

## LA HISTORIA DE LA VIDA

José A. Domínguez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> c/. Capricornio, 11; 50012 ZARAGOZA (ESPAÑA)

Sin lugar a dudas el conocimiento por el pasado de la Tierra, los tiempos geológicos pretéritos y los seres que en ellos vivieron están de actualidad. Por un lado, la gran invasión de dinosaurios y otros monstruos a la que nos han sometido los medios de comunicación en los últimos años -a raíz de llevar al cine la novela Parque Jurásico- ha contribuido a esa moda, popularizando no sólo los grandes reptiles de la Era Secundaria sino también temas como la evolución. Desde una perspectiva más próxima, todo ello ha servido para sensibilizar al ciudadano sobre el patrimonio paleontológico que poseemos en nuestro país, sobre la necesidad de conservarlo e incluso para desarrollar una nueva modalidad de turismo cultural basado en otros valores diferentes de los meramente paisajísticos y que, en España, ha recuperado localidades y comarcas del interior.

Por otro lado cabe apuntar los recientes avances científicos y la gran difusión que están teniendo los nuevos descubrimientos en el campo de la paleontología, bien porque existe un mayor esfuerzo investigador, bien por esa sensibilidad social que antes citábamos, la cual permite que los hallazgos gocen de eco en la prensa y tengan, así, una amplia difusión.

Ahora, pues, que parece remitir esa invasión jurásica de dinosaurios que nos ha saturado y a la que antes aludíamos, no está de más echar un vistazo retrospectivo a la historia de la vida sobre el planeta para percatarnos, por ejemplo, que el tan traído período Jurásico es un pequeño -y reciente- instante en el conjunto de sucesos que han ocurrido sobre la Tierra o que antes de que aparecieran los dinosaurios, otros seres no menos sorprendentes habitaron el planeta y marcaron las pautas de la evolución, la cual daría lugar a esos grandes reptiles y a los mamíferos que nos precedieron. Es momento para recordar, además, que otros importantísimos fenómenos sucedieron, como la aparición de las primeras células; o la fotosíntesis, que posibilitó el cambio de una atmósfera reductora y enrarecida a otra rica en oxígeno, lo que, a su vez, permitió la colonización de la superficie terrestre por parte de las plantas y animales acuáticos. También es buen momento para aclarar aspectos tales como los métodos que tienen los científicos para fechar las rocas o qué criterios siguen para dividir el tiempo pasado.

### La aparición de la vida.

La historia de la Tierra es un ciclo permanente de creación y destrucción. Por un lado la fuerza interna

del planeta levanta cordilleras y continentes. Simultáneamente, las fuerzas erosivas de la atmósfera, de las aguas y de los seres vivos están modelando permanentemente la morfología de los continentes. La corteza terrestre es disgregada, transportada y depositada en sedimentos, los cuales son comprimidos, deformados y elevados formando nuevas cordilleras, en un continuo ciclo.

El cálculo de la edad de la Tierra ha estado ligado tradicionalmente a la cultura y a los conocimientos científicos de cada época. En la actualidad los geólogos poseen medios para calcular de modo preciso la edad absoluta de las rocas en unidades de tiempo que van desde unos pocos miles de años hasta los cuatro o cinco mil millones de años. Si esto no es posible, los geólogos pueden asignarles un orden dentro de una serie de acontecimientos de los que forman parte, mediante una datación relativa. La antigüedad de las rocas se calcula a partir de la tasa constante de descomposición de los isótopos radiactivos de la corteza terrestre. Como es sabido, los elementos químicos radiactivos, formados por átomos inestables se desintegran en otros estables. Al analizar una muestra de roca se puede determinar la proporción entre núcleos radiactivos y estables, calculando la edad de esa muestra conociendo la tasa de desintegración, constante para cada elemento. Entre los métodos más usados en geología se encuentran el de uranio-plomo, el del rubidio-estroncio, el del potasio-argón y el del carbono.

Cada método tiene una aplicación específica. Así, por ejemplo, el método del uranio-plomo se emplea sólo para rocas o minerales cuya edad sobrepase los diez millones de años. En cambio, el método del C<sup>14</sup> sólo permite dataciones fiables en muestras recientes, de hasta 40.000 ó 50.000 años. Por ello se emplea para estudiar restos de árboles, turba, semillas o huesos.

Pero, para muchos investigadores, los meteoritos son los mejores materiales para averiguar la edad de la Tierra. Ello es debido a que, según las teorías actuales, pertenecen al sistema solar y se formaron en el mismo momento que éste y, por tanto, que nuestro planeta. Además, al estar libres de contaminación, los isótopos radiactivos se encuentran en ellos en proporciones muy próximas a las del momento original. Como resultado del análisis de distintos tipos de meteoritos, en 1953, Claire C. Patterson fijó en 4.550 millones de años la edad de la Tierra. No obstante, nuevos estudios sostienen que ésta siguió aumentando de tamaño por la colisión de meteoritos

hasta hace 4.410 millones de años, momento en el que empezó a retener atmósfera y crear núcleo. Las rocas de la corteza comenzaron a solidificarse hace 3.900 millones de años (Allegre & Schneider, 1994).

Por otra parte, los científicos reconstruyen la historia de la vida analizando los restos fósiles de los seres vivos que se encuentran en algunas rocas sedimentarias. A consecuencia de la erosión de los continentes, los materiales son arrastrados hasta cuencas (mares, lagos) donde se sedimentan. Como las rocas sedimentarias se depositan ordenadamente en capas o estratos, siempre los más modernos sobre los antiguos, ello permite establecer una cronología relativa. No obstante, los estratos depositados horizontal y ordenadamente pueden haber sufrido posteriormente plegamientos y alteraciones de su disposición.

Las discordancias notables y los cambios en la composición de dichos estratos proporcionan a los geólogos la base para establecer divisiones en los tiempos geológicos. La historia de la Tierra se divide, de forma convencional, en tres etapas o eones. El eón más antiguo se denomina Arcaico, le sigue el Proterozoico (literalmente, era) y, el más reciente, el Fanerozoico (era de la vida manifiesta).

El **Arcaico** o **Arqueano** abarca desde el origen del planeta hasta hace 2.500 millones de años, momento en que empieza a existir oxígeno libre en la atmósfera. El eón **Proterozoico** desde ese momento hasta hace 550 millones de años. Por último, el **Fanerozoico** comienza hace 550 millones de años, coincidiendo con la expansión de los organismos formadores de esqueletos, y continúa hasta el momento actual. El eón Fanerozoico es dividido, a su vez, en varias Eras y éstas, en **Períodos**.

Los estudios realizados en rocas de diversas partes del mundo han permitido establecer que hace aproximadamente 550 millones de años tuvo lugar la aparición de los organismos pluricelulares dotados de exoesqueleto. Dada la trascendencia del fenómeno, los geólogos sitúan en ese momento el comienzo del **Cámbrico**, primer período de la **Era Primaria** o **Paleozoico**.

Todo el tiempo que va desde la formación del planeta hasta el **Cámbrico** se ha venido denominando **Precámbrico**. Hasta mediados de siglo, los científicos creían que en las rocas precámbricas no había fósiles y parecía como si la fauna del **Cámbrico** hubiese aparecido de repente y que, gusanos, esponjas y trilobites, careciesen de antecesores conocidos. Pero en las últimas décadas se han ido descubriendo fósiles en rocas precámbricas que, por ser microscópicos, habían pasado desapercibidos. Allá por 1954 se descubrieron en Ontario (Canadá) las primeras pruebas de la existencia de cianobacterias cuya acumulación produjo depósitos que los científicos denominan estromatolitos (del griego stroma, cubrecama y lithos, piedra) por estar dispuestos en capas. Luego se han descubierto estromatolitos en otros puntos del mundo. Los más antiguos poseen una edad de unos 3.600 a 3.000 millones de años (Schopf, 1978; Orgel, 1994).

Se cree que las primeras trazas de vida surgieron hace unos 3.500 millones de años pero apenas quedan restos de aquella época ya que los sucesos geológicos ocurridos desde entonces en la Tierra los han borrado,

al someter las rocas a una intensa deformación y metamorfismo. No obstante, en rocas sudafricanas y australianas, a las que se les calcula una edad de 3.500 a 3.200 millones de años, se han encontrado microfósiles semejantes a bacterias (Schopf, 1978; Gould, 1994).

Recientemente, un grupo internacional de científicos ha detectado, en rocas de hace 3.800 millones de años, procedentes de Groenlandia, signos de actividad biológica, lo que adelantaría a esa fecha el origen de la vida en la Tierra. Hasta esos momentos nuestro planeta estuvo sometido a un intenso bombardeo de meteoritos, lo que pudo potenciar la aparición de esos primeros síntomas de vida biológica. De todas formas lo más difícil es imaginar qué pudo pasar en esos primeros mil millones de años de la historia de nuestro planeta, en los cuales se produjo el decisivo paso del mundo inorgánico, mineral, a la vida orgánica. Para llenar esa laguna, los científicos cuentan con el concurso de la Química y el conocimiento de lo que está sucediendo en la superficie de los otros planetas del sistema solar.

Ya a mediados de los años veinte, el bioquímico ruso A.I. Oparin y, más tarde, el también bioquímico británico J.B.S. Haldane, afirmaban que la existencia de una atmósfera reductora, sin oxígeno libre, era condición necesaria para la evolución de la vida a partir de materia orgánica no biológica. Más tarde, desde los trabajos de Stanley L. Miller y Harold C. Urey en la Universidad de Chicago, a comienzos de los años cincuenta, han sido numerosos los experimentos en los que se han sintetizado moléculas orgánicas a partir de elementos inorgánicos, simulando las condiciones atmosféricas y ambientales existentes en la Tierra a comienzos de su evolución. En otros trabajos se ha conseguido la polimerización (unión) de dichas moléculas, formando lo que podrían haber sido las grandes moléculas o polímeros prebiológicos (Dickerson, 1978; Orgel, 1994).

Los primeros organismos vivos sobre el planeta seguramente fueron seres unicelulares, procariotas, es decir, sin núcleo diferenciado, semejantes a las bacterias fermentadoras actuales, pero que en aquella época obtendrían la energía necesaria para su supervivencia de la degradación de moléculas orgánicas constituidas de forma no biológica, es decir, producidas por las descargas eléctricas, la radiación ultravioleta o la radiactividad de las rocas. Dichos organismos eran consumidores de materia orgánica, pero no productores. La producción biológica de materia orgánica no tendría lugar hasta la aparición de bacterias fotosintéticas que permitió a los organismos vivos captar la energía solar y utilizarla en la síntesis de moléculas orgánicas. La fotosíntesis permitió fabricar glucosa, una molécula altamente energética, a partir del dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) y de la energía solar.

Al principio, la fotosíntesis debió emplear el ácido sulfhídrico ( $\text{SH}_2$ ) como fuente de hidrógeno. Más tarde, algunos organismos optaron por el agua ( $\text{H}_2\text{O}$ ), un elemento más abundante. Este hecho sería trascendental para la evolución posterior de la vida sobre la Tierra ya que en este tipo de fotosíntesis se libera oxígeno.

A partir de entonces, la atmósfera iría cambiando

su composición al aumentar su concentración de oxígeno. Se supone que hace 2.000 millones de años la atmósfera alcanzó unos niveles elevados de este gas, permitiendo la respiración aerobia y el predominio de los organismos aerobios. El cambio en la atmósfera, por la "contaminación" del oxígeno, y la presión de los nuevos organismos supuso un vuelco ambiental, produciéndose la primera extinción en masa conocida, la de los organismos anaerobios (que no consumen oxígeno), algunos de los cuales se hallan hoy representados todavía en hábitats marginales como ambientes hipersalinos o surgencias termales oceánicas profundas.

La presencia de oxígeno en la atmósfera supuso otra ventaja para los seres vivos ya que con la acción de los rayos ultravioleta se forma ozono. La capa de ozono que actúa a su vez como filtro contra la radiación ultravioleta, se convirtió así en escudo protector de los organismos que vivían en superficie (Allegre & Schneider, 1994).

La evolución continuó inexorable. Los organismos aerobios se diversificaron. Hace 1.500 millones de años, cuando la atmósfera ya había alcanzado una composición semejante a la actual, aparecieron los seres eucariotas unicelulares, es decir, células dotadas de núcleo diferenciado y citoplasma organizado (Allegre & Schneider, 1994). Hace 700 millones de años, esos seres unicelulares darían lugar a los primeros organismos pluricelulares, situación más ventajosa y eficiente porque permite la especialización celular.

Los primeros signos de organismos animales se hallaron en las colinas de Ediacara, en el sur de Australia y sus restos se hallan en rocas de entre 700 a 600 millones de años, en el período que se denomina Precámbrico superior (Gould, 1994). Se trata de huellas e impresiones en muy buen estado que corresponden básicamente a celentéreos y anélidos y otras formas de dudosa clasificación. Todos ellos son animales de cuerpo blando, formas aplanadas y laminares que carecían de exoesqueleto mineralizado. Sólo hay una excepción a este último rasgo y se trata de *Parvancorina minchami*, que se identifica como una forma larvaria de crustáceo o trilobites (Meléndez, 1995), constituyendo, en consecuencia, el primer artrópodo fósil conocido.

Pero lo que más llama la atención a los científicos es que la fauna ediacareense se extinguió, constituyendo un callejón sin salida desde el punto de vista evolutivo, ya que no pueden establecerse relaciones entre aquella y los organismos vivos o con los fósiles del Cámbrico (Levinton, 1993). Este hecho es constante también en restos de fauna precámbrica hallados en otros continentes. Los científicos lo explican como si hubieran sido reiterados experimentos, fracasados, de la evolución (Gould, 1994).

Hace 600 millones de años nuestro planeta presentaba un aspecto desolador. La tierra firme era un paisaje estéril e inhabitado, pero en las profundidades marinas los primitivos seres que habitaban las aguas iban a conocer una expansión y una diversificación espectaculares. Es lo que los paleontólogos definen como la explosión de vida del Cámbrico.

## La explosión de vida del Cámbrico.

Ese suceso tan trascendental ocurrió hace  $\approx$  600 millones de años: los seres marinos que hasta entonces habitaban los mares se diversificaron y multiplicaron espectacularmente, dando lugar a los principales phyla de organismos que hoy conocemos (se denomina phylum al conjunto de organismos que poseen la misma estructura corporal) (Levinton, 1993).

En el período anterior al Cámbrico, en lo que se denomina como Precámbrico, y que comienza en el momento de la formación de la corteza terrestre, los seres vivos fueron evolucionando lentamente desde las formas más primitivas. Hoy se sabe, por los escasos yacimientos descubiertos, que la fauna precámbrica estaba formada por celentéreos del tipo de las medusas y gusanos, ya que se han encontrado sus huellas e impresiones, y otros animales blandos de difícil clasificación. No existían todavía los corales, artrópodos (salvo quizás *Parvancorina*), braquiópodos ni, por supuesto, cordados. En los tiempos precámbricos sí estaban bien representados otros grupos como las algas y los microorganismos. No hay que olvidar que la aportación de oxígeno a la atmósfera se debió a la actividad fotosintética de las algas.

Hace unos 600 millones de años, el panorama cambió profundamente. Diversos acontecimientos provocaron una rápida evolución de los organismos pluricelulares como resultado de la adaptación a nuevas condiciones ambientales. Estos cambios han quedado reflejados en los sedimentos y en los fósiles que contienen, que a partir de entonces se generalizan. En esta disyunción los paleontólogos ubican el comienzo del período Cámbrico (de Cambria, antiguo nombre del país de Gales).

En el Cámbrico se diversifican celentéreos y gusanos, y aparecen como nuevos grupos los braquiópodos y los artrópodos. Incluso hacen su aparición ya organismos emparentados con los cordados, seres dotados de notocordio, cordón de células que en los vertebrados dará lugar a la columna vertebral.

Para los geólogos, un cúmulo de factores propiciaron las nuevas condiciones ambientales. Así, coincidieron importantes cambios tectónicos que modificaron la faz de la Tierra, con cambios climáticos, bioquímicos y, como consecuencia, cambios genéticos y ecológicos (Gould, 1994; Liñán, 1995)

Los científicos estudian con intensidad en los sedimentos la transición del Precámbrico al Cámbrico. Hace 550 millones de años, el gran continente Gondwana se fractura en diversas placas que comienzan a desgajarse y derivar independientemente. Ello provocó una mayor actividad volcánica y la invasión del mar de zonas anteriormente continentales. Estos fenómenos tectónicos acarrearón otros cambios como los climáticos y la diversificación de los escenarios ecológicos. Entre las principales novedades cabe citar la aparición de la depredación como estrategia alimentaria, frente a los organismos sedimentívoros y detritívoros (comedores de fango). Otro hecho trascendental fue la aparición de esqueletos mineralizados en algas y animales. Ello permitió a los

organismos adquirir una mayor consistencia frente al medio, mayor aislamiento del mismo y defensa frente a depredadores. La aparición de nuevos nichos ecológicos, de esqueletos mineralizados y de nuevas estrategias tróficas, coincidió o facilitó una gran revolución bioquímica, por la que los organismos aumentaron y mejoraron la dotación genética. Así, por ejemplo, la fijación del calcio a partir del carbonato cálcico del agua marina fue consecuencia de la presencia de enzimas específicas. Los científicos piensan que las reservas de calcio, en principio necesario para el metabolismo, se convirtieron en caparazones defensivos eficaces contra los depredadores.

Todos estos factores propiciaron la evolución y diversificación de los seres vivos, que colonizaron los nuevos ambientes que se iban originando en un planeta cambiante. Estos cambios sin precedentes en épocas anteriores han sido bautizados como la "explosión" del Cámbrico. Una auténtica explosión de vida, de la que, no olvidemos, somos herederos.

Durante el Cámbrico, lo que es hoy la Península Ibérica, estaba ubicada en el margen del supercontinente Gondwana, en la zona ecuatorial y estuvo cubierta por el océano. En sus aguas vivieron numerosos invertebrados, cuyos cadáveres cayeron al fondo marino, los cuales -como fósiles- aparecen en las rocas cámbricas del Sistema Ibérico, las mejor y más ampliamente estudiadas de la península. Materiales que se depositaron en el Cámbrico pueden observarse en localidades del Jiloca y del Jalón como Murero, Villafeliche, Embid y Huérmeda.

En este punto hay que señalar la importancia que para la interpretación del Cámbrico posee el yacimiento de Murero, conocido por la diversidad de trilobites que en él se han encontrado y por las novedades que sigue aportando, con fósiles excepcionalmente bien conservados correspondientes a algas, anélidos y otros grupos en estudio (Liñán, 1995).

En aquella época los mares estaban habitados por numerosas especies hoy ya extinguidas pero cuyos grupos han persistido hasta hoy, como ocurre con poríferos (esponjas), anélidos (gusanos), artrópodos, braquiópodos, moluscos y equinodermos.

Los poríferos estaban representados por los arqueociatos, que vivían fijados al sustrato. Los artrópodos aparecen en este momento, conocen una gran expansión y son el grupo más abundante de esta época, especialmente representado por los trilobites, que poseían esqueleto quitinoso segmentado. Los braquiópodos también aparecen en el Cámbrico. Estos invertebrados están dotados de una concha con un orificio por el que emiten un pedúnculo para fijarse al sustrato.

Los mares cámbricos también estaban habitados por algas y por microorganismos que formaban el plancton. Dentro de los organismos unicelulares destaca el grupo de los acritarcos, microscópicos, de forma esférica, dotados de espinas y que se encuentran aislados o en cadenas. Se cree que vivían en la capa más superficial del agua, formando parte del fitoplancton. Dentro de este grupo de fósiles se incluyen bacterias y cianobacterias, así como dinoflagelados.

Tanto algas filamentosas como poríferos formaban grandes masas en las zonas intermareales del litoral, llegando a constituir auténticas barreras de tipo arrecifal.

Entre los yacimientos del Cámbrico medio con proyección internacional destaca el de Burgess Shale (Columbia Británica), en el Canadá occidental. Allí quedaron excepcionalmente fosilizados los animales marinos que vivían sobre el fango al pie de lo que fue un arrecife (Conway Morris & Whittington, 1979) y que son referencia obligada al estudiar este período.

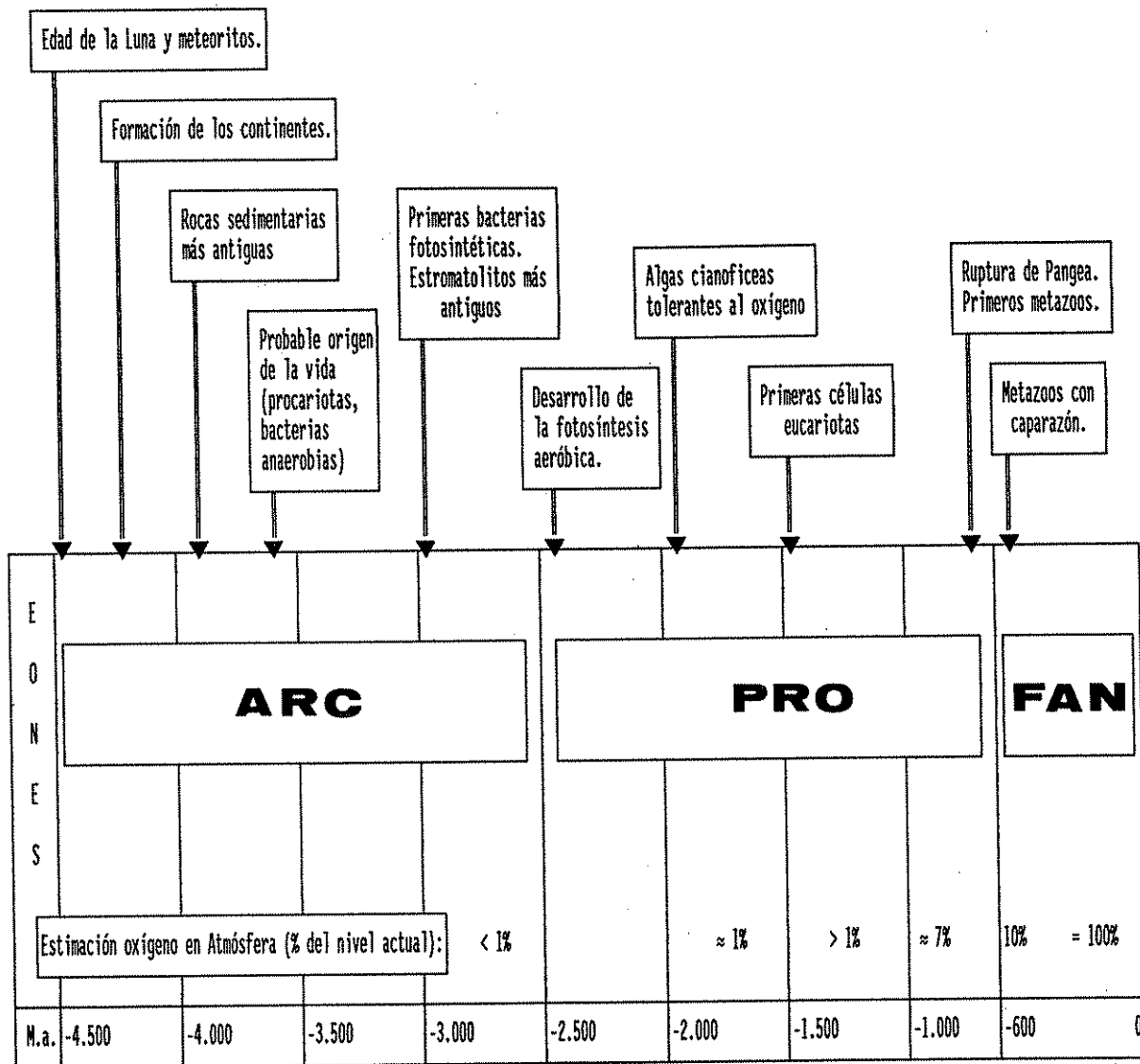
### La evolución de la vida.

Los geólogos datan el comienzo de la Era Paleozoica hace unos 550 millones de años (Ma). A comienzos de esta era, en el período Cámbrico se produce un estallido evolutivo y los océanos se pueblan de vida. Aparecen los seres con exoesqueleto, es decir con caparazones y conchas: equinodermos (estrellas de mar y erizos), artrópodos (trilobites) y moluscos (ammonites).

En el período siguiente, el Ordovícico (500 Ma) aparecen los primeros peces, sin mandíbulas, pero dotados ya de espina dorsal. A finales del Silúrico (400 Ma) las primeras plantas y animales (probablemente artrópodos y gusanos) colonizan tierra firme. Hasta entonces toda la vida se había desarrollado en el agua. El período Devónico se caracteriza por la aparición de los anfibios. Surgen también los primeros insectos sin alas. En el Carbonífero lo hacen los primeros reptiles y los insectos voladores, como las libélulas gigantes. Es una época de expansión de los arácnidos y miriápodos. La era Paleozoica concluye con el período Pérmico, que conoce una importante extinción masiva de seres marinos, entre ellos, los trilobites. Los insectos gigantes serán reemplazados por otros de metamorfosis complicada.

La Era Mesozoica o Secundaria comienza hace 220 millones de años, con el período Triásico. En esta época aparecen los primeros árboles (coníferas) y también los primeros mamíferos. Los moluscos conocerán una gran expansión, siendo seres característicos de esta era (ammonites, belemnites). Dentro de los artrópodos se desarrollan los decápodos y se hacen abundantes ostrácodos y filópodos. En el período Jurásico los reptiles conocen su expansión (dinosaurios, pterodáctilos, reptiles marinos) y aparecen las primeras aves como *Archaeopteryx*. Los artrópodos conocen profundas transformaciones. Aparecen los braquiuros y numerosos macruros, nadadores o bentónicos. En lo que respecta a los insectos, aparecen los himenópteros, dípteros y lepidópteros. En el período Cretácico surgen las plantas con flores. Los artrópodos llegan al grado de desarrollo actual. Este período concluye hace 65 millones de años con una gran extinción masiva de seres vivos, incluidos los dinosaurios, debido a los profundos cambios ecológicos que conoció la Tierra.

La Era Terciaria o Cenozoica se caracteriza por el dominio y la expansión de los mamíferos, incluida la aparición de los primeros homínidos hace 4 millones de años, pero la especie humana actual (*Homo sapiens*) tan sólo tiene 100.000 años. Los artrópodos



Principales acontecimientos de la evolución de la Biosfera (según Schopf 1978; Cloud 1983, modificado). Eones: **ARC** = Arcaico, **PRO** = Proterozoico, **FAN** = Eón Phanerozoico.

y, en general, todos los invertebrados terciarios son similares a los de la fauna actual, siendo comunes un gran número de géneros actuales.

### Bibliografía

- ALLEGRE, C. J. & SCHNEIDER, S.H., 1994.- La evolución de la Tierra. *Investigación y Ciencia*, 219: 36-45.
- CLOUD, P., 1983.- La Biosfera. *Investigación y Ciencia*, 86: 116-127.
- CONWAY MORRIS, S. & WHITTINGTON, H.B., 1979.- Los animales de Burgess Shale. *Investigación y Ciencia*, 36: 88-99.
- DICKERSON, R.E. 1978.- La evolución química y el origen de la vida. *Investigación y Ciencia*, 26: 34-53.
- GOULD, S.J., 1994.- La evolución de la vida en la Tierra. *Investigación y Ciencia*, 219: 55-61.
- KNOLL, A.H., 1991.- El final del eón proterozoico. *Investigación y Ciencia*, 183: 26-34.
- LEVINTON, J.S., 1993.- La edad de oro de la evolución animal. *Investigación y Ciencia*, 196: 44-52.
- LIÑAN, E., 1995.- La expansión de la vida en el Cámbrico: una introducción. En: *La expansión de la vida en el Cámbrico*, GAMEZ, J.A. & LIÑAN, E. (eds.). Institución Fernando el Católico. Zaragoza, 1995.
- McMENAMIN, M.A.S., 1987.- La radiación de la vida animal. *Investigación y Ciencia*, 129: 72-80.
- MELENDEZ, B., 1995.- El significado de la escasez de fósiles anteriores al Cámbrico. En: *La expansión de la vida en el Cámbrico*, GAMEZ, J.A. & LIÑAN, E. (eds.). Institución Fernando el Católico. Zaragoza, 1995.
- ORDEL, L.E., 1994.- Origen de la vida sobre la Tierra. *Investigación y Ciencia*, 219: 47-53.
- SCHOPF, J.W., 1978.- La evolución de las células primitivas. *Investigación y Ciencia*, 26: 58-75.