

FLORA Y VEGETACIÓN DURANTE EL JURÁSICO Y EL CRETÁCICO

Carmen Diéguez

Museo Nacional de Ciencias Naturales
José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

RESUMEN: Las diferentes floras, y por consiguiente la diferencia de vegetación, que se sucedieron en la superficie de nuestro planeta desde la gran extinción del final del Pérmico y principio del Triásico hasta la extinción del límite entre el Cretácico y el Terciario, han sido de extraordinario interés desde diferentes puntos de vista. Este interés ha estado motivado, en primer lugar, por la aparición y posterior radiación de las angiospermas que constituye uno de los principales temas de la Biología Evolutiva y por considerarse que durante el Mesozoico se produjeron los mayores cambios florísticos y vegetacionales que se han dado en la historia del planeta. Por otra parte, estos cambios de flora y vegetación fueron acompañados de cambios en las asociaciones faunísticas y de la aparición, radiación y extinción de uno de los grupos zoológicos que más ha llamado la atención del público en general, como es el grupo de los dinosaurios. En el presente trabajo se realiza una síntesis de las floras y la vegetación de dos de los periodos del Mesozoico: Jurásico y Cretácico fundamentalmente enfocado en la región Euroamericana, dentro de un contexto paleogeográfico y paleoclimático. Se analizan, así mismo, las consecuencias, tanto tróficas como coevolutivas, que implicaron los diferentes cambios florísticos y vegetacionales en las relaciones animal-planta.

PALABRAS CLAVE: Floras, Jurásico, Cretácico, Angiospermas, Euroamerica.

ABSTRACT: The successive floras and vegetation which inhabited the Earth from the big extinction at the end of Permian until the extinction at the Cretaceous/Tertiary (K/T) boundary are discussed. These different floras, and consequently the different vegetational cover are of major interest from several points of view, and particularly the present of primitive angiosperms. The origin of the angiosperms and their later radiation constitutes one of the main challenges in Evolutionary Biology. Additionally, it appears that the greatest floristic changes that took place on planet Earth corresponded to Mesozoic times. These important changes were matched by equally important changes in the faunal associations and particularly by the appearance, radiation and extinction of the dinosaurs, which is the group of animals that has exerted the most powerful attraction on the public. The brief synthesis of the floras corresponding to the Jurassic and Cretaceous periods in the Euramerica region also takes into account the palaeogeographical and palaeoclimatological relationships. The floristic changes are analysed in the context of plant/animal relationships.

KEY WORDS: Floras, Jurassic, Cretaceous, Angiosperms, Euramerica.

INTRODUCCIÓN

A través de los cerca de 200 millones de años que abarca el Mesozoico se produjeron sucesivos cambios en la estructura de la flora y la vegetación que fueron concomitantes con reemplazamientos en las comunidades de vertebrados herbívoros y estuvieron ligados a

perturbaciones climáticas globales, por aumentos y disminuciones de la temperatura y de la humedad que alteraron la cobertura vegetal en vastas áreas llegándose, en algunos periodos a una aridización. Se registran en este periodo geológico, por tanto, las mayores divisiones en la estructura de la vegetación, en los atributos funcionales de los herbívoros y en

el grado y naturaleza de las interacciones entre plantas y herbívoros.

Se han inferido tres zonas climáticas para los diferentes periodos del Mesozoico: cálida, cálido-templada y templada con un tipo de cobertura vegetal distinta para cada una de ellas. Los cambios climáticos globales tuvieron un efecto más pronunciado en las floras limítrofes entre los cinturones de clima tropical y cálido temperado que eran las regiones dónde vivían los dinosaurios. (KRASSILOV, 1981) y dónde existía una vegetación abierta como matorrales y pantanos.

Los cambios climáticos, acompañados por cambios en la propia distribución de las masas terrestres emergidas y de los mares existentes, hacen imposible referirse a una única flora o vegetación mesozoicas, ya que fueron floras y vegetaciones diferentes tanto en el tiempo como en el espacio ocupado.

FLORAS Y VEGETACIÓN DEL JURÁSICO

Durante el Jurásico Inferior la mayoría de las tierras emergidas estaban todavía unidas formando el supercontinente Pangea. El clima se supone que tenía condiciones de invernadero con concentraciones relativamente altas de CO₂ y altas temperaturas, a nivel global. No obstante, las asociaciones polínicas sufren un cambio espectacular al final del Triásico Superior y comienzo del Jurásico Inferior con un marcado descenso de los pólenes temperados y termófilos hasta de un 5% del espectro polínico, dando una clara y objetiva evidencia de una crisis ecológica que podría estar asociada a una extinción en masa por un evento de enfriamiento global en Inglaterra y

N. de Europa. Este evento no es perceptible en las macrofloras.

Hacia el final del Jurásico Medio, existen evidencias de un descenso de la temperatura. Las altas temperaturas y la ausencia de una masa de hielo dan a entender que los niveles marinos fueron relativamente altos prevaleciendo un clima cálido y húmedo que favoreció la formación de carbón, particularmente intensa durante el Jurásico Medio y las pronunciadas diferencias existentes entre las floras del Gondwana y del hemisferio norte desaparecen durante este periodo.

De las diferentes floras que fueron sucediéndose durante el Jurásico se estudian conjuntamente las del Jurásico Inferior y Medio (floras raeto-liásicas) debido a su estrecha relación y a la práctica existencia de un mismo conjunto de fitocorias.

La mayoría de las localidades con restos fosilizados de plantas se encuentran en Eurasia que, en ese momento, se extendía entre los 20° N y los 40° N (BARNARD, 1973). Comparadas con las floras del Jurásico Superior y Cretácico Inferior se observa una menor diferenciación de climas, con un mayor contenido de humedad y un menor gradiente de temperatura. Esto conlleva una uniformidad de floras cuya composición se mantiene más o menos estable en vastas áreas, con escasa evolución en el tiempo.

En la provincia europea, la mayor definición entre el Triásico y el Jurásico se observa en las secuencias de Groenlandia y el sur de Suecia.

Es muy probable que el clima sufriera una variación considerable, tornándose más cálido, durante el Toarciense (c. A. 178 m.a.) lo que lleva a encontrarse en el Jurásico Medio un

descenso en la diversidad de helechos y un incremento en número de Bennettiales y Cycadales, en claro contraste con el Jurásico Inferior.

El clima ecuatorial se extendía a través de casi todo el oeste de Europa, Asia Menor, sur de China y el sudeste de Asia. En América son conocidas floras raeto-liásicas en Groenlandia, Alaska, Méjico y Cuba. Han sido reconocidas diversas provincias florísticas en relación con la presencia/ausencia de diferentes grupos.

En la zona ecuatorial las asociaciones florísticas son más ricas que en el resto y las típicas floras raeto-liásicas se distinguen por la abundancia y diversidad de Bennettiales con especies atribuibles a : *Anomozamites*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum*, *Zamites* y *Otozamites*, acompañadas por Cycadales (*Nilssonia*, *Ctenis* y *Pseudoctenis*); y helechos de las familias Matoniaceas (*Phlebopteris*), Maratiaceas (*Marattiopsis*) y Dipteridaceas (*Clathropteris*) que a través del Jurásico Medio se ven acompañados por abundancia de *Coniopteris* y los elementos típicos son *Klukia*, *Gleichenia* y *Stachypteris*, disminuyendo las Dipteridaceas.

En cuanto a las zonas sin formación de carbón, los sedimentos contienen asociaciones en las que abundan las Peltaspermales y las Cheirolepidiaceas tanto como macrorrestos (*Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*) como restos polínicos (*Classopollis*). Las coníferas están representadas por varias familias como: pináceas (*Schizolepis*) y taxodiáceas, acompañadas, aunque en abundancia relativa, por Ginkgoales. Algunos autores (BAKKER, 1978) sostienen que el cambio de pacesores a ramoneadores que se produjo en los grandes herbívoros produjo un cambio en la presión selectiva sobre las plantas y un grupo de

helechos con semillas característico del Triásico de Gondwana se volvió casi extinto y fue reemplazado en el Jurásico por la radiación de las coníferas

Una de las floras rhaeto-liásicas (Jurásico Inferior- Jurásico Medio) de cita obligada es la presente en la sucesión Yorkshire de Inglaterra, tanto por su diversidad como por su magnífica preservación. En ella se distinguen, además de los grupos citados: briofitas, licofitas, esfenofitas, caytoniales, y diversas familias de coníferas como podocarpaceas, taxaceas, cupresáceas y cefalotaxáceas. Estas últimas con un registro fósil muy limitado.

La abundancia de Bennettiales y Cycadales durante todo el Mesozoico hizo que durante mucho tiempo éste se denominara: “Era de las *Cycas*”, englobando conjuntamente a dos grupos botánicos que se asemejan en morfología de forma extraordinaria aunque no guardan relación filogenética. Debido a ciertos caracteres típicamente xeromórficos como sus troncos paquicaúlicos, paredes celulares engrosadas, membranas altamente cutinizadas y presencia de pelos y papilas en sus hojas se consideran buenos indicadores de la presencia de climas tropicales y subtropicales.

Las Cycadales incluyen miembros vivientes y extintos que se remontan al Carbonífero y están caracterizadas por sus troncos tuberosos, bajos y rechonchos en muchos casos mientras que en otros recuerdan a palmeras aunque con menor altura.

Las Bennettiales aparecidas en el Triásico en ambos hemisferios, se extienden hasta el final del Cretácico, constituyendo el grupo más importante por diversidad y número de ejemplares durante el Jurásico. Su hábito varía desde de pequeña talla y redondeados

(*Cycadeoidea*) a alto y delgado (*Monanthesia*). Los ejemplares atribuibles a *Cycadeoidea* presentan troncos cilíndricos o columnares de menos de un metro de alto, la mayoría sin ramificar, con una corona de hojas dispuesta helicoidalmente en la parte apical (distal) del tronco. Por su parte, los troncos que portaban inflorescencias del tipo *Williamsonia* se supone que alcanzarían los dos metros de altura siendo delgados y ramificados. Las formaciones vegetales de estos géneros corresponderían a bosques de baja copa o matorrales.

El dosel de la vegetación cerrada durante el Jurásico Inferior y el Jurásico Medio estaría formado por las coníferas, fundamentalmente ciertas cheirolepidiaceas y taxodiaceas, mezcladas con ginkgoales que dominaría un sotobosque de Bennettitales, Cycadales y Pteridospermales. Por otra parte, estos grupos podían formar parte, también, de una vegetación abierta y poco saturada tipo matorral acompañadas por helechos y esfenópsidas.

La estructura de esta vegetación plantea serios problemas ya que los datos paleozoológicos indican que las faunas estaban dominadas por dinosaurios herbívoros ramoneadores que necesitaban una importante ingesta, por lo que la vegetación tendría que ser capaz de producir gran cantidad de material y tener, así mismo, una alta capacidad de recrecimiento.

A juzgar por el hábito y la estructura de los principales grupos existentes en ese momento (Bennettitales, Cycadales y coníferas) la producción biomasa vegetal no podía ser tan alta como se necesitaba para los requerimientos de la fauna con abundancia de ramoneadores, correspondiendo la mayor capacidad de recrecimiento a plantas de pequeño porte como

helechos, esfenópsidas, licofitas y algunas cicadofitas. A esto habría que añadir que es lógico pensar que las plantas tendrían que haber desarrollado mecanismos químicos y/o mecánicos para disuadir el herbivorismo como ocurre en la actualidad, por ejemplo las hojas espinosas de *Araucaria* o la existencia de productos tóxicos en las hojas de muchas cycadales actuales (CHAMBERLAIN, 1935).

El dilema, hasta ahora sin resolver, puede deberse a dos causas principales:

Poco conocimiento de la biología de las plantas existentes y por tanto de su grado de productividad ya que las más abundantes (Bennettitales y cheirolepidiaceas) son grupos que se extinguieron al final del Mesozoico.

Sobreestimación de la presión del pastoreo y ramoneo bien en la estimación del consumo individual, al no conocerse totalmente el metabolismo de los dinosaurios, o bien en la estimación de la densidad total de la población de herbívoros.

Al inicio del Jurásico Superior, en el área ecuatorial del hemisferio norte se produce una fuerte subida de temperatura. Las masas continentales se desplazan hacia el norte y se desarrolla un cinturón árido en la zona ecuatorial. Los desplazamientos van acompañados de vastas transgresiones marinas en Europa, Asia Menor y Oeste de Siberia. La aridización afecta a desde Inglaterra hasta Mongolia y, posiblemente, oeste de China como demuestran los depósitos evaporíticos y la presencia de yeso asociado así como la ausencia de formación de carbón. El clima, de marcada estacionalidad, con inviernos cálidos y húmedos y veranos bochornosos y secos, como en la actualidad en el oeste de Australia es también indicado por las floras existentes.

Tanto la composición como la interacción de las floras del Jurásico Superior persisten, de forma general, en el Cretácico Inferior, lo que hace que sean, muchas veces, descritas y estudiadas en conjunto. Teniendo en cuenta la composición de estas floras, se han distinguido cuatro áreas fitogeográficas principales que corresponden a otros tantos cinturones climáticos: Canadiense-siberiana; Euro-sínica; Ecuatorial (correspondiente al norte del Gondwana) y Notal (correspondiente al sur del Gondwana), siendo las características climáticas y la composición florística del área Euro-Sínica y Notal, muy semejantes. En estas dos áreas desde el final del Jurásico Medio prevalecía un clima árido o semiárido como corroboran la presencia de caracteres xeromórficos de muchas de las plantas existentes en el momento. Especialmente, Bennettiales, Cycadales y coníferas cheirolepidiaceas.

A pesar de estas consideraciones de tipo general, existen variaciones climáticas según la región considerada, por ejemplo en el oeste del área se observa, a comienzos del Cretácico un incremento de la humedad acompañado de un incremento de los helechos schizeaceos como *Ruffordia*, gleichenaceos (*Gleichenia*) y matoniaceos (*Matonia*, *Phlebopteris*) con una amplia distribución geográfica, así como la sustitución de cheirolepidiaceas por otras coníferas, entre ellas las pináceas, el descenso de Cycadales y la presencia ubicua de *Weichselia*. Si bien en algunas áreas como la Canadiense siberiana se observa una alta persistencia de especies existentes en floras anteriores, en el caso de la región Euro-Sínica este grado de persistencia es mucho menor.

Las asociaciones de macrorrestos fósiles están compuestas mayoritariamente por Bennettiales, Cycadales y cheirolepidiaceas.

Estas últimas constituyen un extenso grupo de coníferas de dudosas relaciones filogenéticas, que se desarrolló durante todo el Mesozoico con una gran diversidad en cuanto a su hábito (de grandes árboles a pequeños matorrales) y en cuanto a su plasticidad ecológica. Con una amplia distribución geográfica durante el Jurásico y el Cretácico Inferior, ocuparon diferentes hábitats en bajas paleolatitudes, siendo elementos raros o ausentes en otras asociaciones. VAKHRAMEEV (1976) considera que pudieron ser árboles bajos y arbustos que formaban masas monoespecíficas en las laderas y vertientes de las montañas mientras que otros autores las consideran propias de los manglares (HUGHES & MOODY-STUART, 1967), como elementos constitutivos de los bosques de los "lowlands" en costas marinas (HUGHES, 1967), o como ocupantes de un hábitat costero marino o un manglar bajo un clima subtropical (HUGHES, 1994). BATTEN (1974) sugirió tres posibles hábitats: barreras arenosas e islas costeras, manglares y laderas de tierras altas. Posteriores estudios y reconstrucciones de los representantes de este grupo extinto (ALVIN *et al.*, 1981; ALVIN, 1982, 1983 y FRANCIS, 1983, entre otros) en los que se han tenido en cuenta tanto los datos sedimentológicos de los yacimientos en que los ejemplares atribuibles a este grupo fueron encontrados como las características morfo-anatómicas de los ejemplares, entre las que destacan, en sus troncos, los anillos de crecimiento irregulares que indican que vivieron en las proximidades de golfos hipersalinos, bajo un clima estacional con alternancias de condiciones favorables y desfavorables para el crecimiento, aunque posteriormente se ha observado que pueden adaptarse a medios de diferente salinidad e, incluso, a medios no salinos como arenales o roquedales como lo hacen actualmente las cactáceas.

Aunque el conocimiento total de la paleoecología de este grupo es incompleto todo parece indicar que fueron capaces de habitar muchos nichos actualmente ocupados por las angiospermas.

FLORA Y VEGETACIÓN EN EL CRETÁCICO

Durante el Cretácico Inferior, el área florística Europeo- Sínica que abarca las zonas subtropicales de este periodo, se extiende desde Europa hasta parte del este de Asia incluyendo China, el sur de Mongolia y parte de África. La formación de carbón cesa prácticamente en toda la zona al establecerse un clima árido y/ o semiárido en la parte central y sur del área (Oeste de Siberia y Kazakhsan). Estas condiciones climáticas se han deducido tras el análisis de la composición de las asociaciones vegetales fósiles encontradas que muestran un marcado descenso de helechos y esfenópsidas. Otro dato que apoya estas condiciones climáticas es la presencia de características xeromórficas en los restos encontrados. Sin embargo, en el oeste y centro de Europa se registra un clima ligeramente más húmedo que el imperante durante el Jurásico Superior como parecen corroborar la amplia distribución de helechos y su diversidad. Dentro de este grupo, los que presentan una mayor diversidad son las gleicheniaceas y las schiceaceas.

En las asociaciones vegetales fósiles del Cretácico más inferior (Neocomiense) las pteridofitas representan un 30% de especies y formarían parte de un sotobosque, aunque, algunas de ellas dadas sus características (p.e. *Todites princeps*) pudieron ser epifitas. Los licopodios y esfenópsidas se muestran poco diversas, pero localmente importantes para la vegetación herbácea mientras que el complejo

formado por Cycadales, mas Bennettiales y helechos de hoja pinnada con una representación del 30% y su pequeño tamaño, formarían matorrales en hábitats abiertos. Por otra parte, son atribuibles a las coníferas el 20% de las especies registradas, siendo las más abundantes y ubicuas las cheirolepidiaceas, aunque se observa en el Weald inglés una reducción en su importancia numérica si se compara con las asociaciones del Jurásico.

OLDHAM (1976), en su reconstrucción del paisaje y vegetación del Weald inglés, sugirió que la vegetación durante este periodo pudo haber sido parecida a la que existe en la actualidad en el sur de Florida, distribuida en grandes extensiones de pantanos poco profundos y zonas ligeramente elevadas, en dónde existiría una flora más diversificada. En algunas zonas inundadas, diferentes grupos de helechos como *Weichselia*, parecen haber formado macizos compactos tipo sabana, en los que, prácticamente, estaría ausente la vegetación arbórea.

Al mismo tiempo, en el Hauteriviense se produce, en yacimientos de Israel, la aparición del primer polen atribuible al grupo de las angiospermas (BRENNER, 1984; BRENNER & BISCHOF, 1992) ampliando el registro fósil de este grupo a ambos lados del actual océano Atlántico (África Ecuatorial, Brasil e Inglaterra) siendo acompañado, en todos los casos, por gran proporción de pólenes de cheirolepidiaceas que decrecen durante el Aptiense y el Albiense, periodos en los que ya aparecen, aunque en pequeña cantidad, los primeros registros de hojas y fragmentos de leño de angiospermas en el Hemisferio Norte.

Este grupo con sus más de 300.000 especies actuales conocidas, constituye el más numeroso y más ubicuo de todas las plantas vasculares.

Desde su radiación han ido ocupando diversos hábitats y en la actualidad dominan todos las zonas de vegetación, con excepción de los bosques de coníferas y la tundra, colonizando, incluso, el medio marino.

Tanto el origen como la rápida diversificación de este grupo ha sido objeto de atención de numerosos científicos llegando a ser calificados de “abominable misterio” por Darwin. En la actualidad es uno de los más importantes temas de estudio de la Biología Evolutiva que ha generado extensa bibliografía.

La posterior radiación y dispersión de las angiospermas coincide con el episodio de deriva y separación del antiguo continente de Gondwana. Las macro y palinofloras de paleolatitudes medias y altas muestran la aparición y diversificación de las angiospermas durante el Cretácico medio desde el 0% de los restos fósiles, hace 120 millones de años, hasta alcanzar entre el 50 y el 80% al final del Cretácico (LIDGARD & CRANE, 1990). En el citado trabajo, los autores realizan una minuciosa estimación de los palinomorfos encontrados en sedimentos de paleolatitudes comprendidas entre los 80° N y 20°, infiriendo el siguiente patrón de diversificación: en primer lugar se produjo la rápida radiación de las dicotiledóneas magnólidas y monocotiledóneas que fue seguida rápidamente de la de las dicotiledóneas no magnólidas. Este patrón se corresponde con los análisis filogenéticos más recientes (MATHEWS & DONOGHUE, 1999; QIU *et al.*, 1999; 2000) en los que aparece como grupo más basal el de las magnólidas y dentro de ellas el Género *Amborella*, seguido de las Nymphaeales, y un clado formado por las Austrobaileyaceas, Trimeniaceas e Illiciales.

Parece seguro que las angiospermas aparecieron bajo un clima árido y la opinión generalizada en la actualidad es que tendrían considerables ventajas sobre los grupos existentes siendo capaces de poblar ambientes degradados y otros hábitats inestables.

Se ha intentado dar diferentes explicaciones al hecho de la explosiva radiación de las angiospermas. La mayoría de ellas implican procesos coevolutivos de estas plantas con diferentes grupos zoológicos, fundamentalmente insectos que actuarían de polinizadores (CREPET & FRIIS, 1987). Recientemente, GORELICK (2001) ha estimado que aunque la polinización por insectos no fue una condición ni necesaria ni suficiente para muchas especies, debió jugar un importante papel en la especiación de insectos y de angiospermas.

Algunos autores como BAKKER (1978) llegan, incluso, a indicar que no sólo la radiación de las angiospermas sino su propio origen está estrechamente relacionado con la expansión de los grandes saurópodos pacedores del Cretácico Inferior (*Brachiosaurus*, *Diplodocus* y *Apatosaurus*, entre otros). Esta teoría ha sido rebatida recientemente (BARRETT & WILLIS, 2001) tras una revisión crítica de las evidencias existentes de una interacción de dinosaurios y plantas a través del Cretácico, llegando a la conclusión de que no existen correlaciones espacio-temporales suficientemente fuertes que apoyen la hipótesis de que los dinosaurios fueron causantes del origen de las angiospermas, aunque consideran que, durante el Cretácico Superior, las interacciones de dinosaurios y angiospermas pudieron dar lugar a procesos coevolutivos. Por otra parte, existen teorías (AXELROD, 1952; 1970) de un origen pre-Cretácico de las angiospermas y las evidencias moleculares (MARTIN *et al.*, 1989; LI *et al.*,

1989) indican que el origen de las angiospermas se remonta al Carbonífero-Pérmico.

Aunque sobre el momento de aparición de las angiospermas no exista una certeza absoluta, ni unanimidad entre los diferentes autores, un hecho cierto es el de que durante el Cretácico medio, y debido a la radiación de las angiospermas, se producen cambios florísticos y vegetacionales a nivel global que se correlacionan con un importante reemplazo en las faunas de dinosaurios.

Las angiospermas con flores y hojas de pequeño tamaño sustituyeron a las cicadofitas y Bennettitales de hoja grande en las formaciones arbustivas. Esto debió suponer una considerable reducción de la masa vegetal consumible por los grandes herbívoros pacedores. Por consiguiente, los grandes dinosaurios pacedores declinan o cambian de hábitat abandonando las zonas de matorral y ocupando las zonas cenagosas y pantanosas, apareciendo nuevos tipos adaptativos como los hadrosaurios mientras que su lugar en los matorrales es ocupado por los ceratópsidos.

Con la aparición de las angiospermas se produce, además, la ocupación del medio acuático por este tipo de plantas y la aparición de los frutos y con ello un cambio en la productividad de biomasa vegetal ya que éstos tienen un mayor contenido energético y pudieron ser consumidos por animales como los ceratópsidos con picos curvos.

A partir del Cenomaniense, momento en que se produce la gran radiación de las angiospermas, las floras están dominadas por este grupo que llega a representar el 75% del total de taxa en las asociaciones registradas. Esto produce un importante cambio en las

floras y la vegetación al desaparecer o reducirse la diversidad y el número de individuos de grupos representativos de floras anteriores. Así, las coníferas quedan reducidas a la mitad de las existentes en el Neocomiense, los helechos quedan reducidos al 6% del total de taxa y las ginkgoales al, tan sólo, un 1%. Esto produjo un cambio de los hábitats pantanosos en los que se produjo la completa eliminación de helechos dicksoniaceos que fueron sustituidos por la formación de bosques de *Sequoia*.

Posteriormente, se produce un aumento de helechos acuáticos que, acompañados de la aparición de angiospermas acuáticas, pudo producir una eutrofización de los lagos existentes.

La vegetación del Cretácico más terminal dominada por angiospermas, incluye arbustos y pequeños y grandes árboles según lo corroboran los hallazgos de asociaciones de troncos fósiles. PAGE (1981) describe una asociación de restos fosilizados de troncos de angiospermas del Cretácico de California en la que se distinguen 44 especies distintas con hábitos muy dispares. La mayoría de ellos no muestra anillos de crecimiento de lo que se puede inferir que se trataba de arbustos o árboles de pequeña talla. Simultáneamente, los géneros mesozoicos de helechos y coníferas que habían sido más característicos durante el Cretácico Inferior estuvieron en peligro de extinguirse junto con los dinosaurios. Se ha observado en diferentes floras fósiles que los bosques de taxodiaceas se expandieron sobre el área en las que existían las faunas más ricas en dinosaurios, mientras que las "sábanas" de helechos de los pantanos, los matorrales de cicadofitas y las formaciones esclerófilas sufrieron una drástica reducción. La masiva forestación experimentada supuso la

eliminación de zonas abiertas en las que pudieran vivir grandes poblaciones de herbívoros.

A pesar de que a partir del Albense las angiospermas se diversifiquen, aumenten en número de individuos y amplíen su distribución geográfica, no hay evidencia de que con anterioridad al Campaniense y Maachtritiense hubieran alcanzado el amplio rango de hábitats que pueblan hoy día.

A partir de datos paleobotánicos, se supone que al final del Campaniense se produce un enfriamiento global, aunque libre de hielo. El cinturón árido ecuatorial, se transformaría en subtropical con floras de tipo laurisilva, no existiendo formaciones similares a la actual vegetación tropical. Aunque este punto es muy controvertido.

En el Maastrichtiense, las angiospermas experimentan una modernización y las taxodiáceas, propias de zonas pantanosas, son las gimnospermas más abundantes y ampliamente distribuidas en el Hemisferio Norte, mientras que en el hemisferio Sur son las podocarpaceas y las Araucariáceas. Distribución espacial que persiste hasta nuestros días.

A pesar de que ha sido ampliamente discutida la enorme magnitud de la extinción en el límite Cretácico-Terciario, esta parece no haber afectado a la floras del Cretácico terminal ya que las asociaciones de plantas fósiles del Paleoceno muestran una composición muy similar a las del Maastrichtiense que demuestra que las plantas, fundamentalmente las angiospermas, no sufrieron un episodio de extinción, llegando a ser el grupo vegetal dominante en las floras actuales.

BIBLIOGRAFÍA

- ALVIN, K. L. 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and palaeoecology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 37: pp. 91-98.
- ALVIN, K. L. 1983. Reconstruction of a Lower Cretaceous conifer. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 86: pp. 169-176.
- ALVIN, K. L.; FRASER, C. J., & SPICER, R. A. 1981. Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associate conifers in the English Wealden. **Palaeontology**, 24: pp. 759-778.
- AXELROD, D. I. 1952. A theory of Angiosperm evolution. **Evolution**, 6: pp. 29-60.
- AXELROD, D. I. 1970. Mesozoic paleogeography and early Angiosperm origin. **Botanical Review**, 36: 277-319.
- BAKKER, R. T. 1978. Dinosaur feeding behaviour and the origin of flowering plants. **Nature**, 274: pp. 661-663.
- BARNARD, P. DW. 1973. Mesozoic floras. **Special Papers in Palaeontology**, 12: pp. 175-188.
- BARRETT, P. M. & WILLIS, K. J. 2001. Did dinosaurs invent flowers?. Dinosaur-angiosperm coevolution revisited. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, 76: pp. 411-447.
- BATTEN, D. J. 1974. Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils. **Proceeding of the Geologist's Association**, London, 85: pp. 433-458.
- BRENNER, G. J. 1984. Late Hauterivian angiosperm pollen from the Halez Formation, Israel. **Sixth International Palynological Conference**, Calgary, Abstracts: 15.

- BRENNER, G. J. & BICKOFF, I. S. 1992. Palynology and age of the Lower Cretaceous Basal Kurnuk Group from the coastal plain to the Northern Negev of Israel. **Palynology**, 16: pp. 137-185.
- CREPET, W. L. & FRIIS, E. M. 1987. The evolution of insect pollination in angiosperms. pp. 181-201 In: E.M. Friis; W. G. Chaloner and P. R. Crane (eds.). **The Origins of Angiosperms and their biological consequences**. Cambridge University Press, New York.
- CHAMBERLAIN, C. J. 1935. **Gymnosperms: structure and evolution**. Chicago University Press, Chicago, Xi+pp. 484.
- FRANCIS, J. E. 1983. The dominant conifer of the Upper Jurassic Purbeck Formation. **Palaeontology**, 26: pp.277-294.
- GORELICK, R. 2001. Did insect pollination cause increased seed plant diversity?. **Biological Journal of the Linnean Society**, 74: pp. 407-427.
- HUGHES, N. F. 1967. **Palaeobiology of angiosperm origins**. Cambridge University Press, Cambridge: pp. 242.
- HUGHES, N. F. 1994. The enigm of angiosperms origins. **Cambridge Palaeobiology Series 1**, Cambridge University Press, Cambridge: pp. 303.
- HUGHES, N. F. & MOODY- STUART, J. C. 1967. Palynological facies and correlation in the English Wealden. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 1: pp. 259-268.
- KRASSILOV, V. A. 1981. Changes of mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology**, 34: pp. 207-224.
- LI, W. H.; GOUOY, M.; WOLFE, K. H. & SHARP, P. M. 1989. Angiosperms origins. **Nature**, 342: pp. 131-132.
- LIDGARD, S. & CRANE, P. R. 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. **Paleobiology**, 16: pp. 77-93.
- MARTIN, W.; GIERL, A. & SAEDLER, H. 1989. Molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperms origins. **Nature**, 339: pp. 46-48.
- MATHEWS, S. & DONOGHUE, M. J. 1999. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes. **Science**, 286: pp. 947-950.
- OLDHAM, T. B. C. 1976. Flora of the Wealden plant debris beds of England. **Palaeontology**, 19: pp. 437-502.
- PAGE, V. M. 1981. Dicotyledons wood from the Upper Cretaceous of Central California. III. Conclusions. **Journal of Arnold Arboretum**, 62: pp. 437-455.
- QIU, Y-L-, LEE, J.; BERNASCONI-QUADRONI, F.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; ZANIS, M.; ZIMMER, E. A.; CHEN, Z.; SAVOLAINEN, V. & CHASE, M. W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. **Nature**, 402: pp. 404-407.
- QIU, Y-L-, Lee, J.; BERNASCONI-QUADRONI, F.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; ZANIS, M.; ZIMMER, E. A.; CHEN, Z.; SAVOLAINEN, V. & CHASE, M. W. 2000. Phylogeny of basal angiosperms : analyses of five genes from three genomes. **International Journal of Plant Science**, 161(supl.): pp. S3-S27.
- VAKHRAMEEV, V. A. 1976. Range and Palaeoecology of mesozoic conifers. **Paleontologicheskii Zhurnal**, 1: pp. 19-34.