

Biogeografía histórica de las clavatoráceas (carófitas fósiles). Estado actual del conocimiento

Historical biogeography of Clavatoraceae (fossil charophytes). State of the art

C. Martín-Closas y J. Serra-Kiel

Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines. Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona. 08028 Barcelona
cmartinclosas@ub.edu, josepserra@ub.edu

ABSTRACT

The historical biogeography of Clavatoraceae (Mesozoic charophytes) is analysed on the basis of phylogenetic analysis and the data available about its distribution. The most plesiomorphic and oldest representatives of this family occurred during the Late Jurassic and were scattered in a few localities of the central part of the peri-Tethyan domain (Western Europe and Northern Africa) and the margins of the North American seaway (Morrison Fm). In the Neocomian, clavatoraceans were abundant in the peri-Tethyan region and expanded eastwards to reach the Chinese basins in the Valanginian or Hauterivian. During Barremian and Aptian the clavatoraceans reached their maximum diversity in the peri-Tethyan region and their maximum paleogeographic extension worldwide. Thus, in the Early Barremian the family is recorded from southern America, where it migrated probably through Northwest Africa. Also in the Aptian, it was also present in North America. Only a few species were able to reach a cosmopolitan distribution during Barremian and Aptian. This is the case of the *Atopochara trivolvris* lineage. Some characters, such as the conjoint disposition of gametangia are extremely significant to understand the worldwide migration of this species. In the Albian the decline of the clavatoraceans began. After a significant gap in its fossil record, the latest Cretaceous clavatoraceans are relict forms (*Atopochara trivolvris* var. *ulanensis*) or belong to newly evolved species of poorly known phylogenetic affinity (traditional *Septorella*). The history of Clavatoraceae largely agrees with the asymmetric biogeographic model of López-Martínez (2003).

Key words: Charophytes, biogeography, Early Cretaceous, cosmopolitanism, endemism

Geogaceta, 41 (2007), 119-122
ISSN: 0213683X

Introducción

Las clavatoráceas fueron las carófitas fósiles más abundantes del Cretácico Inferior en las cuencas no marinas del dominio central de la Tetis (Sur de Europa y Norte de África) aunque se han registrado en todos los continentes excepto en Australia y la Antártida. Algunas especies como *Atopochara trivolvris* son conocidas por la mayoría de estratígrafos y paleontólogos que han trabajado en las potentes sucesiones lacustres cretácicas y constituyen un referente obligado para comprender las biotas acuáticas continentales de dicha edad. El registro fósil de las clavatoráceas es excelente gracias a la buena conservación de sus fructificaciones, ya calcificadas en vida de la planta. Los datos sobre su distribución paleogeográfica también son abundantes debido a su aplicación en la datación de las cuencas lacustres. A pesar de este acervo de información, hasta ahora no se ha abordado el análisis de la biogeografía histórica de esta importante

familia fósil. Con esta finalidad se realiza una síntesis de los datos disponibles y de las posibles hipótesis de trabajo que se plantean en la actualidad.

Resultados

El origen de la familia Clavatoraceae

Las clavatoráceas se conocen en el registro fósil gracias a la biocalcificación de sus oosporangios, formados por un oogonio envuelto dentro de una capa vegetativa o utrículo. La estructura del utrículo permite distinguir las tres subfamilias de clavatoráceas (Grambast, 1966; Martín-Closas, 1996). Así, *Atopocharoidae* presenta utrículos con simetría repetidamente trirradial. En *Dictyoclavatoroidae*, los utrículos son generalmente asimétricos aunque a veces muestran estructuras bilaterales relictas. Finalmente los utrículos de *Clavatoroidae* muestran una simetría claramente bilateral.

Atopocharoidae es el clado más plesiomórfico y se conoce a partir del Kimmeridgiense de la Formación

Morrison, representada por *Echinochara* (Peck, 1957; Schudack *et al.*, 1998). Su posible presencia ya en el Oxfordiense del Jura, señalada por Mojon (1989) a partir de talos observados en lámina delgada, es dudosa. *Dictoclavatoroidae*, el clado originado en segundo lugar según la filogenia cladista (Martín-Closas, 1996), se registra por primera vez en el Kimmeridgiense de Portugal (Helmdach y Ramalho, 1976), mientras que el clado más derivado, *Clavatoroidae*, se encuentra por primera vez en el Titónico de Baja Sajonia, Alemania (Schudack, 1993).

Estos datos parecen indicar que las clavatoráceas habitaron desde un principio en la franja tropical – paratropical del planeta, en cuencas lacustres que bordeaban la zona europea de la antigua Tetis y los márgenes del canal interior norteamericano («North American Interior Seaway»). Precisiones suplementarias parecen actualmente demasiado aventuradas. Aunque el orden de las primeras apariciones en el registro fósil es compatible con la polaridad propuesta por la

filogenia cladista de Martín-Closas (1996), varias observaciones nos llevan a ser cautos en las conclusiones biogeográficas que pudieran extraerse de estos datos. Por un lado las tres subfamilias de clavatoráceas presentan diseños morfoestructurales dispares en sus fructificaciones, lo que sugiere que existieron diseños intermedios no registrados. Por otro lado, los miembros más plesiomórficos de la familia presentan oogonios no calcificados, únicamente conocidos por sus impresiones en la paredes internas del utrículo, lo que podría indicar que, de no calcificar éste, no se tendría noticia de algunos miembros ancestrales de la familia en el registro fósil. La familia podría tener pues una larga historia, anterior al Kimmeridgiense, como plantas que no biocalcificaban sus fructificaciones.

La radiación del Cretácico Inferior

La familia Clavatoraceae presentó una importante radiación a principios del Berriasiense, que continuaría hasta el Aptiense con variaciones en la velocidad del cambio evolutivo. Durante este periodo se desarrollaron la práctica totalidad de las especies y la familia alcanzó su distribución biogeográfica más amplia (Grambast, 1974; Feist *et al.*, 2005). Durante el Neocomiense (Berriasiense, Valanginiense y Hauteriviense) las clavatoráceas fueron abundantes en todos los ambientes lacustres, hasta dominantes en facies oligohalinas, en la franja tropical-paratropical de las cuencas que bordeaban la Tetis central. Así su registro es excelente en las cuencas lacustres de la Península Ibérica, especialmente en Cameros y cuenca Vasco-Cantábrica, cuencas del Purbeck inglés y cuencas del Jura suizo (Martín-Closas, 2000). En otras cuencas de la misma edad, situadas en latitudes superiores del hemisferio norte su presencia fue escasa y compartieron hábitat con las porocaráceas (*Porochara*, *Feistiella*, *Latochara*) y con miembros primitivos de las niteláceas (género *Aclistochara*), incluso en facies oligohalinas. Éste es el caso de la mayoría de cuencas chinas y en menor medida del Titónico-Berriasiense del NW de Alemania (Schudack, 1993). En el hemisferio sur no existe ningún registro de clavatoráceas durante el Neocomiense.

El Barremiense y el Aptiense constituyen los pisos de máxima diversidad de las clavatoráceas en las latitudes bajas del planeta, especialmente en los bordes de la Mesogea o zona central de la Tetis. Según Martín-Closas (2000) destacan, en este

sentido, las cuencas no marinas de la Península Ibérica (Cadenas Ibéricas, Pirineos, Cuenca Lusitana y Algarve) aunque existen otros registros menos conocidos pero igualmente importantes en el Atlas y en las cuencas de la Pre-Dobrogea (Rumania y Georgia). En estas cuencas las clavatoráceas dominaron ampliamente desde las facies oligohalinas lacustres hasta los medios salobres barremienses y aptienses. Las otras familias, especialmente las porocaráceas y las caráceas primitivas estuvieron relegadas a unos pocos géneros, que solo formaron asociaciones dominantes en medios marginales para las carofitas, como son los fluviales (*Mesochara*) o los transicionales (*Porochara*).

Finalmente, en el Albiense se observa una disminución en la abundancia y diversidad de las clavatoráceas, probablemente en relación con las extinciones provocadas por la presión selectiva de las angiospermas acuáticas y también por causas abióticas como la disminución de lagos alcalinos en las cuencas peritéticas albienses (Martín-Closas y Serra-Kiel, 1991).

Cosmopolitismo y endemismo durante el Barremiense y Aptiense

Durante la etapa Barremiense-Aptiense las clavatoráceas presentaron un patrón de distribución biogeográfica dual. Por un lado existieron especies cosmopolitas que rebasaron el área peritética, para extenderse por todos los continentes con la excepción de Oceanía y la Antártida (aunque el conocimiento sobre las carofitas de estos dos continentes es mínimo). Por otra parte la mayoría de especies continuaron restringidas al área peritética, contándose en algún caso con especies endémicas más locales. Veamos dos ejemplos que ilustran esta situación, las especies *Globator maillardii* y *Atopochara trivolvii* que están estrechamente emparentadas según la filogenia propuesta por Martín-Closas (1996).

El género *Globator* con un única especie evolutiva, *Globator maillardii*, constituye uno de los principales indicadores bioestratigráficos en facies continentales del Cretácico Inferior. Por este motivo se dispone de un excelente registro fósil. La especie se conoce exclusivamente de las cuencas peritéticas de Europa y Norte de África desde el Titónico hasta el Barremiense Superior - Aptiense Inferior. Sus grandes aplicaciones bioestratigráficas hacen improbable que no se haya descrito en las cuencas

coetáneas asiáticas y americanas. Se trata por tanto de una especie con una clara restricción biogeográfica a la región central de la Tetis (Fig. 1A).

La especie evolutiva de *Atopochara trivolvii*, por el contrario, es probablemente el caso de cosmopolitismo mejor conocido en el registro fósil de las carofitas. Se conoce desde el Berriasiense en el área peritética, donde parece permanecer acantonada hasta el Hauteriviense. A partir de este momento, que en muchas cuencas coincide con una extensión de las facies lacustres, se extendió a todo el continente Eurasiático y así la encontramos en numerosas cuencas rusas, chinas y en el sudeste asiático, incluso fuera de las latitudes paratropicales que le eran propias (Wang y Lu, 1982; Martín-Closas, 2000). Durante el Barremiense Inferior la especie estaba ampliamente extendida por Eurasia y gran parte de la mitad septentrional del continente africano (Sirna, 1963) y además colonizó el continente suramericano, probablemente a través de las comunicaciones de éste con África occidental que se encontraban adyacentes a la región peritética (Musacchio, 2000), desde donde aparentemente radiaba la especie. Finalmente durante el Aptiense, *Atopochara trivolvii* colonizó el continente norteamericano, extendiéndose desde Texas a las Montañas Rocosas (Peck, 1957; Soulié-Marsche, 1994), sin que por ahora sepamos si la entrada en dicho continente se realizó desde el Viejo Mundo, desde Suramérica o desde ambos extremos. Fue pues durante el Aptiense cuando la especie alcanzó una distribución cosmopolita (Fig. 1B).

La migración de *Atopochara trivolvii* a través de los continentes y entre continentes, atravesando barreras marinas, suscita numerosas cuestiones. Por un lado cabe preguntarse que características reunía esta especie que la hizo hábil para migrar a grandes distancias en comparación con otras especies, incluida su especie hermana *Globator maillardii*, restringidas al área peritética. En segundo lugar sería interesante conocer cual fue el vector de la migración. El actualismo permite plantear alguna hipótesis de trabajo entorno a ambas cuestiones.

La dispersión de las carofitas actuales parece estar ligada al transporte de los girogonitos o oosporas por aves migratorias, especialmente anátidas. En contenidos estomacales de ánades migratorias del delta del Ebro se ha constatado la presencia de numerosos restos de carofitas (Llorente Cabrera, 1984). Al-

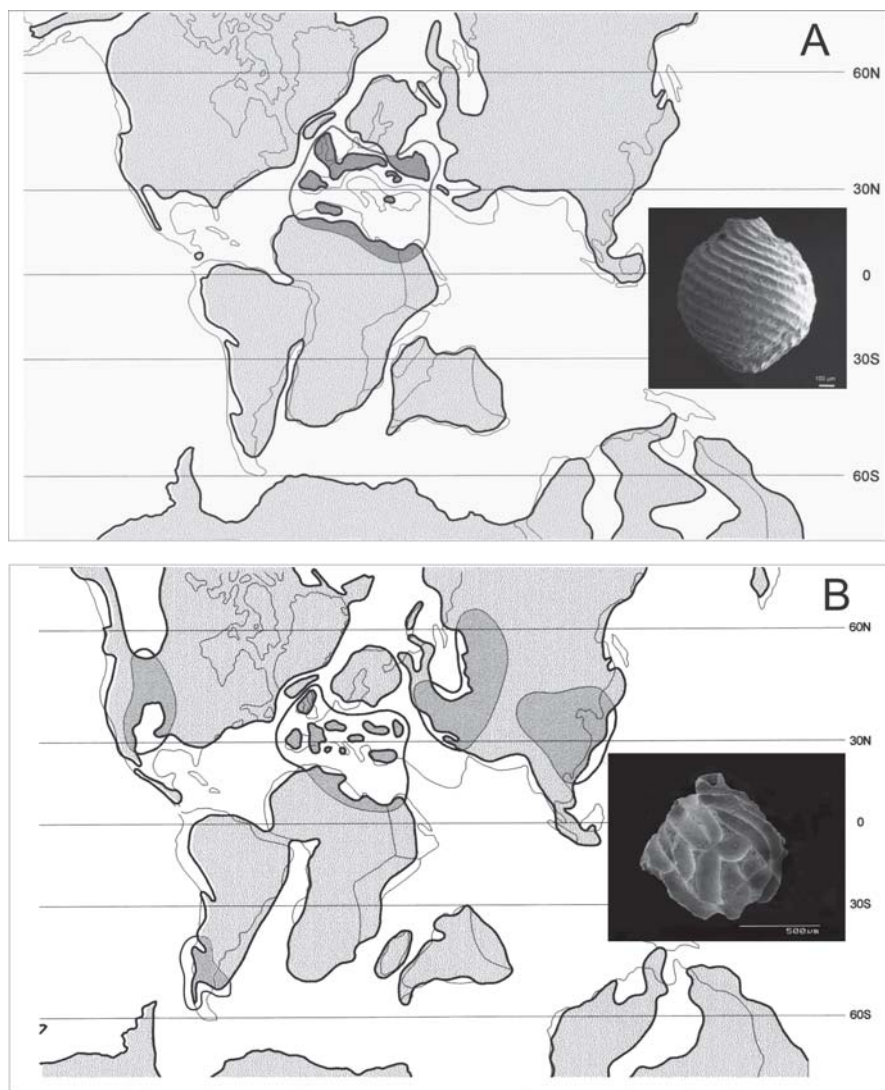


Fig. 1.- Ejemplos de distribución biogeográfica de clavatoráceas (carofitas fósiles) señaladas con trama gris oscura sobre una base paleogeografía modificada de Barron et al. (1981). A) Mapa de distribución biogeográfica de *Globator maillardii* var. *trochiliscoides* durante el máximo de su expansión en el Barremiense. B) Mapa de distribución de *Atopochara trivolvis* durante el máximo de su expansión, en el Aptiense, cuando presentaba una distribución cosmopolita.

Fig. 1.- Examples of biogeographic distribution of clavatoraceans (fossil charophytes) plotted in dense stippled on paleogeographic maps modified from Barron et al. (1981). A) Distribution map of *Globator maillardii* var. *trochiliscoides* showing its maximum range during Barremian. B) Distribution map of *Atopochara trivolvis* showing its maximum extension, in the Aptian, when it displayed a cosmopolitan distribution.

gunas especies como el pato colorado (*Netta rufina*) son directamente consumidoras de carofitas (Schmieder et al., 2006). Los estudios biogeográficos del género *Chara* muestran que las especies cosmopolitas actuales son monoicas, es decir, presentan una disposición conjunta de los gametangios masculinos y femeninos sobre el mismo individuo, mientras que las especies con sexos disjuntos (especies dioicas) tienen distribuciones que, como mucho, alcanzan grandes continuos geográficos sin barreras importantes (Proctor, 1980). El paradigma de las especies cosmopolitas del género *Chara*

son las que además de estar representadas ampliamente en la mayoría de continentes, han conseguido colonizar los lagos de islas centro-oceánicas, especialmente del Pacífico central. El carácter monoico parece permitir la colonización de estos lagos remotos gracias a que, tras un único evento dispersor, se pueden desarrollar poblaciones sexualmente funcionales (Proctor, 1980). Por el contrario los lagos de las islas oceánicas parecen estar vedados a las especies dioicas, que probablemente solo forman poblaciones reproductoras en el supuesto, improbable en dichas islas, que hayan numerosos

eventos colonizadores suficientemente cercanos en el tiempo para reunir individuos de ambos sexos.

La aplicación de estas observaciones actuales en el registro fósil de *Atopochara trivolvis* tiene sentido, ya que sus utrículos son explícitos en cuanto al carácter monoico de la especie. Las impresiones de los anteridios de *Atopochara trivolvis* son claramente visibles en los utrículos de las variedades anagenéticas más plesiomórficas (var. *horrida*, *maillardii*, *ancora*, *vidua*, *triquetra* y *trivolvis*) que comprenden una sucesión de morfotipos graduales entre el Berriasiense y el Albiense. El carácter monoico de *Atopochara trivolvis* le permitiría *a priori* colonizar nuevos lagos a partir de unos pocos eventos de dispersión.

La aplicación actualista de la biogeografía del género *Chara* en las clavatoráceas se complica cuando se pretende plantear hipótesis sobre los vectores de la dispersión. Por un lado, la capacidad de vuelo de larga duración parece improbable en la mayoría de aves barremienses, pertenecientes a las enantiornitas. No obstante, recientemente se ha descrito una posible ave acuática perteneciente al clado de las Ornithurae (You et al., 2006), cuya quilla indicaría una elevada potencia de vuelo de crucero. Otros vectores barremo-aptienses muy adecuados para dispersar las carofitas serían los dinosaurios herbívoros de hábitat palustre y hábito migratorio. Por el momento no se ha podido demostrar la presencia de girogonitos o utrículos de carofitas en los contenidos estomacales o en coprolitos de dinosaurios, pero esta hipótesis de trabajo es sin duda muy atractiva. No obstante, para que las migraciones de dinosaurios como vectores de *Atopochara trivolvis* fueran exitosas, debería existir un continuo de facies no marinas, preferentemente húmedas, de un extremo al otro del planeta durante diferentes momentos del intervalo Barremiense-Aptiense, un aspecto por ahora mal documentado.

Las extinciones del Cretácico Superior y las últimas clavatoráceas

Tras las primeras extinciones de clavatoráceas durante el Aptiense y Albiense, el registro fósil de las carofitas contiene una laguna de información que perdura en la práctica hasta el Campaniense. En efecto, los datos actuales sobre las carofitas del intervalo Cenomaniense-Santoniense se limitan a localidades aisladas. El Cenomaniense de

Oña en Burgos proporciona junto con otras dos localidades aisladas de China y Estados Unidos, las únicas citas del Cenomaniense (Peck, 1957; Feuillée y Grambast, 1961; Van Itterbeeck *et al.*, 2005). En estas poblaciones, las clavatoráceas, concretamente *Atopochara trivolvis multivolvis*, continuaban dominando las asociaciones. En Revest, Macizo Central Francés, se ha descrito la única asociación conocida del Turoniense y todavía observamos clavatoráceas como componente importante (Feist, 1981). El registro conocido termina con este dato y hasta el Campaniense no se dispone otra vez de una amplia representación mundial de carofitas, aunque con asociaciones de carácter muy distinto a las anteriores, ya que generalmente estuvieron dominadas por las caráceas (Grambast, 1974), al menos en las facies oligohalinas. La laguna de registro del principio del Cretácico Superior se ha atribuido a la reducción importante en la extensión de las cuencas continentales entorno al máximo nivel eustático global del Turoniense (Martín-Closas y Serra-Kiel, 1991) y nos impide conocer como y cuando ocurrieron la mayor parte de las extinciones de las clavatoráceas.

Durante el Campaniense y Maastrichtiense existieron dos clados de clavatoráceas. Por un lado se ha documentado la amplia presencia de una variedad relictiva del linaje de *Atopochara trivolvis*, *Atopochara trivolvis* var. *ulanensis* en las cuencas intracontinentales mongolas y del noroeste de China (Van Itterbeeck *et al.*, 2005; Grambast, 1971, Feist *et al.*, 2005). Por otro lado el género *Septorella* (o *Hep-torella*) de la sistemática tradicional se desarrolló exclusivamente en el sur de Europa occidental. Ninguna clavatorácea superó el Maastichtiense.

De los datos parciales, actualmente disponibles para analizar la biogeografía de las clavatoráceas del Cretácico Superior, se puede extraer como mínimo la conclusión que durante este subsistema, la familia presentó una distribución disjunta, en poblaciones relictivas dentro de floras dominadas por las caráceas. Sin embargo existen numerosos interrogantes abiertos sobre las relaciones filogenéticas de estas últimas clavatoráceas chino-mongolas y europeas con sus antepasados más cercanos, en ambos casos situados en el Cretácico Inferior.

Discusión y conclusiones

La biogeografía histórica de las clavatoráceas (carofitas fósiles) del

Cretácico parece corresponder en parte con patrón biogeográfico asimétrico propuesto por López-Martínez (2003). Este grupo de carofitas presenta en efecto una primera etapa Oxfordiense – Neocomiense de distribución relativamente amplia, en las cuencas peritéticas y norteamericanas. La segunda fase, Hauteriviense-Aptiense, puede considerarse de «stasis» biogeográfica para muchas especies de clavatoráceas, pero existieron algunas que no siguieron este modelo y presentaron una expansión biogeográfica continuada a lo largo del intervalo. Este es el caso de *Atopochara trivolvis*. Finalmente, la tercera etapa Albiense-Maastrichtiense, parece corresponder a una etapa de poblaciones relictivas y aisladas unas de otras.

Este patrón general difiere en algunas particularidades para cada especie y deberá detallarse en el futuro para cada una de ellas. En este sentido queda mucho trecho por recorrer ya que existen numerosas especies con nombres diferentes en cada región biogeográfica (Europa, Asia, Suramérica y Norteamérica) que pudieran corresponder a la misma especie evolutiva. Igualmente para evaluar la velocidad de migración será necesario conocer hasta que punto las dataciones basadas en carofitas en cada región se sustentan sobre datos independientes o son simples correlaciones intercontinentales basadas en la bioestratigrafía de las regiones mejor conocidas.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al proyecto del Ministerio de Educación y Ciencia CGL 2005-00404 BTE «Paleobiogeografía filogenética de carofitas y macroforaminíferos».

Referencias

- Barron, E.J., Harrison, G.A., Sloan, J.L. II, Hay, W.W. (1981). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 72, 443-470.
- Feist, M. (1981). *Cretaceous Research*, 2, 319-330
- Feist, M., Grambast-Fessard, N., Guerlesquin, M., Karol, K., Lu, H., McCourt, R.M., Wang, Q., Shenzen, Z. (2005). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part B., Protoctista 1. Volume 1: Charophyta*. The Geological Society of America, 170 p.
- Feuillée, P. y Grambast, L. (1961). *C.R. Sommaire des Séances de la Société*

- Géologique de France, Séance du 19 juin 1961*, 202-203.
- Grambast, L. (1966). *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences Paris*, 262 : 2207-2210
- Grambast, L. (1971). *Paléobiologie Continentale*, 2(2), 1-38.
- Grambast, L. (1974). *Taxon*, 23, 463-481.
- Helmdach, F.F. y Ramalho, M.M. (1976). *Revue de Micropaléontologie*, 19, 156-161.
- Llorente-Cabrera, G.A. (1984). *Contribución al conocimiento de la Biología y Ecología de cuatro especies de anátidas en el delta del Ebro*, Resum de Tesi Doctoral Publicacions Universitat de Barcelona, 50 pp.
- López-Martínez, N. (2003). *Graellsia*, 59, 503-522.
- Martín-Closas, C. (1996). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 94, 259-293.
- Martín-Closas, C. (2000). *Els caròfits del Juràssic superior i Cretaci inferior de la Península Ibèrica. Arxius de les Seccions de Ciències, Institut d'Estudis Catalans*, 125, 304 pp.
- Martín-Closas, C. y Serra-Kiel, J. (1991). *Historical Biology*, 5, 291-307.
- Mojon, P.O. (1989). *Revue de Paléobiologie*, volume spécial 3, 1-18.
- Musacchio, E.A. (2000). *Cretaceous Research*, 21, 211-220
- Peck, R. E. (1957). *Geological Survey Professional Paper*, 294 A, 1-44.
- Proctor, V. W. (1980). *Journal of Phycology*, 16, 218-233.
- Schudack, M. E. (1993). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Band 8*, 1-209.
- Schmieder, K., Werner, S., Bauer, H.-G. (2006). *Aquatic Botany*, 84, 245-250
- Schudack, M.E., Turner, C.E. y Peterson, F. (1998). *Modern Geology*, 22, 379-414.
- Sirna, G. (1963). *Geologia Romana*, 3, 279-290.
- Soulié-Marsche, I. (1994). *Journal of Paleontology*, 68, 1145-1157.
- Van Itterbeeck, J., Horne, D.J., Bultynck y P., Vandenberghe, N. (2005). *Cretaceous Research*, 26, 699-725.
- Wang, Z. y Lu, H. (1982). *Bulletin of the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica*, 4, 77-104.
- You, H.L., Lamanna, M.C., Harris, J.D., Chiappe, L.M., O'Connor, J., Ji, S., Lü, J.-C., Yuan, C.-X., Li, D.-Q., Zhang, X., Lacovara, K.J., Dodson, P., Ji, Q. (2006). *Science*, 312, 1640-1643.