

FLORA PALEOZOICA: UNA SÍNTESIS

Francisco de Borja CASCALES MIÑANA¹
Francisco Javier RUIZ SÁNCHEZ²

¹Departament de Biologia Vegetal. Facultat de Farmàcia. Universitat de València.

C/ Dr. Moliner 50, 46100 Burjassot (València). borja.cascales@uv.es

²Departament de Geologia. Facultat de Ciències Biològiques. Universitat de València.

C/ Dr. Moliner 50, 46100 Burjassot (València). francisco.ruiz@uv.es

INTRODUCCIÓN: EL PALEOZOICO

El Paleozoico comprende un intervalo temporal entre 543 y 248 millones de años. Este intervalo es clave para la comprensión de la evolución en el seno de los grandes grupos de animales y plantas multicelulares. Durante el Paleozoico acontecieron dos de los eventos más importantes en la historia de la vida sobre la Tierra. Por un lado, la “Explosión Cámbrica” en la que se desarrolla un proceso de diversificación de la vida animal, y por otro la extinción de finales del Pérmico, las causas de la cual, todavía hoy son discutidas (cambios en la circulación oceánica y afloramiento de sustancias nocivas para los seres vivos, impactos de cuerpos extraterrestres, etc.), cuyos efectos pueden leerse a través del registro fósil, y que claramente configuran un gran cataclismo que casi extermina la vida sobre el planeta (Raup et al., 1983; Jablonski, 1991; McElwain and Punyasena, 2007).

Un tercer evento ecológico importante ocurrido durante el Paleozoico se relaciona con el “mundo vegetal”. En el Paleozoico surge un nuevo grupo de organismos derivado de las algas al que denominamos “plantas terrestres”. Este grupo evolucionó y se diversificó muy rápidamente, colonizando en unas pocas decenas de millones de años una gran parte de los hábitats terrestres del momento, colaborando en la estructuración ecológica de los

ecosistemas terrestres tal y como hoy día los conocemos.

La distribución de masas continentales y oceánicas durante el Paleozoico era muy distinta a la actual. Durante este periodo de tiempo han sido citadas seis grandes áreas continentales, cada una de las cuales contenía diferentes partes de los actuales continentes. La distribución latitudinal durante el Paleozoico de estas áreas era muy distinta a la actual. África se encontraba en el polo sur, la costa oeste de Norteamérica en el ecuador, y una parte muy pequeña de la Península Ibérica en latitudes intertropicales. Esta distribución latitudinal tiene importantes connotaciones climáticas, y por tanto ambientales, factores que regulan la distribución de los seres vivos.

El contexto geológico del Paleozoico se caracteriza fundamentalmente por los dos importantes orógenos que acontecieron en este intervalo de tiempo. La Orogenia Variscana y la Hercínica se desarrollaron durante el Paleozoico, modelando, junto con la Alpina, desarrollada durante el Terciario, la superficie terrestre. Otros eventos geológicos de gran interés ambiental, con especial relevancia para la originación de las plantas terrestres, han sido los importantes cambios en el nivel del mar. En especial la importante regresión marina acontecida a principios del Silúrico, que propició la emersión de zonas de la plataforma continen-

tal, anteriormente ocupadas por los mares. Antes de la regresión de principios del Silúrico estas zonas se encontraban colonizadas por los ancestros acuáticos (algas verdes) de las plantas terrestres.

En este contexto geológico se desarrolló la “invasión” del medio continental terrestre por las primeras plantas adaptadas a condiciones de vida fuera del mar. El proceso de colonización fue gradual y escalar. Las innovaciones evolutivas como el tejido vascular conductor, los estomas, la aparición de la semilla, etc., que surgieron en el grupo (Cascales-Miñana and Ruiz-Sánchez, 2007), propiciaron un rápido incremento de la biomasa aportada al ecosistema por las plantas.

FLORA PALEOZOICA

Las primeras plantas terrestres (los embriofitos) se desarrollaron a partir de las algas carofíceas. Estas plantas primigenias, probablemente poseían una anatomía similar a los briofitos. Los macrofósiles de estas primeras plantas son raros, presumiblemente por falta de tejidos fosilizables. Sin embargo, existe un amplio registro de las esporas que producían estos organismos. Las esporas fósiles más antiguas datan del Ordovícico medio (Steehans *et al.*, 2009).

Las primeras plantas vasculares se desarrollan en el Silúrico medio (Edwards and Richardson, 2004). Sus primeras formas comprenden a pequeños organismos de ramificación dicótoma, que configuran la División Rhyniophyta, y a plantas pertenecientes al conocido como Club-mosses. A partir de estas primitivas formas de rhiniofitas, precursoras de los licófitos, la vegetación terrestre se diversificó rápidamente durante el Devónico (Gensel and Andrews, 1984). Así pues, al final del Devónico todas las grandes divisiones de las plantas vasculares a excepción de las plantas con flor se muestran en el registro fósil. En este contexto, el Devónico representa un periodo del tiempo geológico durante el cual se originaron importantes estructuras anatómicas, además

de nuevas estrategias reproductivas, imprescindibles para la colonización de los biotopos terrestres (Banks, 1968). De entre todas estas innovaciones estructurales, el crecimiento secundario es el primero en aparecer en el registro fósil (Devónico medio). Posteriormente, la mayor novedad evolutiva en materia reproductiva que se origina en el Paleozoico es la aparición de la semilla. Los primeros restos fósiles de plantas productoras de semillas son muy fragmentarios, si bien las primeras estructuras que pueden ser atribuidas a semillas datan del Devónico superior (Rowe, 1997).

Dentro del grupo de las primeras plantas terrestres encontramos tres variaciones de un mismo plan estructural. Este plan se basa en un porte herbáceo y tallos fotosintéticos con variaciones en cuanto a la posición de las estructuras reproductivas y su patrón de ramificación. Los grupos resultantes abarcarían los primitivos rhiniofitos, los zosterofilales y los trimerófitos. Dentro de los rhiniofitos, *Rhynia* y *Cooksonia* presentaban ramificación dicótoma, sin ningún apéndice. Sus ejes acababan con engrosamientos correspondientes a los esporangios. Los zosterofilales eran plantas más robustas que presentaban una dicotomía y un característico rizoma postrado junto con esporangios en la parte terminal de sus ramas, pero que aparecían unidos de forma lateral (Edwards, 1969, 1972). Por último, los trimerófitos representan un paso más en la evolución de las plantas, con un patrón morfológico más complejo, más nivel de ramificación y la primera evidencia de un indumento espinoso en algunas formas (Gensel and Berry, 2001).

En el Devónico medio aparece un grupo de plantas vasculares que eran capaces de desarrollar un xilema secundario, y por tanto vencer las restricciones de tamaño impuestas por una ontogenia basada en el porte herbáceo. Este grupo es conocido como progimnospermas. Sin embargo, estas plantas que representan un “avance” en cuanto a la estructuración de los ecosistemas, seguían teniendo afinidades con los primitivos grupos al reproducirse mediante esporas (Fairon-Demaret and Leponce,

2001). Las progimnospermas se extendieron desde el Devónico medio hasta el Pérmico superior.

En estos primeros eventos de radiación de las plantas vasculares se consolida un grupo conocido como Club-mosses, actualmente representado por los licófitos. Este grupo juega un importante rol en la historia de las vegetaciones de la Tierra, poseyendo un largo registro desde el Devónico medio (Cleal and Thomas, 1994). Sin embargo, es especialmente importante durante el Carbonífero, dado que a él corresponden las primeras y únicas formas de los helechos arborescentes, propiamente dichos. Desde el punto de vista morfológico, uno de los principales caracteres de los licófitos es la existencia de micrófilos, directamente insertados en el haz vascular del tallo y la posición adaxial de los esporangios (Gensel and Berry, 2001). Al Club-mosses pertenecen los principales organismos de porte arborescente que configuraron los bosques del Carbonífero. *Lepidodendron*, uno de estos licófitos, configuraba su crecimiento secundario no a partir de vasos leñosos, sino a partir de la corteza; la parte externa de su tronco estaba recubierta de una serie de escamas (cojinetes), que correspondían a la zona de inserción de los micrófilos (Cleal and Thomas, 1994).

El tercer gran grupo de plantas devónicas que poseen representantes actuales lo encontramos en los esfenófitos. Este grupo de plantas está representado por los equisetos o colas de caballo. Estos organismos tienen como principales características, un tallo estriado organizado en nudos y entrenudos, esporangios agrupados en estróbilos y una amplia cavidad medular. El equisetal *Archaeocalamites* era herbáceo y presentaba verticilos de micrófilos ramificados de forma dicótoma. También durante el Paleozoico se desarrollaron formas arborescentes como el género *Calamites* (Doye, 1998). En contraposición los esfenofilaes, cuyo registro se pierde al final del Pérmico, eran todos herbáceos y constituían el sotobosque de, entre otros, *Lepidodendron* y *Calamites* (Cleal and Thomas, 1999).

Los verdaderos helechos, pertenecientes a la División Filicophyta, se desarrollan al final del Devónico, presentando una primera radiación durante el Carbonífero (Thomas and Spicer, 1986). Posteriormente, durante el Jurásico experimentan una segunda diversificación, convirtiéndose en las formas predominantes hasta finales del Cretácico. Estos organismos se caracterizan por presentar las primeras hojas verdaderas, llamadas frondas. Como característica reproductiva, citar que los esporangios de los helechos primigenios eran terminales, sin embargo, durante el Carbonífero los helechos tienden a desplazar los esporangios hacia la zona inferior de sus frondas.

Así pues, en los albores del Carbonífero la vegetación estaba dominada por plantas pertenecientes al Club-mosses y a las progimnospermas. A estos grupos se les sumaron otros como los equisetales, los helechos verdaderos, y las pteridospermas (Eldredge and Novacek, 1985; Cleal and Thomas, 1999). Todas estas formas vieron menguada su representatividad en la biosfera como consecuencia de la extinción que se produjo al final del Carbonífero (Phillips and Cecil, 1985; Phillips *et al.*, 1985), y que marcó entre otros, el declive de los licófitos arborescentes (Cleal and Thomas, 1999).

Las pteridospermas eran similares a los progimnospermas, en cuanto que combinaban la estructura interna de una fanerógama y el follaje de un helecho. Sin embargo, cuando el organismo se hacía fértil eran portadoras de óvulos y de sacos polínicos. Este grupo dominó la vegetación del hemisferio norte durante el Carbonífero superior, y solamente unas pocas formas sobrevivieron hasta el Mesozoico (Cleal and Thomas, 1999). Entre los grupos que la literatura cita como grupos escindidos de las pteridospermas, encontramos taxones con representantes actuales, como el Orden Cycadales y el Orden Gnetales, ambos poseen registro desde el Pérmico hasta la actualidad.

Finalmente, el Pérmico representa la culminación del primer gran desarrollo de la vegetación sobre la Tierra. Durante el Pérmico dominan las floras cuyo primer registro se sitúa en el Carbonífero. Destacan las coníferas, cicadas, glossopteridales, gigantopteridales y

peltaspermales. Las plantas con semilla estaban dominadas por formas arbóreas, con un estrato inferior formado por representantes del Club-mosses, los equisetales, esfenófitos y los helechos con semilla.



Fig.1: representación actual de plantas con flor

IMPORTANCIA EVOLUTIVA DEL PALEOZOICO

En el Paleozoico coexistieron plantas vasculares con crecimiento primario y un sistema reproductivo basado en las esporas (actualmente representadas por las pteridofitas), plantas con crecimiento primario y reproducción mediante semillas, plantas con crecimiento secundario y reproducción por semillas, y plantas con crecimiento secundario y que utilizaban la espora como medio de reproducción (como las progimnospermas, grupo estrictamente Paleozoico). Actualmente, las plantas vasculares están representadas de forma mayoritaria por las angiospermas (Fig. 1) y las gimnospermas (Fig. 2). Junto con estos dos grandes grupos convive una pequeña representación de plantas con esporas, los helechos. De estos tres grupos, únicamente las gimnospermas y los helechos poseen registro en el Paleozoico. Esto pone de relieve que la diversidad en el

Paleozoico fue mucho más compleja en términos de diversidad estructural, es decir, de variedad de formas anatómicas y estrategias reproductivas.



Fig. 2: ecosistema actual dominado por coníferas

Por otro lado, el Paleozoico recoge aproximadamente el 90% de taxones ensayo, entendidos éstos como aquellos que poseen registro fósil únicamente en una unidad temporal. Proporcionan una importante información para la inferencia paleoecológica de dichos intervalos de tiempo, así como información clave para entender la evolución. Se han caracterizado como los grupos de menor éxito evolutivo, entendiendo tal éxito como producto de la cantidad de tiempo que consigue permanecer un taxon en la biota (Cascales-Miñana and Ruiz-Sánchez, 2008). Por lo tanto, la mayor diversidad estructural observada, la presencia exclusiva de planes estructurales sin representación actual y la mayor abundancia de taxones ensayo, hacen del registro fósil de plantas vasculares del Paleozoico, la piedra angular para entender la evolución de las plantas vasculares.

Por lo tanto, la flora del Paleozoico está caracterizada por representar la variedad más grande de plantas vasculares de la historia de la Tierra. Este periodo del tiempo geológico proporciona una valiosísima información para entender las tendencias y patrones en la evolución de las plantas vasculares. Este último punto se asienta sobre las evidencias que apuntan a que durante el Paleozoico tienen lugar, la radiación devónica, la aparición de las grandes innovaciones evolutivas y las dos extinciones que más han afectado a las plantas vasculares (extinciones del Carbonífero y Pérmico). Por otra parte, el registro fósil de plantas vasculares del Paleozoico muestra la mayor concentración de taxones ensayo de este grupo. Todo ello, hace del Paleozoico una "etapa" clave para entender la composición y distribución de las diferentes floras que han configurado los paisajes de la Tierra.



Orden Lepidodendrales
Período Carbonífero



Orden Equisetales - Fam. Calamitaceae
Calamites sp.
Período Carbonífero

REFERENCIAS

- BANKS, H.P. (1968): *The Early History of Land Plants*. In: Drake ET ed. *Evolution and Environment: A Symposium Presented on the Occasion of the 100th Anniversary of the Peabody Museum of Natural History at Yale University*. New Haven: Yale University Press, 73-107.
- CASCALES-MIÑANA, B. & RUIZ-SÁNCHEZ, F.J. (2007): *Distribución de tasas evolutivas en plantas vasculares entre el Silúrico y el Pleistoceno*. In: Cambra-Moo O, Martínez-Pérez C, Chamero B, et al., eds. *Cantera Paleontológica*. Cuenca: Diputación de Cuenca, 99-109.
- CASCALES-MIÑANA, B. & RUIZ-SÁNCHEZ, F.J. (2008): *Medida del éxito evolutivo de las floras del Paleozoico basada en técnicas de clasificación numérica*. In: Esteve J, Meléndez G, eds. *Palaeontologica Nova*. Zaragoza: Universidad de Zaragoza, 151-163.
- CLEAL, C.J. & THOMAS, B.A. (1994): *Palaeozoic palaeobotany of Great Britain*, London: Chapman and Hall.
- CLEAL, C.J. & THOMAS, B.A. (1999): *Plant Fossils: the history of land vegetation*, Woodbridge: The Boydell Press.
- DOYLE, J.A. (1998): *Phylogeny of vascular plants*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 567-599.
- EDWARDS, D. (1969): *Zosterophyllum from Lower Old Red Sandstone of South Wales*. *New Phytologist*, 68: 923-931.
- EDWARDS, D. (1972): *A Zosterophyllum fructification from the Lower Old Red Sandstone of Scotland*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 14: 77-&.
- EDWARDS D. & RICHARDSON, J.B. (2004): *Silurian and Lower Devonian plant assemblages from the Anglo-Welsh Basin: a palaeobotanical and palynological synthesis*. *Geological Journal*, 39: 375-402.
- ELDREDGE, N. & NOVACEK, M.J. (1985): *Systematics and paleobiology*. *Paleobiology*, 11: 65-74.
- FAIRON-DEMARET, M. & LEPONCE, I. (2001): *Leaf dimorphism in Archaeopteris roemeriana (Progymnosperm): further early fossil evidence of shoot dorsiventrality*. *American Journal of Botany*, 88: 729-735.
- GENSEL, P.G. & ANDREWS, H.N. (1984): *Plant life in the Devonian*, New York: Praeger.
- GENSEL, P.G. & BERRY, C.M. (2001): *Early lycoplyte evolution*. *American Fern Journal*, 91: 74-98.
- JABLONSKI, D. (1991): *Extinctions - a paleontological perspective*. *Science*, 253: 754-757.
- McELWAIN, J.C. & PUNYASENA, S.W. (2007): *Mass extinction events and the plant fossil record*. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 548-557.
- PHILLIPS, T.L. & CECIL, C.B. (1985): *Paleoclimatic controls on coal resources of the pennsylvanian system of North America - Introduction and overview of contributions*. *International Journal of Coal Geology*, 5: 1-6.
- PHILLIPS, T.L., PEPPERS, R.A. & DIMICHELE, W.A. (1985): *Stratigraphic and interregional changes in pennsylvanian coal -swamp vegetation- environmental inferences*. *International Journal of Coal Geology*, 5: 43-109.
- RAUP, D.M., SEPKOSKI, J.J. & STIGLER, S.M. (1983): *Mass Extinctions in the Fossil Record*. *Science*, 219: 1240-1241.
- ROWE, N.P. (1997): *Late Devonian winged preovules and their implications for the adaptive radiation of early seed plants*. *Palaeontology*, 40: 575-595.
- STEEMANS, P., LE HÉRISSÉ, A., MELVIN, J. et al. (2009): *Origin and Radiation of the Earliest Vascular Land Plants*. *Science*, 324: 353.
- THOMAS, B.A. & SPICER, R.A. (1986): *The evolution and palaeobiology of land plants*, Portland: Dioscorides Press.