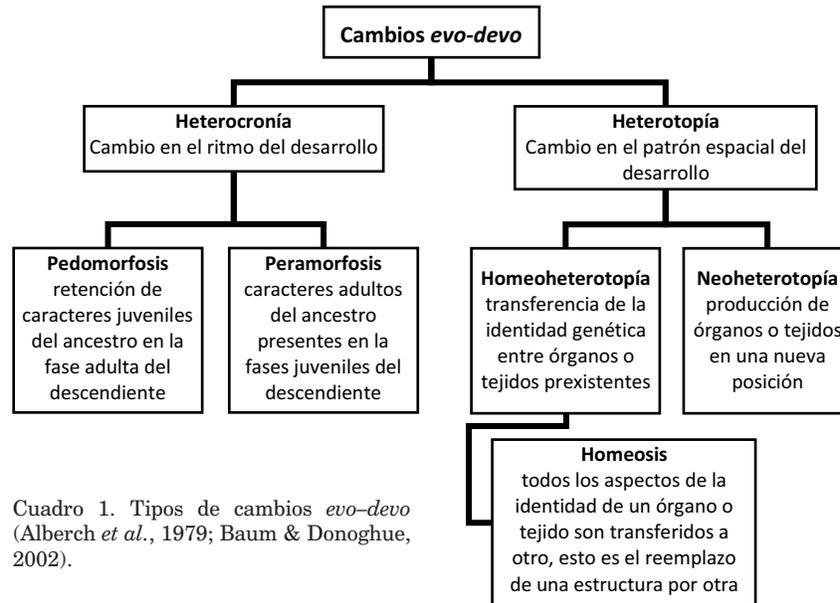
Resumen: Se propone un criterio metodológico para estudiar el desarrollo de tallos permineralizados, aplicado en el análisis de los patrones evolutivos-del desarrollo de los ejes caulinares de las Corystospermaceae, familia de "pteridospermas" dominante en las paleofloras triásicas gondwánicas. Este grupo representa un excelente caso de estudio dado que sus tallos se preservan permineralizados, por lo que exhiben detalles celulares e histológicos, y, asimismo, su ontogenia entera puede ser examinada en un solo ejemplar debido a que las células del xilema y floema secundario son producidas en capas sucesivas que retienen su posición de manera permanente. En los estudios ontogenéticos de pteridospermas los mecanismos reguladores del desarrollo deben ser discernidos por medio de la comparación con ontogenias de plantas vivientes comparables. Esta extrapolación es posible ya que se sabe que los procesos reguladores del crecimiento secundario son homólogos en todas las lignofitas. Los troncos de las corystospermas presentan un cilindro vascular secundario disecto y tejidos vasculares de desarrollo y posición inusuales, lo que es causado por cuatro clases de desviación de la actividad cambial típica: 1- actividad diferencial; 2- actividad remanente; 3- cámbium inverso o centripeto; y 4- cámbiumes sucesivos inversos y/o normales (polixilia). El origen de estas variantes del cámbium está íntimamente vinculado con eventos heterotópicos, incluyendo la homeosis. Al comparar con estudios de plantas vivientes, se teoriza que los genes homéoticos implicados en estos eventos podrían ser aquellos relacionados con el inicio de la actividad cambial, la diferenciación de las células vasculares y la organización de los haces vasculares.

Palabras clave: Pteridospermas, Ontogenia, Heterotopía, Heterocronía, Troncos.

INTRODUCCIÓN

La Biología Evolutiva-del Desarrollo (*Evo-Devo*) se encarga de examinar cómo las alteraciones de los procesos ontogenéticos, reguladas ge-

néticamente, contribuyen al incremento de la diversidad biológica (Bateman & DiMichele, 1994, 2002; Cronk, 2001; Harrison *et al.*, 2002; Shepard & Purugganan, 2002; Smith, 2003; Friedman *et al.*, 2004; Floyd & Bowman, 2007). Bateman



Cuadro 1. Tipos de cambios *evo-devo* (Alberch *et al.*, 1979; Baum & Donoghue, 2002).

(1994) definió un cambio *evo-devo* como cualquier cambio genético expresado fenotípicamente, que se produce en un linaje y que altera profundamente la forma y/o el tamaño de cualquier estadio ontogenético del descendiente en relación al ancestro. Estas modificaciones tradicionalmente han abarcado la *heterocronía* (Haeckel, 1866) (cambio en la tasa relativa y el ritmo del desarrollo), la *heterotopía* (Haeckel, 1866) (cambio en el patrón espacial de los procesos del desarrollo) y la *homeosis* (Bateson, 1894) (reemplazo de una estructura por otra) (Cuadro 1).

Desde que Haeckel (1866) erigiera su ley Biogenética *la ontogenia recapitula la filogenia*, han habido esporádicas discusiones sobre la relación entre el desarrollo del individuo y su historia filogenética (Sewertzoff, 1927; Remane, 1952; de Beer, 1958; Gould, 1977; Alberch *et al.*, 1979; Alberch, 1980; Bonner, 1982; McNamara, 1982, 1986). Haeckel (1866) aplicó el término *cenogénesis* para describir los casos en que una secuencia ontogenética no recapitula la secuencia filogenética (Russell, 1916), reconociendo dos categorías: 1. adaptación juvenil, y 2. cambios en el ritmo y localización de un órgano con respecto a otros en el mismo cuerpo, incluyendo *heterotopía* y *heterocronía* (Gould, 1992).

En los años subsiguientes, los morfólogos transformaron la recapitulación de Haeckel, argumentando que *la filogenia es producto de la ontogenia modificada* (Müller, 1864; Cope, 1887; Oppel, 1891; Keibel, 1895; Menhert, 1895, 1897). La relación entre alteraciones ontogenéticas y la

evolución comenzó a adquirir su significado moderno en las contribuciones del embriólogo británico de Beer (1930, 1940, 1951, 1958), quien estableció que las novedades evolutivas podían aparecer en cualquier estadio de la vida de un organismo, incluyendo cualquier punto de la ontogenia.

Posteriormente, Gould (1977) propuso una terminología para la heterocronía, generalizada y ampliada por Alberch *et al.* (1979). Este esquema ha sido empleado universalmente en las contribuciones acerca de los patrones evolutivos-del desarrollo, durante las décadas de 1980, 1990 y 2000 (*e.g.*, McKinney, 1988, 1999; Raff & Wray, 1989; Hall, 1992, 1999; McNamara, 1995, 1997; Raff, 1996; Zelditch & Fink, 1996; Reilly *et al.*, 1997; Klingenberg, 1998; Li & Johnston, 2000; Smith, 2001, 2002, 2003; Zelditch, 2001).

Sobre la base del efecto final de las perturbaciones heterocrónicas, fueron diferenciadas por Alberch *et al.* (1979) dos expresiones morfológicas o patrones heterocrónicos básicos: *pedomorfosis* (término originalmente acuñado por Garstang, 1928) que es la retención de caracteres juveniles ancestrales en la fase adulta del descendiente, y *peramorfosis* (Alberch *et al.*, 1979) que es la presencia de la morfología adulta ancestral en un estadio juvenil del descendiente, lo que resulta en un descendiente que tiene una morfología más diferenciada que la del ancestro. Estos dos patrones pueden ser alcanzados mediante tres clases de procesos: cambio en el punto temporal en que cada evento ontogenético es iniciado (*i.e.* punto de inicio), modificación del momento en que éste

es finalizado (*i.e.* punto de finalización), y la alteración de la tasa en que cada evento se produce (*i.e.* tasa del desarrollo morfológico) (Alberch *et al.*, 1979; Fink, 1988; Niklas, 1994; Reilly *et al.*, 1997). El punto de finalización es usualmente determinado por la maduración sexual. En este contexto, Alberch *et al.* (1979) propusieron seis procesos heterocronicos (Fig. 1). Tres dan origen a un patrón pedomórfico: *post-desplazamiento* (Alberch *et al.*, 1979) o retraso del punto de inicio; *progénesis* (expresión acuñada por Giard, 1887) o aceleración en la maduración sexual con respecto al desarrollo somático (=punto de finalización temprano), y *neotenia* (palabra utilizada originalmente por Kollman, 1885) o desaceleración de la tasa de desarrollo (Alberch *et al.*, 1979; McNamara, 1986; Niklas, 1997). Las otras originan un patrón peramórfico: *predesplazamiento* (Alberch *et al.*, 1979) o punto de inicio temprano; *hipermorfosis* (concepto ya nombrado por de Beer, 1930) o retraso en la maduración sexual; y *aceleración* (término aplicado por Cope, 1887) o incremento en la tasa de desarrollo morfológico (Alberch *et al.*, 1979; McNamara, 1986).

Mientras que la ley de Haeckel fue enmarcada en el paradigma gradualista darwiniano, Bateson (1894) acuñó el término *homeosis* bajo la hipótesis saltacionista de la evolución, definiéndolo como una clase de variación biológica en la que un elemento, de un cuerpo constituido por segmentos repetitivos, es transformado en otro (McGinnis, 1994). Quizás debido a su fuerte base saltacionista, las ideas de Bateson no fueron muy populares hasta el desarrollo de la Biología Evolutiva- Del Desarrollo en la década de 1980.

En su concepción moderna, la homeosis es el resultado de un proceso ontogenético en el que los atributos de una estructura son transferidos a la posición normalmente ocupada por una estructura diferente (Ronse de Craene *et al.*, 2003), de aquí que sea un cambio espacial en el desarrollo, o sea, heterotopía. Baum & Donoghue (2002) claramente definieron a la homeosis como un caso especial de heterotopía. Estos autores diferenciaron dos tipos de cambios en el patrón espacial: *homeoheterotopía*, que es la transferencia de la identidad genética entre los tejidos u órganos pre-existentes, y *neoheterotopía*, que es la aparición de tejidos u órganos en una posición nueva (Cuadro 1). En esta clasificación, homeosis es la categoría de homeoheterotopía en la que todos los aspectos de identidad de una estructura son conferidas a la estructura receptora.

Aunque los tres términos -heterocronía, heterotopía y homeosis- fueron acuñados a fines del

siglo XIX, sólo la heterocronía tuvo una historia algo más extensa, luego del trabajo de Gould (1977). Por otro lado, la homeosis y la heterotopía recién tuvieron una resurrección con el descubrimiento de los genes homeóticos a comienzos de la década de 1980. Estos genes reguladores habían sido hallados, en primera instancia, en moscas, pero más tarde fueron aislados en otros insectos, en vertebrados, plantas y hongos. Desde entonces, se descubrió un número significativo de genes que regulan el desarrollo; estableciendo de este modo el punto de partida para la Biología *Evo-Devo*, en la que convergieron dos enfoques: el genético y el morfológico.

Los estudios sobre cambios evolutivos-del desarrollo son menos comunes en plantas que en animales. Las investigaciones sobre esta temática estuvieron dirigidas inicialmente a los sistemas animales, y la aplicación de sus principios a las plantas fue extendida con posterioridad (de Renzi, 1995; Li & Johnston, 2000; Friedman *et al.*, 2004)

En Paleontología, los procesos *evo-devo* pueden explicar la observación de cambios geológicamente instantáneos en los linajes de seres vivos. Inversamente, el registro fósil proporciona el contexto para identificar las secuencias de cambios evolutivos (Sanders *et al.*, 2007). Sin embargo, los estudios ontogenéticos en fósiles son más complejos que en organismos actuales, puesto que no existe la posibilidad de un control detallado sobre la ontogenia (Mosbrugger, 1995).

Aunque no es aún posible identificar un gen específico que regule un patrón morfológico determinado, es plausible relacionar vías regulatorias, controladas por genes, con una consecuencia morfológica particular. Cuando se sabe que un carácter morfológico o anatómico es resultado de una vía regulatoria mediada por genes, ese rasgo puede ser visto como una "huella digital", de la que se puede inferir inequívocamente el patrón regulatorio subyacente de una estructura madura, tanto de plantas vivientes como fósiles (Rothwell & Lev-Yadun, 2005).

A partir de esta nueva perspectiva, se ha comenzado a evaluar datos morfológicos y anatómicos para identificar las "huellas digitales" de la regulación del desarrollo, y extrapolarlos para el amplio espectro de estructuras de las plantas fósiles. Una vez que comprendemos cómo los patrones del desarrollo coordinan el origen de rasgos morfológicos particulares, las "huellas digitales" preservadas en el registro fósil proveerán puntos de calibración para el origen y la secuencia evolutiva de los mecanismos regulatorios

génicos (Sanders *et al.*, 2007).

Siguiendo esta visión, en el presente trabajo se analiza las particularidades de los análisis evolutivos-del desarrollo en las plantas fósiles, se propone un criterio metodológico para estudiar el desarrollo de tallos permineralizados de grupos totalmente extintos, y aplicando éste, se intenta delinear patrones evolutivos-del desarrollo para explicar el origen y diversificación de los ejes caulinares de las *Corystospermales*.

El Orden *Corystospermales* tiene una única familia -las *Corystospermaceae*- descrita originalmente por Thomas (1933). Constituyen un grupo totalmente extinto, perteneciente a las “pteridospermas” mesozoicas, y dominante en las paleocomunidades triásicas gondwánicas. A pesar de que las “pteridospermas” no conforman un clado monofilético, representan un plexo de gimnospermas del que derivan grupos monofiléticos más definidos, por lo que su estudio permite dilucidar los patrones de evolución de caracteres morfológicos, presentes en plantas con semilla más derivadas (Hilton & Bateman, 2006).

Estudios evolutivos-del desarrollo en plantas

A pesar de que los principios y términos *evo-devo* han sido siempre aplicados primero en animales, los botánicos y paleobotánicos han estado interesados en estos temas desde los comienzos del siglo XX.

Takhtajan (1972) organizó los patrones de alteraciones ontogenéticas en la evolución de las plantas superiores, dentro de cuatro categorías (Fig. 2): *prolongación* (*i.e.* adición de nuevos estadios), *abreviación* (*i.e.* omisión de estadios), *desviación* (*i.e.* alteración de fases del desarrollo de su curso normal) y *neotenia* (*i.e.* combinación de la abreviación terminal con la desviación). A pesar de que el esquema de Takhtajan (1972) fue escasamente aplicado por los investigadores posteriores, se destaca porque fue el primer intento de sintetizar los cambios evolutivos-del desarrollo en plantas.

Posteriormente, Niklas (1994) –en su estudio de la relación entre tamaño-forma-proceso en la evolución de las plantas- propuso otra clasificación para los procesos heterocrónicos, aplicando las mismas variables ontogenéticas principales de Alberch *et al.* (1979). Niklas (1994) estableció que cada una de esas variables tiene tres condiciones en relación a su ontogenia ancestral (igual, más temprano o tardío en términos del punto de inicio o finalización; lenta o rápida en términos de tasa de desarrollo). De este modo, las posi-

bilidades en relación con la ontogenia ancestral quedan incluidas en una matriz $3 \times 3 \times 3$ (Fig. 3). La ontogenia del descendiente puede diferir de la del ancestro en una de 26 maneras, ya que el número de permutaciones es igual a: (número de variables) ^{número de condiciones} = $3^3 = 27$, pero una de éstas (inicio, finalización, tasa) ^{igual} da lugar a la condición ancestral (Cuadro 2). El esquema de Niklas (1994) es significativo porque enfatiza en el carácter multidimensional del desarrollo.

La heterocronía es el mecanismo *evo-devo* más divulgado en la literatura botánica y paleobotánica (Li & Johnston, 2000). Las investigaciones sobre su rol en la evolución de las plantas se extienden desde el origen de grupos taxonómicos superiores a la diversificación específica dentro de un género. Al mismo tiempo, se ha demostrado que la heterocronía puede causar cambios morfológicos de todas las partes y generaciones de la planta: desde el desarrollo del gametofito a la formación de los órganos vegetativos y reproductivos de esporofito (Kampny & Harris, 1998).

Algunas discusiones acerca de la heterocronía han estado relacionadas con la evolución de los ciclos de vida, la teoría del teloma, la evolución estelar y el origen de los grupos de plantas terrestres más representativos (Mosbrugger, 1995; Takhtajan, 1991; Zimmermann, 1959). La heterocronía habría participado en el origen de las estructuras reproductivas más significativas, como la semilla (DiMichele *et al.*, 1989) y la flor (Takhtajan, 1969, 1976, 1991). Varias innovaciones morfológicas vegetativas habrían implicado eventos heterocrónicos: el hábito de crecimiento en roseta, adquirido repetidamente en linajes muy diferentes (*e.g.*, lycofitas, helechos, cycadales, monocotiledóneas y dicotiledóneas) (Niklas, 1994; Bateman, 1994), el microfilo (Mosbrugger, 1995), las hojas simples de las coníferas (Rothwell, 1982), entre otras.

Los ejemplos de heterotopía en plantas no son tan generalizados. En las plantas, la heterotopía es el resultado de un cambio filogenético de la posición de un primordio o un meristema (Sattler, 1978). Los eventos heterotópicos usualmente caracterizan a las ramas más profundas de la evolución vegetal, y serían responsables del surgimiento de nuevos taxones de alto rango (géneros, familias y órdenes), mientras que los heterocrónicos son más frecuentes en ramas recientes superficiales o taxones de bajo rango (especies) (Meyen, 1987; Kellogg, 2002).

Botánicos y paleobotánicos raramente se han referido a la homeosis, hasta el descubrimiento de los genes *MADS-box* a fines de la década

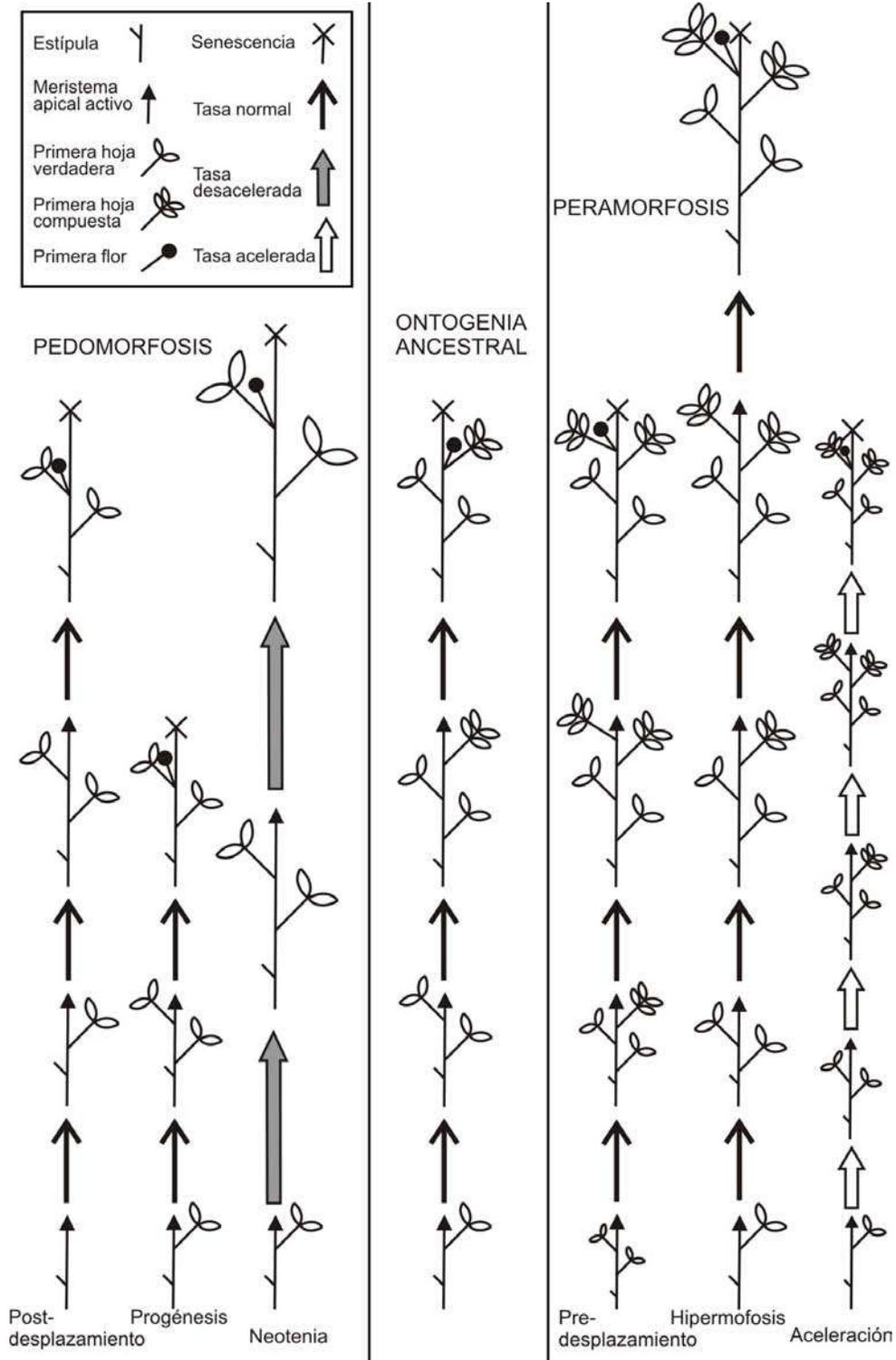


Fig. 1. Patrones y procesos heterocrónicos propuestos por Alberch *et al.* (1979), usando como modelo la trayectoria ontogenética de *Pisum sativum* tomada de Wiltshire *et al.* (1994).

Clase de expresión morfológica	Categoría	Alteración		Crecimiento	
		Sexual	Vegetativa	Tasa	Inicio
Pedomorfosis	Postdesplazamiento			igual	tardío
	Neotenia	igual	retardada		
	Progénesis	acelerada	igual		
Peramorfosis	Aceleración	igual	acelerada		
	Hipermorfosis	retardada	igual		
	Predeplazamiento			igual	temprano
Acratomorfosis	Enanismo			más lenta	igual
	Gigantismo			más rápida	igual

Cuadro 2. Categorías de la heterocronía propuestas por Niklas (1994).

de 1980 y comienzos de la de 1990. Debido a la simplicidad morfológica y la gran plasticidad del desarrollo de las plantas, los intercambios entre partes vegetales, que resultan en homeosis, posiblemente tengan más oportunidades de mantenerse en las líneas evolutivas en comparación con los animales (Svensson, 2000), y en consecuencia las plantas muestra un potencial aprovechable para estudios sobre cambios homeóticos.

Particularidades de los trabajos Evo-Devo en plantas fósiles

Las investigaciones de la genética molecular del desarrollo de los órganos reproductivos, hojas y raíces de angiospermas, pinos, helechos y musgos, han revelado que están regulados por genes homeóticos, como ocurre en animales (Weigel & Meyerowitz, 1993; Mouradov *et al.*, 1998; Münster *et al.*, 1997; Henschel *et al.*, 2002). Por ello se puede concluir que, en general, mecanismos equivalentes controlan la ontogenia de animales y plantas, y los patrones y procesos *evo-devo* morfológicos son aplicables para ambos grupos. De acuerdo a Becker *et al.* (2000), al menos siete genes *MADS-box* distintos estaban presentes en la base de las espermatofitas hace 300 millones de años, y las familias de genes de las gimnospermas y angiospermas actuales tienen complejidades semejantes.

Los principios derivados de la Zoología (heterocronía, heterotopía y homeosis) no han sido extrapolados directamente a las plantas, debido a que la mayoría de éstas tienen un crecimiento metamérico e indeterminado, condición diferente a la que presentan los animales. La arquitectura metamérica (Hallé *et al.*, 1978) permite un mayor rango de variación estructural intraespecífica controlada ambientalmente y una mayor frecuencia en convergencias y paralelismos evolutivos (Rothwell, 1987).

Debido al desarrollo indeterminado en plantas perennes, se generan nuevas hojas y flores en el cuerpo adulto, así como también los tallos,

ramas y raíces siguen creciendo durante toda la vida; de este modo, puede no existir un punto final en las proporciones y el tamaño, provocando que la distinción entre el juvenil y el adulto sea ambigua (Raff & Wray, 1989; Niklas, 1994; Li & Johnston, 2000). Algunos órganos de las plantas (flores, frutos, y hojas) son, por separado, determinados en su crecimiento; siendo semi-independientes de la ontogenia de la planta completa. Este hecho puede explicar por qué en Botánica, la mayoría de los estudios *evo-devo* son efectuados a nivel de órganos, mientras que unos pocos, a nivel del organismo (Kampny & Harris, 1998; Li & Johnston, 2000).

Otra diferencia con respecto a los animales es que la madurez sexual, comúnmente usada como un referente temporal del animal adulto, no está usualmente asociada a la culminación del crecimiento somático en las plantas, y puede incluso alterarse como resultado de un estrés ambiental. Por esto, el uso de la edad cronológica, ampliamente aplicado en animales, es generalmente de valor limitado en los estudios del desarrollo de las plantas (Erickson & Michelini, 1957). Por esto, los botánicos utilizan otras referencias temporales (Guerrant, 1982; Niklas, 1994), como el índice plastocrónico, un índice numérico que representa el estatus ontogenético de una planta (Erickson & Michelini, 1957; Ade-Ademilua, 2006).

Algunos investigadores perciben que el crecimiento indeterminado y metamérico es la causa de que los cambios *evo-devo* ocurran más fácilmente en la evolución vegetal (*e.g.* Mosbrugger, 1995): la morfología adulta indefinida podría promover la aparición de ciertos patrones heterocrónicos (*i.e.* peramorfosis), mientras que la construcción modular y la persistencia de meristemas podría facilitar cambios tanto heterocrónicos como heterotópicos. De hecho, el estudio de la heterocronía en partes individuales, tan frecuente en plantas fósiles, es posible gracias a la construcción modular (Raff & Raff, 2000).

En los estudios paleobotánicos, una complica-

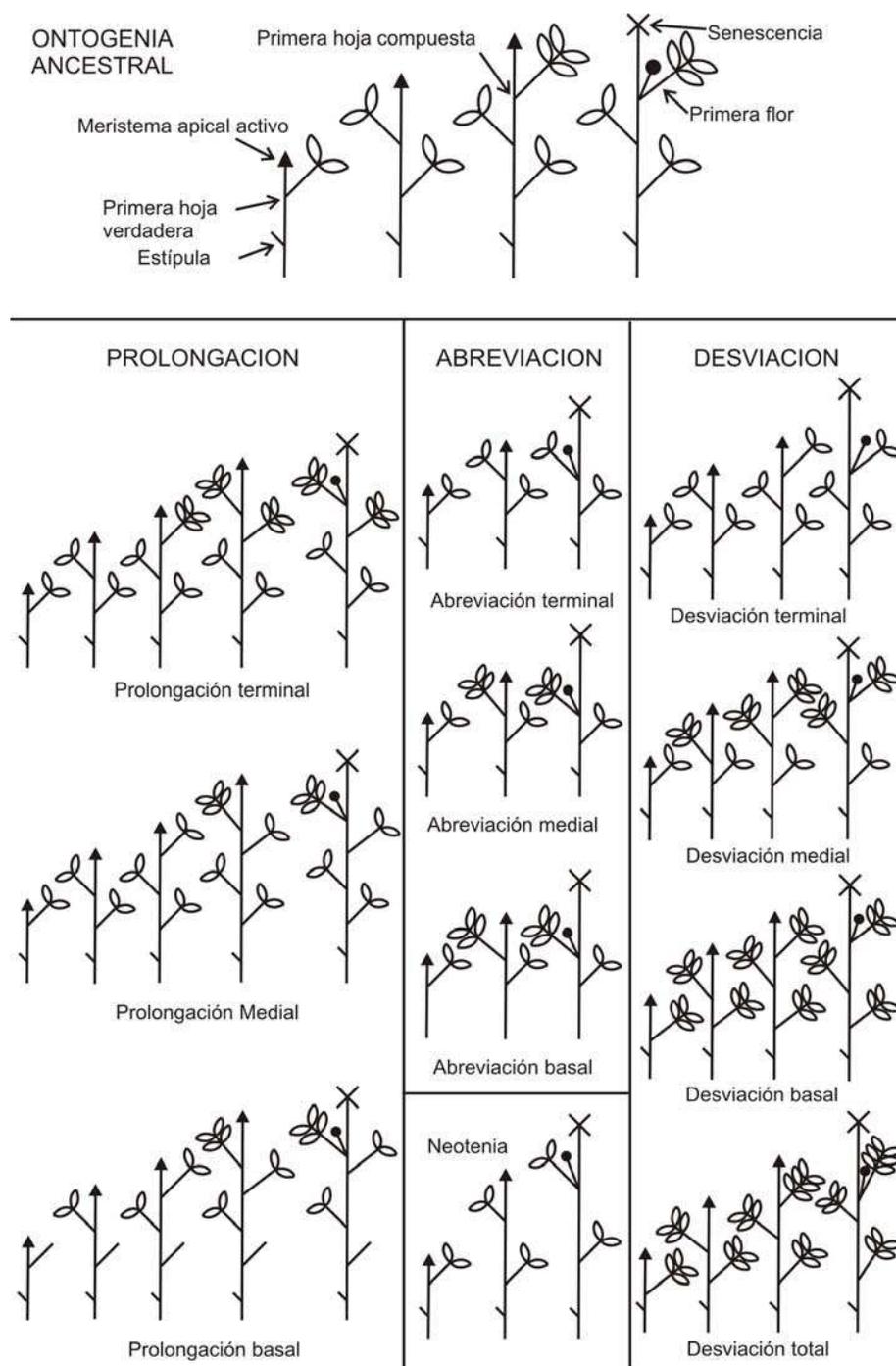


Fig. 2. Interpretación de los patrones de alteraciones ontogenéticas en la evolución de las plantas superiores de Takhtajan (1972), usando como modelo la trayectoria ontogenética de *Pisum sativum* tomada de Wiltshire *et al.* (1994). La prolongación y la abreviación pueden ocurrir en las fases finales, intermedias y tempranas del desarrollo (prolongación o abreviación terminal, prolongación o abreviación medial, y prolongación o abreviación basal, respectivamente); la desviación puede suceder en las etapas del desarrollo finales, intermedias, tempranas o todas (desviación terminal, intermedia, basal, o total, en esa orden). La neotenia es la combinación de abreviación terminal con la desviación.

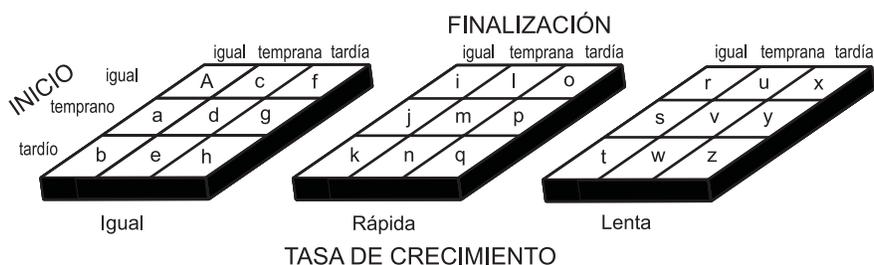


Fig. 3. Modelo de los procesos heterocronicos de Niklas (1994), en los que las tres variables ontogenéticas (inicio, finalización y tasa de crecimiento) con sus tres estados (igual, temprano/rápido y tardío/lento) son considerados como una matriz 3 x 3 x 3.

ción es que no conocemos con certeza la ontogenia de las plantas fósiles; no sabemos con seguridad cuáles son los estadios del desarrollo, la edad de los tallos recolectados ni la edad máxima de los taxones (Mosbrugger, 1995).

La mayoría de los autores apoyan la idea de que las premisas *evo-devo* son igualmente válidas para plantas vivientes y fósiles (e.g., Iltis, 1983; Rothwell, 1987). Los últimos avances en la genética del desarrollo y el surgimiento de la Biología Molecular del Desarrollo, nos han permitido entender los caracteres estructurales a la luz de los mecanismos regulatorios que determinan la organización ontogenética (Rothwell *et al.*, 2008). Al poder adscribir caracteres estructurales particulares de las plantas a la influencia de genes específicos, es plausible extrapolar estos mecanismos del desarrollo a organismos fósiles (Sanders *et al.*, 2007).

Generalmente se piensa que los fósiles nos ofrecen oportunidades restringidas para inferir la ontogenia de las plantas, pero si se mira en detalle, la paleontología muestra una base teórica y empírica sólida para los estudios *evo-devo* (Gould, 1977; Rothwell, 1987; Stein, 1993; Sanders *et al.*, 2007). La mayoría de las plantas fósiles tienen la ventaja de preservar algunos detalles celulares, porque el esqueleto vegetal se encuentra a ese nivel (en la pared celular) en vez de a nivel orgánico como en la mayoría de los animales (Kenrick & Crane, 1997; Boyce & Knoll, 2002; Sanders *et al.*, 2007; Rothwell *et al.*, 2008). Prácticamente todos los tipos de células vegetales quedan preservados en el registro fósil (Stewart & Rothwell, 1993; Taylor & Taylor, 1993; Taylor *et al.*, 2009); de este modo los especímenes fosilizados de células, tejidos y órganos maduros vegetales, revelan información histológica sobre los patrones celulares y la regulación del desarrollo que sólo en condiciones excepcionales puede ser obtenida de animales fósiles (Sanders *et al.*, 2007). Con todo esto, las secuencias de los procesos del desarrollo y los cambios *evo-devo* pueden ser trazados en el

registro fósil, e incluso pueden ser inferidas las alteraciones genéticas implicadas en esos patrones.

Recientemente, la heterocronía, la heterotopía y la homeosis, se han estudiado principalmente desde un enfoque genético, lo que es imposible de analizar directamente en las plantas fósiles. Sanders *et al.* (2007) han demostrado que la genética y el registro fósil están interrelacionados en el contexto de la Biología *Evo-Devo*, al explorar la evolución de la actividad meristemática en relación a los cambios estructurales por medio de estudios experimentales de la actividad génica en plantas actuales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudió la evolución de los troncos de *Corystospermaceae* (*Corystospermales*, *Spermatopsida*). Las *corystospermas* son plantas con un hábito arbustivo o arbóreo, escasa o profusamente ramificado de manera monopodial, hojas pinnadas con el raquis comúnmente bifurcado, troncos con leño picnoxílico y un crecimiento secundario generalmente atípico, órganos ovulíferos cupulados, sacos polínicos dispuestos en un sistema ramificado y granos de polen bisacados (Fig. 4) (Bodnar, 2010). Para este trabajo, se analizó la anatomía de troncos permineralizados de diversos diámetros y longitudes, provenientes de diferentes unidades formacionales triásicas de la región centro-oeste y patagónica de la Argentina, y del sur del Brasil. Se estudiaron superficies pulidas, *peels* y cortes petrográficos de los tres planos de corte utilizados en histología vegetal (transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial).

Hasta el momento, se conocen quince especies de troncos de *Corystospermaceae*: *Antarcticoxylon preistleyi* Seward 1914 (Formación Irati, Grupo Estrada Nova, Pérmico, Estado de Saõ Pablo, Brasil, y Formación Molteno, Grupo Stormberg,

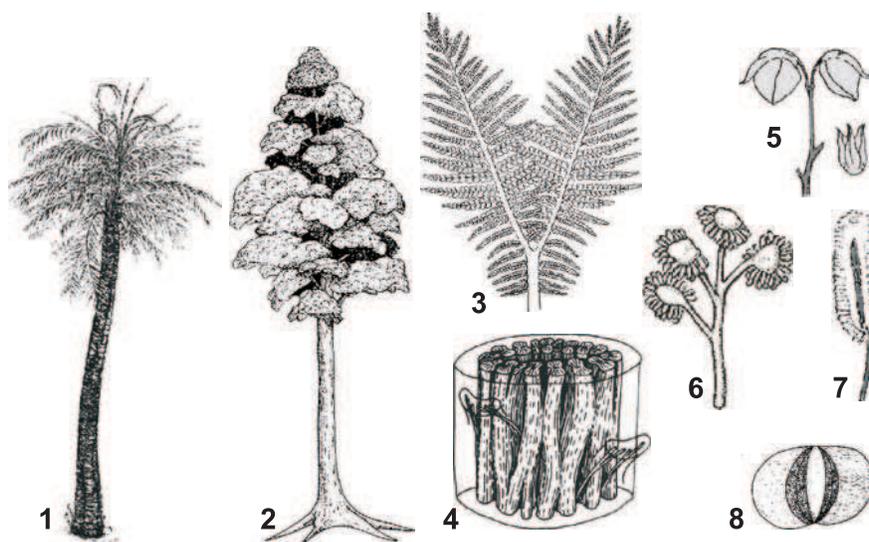


Fig. 4. Hábito y órganos de las corystospermas. 1. Reconstrucción efectuada por Petriella (1978). 2. Reconstrucción efectuada por Meyer-Berthaud *et al.* (1992, 1993). 3. Hoja típica de *Zuberia*. 4. Sección de un tronco de *Rhexoxyylon*. 5. Esquema del órgano ovulífero correspondiente a *Umkomasia*. 6. Dibujo del órgano polínico perteneciente a *Pteruchus*. 7. Detalle de un microsporofilo. 8. Grano de polen asignable a *Alisporites* (Modificado de Petriella, 1978; Retallack & Dilcher, 1988; Stewart & Rothwell, 1993; Zamuner *et al.*, 2001; Taylor *et al.* 2006).

Triásico Medio a Tardío, Natal, Sudáfrica) (Walton, 1923; Mussa, 1980), *Cuneumxylon spallettii* Artabe *et Brea* 2003 (Formación Paramillo, Grupo Uspallata, Triásico Medio, provincia de Mendoza, Argentina), *Elchaxylon zavattieriae* Artabe *et Zamuner* 2007 (Formación Río Blanco, Grupo Uspallata, Triásico Tardío, provincia de Mendoza, Argentina), *Jeffersonioxylon gordnense* Del Fueyo, Taylor, Taylor *et Cúneo* 1995 (Formación Fremouw, Supergrupo Beacon, Triásico Medio, Antártida), *Kykloxylon fremouwense* Meyer-Berthaud, Taylor *et Taylor* 1993 (Formación Fremouw, Supergrupo Beacon, Triásico Medio, Antártida), *Rhexoxyylon africanum* Bancroft 1913 *emend.* Walton 1923 (Formación Elliot Inferior? o "red beds", Grupo Stormberg, Triásico Tardío o Jurásico Temprano?, provincia del Cabo, Sudáfrica), *R. brasilense* Herbst *et Lutz* 1988 (Formación Caturrita, Grupo Rosário do Sul, Triásico Tardío, Rio Grande do Sul, Brasil), *R. brunoi* Artabe, Brea *et Zamuner* 1999 (Formación Los Colorados, Grupo Uspallata, Triásico Tardío, provincia de Mendoza, Argentina), *R. cortaderitaense* (Menéndez) Bodnar 2008 (Formación Cortaderita, Grupo Sorocayense, Triásico Medio a Tardío, provincia de San Juan, Argentina), *R. piatnitzkyi* Archangelsky *et Brett* 1961 *emend.* Brett 1968 (Formación Ischigualasto, Grupo Agua de La Peña, Triásico Tardío, provincia de San Juan, Argentina), *R. tetrapteridoides* Walton 1923 *emend.*

Archangelsky *et Brett* 1961 (Formación Molteno, Grupo Stormberg, Triásico Medio a Tardío, Natal, Sudáfrica), *Rhexoxyylon* sp. (Formación Fremouw, Supergrupo Beacon, Triásico Medio, Antártida) (Taylor, 1992), *Tranquiloxyylon petriellai* Herbst *et Lutz* 1995 (Formación Laguna Colorada, Grupo El Tranquilo, Triásico Tardío, provincia de Santa Cruz, Argentina), *Tranquiloxyylon* sp. A (Formación El Alcázar, Grupo Sorocayense, Triásico Medio a Tardío, provincia de San Juan, Argentina) (Ganuzza *et al.*, 1998), y *Tranquiloxyylon* sp. (Formación Pular, Triásico Medio a Tardío, Región de Antofagasta, Chile) (Chong Díaz *et al.*, 1997; Niemeyer *et al.*, 2008). De éstas, se estudió en detalle la anatomía de las siguientes especies, a partir de los ejemplares depositados en la Colección de la División Paleobotánica del Museo de La Plata: *Cuneumxylon spallettii* (LPPB 12690, pmLPPB 1511-1517), *Elchaxylon zavattieriae* (LPPB 13237-13240, pmLPPB 1746-1758), *Rhexoxyylon cortaderitaense* (LPPB 13083-13090), *R. brunoi* (LPPB 12960-12974, pmLPPB 1556-1561), *Tranquiloxyylon* sp. A (LPPB 13004); en la Colección Paleobotánica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste: *Rhexoxyylon brasilense* (CTES-PB 6984-6985), *R. cortaderitaense* (CTES-PB 10178), *Tranquiloxyylon petriellai* (CTES-PB 8818, CTES-PMP 1723-1725), en la Colección Paleobotánica Nacional del Museo

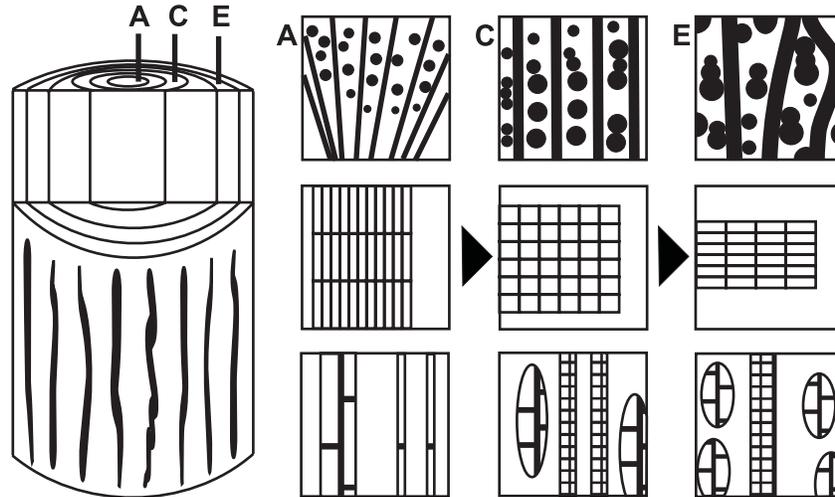


Fig. 5. Ejemplo del leño de una dicotiledónea como registro del desarrollo. A la izquierda, una sección esquemática de un tronco que abarca el xilema secundario desde la médula a la corteza. Las letras corresponden a las edades expresadas en número de estaciones de crecimiento (A, primera estación de crecimiento; C, tercera estación de crecimiento; E, quinta estación de crecimiento). A la derecha, diagramas de los cortes transversales, radiales y tangenciales, correspondientes a cada una de estas edades, mostrando los cambios ontogénicos. En corte transversal (arriba, a la derecha), el agrupamiento de los vasos aumenta con la edad, puesto que se incrementa el diámetro de los vasos y la amplitud de los radios. En corte radial (medio, a la derecha) las células de los radios cambian de erectas a horizontales. En corte tangencial (abajo, a la derecha), las punteaduras intervasculares cambian de escalariformes a alternas poligonales, mientras que los radios llegan a ser mucho más cortos. Redibujado de Olson (2007).

Argentino de Ciencias Naturales: *Rhexoxylon cortaderitaense* (BAPb 5410, BAPbPm 5410, 505-507), y en la Colección de Geología del Hunterian Museum, University of Glasgow: *Rhexoxylon piatnitzkyi* (Pb 3906 a-f).

Los tallos fósiles están frecuentemente preservados como permineralizaciones, un tipo de fosilización que exhibe los detalles celulares e histológicos. Cuando la preservación es delicada, la anatomía caulinar permineralizada puede ser estudiada de la misma manera que en especímenes actuales. Por esta razón, las características del crecimiento secundario junto a la posibilidad de examinar la anatomía en las permineralizaciones, permiten estudiar la ontogenia en tallos fósiles leñosos.

Los estudios del desarrollo en pteridospermas tienen la desventaja de que son llevados a cabo sobre grupos totalmente extintos. Como consecuencia, los mecanismos reguladores del desarrollo deben ser discernidos por medio de la comparación con ontogenias de plantas vivientes comparables (e.g. Cycadales, Nyctagynaceae, Aristolochiaceae, Euphorbiaceae). Estos procesos han sido dilucidados por diversos autores desde principios del siglo XX (e.g., Worsdell, 1901, 1906; Matte, 1904; Fahn & Schori, 1967; Zamski

& Azenkot, 1981; Kirchoff & Fahn, 1984; Fahn, 1990). Esta extrapolación es posible ya que se sabe que los procesos que regulan el crecimiento secundario son homólogos en todas las lignofitas (Rothwell & Lev-Yadun, 2005).

Los ejes leñosos se prestan satisfactoriamente a estudios del desarrollo porque las células del xilema y floema secundario, y algunas células de la corteza, son producidas en capas sucesivas que retienen su posición de manera permanente (Olson & Rosell, 2006). La ontogenia entera de un árbol puede ser examinada desde las células del centro, producidas cuando el árbol era joven, hasta las capas celulares de la periferia del tronco, producidas recientemente (Chrysler, 1937; Carlquist, 1962; Cumbie, 1963). Así se puede ordenar inequívocamente los estadios y cambios ontogénicos para el estudio del desarrollo en organismos plurianuales (Olson & Rosell, 2006), y es posible analizar la ontogenia entera en un solo individuo (Fig. 5).

En raíces, tallos y ramas perennes, el eje temporal está sujeto a modificaciones porque su desarrollo está afectado directamente por las variaciones de temperatura, y la disponibilidad de luz, agua y nutrientes. Además, la madurez sexual no está asociada con el cese de los cambios

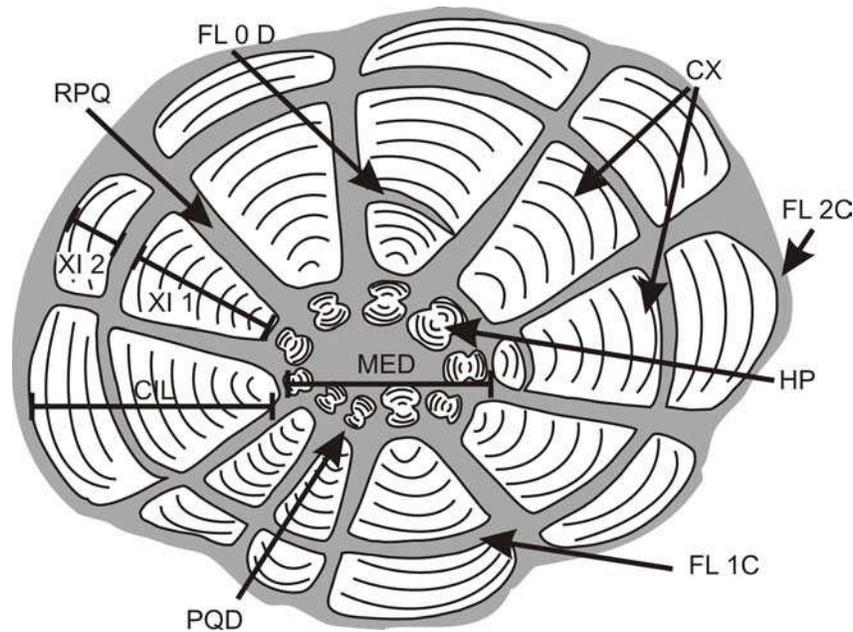


Fig. 6. Patrón anatómico de un tronco de corystosperma. **CIL**, sistema vascular cilíndrico. **MED**, sistema vascular medular. **RPQ**, radios parenquimatosos, producto de la actividad cambial diferencial y que separan las cuñas centrifugas (**CX**). **PQD**, parénquima de dilatación, resultado de la actividad cambial remanente, que separa el sistema medular del cilíndrico. **HP**, haces perimedulares dobles, originado por cámbiums sucesivos inversos y normales. **FL 0D**, primer ciclo de floema secundario, que se presenta en algunas cuñas, y que sólo está formado por células parenquimáticas. **FL 1C**, primer ciclo de floema secundario continuo en todas las cuñas. **FL 2C**, segundo ciclo de floema secundario continuo. En gris: parénquima, rayado: xilema secundario, punteado: floema secundario.

ontogenéticos en los tejidos leñosos de los ejes (Olson & Rosell, 2006; Olson, 2007). En las investigaciones sobre órganos indeterminados, que se han desarrollado en los últimos años, los autores utilizan otros parámetros como eje temporal, por ejemplo el tamaño (diámetro, longitud, etc.) que está correlacionado con el tiempo (*e.g.*, Olson & Rosell, 2006; Olson, 2007). Además, los ejes de las corystospermas tienen un crecimiento secundario atípico que muestra estadios ontogenéticos discretos a lo largo del desarrollo de la organización vascular, que resultan bien discernibles para su estudio (Bodnar, 2010; Bodnar & Coturel, en prensa).

Recolectando una cantidad suficiente de troncos bien preservados, de diferentes diámetros (que representen distintas edades), y algunos de por lo menos un metro de longitud, es posible realizar análisis ontogenéticos a lo largo del incremento en espesor y altura del árbol. Esto significa estudiar los diferentes estadios del desarrollo (las fases más tempranas en los especímenes más pequeños y en la región apical de los más largos; y las fases tardías en los ejemplares más grandes y en la base de los más largos). De

este modo, podemos definir trayectorias ontogenéticas en tallos secundarios fósiles, sin una evidencia directa del tiempo absoluto, haciendo uso de estudios anatómicos de troncos de tamaños diversos y de toda la longitud de un tallo.

RESULTADOS

Los troncos de las corystospermas muestran un desarrollo atípico del cilindro vascular secundario (Artabe & Brea, 2003, 2007), lo que se pudo confirmar en los ejemplares revisados. En estos casos, presentan un cilindro vascular secundario disecto y tejidos vasculares de desarrollo y posición inusuales (Fig. 6). Esto es causado por cuatro clases de desviación de la actividad cambial normal: 1- actividad diferencial a lo largo de la circunferencia de los ejes; 2- actividad remanente; 3- cámbium inverso o centripeto; y 4- cámbiums sucesivos inversos y/o normales (polixilia) (Zamuner, 1991; Artabe & Brea, 2003; Bodnar, 2008; Bodnar & Coturel, en prensa).

El patrón anatómico más complejo de esta clase de troncos lo presenta el género *Rhexoxylon* y consiste en (Fig. 6): un sistema vascular cilín-

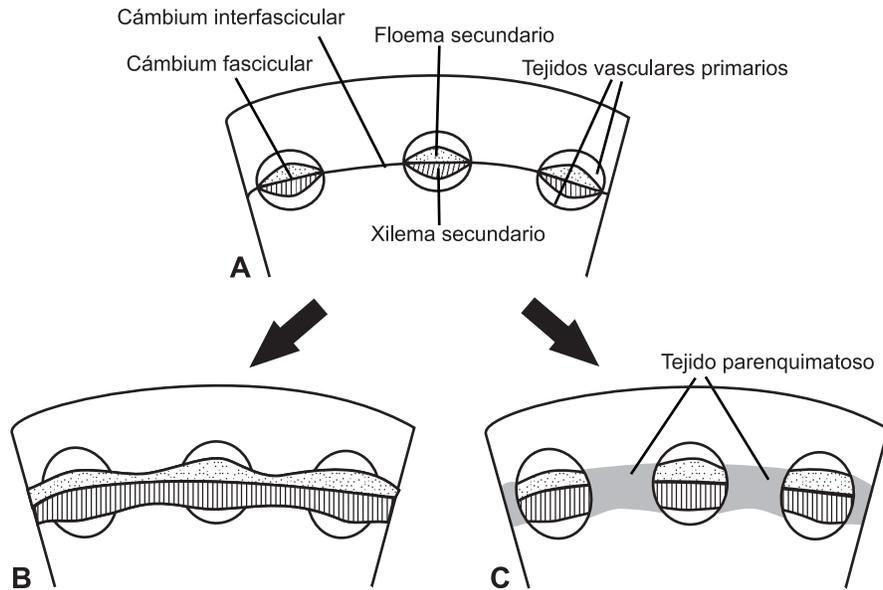


Fig. 7. Diagrama comparando la actividad normal y diferencial del cámbium. **A.** Desarrollo, a partir del procámbium, del cámbium fascicular. Éste genera xilema secundario (rayado) y floema secundario (punteado). **B.** En un tallo con actividad normal del cámbium, se diferencia, a partir del parénquima entre los haces vasculares primarios, un cámbium interfascicular. Éste forma también xilema secundario (rayado) y floema secundario (punteado). **C.** En un tallo con actividad diferencial del cámbium, el cámbium interfascicular forma tejidos parenquimáticos y/o esclerenquimáticos secundarios (=tejido parenquimatoso) (gris).

drico constituido por cuñas de tejidos secundarios centrífugos separados por radios parenquimatosos, con varios ciclos de floema y xilema secundarios, y un sistema vascular medular, separado del cilindrico por parénquima de dilatación, que comprende uno o más ciclos de haces perimedulares dobles (*i.e.* tejidos centrípetos + tejidos centrífugos).

Se tomará como basal un patrón de crecimiento secundario típico, que abarca las siguientes etapas:

1. A partir de las células procambiales de los haces vasculares de una eustela, se desarrollan células cambiales, que conforman el cámbium fascicular.

2. Se diferencia un cámbium interfascicular derivado de las células parenquimáticas ubicadas entre los haces vasculares primarios. En las espermatofitas, se considera que el cámbium recién está completamente formado luego de que el parénquima interfascicular se diferencia en células fusiformes (Larson, 1994).

3. Se forma así un anillo cambial completo, que genera xilema secundario hacia el centro del eje y floema secundario hacia la periferia.

4. La totalidad de los tejidos vasculares secundarios va creciendo hacia la corteza, es decir, en sentido centrífugo.

Las cuatro clases de actividad cambial atípica,

se desvían de este modelo de crecimiento, como se detalla a continuación.

1. Fragmentación radial del cilindro vascular secundario (actividad diferencial del cámbium) (los géneros *Rhexoxylon*, *Cuneumxylon* y *Tranquiloxyton*):

El cámbium interfascicular forma un tejido de relleno y/o sostén, conocido como parenquimatoso (células parenquimáticas, esclerenquimáticas e idoblastos) (Figs. 6 y 7) en una posición donde, en la ontogenia típica, se producen tejidos conductores secundarios (células xilemáticas y floemáticas). Éste es un reemplazo de un tipo tisular por otro, es decir, un cambio homeótico. Como los radios parenquimatosos siguen creciendo en ancho, ampliando la circunferencia del tallo y separando las cuñas xilemáticas, se están generando capas de células en donde no debería producirse más tejido. Por lo tanto, el crecimiento en ancho de los radios parenquimatosos puede responder a un cambio neoheterotópico.

2. Producción de floema y xilema secundarios centrípetos (cámbium inverso) (*Rhexoxylon* y *Elchaxylon*):

Este tipo de floema y xilema secundarios se forma a partir de un cámbium atípico con respecto al cámbium presente en el desarrollo normal de un tallo con

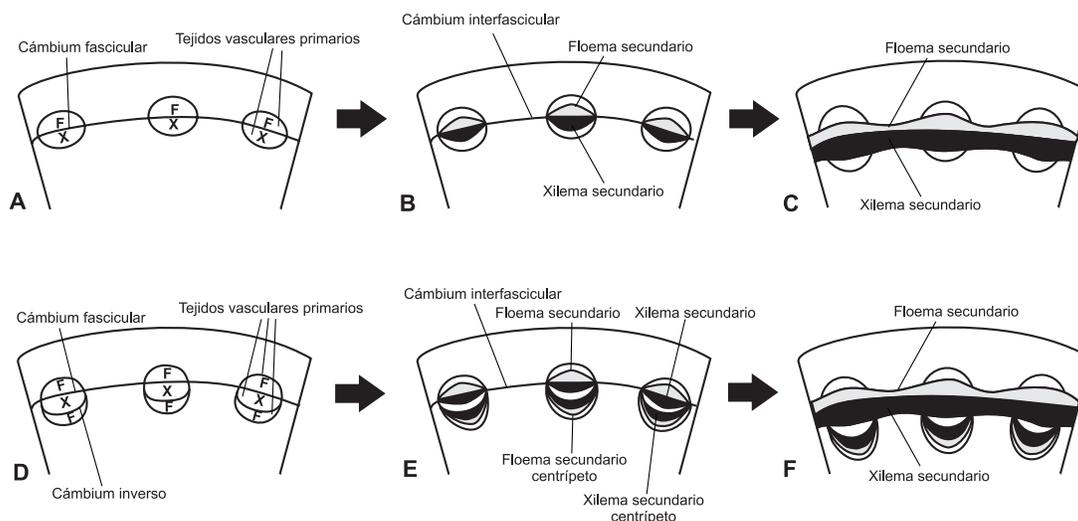


Fig. 8. Diagrama comparando la actividad normal e inversa del cámbium. **A.** En una eustela con haces colaterales, el cámbium fascicular se desarrolla a partir del procámbium, y a partir del parénquima entre los haces vasculares primarios, se desarrolla un cámbium interfascicular. **B.** El cámbium fascicular comienza a desarrollar xilema secundario (negro) hacia el centro del tallo y floema secundario (gris claro) hacia la periferia. **C.** Se genera un anillo completo de cámbium centrifugo que origina un ciclo de tejidos vasculares secundarios que va creciendo de manera centrifuga. **D.** En una eustela con haces bicolaterales, se desarrolla, a partir del procámbium, un cámbium fascicular normal y un cámbium fascicular inverso, y a partir del parénquima entre los haces vasculares primarios, se desarrolla un cámbium interfascicular. **E.** El cámbium fascicular normal comienza a desarrollar xilema secundario (negro) hacia el centro del tallo y floema secundario (gris claro) hacia la periferia. El cámbium inverso comienza a generar xilema secundario externamente (negro) y floema secundario (gris claro) internamente. **F.** Se genera un anillo completo de cámbium centrifugo que origina un ciclo de tejidos vasculares secundarios que va creciendo de manera centrifuga. El cámbium inverso (centripeto), origina arcos de tejidos vasculares secundarios que van creciendo hacia la médula.

crecimiento secundario. Recibe la denominación de cámbium inverso, ya que es un tejido meristemático nuevo que produce tejidos vasculares hacia la médula, dirección opuesta a la observada en la ontogenia basal (Figs. 6 y 8). Por lo tanto, responde a un cambio neoheterotópico.

3. Fragmentación tangencial del cilindro vascular secundario (actividad remanente del cámbium) (*Rhexoxylon*): Entre el xilema secundario centrifugo y centripeto, aparecen tejidos de relleno y/o sostén (=parénquima de dilatación) en forma de arcos, que son producidos por células cambiales que continúan dividiéndose mitóticamente (Fig. 9). En la ontogenia típica no hay tejido en la posición que ocupa el parénquima de dilatación en los tallos atípicos de pteridospermas. Por esto, este evento puede ser explicado vía neoheterotopía.

4. Polixilia o cámbiumes sucesivos (*Rhexoxylon*, *Tranquiloxyton* y *Cuneumxylon*): Es un caso comparable al anterior, es la aparición de meristemas secundarios nuevos, que puede ser interpretada como un evento neoheterotópico. En los estadios tempranos del

desarrollo del tallo, varios haces vasculares colaterales están unidos por el cámbium interfascicular que resulta en la formación de un cilindro cambial completo. En algunas corystospermas con cilindro vascular disecto los anillos cambiales no son continuos, sino que están constituidos por varios arcos. Luego de funcionar por dos o tres años este anillo cesaría su actividad. Subsecuentemente un segundo anillo de cámbium se forma a partir de las células parenquimáticas corticales más internas. Estas células parenquimáticas pasan por divisiones periclinales para dar origen a células que se lignifican, abaxialmente, y células cambiales, adaxialmente. Las células cambiales se dividen periclinalmente dando origen a haces vasculares individuales con xilema y floema. Más tarde el cámbium en cada haz es unido por la aparición del cámbium interfascicular. Los cámbiumes subsecuentes se desarrollan de manera similar resultando en la formación de anillos sucesivos de xilema y floema (Rajput & Rao, 2003). Carlquist (2007) realizó una interpretación diferente para la polixilia, en la que existiría una zona externa (*master cambium*) activa mitóticamente de manera ininterrumpida, que genera capas de cámbium en dirección centripeta.

Gen	Descripción	Rol en metabolismo/ transporte hormonal	Citas
AUX1	Aminoácido /auxina permeasa	Transporte de las auxinas	Bennett <i>et al.</i> (1996)
GA2OX2	GA 2-oxidasa	Inactivación del ácido giberélico	Bennett <i>et al.</i> (1996)
CYP79B3	Citocromo P450, conversoTrp a IAOx	Biosíntesis de las auxinas	Hull <i>et al.</i> (2000)
GA4	GA 3-b-dioxigenasa/ GA 3-b-hidroxilasa	Biosíntesis del ácido giberélico	Williams <i>et al.</i> (1998)
IPT5	Adenilato isopenteniltransferasa 5/citoquinina sintetasa	Biosíntesis de las citoquininas	Takei <i>et al.</i> (2004)
IPT3	Adenilato isopenteniltransferasa 3/citoquinina sintetasa	Biosíntesis de las citoquininas	Takei <i>et al.</i> (2004)

Cuadro 3. Genes implicados en el metabolismo y transporte de hormonal en los tejidos vasculares.

DISCUSIÓN

Una de las limitaciones que encuentran los estudios *evo-devo* en troncos, es que la regulación de la ontogenia vascular es un tema poco dilucidado de la Biología del Desarrollo vegetal. El xilema y floema secundarios contienen los mismos tipos celulares que los tejidos vasculares primarios, aunque en diferentes proporciones y relaciones espaciales (Dengler, 2001). Como consecuencia, es probable que los resultados de los estudios de la diferenciación caulinar primaria se apliquen también a la zona cambial, pero indudablemente algunos factores regulatorios son exclusivos de cada sistema (Dengler & Kang, 2001). El crecimiento del xilema y floema secundarios depende de las divisiones de las células del cámbium vascular y provoca el incremento en diámetro de los tallos. Es difícil analizar los mecanismos genéticos que controlan la actividad cambial y la diferenciación de los tipos celulares del xilema y floema secundarios, en parte por los problemas inherentes a las especies arbóreas – *i.e.* las generaciones largas, el gran tamaño, y la ausencia de linajes genéticamente puros (Ko *et al.*, 2004; Zhao *et al.*, 2005).

La formación del cámbium no está especificada por un programa genético del desarrollo, sino que requiere una retroalimentación fisiológica desde otras partes de la planta: el xilema y floema secundarios se originan en el árbol como resultado del crecimiento masivo en altura (Savidge, 2000), influenciados por sus ambientes locales, que incluyen señales hormonales que viajan longitudinal y radialmente (Little & Pharis, 1995; Uggla *et al.*, 1998; Chaffey, 1999; Savidge, 1996, 2001). Las auxinas constituyen el grupo de fitohormonas clave en varios aspectos

de la ontogenia del sistema vascular (Aloni, 1987; Sachs, 2000), siendo importantes reguladores del crecimiento cambial (Aloni, 1987; Ye, 2002) y de la producción de xilema y floema llevada a cabo por el cámbium vascular (Little & Sundberg, 1991; Little *et al.*, 2002; Baima *et al.*, 2000). Una de las peculiaridades principales de las auxinas es que son las únicas hormonas vegetales que exhiben un transporte polarizado desde las hojas hacia los tallos, ramas y raíces, (Sachs, 1981, 2000; Little & Pharis, 1995; Lomax *et al.*, 1995; Savidge, 2001; Sundberg *et al.* 2000). Cualquier disrupción del transporte polar provoca un patrón característico en la estructura del leño. Por ejemplo, la presencia de una rama o nudo causa una interrupción del flujo de auxinas, y genera un patrón en espiral (Larson, 1994), en el que el conjunto de traqueidas, elementos de vaso y radios leñosos se curva formando un remolino (Lev-Yadun & Aloni, 1990). Esta morfología ha sido reconocida en leños devónicos pertenecientes a los ancestros de las plantas con semilla, lo que sustentaría firmemente la premisa de que los tejidos vasculares secundarios en todas las lignofitas (progimnospermas y espermatofitas), habrían sido regulados por los mismos mecanismos de control genético y fisiológico (Rothwell & Lev-Yadun, 2005).

Se ha comprobado que, para sufrir el alargamiento y diferenciación en traqueidas, las derivadas cambiales se enriquecen de ácido indolacético (IAA), el representante de las auxinas más abundante en la naturaleza (Savidge *et al.*, 1982, 1998; Savidge, 2000). A su vez, el IAA puede regular la expresión génica (Theologis, 1989). Por otro lado, hay genes que codifican el transporte de las auxinas (Bennett *et al.*, 1996; Palme & Galweiler, 1999); lo que significa que hay una

Gen	Descripción	Rol en el tejido vascular	Citas
ATHB-8	Familia con <i>homeobox</i> y cierres de leucina	Diferenciación vascular	Baima <i>et al.</i> (2001)
ATHB-9/PHV	Familia con <i>homeobox</i> y cierres de leucina	Organización de haces vasculares	McConnell <i>et al.</i> (2001)
ATHB-14/PHB	Familia con <i>homeobox</i> y cierres de leucina	Organización de haces vasculares	McConnell <i>et al.</i> (2001)
REV/IFL1	Familia con <i>homeobox</i> y cierres de leucina	Patrón vascular	Zhong y Ye (2004)
APL	Factor de transcripción tipo G2	Diferenciación vascular	Bonke <i>et al.</i> (2003)
KAN2	Factor de transcripción tipo G2	Organización de haces vasculares	Emery <i>et al.</i> (2003)
KAN3	Factor de transcripción tipo G2	Organización de haces vasculares	Emery <i>et al.</i> (2003)
XYP1	Familia de proteínas de transferencia lipídica (LTP)	Patrón vascular	Motose <i>et al.</i> (2004)
AHK4/WOL/ CRE1	Quinasa His	Diferenciación vascular	Inoue <i>et al.</i> (2001); Mahonen <i>et al.</i> (2000)
CVP1	S-Adenosil-Met-esterol-C-metiltransferasa	Patrón vascular	Carland <i>et al.</i> (2002)
FK	C-14 esteroil reductasa	Patrón vascular	Jang <i>et al.</i> (2000)
GNOM/EMB30	No clasificado	Patrón vascular	Steinmann <i>et al.</i> (1999)
MP/IAA24	Proteína IAA 24	Diferenciación vascular	Hardtke y Berleth (1998)
PIN1	Proteína transportadora del flujo de las auxinas	Patrón vascular	Galweiler <i>et al.</i> (1998)

Cuadro 4. Genes conocidos relacionados con la diferenciación o función de los tejidos vasculares.

retroalimentación positiva entre la señal de las auxinas y los genes reguladores. Estudios recientes identificaron los genes que codifican las probables proteínas transportadoras de la emanación y afluencia de las auxinas, representadas por las familias génicas AUX y PIN, respectivamente (Bennett *et al.*, 1996; Palme & Galweiler, 1999). Dos familias de proteínas relacionadas, las proteínas Aux/IAA y los factores de respuesta auxínica (ARFs), son reguladores clave de la expresión génica controlada por las auxinas (Guilfoyle *et al.*, 1998a, 1998b; Walker & Estelle, 1998). El ATHB-8 (At4g32880), un gen *homeobox* regulado positivamente por las auxinas (Baima *et al.*, 1995), es considerado un marcador temprano de las células procambiales y cambiales, promoviendo su proliferación y diferenciación (Baima *et al.* 2001; Ko *et al.*, 2004). El Cuadro 3 sintetiza los genes implicados en el metabolismo y transporte hormonal en los tejidos vasculares.

En su estudio, Ko *et al.* (2004) identificaron como factores transcripcionales responsables del inicio de la formación del leño a siete genes de la familia AP2/ERF (APETALA2 y factores de la respuesta del etileno), cuatro factores de la superfamilia WRKY y cuatro factores de la familia MYB. Por otra parte, Stracke *et al.* (2001) reconocieron que los factores transcripcionales tipo

R2R3-MYB controlan muchos aspectos del metabolismo secundario de la planta, así como la identidad y el destino de las células. En otros estudios, se analizaron las funciones de los genes ATHB-8, -9, -14, -15, y IFL1/REV (*Interfascicular Fiberless 1* o *Revoluta*), que pertenecen a una pequeña familia con homeodominio y cierres de leucina, caracterizados por la expresión en el tejido vascular (Sessa *et al.*, 1998; Baima *et al.*, 2000). Se logró comprobar que la sobreexpresión de ATHB-8 en plantas transgénicas promueve la diferenciación precoz de las células vasculares: se adelanta la transición de crecimiento primario a secundario (Baima *et al.*, 2001). Los genes IFL1/REV (Zhong & Ye, 1999; Ratcliffe *et al.*, 2000), recientemente han sido implicados en los procesos de proliferación y diferenciación celular de las iniciales cambiales. Análisis cuidadosos de varios alelos indicaron que los IFL1/REV son imprescindibles para el inicio del cámbium y el desarrollo normal de los órganos con crecimiento secundario (Talbert *et al.*, 1995; Zhong *et al.*, 1997; Otsuga *et al.*, 2001). La composición y morfología de la pared celular son rasgos que distinguen una célula cambial de las derivadas xilemáticas, y depende de los procesos de biosíntesis y ensamblaje. Se piensa que estos procesos están dirigidos por genes homeóticos específicos que controlan la sín-

tesis macromolecular y determinan la estructura de la pared. Las diferencias entre las células parenquimáticas, esclerenquimáticas y elementos traqueales y traqueidas, se logran a través de un patrón bioquímico. Los genes/proteínas regulatorios gobiernan patrones estructurales independientes, tales como la producción subyacente de celulosa o lignina. La evidencia indica que el desarrollo no se origina espontáneamente, sino que es inducido y está ligado a los genes que regulan el ciclo celular (Savidge, 2000). La mayoría de los genes reconocidos en el trabajo de Allona *et al.* (1998) como involucrados en el patrón biosintético de la lignina, pertenecerían a las familias PAL, C4H, OMT, 4CL, y CAD. Algunos de los genes que han sido relacionados con la regulación del crecimiento secundario son sintetizados en el Cuadro 4, donde se puntualiza la función específica en el tejido vascular de cada uno.

Los genes conocidos como reguladores de la actividad cambial podrían haber tenido un papel fundamental en el origen y diversificación de los patrones vasculares observados en los troncos de corystospermas.

Un gen que podría estar implicado en el origen de la actividad diferencial del cámbium es el ATHB-8. En su estudio sobre la función de este gen en *Arabidopsis*, Baima *et al.* (2001) demostraron que tallos transgénicos con niveles modificados de ATHB-8 tuvieron alteraciones en las regiones interfasciculares. Otros genes que pueden estar implicados con la variación de la actividad del cámbium interfascicular son APL, AHK4/WOL/CRE1, MP/IAA24, relacionados con la diferenciación de las células vasculares. Se necesitan mutaciones adicionales que eliminen específicamente otros tipos celulares vasculares (*i.e.* células cambiales, elementos traqueales y células del parénquima vascular o fibras) para identificar y caracterizar los mecanismos genéticos que controlan el destino celular vascular (Zhao *et al.*, 2005).

En el caso de la producción de floema y xilema secundarios centrípetos (cámbium inverso), los genes involucrados podrían ser los ATHB-9/PHV, ATHB-14/PHB, KAN2, relacionados con la organización de los haces vasculares.

En lo que se refiere a la actividad remanente, posiblemente estén implicados aquellos genes relacionados con el inicio de la actividad cambial. Como se dijo previamente, la composición y morfología de la pared celular diferencian una célula cambial de sus derivadas xilemáticas. En el caso del parénquima de dilatación, algunos grupos de células parenquimáticas mantienen su capacidad

mitótica, que está directamente afectada por la construcción de la pared celular. Se han reconocido genes codificando proteínas importantes en la formación de la pared celular, incluyendo PAL, C4H, OMT, 4CL, y CAD (Allona *et al.*, 1998).

En el origen de la polixilia, están potencialmente involucrados aquellos genes reguladores relacionados con el inicio de la actividad cambial y la composición y morfología de la pared celular.

Se ha propuesto que el cilindro vascular secundario de las corystospermas argentinas evolucionó a lo largo de dos series de transformación principales (rhexoxyloide y cuneumxyloide) desde un precursor tipo "medullosa" (Artabe & Brea, 2003; Artabe & Zamuner, 2007). *Cuneumxylon* y *Tranquiloxyloide* componen la serie cuneumxyloide, que se caracteriza por el xilema primario endarco, cuñas centrífugas de xilema secundario separadas por radios parenquimatosos y polixilia centrífuga. Dentro de esta serie, parece existir una tendencia evolutiva hacia el incremento de la polixilia centrífuga. La serie rhexoxyloide incluye a *Rhexoxylon* y *Elchaxylon* y está caracterizada por: xilema primario mesarco, cuñas de xilema secundario centrífugo separadas por radios parenquimatosos, polixilia centrífuga, xilema secundario centrípeto y haces perimedulares dobles. De acuerdo a Artabe & Brea (2003), las especies argentinas de *Rhexoxylon* se ajustan a una serie evolutiva (*R. cortaderitaense*, *R. piatnitzkyi*, y *R. brunoi*) que presenta un incremento en la polixilia centrípeta y centrífuga, y la adquisición progresiva de tallos de mayor tamaño. *Elchaxylon* representaría una rama que se inicia con *R. cortaderitaense* (Artabe & Zamuner, 2007), ya que ambos poseen un xilema secundario centrípeta que no forma verdaderos haces perimedulares.

Un modelo evolutivo alternativo fue hipotetizado por Bodnar (2008), quien incorporó los taxones no argentinos e interpretó los caracteres caulinares desde un punto de vista diferente. En el mencionado trabajo, se proponen dos series de transformación: una con tendencia al aumento del desarrollo de los tejidos vasculares atípicos, y la otra con tendencia a la reducción de los mismos. *R. tetrapteridoides* (Sudáfrica) es el punto de partida para ambas secuencias, debido a que su patrón vascular es equivalente al de las medullosas pérmicas. La primer serie de transformación corresponde a: *R. tetrapteridoides* con un anillo completo de haces perimedulares dobles; → *R. piatnitzkyi* (Argentina), con un anillo más conspicuo de haces perimedulares dobles y una cantidad discreta de xilema centrípeta en el sis-

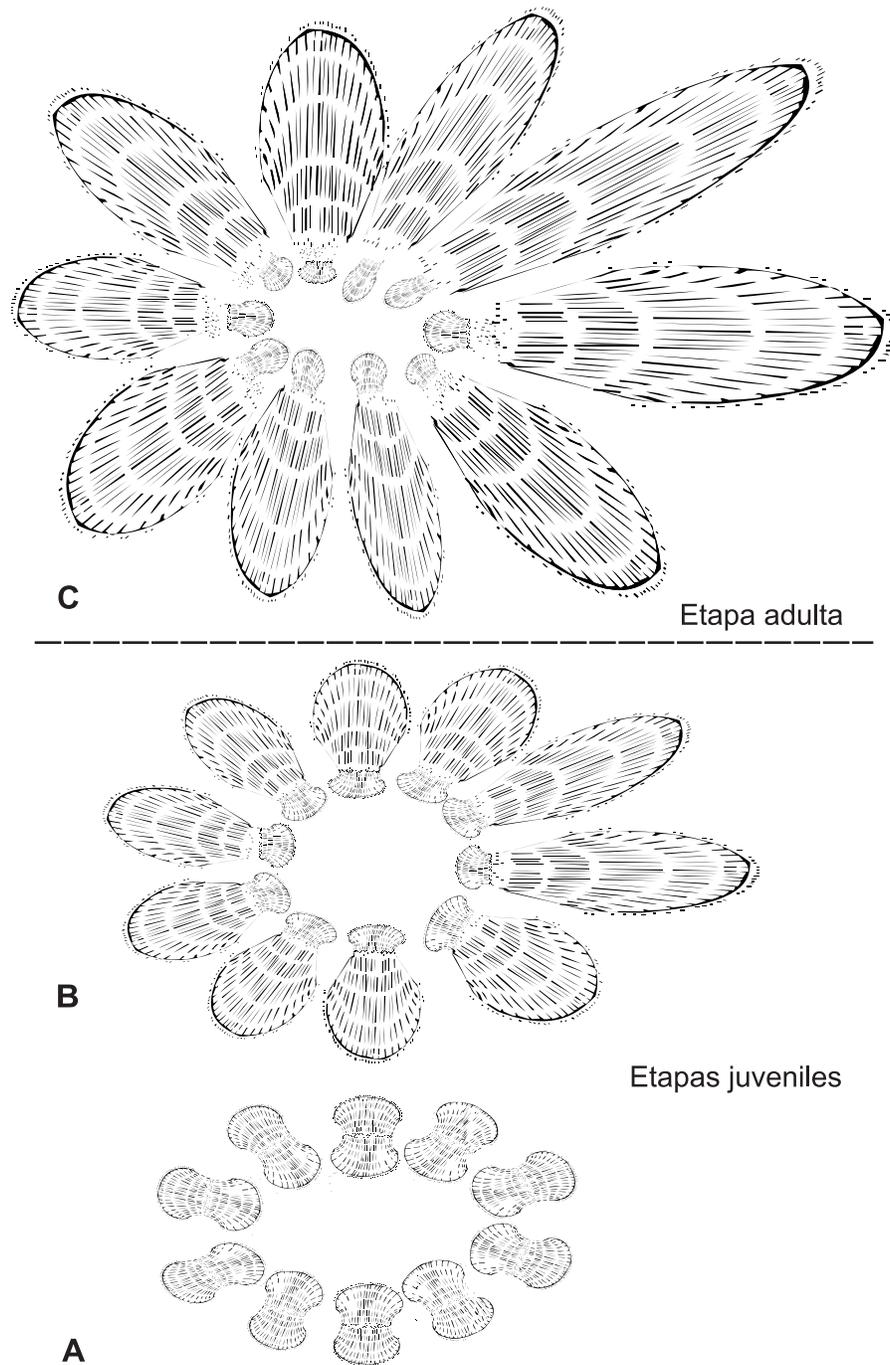


Fig. 9. Secuencia de desarrollo de *Rhexoxylon cortaderitaense* que ilustra la actividad diferencial y remanente del cámbium. En rayado, xilema secundario. En punteado, tejidos parenquimatosos y floema secundario. En el primer estadio (A), dos anillos cambiales discontinuos originan cantidades iguales de xilema secundario centrífugo y xilema secundario centripeto alrededor del xilema primario. En la próxima fase (B), el anillo cambial centrífugo produce mayores cantidades de xilema centrífugo. En estadios posteriores, el xilema centripeto se separa del xilema centrífugo debido al desarrollo de tejidos parenquimatosos que conforman el parénquima de dilatación. En la etapa adulta (C), el xilema centripeto sigue creciendo hacia la médula y el centrífugo hacia la corteza, este último con una tasa de crecimiento mayor.

tema cilíndrico; → *R. brasilense* (Brasil) y *R. brunoi* (Argentina), con un anillo completo de haces perimedulares dobles y xilema centrípeto de mayor espesor en el sistema cilíndrico muy ligado al sistema medular; y → *R. africanum* (Sudáfrica), con dos anillos completos de haces perimedulares dobles. La segunda serie de transformación corresponde a: *R. cortaderitaense* (Argentina) con un ciclo conspicuo de xilema secundario centrípeto separado del sistema cilíndrico; → *Elchaxylon* (Argentina), con una cantidad discreta de xilema secundario centrípeto muy relacionado al sistema cilíndrico; → *Cuneumxylon* (Argentina) y *Tranquiloxyton* (Argentina), que pierden el xilema centrípeto; y → *Kykloxyton*, *Jeffersonioxyton* y *Antarcticoxyton* (Antártida), con un cilindro vascular secundario típico.

Al no existir una hipótesis robusta de las relaciones filogenéticas entre los taxones de *Corystospermaeae*, ambos modelos evolutivos permanecen no testeables. Sin embargo, la diversidad morfológica existente en los troncos de esta familia muestra tendencias que claramente pueden ser adscriptas a patrones *evo-devo*. Un ejemplo de ellos es la evolución del sistema vascular medular. El sistema medular tiene su origen en los tejidos vasculares secundarios centrípetos (=cámbium inverso). Está conformado por uno o más ciclos de haces dobles perimedulares con una porción centrípeta y una porción centrífuga. El patrón de desarrollo observado en *R. cortaderitaense* (Fig. 9) no llega a desarrollar haces perimedulares. En las etapas tempranas de su cilindro vascular secundario consta de un ciclo vascular centrífugo-centrípeto. La actividad del cámbium se torna asimétrica, con un mayor desarrollo de los tejidos centrífugos que los centrípetos. El xilema (y floema) centrípeto se separa del centrífugo por el desarrollo de tejidos parenquimatosos (=actividad remanente) entre ellos. Aquí culmina el desarrollo de esta especie. En todas las especies de *Rhexoxylon* –excepto *R. cortaderitaense*– durante las etapas tardías, en el borde externo del xilema (y floema) centrípeto comienza a desarrollarse xilema (y floema) centrífugo. Por esto, en la etapa madura, el cilindro vascular secundario consta de un sistema medular, formado por uno a más ciclos de haces perimedulares dobles centrípeto-centrífugos (Fig. 10). La aparición de tejidos vasculares centrífugos en el borde externo de los centrípetos (=polixila centrífuga) puede considerarse un evento neoheterotópico. Entre las formas con sistema medular, *R. tetrapteridoides* (Fig.

10.D) es la menos compleja. Las ontogenias de los otras especies muestran un incremento progresivo en la complejidad del sistema medular, evidenciado en un aumento del número de ciclos de haces perimedulares. Esto indicaría una adición de estadios ontogenéticos con respecto a *R. cortaderitaense*. *R. tetrapteridoides* posee la anatomía del sistema medular más sencilla con respecto a *R. brasilense*, *R. pianitzkyi*, *R. africanum* y *R. brunoi*. Estas especies presentan etapas del desarrollo adicionales en comparación con la ontogenia de *R. tetrapteridoides*, ya que muestran el crecimiento de un nuevo ciclo de tejido vascular centrípeto en todas las cuñas centrífugas. Dicha serie de transformación *R. cortaderitaense* → *R. tetrapteridoides* → *R. brasilense* → *R. pianitzkyi*, *R. africanum* y *R. brunoi*, se interpreta como un patrón heterocrónico, en particular peramofórfico (Fig. 10.E).

CONCLUSIONES

Los tallos fósiles muestran ventajas prácticas para los estudios *evo-devo*, que pueden ser aprovechadas por los paleobotánicos. Si bien la biología molecular del cámbium vascular estaba poco estudiada, su conocimiento fue incrementado significativamente en los últimos años.

Los troncos de las *corystospermas* presentan una anatomía única entre las *gimnospermas*, como resultado de, al menos, cuatro tipos diferentes de actividad cambial atípica, cuyo origen guarda una íntima relación con su desarrollo ontogenético, en especial cambios de posición de las células cambiales y vasculares. Su diversificación posterior podría ser atribuida a patrones heterocrónicos.

Los estímulos físicos inducen a la diferenciación del cámbium (Lintilhac & Vesecky, 1981), y la formación del leño está positivamente correlacionada con el estrés físico (Higuchi, 1997). Las plantas pueden estar sujetas a un gran número de estrés (calor, frío, sequía, inundaciones, ataques por patógenos) que inducen la transcripción de genes cuya expresión es específica a esas condiciones (Allona *et al.*, 1998).

Las *corystospermas* dominaron en un intervalo de tiempo –el Triásico– caracterizado por condiciones ambientales únicas y estresantes, bajo un clima estacional megamonzónico y actividad volcánica intensa. Por esto, es plausible esperar que las alteraciones del cámbium respondan al estrés ambiental al que estuvieron sujetas estas plantas.

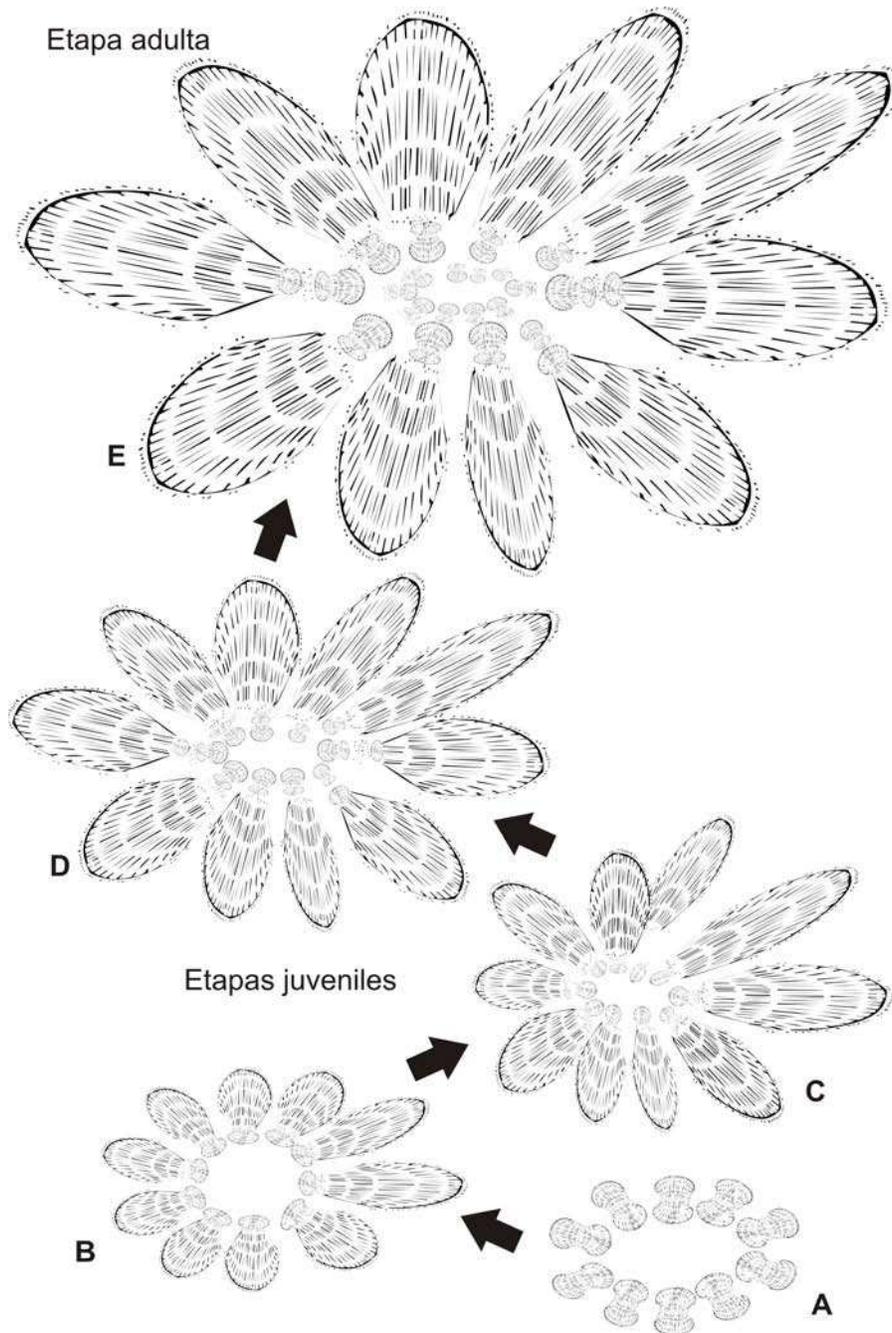


Fig. 10. Secuencia de desarrollo del sistema vascular secundario en *Rhexoxylon africanum*, el caso más complejo en la anatomía de los tallos de corystospermas. Los dos primeros estadios (A y B) fueron explicados en la leyenda de la Fig. 8. En los estadios subsiguientes (C), el xilema centrípeto se separa del centrífugo debido al desarrollo de tejidos parenquimatosos. Durante la fase ulterior (D), en el borde interno del xilema centrípeto se desarrolla una cantidad de xilema centrífugo, lo que genera un ciclo de haces perimedulares dobles (centrífugo-centrípeto). Además, se desarrolla xilema centrípeto en los bordes internos en algunas cuñas centrífugas. Esta etapa es equivalente a la fase adulta de *R. tetrapteridoides*. Por otra parte, en el estadio adulto de *R. africanum* (E), un nuevo ciclo haces perimedulares dobles se adiciona al sistema vascular medular.

BIBLIOGRAFÍA

- Ade-Ademilua, O.E. 2006. *Plastochron index- an indicator of plant structure and function: a case study using Pisum sativum L.* Tesis Doctoral, Faculty of Science, Rhodes University, 183 pp. Inédito.
- Alberch, P. 1980. *Ontogenesis and morphological diversification.* *Amer. Zool.* 20 (4): 653-667.
- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster & D. B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5 (3): 296-317.
- Aloni, R. 1987. Differentiation of vascular tissues. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 38: 179-204.
- Allona, I., M. Quinn, E. Shoop, K. Swope, S. S. St Cyr, J. Carlis, J. Riedl, E. Retzel, M. M. Campbell & R. Sederoff. 1998. Analysis of xylem formation in pine by cDNA sequencing. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95 (16): 9693-9698.
- Archangelsky, S. & D.W. Brett. 1961. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. 1. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto Formation. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 706: 1-19.
- Artabe, A. E. & M. Brea. 2003. A New Approach to Corystospermales based on petrified stems from the Triassic of Argentina. *Alcheringa* 27 (3): 209-229.
- Artabe, A. E. & M. Brea. 2007. Réplica al trabajo de Axsmith *et al.* (2007) publicado en *Ameghiniana* 44: 223-230: "The 'New Approach to Corystospermales' and the Antarctic Fossil Record: A Critique". *Ameghiniana* 44 (4): 739-746.
- Artabe, A. E. & A. B. Zamuner. 2007. *Elchaxylon*, a new corystosperm based on permineralized stems of the Late Triassic of Argentina. *Alcheringa* 31 (1): 85-96.
- Artabe, A. E., M. Brea & A. B. Zamuner. 1999. *Rhexoxylon bruno* n. sp., a new Triassic Corystosperm from the Paramillo Uspallata, Mendoza, Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 105 (1-2): 63-74.
- Baima, S., F. Nobili, G. Sessa, S. Lucchetti, I. Ruberti & G. Morelli. 1995. The expression of the Athb-8 homeobox gene is restricted to provascular cells in *Arabidopsis thaliana*. *Development* 121 (12): 4171-4182.
- Baima, S., M. Tomassi, A. Matteucci, M. M. Altamura, I. Ruberti, & G. Morelli. 2000. Role of the ATHB-8 gene in xylem formation. En: Savidge, R., J. Barnett, & R. Napier (eds.), *Cambium: The Biology of Wood Formation*, Oxford, pp. 445-455, BIOS Scientific Publishers LTD.
- Baima, S., M. Possenti, A. Matteucci, E. Wisman, M. M. Altamura, I. Ruberti, & G. Morelli. 2001. The *Arabidopsis* ATHB-8 HD-ZIP protein acts as a differentiation-promoting transcription factor of the vascular meristems. *Plant Physiol.* 126 (2): 643-655.
- Bancroft, N. 1913. *Rhexoxylon africanum*, a new Medullosean stem. *Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2 (Bot.)* 8: 87-103.
- Bateman, R. M. 1994. Evolutionary-developmental change in the growth architecture of fossil rhizomorphic lycopsids: scenarios constructed on cladistic foundations. *Biol. Rev.* 69: 527-597.
- Bateman, R. M. & W. A. DiMichele. 1994. Saltational evolution of form in vascular plants: a neoGoldschmidian synthesis. En: Ingram, D. S. & A. Hudson (eds.), *Shape and form in plants and fungi*, pp. 63-100. The Linnean Society of London Academic Press, Londres.
- Bateman, R. M. & W. A. DiMichele. 2002. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidian saltation revisited. En: Cronk, Q. C. B., R. M. Bateman & J. A. Hawkins, (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*, pp. 109-159, Taylor & Francis, Londres.
- Bateson, W. 1894. *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species.* Macmillan, Londres, 598 pp.
- Baum, D. A. & M. J. Donoghue, 2002. Transference of function, heterotopy and the evolution of plant development. En: Cronk, Q. C. B., R. M. Bateman & J. A. Hawkins, (eds) *Developmental genetics and plant evolution*, pp. 52-69, Taylor & Francis, Londres.
- Becker, A., K. -U. Winter, B. Meyer, H. Saedler & G. Theißen, 2000. MADS-Box Gene Diversity in Seed Plants 300 Million Years Ago. *Mol. Biol. Evol.* 17:1425-1434.
- Bennett, M. J., A. Marchant, H. G. Green, S. T. May, S. P. Ward, P. A. Millner, A. R. Walker, B. Schulz & K. A. Feldmann. 1996. *Arabidopsis* AUX1 gene: a permease-like regulator of root gravitropism. *Science* 273 (5277): 948-950.
- Bodnar, J. 2008. *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) comb. nov., a species of permineralized stems newly assigned to the Corystospermaceae, from the Triassic of Argentina. *Alcheringa* 32 (2): 171-190.
- Bodnar, J. 2010. *La Paleoflora Triásica de la Formación Cortaderita en la quebrada homónima, cuenca de Barreal - Calingasta, provincia de San Juan, Argentina.* Tesis Doctoral N° 1083. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, vii+283 pp. Inédito.
- Bodnar, J. & E. P. Coturel. en prensa. El origen y diversificación del crecimiento cambial atípico en plantas fósiles: procesos del desarrollo involucrados. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 47 (1-2).
- Bonke, M., S. Thitamadee, A. P. Mähönen, M. -T. Hauser & Y. Helariutta. 2003. APL regulates vascular tissue identity in *Arabidopsis*. *Nature* 426 (6963): 181-186.
- Bonner, J. T. (ed.) 1982. *Evolution and Development.* Springer-Verlag, Berlín, 356 pp.
- Boyce, K. C. & A. H. Knoll. 2002. Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Paleozoic vascular plants. *Paleobiology* 28 (1): 70-100.
- Carlquist, S. 1962. A theory of pedomorphosis in dicotyledonous woods. *Phytomorphology* 12 (1): 30-45.
- Carlquist, S. 2007. *Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance.* *Jour. Torrey Bot. Soc.* 134 (2): 301-332.
- Chaffey, N. 1999. Cambium: old challenges-new opportunities. *Trees* 13 (3): 138-151.
- Chrysler, M. A. 1937. Persistent juveniles among the cycads. *Bot. Gaz.* 98 (4): 696-710.

- Cope, E. D. 1887. *The Origin of the Fittest*. Macmillan, New York, 467 pp.
- Cronk, Q. C. B. 2001. Plant evolution and development in a post-genomic context. *Nature Rev. Gen.* 2: 607-619.
- Cumbie, B. G. 1963. The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus lasiocarpus*. *Amer. Jour. Bot.* 50 (9): 944-951.
- de Beer, G. R. 1930. *Embryology and evolution*. Clarendon Press, Oxford, 116 pp.
- de Beer, G. R. 1940. *Embryos and ancestors*. Clarendon Press, Oxford, 128 pp.
- de Beer, G. R. 1951. *Embryos and ancestors, revised edition*. Clarendon Press, Oxford, 157 pp.
- de Beer, G. R. 1958. *Embryos and ancestors, third edition*. Clarendon Press, Oxford, 116 pp.
- de Renzi, M. 1995. **Plantas: Un caso especial de evolución y morfogénesis**. *Coloquios de Paleontología, Editorial Complutense, Madrid* 47: 201-218.
- Del Fueyo, G., E. Taylor, T. Taylor & N.R. Cúneo. 1995. Triassic wood from the Gordon Valley, Central Transantarctic Mountains, Antarctica. *IAWA J.* 16 (2): 111-126.
- Dengler, N. 2001. Regulation of Vascular Development. *J. Plant Growth Regul.* 20 (1): 1-13.
- Dengler, N. & J. Kang. 2001 Vascular patterning and leaf shape. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4 (1): 50-56.
- DiMichele, W. A., J. I. Davis, & R. G. Olmstead. 1989. Origins of heterospory and the seed habit: the role of heterochrony. *Taxon* 3 (1): 1-11.
- Emery, J. F., S. K. Floyd, J. Alvarez, Y. Eshed, N. P. Hawker, A. Bizhaki, S. F. Baum, & J. L. Bowman. 2003. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class IIIHD-ZIP and KANADI genes. *Curr. Biol.* 13 (20): 1768-1774.
- Erickson, R. O. & F. J. Michelini. 1957. The plastochron index. *Amer. J. Bot.* 44 (4): 297-305.
- Fahn, A. 1990. *Plant anatomy*. Pergamon Press, Oxford, 588 pp.
- Fahn, A. & Y. Schori. 1967. The organization of the secondary conducting tissue in some species of the Chenopodiaceae. *Phytomorphology* 17 (1-4): 147-154.
- Fink, W. L. 1988. Phylogenetic analysis and the detection of ontogenetic patterns. En: McKinney, M. L., (ed.), *Heterochrony in evolution*, pp. 71-91, Plenum Publishing Corporation, New York.
- Floyd, S. K. & J. L. Bowman. 2007. The ancestral developmental tool kit of land plants. *Int. J. Plant Sci.* 168 (1): 1-35.
- Friedman, W. E., R. C. Moore & M. D. Purugganan. 2004. The evolution of plant development. *Amer. J. Bot.* 91 (10): 1726-1741.
- Galweiler, L., C. Guan, A. Müller, E. Wisman, K. Mendgen, A. Yephremov & K. Palme. 1998. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue. *Science* 282 (5397): 2226-2230.
- Garstang, W. 1928. The morphology of the Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata. *Q. J. Microsc. Sci.* 72: 51-54.
- Giard, A. 1887. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe male chez les crustacés décapodes. *Bull. Sci. Departement du Nord* 18: 1-28.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. MA: Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 520 pp.
- Gould, S. J. 1992. Heterochrony. En: Fox, E. & Lloyd, E. (eds), *Keywords in evolutionary biology*, pp. 158-167, MA: Harvard University Press. Cambridge.
- Guerrant, E. O. 1982. Neotenic evolution of *Delphinium nudicaule* (Ranunculaceae): a hummingbird-pollinated larkspur. *Evolution* 36 (4): 699-712.
- Guilfoyle, T. J., G. Hagen, T. Ulmasov, & J. Murfett., 1998a. How does auxin turn on genes? *Plant Physiol.* 118 (2): 341-347.
- Guilfoyle, T. J., T. Ulmasov, & G. Hagen. 1998b. The ARF family of transcription factors and their role in plant hormone-responsive transcription. *Cell Mol. Life Sci.* 54 (7): 619-627.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen, Vols. 1-2*. Georg Reimer Verlag, Berlin, 1036 pp., 186 pl.
- Hall, B. K. 1992. *Evolutionary developmental biology*. Chapman and Hall, Londres, 275 pp.
- Hall, B. K. 1999. *Evolutionary developmental biology*, 2nd edition Kluwer Academia Publishers, Dordrecht, 512 pp.
- Hardtke, C. S. & T. Berleth. 1998. The *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development. *EMBO J.* 17 (5): 1405-1411
- Harrison, C. J., Q. C. B. Cronk & A. Hudson. 2002. An overview of seed plant leaf evolution. En: Cronk, Q. C. B., R. M. Bateman & J. A. Hawkins (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*, pp. 395-403, Taylor & Francis, Londres.
- Henschel, K., R. Kofuji, M. Hasebe, H. Saedler, T. Münster & G. Theissen 2002. Two ancient classes of MIKC-type MADS-box genes are present in the moss *Physcomitrella patens*. *Mol. Biol. Evol.* 19 (6): 801-814.
- Herbst, R. & A. I. Lutz. 1988. *Rhexoxylon brasiliensis* n. sp. (Corystospermaceae, Pteridospermales) from the Upper Triassic Caturrita Formation, Brazil, with comments on biology and environment. *Med. Rijks Geolo. Dienst* 42: 21-28.
- Herbst, R. & A. I. Lutz. 1995. *Tranquiloxydon petriellai* nov. gen. et sp. (Pteridospermales) from the Upper Triassic Laguna Colorada Formation, Santa Cruz province, Argentina. *Ameghiniana* 32 (3): 231-236.
- Hilton, J. & R. M. Bateman. 2006. Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny. *J. Torrey Bot. Soc.* 133 (1): 119-168.
- Hull, A. K, R. Vij & J. L. Celenza. 2000. *Arabidopsis* cytochrome P450s that catalyze the first step of tryptophan-dependent indole-3-acetic acid biosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97(5): 2379-2384.
- Iltis, H. H. 1983. From Teosinte to Maize: The Catastrophic Sexual Transmutation. *Science* 222 (4626): 886-894.
- Inoue, T., M. Higuchi, Y. Hashimoto, M. Seki, M. Kobayashi, T. Kato, S. Tabata, K. Shinozaki & T. Kakimoto. 2001. Identification of CRE1 as a cyto-

- kinin receptor from *Arabidopsis*. *Nature* 409 (6823): 1060–1063
- Jang, J. C., S. Fujioka, M. Tasaka, H. Seto, S. Takatsuto, A. Ishii, M. Aida, S. Yoshida, & J. Sheen. 2000. A critical role of sterols in embryonic patterning and meristem programming revealed by the fackel mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev.* 14 (12): 1485–1497
- Kampny, C. & E. Harris. 1998. Heterochrony in plants. *Annual Meeting of the Botanical Society of America* (Baltimore), *Abstract Index*, <http://www.ou.edu/cas/botany-micro/bsa-abst/title.shtml>.
- Keibel, F. 1895. Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* 11: 225–234.
- Kellogg, E. A. 2002. Are macroevolution and microevolution qualitatively different? Evidence from Poaceae and other families. En: Cronk, Q. C. B., R. M. Bateman & J. A. Hawkins, (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*, pp. 70–84, Taylor & Francis, Londres.
- Kenrick, P. & P. R. Crane. 1997. *The origin and early diversification of land plants*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, 441 pp.
- Kirchoff, B. K. & A. Fahn. 1984. Initiation and structure of the secondary vascular system in *Phytolacca dioica* L. (Phytolaccaceae). *Can. J. Bot.* 62 (12): 2580–2586.
- Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.* 73 (1): 79–23.
- Ko, J. -H., J. Yang, S. Oh, S. Park & K. -H. Han. 2004. Genomics of wood formation. En: Kumar, S. y Fladung, M. (eds.), *Molecular genetics and breeding of forest trees*, pp. 113–140, Haworth's Food Products Press, New York.
- Larson, P. 1994. *The Vascular Cambium. Development and Structure*. Springer Series in Wood Science, Berlín, 720 pp.
- Lev-Yadun S. & R. Aloni, 1990. Vascular differentiation in branch junctions of trees: circular patterns and functional significance. *Trees Structure and Function* 4 (1): 49–54.
- Li, P. & M. O. Johnston. 2000. Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century. *Bot. Rev.* 66 (1): 57–88.
- Lintilhac, P. M. & T. B. Vesecky. 1981. Mechanical-stress and cell-wall orientation in plants. 2. The application of controlled directional stress to growing plants with a discussion on the nature of the wound reaction. *Amer. J. Bot.* 68 (9): 1222–1230.
- Little, C. H. A. & R. P. Pharis. 1995. Hormonal control of radial and longitudinal growth in the tree stem. En: Gartner, B. L. (ed.), *Plant stems: physiology and functional morphology*, pp. 281–319, Academic Press, San Diego.
- Little, C. H. A. & B. Sundberg. 1991. Tracheid production in response to indole-3-acetic acid varies with internode age in *Pinus sylvestris* stems. *Trees* 5 (2): 101–106
- Little, C. H. A., J. E. MacDonald, & O. Olsson. 2002. Involvement of indole-3-acetic acid in fascicular and interfascicular cambial growth and interfascicular extraxylary fiber differentiation in *Arabidopsis thaliana* inflorescence stems. *Int. J. Plant Sci.* 163 (4): 519–529.
- Lomax, T. L, G. K. Muday & P. H. Rubery. 1995. Auxin transport. En: Davies, P. J. (ed.), *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, Ed 2*, pp. 509–530, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Mahonen, A. P., M. Bonke, L. Kauppinen, M. Riikonen, P. N. Benfey & Y. Helariutta. 2000. A novel two-component hybrid molecule regulates vascular morphogenesis of the *Arabidopsis* root. *Genes Dev.* 14 (23): 2938–2943.
- McConnell, J. R., J. Emery, Y. Eshed, N. Bao, J. Bowman & M. K. Barton, 2001. Role of PHABULOSA and PHAVOLUTA in determining radial patterning in shoots. *Nature* 411 (6838): 709–713.
- McGinnis, W. 1994. A Century of Homeosis, a Decade of Homeoboxes. *Genetics* 137 (3): 607–611.
- McKinney, M. L. 1988. *Heterochrony in evolution*. Plenum, Nueva York, 348 pp.
- McKinney, M. L. 1999. *Heterochrony: beyond words*. *Paleobiology* 25 (2): 149–153.
- McNamara, K. J. 1982. Heterochrony and Phylogenetic Trends. *Paleobiology* 8 (2): 130–142.
- McNamara, K. J. 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony. *J. Paleont.* 60 (1): 4–13.
- McNamara, K. J. 1995. *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley & Sons Press, Nueva York, 298 pp.
- McNamara, K. J. (ed.) 1997. *Shapes of time: the evolution of growth and development*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 306 pp.
- Meyen, S. V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, Londres, 432 pp.
- Meyer-Berthaud, B., E. L. Taylor & T. N. Taylor. 1992. Reconstructing the Gondwana seed fern *Dicroidium*: evidence from the Triassic of Antarctica. *Geobios* 25 (3): 341–344.
- Meyer-Berthaud, B., E. L. Taylor & T. N. Taylor. 1993. Petrified stems bearing *Dicroidium* leaves from the Triassic of Antarctica. *Palaeontology* 36 (2): 337–356.
- Mosbrugger, V. 1995. Heterochrony and the evolution of land plants. En: McNamara, K. J. (ed.), *Evolutionary change and heterochrony*, pp. 93–105, John Wiley & Sons, Chichester.
- Motose, H., M. Sugiyama & H. Fukuda. 2004. A proteoglycan mediates inductive interaction during plant vascular development. *Nature* 429 (6994): 873–878.
- Mouradov, A., T. Glassick, B. Hamdorf, L. Murphy, B. Fowler, S. Marla & R. D. Teasdale. 1998. NEEDLY, a *Pinus radiata* ortholog of FLORICAULA/LEAFY genes, expressed in both reproductive and vegetative meristems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95 (11): 6537–6542.
- Müller, F. 1864. *Für Darwin*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 91 pp.
- Münster, T., J. Pahnke, A. Di Rosa, J. T. Kim, W. Martin, H. Saedler, & G. Theißen. 1997. Floral homeotic genes were recruited from homologous MADS-box

- genes preexisting in the common ancestor of ferns and seed plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94 (6): 2415-2420.
- Niklas, K. J. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press, Chicago, 412 pp.
- Niklas, K. J. 1997. *The Evolutionary Biology of Plants*. University of Chicago Press, Chicago, 449 pp.
- Olson, M. E. 2007. Wood ontogeny as a model for studying heterochrony, with an example of paedomorphosis in *Moringa* (Moringaceae). *Syst. Bio. Div.* 5 (2): 145-158.
- Olson, M. E. & J. A. Rosell. 2006. Using heterochrony to detect modularity in the evolution of stem diversity in the plant family Moringaceae. *Evolution* 60 (4): 724-734.
- Oppel, A. 1891. *Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren*. Fischer, Jena, 181 pp.
- Otsuga, D., B. Deguzman, M. Prigge, G. Drews & S. Clark. 2001. *REVOLUTA* regulates meristem initiation at lateral positions. *Plant J.* 25 (3): 223-236.
- Palme, K. & L. Gälweiler. 1999. PIN-pointing the molecular basis of auxin transport. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2 (5): 375-381.
- Petriella, B. T. 1978. La reconstrucción de *Dicroidium* (Pteridospermopsida, Crystospermaceae). *Obra Cent. Mus. La Plata* 5: 107-110.
- Raff, R. A. 1996. *The shape of life*. University of Chicago Press, Chicago, 544 pp.
- Raff, E. C. & R. A. Raff. 2000. Dissociability, modularity, evolvability. *Evol. Dev.* 2 (5): 235-237.
- Raff, R. A. & G. A. Wray. 1989. Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results. *J. Evo. Biol.* 2 (6): 409-434.
- Rajput, K. S. & K. S. Rao. 2003. Cambial variant and xylem structure in the stem of *Cocculus hirsutus* (Menispermaceae). *IAWA J.* 24 (4): 411-420.
- Ratcliffe, O. J., J. L. Riechmann & J. Z. Zhang. 2000. *INTERFASCICULAR FIBERLESS1* is the same gene as *REVOLUTA*. *Plant Cell* 12 (3): 315-317.
- Reilly, S. M., E. O. Wiley & D. J. Meinhardt. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biol. J. Linn. Soc.* 60 (1): 119-143.
- Remane, A. 1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 400 pp.
- Retallack, G. J. & D. L. Dilcher. 1988. Reconstructions of selected seed ferns. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75 (3): 1010-1057.
- Ronse de Craene, L. P. R., P. S. Soltis & D. E. Soltis. 2003. Evolution of floral structures in basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 164 (5): S329-S363.
- Rothwell, G. W. 1982. New interpretations of the earliest conifers. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 37 (1-2): 7-28.
- Rothwell, G. W. 1987. The role of development in plant phylogeny: a paleobotanical perspective. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 50 (1-2): 97-114.
- Rothwell, G. W. & S. Lev-Yadun. 2005. Evidence of polar auxin flow in 375 million-year-old fossil wood. *Amer. J. Bot.* 92 (6): 903-906.
- Rothwell, G. W., H. Sanders, S. E. Wyatt & S. Lev-Yadun. 2008. A fossil record for growth regulation: the role of auxin in wood evolution. *Ann. Miss. Bot. Garden* 95 (1): 121-134.
- Russell, E. S. 1916. *Form and function*. John Murray Ltd, Londres, 383 pp.
- Sachs, T. 1981. The control of the patterned differentiation of vascular tissues. *Adv. Bot. Res.* 9: 152-262.
- Sachs, T. 2000. Integrating cellular and organismic aspects of vascular differentiation. *Plant Cell Physiol.* 41 (6): 649-656.
- Sanders, H., G. W. Rothwell, & S. Wyatt. 2007. Paleontological context for the developmental mechanisms of evolution. *Int. J. Plant Sci.* 168 (5): 719-728.
- Sattler, R. 1978. Introduction. En: Sattler, R. (ed.), *Theoretical plant morphology*, Acta Biotheoretica, Vol. 27, Supplement: Folia Biotheoretica No.7, pp. 5-20, Leiden University Press, The Hague.
- Savidge, R. A. 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation—a review. *IAWA J.* 17 (1-4): 269-310.
- Savidge, R. A. 2000. Intrinsic Regulation of Cambial Growth. *J. Plant Growth Reg.* 20: 52-77.
- Savidge, R. A. & P. F. Wareing. 1981. Plant growth regulators and the differentiation of vascular elements. En: Barnett, J. R. (ed.), *Xylem cell development*, pp. 192-235. Tunbridge Wells, Castle House, Londres.
- Savidge, R. A., J. K. Heald & P. F. Wareing. 1982. Non-uniform distribution and seasonal variation of endogenous indol 3-ylacetic acid in the cambial region of *Pinus contorta* Dougl. *Planta* 155 (1): 89-92.
- Savidge, R. A., P. V. Udagama-Randeniya, Y. Xu, V. Leinhos, & H. Förster. 1998. Coniferyl alcohol oxidase: a new enzyme spatiotemporally associated with lignifying tissues. En: Lewis, N. G. & S. Sarkanen (eds.), *Lignin and lignan biosynthesis*, ACS Symp. Ser. 697, pp. 109-130, American Chemistry Society, Washington DC.
- Sessa, G., C. Steindler, G. Morelli & I. Ruberti. 1998. The *Arabidopsis Athb-8, -9* and *-14* genes are members of a small gene family coding for highly related HD-ZIP proteins. *Plant Mol. Biol.* 38: 609-622.
- Sewertzoff, A. N. 1927. Über die Beziehung zwischen der Ontogenese und der Phylogenes der Tiere. *Jen. Z. Naturwiss.* 63: 51-180.
- Shepard, K. A. & M. D. Purugganan. 2002. The genetics of plant morphological evolution. *Curr. Op. Plant Biol.* 5 (1): 49-55.
- Smith, K. K. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biol. J. Linn. Soc.* 73 (2): 169-186.
- Smith, K. K. 2002. Sequence heterochrony and the evolution of development. *J. Morph.* 252 (1): 82-97.
- Smith, K. K. 2003. Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *Int. J. Dev. Biol.* 47 (7-8): 613-621.
- Stein, W. E. 1993. Modeling the evolution of stelar architecture in vascular plants. *Int. J. Plant Sci.* 154 (2): 229-263.
- Steinmann, T., N. Geldner, M. Grebe, S. Mangold, C.

- L. Jackson, S. Paris, L. Galweiler, K. Palme & G. Jurgens. 1999. Coordinated polar localization of auxin efflux carrier PIN1 by GNOM ARF GEF. *Science* 286 (5438): 316–318.
- Stewart, W. R. & G. W. Rothwell, 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, Cambridge, 521 pp.
- Sundberg, S., C. Ugglá & H. Tuominen. 2000. Cambial growth and auxin gradients. En: Savidge, R. A., Barnett, J. R. & R. Napier (eds.), *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*, pp. 169–188, BIOS Sci, Oxford.
- Svensson, M. 2000. *Evolution of a Family of Plant Genes with Regulatory Functions in Development; Studies on Picea abies and Lycopodium annotinum*. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 573, Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala, 46 pp. Inédito.
- Takei, K., N. Ueda, K. Aoki, T. Kuromori, T. Hirayama, K. Shinozaki, T. Yamaya, & H. Sakakibara. 2004. AtIPT3 is a key determinant of nitratedependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 45 (8): 1053–1062.
- Takhtajan, A. L. 1969. *Flowering Plants. Origin and Dispersal*. Trans. by C. Jeffrey, Oliver & Boyd, Edinburgo, 310 pp.
- Takhtajan, A. L. 1972. Patterns of ontogenetic alteration in the evolution of higher plants. *Phytomorphology* 22 (2): 164–171.
- Takhtajan, A. L. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York, 241 pp.
- Talbert, P. B., H. T. Adler, D. W. Parks & L. Comai. 1995. The REVOLUTA gene is necessary for apical meristem development and for limiting cell divisions in the leaves and stems of *Arabidopsis thaliana*. *Development* 121 (9): 2723–2735.
- Taylor, E. L. 1992. The occurrence of a *Rhexoxylon-like* stem in Antarctica. *Cour. Forsch. Senck.* 147: 183–189.
- Taylor, T. N. & E. L. Taylor. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey, 981 pp.
- Taylor, E. L., T. N. Taylor, H. Kerp & E. J. Hermsen. 2006. Mesozoic seed ferns: Old paradigms, new discoveries. *J. Torrey Bot. Soc.* 133 (1): 62–82.
- Taylor, T. N., E. L. Taylor & M. Krings. 2009. *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants, Second Edition*. Academic Press, Amsterdam, 1230 pp.
- Theologis, A. 1989. Auxin-regulated gene expression in plants. *Biotechnology* 12: 229–243.
- Thomas, H. H. 1933. On some Pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 222: 193–254.
- Ugglá, C., E. J. Mellerowicz, & B. Sundberg. 1998. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling. *Plant Physiol.* 117 (1): 113–122.
- Walker, L. & M. Estelle, 1998. Molecular mechanisms of auxin action. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 1 (5): 434–439.
- Weigel, D. & E. M. Meyerowitz. 1993. Activation of floral homeotic genes in *Arabidopsis*. *Science* 261 (5129): 1723–1726.
- Wiltshire, R. J. E., I. C. Murfet & J. B. Reid. 1994. The genetic control of heterochrony: Evidence from developmental mutants of *Pisum sativum* L. *J. Evol. Biol.* 7 (4): 447–65.
- Worsdell, W. C. 1901. Contributions to the Comparative Anatomy of the Cycadaceae. *Trans. Linn. Soc. Lond., Ser. 2* (6): 109–121.
- Worsdell, W. C. 1906. The structure and origin of the Cycadaceae. *Ann. Bot.* 20 (78): 129–155.
- Ye, Z. -H. 2002. Vascular tissue differentiation and pattern formation in plants. *Ann. Rev. Plant Biol.* 53: 183–202.
- Zamski, E. & A. Azenkot. 1981. Sugar beet Vasculature. I. Cambial Development and the Three-Dimensional Structure of the Vascular System. *Bot. Gaz.* 142 (3): 334–343.
- Zamuner, A. B. 1991. *Estudio de una taoflora de la localidad tipo de la Formación Ischigualasto (Neotrias), Provincia de San Juan*. Tesis Doctoral N° 583, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 97 pp., 25 láms. Inédito.
- Zamuner, A. B., A. M. Zavattieri, A. E. Artabe & E. M. Morel. 2001. Paleobotánica. En: Artabe, A. E., E. M. Morel & A. B. Zamuner (eds.), *El Sistema Triásico de Argentina*. Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”, pp. 143–184, La Plata.
- Zelditch, M. 2001. *Beyond heterochrony: the evolution of development*. Wiley-Liss, Nueva York, 392 pp.
- Zelditch, M. L. & W. M. Fink. 1996. Heterochrony and heterotopy: stability and innovation in the evolution of form. *Paleobiology* 22 (2): 241–254.
- Zhao, C., J. C. Craig, H. Earl Petzold, A. W. Dickerman & E. P. Beers. 2005. The Xylem and Phloem Transcriptomes from Secondary Tissues of the *Arabidopsis* Root-Hypocotyl. *Plant Physiol.* 138 (2): 803–818.
- Zhong, R. & Z. -H. Ye. 1999. *IFL1*, a gene regulating interfascicular fiber differentiation in *Arabidopsis*, encodes a homeodomain-leucine zipper protein. *Plant Cell* 11 (11): 2139–2152.
- Zhong, R. & Z. -H. Ye. 2001. Alteration of auxin polar transport in the *Arabidopsis* ifl1 mutants. *Plant Physiol.* 126 (2): 549–563.
- Zhong, R., J. J. Taylor & Z. -H. Ye. 1997. Disruption of interfascicular fiber differentiation in an *Arabidopsis* mutant. *Plant Cell* 9 (12): 2159–2170.
- Zimmermann, W. 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen* 2nd edition. Fischer, Stuttgart, 777 pp.

Recibido: 5-VII-2010

Aceptado: 26-IV-2012