

Paleoecología de la familia Calamitaceae

M. C. DIEGUEZ *

RESUMEN

Se analizan las características morfológicas y anatómicas de los representantes de la familia *Calamitaceae*, obteniéndose, en base a ellas, conclusiones paleoecológicas.

SUMMARY

In this work, on analyzed the morphological and anatomical feature of *Calamitaceae* family, of whose on procure palaeoecological conclusions.

Las condiciones climáticas del Carbonífero, período en que vivieron los representantes de la familia *Calamitaceae*, han sido estudiadas por numerosos autores, basándose, fundamentalmente, en datos cronoestratigráficos y en los procesos sedimentológicos que originaron las rocas.

Existen, además, trabajos (WEISS, 1925; NOE, 1931; CRIDLAND, 1964; MARGUERIER, 1966; WARTMANN, 1969) que intentan dilucidar el hábitat de las plantas del Carbonífero superior mediante el estudio de su anatomía y la posterior comparación con la de las plantas actuales. Este tipo de estudios ha tenido detractores, por considerar que algunas de las estructuras son de difícil interpretación, sin contar los riesgos que implican estos análisis comparativos.

Si bien es cierto que no todas las adaptaciones se marcan a nivel anatómico, es indudable que toda diferenciación anatómica va unida

* Dpto. Paleontología, Museo Nal. Ciencias Naturales, C.S.I.C. José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid.

a la expresión de una función fisiológica, por lo que creemos que los datos aportados por los estudios de estas adaptaciones nos suministran indicaciones inequívocas de las condiciones del hábitat, siendo complementarios los datos geológicos de los medios de deposición y los anatómicos, morfológicos y de distribución de las plantas en ambientes específicos.

Las interpretaciones de los factores climáticos reinantes durante el Carbonífero en Euroamérica difieren, dándose como cierto, desde un clima tropical a uno temperado, y muy probablemente semitropical y húmedo, a caballo en la banda ecuatorial.

Tradicionalmente se ha considerado que este clima incluía entre sus características un ambiente brumoso con luminosidad difusa. En la actualidad, por el contrario, se ha llegado a la conclusión de que las plantas carboníferas estaban sometidas a una fuerte insolación. Este hecho fue ya observado por THOMAS (1911), en sus estudios sobre cortes de las hojas pertenecientes al género *Asterophyllites* Brongniart, dado el gran desarrollo del tejido fibroso, y la disposición de los estomas en las zonas menos expuestas a la luz.

Posteriormente, ABBOT (1958) realizó estudios de epidermis de distintas especies de los géneros *Annularia* Sternberg y *Asterophyllites* Brongniart, describiendo, para el primero de estos géneros, estomas de tipo diacítico, dispuestos en la cara abaxial de la hoja, donde se presentaban también pelos simples; mientras que en el segundo género citado, los estomas, de tipo anomocítico, se emplazaban, de forma frecuente, en la cara abaxial y sólo de manera ocasional en la adaxial, siendo en este caso poco numerosos. Si se tiene en cuenta la disposición de los verticilos foliares se corrobora lo ya observado por Scott.

Otro indicador de luminosidad intensa es la disposición plagiótropa de las hojas en las ramas y de éstas en el tallo. Así se encuentra que en los para-géneros anteriormente mencionados, el tallo principal y las hojas dispuestas en él poseen una misma dirección, en tanto que las ramas laterales siguen otra distinta, encontrándose en el género *Asterophyllites* tres tipos de disposiciones rameales diferentes:

a) Disposición tipo *A. longifolius*. Con ramas radialmente simétricas, probablemente oblicuas al tallo. Verticilos de hojas estrechas relativamente largas y marcadamente ascendentes, con la misma disposición que las ramas.

b) Disposición tipo *A. grandis* y *A. charaeformis*. Ramas de último orden dísticas y probablemente plagiótropas. Verticilos radialmente simétricos de hojas muy cortas, fuertemente arqueadas en su ápice.

c) Disposición tipo *A. equisetiformis*. Esta para-especie puede considerarse como especie-tipo. Tanto su distribución geográfica como

estratigráfica son muy amplias, lo que nos indica una buena adaptación al medio ambiente.

Las ramas, en este caso, son dísticas y probablemente plagiótropas. Los verticilos foliares dorsiventrales se abren a cada lado del tallo y sus hojas anchas y planas están dirigidas hacia el ápice de las ramas. Las hojas tienen unas dimensiones intermedias con relación a los otros dos tipos citados.

Las dos últimas disposiciones podrían indicar una luminosidad intensa, que haría situarse a las ramas de último orden oblicuamente a los rayos solares.

Parece no haber dudas sobre la inclusión de la familia *Calamitaceae*, dentro de la flora hidrófila reinante durante el Carbonífero, en las zonas deprimidas sometidas a inundaciones periódicas. En este sentido se han declarado distintos autores clásicos como BRONGNIART (1849), que consideraba que los representantes del género *Annnularia* eran plantas cuyas hojas y ramas flotaban en la superficie del agua del mismo modo que *Callitriche*. En los últimos años, el estudio sobre las agrupaciones vegetales carboníferas ha sufrido un incremento considerable y existen muchos trabajos, principalmente sobre el Westfaliense, en los que se distinguen tres grandes agrupaciones de las llamadas «Lowlands», una de las cuales estaría dominada por las Artrofitas. De manera concordante se expresa OSHURKOVA (1967) al definir las como principales constituyentes de la agrupación «Foreshore-hydrous silvan vegetation (Waterlogged marginal lake forest)» (Vegetación selvática de márgenes inundados) (Bosque de los márgenes inundados de un lago), y PEPPERS & PFEFFERKORN (1970) que las incluyen en dos medios de deposición: «Dry Swamp y Levees-Flood-plains» (Zona seca de pantano y Diques y llanuras de inundación). En cualquiera de estos casos, su existencia estaría estrechamente ligada a un medio cuya característica principal sería una gran humedad.

Si se realiza una observación detallada de los rasgos anatómicos y morfológicos de los constituyentes de esta familia, se encuentran datos que indican, de forma segura, su existencia en el medio citado, como son: el extraordinario porte alcanzado, ya que se supone que llegaban a los 30 m. de altura, el desarrollo del córtex, la forma de los estróbilos, la existencia de raíces aéreas, la posesión de tallos fistulosos con ramificación monopodial y de un tejido nodal que les confería una atmósfera interior, la presencia de elementos secretores gomosos o resinosos, la existencia en sus rizomas de grandes cavidades aeríferas y de grandes hidatodos en algunas hojas; en este último carácter anatómico se debe considerar también la influencia del factor temperatura.

De manera simultánea, se hallan adaptaciones típicas de plantas xeromorfas, ya que sus hojas son micrófilas de forma acicular o con limbo poco expandido; de epidermis con cutícula, en la mayoría de los casos más desarrollada en la cara abaxial, y tejido fibroso abundante, que en algunas especies sufre tal incremento, que desplaza a la cara abaxial tanto al haz vascular como al tejido en empalizada.

En el género *Annularia*, las células oclusivas estomáticas se encuentran hundidas, como en las plantas xerófitas actuales, y la cara abaxial de sus hojas presentan pelos simples. Este hecho se asocia generalmente con el xerofitismo, aunque algunos autores lo consideran dudoso y de índole familiar, si bien en las Calamitáceas sólo se presenta en algunas especies.

Otros datos que se podrían interpretar como una defensa contra la desecación y calor excesivo son la existencia en el tallo y las ramas de una vaina densa, formada por las bases de las hojas, el volumen del córtex y la formación de la hipodermis.

Este contraste de adaptaciones a dos medios distintos se encuentra también en algunas plantas actuales, como las Restionáceas o las Juncáceas, que poseen rasgos xeromórficos en sus tallos e hidromórficos en sus raíces.

Es difícil generalizar sobre las condiciones ambientales en que se desarrollaron las Calamitáceas, dado el largo período de tiempo en que existieron, del Naumuriense B-C al Pérmico inferior, y dónde se dieron cambios climáticos y de las zonas florísticas existentes en el hemisferio norte.

Pero podemos resumir diciendo que existieron en todas las zonas florísticas, y que desde su aparición hasta su extinción estuvieron sometidas a una progresiva aridización del clima que pasó de tropical o subtropical al de sabana en el transcurso del Estefaniense, su transición al Pérmico y el principio de éste.

Después de cotejar las adaptaciones descritas se puede llegar a la conclusión de que este grupo de plantas vivió en un medio fisiológicamente seco, debido quizá, entre otras muchas causas posibles, a un exceso de ácidos húmicos; con una gran insolación; en un ambiente húmedo y cargado de CO_2 ; sin vientos; con una temperatura alta, aunque no excesiva ya que se hubiera dado una rápida descomposición de la materia vegetal; y en la que existía alternancia de períodos secos y húmedos, como nos indica la presencia de anillos de crecimiento poco netos y discontinuos en sus tallos (sic. MARGUERIER, 1966), en depresiones así como en los márgenes de pantanos, llanuras costeras o de inundación de los ríos y formando agrupaciones vegetales con *Filicales* y *Pteridospermales*.

BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT, M. L. (1958): «The American species of Asterophyllites, Annularia, and Sphenophyllum», *Bull. Amer. Paleont.*, 38 (174): 289-390.
- BRONGNIART, A. (1849): *Tableau des genres des végétaux fossiles considérées sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique*, Paris.
- CRIDLAND, A. A. (1964): «Amyelon In American Coal-balls», *Palaeontology*, 7: 186-209.
- MARGUERIER, J. (1966): *Contribution à l'étude de la flore Permo-Carbonifère du bassin d'Autun*, These de 3ème Cycle de Paléont. (Paléobotanique), Fac. Sc. Univ. Paris.
- NOE, A. C. (1931): «Evidences of climate in the morphology of Pennsylvanian Plants», *Illinois Geol. Surv. Bull.*, 60: 283-289.
- OSHRUKOVA, M. V. (1967): *Paleophytological validation of the stratigraphy of the upper suits of the Carboniferous deposits in the Karaganda Basin, Leningrado*.
- (1974): «A facies-paleoecological approach to the study of fossilised plant remains», *Paleont. J.*, 3: 363-370.
- PEPPERS, R. A. & H. W. PFEFFERKORN (1970): «A comparison of the floras of the Colchester (N.º 2) coal and Francis Creek shale. In Smith, W. H. & al. Depositional environments in parts of the Carbondale Formation. Western and Northern Illinois. Illinois State», *Geol. Surv. Guide series*, 8: 61-74.
- THOMAS, M. H. (1911): «On the leaves of Calamites», *Phil. Trans. R. Soc.*, B 202: 51-92.
- WARTMANN, R. (1969): «Studie uber die papillen-formigen Verdickin gen auf der Kutikule bei Cordaites and Material aus dem Westfal C des Saar-Karbons», *Argumenta Paleobotanica*, 3: 199-207.
- WEISS, F. E. (1925): «Plant structure and environment with special reference to fossil plants», *J. Ecol.*, 13: 301-313.