

# PRIMEROS RESTOS DE PLANTAS VASCULARES DEL LOCHKOVIENSE (DEVÓNICO INFERIOR) DE LA PROVINCIA DE TERUEL

Carlos MARTÍNEZ-PÉREZ<sup>1,2</sup>

Héctor BOTELLA<sup>3</sup>

<sup>1</sup> School of Earth Sciences, University of Bristol. Wills Memorial Building, Queen's Road, Bristol BS8 1RJ, United Kingdom; carlos.martinez-perez@bristol.ac.uk

<sup>2</sup> Museo Paleontológico de Alpuente. Avda./ José Antonio, 17. 46178, Alpuente (Valencia). España

<sup>3</sup> Departamento de Geología. Universidad de València. c/ Dr. Moliner 50, 46100 Burjasot (Valencia), hector.botella@uv.es

## RESUMEN

El Devónico Inferior representa un episodio clave en la historia evolutiva de las plantas. Durante este intervalo temporal se afianzó la conquista de los primeros ecosistemas terrestres y se produjo la diversificación de las primeras plantas vasculares, la cual cosa preparó el camino para la posterior diversificación del resto de animales sobre los ecosistemas terrestres. Sin embargo, el registro fósil de estas primeras plantas vasculares es muy escaso en la Península Ibérica, por lo que cualquier nueva aportación sobre su diversidad, morfología y distribución geográfica es importante para aumentar nuestra comprensión de sus primeros pasos evolutivos y de su diversificación durante las primeras etapas del Devónico. En el presente trabajo, se comentan un conjunto de pequeños restos de plantas vasculares del Lochkoviense (Devónico Inferior) de la Provincia de Teruel. Los restos encontrados están compuestos principalmente por unos tallos dicotómicos de porte acintado e identificados como tallos estériles atribuibles al género *Taenioocrada*. Junto a estos restos, se describe también un pequeño resto no identificado de forma taxonómica, el cual está formado también por ejes dicotómicos. Varias formas globulares, las cuales son dudosamente asignables a estructuras reproductoras también han sido descritas. Estos hallazgos representan los restos más antiguos de plantas vasculares de la Provincia de Teruel y posiblemente de la Península Ibérica, lo que supone un importante descubrimiento para conocer mejor la diversidad y distribución geográfica de las primeras plantas vasculares terrestres en nuestro País.

**Palabras Clave:** Devónico Inferior, Lochkoviense, ramas tipo *Taenioocrada*, Cordillera Ibéricas, España.

## ABSTRACT

The Lower Devonian represents a key episode in the evolutionary history of plants. During this time interval the conquest of early terrestrial ecosystems and the diversification of vascular plants occurred. This framework provided the optimum pathway for the subsequent evolution and diversification of animals on land. However, the fossil record of these early vascular plants is scarce in the Iberian Peninsula, therefore, any new discovery is important for increasing our understanding about their diversity, morphology and geographical distribution, as well as the first evolutionary steps and its diversification during early Devonian times. In this paper, we present a small assemblage of early land plants from the Lochkovian stage (Lower Devonian) of the Teruel Province in Spain. The remains are mainly formed by several dichotomous stems assigned tentatively to *Taenioocrada* genus. Alongside the aforementioned remains, some small plant remains with dichotomous stems, which are non-identified taxonomically, have been also described, together with several globular forms that are questionably assigned to reproductive structures. These findings represent the oldest remains of vascular plants in the province of Teruel and possibly of the Iberian Peninsula and is an important discovery allowing a better understanding of the diversity and geographical distribution of the first terrestrial vascular plants in our country.

**Keywords:** Lower Devonian, Lochkovian, *Taenioocrada*-like stems, Iberian Chains. Spain.

## INTRODUCCIÓN

Durante el Silúrico Superior y el Devónico Inferior, las plantas terrestres experimentaron una rápida diversificación, siendo uno de los episodios más importantes en la historia evolutiva de los embriófitos (Kenrick y Crane, 1997). En este contexto, el Devónico Inferior representa uno de los primeros pasos del proceso de conquista de los ecosistemas terrestres por parte del reino vegetal, lo que a su vez preparó el camino para la posterior diversificación de la vida sobre tierra firme. Desafortunadamente, el registro fósil mundial de estas primeras plantas terrestres es relativamente escaso. Sin embargo, en los últimos años se han publicado numerosos trabajos sobre la flora del Devónico Inferior a nivel mundial (ver, por ejemplo, Edwards et al., 2001; Gerrienne et al., 2001; Meyer-Berthaud y Gerrienne, 2001; Wang y Hao, 2002; Wang et al., 2003a, b; Rubinstein et al., 2005; Gerrienne et al., 2006). Respecto a la Península Ibérica, el registro fósil de estas primeras plantas terrestres es muy escaso, estando éste limitado a hallazgos puntuales de restos flotados, los cuales son encontrados en ambientes marinos poco profundos (ver resumen en Montero, 2008 y referencias allí citadas). Este registro fósil de plantas vasculares devónicas está representado principalmente por elementos altamente fragmentados, los cuales se encuentran en la mayoría de casos mal conservados. Este contexto hace que las condiciones no sean las más favorables para su correcta identificación.

Recientemente, a partir del desarrollo de un proyecto de investigación del Instituto de Estudios Turolenses para el estudio de peces acanthodios del Devónico de la provincia de Teruel, fueron descubiertos unos pequeños restos de plantas vasculares, cuya descripción en detalle puede verse en Cascales-Miñana et al. (2011). Tomando como referencia este trabajo, el objetivo de este artículo es discutir y dar a conocer en el ámbito nacional esta nueva asociación de macrofósiles vegetales del Devónico Inferior (Lochkoviense) encontrados en las proximidades de la localidad

de Mezquita de Loscos (Comarca del Jiloca, Teruel) (Fig. 1). Estos nuevos hallazgos son de gran importancia, teniendo en cuenta que el registro de plantas vasculares de esta época en Gondwana, paleocontinente al cual pertenecen los restos, es claramente incompleto, por lo que este material puede proporcionar información muy útil relativa a la diversidad, morfología y distribución geográfica de las primeras plantas durante el Devónico Inferior en la Península Ibérica.

## SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

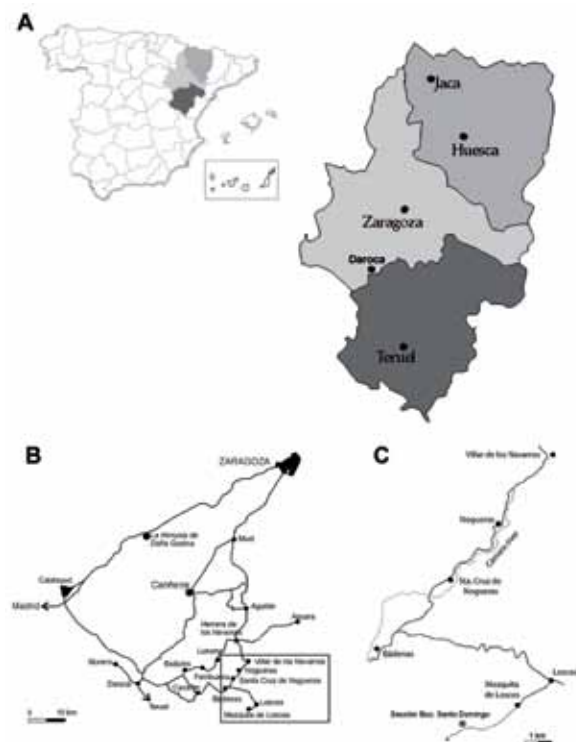


Fig.1 A-C: situación Geográfica del área de estudio, con indicación de la ubicación de la Sección 1 de la Localidad Sur Barranco Santo Domingo (C) (modificado de Dojen, 2005).

Los restos de plantas estudiados se han recuperado en la Sección 1 de la localidad de Sur Barranco Santo Domingo (Dojen, 2005), a unos 2,3 km al suroeste de la pequeña localidad de Mezquita de Loscos (Provincia de Teruel, España) en la parte sur-oriental de las Cadenas Ibéricas (Fig. 1). Esta localidad se encuentra dentro de la Depresión Axial del

Río Cámaras (Carls, 1988) (Fig. 2), que incluye afloramientos desde el Pridoli (Silúrico) al Fameniense (Devónico Superior). La Sección 1 (Fig. 2C), muestra exclusivamente niveles de la Formación Nogueras (Lochkoviense-Praguiense) concretamente de las unidades d2aβ5 a d2bα3 (Carls, 1999). La Formación Nogueras consiste en unos 140 m de calizas bioclásticas marinas de aguas poco profundas con intercalaciones de margas, pizarras, lutitas arenosas, con algunos lentejones de areniscas (paleocanales). Esta formación incluye el llamado "Leitbank A" (Capa A), que se trata de un estrato decimétrico de caliza tipo mudstone que presenta una gran continuidad lateral, el cual, se corresponde casi exactamente con el límite Lochkoviense/Praguiense en facies renanas (Carls y Valenzuela-Ríos, 2002). Los restos vegetales aquí presentados se recuperaron aproximadamente 10 m por debajo de límite Lochkoviense/Praguiense, dentro de la unidad d2bα (ver Fig. 2C). Además, el estudio de los fósiles de braquiópodos y conodontos (Carls, 1999), peces (Wang, 1993; Botella y Valenzuela-Ríos, 2002; Carls y Valenzuela-Ríos, 2002; Botella et al., 2006) y ostrácodos (Dojen, 2005) de esta misma sección, confirman una edad Lochkoviense tardía para los niveles de procedencia de los restos de plantas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Todos los restos se han conservado como moldes y contramoldes en forma de compresiones e impresiones carbonosas sobre un estrato de arenisca margosa de color amarillento (Fig. 3A). Durante el trabajo de campo se recuperaron 3 lajas, una con un resto aislado de tallo junto con una posible estructura reproductora, y otras 2 lajas (molde y contramolde) donde se encuentra el resto del material recuperado. Los restos fueron estudiados con la ayuda de una lupa binocular modelo Leica Wild M3B, y fueron fotografiados con una cámara digital JVC TK-1280E conectada a dicha lupa. El material se encuentra depositado en la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis (Teruel, España) bajo las siglas CPT-22.801.

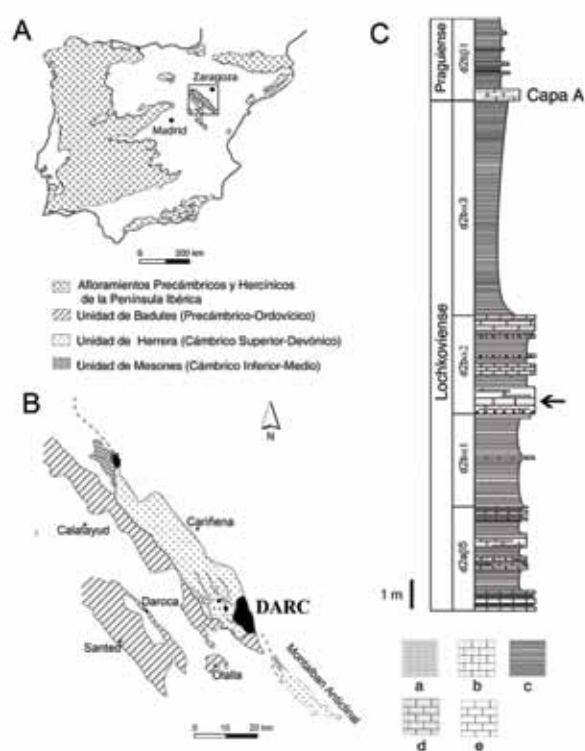


Fig. 2: contexto geológico. A, Situación geológica de la zona de estudio con indicación de la distribución de las rocas precámbricas y paleozoicas en la Península Ibérica; B, Mapa geológico de los afloramientos del Paleozoico en la Cordillera Ibérica. Los afloramientos devónicos están indicados en negro, situándose el área de estudios en la Depresión Axial del Río Cámaras (DARC); C, columna estratigráfica con indicación del nivel de procedencia de los restos vegetales (modificado de Dojen, 2005), a) areniscas, b) calizas margosas, c) pizarras, d) calizas arenosas y e) calizas.

## DESCRIPCIÓN DE LA ASOCIACIÓN ENCONTRADA

Los restos vegetales estudiados están representados en su mayoría por ejes con ramificaciones dicotómicas con un aparente patrón pseudomonopodial (Fig. 3A-F) (ver Cascales-Miñana et al., 2011 para una descripción más detallada de los restos). Por otra parte, estos restos también incluyen ejes estrechos de porte acintado con un eje central (Fig. 3A). Los ejes principales a menudo muestran un plegamiento característico con arrugas longitudinales. Los tallos son aplanados con una marcada línea central, presentado, el eje principal una anchura de unos 2,5 mm con una desviación típica de 0,09 mm y estando estos ligeramente curvados (Fig. 3C). La mayor lon-

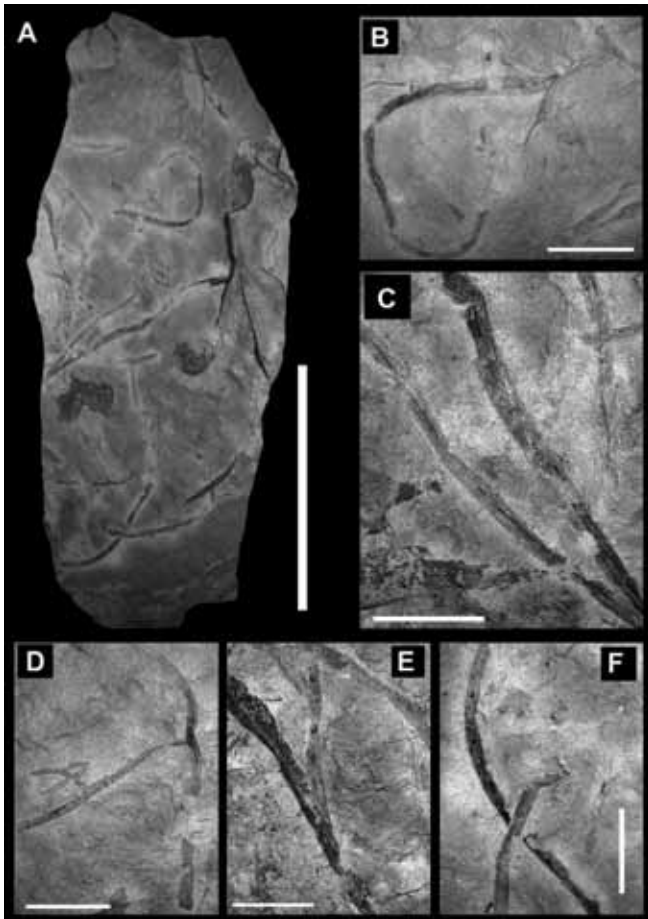


Fig. 3: restos de planta vasculares (CPT-22.801) del Lochkoviense (Devónico Inferior) de la Sección 1 de la localidad Sur Barranco Santo Domingo (DARC). A, vista general de la placa con la mayor concentración de restos vegetales, escala = 25 mm; B, fragmento de eje basal ligeramente curvada, escala = 15 mm; C, posibles tallos basales, escala = 10 mm; D, fragmento de tallo donde se aprecia perfectamente el patrón de ramificación dicotómica, escala = 10 mm; E, morfología de los tallos y ramas, escala = 10 mm; F, restos de ejes de un posible rizoma, escala = 10 mm.

gitud conservada del tallo es de aproximadamente unos 87 mm. Las ramificaciones laterales se insertan en el eje principal con un ángulo de entre 25 y 65 grados, estando estos dispuestos de forma alternante sobre los ejes principales (Fig. 3A, D). La distancia estimada entre los puntos de ramificación a lo largo de estos ejes es de 27 mm. Según las características anteriormente comentadas, los fósiles aquí descritos pueden ser tentativamente identificados como *Taenioocrada* sp. debido principalmente a sus tallos acintados, los cuales presentan una marcada línea central.

Entre los restos no se ha encontrado de forma clara ningún esporangio asociado, aunque si se han identificado 2 estructuras globulares que podrían asemejarse a ellos. El de mayor tamaño, 1.5 x 1.2 cm aproximadamente, es una estructura redondeada, cuyo gran tamaño, en un primer momento, descarta su asignación a este tipo de estructuras reproductoras (Figs. 4A, B). Por otro lado, se ha identificado otro posible esporangio, cuyas mediadas son mucho menores, 0.5 x 0.4 cm de diámetro, con una morfología arriñonada el cual se encuentra asociado a un tallo (Figs. 4C). Sin embargo, la conexión de esta estructura globular con el tallo, no es evidente, y no hemos podido apreciar la presencia de ningún pedúnculo que conecte ambas estructuras. Asimismo, la línea lateral de dehiscencia no puede ser evaluada, así como la distancia entre consecutivos esporangios, por lo que de nuevo, su atribución como estructura reproductora perteneciente a la asociación descrita, es meramente especulativa.

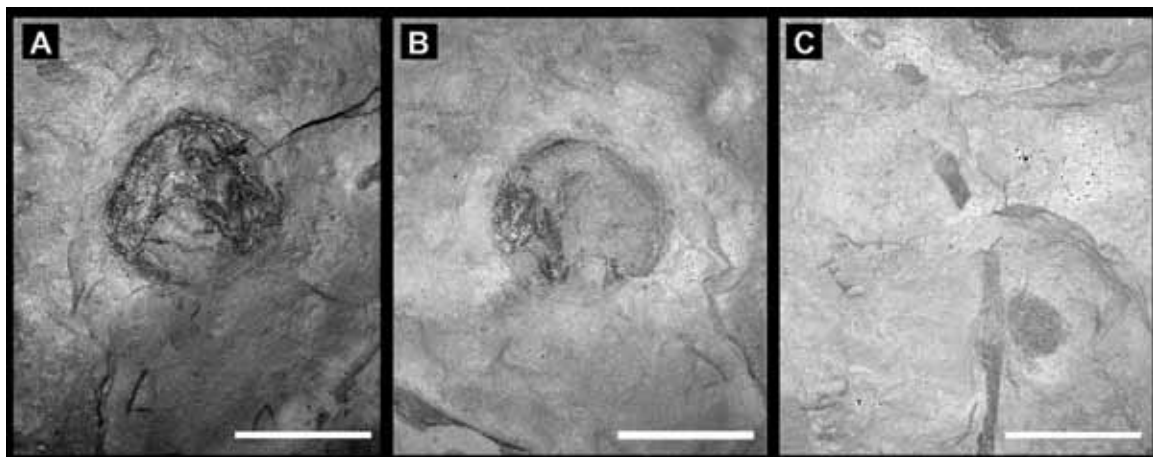


Fig. 4: estructuras globulares presentes en la asociación encontrada (CPT-22.801): A y B, molde y contramolde de un posible esporangio de gran tamaño y morfología redondeada, escala = 12 mm; C, resto de un tallo asociado a un posible esporangio de morfología arriñonada, escala = 10 mm.

Junto a los ejes acintados, los cuales constituyen la gran mayoría de los especímenes encontrados, también se ha identificado un pequeño sistema de ejes dicotómicos en forma de molde y contramolde (Fig. 5A, B). Este pequeño resto de unos 28 mm de largo y unos 24 mm de ancho presenta una serie de ramificación con unos ángulos que van de 45 a 70 grados. De nuevo, no se han encontrado estructuras reproductoras asociadas, las cuales son esenciales para la correcta identificación de este tipo de restos vasculares primitivos, por lo que estos restos no se han podido asignar a ningún taxón en concreto.

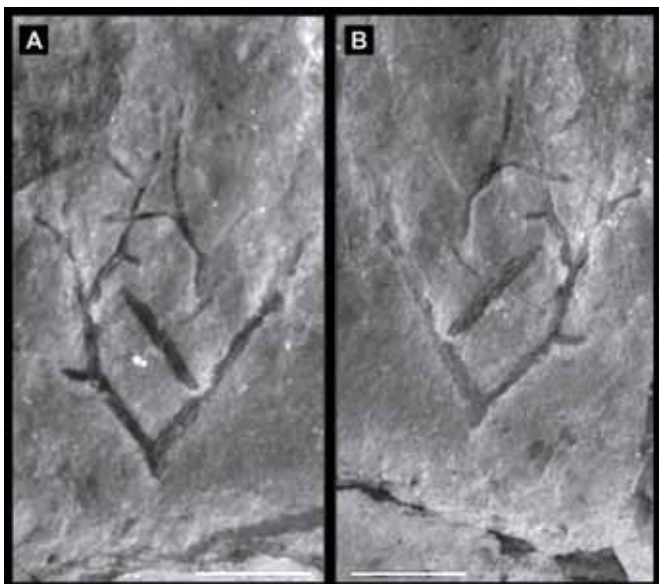


Fig. 5. A y B: molde y contramolde de un resto de pequeño tamaño con una clara estructura dicotómica en su ramificación, lamentablemente no se han encontrado restos asociados por lo que su correcta identificación no es posible, escala = 10 mm.

## DISCUSIÓN

El Devónico Inferior fue un momento clave en la historia evolutiva de las plantas (Gensel y Andrews, 1984; Raymond, 1987; Meyer-Berthaud y Gerrienne, 2001). Entre las formas primitivas de plantas vasculares presentes en este importante momento geológico, uno de los grupos de mayor relevancia fue el formado por las rhyniofitas, actualmente reconocido como un grupo parafilético, que incluye distintas especies que no están estrechamente relacionadas. Los miembros de este grupo, desde un punto de vista general, se ca-

racterizan por presentar ejes simples de ramificación dicotómica, una epidermis, xilema, estructuras de reproducción o esporangios con esporas formadas por esporopolenina, sin raíces o rizomas bien desarrollados, y siendo plantas que raramente sobrepasan los diez centímetros de tamaño (Stewart y Rothwell, 1993; Taylor y Taylor, 1993; Cleal y Thomas, 1994, 1999; Roth-Nebelsick et al., 2000; Wellman et al., 2006).

Este grupo de plantas primitivas, es posiblemente el mejor conocido en cuanto a su abundancia en el registro fósil, sin embargo es también un grupo que presentan una importante controversia taxonómica debido a su relativo escaso registro fósil y principalmente a la falta de representantes actuales con las cuales comparar estos restos. Un ejemplo de la dificultad para clasificar estas primeras plantas vasculares es el caso de las plantas tipo *Taenioocrada* que aparecen en diferentes afloramientos del Devónico Inferior en todo el mundo (Fanning et al., 1992). Actualmente, *Taenioocrada* sp. no está considerado como un género natural (Hueber, 1982; Taylor, 1986), sino que representa una especie de cajón desastre donde se incluyen a un grupo de plantas vasculares primitivas caracterizadas por presentar ejes estériles acintados con una estrecha línea central (Fanning et al., 1992).

El conjunto de fósiles de plantas aquí mostrado está constituido principalmente por un grupo de tallos junto a unos pocos cuerpos globosos aislados, así como a una pequeña estructura de tallos dicotómicos. La formación de esta asociación podría explicarse por diversas causas: (1) el bajo número de esporangios puede ser consecuencia del estado en el ciclo de vida, representando nuestra muestra un estado estéril dentro del ciclo de vida del organismo; (2) que nuestra asociación de tallos estériles con amplios ángulos de ramificación, represente un sistema de rizomas postrados o una masa basal de los tallos; o (3) es posible que los restos de plantas sufrieran procesos de resedimentación u otros procesos tafonómicos antes del enterramiento, por lo que los esporangios podrían haber sido desarticulados de los restos durante el transporte. Dada

la naturaleza fragmentaria del conjunto, así como las condiciones de depósito, en ambientes costeros de alta energía, sugiere que esta última opción es la más plausible. Tratándose por tanto de una asociación alóctona, cuyos restos fueron sometidos a un transporte importante y representando probablemente un conjunto heterogéneo que agrupa a distintos restos, más que una masa basal de tallos (rizomas) con pocos esporangios asociados y pequeñas estructuras vegetativas dicotómicas de un mismo organismo.

El carácter fragmentario de nuestro material no hace posible una asignación específica definitiva. Sin embargo, las características generales presentes en el grupo principal de tallos están de acuerdo con muchas de las características generales de las formas del género *Taeniocrada*. La presencia de tallos dicotómicos con ejes planos o acintados unidos a una marcada línea central (Fig. 3B, E, F), apoyan la asignación de los restos a plantas tipo *Taeniocrada*. Sin embargo, el estado de preservación, con restos altamente fragmentados, unido a la falta de estructuras reproductoras que son esenciales para la correcta clasificación de estas primeras plantas vasculares, hacen que nuestra clasificación sea provisional, haciendo falta un mayor número de restos y mejor preservados para estar completamente seguros. Además del conjunto principal de restos, como ya se ha comentado, se ha identificado un pequeño grupo de ejes estériles dicotómicos (Fig. 5A, B). Estos restos no pueden asignarse con seguridad a ningún taxón concreto debido a la ausencia de estructuras reproductivas (esporangios), los cuales, como ya hemos comentado, son de vital importancia para su correcta identificación. Estos restos, junto al conjunto de la asociación registrada, deberán ser re-estudiados en el futuro, a la luz de nuevos hallazgos que permitan una mejor comprensión de las asociaciones de las plantas vasculares durante el Devónico Inferior en la Península Ibérica.

Las plantas vasculares terrestres comenzaron a evolucionar a partir del Silúrico Medio (Edwards y Richardson, 2004; Raymond et al., 2006), aunque su gran diversificación se

produjo durante el Devónico a partir de primitivas formas precursoras de las rhyniofitos y lycofitos. En este contexto, el Devónico inferior, representa el primer paso de este gran proceso y cualquier nuevo dato puede tener importantes implicaciones. Desafortunadamente, el registro fósil de las plantas vasculares del Devónico Inferior es muy limitado, y los afloramientos con restos no se distribuyen de una forma homogénea (Raymond et al., 1985; Raymond, 1987). Sin embargo, las nuevas publicaciones en China (Hao y Beck, 1991; Wang y Hao, 2001; Wang y Hao, 2002; Hao et al., 2007) y América del Sur (Edwards et al., 2001; Gerrienne et al., 2001; Rubinstein et al., 2005) muestran una diversidad mucho mayor en el Devónico de lo que se había pensado originalmente. Hallazgos, que cada año aumentan nuestro conocimiento sobre las primeras floras que colonizaron La Tierra desde un punto de vista taxonómico, de diversidad y paleogeográfico. Teniendo en cuenta este hecho, es importante destacar que el descubrimiento de esta asociación de macrorestos vegetales es extremadamente raro en España y en la Península Ibérica, lo que a su vez, nos permite aumentar el conocimiento de la diversidad de las primeras plantas vasculares, así como de su distribución paleogeográfica en el paleocontinente de Gondwana.

Por último, queremos prestar especial atención al marco temporal de este hallazgo. Durante la década de 1971-1980, varios autores mencionan la presencia de restos de plantas indeterminadas de edad Silúrico (Teixeira, 1970; Martínez-García, 1972), aunque poco después, la edad de estos restos fue modificada siendo datados como devónicos e incluso carboníferos (Misisipiense) (Teixeira y París, 1973). Recientemente, Montero (2008) en una revisión de los restos de plantas vasculares devónicas de la Península Ibérica, pone de manifiesto que los hallazgos más antiguos conocidos proceden del Emsiense (Devónico Inferior). Sin embargo, en una reciente actualización, comenta que los restos vegetales más antiguos de la Península Ibérica proceden del Gedinense (=Lochkoviense) de Monterrubia de la Serena (Badajoz) (Montero y Diéguez,

2010). Estos restos fueron identificados como *Sciadophyton steinmanni* Kräusel y Weyland por Álvarez-Ramis (1995). Sin embargo, como Montero y Diéguez (2010) comentan en su estudio, esta flora devónica no ha sido revisada. Este hecho, unido a las imprecisas dataciones del trabajo original, donde se asigna una edad Gedinense a los restos de *Sciadophyton steinmanni* basándose únicamente en que los niveles fosilíferos se encuentran estratigráficamente por debajo de estratos de edad Emsiense, pero sin aportar ninguna datación (Álvarez-Ramis, 1995), le dan un especial matiz temporal a los restos comentados en este trabajo, dado que éstos se encontrarían entre los macrorrestos de plantas fósiles más antiguos de la Península Ibérica. Por último, según Montero y Diéguez (2010), los restos más antiguos de plantas asignadas a *Taenio-crada* sp. proceden del Devónico Medio. En consecuencia, los restos aquí descritos representarían la cita más antigua de restos fósiles atribuibles al género *Taenio-crada* de la Península Ibérica (Lochkoviense), y los restos más antiguos de plantas vasculares de la provincia de Teruel e incluso de la Península Ibérica.

## CONCLUSIONES

El Devónico Inferior representa un episodio clave en la historia evolutiva de las plantas. Durante este periodo se afianzó la conquista de los primeros ecosistemas terrestres y se produjo la diversificación de las primeras plantas vasculares. Sin embargo, el registro fósil de estas primeras plantas es muy escaso en la Península Ibérica. La asociación aquí descrita permite la asignación taxonómica de la mayor parte de los restos a *Taenio-crada* sp., junto con otros ejes dicotómicos y dudosas estructuras reproductoras que no han podido ser identificadas. Estos nuevos datos incrementan nuestra información sobre la diversidad, morfología y distribución geográfica de las primeras plantas vasculares en la Península Ibérica, lo que es sumamente importante para aumentar nuestra comprensión de sus primeros pasos evolutivos durante el Devónico. Estos hallazgos representan los restos más antiguos de plantas vasculares de la Provincia de Teruel y posiblemente de la Península Ibérica, constituyendo esta asociación

un importante hallazgo para la paleobotánica Ibérica.

## AGRADECIMIENTOS

Nuestro más sincero agradecimiento a Borja Cascales-Miñana (Universidad de Zaragoza) quien nos ayudó de forma muy importante al estudio sistemático de los restos. También quisiéramos darle las gracias a la Dra. Brigitte Meyer-Berthaud (Unidad Mixta de Investigación Botanique et Bioinformatique de l'Architecture des Plantes, el CIRAD, Francia), quien amablemente aceptó revisar el contenido científico presentado en este trabajo. Este trabajo ha sido financiado íntegramente por el Instituto de Estudios Turolense mediante el XXIII Concurso de Ayudas a la Investigación celebrado en 2005.

## BIBLIOGRAFÍA

ÁLVAREZ-RAMIS, C. (1995): *Presencia de Sciadophyton Steinmann en el Devónico inferior de las series de Monterrubio de la Serena (Badajoz, España)*. *Coloquios de Paleontología*, 47: 145-150.

BOTELLA, H. & VALENZUELA-RÍOS, J.I. (2002): *Análisis comparativo de microinvertebrados fósiles del límite Lochkoviense/Pragiense (Devónico Inferior) en la Depresión Axial del río Cámaras*. Teruel, 88-89 (1): 45-68.

BOTELLA, H.; VALENZUELA-RÍOS, J.I. & CARLS, P. (2006): *A new Early Devonian thelodont from Celtiberia (Spain); with a revision of spanish thelodonts*. *Palaeontology*, 49: 141-154.

CARLS, P. (1988): *The Devonian of Celtiberia (Spain) and Devonian paleogeography of SW Europe*. En McMillan N. J., Embury A. F. & Glass D. J. (eds.), *Devonian of the World*, Calgary, Canadian Society of Petroleum Geologist, 14(1): 421-266.

CARLS, P. (1999): *El Devónico de Celtiberia y sus fósiles*. En Gómez Vintaned J. A. y Liñan E. (eds.), *Memorias de las VI Jornadas Aragonesas de Paleontología (25 años de Paleontología Aragonesa, Homenaje al Prof. Leandro Sequeiros, Instituto Fernando el Católico, Zaragoza*, pp. 101-164.

CARLS, P. & VALENZUELA-RÍOS, J. I. (2002): *Devonian-Carboniferous rocks from the Iberian Cordillera*. En García-López S. y Bastida F. (eds.), *Palaeozoic conodonts from northern Spain*. Madrid, Instituto Geológico y Minero de España, Serie Cuadernos del Museo Geominero, pp. 299-314.

CASCALES-MIÑANA, B.; MARTÍNEZ-PÉREZ, C. & BOTELLA, H. (2011): *Discovery of a Lochkovian palaeoflora (Lower Devonian) of the Iberian Peninsula*. *Geodiversitas*, 33(1): 91-99.

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, UK, The Boydell Press.

- DOJEN C. (2005): *Early Devonian ostracods of Celtiberia (NE Spain) - taxonomy, palaeoecology, biostratigraphy, and bioecology*. Braunschweig, Technische Universität. PhD Thesis.
- EDWARDS, D.; MOREL, E.; POIRE, D.G. & CINGOLANI, C. A. (2001): *Land plants in the Devonian Villavicencio Formation, Mendoza Province, Argentina*. Review of Palaeobotany and Palynology, 116: 1-18.
- 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(3-4): 375-402.
- FANNING, U.; EDWARDS, D. & RICHARDSON, J. B. (1992): *A diverse assemblage of early land plants from the Lower Devonian of the Welsh Borderland*. Botanical Journal of the Linnean Society, 109: 161-188.
- GENSEL, P. G. & ANDREWS, H. N. (1984): *Plant life in the Devonian*, New York, Praeger.
- GERRIENNE, P.; BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E.; RODRIGUES, M.A.C. & STEEMANS, P. (2001): *An Early Devonian flora, including Cooksonia, from the Parana Basin (Brazil)*. Review of Palaeobotany and Palynology, 116: 19-38.
- GERRIENNE, P.; DILCHER, D. L.; BERGAMASCHI, S.; MILAGRES, I.; PEREIRA, E. & RODRIGUES, M. A. C. (2006): *An exceptional specimen of the early land plant Cooksonia paranensis, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes*. Review of Palaeobotany and Palynology, 142: 123-130.
- HAO, S.G. & BECK, C.B. (1991): *Yunia dichotoma, a Lower Devonian plant from Yunnan, China*. Review of Palaeobotany and Palynology, 68(3-4):181-195.
- HAO, S.G.; XUE, J.Z.; LIU, Z.F. & WANG, D.M. (2007): *Zosterophyllum Penhallow around the Silurian-Devonian boundary of northeastern Yunnan, China*. International Journal of Plant Sciences, 168(4): 477-489.
- HUEBER, F.M. (1982): *Taenioocrada dubia Kr. and W.: its conducting strand of helically strengthened tubes*. Botanical Society of America, Miscellaneous series 162: 58-59.
- KENRICK, P. & CRANE, P. R. (1997): *The origin and early diversification of land plants: A cladistic study*. Washington, Smithsonian Institution Press.
- MARTÍNEZ GARCÍA, E. (1972): *El Silúrico de San Vitero (Zamora). Comparación de series vecinas e importancia orogénica*. Acta Geológica Hispánica, 7: 104-108.
- MEYER-BERTHAUD, B. & GERRIENNE, P. (2001): *Aarabia, a new Early Devonian vascular plant from Africa (Morocco)*. Review of Palaeobotany and Palynology, 116: 39-53.
- MONTERO, A. (2008): *Registros atribuidos a plantas vasculares devónicas en la Península Ibérica*. Revista española de Paleontología, 23: 193-209.
- MONTERO, A. & DIEGUEZ, C. (2010): *Devonian floral assemblages and plant megafossils from the Iberian Peninsula: A review*. Review of Palaeobotany and Palynology, 162: 231-238.
- RAYMOND, A. (1987): *Paleogeographic distribution of Early Devonian plant traits*. Palaios, 2: 113-132.
- RAYMOND, A.; GENSEL, P. & STEIN, W.E. (2006): *Phytogeography of Late Silurian macrofloras*. Review of Palaeobotany and Palynology, 142(3-4): 165-192.
- RAYMOND, A.; PARKER, W.C. & BARRETT, S.F. (1985): *Early Devonian Phytogeography*. En Tiffney, B. H. (ed.), Geological Factors and the Evolution of Plants, New Haven, Conn., USA, Yale University Press, pp. 129-168.
- ROTH-NEBELSICK, A.; GRIMM, G.; MOSBRUGGER, V., HASS, H. & KERP, H. (2000): *Morphometric analysis of Rhynia and Asteroxylon: testing functional aspects of early land plant evolution*. Paleobiology, 26: 405-418.
- RUBINSTEIN, C.; MELO, J.H.G. & STEEMANS, P. (2005): *Lochkovian (earliest Devonian) miospores from the Solimoes Basin, northwestern Brazil*. Review of Palaeobotany and Palynology, 133: 91-113.
- STEWART, W. N. & ROTHWELL, G. W. (1993): *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge, Cambridge University Press.
- TAYLOR, D. W. (1986): *Anatomical and morfological study of a new species of Taenioocrada, a Devonian tracheophyte from New York State*. Review of Palaeobotany and Palynology, 47: 63-87.
- TAYLOR, T.N. & TAYLOR, E.L. (1993): *The Biology and Evolution of Fossil Plants*, New Jersey Prentice-Hall.
- TEIXEIRA, C. (1970): *Restos vegetais em fñanitos silúricos de Guadramil*. Naturália, 10: 5.
- TEIXEIRA, C. & PARIS, J. (1973): *Sobre a presença de Devonico na regio de Bragança (Guadramil e Mofreita) e de Alcañices (Zamora)*. Boletim de la Sociedade Geológica de Portugal, 18: 199-202.
- WANG, D.M. & HAO, S.G. (2001): *A new species of vascular plants from the Xujiachong Formation (Lower Devonian) of Yunnan Province, China*. Review of Palaeobotany and Palynology, 114(3-4): 157-174.
- WANG, D.M. & HAO, S.G. (2002): *Guangnania cuneata gen. et sp nov from the Lower Devonian of Yunnan Province, China*. Review of Palaeobotany and Palynology, 122: 13-27.
- WANG, D. M.; HAO, S. G. & WANG, Q. (2003a): *Hsua deflexa sp. nov. from the Xujiachong Formation (Lower Devonian) of eastern Yunnan, China*. Botanical Journal of the Linnean Society, 142: 255-271.
- WANG, D. M.; HAO, S. G. & WANG, Q. (2003b): *Tracheid ultrastructure of Hsua deflexa from the Lower Devonian Xujiachong Formation of Yunnan, China*. International Journal of Plant Sciences, 164: 415-427.
- WANG, R. (1993): *Taxonomie, Palökologie und Biostratigraphie der Mikroichthyolithen aus dem Unterdevon Keltiberiens, Spanien*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 161: 1-205.
- WELLMAN, C. H.; KERP, H. & HASS, H. (2006): *Spores of the Rhynia chert plant Aglaophyton (Rhynia) major (Kidston and Lang) D.S Edwards, 1986*. Review of Palaeobotany and Palynology, 142: 229-250.