BOTÁNICA SISTEMÁTICA Y EVOLUTIVA, UNA VISIÓN INTEGRADORA

BOTÁNICA SISTEMÁTICA Y EVOLUTIVA, UNA VISIÓN INTEGRADORA

Pilar Catalán Rodríguez

PRENSAS DE LA UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA

STVDIVM GENERALE CAESARAVGVSTANAE CIVITATIS COLECCIÓN PARANINFO
PRIMA LECTIO

© Pilar Catalán Rodríguez
© De la presente edición, Prensas de la Universidad de Zaragoza
(Vicerrectorado de Cultura y Patrimonio)
1.ª edición, 2026

Prensas de la Universidad de Zaragoza
Edificio de Ciencias Geológicas
c/ Pedro Cerbuna, 12 • 50009 Zaragoza, España
Tel.: 976 761 330
puz@unizar.es http://puz.unizar.es

Impreso en España
Imprime: ???????????
ISBN ????????
Depósito legal: Z ?????????

A Alfonso Sarría Guardia,
el más acertado espíritu crítico,
por tu honradez científica y tu amor.

AGRADECIMIENTOS

A la Ilustre Rectora Magnífica de nuestra Universidad, Profesora Dra. Dña. Rosa María Bolea Bailo y a su equipo rectoral, por brindarme la oportunidad de impartir esta Lección Inaugural del curso académico 2026-2027, lo que supone un gran honor y con la esperanza de haber estado a la altura de sus expectativas.

A la Universidad de Zaragoza, y en especial a los rectores, vicerrectores, directores de centros, de institutos y de departamentos, profesores, y personal de administración y servicios que apoyaron y apoyan el desarrollo de una investigación avanzada en el Campus de Huesca, y por el respaldo que recibí y recibo de ellos para llevarla adelante.

A mis colegas del grupo de investigación Bioflora, establecido en la EPSHU, y sus miembros del IPE-CSIC de Jaca, y a colegas del Instituto BIFI y de la EEAD-CSIC de Zaragoza y del IRNASA-CSIC de Salamanca, con los que he compartido años de investigaciones, proyectos y formación de investigadores, que me han enriquecido.

A mis colegas Pablo Ferrer Gallego, Wenjie Mu, María Luisa Peleato Sánchez, Rubén Sancho Cohen, Juan Viruel

Sánchez e Íñigo Zabalgogeascoa González por la discusión de algunos conceptos de esta lección inaugural, y a Miguel Campos, Chunlin Chen, Wenjie Mu y Alba Sotomayor Alge, por algunos datos inéditos aportados.

A mis amigos del «club Miguel Catalán Sañudo», por promover su espíritu científico, pedagógico y humanista.

A mis compañeros del IEA, por incentivar la exploración del valioso patrimonio natural y cultural del Alto Aragón.

A mis mentores, con los que adquirí las bases científicas de mis conocimientos.

A mis vecinos de la Hoya–Somontano–Guara, con los que aprendí del campo y de la naturaleza.

A mis colegas y amigos de otras partes del mundo, con los que descubrí otros paisajes y otras escuelas.

A mi familia, antecesores, coetáneos y sucesores, fuente de inspiración, de apoyo y de cariño, en especial a ti Alfonso, que estarás siempre conmigo.

INTRODUCCIÓN

Intentar responder a la pregunta de por qué es importante investigar en Botánica y ofrecer una visión general y actualizada de esta ciencia en esta lección inaugural del curso académico 2026-2027 de la Universidad de Zaragoza es, sin duda, una tarea difícil. Cuando a finales del pasado mes de junio fui invitada por nuestra Ilma. Sra. Rectora Rosa Badía Bailo y su equipo rectoral a impartirla sentí, a la par que un enorme agradecimiento por este honor, una cierta inquietud por cómo transmitirla. La Botánica comprende numerosas disciplinas que abarcan el cúmulo de conocimientos obtenidos durante siglos por los científicos en el estudio de las plantas, desde diferentes aproximaciones generalmente interconectadas. En esta lección, dirigida al claustro, y a profesores, estudiantes, y otros ciudadanos, muestro los avances logrados por los botánicos en algunas áreas de gran relevancia, desde la taxonomía clásica morfo-anatómica a la pangenómica, incidiendo en aquellos campos en los que nuestro equipo ha contribuido desde una perspectiva evolutiva y en los que tenemos más experiencia.

Los botánicos sistemáticos se han dedicado a lo largo de los siglos a la búsqueda de un sistema de clasificación

natural, para ordenar y nombrar la enorme diversidad vegetal del planeta, que alberga más de 350 000 especies de plantas actuales y cuyo número sigue aumentando al describirse continuamente nuevos taxones. Desde el sistema jerárquico establecido por Linneo, basado en caracteres morfológicos y el principio de discontinuidad taxonómica, se pasó a sistemas que emanaban de la síntesis moderna neodarwinista, aceptando la evolución por selección natural y la herencia mendeliana como principios básicos de la biología evolutiva, y sus aplicaciones a los sistemas de clasificación y a la circunscripción de grupos naturales. La irrupción de las reconstrucciones filogenéticas, en especial las basadas en caracteres moleculares, y más adelante genómicos, ha contribuido a un mayor conocimiento de las relaciones de parentesco de las plantas en el «árbol de la vida». Pero las distintas interpretaciones cladistas o sistemáticas evolutivas de los rangos taxonómicos han alterado los límites genéricos y de otros niveles, produciendo distintas clasificaciones.

Empleando las filogenias genómicas como marco evolutivo de referencia, se han desarrollado muy diversos estudios de plantas. Entre ellos están los biogeográficos y los filogeográficos, que reconstruyen las historias pretéritas de los linajes de especies y poblaciones según distintos factores geográficos, geológicos y climáticos temporales que explican su distribución territorial y sus características genéticas actuales. Otros estudios miden las tasas de diversificación que han experimentado distintos grupos de plantas en diferentes épocas geológicas explicando su riqueza actual y relacionándola con cambios climáticos y ambientales y las posibles relaciones con otros grupos de organismos. Los análisis evolutivos de la biología del desarrollo de plantas investigan la aparición de determinadas estructuras vegetales y sus ontogenias, o las dispares

rutas fisiológicas específicas de ciertos vegetales, y de las redes regulatorias que las controlan. Las plantas son y han sido especialmente proclives a la hibridación y a la poliploidización, y estos eventos recurrentes a lo largo de su historia evolutiva han generado numerosas innovaciones en sus ancestros que han sido heredados por ellas.

Aunque algunas plantas cultivadas están entre los vegetales más estudiados, otro grupo de plantas, las plantas modelo silvestres, han concentrado el mayor número de estudios en los vegetales y son hoy en día las mejor conocidas desde prácticamente cualquier aspecto científico. *Arabidopsis thaliana* para las dicotiledóneas y *Brachypodium distachyon* para las monocotiledóneas fueron seleccionadas como plantas modelo debido a sus especiales atributos biológicos y genómicos y a no verse afectadas por la erosión genética causada por la domesticación. Con estas plantas modelo se han alcanzado hitos del conocimiento en muy diversos campos de la biología y la genómica funcional, como la morfogénesis de ciertas estructuras celulares, la producción de biomasa, los tiempos de floración, la resistencia a patógenos y la tolerancia a estreses abióticos, entre otros. El reciente auge de los análisis pangenómicos, que analizan la genómica estructural y funcional de múltiples genomas de la misma especie o de grupos de especies próximas, están proporcionando datos clave para elucidar los mecanismos reguladores responsables de la amplia variabilidad fenotípica de las plantas.

Un aspecto fascinante de la biología y la evolución de las plantas es su larga historia de interrelación y coevolución con los organismos simbiontes de su microbioma. Diversas comunidades de bacterias y hongos viven en el interior y en el exterior de las plantas, siendo la mayoría de ellos mutualistas beneficiosos, que favorecen la adaptación ecológica del holobionte. Las gramíneas templadas

han desarrollado relaciones simbióticas con hongos endófitos desde sus orígenes cretácicos; estos hongos sintetizan compuestos alcaloides que las protegen de la herbivoría, causando algunos compuestos más tóxicos enfermedades a los grandes herbívoros y al ganado, y otros menos tóxicos defensas ante la predación de los insectos. Las recientes investigaciones de la evolución del hologenoma de la planta hospedadora y de su endófito nos están permitiendo entender las respuestas adaptativas funcionales de los holobiontes ante diversas condiciones ambientales y sus interrelaciones a lo largo de complejos escenarios macro- y micro- co-evolutivos.

Estos descubrimientos en distintas disciplinas del conocimiento botánico y su integración en un sistema de clasificación avanzado de las plantas van a ser tratados en los sucesivos capítulos de esta lección inaugural.

DIVERSIDAD BOTÁNICA, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA

El interés de los humanos por la Botánica es tan antiguo como la humanidad, y la riqueza de la diversidad vegetal es abrumadora, estimándose en más de 350 000 especies las plantas que pueblan hoy día la Tierra (Christenhusz & Byng 2016; Freiberg et al. 2020). Conocer esa diversidad y analizarla ha sido el empeño de los seres humanos, en mayor medida de las especies beneficiosas, muchas de las cuales llegaron a ser domesticadas y cultivadas, pero también de las silvestres (Catalán 2023). Los estudios taxonómicos de plantas han sido exhaustivos, ya que no solamente han consistido en la identificación y la clasificación de las más de 295 000 especies de angiospermas (plantas con flores), más de 1000 de gimnospermas (coníferas y grupos próximos), más de 11.000 de pteridófitos (licopodios, equisetos, helechos y grupos próximos), ca. 22 000 de briófitos (musgos, hepáticas y antocerotales) y ca. 44 000 de algas (clorófitas o algas verdes, prasinófitas y antiguas carófitas) conocidas actualmente (Christenhusz & Byng 2016; Plants Of the World Online (POWO) 2026+; TROPICOS 2026+), sino en el empleo de diversas fuentes de datos que han permitido profundizar en su conocimiento, desvelando en varias de ellas su composición

genética, sus orígenes y relaciones evolutivas, sus características biológicas, sus distribuciones geográficas y sus adaptaciones ecológicas que contribuyen a su sistemática (Judd et al. 2002; Stevens 2017+).

Asociamos el nombre de Botánica a la **taxonomía** y a la **sistemática** vegetal, refiriéndonos en el primer caso al estudio, la clasificación y la nomenclatura de las plantas, y en el segundo al conjunto de evidencias científicas que apoyan tal clasificación (Stace 1989). Esas evidencias pueden ser de muy diversa índole, como las morfológicas y anatómicas, las cromosómicas, las bioquímicas, las ecofisiológicas, las geográficas, las paleontológicas o las moleculares y genómicas (Devesa & Carrión 2012; Catalán 2016). El desarrollo de la clasificación vegetal fue precedido por una larga tradición de estudios prelinneanos, en la que diversos naturalistas intentaron ordenar la diversidad de las plantas mediante la observación de sus características visibles y sus afinidades. Estas aportaciones constituyeron una base fundamental sobre la que posteriormente se desarrollaron los sistemas de clasificación linneanos y poslinneanos. Se puede considerar que la taxonomía moderna se estableció a partir de la segunda mitad del siglo XVIII, con las obras de Carlos Linneo (1707–1778), cuando se impuso el criterio de la búsqueda de un sistema de clasificación natural de los seres vivos, que agrupase a aquellos que compartían un mayor número de caracteres, aun cuando en aquella época los estudios taxonómicos estaban basados fundamentalmente en caracteres morfológicos y anatómico-histológicos (Stace 1989). Esa búsqueda de un sistema natural de clasificación, que reuniese a organismos estrechamente emparentados entre sí, se acentuó en la segunda mitad del siglo XIX, tras la propuesta de la teoría de la evolución de Charles Robert Darwin (1809–1882) y Alfred Russel

Wallace (1823–1913), y a partir de ellos y de sus seguidores, los neodarwinistas, surgieron las nuevas escuelas evolutivas y sistemáticas del siglo XX, la basada en la sistemática evolutiva y la cladista, reforzadas por la aportación de nuevos datos a la sistemática de las plantas, en especial las filogenias moleculares, pero apoyando distintas interpretaciones sobre las circunscripciones de sus rangos taxonómicos (Stace 1989; Judd et al. 2002), que están siendo contrastadas en el siglo XXI.

Linneo fue el fundador de la taxonomía moderna, tanto para plantas como para animales. Estableció un **orden jerárquico**, clasificando a los organismos en especies, y en sucesivos rangos supraespecíficos más amplios (géneros, órdenes y clases), definiendo cada uno de ellos mediante determinadas características compartidas, que en el caso de las plantas consistían en caracteres de órganos reproductores sexuales masculinos (androceo) y femeninos (gineceo), y otros de estructura de la flor y del fruto. Su gran logro fue normalizar el uso del **sistema binomial**, aplicando un nombre genérico y un epíteto específico en latín a cada especie (Stace 1989; Devesa & Carrión 2012). Aunque el mismo Linneo fue consciente de la artificialidad de su sistema de clasificación sexual, que reunía a grupos dispares de plantas en ciertos órdenes y clases, sentó las bases del sistema nomenclatural actualmente imperante (Devesa & Carrión 2012). Las dos obras botánicas más relevantes de Linneo, *Genera Plantarum* (1737) y *Species Plantarum* (1753), sirvieron para clasificar a las plantas conocidas en aquel tiempo y fueron universalmente aceptados. En particular, *Species Plantarum* marcó un punto de partida histórico al aplicar de manera sistemática la nomenclatura binomial a las especies vegetales conocidas, convirtiéndose en el pilar de referencia para el establecimiento del Código Internacional

de Nomenclatura Botánica (ICBN, en sus siglas en inglés) (Stace 1989; Ronquist 2012). La necesidad de establecer reglas universales para la aplicación de los nombres científicos surgió a medida que aumentaba el número de especies descritas y se acumulaban diferentes nombres para una misma planta. Durante los siglos XVIII y XIX, la proliferación de nombres y sistemas de clasificación generó numerosos problemas de interpretación, lo que hizo necesaria la creación de normas internacionales que permitieran dotar de estabilidad y precisión a la nomenclatura botánica. Estos principios, desarrollados progresivamente desde los primeros códigos de nomenclatura y consolidados en el actual ***Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas*** (ICN en sus siglas en inglés), cuya última versión fue aprobada en el XX Congreso Internacional de Botánica de Madrid (Turland et al. 2025), constituyen la base sobre la que se regula actualmente la denominación de nuevas especies de plantas, algas y hongos y de sus otros rangos taxonómicos.

Los principios más importantes del ICN son los de **prioridad** y **tipificación**. La prioridad reivindica que el nombre más antiguo válidamente publicado es el único aceptado para un taxón. La tipificación garantiza que un espécimen (**holotipo**) de la nueva especie descrita queda depositado en un herbario oficial, asegurando la estabilidad al aplicar el nombre (**tipo nomenclatural**) (Stace 1989; Ronquist 2012; Turland et al. 2025) (figura 1a). Cuando hay duplicados de un mismo espécimen tipo estos se denominan **isotipos**, y suelen depositarse en distintos herbarios. Cuando diferentes autores han descrito una misma planta con diversos nombres científicos, el principio de prioridad establece qué nombre debe aplicarse, subordinando los otros nombres (**sinónimos**) al primero (Stace 1989; Turland et al. 2025). No obstante, la aplicación



Figura 1. a) Lectotipo de *Olea europaea,* BM 000557513, el olivo, descrito por Linneo en su obra *Species Plantarum*. **b)** Isotipo de *Podophorus bromoides,* K000433684, planta extinta del archipiélago Juan Fernández y de cuyo material tipo se obtuvo ADN para su estudio filogenético. Imágenes de los tipos obtenidas de los herbarios British Museum (BM) y Kew Botanical Gardens (K).

estricta del principio de prioridad puede ocasionar cambios nomenclaturales que afecten a nombres ampliamente utilizados. Por ello, el ICN contempla mecanismos excepcionales de conservación y rechazo de nombres, cuyo objetivo es preservar la estabilidad y evitar modificaciones innecesarias en la nomenclatura científica. En ocasiones, los materiales tipos no son idóneos, no fueron designados expresamente por los autores del nuevo taxón, o han desaparecido, lo que abre la posibilidad de proponer nuevos tipos nomenclaturales (**lectotipos**, **neotipos** o **epitipos**). Asimismo, los nuevos análisis pueden aconsejar

la necesidad de llevar a cabo cambios taxonómicos o nomenclaturales en especies ya descritas, o de mantener nombres no prioritarios debido a su amplio uso entre la comunidad científica. Estas propuestas de conservación o de rechazo de nombres taxonómicos son revisadas por los comités permanentes de nomenclatura que emiten recomendaciones de acuerdo con las disposiciones del Código, y cuya aprobación definitiva se lleva a cabo en los congresos internacionales de Botánica.

Los ejemplares tipo son fundamentales para establecer las identidades taxonómicas de las especies aceptadas y poder describir otras nuevas especies para la ciencia. Desde la consolidación de la nomenclatura botánica moderna, los ejemplares tipo han adquirido un papel central al actuar como referencia física permanente asociada a un nombre científico, permitiendo que la aplicación de los nombres pueda ser revisada y contrastada por diferentes generaciones de investigadores. Esta función convierte a los herbarios no solo en archivos históricos de la biodiversidad, sino también en infraestructuras científicas esenciales para el desarrollo de la taxonomía y la sistemática vegetal. Los materiales tipo constituyen una de las mayores riquezas de los herbarios. Ejemplos a nivel mundial son el herbario LINN, custodiado por la Linnean Society en Londres, con más de 4000 tipos de Linneo, o el herbario MA, ubicado en el Real Jardín Botánico de Madrid, con más de 9000 tipos procedentes de las expediciones científicas de los siglos XVIII y XIX (como las de José Celestino Mutis y Bosio [1732–1808] en Nueva Granada [Colombia], Hipólito Ruiz López [1754–1816] y José Antonio Pavón Jiménez [1754–1840] en el virreinato del Perú, Martín de Sessé y Lacasta [1751–1808] y José Mariano Mociño Suárez de Figueroa [1757–1820] en Nueva España [México], y Antonio José Cavanilles y Palop [1754–1804] en

España y materiales procedentes de Centroamérica, Cuba, y diversas zonas del mundo) que poseen un enorme valor científico e histórico.

Estos materiales tipo pueden estudiarse en dichos herbarios o solicitarse en préstamo, aunque desde comienzos de este siglo se han llevado a cabo programas de digitalización de los ejemplares tipo. La digitalización ha supuesto una transformación profunda en la investigación taxonómica, al facilitar el acceso internacional a colecciones históricas y permitir comparar materiales de diferentes instituciones de manera rápida y eficiente, complementando, aunque sin sustituir, el estudio directo de los ejemplares originales. Gracias al esfuerzo de instituciones de todo el mundo, hoy contamos con más de 145 millones de especímenes de plantas y hongos digitalizados y accesibles (Antonelli et al. 2026). Actualmente el proyecto GPI *(Global Plants Initiative),* impulsado por destacados herbarios del mundo, está ubicando en internet los ejemplares tipo digitalizados de cualquier origen geográfico que están alojados en la plataforma **JSTOR** (plants.jstor.org). Otra iniciativa internacional es el Sistema Mundial de Información sobre la Biodiversidad (**GBIF**, www.gbif.org), cuyo objetivo es proporcionar a cualquier usuario acceso abierto a datos sobre organismos, como las localidades geográficas donde han sido detectados.

Los ejemplares tipo tienen, además, un enorme valor científico añadido, dado que nuevos estudios permiten obtener de ellos nueva información y nuevos datos. Más allá de su función nomenclatural como referencia permanente de los nombres científicos, estos ejemplares constituyen auténticos registros históricos de biodiversidad, capaces de aportar información sobre la variabilidad genética, las relaciones evolutivas y los cambios experimentados por las especies a lo largo del tiempo. Su con-

servación en los herbarios permite que materiales recolectados hace décadas o incluso siglos puedan ser reevaluados mediante nuevas técnicas analíticas. Recientemente, la aplicación de la secuenciación genómica al análisis de colecciones históricas, una disciplina denominada **museómica**, y en el caso de las plantas **herbariómica**, ha revolucionado el estudio de la diversidad biológica (Besnard et al. 2014; Nevill et al. 2020). Entre otros avances, la museómica ha permitido determinar la ubicación filogenética de los ejemplares tipos y de taxones recientemente extintos (Zedane et al. 2016). De este modo, las colecciones científicas dejan de ser únicamente depósitos de referencia morfológica y pasan a convertirse en fuentes dinámicas de información integradora, donde los datos históricos pueden combinarse con evidencias moleculares para resolver cuestiones taxonómicas, evolutivas y biogeográficas. En nuestro estudio de las gramíneas endémicas del archipiélago Juan Fernández aplicamos técnicas herbariómicas para reconstruir la historia evolutiva de una especie actualmente extinta *(Podophorus bromoides),* secuenciando genes de un espécimen tipo de 164 años de antigüedad (figura 1b). Con ello logramos establecer su relación de linaje hermano de otras especies endémicas del género *Megalachne,* e inferir sus patrones de divergencia, dispersión y especiación en las islas del archipiélago a partir de sus ancestros continentales suramericanos (Moreno-Aguilar et al. 2020).

La importancia del código de nomenclatura y su aplicación a la taxonomía han quedado de manifiesto en algunos desafíos recientes relacionados con el avance de las técnicas genómicas y metagenómicas. Cada vez se ensamblan más genomas de plantas y se depositan en los principales bancos de datos genómicos (NCBI, ENA) sin conservar ni depositar un ejemplar de referencia, lo que

dificulta o impide confirmar la identidad de la especie. La genómica está desconectada en ciertos casos de la nomenclatura de las especies, y esta falta de sincronización entre ambas disciplinas amenaza con desestabilizar nuestro sistema de nombres de plantas. Un caso crítico lo presentan los intentos de identificar taxonómicamente cientos o miles de hongos desconocidos, detectados mediante análisis metagenómicos ambientales, empleando sus secuencias de ADN como sustitutas de los ejemplares tipo para describir nuevos taxones (Hawksworth et al. 2016). Estas propuestas han sido rechazadas por la mayoría de los micólogos y por los comités de nomenclatura de los últimos congresos internacionales, argumentando, entre otras razones, la irreproducibilidad de los datos y el hecho de que el material tipo es fuente de diversidad para potenciales nuevos estudios futuros (Zamora et al. 2018; Thines et al. 2018). La discusión refleja una cuestión más amplia en la biología moderna, cómo combinar la velocidad y la capacidad analítica de las nuevas tecnologías con la estabilidad y la trazabilidad que proporcionan las colecciones científicas tradicionales. Por ello es recomendable que los investigadores en genómica depositen especímenes de referencia del material estudiado en un herbario. La práctica de la taxonomía y la gestión de herbarios deben encontrar la manera de vincular el sistema de nomenclatura con los especímenes genómicos de referencia. El concepto de **espécimen ampliado** (Lendemer et al. 2020) permitiría que tanto el holotipo como su genoma, y cuantos datos puedan obtenerse, pertenezcan al mismo material tipo. Los herbarios del siglo XXI están evolucionando así desde su papel histórico como archivos de especímenes hacia el de plataformas integradoras de información, donde cada ejemplar puede asociarse con datos morfológicos, ecológicos, geográficos, químicos y genómicos. En nuestro caso

lo estamos aplicando a las nuevas especies de gramíneas del género modelo *Brachypodium* que describimos y para las que generamos sus genomas de referencia (Catalán et al. 2012; Gordon et al. 2020; Ferrer-Gallego et al. 2025).

El conocimiento de la diversidad botánica sigue en aumento constante y vive actualmente un auténtico renacimiento. Si bien tradicionalmente se estimaba un promedio anual de 2000 nuevas especies de plantas (Christenhusz & Byng 2016) y 3000 nuevas especies de hongos (Hibbett et al. 2025) descubiertos por año, los datos más recientes son asombrosos; solo entre 2024 y 2025 se han nombrado científicamente más de 4600 nuevas especies de plantas y más de 7800 de hongos (Antonelli et al. 2026). Pese a este ritmo, la magnitud de lo desconocido sigue siendo inmensa, pues se calcula que todavía quedan por descubrir al menos 100 000 especies de plantas y más de dos millones de hongos. Esta diferencia entre la diversidad conocida y la estimada refleja la existencia de una importante fracción de biodiversidad aún desconocida, especialmente en regiones tropicales y grupos poco estudiados. La mayor parte de las nuevas especies descritas se encuentran en zonas poco exploradas y en los puntos críticos de biodiversidad del mundo (Joppa et al. 2011). El análisis de la menos investigada y por ello más ignota flora tropical está dando lugar hoy en día a la descripción de numerosas especies nuevas, prácticamente cada semana; pero incluso en latitudes más exploradas, como en nuestro país, cuyo proyecto *Flora Iberica* acaba de completarse hace pocos años (Castroviejo & Aedo 1986–2020), se describen continuamente nuevos taxones. Estos indicadores manifiestan que la botánica taxonómica sigue siendo actualmente una ciencia activa que está ampliando considerablemente el conocimiento de la diversidad vegetal mundial. Además, la taxonomía constituye una herramienta

esencial para la conservación, ya que la descripción de las especies es el primer paso para poder evaluarlas y protegerlas. Pero urge llevar a cabo pronto su estudio, dado que las tasas de extinción antropogénica (estimadas entre 1000 y 10 000 veces superiores a la tasa natural) se han incrementado recientemente por la presión humana (Pimm & Joppa 2015). La descripción de la biodiversidad resulta especialmente urgente en un contexto en el que muchas especies podrían desaparecer antes de ser descritas.

Hoy en día, nuevas líneas de investigación tienen como objeto de estudio las plantas, y han dado origen a nuevas especialidades, tales como la filogenia, la biogeografía histórica, la paleobotánica, la citogenética, la genética-poblacional, la filogeografía, la biología reproductiva, la autoecología, la relación planta-animal o planta-ecosistema, y la conservación vegetal (Devesa & Carrión 2012; Catalán 2016). Más recientemente, el gran avance que han supuesto las técnicas de secuenciación masiva de genomas, transcriptomas y proteomas, y la obtención de metabolomas y fenomas, colectivamente conocidas como técnicas «ómicas», ha dado paso a la producción de ingentes bases de datos, y a su procesamiento y estudio mediante el desarrollo de potentes métodos analíticos empleando tuberías informáticas y nuevos sistemas de programación estadística (Ohyanagi et al. 2022). Estas nuevas aproximaciones han transformado la investigación botánica, permitiendo abordar la diversidad vegetal desde perspectivas integradoras que combinan diferentes escalas de estudio.

Los inmensos descubrimientos que están aportando las nuevas tecnologías y los nuevos datos, han llegado a oscurecer, en cierto modo, otros estudios botánicos más tradicionales, comúnmente clasificados en la denominada «**taxonomía alfa**». Esta consiste básicamente en el estudio, la identificación y la descripción de nuevas especies o rangos

taxonómicos, utilizando principalmente caracteres fenotípicos morfológicos. En contraposición a ella, la denominada «**taxonomía beta u omega**» implicaría una sistemática avanzada, que incorporase todas las fuentes de datos posibles para la clasificación (Stace 1989). La taxonomía alfa se aplica actualmente al estudio de aquellas floras de regiones florísticas menos exploradas, o incluso a floras más estudiadas, como las de la región mediterránea, donde el descubrimiento continuo de nuevas especies para la ciencia, fundamentado en sus diferencias morfológicas, sigue siendo un factor elemental para el conocimiento de la diversidad.

Se ha propuesto que la vieja imagen obsoleta de la Botánica que se enseña en algunas universidades, basada exclusivamente en la taxonomía morfológica, debiera de ser enterrada para siempre en favor de una nueva Botánica, más moderna, atractiva y multidisciplinar (Marques 2015). Esta acertada recomendación no debe, sin embargo, disuadirnos de seguir investigando en taxonomía y sistemática de plantas, una taxonomía fundamentada en cuantas aproximaciones sistemáticas podamos aportar a la Botánica, las más avanzadas sin duda, pero también las más clásicas (Catalán 2016).

El primer problema al que se enfrenta un taxónomo botánico para distinguir una posible nueva especie de otra u otras ya descritas, y para poder delimitarla y caracterizarla, tiene que ver con el principio de la **discontinuidad taxonómica**, que establece así el concepto de **especie taxonómica** (Stace 1989). Toda especie supone un continuo para los caracteres que la definen dentro de sus límites específicos. Ello es debido a que las especies vegetales están constituidas por poblaciones, la unidad básica sobre la que opera la evolución, y estas a su vez están formadas por individuos genética y fenéticamente distintos entre sí como resultado de la variabilidad aportada por la reproducción sexual y la panmixia. Pero aun considerando esa variabilidad intraespecífica, los caracteres taxonómicos que separan e identifican a esa especie son discontinuos, o muestran brechas, con respecto a los que identifican a otra especie, aunque esta sea muy próxima. La delimitación de especies no se basa normalmente en un único carácter diagnóstico absoluto, sino en la combinación de múltiples de ellos que permiten reconocer patrones coherentes de diferenciación, tal como ocurre en varios géneros de gramíneas taxonómicamente complejos en los que

resulta difícil separar a especies muy parecidas entre sí (Stace 1981; Catalán et al. 2007).

Los caracteres morfológicos que definen a los **rangos taxonómicos supraespecíficos** de las plantas (género, tribu, familia) suelen estar relacionados con la estructura y las particularidades de la flor, y del fruto, o de la inflorescencia e infrutescencia, dado que estos son rasgos fenotípicos han sido heredados del ancestro común de todo el grupo de especies incluidas en dicho rango. El **género**, a diferencia de la especie que es un concepto biológico, es una categoría taxonómica arbitraria; agrupa a especies que tienen más en común entre sí que con otras especies (Malik 2017). La idea subyacente de Linneo de que un género representa un grupo natural y cohesionado, «aquello que incluso un observador no entrenado reconocería intuitivamente como fundamental», lo podemos comprobar fácilmente, ya que cualquier profano identifica como similares, por ejemplo, a todas las violetas (género *Viola*), plantas herbáceas con corola de cinco pétalos desiguales y el inferior prolongado en espolón, a los narcisos *(Narcissus),* plantas bulbosas con corola soldada formada por un periantio de seis tépalos y un tubo central en forma de trompeta, o a las rosas *(Rosa),* arbustos espinosos con flores con numerosos estambres y cinco pétalos libres (en las especies silvestres) y falso fruto (cinorrodón o escaramujo) (figura 2). Un corolario de esto es que se da una mayor discontinuidad fenotípica entre géneros que entre especies dentro de ellos (Malik 2017).

A diferencia de los rasgos que definen los rangos supraespecíficos, los caracteres morfológicos utilizados para caracterizar y diferenciar a las especies suelen ser principalmente vegetativos, tales como el hábito de la planta, o la estructura, la forma y el tamaño de sus órganos no reproductores (raíces, tallos, hojas), o si afectan a flores y

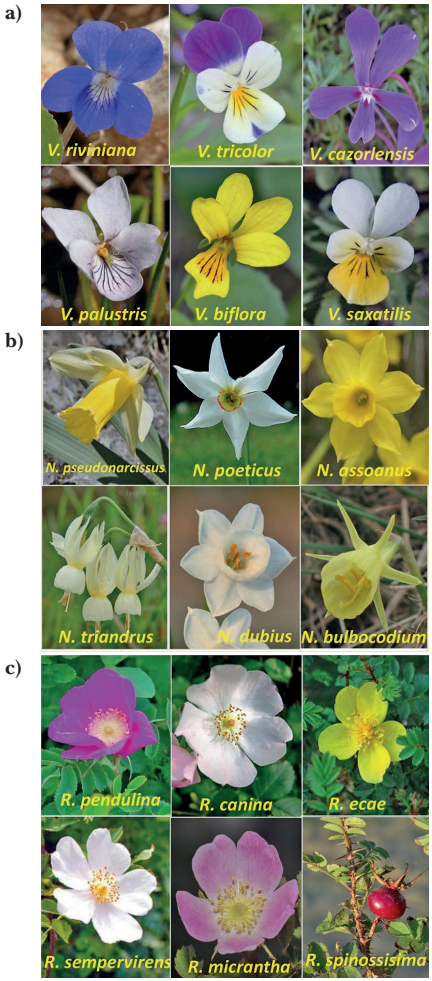


Figura 2. Selección de especies de tres géneros linneanos donde se observa la similitud de las especies de cada género, caracterizadas por unos rasgos morfológicos comunes: **a)** *Viola* L., violetas; **b)** *Narcissus* L., narcisos; **c)** *Rosa* L., rosas. Los nombres de cada especie se indican en las correspondientes subfiguras. Imágenes procedentes de los recursos digitales del Atlas de la Flora de Aragón (<http://floragon.ipe.csic.es/>), la Flora de Andalucía (<https://www.florandalucia.es/index.php>), y Astur Natura (<https://www.asturnatura.com/index.php>).

frutos se refieren a cambios en tamaños, colores o accesorios (pilosidad, glandulosidad, etc.) de cáliz, corola, estambres, pistilos, frutos y semillas. Este tipo de caracteres vegetativos, morfométricos, o de otros atributos, han evolucionado más recientemente, y responden, en general, a adaptaciones de las distintas especies a determinados hábitats, o interacciones bióticas, como la polinización o la dispersión de semillas, y pueden mostrar mayor plasticidad fenotípica. Son bien conocidos los casos de adaptaciones evolutivas similares en la morfología y la fisiología de ciertas plantas a un mismo ecosistema, aun perteneciendo a géneros y familias diferentes, lo que conocemos como **convergencia evolutiva**. Ejemplos de ellas son la posesión de hojas crasas y metabolismo CAM en especies de desiertos y playas para evitar la desecación y optimizar la asimilación del carbono (Heyduk et al. 2019), o el hábito almohadillado y las hojas sedosas en plantas de alta montaña para minimizar los efectos de las heladas, el viento y el exceso de insolación (Boucher et al. 2016).

Las especies de angiospermas, a diferencia de los vertebrados superiores, son mucho más variables de lo que cabría esperar, dado que las plantas han experimentado frecuentemente fenómenos de hibridación, poliploidización, disploidías y aneuploidías, y son capaces de reproducirse sexual y asexualmente (Stace 1989; Devesa & Carrión 2012). Las caracterizaciones de un buen número de plantas, en especial las llevadas a cabo en siglos pasados, fundamentadas exclusivamente en datos morfoanatómicos, no pudieron llegar a discernir la naturaleza y la amplitud biológica de dichas plantas. Por ello nuevos estudios más completos y avanzados están revelando una amplísima diversidad cromosómica, genética y reproductiva en un gran número de especies, que ha dado lugar a su división en varias especies independientes, a veces

consideradas **especies crípticas** o **microespecies** (Maguilla & Escudero 2016; Boucher et al. 2021), así como a una delimitación taxonómica más precisa, y al consiguiente aumento de la diversidad.

Los primeros estudios complementarios a los morfológicos que se aplicaron desde inicios del siglo XX a la taxonomía vegetal fueron los citogenéticos y los cruzamientos artificiales (Stace 1989). Los estudios **citogenéticos** iniciales consistieron en recuentos cromosómicos para establecer el número cromosómico total (2n) y el número cromosómico básico (x) (número de cromosomas distintos que forman un mismo complemento cromosómico o genoma) de las especies, así como de géneros o familias (Greilhuber 1984). Estos estudios se refinaron posteriormente mediante el empleo de técnicas de hibridación *in situ* cromosómica y de *barcoding* cromosómico, lo que ha permitido en algunos grupos de plantas elaborar sus **cariotipos** detallados y caracterizar los genomas o subgenomas que albergan sus especies (Heslop-Harrison 1991; Hasterok et al. 2020) (figura 3). Los estudios cariotípicos se han complementado con análisis de los **tamaños genómicos** nucleares, obtenidos mediante técnicas de citometría de flujo, que permiten estimar de forma rápida y precisa el contenido de ADN nuclear.

Las angiospermas presentan una enorme variación en el tamaño de sus genomas, con una diferencia aproximada de 2400 veces entre los genomas más pequeños (*Genlisea aurea,* Lentibulariaceae, 64 Mb) y los más grandes (*Paris japonica,* Melanthiaceae, 149 000 Mb) (Pellicer et al. 2018). A pesar de esta gran variabilidad, la distribución del tamaño genómico en las angiospermas está fuertemente sesgada hacia tamaños pequeños, y las especies con genomas «obesos» o gigantes son limitadas. Los tamaños genómicos muestran, en general, una correlación con el

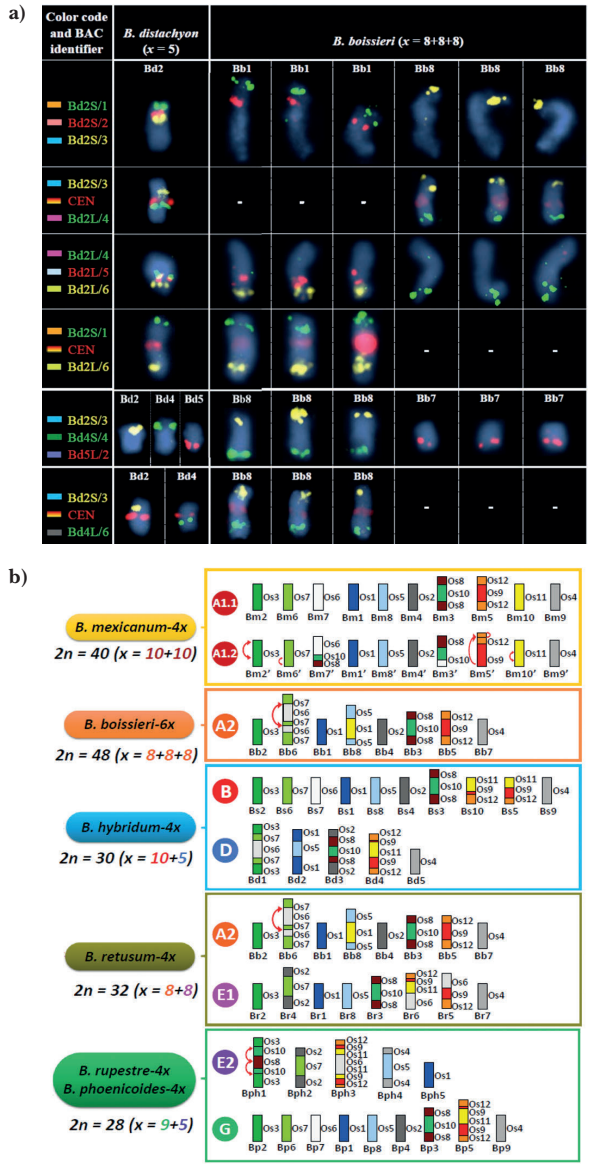

a)
Color code and BAC identifier
B. distachyon (x = 5)
B. boissieri (x = 8+8+8)
Bd2
Bb1
Bb1
Bb1
Bb8
Bb8
Bb8
Bd2S/1
Bd2S/2
Bd2S/3
Bd2S/3
CEN
Bd2L/4
Bd2L/4
Bd2L/5
Bd2L/6
Bd2S/1
CEN
Bd2L/6
Bd2
Bd4
Bd5
Bb8
Bb8
Bb8
Bb7
Bb7
Bb7
Bd2S/3
Bd4S/4
Bd5L/2
Bd2
Bd4
Bb8
Bb8
Bb8
Bd2S/3
CEN
Bd4L/6
b)
B. mexicanum-4x
2n = 40 (x = 10+10)
A1.1
A1.2
B. boissieri-6x
2n = 48 (x = 8+8+8)
A2
B. hybridum-4x
2n = 30 (x = 10+5)
B
D
B. retusum-4x
2n = 32 (x = 8+8)
A2
E1
B. rupestre-4x
B. phoenicoides-4x
2n = 28 (x = 9+5)
E2
G

Figura 3. Análisis cariotípico mediante comparación cromosómica (*Comparative Chromosome Barcoding*, CCB) de patrones de hibridación *in situ* de una colección de sondas genómicas en los cromosomas de los genomas y subgenomas de especies gramíneas del género *Brachypodium*. **a)** Imágenes obtenidas del microscopio de fluorescencia mostrando los patrones de hibridación de tres sondas marcadas con distintos fluorocromos en los cromosomas de *B. distachyon* y *B. boissieri*. **b** Cariotipos obtenidos para los genomas y subgenomas de las especies de *Brachypodium* estudiadas mostrando los bloques genómicos conservados en sus cromosomas (mismo color), inferidos de los patrones de hibridación de diversas combinaciones de sondas. Imágenes reproducidas de Sancho et al. (2022a).

nivel de ploidía, siendo menores en diploides y mayores en poliploides, pero las correlaciones no son siempre altas o significativas, pues incluso dentro de un mismo grupo puede haber importantes variaciones de tamaños entre especies diploides y poliploides como consecuencia de sus distintas historias evolutivas, incluyendo procesos de expansión y contracción del ADN repetitivo (Pellicer & Leitch 2020). En gramíneas del género *Festuca* hemos observado una diferencia de casi dos veces entre el tamaño del genoma de especies diploides de linajes de hojas anchas y de hojas estrechas, lo que puede estar relacionado con el posible origen paleopoliploide de las primeras, así como una tendencia general a la reducción del genoma en especies poliploides de alta poliploidía, mediante la eliminación del exceso de ADN repetitivo, probablemente como mecanismo que evita posibles daños celulares y favorece la estabilidad genómica (Moreno-Aguilar et al. 2022).

En varios géneros de plantas se detectó que había especies cuyos citotipos presentaban no solamente más de un número cromosómico sino incluso distintos números cromosómicos básicos, y distintos tamaños genómicos, correspondientes a distintos cariotipos (distintos genomas) y diferentes niveles de ploidía. Dichos hallazgos permitían sospechar que esas especies estaban formadas por entidades biológicas distintas, con historias evolutivas

diferenciadas, que posiblemente podrían reconocerse como especies independientes. Las descripciones de un buen número de especies en la región mediterránea han tenido lugar gracias a estos estudios taxonómicos más exhaustivos e integradores. Sirva como ejemplo la reciente disgregación de lo que hasta hace poco se consideraba una única especie de planta modelo, *Brachypodium distachyon s. l. (sensu lato),* empleada en más de 400 laboratorios del mundo, en un complejo de tres especies distintas, dos especies progenitoras diploides con distinto número cromosómico básico aunque con similar tamaño genómico *B. distachyon* (2n=2x=10, x=5, 0.631 pg/2C) y *B. stacei* (2n=2x=20, x=10, 0.564 pg/2C), y su derivado híbrido alotetraploide, originado por hibridación y posterior duplicación genómica, presentando la suma de los cromosomas y tamaños genómicos de ambas especies progenitoras *B. hybridum* (2n=4x=30, x=5+10, 1.265 pg/2C). Esto se logró gracias al empleo combinado de avanzados estudios citogenéticos y filogenéticos, junto con análisis morfológicos clásicos que nos permitieron su discriminación taxonómica y su reconocimiento como especies individuales (Catalán et al. 2012; Scholthof et al. 2018) (figura 4a).

Uno de los conceptos claves en evolución y taxonomía es el concepto de **especie biológica** (Mayr 1942). Este concepto postula que una especie la forman individuos que pueden cruzarse entre sí y dejar descendientes fértiles. Dichos individuos están aislados reproductivamente y, en consecuencia, también evolutiva y taxonómicamente, de los individuos que pertenecen a otras especies. Este aislamiento reproductivo, como factor estabilizador de la especiación, es general en plantas y animales, y puede estar causado por **barreras de esterilidad precigóticas** (cuando no se llega a producir la fecundación por tratarse de

especies lejanamente emparentadas entre sí) o **poscigóticas** (cuando especies próximamente emparentadas se fecundan y producen híbridos interespecíficos pero estos son estériles) (Stebbins 1959). Los cruzamientos artificiales intra- e interespecíficos han sido empleados por los taxónomos para establecer los límites reproductores de las especies vegetales (Stace 1989). En algunas plantas alógamas, caracterizadas por mantener polinización cruzada, la imposibilidad de autofecundarse constituye también una barrera interna adicional, regulada por genes de incompatibilidad intraespecíficos (Zhang D. et al. 2024).

Los **híbridos interespecíficos** han aparecido espontáneamente en la naturaleza, aunque pueden ser generados en algunos casos artificialmente por la acción humana. En plantas este fenómeno es muy común, y aunque hay opiniones diversas sobre los porcentajes reales, en las regiones del mundo estudiadas exhaustivamente el número de plantas híbridas espontáneas constituye un contingente importante de su flora vascular. Tal es el caso de las islas británicas donde se han identificado unos 900 híbridos interespecíficos, lo que supone más de la mitad de su flora autóctona y un tercio de la total (Stace et al. 2015). La posibilidad de hibridación es mayor en regiones con altas proporciones de plantas invasoras, y, aunque parece un fenómeno generalizado en vegetales, existen géneros de plantas más «hibridógenos» que otros, en especial aquellos en los que las especies han divergido recientemente y se mantiene el flujo génico entre ellas, debido a la existecia de barreras reproductivas aún incompletas (por ejemplo, *Quercus, Salix, Narcissus, Rosa, Armeria*).

La esterilidad de los híbridos interespecíficos está causada tanto por incompatibilidades genéticas como por reordenamientos cromosómicos (Yakimowski & Rieseberg

2014). Si bien se han detectado y analizado diversos genes que causan aislamiento reproductivo en plantas, una parte de ellos están implicados en barreras precigóticas, y entre los asociados a las poscigóticas se han identificado diversas combinaciones de mutaciones de factores reguladores y de proteínas (Rieseberg & Blackman 2010), pero estos resultados deben analizarse en un contexto pangenómico y evolutivo en cada grupo. Las reorganizaciones cromosómicas suelen ser una de las causas de la naturaleza heteróloga de los cromosomas de los genomas de las especies progenitoras que provoca fallos en la meiosis y esterilidad gamética en los híbridos (Stebbins 1959). Esto conduce a que, aunque la hibridación sea un fenómeno frecuente y continuo entre plantas en el laboratorio natural que es nuestro planeta, el futuro evolutivo de dichos híbridos está comprometido si falla su reproducción sexual, impidiéndoles formar poblaciones genéticamente variables que sometidas a la presión selectiva puedan perdurar en el tiempo y llegar a especiar (Mallet 2007).

Sin embargo, en plantas se forman **híbridos homoploides** fértiles, que son aquellos que conservan el mismo número de juegos cromosómicos que sus progenitores debido a que sus genomas recombinados permiten un correcto apareamiento de los cromosomas, lo que da lugar a gametos viables y asegura la reproducción sexual necesaria para originar nuevas poblaciones. Estos casos constituyen la denominada especiación híbrida, el mecanismo evolutivo que sustenta el concepto de **especie híbrida** (Stebbins 1959), y han sido bien estudiados en algunos géneros de plantas, como los girasoles silvestres *(Helianthus)* (Owens et al. 2023). Los híbridos homoploides muestran una tendencia a aislarse reproductivamente de sus especies progenitoras, y con ello se diferencian fenotípica y ecológicamente de ellas, ocupando con frecuencia

nichos ecológicos intermedios o nuevos, logrando así estabilizarse y especiar (Mallet 2007; Nieto-Feliner et al. 2017; Owens et al. 2023). Las especies híbridas exitosas pueden llegar incluso a desplazar ecológicamente a una o más especies progenitoras, borrando así la evidencia de su propio origen híbrido (Mallet 2007). La reducción del flujo génico entre poblaciones divergentes híbridas y progenitoras puede contribuir a la formación de especies y a su coexistencia en simpatría (Mallet 2007). Nuestros estudios sobre genética del paisaje de festucas espinosas de pastos subalpinos pirenaicos y cantábricos nos permitieron constatar que un mismo híbrido homoploide y fértil (*Festuca picoeuropeana)* se había originado de forma independiente en las dos cordilleras. Esto se debió probablemente a los contactos secundarios posglaciales de sus especies progenitoras *(F. eskia, F. gautieri),* ocupando nuevos nichos ecológicos y manteniéndose reproductivamente aislado de ellas, lo que constituye un ejemplo de evolución paralela mediante hibridación (Marques et al. 2016).

No obstante, los híbridos homoploides suelen presentar **introgresión** genética, causada por retrocruzamientos ocasionales o frecuentes con sus progenitores (Owens et al. 2023). Cuando la introgresión entre poblaciones híbridas y progenitoras es elevada se origina el llamado **enjambre híbrido** o **singameon** (Grant 1981). Un ejemplo de singameon, o especies distintas interconectadas por flujo génico, se da en los gazones o clavelinas de mar del género *Armeria,* altamente diversificadas en la península ibérica, en las que la hibridación e introgresión entre distintas combinaciones de especies progenitoras conducen a la formación de las correspondientes especies híbridas que colonizan nuevos nichos y especian por aislamiento y adaptación ecológica (Nieto-Feliner et al. 2004). Este fenómeno enlaza en cierta forma con el concepto de **especie**

ecológica (Van Valen 1976), definida como un linaje adaptado a un nicho distinto y que evoluciona independientemente de otros linajes, si bien esta característica ecológica puede ser considerada como una propiedad más entre otras que permita su clasificación como especie independiente (De Queiroz 2005).

Algunas de las especies vegetales híbridas estériles consiguen propagarse mediante **reproducción asexual**, vegetativa o por agamospermia (incluyendo la apomixis o formación de semillas sin unión de gametos, y la embrionía adventicia, donde los embriones surgen directamente de tejidos maternos) (Stebbins 1950; Grant 1981). Estos sistemas de propagación asexual facilitan así la perduración en el tiempo de descendientes clónicos (módulos o *ramets*), generalmente bien adaptados a ciertos hábitats, aunque su horizonte evolutivo sigue siendo limitado y pueden llegar a desaparecer por cambios futuros en las condiciones ambientales u otros factores perturbadores. La reproducción asexual y la clonalidad están bastante extendidas en plantas perennes, aunque han sido poco estudiadas, mientras que algunas especies combinan la reproducción sexual y la asexual como estrategias adaptativas a las condiciones ambientales cambiantes (Richards 2003). Nuestros análisis genéticos y reproductores de una gramínea pirenaica perenne, colonizadora de pastos de montaña abandonados, el lastón *Brachypodium rupestre,* demostraron que la planta desarrollaba estrategias de reproducción tanto sexual como asexual, y mantenía una alta diversidad clónica en zonas invadidas (Duran et al. 2025). Estudios llevados a cabo en poblaciones de narcisos ibéricos, especies con una alta tasa de hibridación interespecífica y reproducción vegetativa, constataron el origen múltiple de algunas especies híbridas estériles y su elevada propagación asexual por bulbos, superior a la de las especies progeni-

toras sexuales. Los datos sugirieron incluso un escenario de extinción de una especie progenitora, desplazada por la especie híbrida, por competencia demográfica entre ambas causada por las escasas barreras reproductivas a la fertilización por polen foráneo de la especie progenitora, que genera más descendientes híbridos que propios (Marques et al. 2010).

La **poliploidía**, junto con la hibridación, son considerados los mecanismos evolutivos más importantes en la evolución de las plantas (Stebbins 1950; Soltis et al. 2014; Mason & Wendel 2020). La poliploidía, o posesión de tres o más juegos cromosómicos (genomas) nucleares, es uno de los procesos de especiación principales en vegetales (Soltis et al. 2015; Soltis et al. 2016) y también se está descubriendo su relevancia en hongos (heteroploidía) (Albertine & Marullo 2012). La especiación poliploide en plantas puede ocurrir por **autopoliploidía** (duplicación de cromosomas de un mismo genoma, dentro de una especie, por fusión de gametos no reducidos) o **alopoliploidía** (duplicación de cromosomas de genomas distintos en híbridos interespecíficos), aunque el límite en ocasiones es difuso cuando los genomas están evolutivamente próximos (alopoliploides segmentales) (Stebbins 1947; Madlung 2013). En las especies alopoliploides los cromosomas homólogos forman bivalentes y presentan meiosis perfecta, comportándose citogenéticamente como anfidiploides (**herencia disómica**), mientras que en las especies autopoliploides los homólogos forman multivalentes (**herencia tetra-polisómica**). No obstante, se ha observado que los autopoliploides al estabilizarse tienden a formar bivalentes, aunque con selección aleatoria del cromosoma homólogo (Mason & Wendel 2020). Se considera, por tanto, que la poliploidización pudo dar lugar a especiación instantánea, ya que dichos poliploides eran fértiles y quedaron

reproductivamente aislados de sus especies progenitoras (Madlung 2013). Cuando los poliploides se aparean ocasionalmente con progenitores diploides, producen descendencias con ploidías impares estériles, como los triploides, que son viables pero con gametos aneuploides, por ello algunos autores consideran la poliploidía como un mecanismo evolutivo saltacionista para lograr la especiación (Mallet 2007).

La poliploidía ha sido enormemente exitosa en plantas, aunque su frecuencia actual varía considerablemente según los grupos, desde porcentajes muy bajos en briófitos (<22 %), a otros con valores intermedios en angiospermas (30-70 %), a los muy elevados de los helechos (95 %) (Soltis et al. 2015). Es destacable también que las plantas cultivadas más consumidas por la humanidad, como trigos, patata y soja son poliploides, ya que la posesión de diversos genomas incrementa su vigor y heterozigosidad. Los estudios genómicos y evolutivos han demostrado que todas las plantas con semillas (gimnospermas y angiospermas) descienden de un proto-ancestro común que experimentó una **duplicación genómica completa** (***Whole Genome Duplication*, WGD**), y por ello todos sus descendientes actuales provienen de un ancestro paleopoliploide (Jiao et al. 2011; Shi & Van der Peer 2026). En diversos grupos de plantas, los eventos antiguos de poliploidización fueron seguidos por fenómenos de diploidización, o retorno al estado diploide. La diploidización estructural revierte gradualmente el genoma poliploide a uno funcionalmente diploide mediante reestructuraciones cromosómicas y reducciones genómicas (pérdidas de genes y de fragmentos cromosómicos) que con frecuencia producen cambios disploides (genomas con distinto número cromosómico básico). Las **disploidías** pueden conducir al aislamiento reproductivo entre la descendencia pospoliploide

y contribuir significativamente a la especiación (Mandáková & Lysak 2018).

Los análisis sugieren que sucesivos procesos de poliploidizaciones, seguidas de diploidizaciones y de nuevas poliploidizaciones han sido recurrentes a lo largo de la historia evolutiva de muchos linajes de plantas (Soltis et al. 2016). En algunas familias, como en las gramíneas, donde los alopoliploides representan el 70 % de las especies actuales (Kellogg 2015; Stebbins 1949), estudios genómicos y evolutivos respaldan la existencia de hasta diez duplicaciones genómicas, una más antigua *(rho)* que experimentó el ancestro común protogramíneo y que pudo tener lugar en el Cretácico, y otras nueve más recientes inferidas en distintas subfamilias y a lo largo de varios linajes (Zhang T. et al. 2024). La formación de **paleopoliploides** y sus subsecuentes paleodiploides pospoliploides, dio paso al surgimiento en épocas más cercanas de nuevos poliploides más recientes, los **mesopoliploides** y los **neopoliploides**, originados en el Neógeno temprano-medio y en el Cuaternario, respectivamente (Stebbins 1985).

Se ha discutido si el mecanismo de la poliploidización ha sido fuente de **novedad evolutiva**, confiriendo nuevos caracteres a los linajes o a las especies descendientes, o si por el contrario los poliploides suponen «callejones sin salida», linajes que ya no evolucionan más o tienen pocas probabilidades de hacerlo. Las evidencias biológicas y genómicas indican que en los alopoliploides la hibridación contribuye más que la duplicación genómica a la diversidad de los descendientes y a sus novedades alélicas y fenéticas, ya que aúna los componentes de los distintos genotipos progenitores de cada cruzamiento, aunque los mecanismos de estabilización del poliploide recién formado pueden diferir entre especies (Mason & Wendel 2020). Por otro lado, en algunos géneros de gramíneas, especies

alopoliploides con menor nivel de ploidía (alotetraploides) han actuado como especies progenitoras de otras de mayor nivel de ploidía (alohexaploides), como en los trigos (trigo duro, *T. turgidum*-4x, y trigo panadero, *T. aestivum*-6x) (Pont et al. 2019) y en las festucas forrajeras *F. fenas*-4x y *F. arundinacea*-6x (Catalán 2006), demostrando también su contribución a nuevos procesos de especiación y a la generación de sucesiones de especies con niveles de ploidía progresivamente más elevados, denominadas **series alopoliploides ascendentes**.

Además de su elevada frecuencia en el total de las floras mundiales, las especies poliploides son muy abundantes en regiones de latitudes y altitudes altas, tales como las zonas frías y templadas de ambos hemisferios y las cumbres de las altas montañas (Soltis et al. 2015). El éxito adaptativo a estos hábitats se atribuye a la mayor diversidad genética de los poliploides con respecto a la de sus especies progenitoras diploides, y por ello a su mayor variabilidad fenotípica, manifestada a nivel morfológico o ecofisiológico, lo que favorece su mayor capacidad de adaptación a dichas condiciones ambientales (Soltis & Soltis 2000). En las gramíneas, especies del género *Poa* que presentan algunos de los mayores niveles de ploidía de los vegetales se distribuyen en las regiones ártica y antárctica, existiendo especies hasta 38-ploides en islas subantárcticas *(P. litorosa)*. Estas especies a menudo exhiben una gran plasticidad fenotípica y recurren a la apomixis, ante las frecuentes y adversas interrupciones climáticas del breve periodo disponible para la reproducción sexual, lo que les permite prosperar en esos ambientes extremos y aislados (Hair & Beuzenberg 1961). Las plantas poliploides también muestran una mayor **capacidad invasora** que las especies progenitoras diploides dado que su mayor vigor y variabilidad genética pueden constituir factores preadaptativos favorables

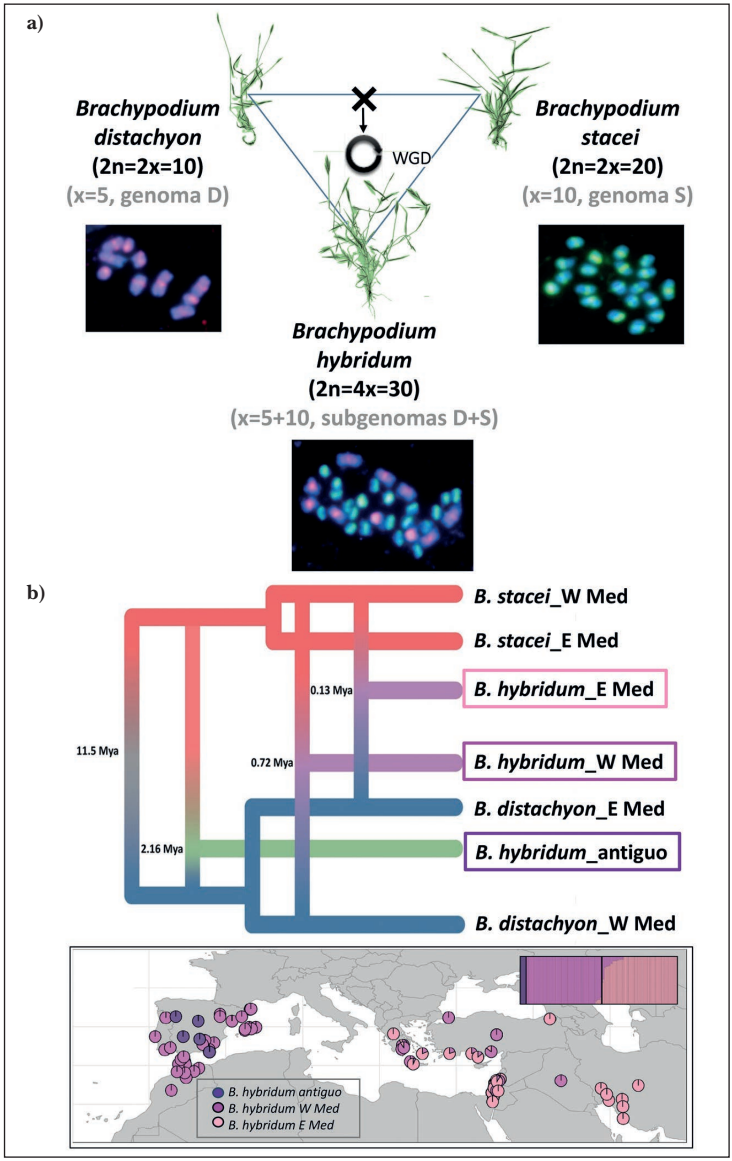
para la colonización de entornos con altas fluctuaciones, presentando mayores tasas de supervivencia y mayor capacidad de establecimiento en nuevos hábitats, y aumentando así su potencial invasor (te Beest et al. 2012).

Los **poliploides ocultos** y los **subgenomas huérfanos** son casos comunes en plantas alopoliploides. La naturaleza alopoliploide de algunas plantas ha pasado desapercibida al haber sido considerados, por su comportamiento meiótico, como diploides. Un ejemplo paradigmático de esta confusión lo constituyen la especie más emblemática y más amenazada de la flora de Aragón, *Borderea chouardii*, y su especie hermana *B. pirenaica* (Dioscoreaceae) (Segarra-Moragues et al. 2005; Segarra-Moragues et al. 2007; Catalán et al. 2006). Ambos ñames enanos habían sido tratados hasta fechas recientes como especies diploides, con 2n=24 cromosomas y número cromosómico básico x=12, dado que mostraban 12 bivalentes en meiosis (Segarra-Moragues et al. 2005; Catalán et al. 2006). Nuestros estudios moleculares empleando marcadores microsatélites demostraron que se trataba de especies tetraploides con un máximo de hasta 4 alelos por individuo distribuidos en 2 subgenomas (Segarra-Moragues et al. 2005; Segarra-Moragues et al. 2007), y al investigar sus posibles patrones de herencia observamos que mostraban una herencia unequívocamente disómica (Catalán et al. 2006). Su naturaleza alotetraploide fue el resultado de hibridaciones interespecíficas de distintas especies diploides ancestrales, actualmente extintas, que no sobrevivieron a las glaciaciones y que poseían genomas de x=6 cromosomas, y las consiguientes duplicaciones genómicas. Comprobamos que ambas especies de *Borderea* son **supervivientes glaciares**, linajes que lograron perdurar a pesar de los rigores climáticos del pasado gracias a las ventajas de su alopoliploidía, compartiendo casi la mitad de sus alelos, mientras que la

otra mitad eran distintos, lo que respalda su origen híbrido a partir de al menos un progenitor común y la participación de un segundo progenitor diferente en cada evento de especiación híbrida (Segarra-Moragues & Catalán 2008).

La mayoría de las plantas alopoliploides han tenido **múltiples orígenes recurrentes** a partir de las mismas especies progenitoras, pero con genotipos parentales procedentes de diferentes poblaciones (Soltis et al., 2014). En algunos casos, cruces unidireccionales similares en orquídeas (misma especie materna diploide *Dactylorhiza fuchsii* y misma especie paterna *D. incarnata*) dieron lugar a distintos eventos de especiación de los alotetrapoliploides resultantes (*D. majalis* planta de prados, y *D. traunsteineri* de turberas) como consecuencia de distintas combinaciones génicas parentales y reconfiguraciones funcionales (Wolfe et al. 2023). En otros casos,

Figura 4. Complejo de tres especies anuales del género *Brachypodium (B. distachyon, B. stacei, B. hybridum),* sistema modelo para la investigación de la alopoliploidía recurrente en plantas. **a)** Esquema representativo del origen de la especie alotetraploide *B. hybridum* tras la hibridación interespecífica de sus especies progenitoras diploides *B. distachyon* y *B. stacei* y la subsecuente duplicación genómica (WGD). Se muestran los distintos fenotipos y los diferentes cromosomas (caracterizados mediante tinción GISH, *genomic in situ hybridization*) de los genomas D y S de las especies progenitoras, que ha heredado su derivado alotetraploide. **b)** Cronograma esquemático de los linajes de las tres especies del complejo, donde se reconstruyen los tres orígenes independientes de *B. hybridum* a partir de distintos linajes progenitores y las edades estimadas para cada evento (*B. hybridum* antiguo, 2.6 Mya [millones de años] (violeta); *B. hybridum* reciente del oeste [W] del Mediterráneo, 0.72 Mya (fucsia); *B. hybridum* reciente del este [E] del Mediterráneo, 0.13 Mya (rosa)). Mapa de distribución geográfica de las muestras de cada estirpe de *B. hybridum* en su área nativa mediterránea indicando la pertenencia de los individuos a sus correspondientes grupos genéticos, y gráfico de estructura genómica mostrando el aislamiento genético de las poblaciones de *B. hybridum* antiguo del resto, y la mezcla por cruzamientos entre las poblaciones de *B. hybridum* recientes del W y del E del Mediterráneo en la zona geográfica de contacto entre ambas. Imágenes reproducidas de Catalán et al. (2012), Mu et al. (2023a) y Campos et al. (2026).


a)
Brachypodium distachyon
(2n=2x=10)
(x=5, genoma D)
WGD
Brachypodium stacei
(2n=2x=20)
(x=10, genoma S)
Brachypodium hybridum
(2n=4x=30)
(x=5+10, subgenomas D+S)
b)
B. stacei_W Med
B. stacei_E Med
B. hybridum_E Med
B. hybridum_W Med
B. distachyon_E Med
B. hybridum_antiguo
B. distachyon_W Med
0.13 Mya
0.72 Mya
11.5 Mya
2.16 Mya
B. hybridum antiguo
B. hybridum W Med
B. hybridum E Med

distintos cruces bidireccionales (diferente especie materna y paterna en uno y otro cruzamiento) condujeron al mismo resultado de especiación en asteráceas y en gramíneas alopoliploides (*Tragopogon,* Soltis et al. 2016; *Brachypodium;* Gordon et al. 2020; Mu et al. 2023a). Nuestros estudios filogenómicos demostraron que la misma especie alotetraploide *Brachypodium hybridum* tuvo tres orígenes independientes en el Mediterráneo en distintos tiempos geológicos, variando la especie que actuó como madre entre *B. distachyon* y *B. stacei* (uno hace ~2.16 Ma en el oeste del Mediterráneo, en el que la especie materna diploide fue *B. distachyon* y la paterna *B. stacei,* y dos más recientes (~0.72 Ma en el oeste del Mediterráneo y ~0.13 Ma en el este del Mediterráneo) en los que la especie materna diploide fue *B. stacei* y la paterna *B. distachyon* (Mu et al. 2023a) (figura 4b). Aunque estos tres citotipos son morfológicamente similares, el citotipo más antiguo está aislado reproductivamente de los más jóvenes, a pesar de vivir en simpatría con uno de ellos, mientras que los dos citotipos más recientes muestran introgresión entre ellos, y dejan descendientes fértiles y genómicamente mezclados, en especial en zonas geográficas con distribuciones solapadas (Campos et al. 2026).

El alotetraploide *Brachypodium hybridum* y sus dos especies progenitoras están ampliamente distribuidos en la región mediterránea, su área de distribución nativa (Catalán et al. 2012). Mediante la modelización de **nicho ecológico**, herramienta analítica que estima el espacio ambiental y los recursos que permiten a una especie sobrevivir en una región dada en tiempos actuales y pretéritos recientes, comprobamos que mientras los progenitores diploides se han adaptado a climas mésicos o áridos, el alotetraploide ha logrado extenderse por ambos nichos y convivir con sus progenitores sin llegar a desplazarlos

(López-Álvarez et al. 2015). No obstante, solo *B. hybridum* ha sido capaz de colonizar y establecerse en otras regiones del mundo con clima mediterráneo (California, Suráfrica, Australia), donde se comporta como una planta invasora (Catalán et al. 2012; Pickett et al. 2022). Estos datos confirman el mayor éxito de los alopoliploides sobre los diploides en su rápida adaptación a nuevos ambientes.

Otro concepto de especie aplicado también a las plantas es el de **especie geográfica** (Brummitt et al. 2021), referido a la distribución espacial que muestra dicho taxón en nuestro planeta. Este concepto emana de los distintos **elementos florísticos** de zonas tropicales, templadas y frías, que se hallan distribuidos en diversos cinturones latitudinales y altitudinales de vegetación, en los continentes y en las islas, que tan bien describió Humboldt tras sus exploraciones botánicas a algunas de las entonces regiones remotas del mundo (Humboldt 1818). La distribución geográfica de una planta puede variar enormemente, desde especies cosmopolitas, extendidas por amplias zonas de la tierra, hasta especies confinadas a zonas más restringidas, conocidas como **endemismos** (Stace 1989). Sin embargo, el concepto de especie geográfica y de endemismo, al igual que el de especie ecológica, es también un concepto relativo y una característica más, dado que la distribución actual de las plantas que viven en la tierra ha sido el resultado de la historia geológica de los continentes y de la **historia biogeográfica** de sus ancestros (Sanmartin 2012). Las plantas actuales son el resultado de largos procesos evolutivos y adaptativos de sus linajes en diversas épocas geológicas, y de las especiaciones, colonizaciones y extinciones que ocurrieron en cada región del planeta, generando la diversidad vegetal que ha llegado hasta nuestros días.

Como resultado de ello, ciertas zonas del planeta albergan distintos elementos florísticos, que dependiendo del

rango de endemicidad taxonómica, generalmente a nivel de familia, han sido considerados como distintas regiones o **reinos florísticos** (Holártico, Paleotropical, Neotropical, Australasiático, Capense, Antárctico) (Good 1947). En algunos enclaves geográficos hay una marcada concentración de especies de un mismo género, y a estos se les ha denominado **centros de diversidad**, tanto en lo que respecta a plantas silvestres (Stace 1989) como a las cultivadas y a sus parientes silvestres (Vavilov 1996*). El número total de especies determina la riqueza florística de una región, y esta riqueza muestra una clina latitudinal desde las regiones tropicales, que acumulan la mayor diversidad botánica, hacia los polos, que presentan la más baja (Antonelli et al. 2023). Esto ha sido consecuencia principalmente de la persistencia de un clima estable durante millones de años y la ausencia de los efectos catastróficos de las glaciaciones cuaternarias en los trópicos, mientras que la flora de las regiones templadas y boreales se vio afectada por las extremas condiciones climáticas de los fríos glaciares que exterminaron a buena parte de la flora terciaria, sobreviviendo únicamente aquella mejor adaptada en refugios glaciares o siendo el resultado de la recolonización posglacial (Taberlet et al. 1998). Los endemismos determinan la importancia de los **puntos calientes de diversidad** ***(hotspots)***, territorios que destacan por albergar un número excepcional de plantas y vertebrados endémicos en entornos que sufren una amenaza constante de pérdida de hábitat (Myers et al. 2000). Los principales *hotspots* mundiales están también en los trópicos, y su alta endemicidad está determinada por la heterogeneidad del hábitat y la historia evolutiva relacionada con los procesos geológicos pretéritos. Un ejemplo destacado es la región mediterránea, consolidada como una de las áreas con mayor riqueza en plantas endémicas del hemisferio

norte al haber sobrevivido estas a las glaciaciones en numerosos **refugios glaciares** (Médail & Diadema 2009). La península ibérica destaca por su alta riqueza en endemismos vegetales, sobresaliendo las sierras béticas como cuna de un alto número de endemismos béticos y bético-rifeños, taxones confinados a las cordilleras del sur peninsular o que comparten su área de distribución con el norte de África. Aragón se erige igualmente como una región de extraordinaria riqueza botánica en la que se ha constatado la presencia de 3398 plantas vasculares, de las cuales aproximadamente un 3,4 % son exclusivas de Aragón o endémicas. Las principales plantas endémicas de Aragón se distribuyen en diversos enclaves geográficos, como el valle del Ebro *(Boleum asperum),* la meseta turolense (*Vella pseudocytisus* subsp. *paui*), el sistema Ibérico *(Festuca aragonensis, Oxytropis javalambrensis),* y los Prepirineos y Pirineos (*Borderea chouardii, Borderea pirenaica, Petrocoptis guarensis, Androsace cylindrica* subsp. *willkommii, Androsace pyrenaica*) (Atlas de la Flora de Aragón; <http://floragon.ipe.csic.es/indexdatos.php>).

Las nuevas escuelas sistemáticas surgieron tras el establecimiento de lo que se conoció como la «teoría sintética de la evolución» o «**la síntesis moderna**» por parte de los neodarwinistas del segundo cuarto del siglo xx, Dobzhansky, Mayr, Simpson y Stebbins (Ayala et al. 2000). La Síntesis Moderna ha sido uno de los mayores logros intelectuales de la Biología. Fusionando la teoría evolucionista de la selección natural de Darwin y las leyes de la herencia de Mendel, explicaron la evolución a nivel poblacional como el resultado de la aparición aleatoria de mutaciones y de la acción del ambiente en la selección de los genotipos más aptos, que contribuían a la descendencia de las siguientes generaciones, como causa principal del cambio adaptativo (**microevolución**), y a la propagación y fijación de dichas mutaciones y otras a nivel de especie y otros rangos superiores (géneros, familias) en tiempos evolutivos mayores (**macroevolución**). Aunque con posterioridad se formularon otras teorías evolucionistas, como la **teoría neutralista de la evolución**, que establece que la mayoría de las mutaciones son selectivamente neutras y que la mayoría de los cambios evolutivos se deben a la deriva genética (Kimura 1983), las bases

conceptuales evolucionistas sirvieron para unificar a distintas disciplinas en el campo de la biología evolutiva.

Sobre este marco conceptual evolutivo se desarrollaron los distintos **sistemas de clasificación de plantas modernos**, en la búsqueda del mismo objetivo de Linneo y su escuela, encontrar un sistema natural de clasificación de las plantas, pero incorporando a este la dimensión de la evolución. Los primeros tratados corresponden a la escuela de August Wilhelm Eichler (1839–1887) y Adolf Engler (1844–1930) (Stace 1989; Devesa & Carrión 2012). Eichler propuso un esquema basado en diagramas florales, separó a las criptógamas, plantas que no tienen ni flores ni semillas y se reproducen mediante esporas (Tallophyta, Briophyta, Pteridophyta), de las fanerógamas o plantas que producen semillas (Gymnospermae, Angiospermae). Dentro de las angiospermas, Eichler consideró inicialmente a las monocotiledóneas, plantas cuyo embrión posee una única hoja primordial o cotiledón, más antiguas que las dicotiledóneas, caracterizadas por presentar dos de estas hojas embrionarias, una idea que ha sido refutada por hallazgos científicos posteriores. Su esquema inspiró a autores posteriores, aunque las discrepancias mayores surgieron sobre el grupo gimnospérmico que originó a las angiospermas. Engler lideró la mayor obra botánica del momento (hasta nivel de género y sección), reconoció 17 divisiones, y separó a las algas en varias divisiones, consideró que el origen de la flor de las angiospermas estaba en estróbilos unisexuales, estructuras reproductivas en forma de cono con órganos de un solo sexo, propias del grupo de las Gnetales; su esquema fue adoptado por floras modernas como Flora Europaea (1964–1980). Por el contrario, la escuela liderada por Charles Bessey (1845–1915) y Johannes Gottfried Hallier (1868–1932) (Stace 1989; Devesa & Carrión 2012) defendió que la flor de las

angiospermas provenía de una gimnosperma hermafrodita, es decir, una planta con semillas con órganos masculinos y femeninos en un mismo individuo, diferenciando dentro de las dicotiledóneas a grupos como las Magnoliaceae y estableciendo líneas evolutivas hacia flores hipóginas, que poseen el ovario situado por encima del resto de las piezas florales, o periginas y epiginas, donde el ovario se halla rodeado o por debajo de dichas piezas. Hallier siguió el esquema de Bessey pero consideró a las monocotiledóneas más recientes que las dicotiledóneas, hecho que también ha sido refutado por los análisis filogenéticos más recientes. Los sistemas de clasificación posteriores de las angiospermas propuestos por otros autores estuvieron basados fundamentalmente en estos esquemas previos, aunque incorporando nuevos datos. Entre los seguidores de Bessey–Hallier se encuentran Armén Takhtajan (1910–2009), Arthur Cronquist (1919–1992) y Robert Folger Thorne (1920–2015) (Stace 1989; Devesa & Carrión 2012). Takhtajan consideró que las gimnospermas derivaron de pteridospermas mesozoicas y las angiospermas de las Benettitales, plantas con semilla extintas del Terciario; reclasificó a las angiospermas en superórdenes, órdenes y familias según los primeros resultados de las filogenias moleculares, reconociendo la posición ancestral de la familia Amborellaceae. Cronquist reconoció 8 divisiones para el subreino Embryobiontia de plantas terrestres, pero con ubicaciones mezcladas para briófitos y pteridófitos, y estableció nuevos órdenes y familias para las angiospermas. Thorne consideró a las angiospermas a nivel de clase y a las dicotiledóneas y monocotiledóneas como subclases.

A la par que se desarrollaban estos sistemas de clasificación de plantas, surgió la **escuela fenetista**, defendida por taxónomos botánicos que consideraban que una clasificación fenética de las plantas, basada en caracteres

fenotípicos, representaba un método más práctico que el filogenético (Heywood 1974; Raven 1976). Este sistema fue coetáneo a la propuesta de los métodos y los conceptos de la **taxonomía numérica** (Sokal & Sneath 1963), basados en análisis estadísticos morfométricos. La taxonomía numérica es un método cuantitativo, aunque puede emplear caracteres multiestadío cuantitativos y cualitativos, basado en distancias; considera que todos los caracteres tienen el mismo valor, y establece afinidades entre OTU *(Operational Taxonomic Units)* en forma de **fenogramas** o grupos ***(clusters),*** pero no infiere relaciones evolutivas entre ellos ni supone un nuevo método de clasificación, sino una herramienta de agrupación por similitud morfológica (Stace 1989).

La mayor revolución conceptual a los sistemas de clasificación modernos la aportaron las escuelas que incorporaron las filogenias a la sistemática, y las de mayor impacto fueron **el cladismo** y la **sistemática evolutiva** (Christoffersen 1995; Hörandl 2006). Los **métodos de reconstrucción filogenética** utilizan distintos tipos de caracteres para establecer las relaciones de parentesco entre organismos o muestras en estudio, empleando distintas metodologías y plasmándolas en un **árbol filogenético bifurcado** (Page & Holmes 1998; Lemey et al. 2009; Hall 2017). La **topología** del árbol filogenético, o **filogenia**, es una representación gráfica que muestra las relaciones de descendencia inferidas desde el ancestro común del grupo (nodo basal), a través de los sucesivos ancestros (nodos del árbol) y linajes (ramas del árbol), hasta las hojas terminales (muestras actuales), estableciendo con ello una hipótesis evolutiva sobre el origen de dichas muestras y sus relaciones de parentesco. Los **caracteres** empleados pueden ser de distinto tipo, desde morfológicos a genómicos, siempre que cumplan la condición de ser **homólogos**

(mismo origen y misma función; por ejemplo, genes ortólogos) e **independientes** (sin correlación ni covarianza, y sin ligamiento génico). Los caracteres pueden ser **cualitativos** (binarios o multiestadío) o **cuantitativos** (continuos); los primeros son los que se emplean fundamentalmente en las filogenias, mientras que los segundos son utilizados más comúnmente en fenética o taxonomía numérica.

Las primeras reconstrucciones filogenéticas utilizaron caracteres morfológicos, que son también los únicos disponibles en las filogenias de organismos fósiles, aunque se vieron pronto sustituidos por los caracteres basados de secuencias del ADN, dada la amplísima cantidad de datos proporcionados por las últimas, dando paso a las **filogenias moleculares**. Los **métodos de reconstrucción filogenética** varían desde los que aplican el principio de la **parsimonia** (Farris 1982), empleado con cualquier tipo de datos, a los basados en **distancias**, que pueden ser fenéticas (datos fenotípicos) o genéticas (datos moleculares), y a los desarrollados para reconstrucciones que emplean datos de secuencias genómicas, transcriptómicas o proteómicas, como los basados en métodos de **máxima verosimilitud**, **inferencia bayesiana** y **coalescencia** (Lemey et al. 2009; Hall 2017; Liu et al. 2015).

El **principio de la parsimonia** establece que de todas las posibles hipótesis evolutivas alternativas que un grupo natural de organismos podría haber tenido, la que reconstruye su filogenia por el camino más corto es, posiblemente, la verdadera; por tanto, el árbol filogenético óptimo, o más parsimonioso, es el de menor longitud. Normalmente se computa un árbol consenso de todos los árboles igualmente parsimoniosos (Lemey et al. 2009; Hall 2017). Los métodos basados en **distancias genéticas**, construyen matrices de distancias entre pares de muestras empleando distintos modelos de sustitución de nucleótidos, y aplican

tras ello algoritmos de reconstrucción de árboles filogenéticos. Estos se pueden computar por métodos ultramétricos, que asumen la existencia de reloj molecular, es decir, la premisa de que todas las especies estudiadas evolucionan a un ritmo de cambio constante y uniforme en el tiempo, o aditivos, que no la asume, permitiendo que las especies en estudio puedan presentar tasas evolutivas distintas en el tiempo. Estas metodologías computan un árbol filogenético único, que es el óptimo (Lemey et al. 2009; Hall 2017).

En la era de la secuenciación genómica masiva han cobrado protagonismo los métodos probabilísticos como la **máxima verosimilitud**, la **inferencia bayesiana** y la **coalescencia** (Lemey et al. 2009; Hall 2017; Liu et al. 2015). El método de **máxima verosimilitud** selecciona de todas las hipótesis posibles la topología del árbol evolutivo y las longitudes de sus ramas que tienen mayor probabilidad de generar los datos observados, y ese árbol más verosímil es considerado el árbol óptimo. Debido a los problemas computacionales para analizar y seleccionar los árboles más verosímiles, se emplean rutinariamente aproximaciones heurísticas o atajos computacionales que permiten encontrar soluciones cercanas a la óptima en un tiempo razonable, evitando el proceso prácticamente imposible de calcular las probabilidades de todos los trillones de posibles árboles que se pueden construir con las muestras en estudio cuando estas superan unas decenas. Una implementación metodológica es la proporcionada por el **análisis bayesiano** que aplica los principios del teorema de Bayes a la reconstrucción filogenética. La inferencia bayesiana del árbol óptimo combina la información de la distribución *a priori* y la verosimilitud de los datos para computar la probabilidad posterior de los árboles alternativos, probabilidad de que el árbol sea correcto dados los

datos, la distribución *a priori* y el modelo de sustitución de nucleótidos impuesto. El árbol, o árboles, con mayor probabilidad posterior es el óptimo, u óptimos. Para facilitar las computaciones de la inferencia bayesiana se emplea la simulación mediante el algoritmo Metrópolis, y se computa el árbol consenso del conjunto de árboles que han alcanzado el equilibrio de la distribución posterior deseada (Lemey et al. 2009; Hall 2017).

El método de la **coalescencia** describe el proceso genealógico en poblaciones de una especie o en filogenias multiespecies incorporando la estocasticidad de los procesos evolutivos (fenómenos que pueden afectar a la reconstrucción filogenética, como el barajeo incompleto de linajes), reconstruyendo las relaciones desde las secuencias alélicas actuales hasta la del ancestro común, según dichas secuencias van fundiéndose en las de los respectivos ancestros intermedios. A partir de los datos reales y de una hipótesis se simulan distintos árboles génicos y sus datos de secuencias simuladas, se computan y comparan sus estadísticos hasta seleccionar los del árbol simulado que mejor se ajusta a los datos reales, que representa el mejor árbol, o **árbol de especie**. Mediante este enfoque se determina el árbol de especie, ya sea en un solo paso utilizando datos multilocus o en dos etapas combinando árboles de genes previos (Liu et al. 2015). El grupo de muestras en estudio en cualquier tipo de reconstrucción filogenética constituye el **grupo interno**. En los análisis se suelen incluir también una o más muestras de grupos evolutivamente próximos, denominados **grupos externos**, que sirven para enraizar la topología del árbol del grupo interno y permiten así inferir los estadios ancestrales y derivados de los caracteres, y elucidar la dirección de los cambios evolutivos en ellos a lo largo de la filogenia.

Aunque cualquier árbol filogenético, reconstruido por cualquiera de los métodos expuestos, puede ser empleado como modelo topológico para la construcción de un sistema biológico y el establecimiento de un sistema de clasificación, la congruencia de evolución de caracteres en sus linajes se evalúa mediante el principio de parsimonia (Christoffersen 1995). Los caracteres (**apomorfías**) son invariables si todos los taxones en estudio muestran el mismo estadío y se consideran en ese caso primitivos (**simplesiomorfías**), y son derivados si unos taxones muestran estadíos distintos y más recientes a los de los otros. Cuando los estadíos derivados son compartidos por dos o más taxones (**sinapomorfías**) pueden emplearse para reconstruir relaciones de parentesco por parsimonia, pero si un estadío derivado lo presenta un solo taxón (**autapomorfía**), o si son primitivos, no pueden utilizarse para este fin. Los caracteres sinapomórficos son, por tanto, los únicos caracteres informativos que permiten establecer relaciones de parentesco mediante parsimonia, y por ello se considera que tienen **señal filogenética**. La resolución topológica de los linajes de un árbol filogenético diferencia a grupos **monofiléticos**, cuando todos los elementos de dicho grupo y solo ellos descienden de un único ancestro común, grupos **parafiléticos** cuando todos los elementos de ese grupo y algunos de otros grupos descienden del mismo ancestro común, y grupos **polifiléticos** cuando los elementos de un mismo grupo tienen ancestros distintos (Henning 1966). Sin embargo, los conceptos de monofilia y parafilia han generado amplias discrepancias, al haberse redefinido estos términos repetidamente e interpretado diferentemente entre los seguidores de las escuelas cladista y sistemática evolutiva, dando origen a numerosos debates y confrontaciones en su aplicación a la taxonomía de los seres vivos (Podani 2010).

El **cladismo**, término acuñado por Ernst Mayr (1904–2005), y aplicado a la sistemática de los organismos por Will Henning (1913–1976), dio origen a la llamada **escuela cladista** (Stace 1989; Christoffersen 1995). Los cladistas basan su clasificación en la **cladogénesis**, evolución de cada ancestro en dos linajes descendientes divergentes denominados **clados** que forman el **cladograma**, un dendrograma bifurcado, asimétrico y no truncado. Para los cladistas, solo los linajes basados en **sinapomorfías y monofiléticos** (clados) se reconocen como taxones y se nombran, descartando a los grupos o linajes parafiléticos y polifiléticos (figura 5a). Dado que los ancestros no se pueden identificar y que los linajes ancestro-descendiente no siguen un patrón jerárquico, solo se admiten en la taxonomía conjuntos anidados de taxones monofiléticos, de manera que cada rango taxonómico menor se incluye dentro de otro más amplio y mayor. Los distintos rangos taxonómicos mayores (orden, familia, género) se diagnostican mediante caracteres únicos, y las especies constituyen los linajes más recientes y pequeños dentro de estos grupos y forman clados recíprocamente monofiléticos. Al asociar a las especies con los grupos monofiléticos menos inclusivos, se deja abierta la posibilidad de incluir en un futuro nuevas especies a la filogenia de ese grupo con el aporte de nuevas muestras y de nuevos datos (Christoffersen 1995).

La escuela **sistemática evolutiva** propone una clasificación basada en los criterios de **descendencia común** (al igual que el cladismo) pero también de **similitud**, lo que permite agrupar y jerarquizar los taxones según las jerarquías linneanas (Mayr & Bock 2002). Su sistema está basado tanto en la **cladogénesis** como en la **anagénesis**, dependiendo del patrón evolutivo que haya seguido cada linaje (figura 5b). La **anagénesis** considera que una especie

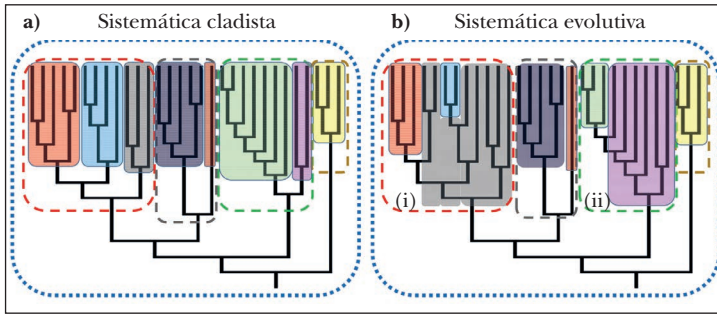


Figura 5. Esquema comparativo de sistemas de clasificación basados en filogenias. **a)** Sistemática cladista: los rangos taxonómicos menores se anidan sucesivamente en rangos taxonómicos superiores (especies en géneros y estos en familia); solo se admiten taxones monofiléticos. **b)** Sistemática evolutiva: los rangos taxonómicos menores se anidan sucesivamente en rangos taxonómicos mayores; se admiten taxones tanto monofiléticos como parafiléticos en cualquier categoría taxonómica. Circunscripciones de especies (rectángulos de colores), de géneros (líneas discontinuas de colores), de familia (línea de puntos azules). Grupo monofilético es aquel en el que todos los miembros de ese taxón y solo ellos descienden de un mismo ancestro común, grupo parafilético es aquel en el que todos los miembros de este taxón y algunos de otros taxones próximos descienden de un mismo ancestro común (en la subfigura **b** los géneros (i) e (ii) son parafiléticos). Imágenes de la autora.

ancestral no siempre desaparece divergiendo en dos especies hijas más recientes, según la evolución dicotómica cladista, sino que parte de sus poblaciones pueden perdurar en el tiempo, manteniéndose esa especie como tal, a la par que otras mutan y pueden dar lugar a otra u otras especies distintas (Hörandl 2006). Por ello los sistemáticos evolutivos aceptan como taxones tanto a grupos **monofiléticos** como **parafiléticos** (Stuessy 1997). Los únicos grupos que son rechazados como entidades taxonómicas por ambas escuelas son los polifiléticos (Podani 2010).

Aunque las filogenias moleculares representan hoy en día el soporte evolutivo fundamental de los sistemas de clasificación, los árboles filogenéticos no siempre reflejan

adecuadamente las historias evolutivas de las plantas. Entre los eventos evolutivos que contribuyen a distorsionar las filogenias vegetales se encuentran los relacionados con la **evolución reticulada**, que implican a la **hibridación** y la **transferencia horizontal de genes** (Mallet 2007). Estos eventos producen relaciones evolutivas en red *(evolutionary networks),* en lugar de relaciones estrictamente bifurcadas entre linajes. La reticulación, resultado de la hibridación interespecífica y de la alopoliploidía, fenómenos muy extendidos en plantas, ocultan las relaciones filogenéticas y pueden dar lugar a delimitaciones taxonómicas inciertas (Mallet, 2007). Detectar la hibridación y la alopoliploidización antiguas es difícil, ya que las señales genómicas pueden erosionarse con el tiempo (Zhang T. et al. 2024). Recientemente se han desarrollado diversas herramientas basadas en distintas aproximaciones estadísticas y computacionales para analizar las relaciones reticuladas, obteniéndose de ellas las **redes filogenéticas**. Nuestros análisis evolutivos de las gramíneas de la subtribu Loliinae, que muestran altas tasas de hibridación y alopoliploidización, detectaron diversos eventos de reticulación entre los linajes más antiguos de hojas anchas y los más recientes de hojas estrechas, derivando algunos de los últimos de los primeros (Moreno-Aguilar et al. 2026).

La **transferencia horizontal de genes** (**HGT** en sus siglas en inglés) implica la transmisión de material genético a través de los genomas de los organismos mediante procesos distintos a la fecundación (transmisión vertical). La transferencia horizontal es un fenómeno universal observado en todos los organismos vivos; es especialmente frecuente en bacterias y en algunos grupos de eucariotas, pero menos frecuente o poco estudiado en plantas, donde predomina la herencia vertical. La **transferencia horizontal de planta a planta** ocurre con relativa frecuencia en plantas

parásitas y sus huéspedes, y ha sido también ampliamente documentada para diversos genes mitocondriales entre linajes divergentes de las angiospermas (Bergthorsson et al. 2003). En gramíneas se ha investigado la transferencia horizontal de genes codificadores de enzimas del metabolismo C4 desde especies tropicales a especies templadas con metabolismo C3, encontrando genes transferidos funcionales que coexisten con las copias nativas y que constituyen novedades evolutivas, contribuyendo a la generación de nuevos rasgos adaptativos (Christin et al. 2012; Dunning et al. 2019; Hibdige et al. 2021).

Pese a estas discordancias entre las reconstrucciones filogenéticas y los mecanismos evolutivos que las perturban, los sistemas de clasificación de las plantas actuales emplean las filogenias como base empírica para sus propuestas sistemáticas.

Un referente lo constituyen las propuestas del grupo filogenético de las angiospermas (***Angiosperm Phylogeny Group*** o **APG)**, un grupo internacional de especialistas que durante las últimas décadas ha publicado diversos trabajos de síntesis (1998, 2003, 2009, 2016) para clarificar las relaciones filogenéticas entre los linajes de las plantas con flor (Devesa & Carrión 2012). La más reciente (APG IV) eleva a 64 el número total de familias y a 416 el de órdenes (APG 2016), introduciendo cambios profundos respecto a las clasificaciones previas. Al comparar las clasificaciones APG con sistemas tradicionales como los de Cronquist (1988) y Takhtajan (1997) (figura 6), se observa que la separación inicial entre dicotiledóneas (clase Magnoliopsida) y monocotiledóneas (clase Liliopsida) ya no se mantiene, al haberse demostrado que las monocotiledóneas forman un linaje monofilético anidado dentro de las dicotiledóneas. Según la filogenia APG IV, las dicotiledóneas se separan en varios linajes basales (angiospermas ancestrales), anteriores a la

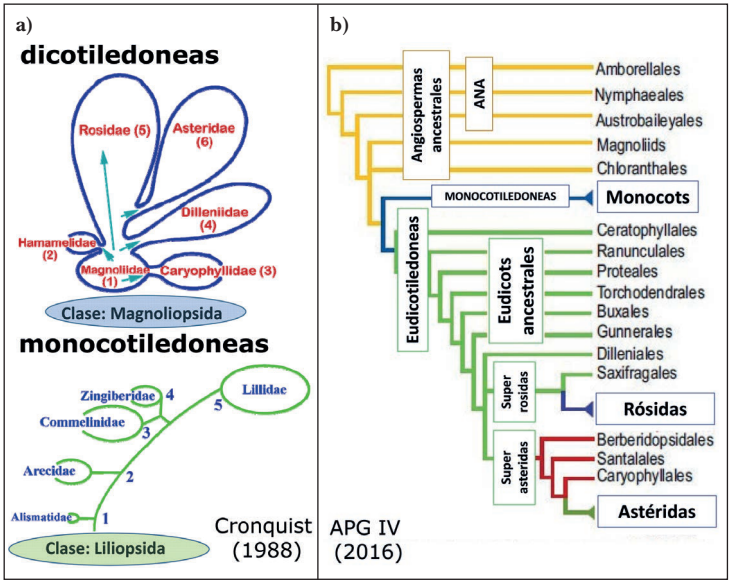


Figura 6. Comparación entre los sistemas de clasificación modernos de las angiospermas. **a)** Sistemática de Cronquist. **b)** Sistemática filogenética de APG IV. En el sistema de clasificación APG IV las dicotiledóneas no son monofiléticas, por ello se han reconocidos diversos linajes de angiospermas ancestrales y eudicotiledóneas recientes. Imágenes reproducidas de Cronquist (1988) y APG IV (2016).

divergencia de los clados hermanos de las monocotiledóneas y de las dicotiledóneas recientes que incluye a la mayoría de sus órdenes y familias. Entre las dicotiledóneas ancestrales están las más antiguas del grado ANA (Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales) y las Magnólidas, que también fueron consideradas arcaicas por Cronquist y Takhtajan. Entre las dicotiledóneas recientes, las Ceratophyllales son hermanas del resto (eudicotiledóneas), y el clado de linajes hermanos más recientemente evolucionados lo forman las Rósidas y las Astéridas, aunque en la clasificación APG IV pasan a denominarse superrosidas y

superasteridas para incluir a órdenes adicionales en ellos. El esquema propuesto para las monocotiledóneas también varía con respecto al de Cronquist, al haberse detectado que las Liliales divergieron antes que las más recientes Comelínidas, que incluyen a Arecales, Poales, Commelinales y Zingiberales (figura 6).

Junto con APG han surgido otros grupos de taxónomos evolutivos especializados en las principales familias de angiospermas, como las Asteráceas, Brasicáceas, Ciperáceas, Fabáceas y Poáceas, con el fin de establecer marcos taxonómicos fiables en estos grupos basados en la filogenia. La información verificada por estos expertos se incorpora a plataformas internacionales como la **Flora Mundial Online (World Flora Online, WFO**, <www.worldfloraonline.org>) y en **Plantas del Mundo Online (Plants of the World Online, POWO**, <powo.science.kew.org>), cuyo objetivo principal es poner a disposición del público los datos digitalizados de la flora mundial. Nuestra colaboración con el Grupo de Trabajo sobre Filogenia de las Gramíneas (*Grass Phylogeny Working Group,* GPWG) ha contribuido a la reconstrucción de la filogenia más completa de la cuarta familia mundial de plantas (~11 800 especies, 791 géneros, 12 subfamilias), reconstruyendo el árbol filogenético para 1153 especies representantes del 79 % de sus géneros. Las topologías nucleares y plastómicas muestran una alta concordancia y separan a los linajes de las subfamilias basales de los clados hermanos más recientemente evolucionados de gramíneas subtropicales y templadas (BOP) y tropicales (PACMAD), identificando eventos de reticulación que han ocurrido recurrentemente, y proporcionando un marco evolutivo robusto para investigar su diversidad biológica (GPWG III 2025).

La elección de los marcadores moleculares o genes a emplear en la reconstrucción filogenética de cualquier grupo vegetal supone un compromiso entre su nivel informativo y el marco evolutivo temporal del linaje. Para grupos cuyos ancestros divergieron en periodos geológicos muy antiguos se necesitan secuencias génicas más conservadas (regiones codificadoras [*Coding DNA Sequences,* CDS] o exones) con tasas de mutación bajas que reconstruyan sus patrones macroevolutivos, mientras que para los análisis a nivel poblacional o de especies recientemente evolucionadas en los últimos millones o cientos de miles de años (Plioceno-Pleistoceno) se requieren secuencias génicas (intrones, espaciadores intergénicos) con tasas de mutación muy altas o marcadores moleculares hipervariables o *Single Nucleotide Polymorphisms* [SNPs] que recuperen sus patrones microevolutivos (Catalán & González-Candelas 2012). Las filogenias moleculares de plantas empleadas para los sistemas de clasificación APG y de grupos particulares han sido elaboradas con secuencias de ADN de marcadores moleculares que han podido ser estudiados en la mayoría de sus especies. Inicialmente estos consistieron en unos pocos *loci barcoding* plastídicos (rbcL, matK, ndhF, trnTF) y la región ITS del gen ribosomal nuclear 35S, que podían analizarse fácilmente en cualquier tipo de planta, habiéndose ampliado recientemente a las secuencias de plastomas completos y de distintas colecciones de genes nucleares copia simple, como los del *kit* Angiosperms A353 (Johnson et al. 2019; Zuntini et al. 2024) y otros diseñados específicamente para ciertas familias o tribus, ya que permiten secuenciar una alta cantidad de genes a partir incluso de materiales de herbario (Viruel et al. 2019). Aunque la secuenciación de genomas nucleares de referencia completos avanza con rapidez, la falta de datos genómicos completos en muchos grupos de angiospermas obliga a

que la reconstrucción filogenética siga siendo un compromiso práctico que prioriza el uso de aquellos genes o regiones genómicas más idóneos y disponibles en un momento dado frente a la imposibilidad técnica de obtener información genómica total para todos los taxones.

La clasificación APG IV y las que otros colectivos están aplicando a la sistemática de diversos grupos de angiospermas, interpretando de forma ortodoxa el método cladista y aceptando únicamente el **criterio de monofilia estricto** para circunscribir los límites taxonómicos de los géneros y otros taxones supragenéricos, está causando cambios en la clasificación de muchos géneros y familias, por **reasignaciones, subordinaciones y propuestas de nuevos taxones**. Aunque la aplicación de un criterio común universalmente aceptado sería la solución óptima para poner «orden en el caos» y obtener así una clasificación unificada de las plantas y lo más próxima posible a un sistema natural, las consecuencias de esta filosofía cladista ortodoxa está originando serios conflictos entre los taxónomos y afecta tanto a la clasificación (Stuessy 1997; Hörandl 2006) como a todos los aspectos derivados de ella, tales como los tratamientos taxonómicos en las floras y en otras publicaciones científicas, la enseñanza de la Botánica en las universidades, la organización de los herbarios, las etiquetas de las plantas en los jardines botánicos, o los nombres de semillas y de plantas que comercializan y usan viveristas, jardineros, agricultores y ganaderos (Stace 2009).

Un ejemplo de este conflicto taxonómico lo tenemos en la subtribu Loliinae de las gramíneas templadas, constituida por el género mayoritario *Festuca* (con ~600 especies distribuidas en todo el mundo) y 13 géneros menores afines, entre ellos *Lolium* y *Vulpia* (Catalán 2006; Moreno-Aguilar et al. 2026). *Festuca* (festucas) y *Lolium* (raygrasses) son géneros de gran importancia ecológica y económica,

pues contienen algunas de las especies más ampliamente utilizadas como pastos, forrajes o céspedes de jardines y campos deportivos (Catalán 2006). Taxonómicamente el género *Festuca* se caracteriza por estar formado por especies perennes, con inflorescencia compuesta en panícula ancha y espiguillas pediceladas, de tipo festucoide con dos glumas más cortas que las flores, cuatro flores fértiles y lema de dorso redondeado, mutica o con arista generalmente corta, e hilum lineal. *Lolium* incluye especies anuales y bianuales-perennes, con inflorescencia en espiga simple, espiguillas sésiles dispuestas alternamente a los lados del raquis, y presentando una única gluma. Por su parte *Vulpia* contiene especies mayoritariamente anuales, con inflorescencia en panícula contraída, espiguillas contraídas lateralmente, con dos glumas muy desiguales y lema con arista larga (Stace 1981; Catalán et al. 2007) (figura 7). Cualquier persona conocedora de las características morfológicas de estas gramíneas puede identificar y distinguir a las festucas de los raygrasses y de las vulpias. Las sucesivas reconstrucciones filogenéticas de Loliinae que hemos llevado a cabo con diversos *loci* nucleares y plastomas muestran la divergencia de dos grandes grupos, el de las Loliinae de hojas anchas que incluye, además de diversos linajes de *Festuca*, a *Lolium* y a otros dos géneros menores, y el de las Loliinae de hojas estrechas que incluye, además de a otros linajes de *Festuca,* a *Vulpia* y a otros nueve géneros menores (Inda et al. 2008; Minaya et al. 2017; Moreno-Aguilar et al. 2026) (figura 7).

Sin embargo, estudios recientes basados únicamente en la región ribosomal nuclear ITS, cuyos ribotipos muestran convergencia evolutiva y potenciales sesgos en plantas poliploides, o en este marcador y unos pocos *loci* plastídicos de herencia materna, cuyas topologías concuerdan en general con nuestras filogenias, han sido empleadas

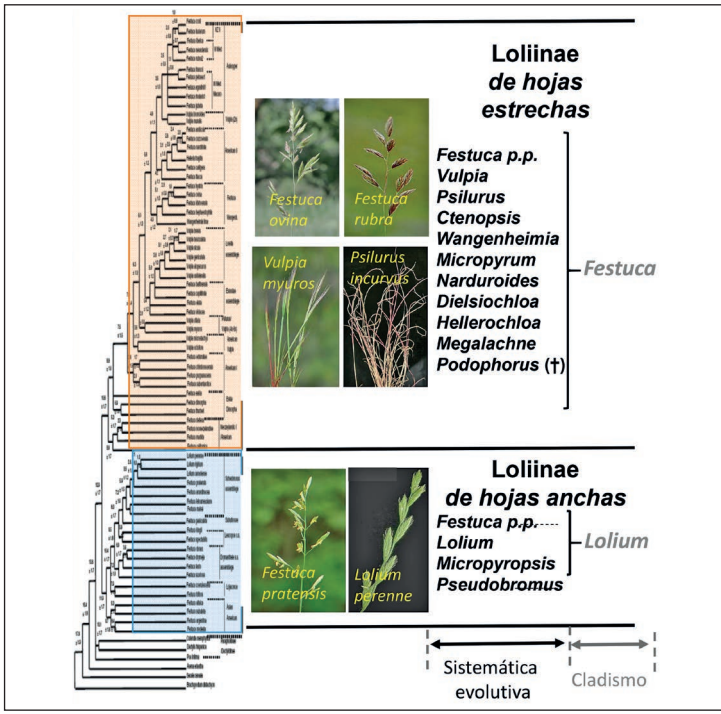


Figura 7. Tratamientos sistemáticos de las gramíneas pascícolas, forrajeras y de céspedes de la subtribu Loliinae basados en su filogenia molecular. Árbol filogenético que muestra los dos linajes principales de Loliinae de hojas estrechas (color salmón) y de hojas anchas (color azul). El primero incluye diversos sublinajes de *Festuca* (como *F.* sect. *Festuca* o festucas ovinas [*F. ovina*], y *F.* sect. *Aulaxyper* o festucas rojas [*F. rubra*]), además de *Vulpia, Psilurus* y otros ocho géneros pequeños, y el segundo otros sublinajes distintos de *Festuca* (como *F.* subgen. *Schedonorus,* que incluye a la festuca de los prados [*F. pratensis*]), más los géneros *Lolium, Micropyropsis* y *Pseudobromus*. Los tratamientos sistemáticos evolutivos reconocen a Festuca como género parafilético, y a los otros 13 géneros descritos. Sin embargo, el tratamiento cladístico incluye a todas las Loliinae de hojas estrechas en el género *Festuca,* y a las festucas de hojas anchas las clasifica en otros géneros, como a las especies de *F.* subgen. *Schedonorus* y *Micropyropsis* en el género *Lolium,* aplicando un criterio estricto de monofilia. Al aplicar este último tratamiento se pierden los caracteres diagnósticos que identifican y diferencian a festucas, loliums, vulpias y el resto de géneros. Imagen de la autora; el árbol filogenético está reproducido de Minaya et al. (2017) y algunas fotos de gramíneas proceden de recursos digitales disponibles en internet.

para establecer otras circunscripciones y clasificaciones genéricas en la subfamilia siguiendo el principio de monofilia estricta (Gallaher et al. 2022; Tkach et al. 2020; Peterson et al. 2025). Como resultado de ello, *Vulpia* y otros nueve géneros anuales *(Ctenopsis, Dielsiochloa, Hellerochloa, Megalachne, Micropyrum, Narduroides, Podophorus, Psilurus, Wangenheimia)* han sido subordinados a *Festuca,* una mezcolanza que comprende, según estos autores, a las especies de todos los linajes de las Loliinae de hojas estrechas. Por otro lado, incluyen en el género *Lolium* no solo a los raygrasses sino también a *Micropyropsis* y a especies del subgénero *Schedonorus* de *Festuca,* que están próximamente emparentados con ellos (Gallaher et al. 2022; Tkach et al. 2020; Peterson et al. 2025). Esta reestructuración provoca la desaparición de los caracteres diagnósticos que identifican tanto a las *Festuca* como a los *Lolium,* géneros linneanos, al igual que desaparecen los caracteres que identificaban a las especies de *Vulpia* y de los otros nueve géneros subordinados a *Festuca,* pese a que todos ellos presentan rasgos fenotípicos muy distintivos (Stace 1981; Catalán et al. 2007) (figura 7).

En este escenario, no es posible construir una clave de identificación para tales géneros, salvo adoptando claves en las que se llega a un género a través de varias vías, lo que equivale a una clave combinada de género y especie, produciéndose una distorsión del concepto genérico (Stace 2009). Aunque algunos pueden ver cierta lógica en la estricta adhesión a la monofilia como criterio taxonómico, no necesariamente responde a la sabiduría (Stace 2022). Este sistema de clasificación purista es, no solo oscuro, sino también pernicioso dado que para poder clasificar en un género a una de estas Loliinae hay que conocer la filogenia, algo que solo sabe el que la construye o lee las publicaciones referidas a ella, mientras que con los

caracteres tradicionales cualquier buen observador es capaz de asignar la planta a su género. Como consecuencia de ello y para evitar la desaparición de géneros bien caracterizados, o evitar que su asignación se transfiera a nivel subgenérico, nuestros estudios de clasificación de Loliinae adoptan un criterio sistemático evolutivo, aceptando la parafilia y reconociendo a la mayor parte de los géneros de Loliinae previamente descritos (Stace 1981), si bien queda pendiente por resolver la polifilia de *Vulpia,* que posiblemente pueda disgregarse en dos o más géneros (Catalán et al. 2007).

Los avances en la secuenciación de genes y de genomas completos en muchos organismos, incluidos los vegetales, ha propulsado grandes proyectos de reconstrucción filogenética, en la búsqueda del **árbol de la vida** (Vargas & Zardoya 2012), una filogenia que plasme las relaciones de parentesco de todos los seres vivos del planeta, desde procariotas a eucariotas. Una de las mayores iniciativas de estudio genómico de la biodiversidad a nivel mundial es el **Proyecto BioGenoma de la Tierra** (**EPB** en sus siglas en inglés; <https://www.earthbiogenome.org/>) que integra una red global de colaboradores que están generando una biblioteca genómica integral de toda la vida eucariota en la Tierra. Asociados a este amplio programa, se están desarrollando diversas iniciativas de consorcios específicos para construir los árboles de la vida de distintos grupos organísmicos, como el proyecto Darwing Tree of Life (DToF; <https://www.darwintreeoflife.org/>) que está secuenciando los genomas de los eucariotas de Reino Unido. En plantas, un exhaustivo estudio filogenómico ha logrado reconstruir el árbol de la vida para casi 8000 géneros de angiospermas (Zuntini et al. 2024), lo que representa aproximadamente el 60 % de los géneros aceptados,

empleando para ello 353 genes nucleares y 200 calibraciones fósiles, que han inferido el origen de las plantas con flor entre el Jurásico tardío y el Cretácico temprano (~154 Ma), o incluso en el Triásico (~247 Ma) según distintas estimaciones cronológicas.

Además de su aplicación a la sistemática, las reconstrucciones filogenéticas y filogenómicas constituyen los marcos de referencia para probar distintas hipótesis evolutivas. Entre las especialidades de la biología evolutiva que emplean como pilar de sus análisis los árboles filogenéticos se encuentran **la biogeografía y la filogeografía**, los **análisis de tasas de diversificación** y los de **biología del desarrollo**. Para desarrollar estos análisis se requieren **filogenias datadas** o **cronogramas**, y para ello se emplean métodos de datación que estiman la edad geológica de los nodos del árbol utilizando tasas mutacionales a lo largo de las ramas y calibraciones primarias (información del registro fósil, cuando existe) o secundarias (información de dataciones filogenéticas previas) del nodo basal y otros posibles nodos subbasales. Los métodos más comúnmente utilizados emplean aproximaciones bayesianas y modelos de reloj molecular relajado, que asumen tasas mutacionales independientes en diferentes ramas, computando el cronograma a partir de los árboles de probabilidad posterior generados y cuyos parámetros han alcanzado la convergencia (Drummond et al. 2006).

La **biogeografía histórica** es la disciplina que intenta reconstruir los patrones de distribución de la diversidad e identificar los procesos que han moldeado la distribución de los organismos a lo largo del tiempo; suele abarcar escalas temporales (millones de años) y espaciales (masas o regiones continentales) amplias, y contempla patrones de distribución de especies o taxones superiores (Sanmartín 2012). La biogeografía histórica ha contado también

con distintas escuelas que han aplicado diferentes metodologías para la obtención de los patrones biogeográficos. Entre las más recientes se incluyen las que emplean métodos probabilísticos que infieren los eventos de **dispersión** y de **extinción** de linajes en las ramas y las herencias de áreas ancestrales (especiación por **vicarianza** o por **aislamiento periférico**) en los nodos del cronograma (Ree & Smith 2008). Estos últimos métodos emplean modelos estratificados, que infieren los procesos biogeográficos de los linajes en distintas ventanas temporales, a los que se les pueden imponer diferentes tasas de dispersión entre áreas según sus configuraciones terrestres en los periodos geológicos considerados. Nuestros estudios biogeográficos de la subtribu Loliinae de las gramíneas templadas constataron que los ancestros tanto del grupo de hojas anchas como del de hojas estrechas se originaron en el hemisferio norte y desde allí evolucionaron, mediante numerosos procesos de dispersiones a larga distancia recurrentes y en distintos tiempos geológicos, a otros continentes y regiones del hemisferio sur, donde se establecieron y divergieron, dándose también algunas colonizaciones posteriores desde el hemisferio sur al hemisferio norte (Minaya et al. 2017).

Los análisis de las **tasas de diversificación** se estiman según la relación entre la tasa de especiación y la tasa de extinción de un linaje filogenético a lo largo del tiempo (Magallón & Castillo 2009). En las plantas, estas tasas varían drásticamente entre linajes y se han asociado a **rasgos funcionales intrínsecos** (tiempos de generación, metabolismo y estrategias de crecimiento, sistemas de reproducción) y a cambios geográficos o ambientales **extrínsecos**. En angiospermas las tasas de diversificación muestran una relación inversa con respecto a la edad del linaje, donde los linajes más jóvenes tienden a tener las tasas más altas (Magallón & Castillo 2009). Otros autores han

observado que en las plantas con semilla las tasas de diversificación no fueron más altas en climas cálidos y húmedos, sino en áreas áridas y edáficamente diversas que experimentaron cambios climáticos durante el Neógeno (Tietje et al. 2022). Nuestros estudios de las gramíneas templadas de la subfamilia Pooideae indican que la diversificación del grupo comenzó a finales del Eoceno y fue especialmente intensa durante el Oligoceno–Mioceno. En esa época la tasa de diversificación aumentó significativamente en las Pooideas recientes (Poeae, Triticeae) en un contexto de descenso de las temperaturas globales que potencialmente incrementó las oportunidades ecológicas para las gramíneas templadas C3, adaptadas a áreas abiertas y frías en todo el mundo (Pimentel et al. 2017).

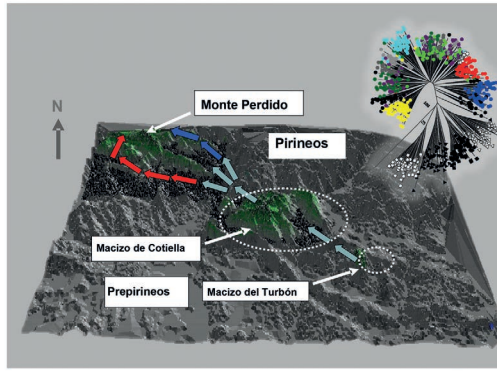
Cuando la biogeografía histórica se contempla a menores escalas temporales (cientos de miles o pocos millones de años), y a nivel de poblaciones de una misma especie o de poblaciones de especies recientemente divergidas, pasa a convertirse en filogeografía. La **filogeografía** posee una dimensión genealógica explícita (tanto espacial como temporal) (Avise 2009), incluye métodos de genómica de poblaciones, filogenética y coalescencia, y busca reconstruir los eventos de divergencia o especiación recientes en unos entornos geográficos más reducidos mediante la obtención de patrones filogeográficos. Los estudios filogeográficos también incluyen o se complementan con análisis genómicos de selección natural, modelado de nichos ecológicos, estudios de especiación ecológica, ensamblaje de comunidades y evolución de rasgos funcionales, por lo que constituye una de las disciplinas más integradoras de la biología evolutiva y la ecología a escala microevolutiva (Hickerson et al. 2010). Muchos de los estudios filogeográficos de plantas en el Mediterráneo se enfocan en el Cuaternario y en especial alrededor del

último máximo glacial, época en la que se produjeron importantes eventos de extinciones y cuellos de botella genéticos de poblaciones en refugios glaciares en los máximos glaciares, contactos secundarios en épocas interglaciares, y expansiones más o menos amplias de los supervivientes en la época posglacial. La compleja orografía mediterránea, con numerosas cordilleras e islas, favoreció, además, la persistencia de poblaciones aisladas que actuaron como reservorios de diversidad genética.

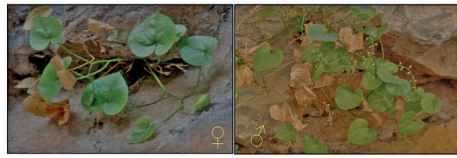
Nuestros análisis filogeográficos del ñame enano *Borderea pirenaica* en los Prepirineos y Pirineos centrales apoyan la hipótesis de su supervivencia en refugios glaciares periféricos prepirenaicos de los macizos montañosos de Turbón y Cotiella y en algunas áreas pirenaicas meridionales en torno al macizo de Monte Perdido, a menores altitudes que las actuales, donde la fragmentación geográfica histórica probablemente causó la divergencia entre las poblaciones del sur de los Pirineos (Segarra-Moragues et al. 2007). Las evidencias genéticas indicaron que dichas poblaciones probablemente colonizaron el piso subalpino de esas montañas y se extendieron hasta el circo de Gavarnie, su zona límite de distribución septentrional, tras el retroceso de los hielos, siguiendo dos rutas migratorias de colonización posglacial distintas, a través de los valles de Ordesa–Bujaruelo y de Pineta, sugiriendo distintos eventos fundadores para las poblaciones que finalmente alcanzaron el territorio de Gavarnie (figura 8a). Nuestros análisis micro-filogeográficos de su especie hermana, el paleoendemismo *Borderea chouardii,* detectaron, en lo que hasta hace poco se ha considerado una población única, la existencia de dos subpoblaciones genéticamente divergentes y aisladas en la parte superior e inferior del acantilado de Sopeira, distantes tan solo 150 m de separación vertical entre ellas (Segarra-Moragues et al. 2005) (figura 8b).

a) *Borderea pirenaica*





b) *Borderea chouardii*



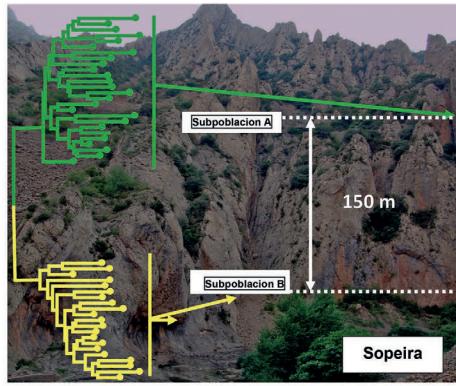


Figura 8. Filogeografía de los ñames enanos endémicos pirenaicos y prepirenaicos del género *Borderea* (Dioscoreaceae). **a)** *Borderea pirenaica*. Ejemplares femenino y masculino de esta especie subalpina que vive en gleras. Relaciones filogenéticas entre sus poblaciones y ruta inferida de colonización posglacial desde zonas refugio prepirenaicas (Turbón, Cotiella), con poblaciones genéticamente más diversas, hacia el sur del Pirineo (Ordesa, Pineta) y el norte de la cordillera (Gavarnie). **b)** *Borderea chouardii*. Ejemplares femenino y masculino de esta especie montana que vive en fisuras de roquedos del acantilado prepirenaico de Sopeira, su única localidad conocida. Relaciones filogenéticas entre los individuos de las dos subpoblaciones o grupos genéticos detectados, en la zona alta (subpoblación A) y la zona baja (subpoblación B) del acantilado. Imágenes reproducidas de Segarra-Moragues & Catalán (2008) y Segarra-Moragues et al. (2005). Fotos de las plantas de la autora.

La divergencia genética entre ambas subpoblaciones de *B. chouardii,* separadas apenas unos metros, es similar a la que presentan las poblaciones más alejadas de *B. pirenaica* en el Prepirineo y el Pirineo, separadas por más de 60 km de montañas y valles. Este sorprendente hecho ha sido probablemente consecuencia del largo aislamiento reproductivo entre los dos núcleos poblacionales de *B. chouardii,* probablemente anterior a las últimas glaciaciones cuaternarias que no afectaron tan drásticamente a esta planta montana como a su congénere subalpina (Segarra-Moragues et al. 2007). Este hallazgo ha servido para proponer la conservación y el manejo separado de las dos subpoblaciones de *B. chouardii,* una de las especies más amenazadas de Europa (Segarra-Moragues et al. 2005).

La reciente disciplina de la **biología evolutiva del desarrollo** (también denominada ***evo-devo*** en su acrónimo en inglés) investiga el papel de los cambios en los mecanismos del desarrollo en el origen evolutivo de aspectos del fenotipo (Hall 2003). La **evo-devo en plantas** combina la morfoanatomía comparada clásica, la genómica y la filogenia para descubrir cómo la cronología del desarrollo y las rutas genéticas y epigenéticas transforman las estructuras vegetales y han evolucionado para crear la inmensa

diversidad de formas vegetales. Este amplio campo de investigación incluye, entre otros, los estudios de la reorganización ontogenética en un contexto filogenético, la evolución a gran escala de genes clave del desarrollo en plantas, la evaluación de redes reguladoras génicas específicas en taxones determinados, o el silenciamiento génico para lograr una mejor comprensión de los mecanismos funcionales que controlan el desarrollo vegetal. En las **gramíneas**, un ejemplo muy ilustrativo de biología evolutiva del desarrollo lo constituyen los estudios de **desarrollo de la inflorescencia**, que determina la estructura de la inflorescencia (número y tamaño de las ramas, de espiguillas, de flores [flósculos], de semillas), enormemente variable en cada una de las subfamilias y en concreto dentro de la subfamilia Pooideae de las gramíneas templadas. El meristemo apical del tallo de las gramíneas produce las ramas primarias de la inflorescencia, controlando la arquitectura de la inflorescencia (Kellogg et al. 2013; Kellogg 2022). Desde la producción de ramas primarias por el meristemo de la inflorescencia hasta la producción de glumas, que indican la transición a la producción de espiguillas, varios módulos reguladores del desarrollo principales parecen estar conservados en la mayoría o en todas las gramíneas, creando un patrón de regulación de los sucesivos meristemos por hormonas (auxinas), microARNs y genes del desarrollo floral (MADS-box). La velocidad relativa de estas transiciones determina la extensión de las ramificaciones de la inflorescencia, y se modifica dentro de cada especie. Las diferencias en el desarrollo y en la morfología de la inflorescencia entre especies de gramíneas se deben tanto a modificaciones en la expresión génica y sus reguladores como a la presencia o ausencia de genes clave (Kellogg 2022).

PLANTAS MODELO Y PANGENOMAS

Los mayores avances genómicos de la Botánica han tenido lugar principalmente en **plantas cultivadas**, debido a su indudable interés económico y a los mayores recursos destinados a su investigación, y en las denominadas **plantas modelo silvestres** (Flavell 2009), especies que poseen unos especiales atributos biológicos y genómicos que las convierten en dianas perfectas para estos estudios avanzados. Estas especies han permitido desarrollar herramientas experimentales y metodológicas que posteriormente se han aplicado a otros organismos vegetales de interés agronómico o ecológico. Una de las ventajas de las plantas modelo silvestres sobre las cultivadas es que presentan mayor variabilidad genética, al no haber estado sometidas a la **erosión genética** causada por la presión selectiva de la domesticación (Khoury et al. 2022). Por ello las plantas modelo silvestres son fuente de diversidad alélica y constituyen casos idóneos para las investigaciones sobre genómica funcional en los vegetales.

El uso de plantas modelo ha desempeñado un papel fundamental en el avance de la comprensión detallada de los mecanismos y procesos morfogénicos y fisiológicos de las plantas durante los últimos cincuenta años. Su empleo ha transformado la Botánica experimental, al permitir

combinar genética clásica, biología molecular y análisis genómicos a escalas anteriormente inalcanzables. Entre las especies adoptadas como modelos en las angiospermas se incluyen *Arabidopsis, Medicago, Nicotiana, Populus* y *Solanum* para las dicotiledóneas, y el arroz *(Oryza),* el maíz *(Zea)* y, más recientemente, *Brachypodium,* para las monocotiledóneas (Flavell 2009; Lyons & Scholthof 2015; Scholthof et al. 2018). Otras especies seleccionadas como modelo para otros grupos vegetales incluyen *Chlamydomonas* para las algas, *Marchantia* y *Physcomitrella* para los musgos, *Ceratopteri*s para los pteidófitos, y *Picea* y *Pinus* para las gimnospermas (Chang et al. 2016), si bien los recursos genómicos y de germoplasma o material disponible varían considerablemente entre las diferentes plantas modelo.

Entre las características de las principales plantas modelo silvestres de las angiospermas, ***Arabidopsis*** y ***Brachypodium,*** están el ser plantas de pequeño tamaño, anuales, autógamas, fáciles de germinar, cultivar, multiplicar y transformar, diploides, poseedoras de genomas de muy pequeño tamaño y con muy escaso porcentaje de ADN repetitivo, susceptibles a manipulaciones genéticas, con amplias colecciones de diversos ecotipos autóctonos y modificados, y amplios recursos genómicos y bases de datos y repositorios gestionadas por centros internacionales de investigación (Chang et al. 2016; Scholthof et al. 2018). Estas especies modelo también han sido seleccionadas por hallarse **evolutivamente próximas a especies cultivadas**, a las cuales pueden transferirse los resultados obtenidos en ellas. Los avances genómicos en muchas plantas cultivadas están basados en estudios previos sobre especies modelo. Los genes de estas especies comparten una s**intenia** (localización u orden de los genes conservada en sus cromosomas) con los de cultivos clave, lo que facilita el descubrimiento de genes y su asociación con fenotipos. Si

bien algunos mecanismos y procesos biológicos, fisiológicos y metabólicos se observan en todo el reino vegetal, y, por lo tanto, pueden revelarse mediante estudios en cualquier especie modelo, otros han divergido durante la evolución y se descubren estudiando únicamente una especie modelo estrechamente emparentada (Flavell 2009). Así, *Arabidopsis thaliana,* la primera angiosperma cuyo genoma completo fue secuenciado en el año 2000 por el consorcio *International Arabidopsis Genome Initiative* (AGI), se emplea como modelo general para las dicotiledóneas y sus especies domesticadas (Chang et al. 2016). Pero aspectos de la biología de las gramíneas y otras monocotiledóneas que no comparten con este modelo, como la composición de la pared celular, el desarrollo de la planta y sus órganos, la producción de grano y sus asociaciones simbióticas con otros organismos, han sido investigados en la planta modelo *Brachypodium distachyon,* cuyo genoma completo fue secuenciado por el consorcio *International Brachypodium Initiative* (IBI) en 2010, creando una herramienta indispensable para analizar muchos aspectos de la genómica funcional y la biología de las gramíneas y su aplicación a los cereales y a las gramíneas biocombustibles (Vogel 2016). El genoma de *B. distachyon* fue el primer genoma de referencia publicado en la subfamilia Pooideae, precediendo a las publicaciones de los genomas completos de la cebada (2016) y del trigo panadero (2018), cuyos enormes tamaños genómicos y alta proporción de elementos repetitivos retrasó la obtención de sus ensamblajes y anotaciones. En el caso de *Brachypodium,* su mayor proximidad evolutiva a los cereales templados (trigos y cebada) que el arroz o el maíz, y los inconvenientes de estas últimas especies por sus tamaños y sus requerimientos de cultivo, la han convertido en la gramínea modelo ideal para

las tritíceas y para gramíneas productoras de bioetanol *(Panicum, Miscanthus)* (Vogel 2016; Catalán & Vogel 2020).

La selección de *Arabidopsis* y *Brachypodium* como plantas modelo tuvo trayectorias históricas diferentes. Mientras *Arabidopsis* fue identificada como especie modelo desde finales de los años ochenta y se convirtió en las siguientes décadas en el principal sistema modelo de vegetales gracias al enorme progreso de sus estudios sobre desarrollo, señalización, biología hormonal y respuesta a estreses bióticos y abióticos (Chang et al. 2016), *Brachypodium* fue inicialmente propuesta como planta modelo a principios de los noventa al descubrirse sus idóneos atributos biológicos y genómicos, pero pasó desapercibida y no fue hasta más de una década después cuando fue aceptada como sistema modelo de cereales y gramíneas productoras de etanol por el Joint Genome Institute, incrementándose a partir de entonces los estudios sobre su biología, fisiología, rutas de regulación genética, interacciones con patógenos y tolerancia a estreses abióticos, entre otros (Lyons & Scholthof 2015; Catalán & Vogel 2020). Entre la amplia diversidad de estudios avanzados que se han llevado a cabo con el sistema modelo *Brachypodium,* podemos destacar algunos relevantes relacionados con la formación de estomas, la composición de la pared celular, la regulación de la vernalización y los tiempos de floración, las tolerancias a estreses abióticos, y la resistencia a patógenos.

Los estudios comparados en *Arabidopsis* y *Brachypodium* han permitido descubrir las notables diferencias en la formación de estomas, células epidérmicas que regulan la transpiración y los intercambios gaseosos de las plantas con la atmósfera, que dan lugar a estomas de dos células en las dicotiledóneas a partir de células meristemáticas dispersas en la base de la hoja, y a estomas de cuatro células (dos estomas y dos células subsidiarias) en las gramíneas

a partir de células precursoras con disposición lineal alternada y regular a lo largo de las hojas de las gramíneas (McKown & Bergmann 2020). Los análisis de regulación genética de estos procesos han detectado una «reorganización» evolutiva que implica nuevas funciones, cambios en las mismas y un control alterado de los patrones de expresión génica de los genes *Ia* y *IIIb* de la familia de factores de transcripción básicos bHLH, así como del comportamiento proteico, lo que hace que la organización y el patrón estomático de las gramíneas sean distintos de los de las dicotiledóneas. También se ha descifrado la cascada de señalización peptídica mediada por el factor de patrón epidérmico (EPF), responsable de la densidad estomática de la hoja, y cómo esta densidad puede modificarse en ambos ejes de la hoja de la gramínea (McKown & Bergmann 2020). De igual forma, la comparación de los principales componentes de la pared celular secundaria en *Arabidopsis* y *Brachypodium* ha revelado algunas características especiales en las gramíneas, como el descubrimiento de xilosil y arabinosiltransferasas, una MLG-sintasa y la identificación de nuevos sustratos y actividades enzimáticas en la síntesis de monolignoles de lignina. Se observó una superposición casi completa en los reguladores genéticos en ambos sistemas, aunque algunos factores de transcripción pueden ser exclusivos de las gramíneas (como THX1, una proteína que se une a un gen CSLF que codifica una MLG-sintasa predominante, la cual regula un gen de hemicelulosa ausente en las eudicotiledóneas) (Coomey et al. 2020).

La regulación de la vernalización, el requerimiento de frío para inducir la floración y la floración en *Arabidopsis* y *Brachypodium* están controlados por genes distintos (Scholthof et al. 2018). En *Arabidopsis,* FLC (FLOWERING LOCUS C) reprime a FT (FLOWERING LOCUS T); la exposición al frio y la participación de los genes VRN1

(VERNALIZATION1) y VRN2 silencian epigenéticamente a FLC permitiendo la expresión de FT y la floración. En *Brachypodium* la exposición a temperaturas frías graduales activa VRN1, iniciando un bucle de retroalimentación positiva que activa a FT, asegurando que la señal de floración se mantenga en primavera, mientras que VRN2 actúa como represor de la floración. Estudios de genética directa y reversa en *Brachypodium* demostraron que la sobreexpresión de VRN1 y FT provoca una floración temprana de ciertos ecotipos, mientras que la pérdida de función de VRN1 y FT retrasa este proceso en otros. A diferencia del trigo y de la cebada, la expresión de VRN2 no se ve alterada por el frío y no se correlaciona con los niveles de VRN1 y FT, mientras que la sobreexpresión de VRN2 da lugar a una floración tardía y una menor expresión de VRN1 y FT (Woods et al. 2016). Otros estudios descubrieron que una mutación en un gen ortólogo de la subunidad 3 de la ADN polimerasa (POLD3) era responsable de un fenotipo de floración rápida, independiente de la vernalización, en *Brachypodium* (Woods et al. 2020).

Experimentos con plantas de *Brachypodium distachyon* Bd21, expuestas a cuatro tipos principales de estrés abiótico (calor, alta salinidad, sequía y frío), mostraron cambios en el transcriptoma de 22 módulos genéticos, conjuntos de genes que se expresan de forma coordinada, 10 de los cuales pertenecen a procesos biológicos definidos. El análisis de redes de coexpresión génica reveló que la sequía y la salinidad desencadenan perfiles de coexpresión sinérgicos, mientras que el calor y el frío generan perfiles de coexpresión antagónicos (Priest et al. 2014). Se observó que el estrés por desecación regula negativamente los genes de *B. distachyon*, lo que sugiere una interrupción gradual del crecimiento celular durante el estrés por deshidratación (Priest et al. 2014). Sin embargo, a nivel anatómico, las

respuestas de *B. distachyon* a la desecación parecen contradecir las de *Arabidopsis* y otros cereales. Mientras que la mayoría de estas plantas muestran una reducción de la división y la expansión celular bajo estrés por deshidratación, *B. distachyon* no mostró cambios en el número de células en comparación con los controles sin estrés. La reducción del tamaño de las hojas en *B. distachyon* bajo estrés por deshidratación parece deberse principalmente a una disminución de la expansión celular, revelando aspectos únicos de esta gramínea modelo en sus respuestas celulares y anatómicas a dicho estrés (Verelst et al. 2013).

Las enfermedades y plagas de las plantas son económicamente devastadoras para los agricultores. Gran parte del conocimiento del sistema inmunitario de las plantas se basa en estudios que utilizan la planta modelo *Arabidopsis*. Recientemente *Brachypodium distachyon* se ha convertido en un modelo para la investigación de diversas interacciones entre agentes patógenos y gramíneas, ya que alberga varias especies víricas de importancia económica, incluyendo el virus del mosaico de la cebada (BSMV), el virus del mosaico de *Panicum* (PMV) y sus satélites, el virus del mosaico del trigo, y el virus del moteado del maíz, entre otros. Los análisis de resistencia a BSMV en *Brachypodium* identificaron un gen de resistencia a este virus (BARLEY STRIPE MOSAIC VIRUS RESISTANCE1) abriendo la posibilidad de identificar genes similares en la cebada y otros cereales. Además, *B. distachyon* se ha utilizado también para estudiar el sinergismo viral y los agentes subvirales, un área poco estudiada de las interacciones planta-virus. Esta gramínea favorece el sinergismo entre PMV y su virus satélite, atenuando los síntomas del virus PMV y reduciendo su gravedad. Estos hallazgos sugieren que la maquinaria del huésped subvierte la capacidad replicativa de las infecciones virales en la planta y sirve como modelo para

desarrollar estrategias de defensa que reduzcan las infecciones virales en plantas (Scholthof et al. 2018).

Nuestra contribución a los avances científicos del consorcio IBI ha consistido en el desarrollo de estudios sistemáticos, genómicos y evolutivos de su especie modelo por excelencia, *B. distachyon,* y de las demás especies del género (Catalán et al. 2016). Algunos de estos congéneres se han ido incorporando a la investigación como sistemas modelo para desentrañar importantes procesos biológicos y evolutivos, tales como el origen recurrente de la alopoliploidía y sus consecuencias funcionales (en el complejo de especies anuales *B. distachyon – B. stacei – B. hybridum*) (Gordon et al. 2020; Campos et al. 2026), y de los mecanismos y genes que controlan la transición entre perennidad y anualidad en plantas (en las especies perennes *B. sylvaticum, B. mexicanum* y en el trío anteriormente mencionado de especies anuales) (Scholthof et al. 2018; Hasterok et al. 2022; Chen et al. 2026).

El auge espectacular que han tenido los análisis de **secuenciación, ensamblaje y anotación de genomas** de plantas en la última década, gracias a los avances habidos en las técnicas de secuenciación genómica masiva (*Next Generation Sequencing,* NGS, o *High-Throughput Sequencing,* HTS, y sus variantes), y el desarrollo de potentes protocolos bioinformáticos desarrollados para el ensamblaje de dichas secuencias en cromosomas, y para la anotación de sus genes y otros componentes genómicos, ha propiciado la generación de un elevado número de genomas vegetales. La obtención de datos de secuencias genómicas largas de alta calidad, como PACBIO HIFI (10–25 kb, 99,9 % de fiabilidad), que capturan mayor variabilidad alélica e información epigenética (metilación del ADN) y permiten obtener **ensamblajes genómicos** con gran profundidad de cobertura (100x), junto con las secuencias HiC, que

capturan información tridimensional del ADN nuclear de regiones genómicas próximas, permitiendo asignar los ensamblados a cromosomas y establecer su orden y orientación, son utilizadas para elaborar borradores genómicos de alta calidad. Estos borradores pueden completarse añadiendo secuencias genómicas cortas Illumina (2 x 150 pb) que se emplean para pulirlos. No obstante, para la obtención de genomas totalmente ensamblados, en especial en aquellas zonas donde suele haber brechas *(gaps)* debido a ser regiones con abundantes elementos repetitivos difíciles de ensamblar con las secuencias anteriores, como las regiones centroméricas y teloméricas, se requiere el empleo adicional de secuencias ultra-largas ONT (100–300 kb hasta > 4Mb) con las que se pueden «cerrar» los cromosomas. Las **anotaciones** de estos genomas se ejecutan utilizando diversas aproximaciones consistentes, en general, en una anotación inicial de las regiones repetitivas mediante diversos programas diseñados al efecto, y el enmascaramiento de esas regiones repetitivas con otros, o con protocolos integrados para ambos procedimientos. Tras ello se lleva a cabo una anotación de los genes codificadores de proteínas, empleando procedimiento *ab initio,* mediante el uso de ciertos programas de predicción de genes, basados en características intrínsecas de las secuencias de ADN (como presencia de codon iniciador y codon stop, y de promotores, existencia de sesgo de codones, etc.), de homología génica, comparando esas secuencias génicas con las de genomas de referencia disponibles de especies próximas, y de empleo de transcriptomas, empleando secuencias de ARNs mensajeros que corroboren la identidad de sus genes codificadores en dicho genoma (Michael 2026).

El primer genoma completo obtenido de una especie vegetal se ha solido denominar **genoma de referencia**, aunque este término se emplea actualmente también para otros

genomas de otros genotipos de esa especie, y constituye un mapa del ADN representativo de la especie. Con él se puede conocer la composición génica de ese genotipo secuenciado, así como de otros elementos de su genoma, como los distintos tipos de elementos repetitivos (transposones, satélites y ADNs ribosomales). El genoma de referencia de la planta modelo *Brachypodium distachyon* mostró que el genotipo Bd21 secuenciado contiene 25 532 genes codificadores de proteínas, de los que una alta proporción (77-84 %) están compartidos con otras gramíneas (IBI 2010). Además de los datos genómicos, la información transcriptómica es de gran valor para saber qué genes se expresan en los distintos órganos o tejidos, o incluso a nivel celular, de esa planta, constituyendo los denominados **atlas transcriptómicos**. Los mayores avances en transcriptómica vegetal se han obtenido en la planta modelo *Arabidopsis thaliana,* para la que se ha generado un atlas transcriptómico que abarca diez etapas de desarrollo, incluyendo todos los tejidos, desde las semillas hasta el fruto, y que ha revelado tanto firmas transcripcionales conservadas como heterogeneidad específica de órganos y de tipos celulares, que rigen la producción de metabolitos secundarios, la regulación hormonal y los patrones de crecimiento diferenciales responsables de la morfogénesis (Lee et al. 2025). Las anotaciones genómicas de alta calidad conllevan la curación de los datos genómicos y transcriptómicos, que implican la obtención de información sobre la función génica u ontología de genes (*Gene Ontology,* GO) comparando los genes detectados en la planta modelo con los registrados en las bases de datos génicas de los organismos o de las plantas. Un proyecto internacional del Joint Genome Institute es el Atlas de Genes Vegetales, un recurso actualizable que abarca los transcriptomas de especies diversas, y que ha permitido descubrir extensos perfiles de expresión filogenéticamente restringidos y específicos, así como patrones de expresión conservados

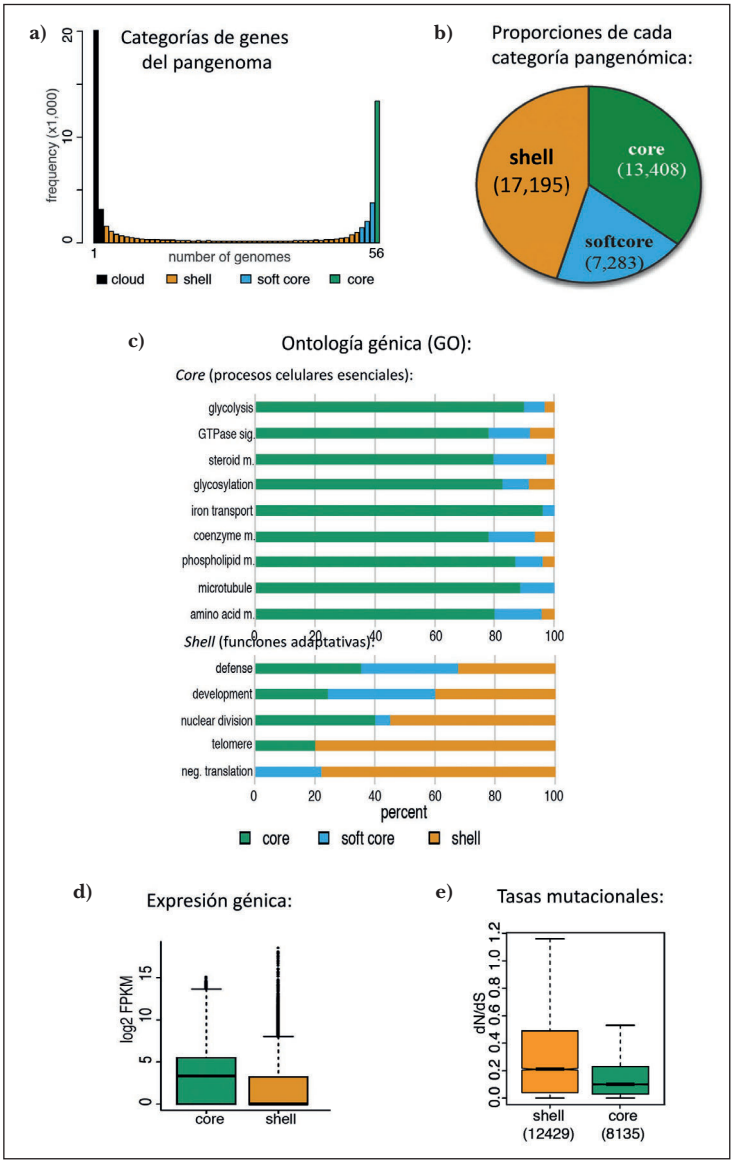
y clústeres de genes estrechamente coexpresados para > 60 000 genes funcionales (Sreedasyam et al. 2023).

Aunque el objetivo último de la investigación ómica sería elucidar si el producto funcional de esos genes y sus ARNs mensajeros se traducen a proteínas, y si las rutas metabólicas producen los metabolitos finales que causan el fenotipo, el desarrollo de la **proteómica** y de la **metabolómica** en plantas está orientado a esclarecer rutas metabólicas concretas y sus productos finales, empleando espectrometría de masas, con un mayor enfoque en la agricultura (Geddes-McAlister & Uhrig 2025). La metabolómica permite comprender las funciones de metabolitos específicos en la fisiología, el desarrollo y las respuestas de las plantas a los estrés bióticos y abióticos, y puede identificar metabolitos vinculados con rasgos o funciones específicas (Manickam et al. 2023).

Un importante avance en los estudios genómicos de los organismos consistió en el paso del genoma de referencia único de una especie al análisis de los genomas completos de diversos genotipos de esa misma especie, dando lugar a lo que se denomina **pangenoma**. El pangenoma representa el **repertorio genético completo de una unidad taxonómica determinada**, como una especie, abarcando todos los genes presentes en múltiples genomas (Guerra 2026). Se compone del núcleo génico central, que comprende los genes compartidos por todos los individuos *(**core genes**),* y del resto de genes, denominados accesorios o dispensables *(**accesory or dispensable genes**).* Estos últimos a su vez se han clasificado en distintas categorías según su frecuencia de partición en los genomas, e incluye a los genes presentes en una mayoría de genomas (***softcore genes;*** 95-99 %), en un rango variable de genomas (***shell genes;*** 15-95 %), en un bajo porcentaje de genomas (***cloud genes;*** <15 %) y a los genes exclusivos, presentes en un solo genoma *(**private genes**).* Tradicionalmente, los pangenomas se analizan mediante un modelo de variación de presencia-ausencia de genes (*Presence-Absence*

variation, PAV) y de número de copias de estos (*Copy Number variation,* CNV), que cataloga los genes en formato matricial. En plantas, los pangenomas generados hasta el momento corresponden principalmente a plantas cultivadas y a plantas modelo. La elaboración del primer pangenoma de la planta modelo *Brachypodium distachyon,* basado en el ensamblaje y la anotación de los genomas completos de 54 ecotipos, nos permitió detectar que el pangenoma contenía casi el doble de genes (61 155) que cualquier genoma individual (Gordon et al. 2017). Los genes *core* estaban enriquecidos en funciones biológicas esenciales, mientras que los accesorios estaban enriquecidos en funciones potencialmente beneficiosas (como defensa y desarrollo), presentaban tasas evolutivas más altas y mostraban menor sintenia con genes ortólogos en otras gramíneas. Las mayores diferencias en categorías de genes accesorios se daban entre poblaciones altamente divergentes o entre aquellas que mostraban distintos fenotipos, como los diferentes tiempos de floración. Estos resultados, concordantes con los de otros pangenomas, sugieren que los genes comunes están altamente conservados y sometidos a una elevada presión selectiva, mientras que los genes accesorios contribuyen sustancialmente a la variación fenotípica dentro de una especie vegetal y son los causantes de las mayores diversidades alélicas en las poblaciones y en las especies (figura 9).

Figura 9. Pangenoma de la gramínea modelo *Brachypodium distachyon.* **a)** Categorías de genes del pangenoma *(core, softcore, shell, cloud),* según su presencia en los genomas individuales analizados. **b)** Número y proporción de genes de cada categoría del pangenoma. **c)** Ontología génica (GO) y enriquecimiento funcional de las categorías del pangenoma con genes que regulan determinadas rutas o procesos (la categoría *core* está enriquecida con genes que regulan procesos celulares esenciales, mientras que la categoría *shell* lo está en genes que regulan funciones adaptativas). **d)** Niveles de expresión génica (ARNs mensajeros), los genes *core* se expresan más que los *shell.* **e)** Tasas mutacionales, la relación de mutaciones no-sinónimas / sinónimas (dN / dS) es mayor para los genes *shell* que los *core,* lo que indica que los primeros mutan más y evolucionan más rápido y los segundos están más conservados. Imágenes reproducidas de Gordon et al. (2017).


a)
Categorías de genes del pangenoma
frequency (x1,000)
0
10
20
1
number of genomes
56
cloud
shell
soft core
core
b)
Proporciones de cada categoría pangenómica:
shell (17,195)
core (13,408)
softcore (7,283)
c)
Ontología génica (GO):
Core (procesos celulares esenciales):
glycolysis
GTPase sig.
steroid m.
glycosylation
iron transport
coenzyme m.
phospholipid m.
microtubule
amino acid m.
0
20
40
60
80
100
Shell (funciones adaptativas):
defense
development
nuclear division
telomere
neg. translation
0
20
40
60
80
100
percent
core
soft core
shell
d)
Expresión génica:
log2 FPKM
0
5
10
15
core
shell
e)
Tasas mutacionales:
dN/dS
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
1.2
shell (12429)
core (8135)

El tamaño relativo de cada categoría del pangenoma puede variar considerablemente entre especies. Algunos pangenomas presentan fracciones *core* y *softcore* altas, con muchos genes, y el resto bajas, lo que indica unos genomas altamente conservados, mientras que otros muestran proporciones elevadas de genes *shell, cloud* y únicos, lo que refleja una mayor plasticidad genómica, informando sobre las distintas dinámicas evolutivas y estrategias ecológicas de los diferentes organismos (Guerra 2026). La controversia sobre cuándo un pangenoma está completo o no depende del tamaño muestral y de la variabilidad genómica de las poblaciones de esa especie; en general casi todos los pangenomas aumentan su tamaño al incorporar nuevos genomas individuales. Entre los pangenomas más amplios de gramíneas se encuentran los de los cereales o sus parientes silvestres más próximos, que generalmente incluyen tamaños muestrales con algunos cientos de ecotipos, la identificación de más de cien mil genes en ellos, y un tamaño genómico global de varias gigabases (Olson et al. 2026). Los pangenomas de plantas suponen herramientas genómicas de extraordinario valor para explorar en ellos muy diversos procesos biológicos, fisiológicos o ecológicos, entre otros. Por ejemplo, el análisis de redes de coexpresión génica del pan-transcriptoma de *Brachypodium distachyon* identificó pangenes accesorios sobre- e infrarrepresentados en módulos de respuesta a estrés hídrico, así como un módulo de respuesta a la sequía (Sancho et al. 2022b). Un estudio de asociación genómica y fenotípica (*Genome-Wide Association Study,* GWAS) del pangenoma de *B. distachyon* y la nutrición con amonio detectó varios *loci* asociados con el crecimiento de la planta y la adaptación metabólica a dicha nutrición en ciertos ecotipos (De la Peña et al. 2024). En *Brachypodium stacei,* análisis genómicos de individuos de dos poblaciones adaptadas

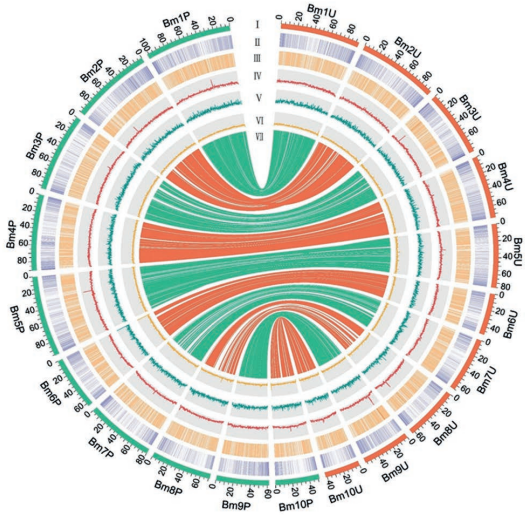
a condiciones ambientales opuestas, árida y mésica, mostraron la divergencia aditiva de *loci* no ligados y expresiones diferenciales significativas de genes relacionados con la vía de señalización del ácido abcísico (ABA) de respuesta al estrés hídrico, evidenciando el aislamiento simpátrico poblacional por distintas adaptaciones ecológicas de los individuos de cada población a cada ambiente, aun en presencia de flujo génico (Mu et al. 2023b).

Si bien los estudios pangenómicos se han llevado a cabo tradicionalmente a nivel de especie, este enfoque es flexible y puede aplicarse a diversos rangos taxonómicos, desde géneros y familias a niveles mayores, dando origen a los denominados **superpangenomas** (Guerra 2026). En plantas los superpangenomas se han construido más comúnmente para especies cultivadas y sus parientes silvestres, como forma de capturar el mayor acervo génico posible e identificar genes de interés en los ecotipos silvestres que pudiesen ser empleados para la mejora de los cultivos, o para descubrir a los progenitores silvestres donadores de ciertos genomas de los cultivos (Khan et al. 2019). Así, por ejemplo, el estudio pangenómico de cultivares de la avena hexaploide *(Avena sativa)* y sus razas silvestres demostró el impacto que las reorganizaciones cromosómicas habían tenido en la mejora de las variedades, y que la pérdida de genes en algunos genomas se acompaña de una regulación positiva compensatoria de los homeólogos restantes (Avni et al. 2026). El análisis del pangenoma de *Aegilops tauschii,* la gramínea progenitora diploide del genoma D del trigo panadero hexaploide, y de este último, reveló que un linaje del Cáucaso de la planta silvestre fue el ancestro de dicho subgenoma en el trigo moderno, e identificó genes candidatos para la resistencia a enfermedades y plagas (Gaurav et al. 2022).

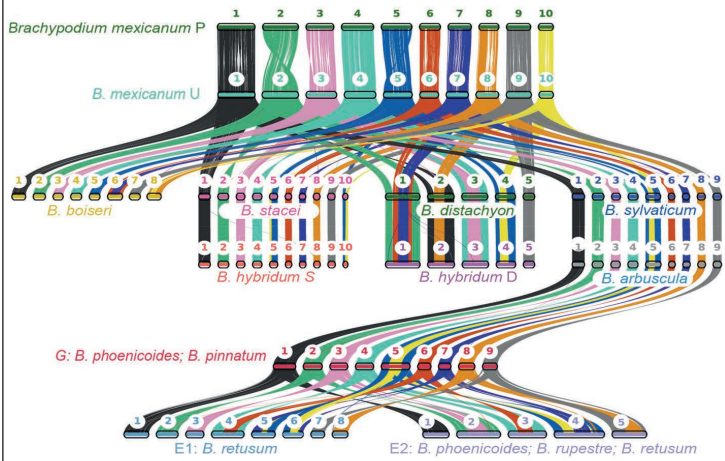
Nuestras investigaciones en genómica comparada y evolutiva en plantas del género modelo *Brachypodium* están empleando también aproximaciones superpangenómicas. Los primeros estudios de detección de subgenomas mediante filotranscriptómica y *barcoding* cariotípico permitieron identificar siete genomas progenitores en especies poliploides de este género, de los cuales tres derivaban de especies progenitoras diploide existentes y cuatro eran «huérfanos», procedentes de especies progenitoras probablemente extintas (Sancho et al. 2022a). Más recientemente, la ampliación de los análisis empleando genomas completos de once especies de *Brachypodium,* nos han permitido establecer un marco filogenómico sinténico robusto, basado en más de 2000 genes nucleares copia simple ortólogos, en el que se observan patrones de disploidía descendente desde genomas ancestrales con cariotipos x=10, a otros intermedios con x=8 y x=9 y más reducidos con x=5, así como distintas reorganizaciones cromosómicas (Chen et al. 2026; Mu et al. 2026, y datos inéditos) (figura 10). En el análisis pangénico, los genes *core* son los más

Figura 10. Genómica comparada entre especies de gramíneas del género modelo *Brachypodium.* **a)** Diagrama de círculos del genoma alotetraploide de *Brachypodium mexicanum,* consistente en dos subgenomas (P y U) de diez cromosomas cada uno (10BmP + 10BmU); los círculos del exterior al interior mapean distintas características o componentes genómicos (I: coordenadas cromosómicas [Mb]; II: densidad de genes; III: densidad de elementos repetitivos; IV: densidad de retrotransposones *Gypsy;* V: densidad de retrotransposones *Copia;* VI: densidad de familias satélites). **b)** Relaciones de sintenia entre doce genomas y subgenomas de once especies diploides y poliploides de *Brachypodium,* la sintenia está basada en el orden de localización de los genes ortólogos en los cromosomas y detecta los cambios estructurales cromosómicos y genómicos del cariotipo. Se observa el patrón de disploidía descendente desde genomas ancestrales con cariotipos x=10, a otros intermedios con x=8 y x=9 y más reducidos con x=5, así como distintas reorganizaciones cromosómicas. La disploidía descendente se ha originado principalmente mediante fusiones cromosómicas centroméricas (de unos cromosomas en los centrómeros de otros). Imágenes reproducidas de Chen et al. (2026) y Mu et al. (2026) y de Mu, Chen & Catalán (datos inéditos).

a)


Bm1U
Bm2U
Bm3U
Bm4U
Bm5U
Bm6U
Bm7U
Bm8U
Bm9U
Bm10U
Bm1P
Bm2P
Bm3P
Bm4P
Bm5P
Bm6P
Bm7P
Bm8P
Bm9P
Bm10P
I
II
III
IV
V
VI
VII

b)


Brachypodium mexicanum P
B. mexicanum U
B. boiseri
B. stacei
B. hybridum S
B. distachyon
B. hybridum D
B. sylvaticum
B. arbuscula
G: B. phoenicoides; B. pinnatum
E1: B. retusum
E2: B. phoenicoides; B. rupestre; B. retusum

abundantes, seguidos por los *softcore, shell* y privados en todos los (sub)genomas excepto en los más ancestrales de la especie antigua alotetraploide perenne *B. mexicanum,* que poseen mayores proporciones de genes privados y menos *core,* consecuencia de su divergencia ancestral. El subgenoma más arcaico de *B. mexicanum* (BmP) comparte más genes con las especies anuales, relativamente antiguas, y el más reciente (BmU) con las perennes más jóvenes, lo que sugiere un posible origen híbrido entre ancestros anual y perenne para *B. mexicanum,* o un cambio de forma vital o de hábito tras la alopoliploidización.

Las enormes diferencias de tamaños genómicos entre los subgenomas grandes de *B. mexicanum,* el moderado del diploide *B. sylvaticum,* y los reducidos del resto de las especies se debe a la acumulación de ***transposable elements*, TEs** en los primeros casos (Chen et al. 2026), al igual que se ha observado en otros grupos de plantas. Los transposones, descubiertos por Barbara McClintock (1902–1992) en el maíz, han podido experimentar expansiones en determinados genomas de *Brachypodium* como consecuencia de la duplicación genómica, según la hipótesis del «shock poliploide» (McClintock 1984), aunque las causas de las proliferaciones y sus distintas dinámicas pueden ser varias y ocurren, asimismo, en genomas diploides. Los transposones también pueden analizarse desde una perspectiva pangenómica. Nuestros análisis muestran que BmP y BmU contienen mayores proporciones de pan-TE accesorios y privados que el resto de los genomas de *Brachypodium,* con tiempos de inserción mayores hace ~5 Ma, mientras que los de *B. sylvaticum* proliferaron hace ~3 Ma, y en los restantes sub(genomas) han proliferado menos y son recientes, indicando la persistencia de TE ancestrales en *B. mexicanum,* en contraposición a un surgimiento de TE recientes en *B. sylvaticum* (Chen et al. 2026). La obtención de cinco

nuevos genomas en los diversos citotipos de las especies perennes más jóvenes de *Brachypodium* y su análisis filogenómico, sugieren una rápida sucesión de reorganizaciones cromosómicas, origen de las diversas disploidías descendentes de los nuevos subgenomas, en tiempos muy recientes y con evidencia de fraccionamiento variable de los *loci* estudiados en los distintos subgenomas (Mu et al. 2026, y datos inéditos) (figura 10).

El avance más transformador en la construcción de pangenomas o superpangenomas es el **pangenoma gráfico** o **pangrafo**. Este modelo representa el pangenoma como una red de nodos y aristas. Los métodos actuales construyen pangrafos basados en genes, que modelan la adyacencia de estos y sus módulos funcionales, y basados en secuencias, capaces de representar no solo la presencia o ausencia de genes, sino también variaciones estructurales complejas, reordenamientos y SNPs (Guerra 2026) (figura 11).

En plantas la mayor parte de los pangenomas gráficos se han construido a nivel de especie y suelen corresponder a plantas cultivadas. Se han desarrollado numerosos algoritmos para construir pangrafos que permiten la detección de variantes previamente ocultas, especialmente variantes estructurales, útiles para el mapeo genético de genes de importancia agronómica o para análisis GWAS en diversos cultivos, o de importancia biológica en la planta modelo *Arabidopsis thaliana* (Du et al. 2025). Sin embargo, es necesario desarrollar algoritmos más sofisticados y adaptados específicamente a distintos tipos de plantas. Nuestros intentos de reconstrucción del pangenoma gráfico preliminar del género *Brachypodium* ha encontrado limitaciones debido a la elevada heterogeneidad estructural de sus subgenomas y a la divergencia de algunos de ellos, habiendo descartado los más ancestrales de *B. mexicanum*. Los resultados preliminares del pangrafo

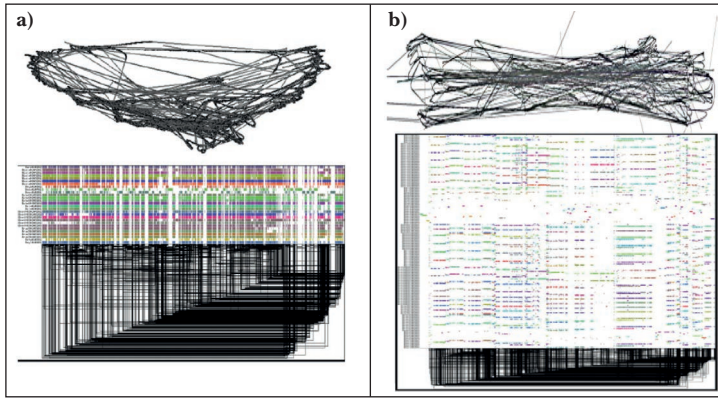


Figura 11. Superpangenoma gráfico del género modelo *Brachypodium*. **a)** Pangrafo construido con las secuencias del cromosoma más conservado en los doce genomas y subgenomas distintos analizados que presenta 14 765 160 nodos y 20 514 430 aristas. **b)** Pangrafo construido con las secuencias de todos los cromosomas de dichos genomas y subgenomas que presenta 59 715 299 nodos, 82 161 132 aristas y un tamaño de 6,7 GB. Imágenes de Mu & Catalán (datos inéditos).

de *Brachypodium,* en el que los nodos representan segmentos de secuencias de ADN, su longitud el número de pares de bases de ese segmento y los conectores entre nodos o aristas su adyacencia en al menos algún genoma, detecta tanto secuencias altamente conservadas en todos los genomas como determinadas regiones del grafo que podrían estar asociadas con regiones genómicas privadas de especies anuales o perennes (figura 11).

Los espectaculares avances que se están obteniendo con los análisis de genómica comparada, filogenómica y pangenómica de plantas confluyen y respaldan una visión integradora de su biología evolutiva, aplicada también a su taxonomía y sistemática.

INTERACCIONES PLANTA–ENDÓFITO Y COEVOLUCIÓN

La biología, la fisiología y la ecología de los vegetales se ha estudiado en general considerando solo la vertiente de las plantas, tal como lo atestiguan miles de publicaciones científicas en los últimos siglos. Pero las plantas no están solas en la naturaleza ni en los campos. Desde finales del siglo XIX se sabe que las plantas forman asociaciones simbióticas con la microbiota fúngica y bacteriana, y que esas interacciones han determinado también sus capacidades adaptativas y su evolución, factores esenciales para el mantenimiento de la vida en la Tierra (Suárez 2018). Todos los organismos superiores forman simbiosis con microbios, actuando como una unidad evolutiva a través del tiempo y del espacio: el **holobionte** (Zilber-Rosenberg & Rosenberg 2008). El mismo registro fósil muestra que las plantas han estado asociadas con hongos endófitos y micorrícicos desde la colonización de la tierra firme > 400 Ma (Rodríguez et al. 2009).

Las plantas forman asociaciones con un complejo **microbioma** compuesto principalmente de **bacterias y hongos** que viven en el interior y el exterior de sus tejidos (Vázquez de Aldana et al. 2015). Las comunidades microbianas de la raíz y la rizosfera, y del interior y exterior de

la parte aérea de la planta, desempeñan un papel fundamental en el desarrollo de las plantas. Estos conjuntos microbianos de bacterias y hongos micorrícicos y endófitos participan en procesos clave como la captación de nutrientes y el crecimiento vegetal, y pueden contribuir a la tolerancia de las plantas frente a estreses bióticos y abióticos (Rodríguez et al. 2009; Bulgarelli et al. 2013).

La composición taxonómica de las **comunidades bacterianas** del sistema **raíz-rizosfera-suelo** está dominada por ciertos linajes, entre los que se incluyen Actinobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes y Proteobacteria. La microbiota bacteriana radicular se diferencia del bioma del suelo circundante dado el papel filtrador de la raíz, ya que el genotipo del huésped determina los perfiles de la microbiota de su endosfera (Bulgarelli et al. 2013). La microbiota bacteriana asociada a las raíces y a la rizosfera puede variar según la ubicación geográfica y el tipo de suelo, y puede influir directa e indirectamente en la captación de nutrientes, la resistencia a patógenos y la tolerancia al estrés tanto en plantas hospedantes nativas como invasoras (Pickett et al. 2022). Aunque la fuente del microbioma bacteriano radicular proviene principalmente del suelo, y las plantas reclutan sus microbiomas radiculares a través de la secreción de exudados de la raíz, una parte del mismo puede ser transmitido vía semilla a la descendencia (Abdelfattah et al. 2023). La composición bacteriana de la rizosfera y la endosfera puede afectar a la competencia entre plantas; la riqueza bacteriana radicular puede modificarse por efecto del estrés hídrico, aunque depende de la tolerancia a la sequía de la planta hospedadora (Fitzpatrick et al. 2018). Estudios recientes en ecosistemas cerrados (**EcoFab**) están permitiendo clarificar el papel de ciertas bacterias en el desarrollo de las plantas empleando **comunidades sintéticas simplificadas bacterianas**

(SynCom). Las SynComs permiten una comprensión más profunda de cómo las bacterias cooperan, compiten y se influyen mutuamente, y de cómo afectan a la planta huésped, a nivel de la rizosfera, en condiciones ambientales totalmente controladas. Ensayos en la gramínea modelo *Brachypodium distachyon* mostraron una mayor tolerancia a la sequía en plantas tratadas con una SynCom de cinco filos bacterianos, y una colonización bacteriana preferente cerca de los ápices de las raíces como componente del reclutamiento en respuesta a dicho estrés (Yadav et al. 2025).

Las **simbiosis planta-hongos** se encuentran entre las interacciones más significativas desde el punto de vista ecológico y evolutivo en los ecosistemas terrestres, y se estima que un tercio de los hongos verdaderos participan en asociaciones con plantas (Kendrick 1991). Aunque una parte minoritaria de estos microorganismos son patógenos, la mayoría confieren ventajas adaptativas a sus plantas hospedadoras. Todas las plantas contienen hongos endófitos, y su diversidad puede llegar a ser elevada, como es el caso de la gramínea *Festuca pruinosa* donde se han detectado hasta 135 especies fúngicas distintas (Pereira et al. 2019), demostrando que cada planta constituye un «microcosmos» o «ecosistema» para sus endófitos. En general, se reconocen dos grupos principales de **hongos endófitos**, los **clavicipitáceos**, que infectan a gramíneas templadas, y los **no clavicipitáceos**, presentes en muy diversos grupos vegetales, como helechos, gimnospermas y angiospermas (Rodríguez et al. 2009). De los endófitos clavicipitáceos, los más estudiados han sido las especies del género ***Epichloë*** (anamorfo: *Neotyphodium;* Leuchtmann et al. 2014), que infectan a diversas gramíneas de interés forrajero y pascícola, como festucas y raygrasses. El interés inicial en su estudio partió del descubrimiento de que una de sus especies *(E. coenophiala)* era la causante de la **toxicosis del**

ganado por el consumo de plantas de festuca alta *(Festuca arundinacea)* infectadas con ciertas cepas de este endófito productoras de alcaloides muy tóxicos. Tras ello, se comprobó que los hongos endófitos del género *Epichloë* son principalmente **mutualistas defensores** de sus gramíneas hospedadoras gracias a la producción de cuatro tipos de alcaloides disuasorios de la herbivoría (Schardl 1996). La simbiosis de la gramínea con *Epichloë* puede **incrementar el estado nutricional de la planta** y mejorar su competitividad, así como **aumentar su tolerancia a factores de estrés abiótico** tales como sequía y metales pesados (Vázquez de Aldana et al. 2015). Por ello actualmente los mejoradores de céspedes y forrajes están seleccionando germoplasma holobionte que contenga endófitos beneficiosos para el desarrollo de la planta y que sean productores de alcaloides bioinsecticidas como control biológico de plagas (Johnson et al. 2013; Eady 2021).

Las especies de *Epichloë* (Clavicipitaceae, Ascomycota) interaccionan con gramíneas de la **subfamilia Pooideae**, una asociación ancestral que presumiblemente contribuyó a la expansión y el éxito colonizador de los biomas pascícolas por parte de estas plantas (Schardl et al. 2004; Saikkonen et al. 2016). La rápida diversificación y propagación de las pooideas en la transición del Oligoceno al Mioceno se asoció a una tendencia global hacia un clima más frío y seco (Pimentel et al. 2017). La dispersión eficiente, la flexibilidad evolutiva (incluyendo la poliploidía), la tolerancia al frío y la resistencia a los herbívoros fueron factores de éxito en la expansión de estas gramíneas, muy probablemente ayudadas por sus hongos simbiontes. Se considera que los **hongos endófitos de *Epichloë* coevolucionaron con las pooideas**, ya que un linaje antiguo de este género tiene como planta hospedadora a una gramínea perteneciente a uno de los linajes más ancestrales de

la subfamilia *(Brachyelytrum),* y se ha demostrado la presencia de otras especies de *Epichloë* en otros linajes más recientemente evolucionados de las principales tribus pooideas (Schardl et al. 2008; Thünen et al. 2022). El impacto de la simbiosis en estas gramíneas puede ser tal que llega a modificar la estructura de las comunidades vegetales y de las redes tróficas, tal como se ha comprobado en la disminución de los eslabones tróficos de insectos en pastos que contienen gramíneas holobiontes y su aumento en los que no las hay (Omacini et al. 2001).

Los hongos endófitos del género *Epichloë* son **simbiontes biotróficos** caracterizados por su crecimiento **sistémico** en en interior de los **tejidos aéreos** de la planta hospedadora (Schardl 1996; Clay & Schardl 2002; Leuchtmann & Schardl 2005). Las hifas del hongo viven en el apoplasto, el espacio intercelular de tallos y hojas, de forma que la planta no muestra ningún síntoma de infección durante la fase vegetativa del endófito (Vázquez de Aldana et al. 2015). Las especies de *Epichloë* **pueden reproducirse asexualmente, sexualmente** o a través de ciclos de vida mixtos (figura 12a). En general, **predomina la reproducción asexual** en las mismas, que ocurre por **transmisión vertical a través de las semillas** de su planta hospedadora (figura 12a,b,c). Al comenzar la formación del culmo, o tallo reproductor de la gramínea que dará origen a la inflorescencia, el hongo crecerá en su interior y alcanzará las flores pasando al apoplasto del óvulo; y cuando este sea fecundado y se forme el embrión de la semilla, el endófito lo infectará y será diseminado a la par que esta, transmitiéndose a la nueva plántula cuando se produzca la germinación (Vázquez de Aldana et al. 2015). Este tipo de transmisión asexual o clonal del endófito, mediante un ciclo de vida asintomático, suele ser eficaz, ya que en general las nuevas plántulas están mayoritariamente infectadas

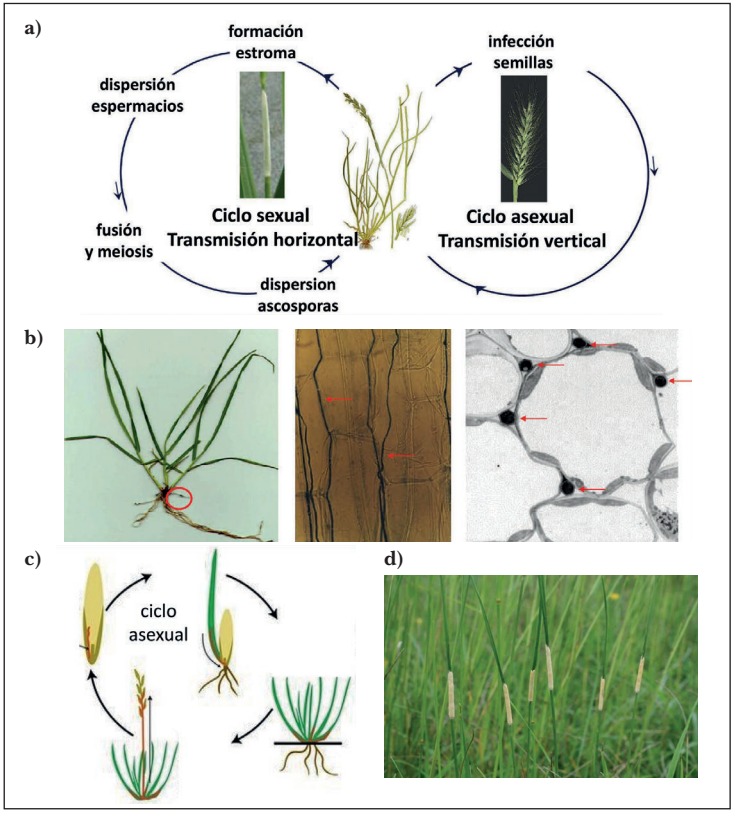


Figura 12. Transmisión asexual y sexual de hongos endófitos del género *Epichloë* en gramíneas templadas de la subfamilia Pooideae. **a)** Esquema de los ciclos de reproducción asexual, por transmisión vertical del endófito a través de la semilla de la planta, y de reproducción sexual, por transmisión horizontal mediante la formación de estromas, la dispersión de espermacios entre estromas, su fusión y meiosis, y la dispersión de ascosporas entre plantas. **b)** Crecimiento del endófito en el apoplasto de los tejidos internos de la planta (hifas teñidas con azul de anilina, observadas en el miscroscopio óptico, y sección transversal del tejido vegetal mostrando las hifas fúngicas en el apoplasto que rodea a las células vegetales, observadas en el miscroscopio electrónico de transmisión), **c)** predominancia de la transmisión vertical vía semilla e infección de las nuevas plántulas germinadas, **d)** formación de estromas externos en los tallos reproductores de la planta por parte del micelio del endófito para su reproducción sexual. Imágenes reproducidas y adaptadas de Johnson et al. (2013).

por el endófito (Clay & Schardl 2002). Pero en ocasiones la transmisión vertical puede fallar, habiéndose observado distintos porcentajes de plántulas no infectadas en raygrasses cultivados que parecen depender del genotipo de la planta o del ambiente (Gagic et al. 2018). Esta fase asexual vegetativa, y la transmisión vertical mediante semilla, es la única posible para dos tercios de las especies de *Epichloë* que son híbridas heteroploides y asexuales, mientras el otro tercio, aunque son haploides y sexuales, se transmiten más frecuentemente por esta vía asexual y solo recurren a la reproducción sexual en determinadas circunstancias (Clay & Schardl 2002; Schardl et al. 2013).

La **reproducción sexual** solo la presentan algunas especies haploides de *Epichloë*. Esto conlleva un ciclo de vida sintomático que implica la esterilización reproductiva (castración) de la inflorescencia del huésped y la propagación del hongo mediante ascosporas meióticas (Clay & Schardl 2002) (figura 12a,d), comportándose en este caso el endófito como antagonista de su planta hospedadora. Las hifas del hongo endófito crecen en sincronía con el desarrollo del culmo de la gramínea; cuando va a comenzar a formarse la inflorescencia, el micelio del hongo forma una estructura visible denominada **estroma** alrededor de la inflorescencia incipiente que impide su crecimiento, esterilizándola (Clay & Schardl 2002), un fenómeno conocido como «enfermedad de estrangulamiento» *(choke disease)* (Leuchtmann et al. 2014; Tadych et al. 2014). Los *Epichloë* son hongos heterotálicos, por lo que necesitan cruzarse individuos con **tipos de apareamiento *(mating types)*** diferentes para poder reproducirse sexualmente. Para ello los estromas producen esporas conidiales haploides (espermacios) que se transfieren horizontalmente y fertilizan estromas de tipo de apareamiento opuesto entre plantas distintas (*mating types* Ia y Ib). Tras la fusión se

originan células dicarióticas que dan lugar a ascos y por meiosis **ascosporas** haploides dentro de peritecios (cuerpos fructíferos) que recubren la superficie del estroma. Estas ascosporas se dispersan mediante **transferencia horizontal** e infectan por vía externa los óvulos de otras plantas, instalándose en ellas (Clay & Schardl 2002; Bultman et al. 2022). Hay especies de *Epichloë* que se reproducen sexualmente y forman estromas en todos los culmos de la planta hospedadora, como *E. typhina*. Otras especies producen estromas solo en algunos de los culmos de la planta hospedadora y se reproducen sexualmente en ellos, mientras que en los otros permiten el desarrollo de las inflorescencias y se propagan verticalmente a través de las semillas de la planta de forma asexual. *Epichloë* forma así un continuo, desde mutualistas de transmisión vertical hasta antagonistas de dispersión horizontal, con intermediarios que equilibran la producción de semillas y su propia reproducción sexual (Clay & Schardl 2002). Para su reproducción sexual, las especies sexuales de *Epichloë* pueden interaccionar con moscas del género *Botanophila*. Las hembras de este insecto visitan los estromas para alimentarse y ovipositar. Ingieren espermacios que atraviesan su intestino intactos y viables y pueden transportarlos a otro estroma facilitando la fecundación cruzada entre distintos *mating types*. No obstante, se ha observado que la participación de *Botanophila* no es un requisito imprescindible para la fertilización cruzada de especies de *Epichloë* sexuales (Bultman et al. 2022).

Aunque la transferencia horizontal en *Epichloë* está principalmente asociada a su ciclo de reproducción sexual, que llevan a cabo únicamente especies haploides, se han detectado algunos casos en los que puede llegar a producirse también **transferencia horizontal**, salto del

endófito de una especie hospedadora a otra distinta, **mediante transmisión asexual** en especies de *Epichloë* heteroploides asexuales. Esto tiene lugar mediante el desarrollo de micelios epifílicos, en la superficie de las hojas, productores de esporas asexuales (conidiosporas) en distintas gramíneas hospedadoras de los géneros *Agrostis, Bromus, Dactylis, Festuca, Hordeum, Lolium* y *Poa,* especialmente en regiones de Suramérica y árticas y antárticas, donde solo se encuentran *Epichloë* heteroploides en gramíneas hospedadoras autóctonas, habiéndose comprobado que esas conidiosporas podrían ser transportados entre plantas por el agua (Tadych et al. 2007; Tadych et al. 2014). Dichas conidiosporas pueden alcanzar los óvulos de otras especies hospedadoras instalándose en ellos el endófito y produciéndose así la transmisión horizontal asexual, constituyendo esta la única vía de diseminación y colonización posible de nuevos huéspedes, y de nuevos ecosistemas, que tienen estos endófitos heteroploides estériles. Diversos estudios han mostrado cómo especies de *Epichloë* heteroploides asexuales han saltado horizontalmente entre gramíneas hospedadoras diferentes, en algunos casos dentro de huéspedes de distintos géneros de la misma tribu o incluso de tribus distintas, como *Epichloë bromicola* entre *Hordeum brevisubulatum* y especies poliploides de *Elymus* (Triticeae) y de *Bromus* (Bromeae) (Song & Nan 2015; Du et al. 2024).

La incidencia de las especies de *Epichloë* en las poblaciones de sus gramíneas hospedadoras y su forma de crecimiento en cultivo, tras su aislamiento de la planta, son rasgos que se han utilizado para caracterizar a estos hongos. Los censos para la detección confirmada del endófito en las plantas se llevan a cabo fundamentalmente tras su caracterización genética, una vez aislados. La incidencia puede medirse tanto por el número de especies

hospedadoras que son infectadas por *Epichloë* en una comunidad pascícola de una zona determinada, como por el porcentaje de presencia de una especie de *Epichloë* entre individuos de poblaciones de una gramínea hospedadora concreta. Así, por ejemplo, se ha observado que, a nivel de ecosistema, doce especies distintas de gramíneas de dehesas del noroeste de España estaban infectadas por endófitos de *Epichloë,* siendo las especies más infectadas *Festuca rubra, F. arundinacea, Lolium perenne* y *Dactylis glomerata,* con incidencias >40 % en sus poblaciones (Zabalgogeazcoa et al. 2003). Por otro lado, se ha comprobado que la incidencia de algunas especies de *Epichloë* varía según la especie fúngica y según la gramínea hospedadora. Se han detectado desde simbiosis totalmente ubicuas, en las que el endófito *Epichloë sylvatica* infecta al 100 % de las plantas de las poblaciones de su gramínea hospedadora específica *Brachypodium sylvaticum,* lo que posiblemente proporcione ventajas adaptativas al holobionte (Leuchtmann & Schardl 2022), hasta porcentajes de infecciones variables, como los relativamente altos de *Epichloë festucae* en la gramínea hospedadora *Festuca rothmaleri* (77-90 %) (Sotomayor-Alge et al. 2025) a los muy bajos de la misma especie endófita en la gramínea hospedadora *Festuca vivipara* (15 %) (Gundel et al. 2014), probablemente debido a diferentes condiciones ambientales.

El aislamiento del hongo endófito de la planta viva se lleva a cabo mediante su extracción a partir de fragmentos del tallo de la inflorescencia o de la semilla desinfectados superficialmente y colocados en placas de Petri con medio de cultivo apropiado para el hongo, hasta lograr que las hifas del hongo salgan del tejido vegetal para poder ser transplantadas a nuevas placas y formen colonias cultivadas (figura 13a). Los tiempos de crecimiento

y aislamiento del hongo de su huésped, así como del crecimiento de sus colonias una vez en cultivo, varían de unas especies de *Epichloë* a otras o entre distintas cepas de la misma especie. Así, por ejemplo, hemos observado que aislados de cepas de *Epichloë festucae* obtenidos de plantas de *Festuca nigrescens* y *F. lambinonii* muestran un morfotipo con crecimiento rápido, formando colonias de color blanco y textura algodonosa y producción de conidiosporas, mientras que aislados de la misma especie endófita obtenidos de *Festuca trichophylla* muestran un morfotipo de crecimiento más lento (Sotomayor-Alge et al. 2026). El **micelio** de estos cultivos se utiliza para analizar otras características morfológicas, bioquímicas y genéticas o genómicas e identificar las especies fúngicas (figura 13a), y puede crio-preservarse mediante ultracongelación para llevar a cabo futuros estudios. También se puede cultivar micelio de especies sexuales de *Epichloë,* bien a partir de ascosporas o bien de tejidos de estroma. Estos cultivos se depositan en las **micotecas** (herbarios fúngicos) y constituyen los **especímenes de esas especies o cepas.** Se emplean para designar holotipos cuando se describen nuevas especies fúngicas sobre esos materiales (Leuchtmann & Schardl 2022). Algunas especies o cepas de *Epichloë* no han podido ser aisladas de sus holobiontes, por lo que su caracterización está basada únicamente en sus datos genéticos, cuando han podido ser analizados, como en el caso de *Epichloë occultans,* que infecta a especies de *Lolium* y que ha mostrado ser una especie heteroploide (Moon et al. 2002; Moon et al. 2004). La imposibilidad de aislar estas especies y analizar sus características fenotípicas dificulta tanto su caracterización taxonómica como su reconocimiento como nuevas especies.

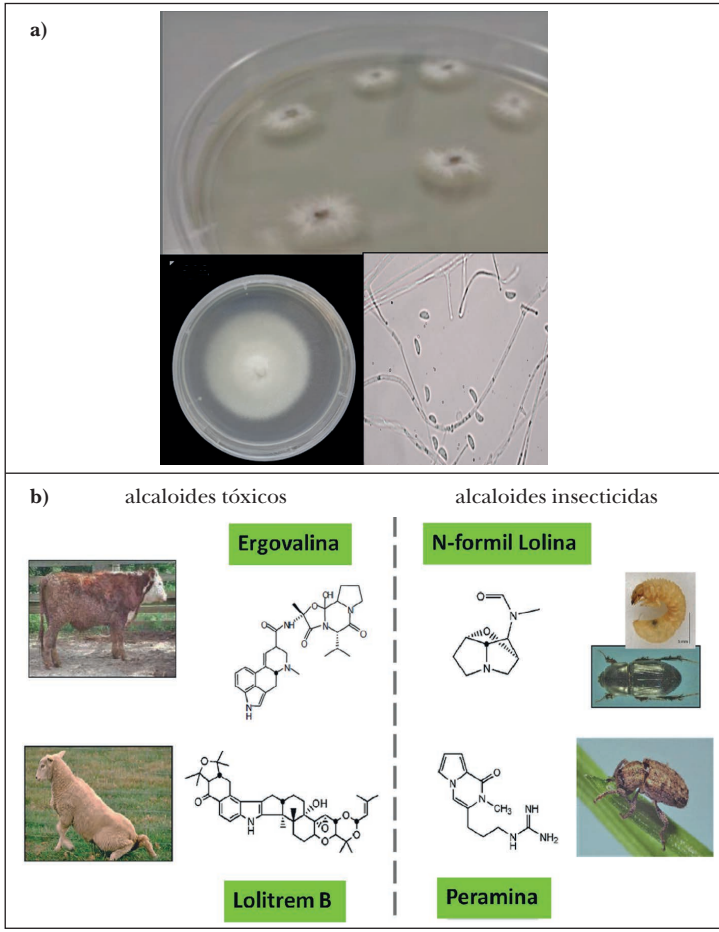


Figura 13. Aislamiento y cultivo de *Epichloë,* caracterizacion taxonómica y quimiotípica y defensas contra la herbivoría. **a)** Aislamiento del endófito de tallos reproductores de la gramínea hospedadora, crecimiento de la colonia fúngica, morfología y tamaño de conidióforos y de conidiosporas, observadas al microscopio óptico. **b)** Principales compuestos alcaloides producidos por los endófitos en sus plantas hospedadoras; alcaloides muy tóxicos como ergovalina y lolitremB causan toxicosis al ganado y a los grandes herbívoros, y otros alcaloides menos tóxicos como peramina y lolina tienen acción bioinsecticida. Imágenes reproducidas y adaptadas de Sotomayor-Alge et al. (2025) y Johnson et al. (2013).

El estudio sistemático de las especies de *Epichloë* se lleva a cabo mediante análisis morfológicos, citogenéticos, genéticos y filogenéticos, y bioquímicos. Los datos aportados por estos análisis, junto con los de identidad de la(s) especie(s) hospedadora(s) y su tasa de incidencia o infección, se emplean para caracterizar e identificar a las especies o cepas. El **estudio morfológico** consiste en examinar el crecimiento de las colonias y medir su diámetro en las primeras semanas, anotando también el color y el aspecto de las mismas (figura 13a). Se analizan morfométricamente las estructuras reproductivas del endófito según su morfología y tamaño, tanto las asexuales (conidioforos y conidiosporas), como las sexuales (ascos y ascosporas), cuando posee estas últimas. Estos datos se utilizan para la caracterización fenotípica de los aislados o cepas. Se pueden observar diferencias tanto en la forma como en el tamaño de las conidiosporas de distintas especies de *Epichloë* que constituyen un carácter taxonómico diagnóstico. Los **estudios citogenéticos** de estos endófitos han sido escasos, debido a la dificultad de contar los cromosomas de *Epichloë,* de muy pequeño tamaño, y cuyo número cromosómico básico es x=7. Recientemente hemos incorporado el análisis del tamaño genómico nuclear, mediante citometría de flujo, al estudio citogenético de *Epichloë,* detectando correspondencias entre los tamaños genómicos y los niveles de ploidía del hongo, que oscilan entre los muy pequeños de especies haploides *(E. festucae)* y los mayores de especies triheteroploides *(E. coenophiala)* (Sotomayor-Alge et al. 2026).

Los **estudios genéticos** han ido incrementándose en los últimos años, desde el empleo de marcadores moleculares, como los microsatélites nucleares, a la secuenciación de genes. Dentro de estos últimos, cinco *loci barcoding* nucleares han sido ampliamente analizados en *Epichloë (actG,*

CalM, ITS, tefA, tubB) y con sus secuencias se han reconstruido las filogenias. El emplazamiento de las muestras en estudio en el **árbol filogenético de *Epichloë*** y su proximidad a linajes conocidos constituye en muchos casos una de las mayores evidencias para su identificación, y a su vez permite descubrir linajes intraespecíficos fúngicos dentro de algunas de ellos. Nuestros análisis filogenéticos de cepas de *Epichloë festucae,* procedentes de distintas especies hospedadoras de *Festuca,* han permitido identificar clados del endófito especie-específicos *(F. rothmaleri)* o linaje-específicos (*Festuca* sect. *Festuca, Festuca* gr. *rubra*) con respecto a los linajes de sus hospedadores, lo que apoya la posible coevolucion gramínea-endófito y la potencial existencia de taxones infraespecíficos o especies crípticas divergentes dentro de *E. festucae* (Sotomayor-Alge et al. 2025; Sotomayor-Alge et al. 2026).

Los **estudios bioquímicos o quimiotípicos** de *Epichloë* han identificado **cuatro familias principales de alcaloides** (alcaloides *ergot* [como **ergovalina**], pirrolopirazinas [como **peramina**], 1-aminopirrolizidinas [como **lolina**], e indol-diterpenos [como **lolitrems**]), que son producidos por el endófito *in planta* (Schardl et al. 2013) (figura 13b). Los análisis se llevan a cabo mediante espectrometría de masas en plantas infectadas con *Epichloë* (E+) y sin infectar (E–), para corroborar los resultados, y pueden ser de tipo cualitativo o cuantitativo. La ergovalina y los indol-diterpenos son conocidos por su potente toxicidad para los herbívoros vertebrados, mientras que la peramina y las lolinas actúan como bioinsecticidas o disuasorios de la herbivoría, y algunos indol-diterpenos no tremorgénicos (terpendol E) están asociados con actividad antiinsectos y toxicidad reducida para los vertebrados (Saikkonen et al. 2013) (figura 13b). Nuestros análisis de detección de genes de rutas biosintéticas de las cuatro

familias de alcaloides y de detección química de sus metabolitos finales en holobiontes de *Epichloë* y diversas especies hospedadoras de *Festuca* mostraron solo una concordancia parcial entre los alcaloides producidos y la presencia de genes biosintéticos. Estos datos sugieren que los resultados funcionales están influenciados por factores reguladores y ambientales además del contenido genético. Los perfiles quimiotípicos diferenciaron claramente a *E. festucae* (ergovalina – /+, peramina +, lolina –, indol-terpenos +) de *E. coenophiala* (ergovalina +, peramina –, lolina +, indol-terpenos –) y revelaron una variabilidad funcional sustancial entre las cepas de *E. festucae*, lo que sugiere que la identidad del huésped influye en la diversidad quimiotípica del endófito (Sotomayor-Alge et al. 2026).

Diversos estudios han demostrado que *Epichloë* protege también a sus gramíneas hospedadoras ante diversos estreses abióticos, como la sequía, la salinidad, las bajas concentraciones de nutrientes, el frío o las inundaciones (Lee et al. 2021). Experimentos en festuca alta *(F. arundinacea)* bajo condiciones de sequía detectaron concentraciones mayores de metabolitos reguladores osmóticos de la planta (glucosa, fructosa, trehalosa, prolina, ácido glutámico) inducidos por el endófito y alcaloides del hongo (manitol, lolina) que podrían actuar también como defensa ante el estrés en holobiontes E+ siendo menores en plantas E– (Nagabhyru et al. 2013). Al igual que con el estrés por sequía, los solutos osmoprotectores que inducen los endófitos también desempeñan una función protectora en el estrés salino en los holobiontes. Otros experimentos en plantas de *Hordeum brevisubulatum* E– comprobaron que el endófito facilitó la absorción de nutrientes y el crecimiento de la planta, ajustando el equilibrio iónico para

contrarrestar el estrés por Na+, en contraposición a lo observado en plantas E– (Song et al. 2015). Factores como la temperatura, la estación del año, la humedad, el clima o los nutrientes del suelo, influyen en los endófitos y cambian su frecuencia en sus hospedadores. En general, diversos análisis fisiológicos demuestran que en condiciones ambientales adversas las plantas E+ sobreviven mejor que las plantas E– (Lee et al. 2021).

A partir de los datos de cepas de *Epichloë,* cultivadas y estudiadas mediante diversas aproximaciones, se han descrito **43 especies de *Epichloë,*** de las cuales 15 son formadoras de estromas y en su mayoría sexuales, y 28 son asexuales (Leuchtmann & Schardl 2022; Thünen et al. 2022), pero se cree que el número real podría ser mucho mayor. La reproducción sexual se limita en gran medida a especies haploides no híbridas, mientras que la transmisión asexual predomina en taxones haploides e híbridos heteroploides, con algunas excepciones (Moon et al. 2004; Tadych et al. 2014). La mayoría de las especies sexuales de *Epichloë* se identificaron originalmente como poblaciones interfértiles. Entre las especies asexuales, la mayoría son híbridos interespecíficos heteroploides que presumiblemente resultaron de hibridaciones entre dos o más especies sexuales ancestrales (Leuchtmann & Schardl 2022). Aunque se desconoce cómo y dónde ocurre la hibridación entre distintas especies de *Epichloë,* se ha propuesto, como posible mecanismo, la reproducción parasexual, mediante la fusión vegetativa somática (anastomosis) de hifas fúngicas de distintas especies de *Epichloë* (Tadych et al. 2014).

Debido a su pequeño tamaño nuclear, los **borradores genómicos de 21 especies de *Epichloë*** y de 11 especies cercanas de Clavicipitaceae han sido secuenciados y depo-

sitados en NCBI, aunque solo dos genomas de referencia completos están disponibles *(E. festucae, E. typhina).* Los análisis filogenómicos de *Epichloë* empleando 2828 genes ortólogos permitieron reconstruir la primera filogenia robusta para los genomas haploides del género e identificar a los linajes más ancestrales y a los dos grandes grupos más recientemente evolucionados (clados de *E. typhina* y *E. festucae,* y sus respectivas especies próximas) (Thünen et al. 2022). Análisis de genómica comparada entre genomas completos de *E. typhina* y *E. clarkii* han puesto de manifiesto la existencia de una organización genómica bipartita en ambos casos, con bloques de regiones enriquecidas en GT y otras en AT, correspondiendo las primeras a genes sinténicos y las segundas a zonas repetitivas acumuladoras de mutaciones, siendo estas últimas las causantes de la gran diferencia en el tamaño genómico entre ambas especies (Treindl et al. 2021).

Otros estudios han indicado que los hospedadores híbridos o poliploides pueden influir en la diversidad de sus endófitos y facilitar eventos de hibridación. Ciertas interpretaciones filogenéticas han sugerido que los orígenes híbridos de algunos endófitos heteroploides (como *E. coenophiala,* triheteroploide) pudieron ser paralelos a la naturaleza híbrida alopoliploide de su gramínea hospedadora (*F. arundinacea,* alohexaploide) (Moon et al. 2004), lo que implicaría que la hibridación de las especies progenitoras del hospedador y la posterior fusión somática de sus cepas endófitas haploides podría haber impulsado la formación de endófitos multigenómicos. Por el contrario, también se han descrito endófitos híbridos heteroploides en hospedadores diploides, como *E. hybrida* en *Lolium perenne* (Moon et al. 2004), y endófitos haploides en hospedadores poliploides, como *E. festucae*

en individuos tetraploides, hexaploides y octoploides de *Festuca rothmaleri* (Sotomayor-Alge et al. 2025), lo que revela que la complejidad o simplicidad genómica del socio fúngico puede ser independiente del nivel de ploidía de su hospedador. Las interacciones Pooideae-*Epichloë* ofrecen un marco ideal para estudiar cómo se tolera o mantiene la simetría frente a la asimetría en el contenido genómico, la ploidía y la genómica funcional entre huésped-endófito, y el alcance de sus consecuencias ecológicas y evolutivas.

Los genomas combinados del huésped y del simbionte, el **hologenoma**, influyen conjuntamente en la interacción con el entorno y en la trayectoria evolutiva del holobionte frente a la selección y la deriva génica. Estos genomas pueden transmitirse, dispersarse y diversificarse juntos, pero también pueden desconectarse debido a cambios de huésped, a la hibridación y a la poliploidización (Hoberg & Brooks 2008). En los procesos de coevolución y codiversificación subyacen trayectorias evolutivas de genomas a menudo complejas y reticuladas. Así, la presencia y distribución del simbionte y el huésped se influyen mutuamente, pero la diversificación, los mecanismos de especiación y la biogeografía de los organismos simbióticos pueden diferir y cada componente del holobionte puede haber adquirido transferencias genómicas independientes.

Los análisis genómicos y filogenómicos comparados de las Pooideae y sus simbiontes del género *Epichloë* proporcionan un excelente modelo para rastrear la coevolución a través de la diversificación dentro de un marco hologenómico (Catalán et al. 2025). En general subyace el planteamiento de que la transmisión vertical predominante de estos endófitos favorecería un escenario de coevolución, aunque la transmisión horizontal, tanto sexual

como asexual, de los endófitos, al igual que la historia reticulada de sus gramíneas hospedadoras, podrían modificarla. En distintos estudios hemos analizado las posibles tendencias coevolutivas de las gramíneas pooideas y sus endófitos fúngicos a niveles micro- y macroevolutivos, empleando datos de asociaciones hospedador-parásito y análisis estadísticos de coevolución. A nivel microevolutivo poblacional, nuestros resultados apoyaron una congruencia filogenética general entre hospedadores de *Brachypodium sylvaticum* y su endófito ubicuo *Epichloë sylvatica,* aunque la mayoría de las interacciones individuales significativas correspondieron a poblaciones europeas de la gramínea con sus cepas endófitas. Este patrón sugiere una asociación a largo plazo, en la que la coevolución se vio probablemente reforzada por la transmisión preferentemente vertical del hongo y el sistema reproductivo autógamo del huésped (Decena et al. 2026). A nivel macroevolutivo, el análisis detallado de ~200 especies de Loliinae confirmó que al menos el 15 % de ellas interactúan con endófitos de *Epichloë*. Nuestros análisis revelaron una coevolución significativa global para Loliinae y sus simbiontes, y a escala individual para dos linajes, *Festuca* sect. *Festuca* (festucas del grupo *F. ovina*) de hojas estrechas con cepas de *E. festucae* y Schedonorus-Lolium (festucas alta y de prado y raygrasses) de hojas anchas con cepas de *E. typhina, E. hybrida, E. occultans, E. siegelii* y *E. uncinata* (figura 14). Estos dos linajes de Loliinae muestran altas tasas de hibridación entre especies del mismo grupo pero bajas tasas con especies de otros grupos, apoyando la hipótesis del impacto que la naturaleza hibridógena restringida de las plantas hospedadoras han podido tener en las tendencias coevolutivas específicas de cada linaje con sus respectivos endófitos (Catalán et al. 2025).

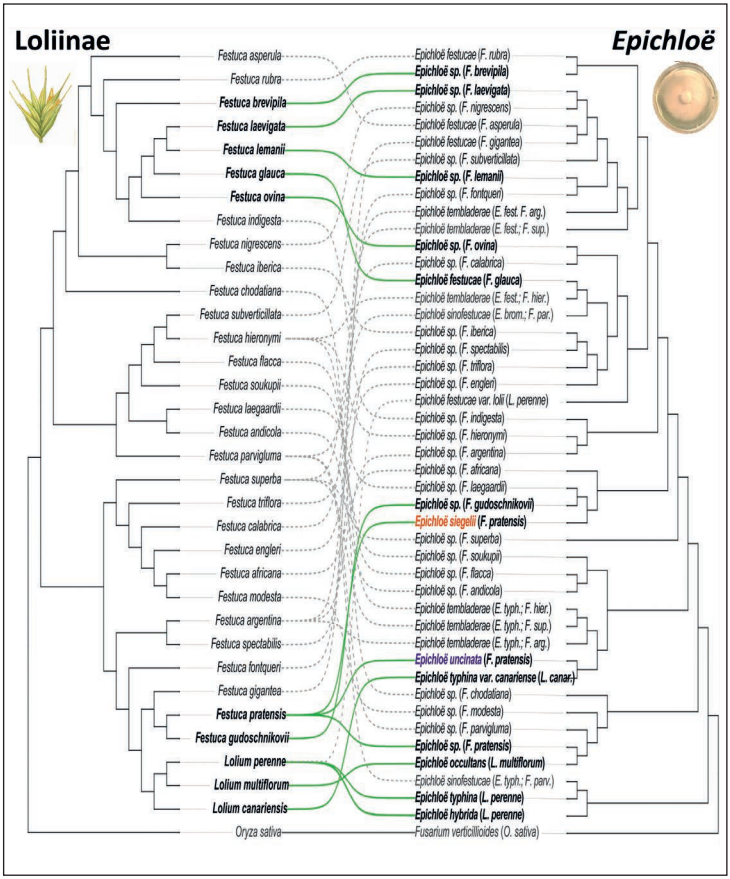


Figura 14. Coevolución gramínea-endófito. Análisis coevolutivo entre linajes de gramíneas hospedadoras de la subtribu Loliinae y linajes de sus hongos endófitos del género *Epichloë* mediante pruebas estadísticas basadas en asociaciones huésped-parásito. Asociaciones individuales significativas (líneas conectoras verdes) entre especies de Loliinae de hojas estrechas de *Festuca* sect. *Festucae* con endófitos de *Epichloë festucae* y taxones próximos, en la parte superior de las filogenias, y entre especies de Loliinae de hojas anchas de *Festuca* subgen. *Schedonorus* con endófitos de *Epichloë typhina* y taxones próximos, en la parte inferior de las filogenias. Las líneas grises discontinuas corresponden a asociaciones no significativas. Imagen reproducida de Catalán et al. (2025) y de Sotomayor-Alge & Catalán (datos inéditos).

Los importantes avances alcanzados en los distintos campos de investigación de las interacciones entre las gramíneas pooideas y sus hongos endófitos del género *Epichloë,* y los previsibles descubrimientos que se puedan alcanzar en un futuro, están consolidando una visión integradora de estos holobiontes, tanto biológica como ecológica y evolutiva. Si bien el concepto de *holobionte* como una unidad biológica de supervivencia evolutiva sobre la que opera la selección tiene sólidos fundamentos, las posibilidades de desconexión que presentan tanto la gramínea hospedadora como el endófito apoyan igualmente su interpretación como una comunidad de individuos relativamente independientes (Suárez 2018).

CONCLUSIONES

Tal como refleja este itinerario por algunos de los campos más estudiados de la Botánica, los logros científicos habidos en todos ellos han sido preeminentes en las últimas décadas. Las perspectivas indican que continuarán incrementándose en el próximo futuro, tanto por la abundante diversidad oculta de especies desconocidas de plantas y hongos que quedan por descubrir, como por los esperables nuevos progresos tecnológicos y analíticos que permitan su investigación, cada vez más profunda y afinada.

La convergencia entre el avance en las tecnologías de secuenciación genómica y otras metodologías (transcriptómica, proteómica, metabolómica, fenómica) en el estudio de las plantas, el desarrollo de herramientas bioinformáticas, y el uso estratégico de plantas modelo han aumentado exponencialmente los recursos ómicos disponibles de los vegetales y el conocimiento sobre su regulación funcional. Estos adelantos están impulsando una transición decisiva hacia enfoques más integradores, donde los pangenomas permiten capturar la complejidad genética que antes permanecía sin prospectar al utilizar un único genoma de referencia de una especie. Esto ha transformado nuestra capacidad para describir, comparar y

explotar la variación genómica, abriendo nuevas oportunidades para comprender la diversidad biológica de las plantas y acelerar su aplicación en investigaciones de biología funcional y en mejora vegetal.

Estos avances tecnológicos se están expandiendo no solo a plantas modelo y a cultivos, sino también a plantas no modelo, lo que está generando unas amplísimas bases de datos de «floras genómicas» en diversas regiones del mundo, como la iniciada en los Pirineos, o de «linajes genómicos» para ciertos grupos taxonómicos, cuyos estudios evolutivos y ecológicos aportarán nuevos conocimientos sobre sus orígenes, sus caracteres fenotípicos, sus adaptaciones ambientales o sus interrelaciones tróficas. Otros progresos, como los de la evolución del cariotipo, postulan escenarios alternativos que podrían suponer cambios de paradigma a hipótesis comúnmente aceptadas, como los intricados escenarios de la disploidía descendente entre poliploides y la recurrencia de la poliploidización.

Paralelamente, se ha dado también un adelanto considerable en el desarrollo de métodos analíticos, estadísticos y bioinformáticos, aplicados al estudio de los nuevos datos de plantas, y de programas de modelización. La inferencia filogenética y las disciplinas basadas en ella, así como los análisis de redes (evolutivas, de coexpresión génica, o de relación planta-animal o planta-endófito), al igual que la modelización de nicho, basadas en algoritmos matemáticos y simulaciones e incorporando otros de aprendizaje automático, continúan implementándose en la búsqueda de escenarios óptimos para cada caso de estudio.

Esta visión integradora de la botánica debe confluir también en la sistemática y en los sistemas de clasificación. Resulta, sin embargo, sorprendente que, pese a que los nuevos descubrimientos biológicos, ecológicos y genómicos de las plantas, y de sus métodos analíticos, de las últimas

décadas han proporcionado datos y herramientas valiosísimos para una mejor comprensión de la filogenia y la sistemática vegetal y sus disciplinas satélites, han surgido también controversias en la clasificación de las plantas. Estas contradicciones son fundamentalmente epistemológicas y se deben a distintas interpretaciones de la definición de los límites de los rangos jerárquicos de las plantas, lo que afecta a nuestro sistema de clasificación vegetal. Resolver las disparidades clasificatorias de grupos monofiléticos vs. parafiléticos y grupos fenéticos es uno de los desafíos a los que nos enfrentamos los botánicos, que posiblemente puedan clarificarse cuando se conozcan mejor los resultados de las complejas rutas de regulación que afectan al fenotipo de las plantas. Solventar estas discrepancias, en la era de los avances ómicos, resulta fundamental para garantizar la estabilidad nomenclatural de especies, géneros, familias y otros rangos taxonómicos, no solo para la Botánica y sus especialidades, sino para otras ciencias aplicadas relacionadas con ella, como la Agricultura, la Jardinería, la Farmacia y la Medicina. Proponemos por ello una visión integradora de la Botánica moderna que abarque el vínculo entre la taxonomía alfa y la omega.

REFERENCIAS

Abdelfattah A, Tack AJM, Lobato C, et al. 2023. From seed to seed: the role of microbial inheritance in the assembly of the plant microbiome. *Trends Microbiol* 31(4): 346–355.

Albertin W, Marullo P. 2012. Polyploidy in fungi: evolution after whole-genome duplication. *Proc Biol Sci*. 279(1738): 2497-2509.

APG (Angiosperm Phylogeny Group). 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, *Bot. J. Linn. Soc.* 181: 1–20.

Antonelli A, Govaerts R, Nic-Lughadha E, et al. 2023. Why plant diversity and distribution matter. *New Phytol.* 240: 1331–1336.

Antonelli A, Fry C, Smith RJ, et al. 2026. *State of the World's Plants and Fungi 2026*. Royal Botanical Gardens, Kew, Reino Unido. doi 10.34885/rdzs-ky83.

Avise JC. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *J. Biogeogr.* 36: 3–15.

Avni R, Kamal N, Bitz L, et al. 2026. A pangenome and pantranscriptome of hexaploid oat. *Nature* 649: 131–139.

Ayala FJ, Fitch WM, Clegg MT. 2000. Variation and evolution in plants and microorganisms: toward a new synthesis 50 years after Stebbins. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 97(13): 6941–6944.

Bergthorsson U, Adams KL, Thomason B, et al. 2003. Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants. *Nature* 424: 197–201.

Besnard G, Christin P-A, Malé P-JG, et al. 2014. From museums to genomics: old herbarium specimens shed light on a C3 to C4 transition. *J. Exp. Bot.* 65: 6711–6721.

Boucher FC, Lavergne S, Basile M, et al. 2016. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 20: 22–31.
Boucher FC, Dentant C, Ibanez S, et al. 2021. Discovery of cryptic plant diversity on the rooftops of the Alps. *Sci Rep* 11: 11128.
Brummitt N, Araújo AC, Harris T. 2021. Areas of plant diversity—What do we know? *Plants, People, Planet* 3: 33–44.
Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, et al. 2013. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu Rev Plant Biol.* 64: 807–838.
Bultman TL, Lembicz M, Leuchtmann A. 2022. Does the degree of mutualism between *Epichloë* fungi and *Botanophila* flies depend upon the reproductive mode of the fungi? *J Fungi* 8(12): 1270.
Campos M, Wu GA, Lei L, et al. 2026. Genomics and adaptive divergence of the allopolyploid grass *Brachypodium hybridum* in a pangenotypic framework. *bioRxiv.*
Castroviejo S, Aedo C. (coordinadores generales). 1986-2020. *Flora Iberica* vols. 1-21. Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
Catalán P. 2006. Phylogeny and evolution of *Festuca* L. and related genera of the subtribe Loliinae (Poeae, Poaceae). In: Sharma AK (ed.), *Plant Genome: Biodiversity and Evolution,* vol. 1D. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, pp. 255–303.
Catalán P. 2016. ¿Por qué es importante investigar en Botánica? *Lucas Mallada* 17: 9–13.
Catalán P. 2023. La ciencia de la botánica y el nombre de las plantas. *Crisis* 23: 6–7. Firma Invitada. Erial ediciones. Zaragoza.
Catalán P, Segarra-Moragues JG, Palop-Esteban M, et al. 2006. A Bayesian approach for discriminating among alternative inheritance hypotheses in plant polyploids: the allotetraploid origin of genus *Borderea* (Dioscoreaceae). *Genetics* 172: 1939–1953.
Catalán P, Torrecilla P, López-Rodríguez JA, et al. 2007. A systematic approach to subtribe Loliinae (Poaceae: Pooideae) based on phylogenetic evidence. *Aliso* 23: 380–405.
Catalán P, Müller J, Hasterok R, et al. 2012. Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv. *Ann. Bot.* 109: 385–405.
Catalán P, González-Candelas F. 2012. Técnicas y marcadores filogenéticos. In: Vargas P. & Zardoya R. (eds.). *El árbol de la vida. Sistemática y evolución de los seres vivos.* pp. 533–552. Madrid.

Catalán P, López-Álvarez D, Díaz-Pérez A, et al. 2016. Phylogeny and evolution of the genus *Brachypodium*. In: Vogel J (ed.). *Genetics and genomics of* Brachypodium. pp. 9–38. Series Plant Genetics and Genomics: Crops Models. Springer. New York.

Catalán P, Vogel JP. 2020. Advances on genomics, biology, ecology and evolution of Brachypodium, a bridging model grass system for cereals and biofuel grasses. *New Phytol.* 227: 1587–1590.

Catalán P, Sotomayor-Alge A, Zabalgogeazcoa I, et al. 2025. Coevolution of Pooideae grasses and their *Epichloë* endophytes within a hologenome framework. *NZGA: Research and Practice Series* 18: 21.

Chang C, Bowman JL, Meyerowitz EM. 2016. Field Guide to Plant Model Systems. *Cell* 167(2): 325–339.

Chen C, Sancho R, Campos M, et al. 2026. From tiny to massive: exploring genome evolution in the model grass genus *Brachypodium*. *bioRxiv* doi 10.64898/2026.07.16.738966.

Christenhusz MJ, Byng JW. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261 (3): 201–217.

Christin PA, Edwards EJ, Besnard G, et al. 2012. Adaptive evolution of C4 photosynthesis through recurrent lateral gene transfer. *Curr. Biol.* 22(5): 445–449.

Christoffersen ML. 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Syst. Biol.* 44: 440–454.

Clay K, Schardl C. 2002. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *Am. Nat.* 160: S99–S127.

Coomey JH, Sibout R, Hazen SP. 2020. Grass secondary cell walls, *Brachypodium distachyon* as a model for discovery. *New Phytol.* 227: 1649–1667.

Cronquist A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. New York Botanical Garden, Bronx.

De la Peña M, Poucet T, Montardit-Tarda F, et al. 2024. Natural variation in the adjustment of primary metabolism determines ammonium tolerance in the model grass Brachypodium distachyon. *J. Exp. Bot.* 22: 7237–7253.

De Queiroz K. 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 102 (Suppl 1): 6600–6607.

Decena MA, Campos-Caceres M, Calderón-Pardo D, et al. 2026. A Palearctic divide, niche conservatism, and host-fungal endophyte interactions shaped the phylogeography of the grass *Brachypodium sylvaticum*. *Plant Divers.* PLD642.

Devesa-Alcaraz JA, Carrión-García JS. 2012. *Las plantas con flor, apuntes sobre su origen, clasificación y diversidad.* pp. 1–522. Servicio de Publicaciones. Universidad de Córdoba. Córdoba.

Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, et al. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4: 699–710.

Du M, Wang T, Li C, et al. 2024. Discovery and characterization of *Epichloë* fungal endophytes from *Elymus* spp. in Northwest China. *Microorganisms* 12(7): 1497.

Du ZZ, He JB, Jiao WB. 2025. Plant graph-based pangenomics: techniques, applications, and challenges. *aBIOTECH* 6(2): 361–376.

Dunning LT, Olofsson JK, Parisod C, et al. 2019. Lateral transfers of large DNA fragments spread functional genes among grasses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 116 (10): 4416–4425.

Duran M, Campos M, Ben-Menni S, et al. 2025. Exploring genomic diversity and reproductive strategies in three expansion phases of the superdominant Brachypodium rupestre in high mountain grasslands. *Biol. Invasions.* 27: 251.

Eady C. 2021. The impact of alkaloid-producing *Epichloë* endophyte on forage ryegrass breeding: a new zealand perspective. *Toxins* 13(2): 158.

Farris JS. 1982. Outgroups and parsimony. *Syst. Zool.* 31: 328–334.

Ferrer-Gallego PP, Fabado J, Catalán P. 2025. On the taxonomy and nomenclature of the annual species of the Brachypodium distachyon grass complex (Gramineae, Pooideae). *Phytotaxa* 722 (2): 95–124.

Fitzpatrick CR, Copeland J, Wang PW, et al. 2018. Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 115(6): E1157–E1165.

Flavell R. 2009. Role of model plant species. *Methods Mol Biol.* 513: 1–18.

Freiberg M, Winter M, Gentile A. et al. 2010. LCVP, The Leipzig catalogue of vascular plants, a new taxonomic reference list for all known vascular plants. *Sci. Data* 7: 416.

Gagic M, Faville MJ, Zhang W, et al. 2018. Seed transmission of epichloë endophytes in lolium perenne is heavily influenced by host genetics. *Front. Plant Sci.* 9: 1580.
Gallaher TJ, Peterson PM, Soreng RJ, et al. 2022. Grasses through space and time: An overview of the biogeographical and macroevolutionary history of the Poaceae. *J. Syst. Evol.* 60(3): 522–569.
Gaurav K, Arora S, Silva P. et al. 2022. Population genomic analysis of *Aegilops tauschii* identifies targets for bread wheat improvement. *Nat Biotechnol* 40: 422–431.
Geddes-McAlister J, Uhrig R. 2025. The plant proteome delivers from discovery to innovation. *Trends Plant Sci.* 30: 837–845.
Good R. 1947. *The Geography of Flowering Plants.* Longman Higher Education. London.
Gordon SP, Contreras-Moreira B, Woods D, et al. 2017. Extensive gene content variation in the *Brachypodium distachyon* pangenome correlates with phenotypic variation. *Nat. Commun.* 8(1): 2184.
Gordon SP, Contreras-Moreira B, Levy JJ, et al. 2020. Gradual polyploid genome evolution revealed by a pan-genomic analysis of *Brachypodium hybridum* and its diploid progenitors. *Nat. Commun.* 11: 3670.
Grant V. 1981. *Plant speciation* (2nd ed.). Columbia University Press.
Grass Phylogeny Working Group III. 2025. A nuclear phylogenomic tree of grasses (Poaceae) recovers current classification despite gene tree incongruence. *New Phytol.* 245: 818–834.
Greilhuber J. 1984. Chromosomal evidence in taxonomy. In*:* V. H. Heywood & D. M. Moore (eds.), *Current concepts in plant taxonomy.* pp. 157–180. Academic Press. London.
Guerra A. 2026. The pangenome: a statistical model, not a fixed biological property. *Bioinform. Adv.* 6: vbag069.
Gundel PE, Dirihan S, Helander M. et al. 2014. Systemic fungal endophytes and ploidy level in *Festuca vivipara* populations in North European Islands. *Plant Syst Evol* 300: 1683–1691.
Hair J, Beuzenberg E. 1961. High Polyploidy in a New Zealand *Poa*. *Nature* 189: 160.
Hall BK. 2003. Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *Int J Dev Biol.* 47(7-8): 491–495.

Hall BG. 2017. *Phylogenetic trees made easy: a how-to manual*. 5th edition. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.
Hasterok R, Wang K, Jenkins G. 2020. Progressive refinement of the karyotyping of *Brachypodium* genomes. *New Phytol*. 227(6): 1668–1675.
Hasterok R, Catalán P, Hazen SP, et al. 2022. *Brachypodium*: Twenty years as a grass biology model system; the way forward? *Trends Plant Sci*. 27: 1002–1016.
Hawksworth DL, Hibbett DS, Kirk PM, et al. 2016. (308–310) Proposals to permit DNA sequence data to serve as types of names of fungi. *Taxon* 65: 899–900.
Hennig W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press. Urbana.
Heslop-Harrison JS. 1991. The molecular cytogenetics of plants. *J. Cell Sci*. 100: 15–21.
Heyduk K, Moreno-Villena JJ, Gilman I, et al. 2019. The genetics of convergent evolution: insights from plant photosynthesis. *Nat Rev Genet* 20: 485–493.
Heywood VH. 1974. Systematics–the stone of Sisyphus. *Biol. J. Linn. Soc*. 6: 169–178.
Hibbett D, Nagy LG, Nilsson RH. 2025. Fungal diversity, evolution, and classification. *Curr. Biol*. 35(11): R463–R469.
Hibdige SGS, Raimondeau P, Christin P-A, et al. 2021. Widespread lateral gene transfer among grasses. *New Phytol*. 230: 2474–2486.
Hickerson MJ, Carstens BC, Cavender-Bares J, et al. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Mol Phylogenet Evol*. 54(1): 291–301.
Hoberg EP, Brooks DR. 2008. A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host–parasite systems. *J. Biogeogr*. 35: 1533–1550.
Hörandl E. 2006. Paraphyletic versus monophyletic taxa—evolutionary versus cladistic classifications. *Taxon* 55: 564–570.
Humboldt A von. 1818. *Personal Narrative of Travels to the Equinoctial Regions of the New Continent During the Years 1799 to 1804*. Longman, Hurst, Rees, Orme & Browne. London.
IBI (International Brachypodium Initiative) 2010. Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon*. *Nature* 463: 763–768.

Inda LA, Segarra-Moragues JG, Müller J, et al. 2008. Dated historical biogeography of the temperate Loliinae (Poaceae, Pooideae) grasses in the northern and southern hemispheres. *Mol. Phylogenet. Evol.* 46 (3): 932–957.

Jiao Y, Wickett NJ, Ayyampalayam S, et al. 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* 473: 97–100.

Johnson LJ, de Bonth ACM, Briggs LR, et al. 2013. The exploitation of epichloae endophytes for agricultural benefit. *Fungal Divers.* 60: 171–188.

Johnson MG, Pokorny L, Dodsworth S, et al. 2019. A universal probe set for targeted sequencing of 353 nuclear genes from any flowering plant designed using k-medoids clustering. *Syst Biol.* 68(4): 594–606.

Joppa LN, Roberts DL, Myers N, et al. 2011. Biodiversity hotspots house most undiscovered plant species. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 108: 13171–13176.

Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, et al. 2002. *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach,* 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. pp. 1-576.

Kellogg EA. 2015. The Families and Genera of Vascular Plants. Volume XIII. *Flowering Plants. Monocots. Poaceae.* Springer, New York, pp. 1–408.

Kellogg EA. 2022. Genetic control of branching patterns in grass inflorescences. *Plant Cell* 34(7): 2518–2533.

Kellogg EA, Camara PE, Rudall PJ, et al. 2013. Early inflorescence development in the grasses (Poaceae). *Front Plant Sci.* 4: 250.

Kendrick B. 1991. Fungal symbioses and evolutionary innovations. In: Margulis L, Fester R (eds.), *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: Speciation and Morphogenesis.* The MIT Press. Cambridge, pp. 249–261.

Khan A, Garg V, Roorkiwal M, et al. 2019. Super-pangenome by integrating the wild side of a species for accelerated crop improvement. *Trends Plant Sci.* 25: 148–158.

Khoury CK, Brush S, Costich DE, et al. 2022. Crop genetic erosion: understanding and responding to loss of crop diversity. *New Phytol.* 233: 84–118.

Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution.* Cambridge University Press. Cambridge.

Lee K, Missaoui A, Mahmud K, et al. 2021. Interaction between grasses and *Epichloë* endophytes and its significance to biotic and abiotic stress tolerance and the rhizosphere. *Microorganisms* 9(11): 2186.
Lee TA, Illouz-Eliaz N, Nobori T, et al. 2025. A single-cell, spatial transcriptomic atlas of the *Arabidopsis* life cycle. *Nat. Plants* 11: 1960–1975.
Lemey P, Salemi M, Vandamme AM (eds.). 2009. *The phylogenetic handbook: a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*, 2nd ed. Cambridge University Press. Cambridge.
Lendemer J, Thiers B, Monfils AK, et al. 2020. The extended specimen network: A strategy to enhance US biodiversity collections, promote research and education. *Bioscience* 70(1): 23–30.
Leuchtmann A, Schardl CL. 2005. The *Epichloë* endophytes of grasses and the symbiotic continuum. In: Dighton J, White JF, Oudemans P. (eds.), *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. Taylor & Francis, pp. 475–503.
Leuchtmann A, Bacon CW, Schardl CL, et al. 2014. Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloë*. *Mycologia* 106: 202–215.
Leuchtmann A, Schardl CL. 2022. Genetic diversity of *Epichloë* endophytes associated with *Brachypodium* and *Calamagrostis* host grass genera including two new species. *J Fungi* 8(10): 1086.
Liu L, Wu S, Yu L. 2015. Coalescent methods for estimating species trees from phylogenomic data. *J. Syst. Evol.* 53: 380–390.
López-Álvarez D, Manzaneda AJ, Rey PJ, et al. 2015. Environmental niche variation and evolutionary diversification of the *Brachypodium distachyon* grass complex species in their native circum-Mediterranean range. *Am. J. Bot.* 102: 1–16.
Lyons C, Scholthof K. 2015. Watching grass grow: the emergence of *Brachypodium distachyon* as a model for the Poaceae. *Archimedes* 40: 479–501.
Madlung A. 2013. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity* 110: 99–104.
Magallón S, Castillo A. 2009. Angiosperm diversification through time. *Am J Bot.* 96(1): 349–365.
Maguilla E, Escudero M. 2016. Cryptic species due to hybridization: a combined approach to describe a new species (Carex*:* Cyperaceae). *PLoS ONE* 11(12): e0166949.

Malik V. 2017. The genus: A natural or arbitrary entity. *Plant. Arch.* 17: 251–257.
Mallet J. 2007. Hybrid speciation. *Nature* 446: 279–283.
Mandáková T, Lysak MA. 2018. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. *Curr Opin Plant Biol.* 42: 55–65.
Manickam S, Rajagopalan VR, Kambale R, et al. 2023. Plant Metabolomics: Current Initiatives and Future Prospects. *Curr Issues Mol Biol.* 45(11): 8894–8906.
Marques I. 2015. Bury botany's outdated image. *Nature* 520: 295.
Marques I, Feliner GN, Draper-Munt D, et al. 2010. Unraveling cryptic reticulate relationships and the origin of orphan hybrid disjunct populations in *Narcissus*. *Evolution* 64(8): 2353–2368.
Marques I, Draper D, López-Herranz M, et al. 2016. Past climate changes facilitated homoploid speciation in three mountain spiny fescues (*Festuca,* Poaceae). *Sci Rep* 6: 36283.
Mason AS, Wendel JF. 2020. Homoeologous Exchanges, Segmental Allopolyploidy, and Polyploid Genome Evolution. *Front Genet.* 11: 1014.
Mayr E. 1942. *Systematics and the Origin of Species.* Columbia Univ. Press. New York.
Mayr E, Bock WJ. 2002. Classifications and other ordering systems. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 40: 169–194.
McClintock B. 1984. The significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226: 792–801.
McKown KH, Bergmann DC. 2020. Stomatal development in the grasses: lessons from models and crops (and crop models). *New Phytol.* 227: 1636–1648.
Médail F, Diadema K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *J. Biogeogr.* 36: 1333–1345.
Michael TP. 2026. Plant genome assembly and annotation. *Curr Opin Plant Biol.* 90: 102859.
Minaya M, Hackel J, Namaganda M, et al. 2017. Contrasting dispersal histories of broad- and fine-leaved temperate Loliinae grasses: range expansion, founder events, and the roles of distance and barriers. *J. Biogeogr.* 44: 1980–1993.

Moon CD, Scott B, Schardl CL, et al. 2002. The evolutionary origins of *Epichloë* endophytes from annual ryegrasses. *Mycologia* 92: 1103–1118.

Moon CD, Craven KD, Leuchtmann A, et al. 2004. Prevalence of interspecific hybrids amongst asexual fungal endophytes of grasses. *Mol. Ecol.* 13: 1455–1467.

Moreno-Aguilar MF, Arnelas I, Sánchez-Rodríguez A, et al. 2020. Museomics unveil the phylogeny and biogeography of the neglected Juan Fernández archipelago *Megalachne* and *Podophorus* endemic grasses and their connection with relict Pampean-Ventanian fescues. *Front Plant Sci.* 11: 819.

Moreno-Aguilar MF, Inda LA, Sánchez-Rodríguez A, et al. 2022. Evolutionary dynamics of the repeatome explains contrasting differences in genome sizes and hybrid and polyploid origins of grass Loliinae lineages. *Front Plant Sci.* 13: 901733.

Moreno-Aguilar MF, Chen C, Viruel J, et al. 2026. Phylogenomic discordances reveal conflicting hybridization episodes and widespread lineage sorting events in temperate Loliinae grasses. *Syst. Biol.* syag035.

Mu W, Li K, Yang Y, et al. 2023a. Subgenomic stability of progenitor genomes during repeated allotetraploid origins of the same grass *Brachypodium hybridum*. *Mol Biol Evol.* 40(12): msad259.

Mu W, Li K, Yang Y, et al. 2023b. Scattered differentiation of unlinked loci across the genome underlines ecological divergence of the selfing grass *Brachypodium stacei*. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 120: e2304848120.

Mu W, Liu J, Catalán P. 2026. Collapsed Chrom: resolving the assembly of collapsed chromosomal segments in polyploid genomes of the model grass genus *Brachypodium*. *bioRxiv*. doi: 10.64898/2026.03.07.71029.

Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

Nagabhyru P, Dinkins RD, Wood CL, et al. 2013. Tall fescue endophyte effects on tolerance to water-deficit stress. *BMC Plant Biol.* 13: 127.

Nevill PG, Zhong X, Tonti-Filippini J, et al. 2020. Large scale genome skimming from herbarium material for accurate plant identification and phylogenomics. *Plant Methods* 16: 1–8.

Nieto-Feliner G, Álvarez I, Fuertes J, et al. 2017. Is homoploid hybrid speciation that rare? An empiricist's view. *Heredity* 118(6), 513–516.
Nieto-Feliner G, Gutiérrez-Larena B, Fuertes-Aguilar J. 2004. Fine-scale geographical structure, intra-individual polymorphism and recombination in nuclear ribosomal internal transcribed spacers in *Armeria* (Plumbaginaceae). *Ann Bot.* 93(2):189–200.
Ohyanagi H, Yano K, Yamamoto E. 2022. *Plant Omics. Advances in Big Data Biology.* CABI. Wallingford. UK. .
Olson A, Kumari S, Wei X, et al. 2026. Gramene 2025: expanded comparative genomics and pathway resources, integrated search, and pan-genome portals for crop research. *Nucleic Acids Res.* 54(D1): D1720-D1732.
Omacini M, Chaneton EJ, Ghersa CM, et al. 2001. Symbiotic fungal endophytes control insect host-parasite interaction webs. *Nature* 409: 78–81.
Owens GL, Huang K, Todesco M, et al. 2023. Re-evaluating homoploid reticulate evolution in *Helianthus* sunflowers. *Mol Biol Evol.* 40(2): msad013.
Page RDM, Holmes EC. 1998. *Molecular Evolution, A Phylogenetic Approach.* Blackwell Science. Oxford.
Pellicer J, Hidalgo O, Dodsworth S, et al. 2018. Genome size diversity and its impact on the evolution of land plants. *Genes* 9: 88.
Pellicer J, Leitch IJ. 2020. The Plant DNA C-values database (release 7.1): an updated online repository of plant genome size data for comparative studies. *New Phytol.* 226: 301–305.
Pereira E, Vázquez de Aldana BR, San Emeterio L, et al. 2019. A survey of culturable fungal endophytes from *Festuca rubra* subsp. *pruinosa,* a grass from marine cliffs, reveals a core microbiome. *Front Microbiol.* 9: 3321.
Peterson PM, Romaschenko K, Soreng, RJ. et al. 2025. An ITS phylogeny of *Festuca s. l.* clarifies the generic circumscription of the broad-leaved complex (Poaceae, Pooideae, Poeae, Loliinae). *J. Plant Taxon. Geogr.* 80: 201–227.
Pickett B, Carey CJ, Arogyaswamy K, et al. 2022. Enriched root bacterial microbiome in invaded vs native ranges of the model grass allotetraploid *Brachypodium hybridum. Biol. Invasions* 24: 1097–1116.

Pimentel M, Escudero M, Sahuquillo E, et al. 2017. Are diversification rates and chromosome evolution in the temperate grasses (Pooideae) associated with major environmental changes in the Oligocene-Miocene? *PeerJ* 5: e3815.

Pimm SL, Joppa LN. 2015. How many plant species are there, where are they, and at what rate are they going extinct? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 100: 170–176.

Plants of the World Online (POWO) 2026 (+). Kew Botanical Gardens. <https://powo.science.kew.org/> (consultada en julio 2026).

Podani J. 2010. Monophyly and paraphyly: A discourse without end? *Taxon* 59: 1011–1015.

Pont C, Leroy T, Seidel M, et al. 2019. Tracing the ancestry of modern bread wheats. *Nat Genet.* 51(5): 905–911.

Priest HD, Fox SE, Rowley ER, et al. 2014. Analysis of global gene expression in *Brachypodium distachyon* reveals extensive network plasticity in response to abiotic stress. *PLoS One* 9(1): e87499.

Raven PH. 1976. Systematics and plant population biology. *Syst Bot.* 1: 284.

Ree RH, Smith SA. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Syst. Biol.* 57: 4–14.

Richards AJ. 2003. Apomixis in flowering plants: an overview. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 358(1434): 1085–1093.

Rieseberg LH, Blackman BK. 2010. Speciation genes in plants. *Ann Bot.* 106(3): 439–455.

Rodríguez RJ, White JF, Arnold AE, et al. 2009. Fungal endophytes: Diversity and functional roles. *New Phytol.* 182: 314–330.

Ronquist F. 2012. Sistemática: reconstruir el árbol de la vida. En Vargas & Zardoya (eds.), *El árbol de la vida. Sistemática y evolución de los seres vivos.* Capítulo 1: 1-11. Madrid.

Saikkonen K, Gundel PE, Helander M. 2013. Chemical ecology mediated by fungal endophytes in grasses. *J. Chem. Ecol.* 39: 962–968.

Saikkonen K, Young CA, Helander M, et al. 2016. Endophytic *Epichloë* species and their grass hosts: from evolution to applications. *Plant Mol. Biol* 90: 665–675.

Sancho R, Inda LA, Díaz-Pérez A, et al. 2022a. Tracking the ancestry of known and 'ghost' homeologous subgenomes in model grass *Brachypodium* polyploids. *Plant J.* 109(6): 1535–1558.
Sancho R, Catalán P, Contreras-Moreira B, et al. 2022b. Patterns of pan-genome occupancy and gene co-expression under water-deficit in *Brachypodium distachyon*. *Mol. Ecol.* 31: 5285–5306.
Sanmartín I. 2012. Historical biogeography: evolution in time and space. *Evo Edu Outreach* 5: 555–568.
Schardl CL. 1996. *Epichloë* species: fungal symbionts of grasses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 34: 109–139.
Schardl CL, Leuchtmann A, Spiering MJ. 2004. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annu Rev Plant Biol.* 55: 315–340.
Schardl CL, Craven KD, Speakman S, et al. 2008. A novel test for host-symbiont codivergence indicates ancient origin of fungal endophytes in grasses. *Syst. Biol.* 57: 483–498.
Schardl CL, Young CA, Pan J, et al. 2013. Currencies of mutualisms: sources of alkaloid genes in vertically transmitted epichloae. *Toxins* 5(6): 1064–1088.
Scholthof K-BG, Irigoyen S, Catalán P, et al. 2018. *Brachypodium:* a monocot grass model genus for plant biology. *Plant Cell* 30: 1673–1694.
Segarra-Moragues JG, Palop-Esteban M, González-Candelas F, et al. 2005. On the verge of extinction: genetics of the critically endangered Iberian plant species, *Borderea chouardii* (Dioscoreaceae) and implications for conservation management. *Mol. Ecol.* 14: 969–982.
Segarra-Moragues JG, Palop-Esteban M, González-Candelas F, et al. 2007. *Nunatak* survival vs. *tabula rasa* in the Central Pyrenees: a study on the endemic plant species *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *J. Biogeogr.* 34: 1893–1906.
Segarra-Moragues JG, Catalán P. 2008. Glacial survival, phylogeography, and a comparison of microsatellite evolution models for resolving population structure in two species of dwarf yams (*Borderea*, Dioscoreaceae) endemic to the central Pyrenees. *Plant Ecol. Divers.* 1(2): 229–243.

Shi T, Van de Peer Y. 2026. Revisiting ancient whole-genome duplications in the seed and flowering plants through the lens of dosage-sensitive genes. *Sci Adv.* 12(1): eaea9797.
Sokal RR, Sneath PHA. 1963. *Principles of Numerical Taxonomy.* W. H. Freeman. San Francisco.
Soltis PS, Soltis DE. 2000. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc Natl Acad Sci U. S. A.* 97(13): 7051–7057.
Soltis DE, Visger CJ, Soltis PS. 2014. The polyploidy revolution then… and now: Stebbins revisited. *Am J Bot.* 101(7): 1057–1078.
Soltis PS, Marchant DB, Van de Peer Y, et al. 2015. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr Opin Genet Dev.* 35: 119-125.
Soltis DE, Visger CJ, Marchant DB, et al. 2016. Polyploidy: Pitfalls and paths to a paradigm. *Am J Bot.* 103(7): 1146-1166.
Song M, Chai Q, Li X, et al. 2015. An asexual *Epichloë* endophyte modifies the nutrient stoichiometry of wild barley (*Hordeum brevisubulatum*) under salt stress. *Plant Soil* 387: 153–165.
Song H, Nan Z. 2015. Origin, divergence, and phylogeny of asexual *Epichloë* endophyte in *Elymus* species from western China. *PLoS One* 10(5): e0127096.
Sotomayor-Alge A, Inda LA, Ángel-Beamonte E, et al. 2025. Unveiling an asymmetric plant-fungal symbiosis: morphological, cytogenetic, and molecular characterization of a haploid *Epichloë festucae* strain associated with three polyploid cytotypes of the Iberian endemic grass *Festuca rothmaleri. IMA Fungus* 16: e162692.
Sotomayor-Alge A, Nagabhyru P, Vázquez de Aldana BR, et al. 2026. Host-associated chemotypic, genetic and phenotypic variation in natural *Festuca* spp.–*Epichloë festucae* symbioses across the Iberian Peninsula. *bioRxiv.*
Sreedasyam A, Plott C, Md Hossain MS, et al. 2023. JGI Plant Gene Atlas: an updateable transcriptome resource to improve functional gene descriptions across the plant kingdom. *Nucleic Acids Res.* 51: 8383–8401.
Stace 1981. Generic and infrageneric nomenclature of annual Poaceae: Poeae related to *Vulpia* and *Desmazeria. Nordic J. Bot.* 1: 17–26.
Stace CA 1989. *Plant taxonomy and biosystematics.* 2nd ed. E. Arnold. London.

Stace CA. 2009. Chaos out of order in our new Floras? *Gorteria* 33: 140–148.
Stace CA. 2022. Conspectus of and key to the world's species of *Vulpia* C. C. Gmel. (Poaceae: Loliinae) and seven related genera. *British & Irish Botany* 4(2): 74–94.
Stace C, Preston CD, Pearman DA. 2015. *Hybrid Flora of the British Isles*. Botanical Society of Britain and Ireland. Bristol.
Stebbins GL. 1947. Types of polyploids: their classification and significance. *Adv. Genet.* 1: 403–429.
Stebbins GL. 1949. The evolutionary significance of natural and artificial polyploids in the family Gramineae. *Hereditas* 35: 461–485.
Stebbins GL. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York. New York, USA.
Stebbins GL. 1959. The role of hybridization in evolution. *Proc. Am. Philos. Soc.* 103: 231–251.
Stebbins GL. 1985. Polyploidy, hybridization and the invasion of new habitats. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72: 824–832.
Stevens PF. 2017+ (2001 onwards). *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 14, July 2017. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (consultada en julio 2026).
Stuessy TF. 1997. Classification: more than just branching patterns of evolution. *Aliso* 15: 113–124.
Suárez, J. 2018. The importance of symbiosis in philosophy of biology: an analysis of the current debate on biological individuality and its historical roots. *Symbiosis* 76: 77–96.
Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy AG, et al. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol Ecol.* 7(4): 453–464.
Tadych M, Bergen M, Dugan FM, et al. 2007. Evaluation of the potential role of water in spread of conidia of the *Neotyphodium* endophyte of *Poa ampla*. *Mycol Res.* 111: 466–472.
Tadych M, Bergen MS, White JF. 2014. *Epichloë* spp. associated with grasses: new insights on life cycles, dissemination and evolution. *Mycologia* 106: 181–201.
Takhtajan A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York.

te Beest M, Le Roux JJ, Richardson DM, et al. 2012. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Ann Bot.* 109(1): 19–45.

Thines M, Crous PW, Aime MC, et al. 2018. Ten reasons why a sequence-based nomenclature is not useful for fungi anytime soon. *IMA Fungus* 9(1): 177–183.

Thünen T, Becker Y, Cox MP, et al. 2022. *Epichloë scottii sp. nov.,* a new endophyte isolated from *Melica uniflora* is the missing ancestor of *Epichloë disjuncta. IMA Fungus* 13(1): 2.

Tietje M, Antonelli A, Baker WJ, et al. 2022. Global variation in diversification rate and species richness are unlinked in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 119(27): e2120662119.

Tkach N, Schneider J, Döring E, et al. 2020. Phylogenetic lineages and the role of hybridization as driving force of evolution in grass supertribe Poodae. *Taxon* 69: 234–277.

Treindl AD, Stapley J, Winter DJ, et al. 2021. Chromosome-level genomes provide insights into genome evolution, organization and size in *Epichloe* fungi. *Genomics* 113(6): 4267–4275.

TROPICOS 2026+. *Online botanical dataset.* Missouri Botanical Garden. <https://tropicos.org/home> (consultada en julio 2026).

Turland N, Wiersema J, Barrie F, et al. 2025. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code).* University of Chicago Press. Chicago.

Van Valen L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25: 233–239.

Vargas P, Zardoya R (eds.) 2012. *El árbol de la vida. Sistemática y evolución de los seres vivos.* Madrid.

Vavilov NI. 1996*. *Five continents.* Bioversity Books. 198 pp. (*: recopilación póstuma de las descripciones de Vavilov de 1916–1940 de sus expediciones a los cinco continentes en busca de nuevos cultivos).

Vázquez de Aldana BR, Soto-Barajas MC, Zabalgogeazcoa I. 2015. Hongos endófitos *Epichloë* en pastos de la península ibérica. *Pastos* 45: 6–18.

Verelst W, Bertolini E, De Bodt S, et al. 2013. Molecular and physiological analysis of growth-limiting drought stress in *Brachypodium distachyon* leaves. *Mol Plant.* 6(2): 311–322.

Viruel J, Conejero M, Hidalgo O, et al. 2019. A target capture-based method to estimate ploidy from herbarium specimens. *Front. Plant Sci.* 10: 937.

Vogel JP. 2016. The rise of *Brachypodium* as a model system. In: Vogel J (ed.). *Genetics and genomics of Brachypodium*. pp. 1-8. Series Plant Genetics and Genomics: Crops Models. Springer. New York.

Wolfe TM, Balao F, Trucchi E, et al. 2023. Recurrent allopolyploidizations diversify ecophysiological traits in marsh orchids *(Dactylorhiza majalis s. l.). Mol Ecol.* 32(17): 4777–4790.

Woods DP, McKeown MA, Dong Y, et al. 2016. Evolution of VRN2/Ghd7-like genes in vernalization-mediated repression of grass flowering. *Plant Physiol.* 170: 2124–2135.

Woods DP, Dong Y, Bouché F, et al. 2020. Mutations in the predicted DNA polymerase subunit POLD3 result in more rapid flowering of *Brachypodium distachyon*. *New Phytol.* 227: 1725–1735.

Yadav A, Chen M, Acharya SM, et al. 2025. A stable 15-member bacterial SynCom promotes *Brachypodium* growth under drought stress. *Front Microbiol.* 16: 1649750.

Yakimowski SB, Rieseberg LH. 2014. The role of homoploid hybridization in evolution: a century of studies synthesizing genetics and ecology. *Am J Bot.* 101(8): 1247–1258.

Zabalgogeazcoa I, De Aldana BRV, Ciudad AG, et al. 2003. Fungal endophytes in grasses from semi-arid permanent grasslands of western Spain. *Grass Forage Sci.* 58: 94–97.

Zamora JC, Svensson M, Kirschner R. et al. 2018. Considerations and consequences of allowing DNA sequence data as types of fungal taxa. *IMA Fungus* 9: 167–175.

Zedane L, Hong-Wa C, Murienne J, et al. 2016. Museomics illuminate the history of an extinct, paleoendemic plant lineage (Hesperelaea, Oleaceae) known from an 1875 collection from Guadalupe Island, Mexico. *Biol. J. Linn. Soc.* 117: 44–57.

Zhang D, Li YY, Zhao X, et al. 2024. Molecular insights into self-incompatibility systems: from evolution to breeding. *Plant Commun*. 5(2): 100719.

Zhang T, Huang W, Zhang L., et al. 2024. Phylogenomic profiles of whole-genome duplications in Poaceae and landscape of differential duplicate retention and losses among major Poaceae lineages. *Nat Commun* 15: 3305.

Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E. 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiol Rev.* 32(5): 723–735.
Zuntini AR, Carruthers T, Maurin O., et al. 2024. Phylogenomics and the rise of the angiosperms. *Nature* 629: 843–850.

ÍNDICE

Agradecimientos 9

Introducción 11

Diversidad botánica, taxonomía y sistemática 15

El concepto de especie en plantas 27

Cladística vs. Sistemática evolutiva 51

Genómica y evolución en vegetales 71

Plantas modelo y pangenomas 79

Interacciones planta-endófito y coevolución 99

Conclusiones 121

Referencias 125

Este libro se terminó de imprimir
en los talleres de ???????????
el ?? de septiembre de 2026