

## Club de revistas/Journal Club

### Reseña sobre el artículo

**Gastaldo, R., Gensel, P., Glasspool, I., Hinds, S., King, O., McLean, D., Park, A., Stimson, M., Stonesiferet, T.** (2024). Enigmatic fossil plants with three-dimensional, arborescent-growth architecture from the earliest Carboniferous of New Brunswick, Canada, *Current Biology*, 34, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.01.011>

## Enigmática planta fósil con arquitectura tridimensional de crecimiento arborescente del Carbonífero temprano de New Brunswick, Canadá

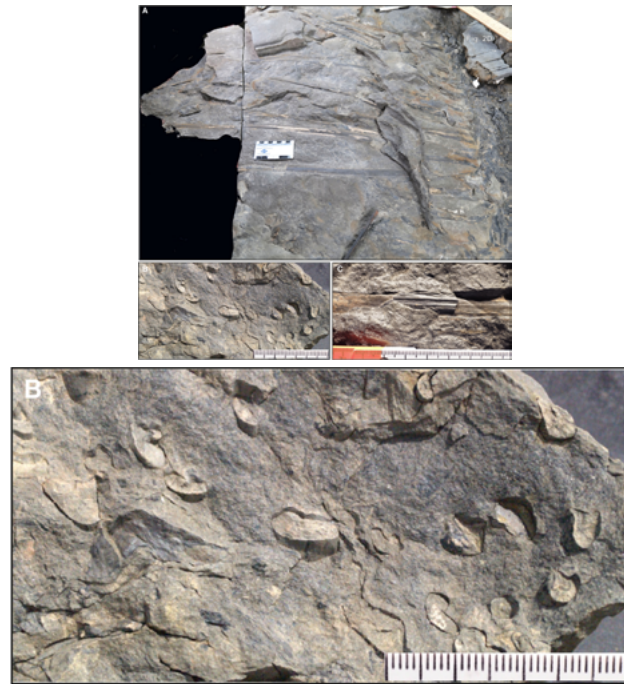
Enigmático como incierto es el nuevo fósil del Carbonífero temprano registrado por **Gastaldo et al.** (2024), el cual sería un árbol del sotobosque de New Brunswick, Canadá. La evidencia fósil son fragmentos que, de acuerdo con la reconstrucción que se hizo mediante ecuaciones alométricas (**Niklas**, 1994), sería un elemento arbóreo con crecimiento monopodial de cerca de 3 m de altura; sobre el tallo hay cicatrices resultantes del desprendimiento de las hojas, evidentes hacia el ápice del tallo, donde hay aproximadamente 200 de ellas con distribución espiralada. Estos órganos foliares tienen una longitud de 1,75 m y no siguen la serie de Fibonacci (1/13). Aunque la evidencia es fragmentaria, al parecer se habrían ramificado tres veces.

El nuevo fósil recibió el nombre de *Sanfordiacaulis densifolia* y debido a la falta de evidencia morfológica, anatómica y reproductiva no se ha incluido en una categoría taxonómica supragenérica. **Gastaldo et al.** (2024) sólo hacen comparaciones con base en la morfología encontrada y lo relacionan principalmente con Helechos y Pteridospermas. El modelo general de crecimiento monopodial y cicatrices foliares a lo largo del tallo, con concentración de hojas o ramas hacia el ápice, era común en el Carbonífero inferior en las licopodophytas (**Orlova et al.**, 2017) y en otros grupos del pasado y actuales, pero con la evidencia disponible es muy difícil ubicarlo en algún linaje definido.

La reinterpretación de las evidencias fósiles únicamente de fragmentos para proponer nuevas especies, o inclusive géneros, ha permitido concluir que más que nuevas entidades taxonómicas, se trataba de diferentes estados del desarrollo a partir de la misma especie. Como bien lo señalan **Gastaldo et al.** (2024), un fósil representa sólo el estado ontogenético del organismo en un periodo de tiempo. Falta evidencia de la base del árbol, y lo que sería un individuo de 3 m, podría ser uno de mayor altura, como muchos del Carbonífero, un periodo en el que según **Gastaldo et al.** (2024) había árboles del dosel o hierbas, pero no árboles establecidos en el sotobosque.

Todavía no se ha encontrado la base del tallo, clave para ubicarlo quizás dentro de Marattiales, Cyatheales o Pteridospermas (**Gastaldo et al.**, 2024), ya que estos grupos presentan abundantes raíces en esta parte del eje principal (**Stewart & Rothwell**, 1993). Probablemente, este nuevo fósil no está en la línea de evolución de los helechos arborescentes, pues recientemente **Ramírez** (2024) encontró que las Cyatheales iniciaron su historia evolutiva en el Triásico, casi 100 millones de años después de existir *S. densifolia*. La anatomía del peciolo podría dar indicios sobre su posible relación con las Marattiales. Tanto en *Psaronius* como en algunos filicales el tejido vascular es en forma de "C", lo cual también ocurre dentro de las Pteridospermas (**Stewart & Rothwell**, 1993). En los helechos actuales se ha visto que los peciolos acanalados pueden presentar esta forma del tejido conductor, lo cual podría presentarse en *S. densifolia*, teniendo en cuenta que tiene peciolos con esta forma. En su figura 4B **Gastaldo et al.** (2024) muestran peciolos en sección transversal, sin embargo, no se conserva el sistema vascular y en el interior solo se presenta barro.

Aparentemente, las hojas de *S. densifolius* están representadas por ejes ramificados hasta un tercer orden, y en ellas no se aprecia un tejido laminar; **Gastaldo et al.** (2024) señalan que las hojas no eran dicotómicas, sin embargo, en la parte inferior de la figura



**Figure 4.** Características morfológicas del tallo y de las hojas de *S. densifolius*.

**(B)** Corte transversal de peciolo mostrando el canal adaxial, pero sin detalle de los haces vasculares. Tomado de Gastaldo *et al.* (2024)

5E se presenta una ramificación que sería dicotómica; en esa misma figura aparece una rama de segundo orden, la cual podría haberse desarrollado por sobrecrecimiento, dando la apariencia de una estructura principal con ramas laterales.

Las Trimerophytopsida, las Progymnospermas y las Pteridospermas exhiben una gran diversidad morfológica en las estructuras foliares para captar la luz, dar un mejor soporte mecánico y tener ventajas en la dispersión de las estructuras reproductivas (Niklas, 1997); en ellas el sobrecrecimiento y la reducción alteraron la ramificación dicotómica de éstas primeras plantas vasculares (Stewart & Rothwell, 1993; Niklas, 1997). Estas características foliares, además del porte arborescente, podrían llevar a pensar que *S. densifolius* estaría relacionada con las Progymnospermas y, quizás dentro de estas, con los Aneurophytales (Stewart & Rothwell, 1993), pero también con las Pteridospermas; sin embargo, la mayoría de los fósiles de este último grupo presentan estructuras laminares (Stewart & Rothwell, 1993). No obstante, una correcta inclusión de *S. densifolius* en alguno de estos grupos no será posible sin la descripción de las características anatómicas y reproductivas.

El nuevo fósil no presenta “hojas juveniles” y, por lo tanto, no se conoce su vernación, la cual podría indicarnos su posible relación con las Marattiales, Progymnospermas o con las Pteridospermas, en las cuales se puede presentar una vernación circinada, típica de los helechos actuales (Tryon & Tryon, 1982), un carácter que se registra desde el Paleozoico en *Psaronius* (Stewart & Rothwell, 1993).

Otra característica sorprendente de *S. densifolia* es que la filotaxis de las hojas no sigue la serie de Fibonacci, lo que no es inesperado si se tiene en cuenta que se han encontrado fósiles que no la presentan (Turner *et al.*, 2023). La filotaxis es el resultado de una interacción fisiológica, genética y de adaptación al ambiente (Niklas, 1988), y especialmente la actividad de las auxinas determina en gran medida como será la distribución de los órganos laterales (Niklas, 1988; Gola & Banasiak, 2016), la cual inclusive podría cambiar



**Figure 5.** Variación morfológica de las hojas de *S. densifolius*.  
(E) Detalle de la ramificación foliar. Tomado de Gastaldo *et al.* (2024)

a lo largo de la vida de una planta (Guzmán *et al.*, 2022). Un mejor conocimiento de estos factores y su relación en la evolución de las plantas terrestres nos ayudaría a comprender la falta de este patrón general de organización de los órganos laterales en algunos grupos del pasado geológico. La serie Fibonacci se presenta en todos los grupos de plantas vasculares, sin embargo, en las Lycopodiales es común que no se desarrolle, y tampoco se presenta en uno de los grupos fósiles cercano Drepanophytales (v. g., *Asteroxylon mackiei*, Turner *et al.*, 2023). Teniendo en cuenta que en las Pteridospermas e incluso en los representantes de helechos del Carbonífero ya se presentaba este patrón de organización (Stewart & Rothwell, 1993), la ubicación taxonómica de *S. densifolia* se hace más confusa, por lo tanto, tendremos que esperar nuevos hallazgos fósiles de esta planta para entender e interpretar sus relaciones con los grupos que se desarrollaron durante el Carbonífero temprano.

**José Murillo-A.**

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá  
jcmurilloa@unal.edu.co

### Agradecimientos

A Orlando Rangel por su invitación y motivación para elaborar este documento. A Orlando Rangel y a Robert Gastaldo por los comentarios y sugerencias al manuscrito, lo que permitió mejorarlo.

## Referencias

- Gastaldo, R., Gensel, P., Glasspool, I., Hinds, S., King, O., McLean, D., Park, A., Stimson, M., Stonesiferet, T.** (2024). Enigmatic fossil plants with three-dimensional, arborescent-growth architecture from the earliest Carboniferous of New Brunswick, Canada, *Current Biology*, 34, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.01.011>
- Gola, E.M., Banasiak, A.** (2016). Diversity of phyllotaxis in land plants in reference to the shoot apical meristem structure. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 85(4), 3529. <https://doi.org/10.5586/asbp.3529>
- Guzmán, E., Fernández, M., Alcalde, JA. Contreras, S., Raunonen, P., Picco, L., Montalba, C., Tejos, C.** (2022). Phyllotaxis transition over the lifespan of a palm tree using Magnetic Resonance Imaging (MRI) and Terrestrial Laser Scanning (TLS): the case of *Jubaea chilensis*. *Plant Methods*, 18, 88. <https://doi.org/10.1186/s13007-022-00920-z>
- Niklas, K.** (1988). The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surface, *Evolution*. 42, 1-16.
- Niklas, K.** (1994). Predicting the height of fossil plant remains: an allometric approach to an old problem, *American Journal of Botany* 81, 1235-1242.
- Orlova, O., Pustovoit, K., Anikeeva, E.** (2017). Pteridosperms from the Lower Carboniferous of South Urals, Russia. *Plant Systematics and Evolution*, 303, 1-11. [10.1007/s00606-017-1421-z](https://doi.org/10.1007/s00606-017-1421-z).
- Ramírez, S.** (Aceptado). Incorporating fossils into the joint inference of phylogeny and biogeography of the tree fern order Cyatheales. *Evolution*. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpae034>
- Stewart, W. Rothwell, G.** (1993). Paleobotany and the evolution of plants. Second edition, Cambridge university Press, New York, 521 pp.
- Turner, H., Humpage, M., Kerp, H., Hetherington, A.** (2023). Leaves and sporangia developed in rare non-Fibonacci spirals in early leafy plants. *Science*, 380, 1188-1192.
- Tryon, R. Tryon, A.** (1982). Ferns and allied plants, with special reference to tropical America. Springer-Verlag. New York, 858 pp.

---

## Enigmatic fossil plants with three-dimensional, arborescent-growth architecture from the earliest Carboniferous of New-Brunswick, Canada

Enigmatic, as well as uncertain, is the new Early Carboniferous fossil recorded by **Gastaldo et al.** (2024), which is interpreted to have been an understory tree from New Brunswick, Canada. The fossil evidence that, according to the reconstruction made using allometric equations (**Niklas**, 1994), would be an arboreal element with monopodial growth of about 3 m in height. The lower stem is covered by scars resulting from the detachment of the leaves, which are still attached towards the apex of the trunk, where there are approximately 200 of them with a spiral distribution. These partial leaves are 1.75 m long and do not follow the Fibonacci series (1/13 phyllotaxis). Although the evidence is fragmentary, they would appear to have branched three times.

The new fossil was named *Sanfordiacaulis densifolia* and due to the lack of morphological, anatomical, and reproductive evidence it has not been included in a suprageneric taxonomic category. **Gastaldo et al.** (2024) only make comparisons based on the preserved morphology and relate it mainly to Ferns and Pteridosperms. The general pattern of monopodial growth and leaf scars along the stem, with concentration of leaves or branches towards the apex, was common in the Lower Carboniferous in Lycopodophytae (**Orlova et al.**, 2017) and in other past and present groups. But, the available evidence makes it very difficult to place the tree in any definite lineage.

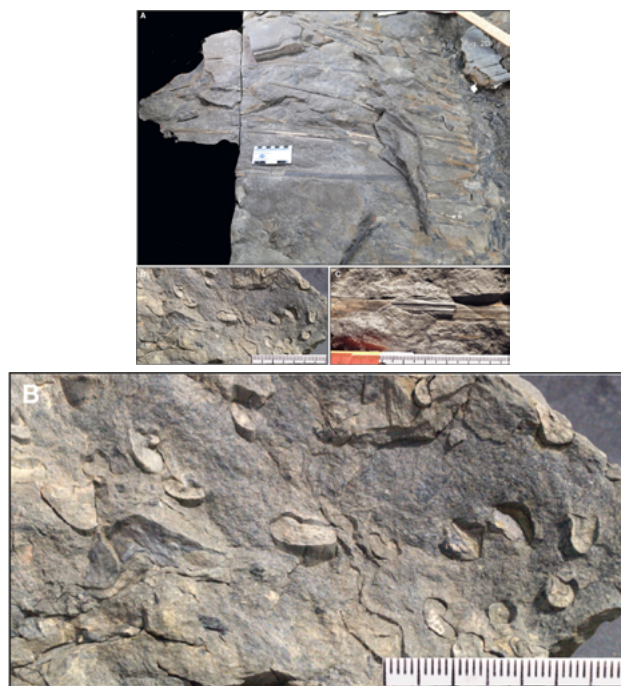
The reinterpretation of fossil evidence from fragments alone to propose new species, or even genera, has led to the proposal that rather than new taxonomic entities, many may have been different stages of development of the same species. As **Gastaldo et al.** (2024) point out, a fossil represents only the ontogenetic stage of the organism in the period of time when it was preserved. Evidence of the base of the tree is lacking, and what would be



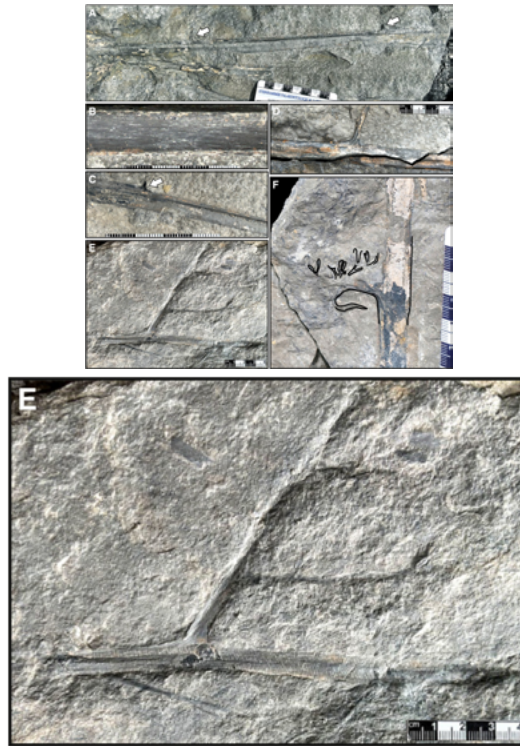
a 3 m individual could be one of greater height, like many from the Lower Carboniferous, a period when, according to **Gastaldo *et al.* (2024)**, there were canopy trees or herbs, but no evidence for trees in the understory.

The base of the stem has not yet been found, a key to place it perhaps within Marattiales, Cyatheales, or Pteridosperms (**Gastaldo *et al.*, 2024**), because these groups developed abundant roots and root mantles in this part of the main axis (**Stewart & Rothwell, 1993**). This new fossil may not be in the evolutionary line of tree ferns, because **Ramírez (2024)** recently found that Cyatheales started their evolutionary history in the Triassic, almost 100 million years after the existence of *S. densifolia*. The anatomy of the petiole could give clues about its possible relationship with the Maratheales. In both Psaronius and some filicalean ferns the vascular tissue is “C” shaped, which also occurs in some Pteridosperms (**Stewart & Rothwell, 1993**). In extant ferns it has been seen that grooved petioles can present this shape mimicking the conductive tissue, which could be present in *S. densifolia*, considering that it has similar shaped petioles. In their **figure 4B** **Gastaldo *et al.* (2024)** show petioles in transverse section; however, the vascular system is not preserved, and the interior of the petioles are mud filled.

Apparently, the leaves of *S. densifolius* are represented by branched axes up to a third order and the laminar pinnae or pinnules are not preserved. **Gastaldo *et al.* (2024)** point out that the leaf petioles were not dichotomous. However, in the lower part of **figure 5E** a dichotomous branching that is interpreted as photosynthetic laminae is presented. In that same figure, a second order branch appears, which could have developed by overgrowth, giving the appearance of a main structure with lateral branches.



**"Figure 4.** Trunk and petiolar features. Trunk and basal parts of leaves (right; NBM 22403/1) with adjacent block showing their continuation, indicating that leaves were longer than shown on main block. The counterpart removed and sectioned in figure 2D originates from the upper right (NBM 22403/2). Scale in cm and inches. NBM 22403-3. **(B) Petiole cross-sections proximal to the trunk exhibiting a heart-shaped geometry with an adaxial depression furrow in compressions. Scale in mm. NBM 23142.** (C) Mudcast petiole proximal to the trunk showing adaxial groove and fine striations. NBM 22403/2. Scale in cm and mm". (With permission of R. Gastaldo)



**Figure 5.** Evidence of compound leaves and pinnules. NBM 22403/. (A) Portions of two leaves in close spatial proximity. Arrows indicate bases of second-order laterals departing from upper axis. Scale in cm and mm. (B) Petiole/rachis detail showing fine striations and adaxial groove (top). Scale in mm. (C) Leaf rachis with white arrow indicating departure of another lateral. Scale in mm. (D) Longer second-order lateral departing from rachis. Scale in cm and mm. **(E) Isolated rachis on large block with second- and third-order laterals. Scale in cm and mm.** (F) Rachis with poorly preserved, Sphenopteridiumlike, pinnules (black outline) departing from second-order axes. Scale in cm and mm". (With permission of R. Gastaldo).

The Trimerophytopsida, Progymnosperms, and Pteridosperms exhibit a great morphological diversity in leaf structures to capture light. These features provided for better mechanical support and in the dispersion of reproductive structures (Niklas, 1997). It has been proposed that overgrowth and reduction alter the dichotomous branching of the earliest vascular plants (Stewart & Rothwell, 1993; Niklas, 1997). These foliar characteristics, in addition to the arborescent habit, could lead one to think that *S. densifolius* could be related to the Progymnosperms and, perhaps within these, to the Aneurophytales (Stewart & Rothwell, 1993). It is also possible that the plant could belong to the Pteridosperms. However, most of the fossils of the latter group show laminar structures and the petioles fork into two equivalent halves, each bearing photosynthetic laminae (Stewart & Rothwell, 1993). Nevertheless, the assignment and inclusion of *S. densifolius* into any of these groups will not be possible without a description of the anatomical and reproductive characteristics which, to date, have not been encountered.

The new fossil does not present “juvenile leaves” and, therefore, their departure from the growing tip is not known. If the developmental pattern was present, a possible relationship with the Marattiales, Progymnosperms, or Pteridosperms, in which a circinate vernation, typical of present-day ferns, may be concluded (Tryon & Tryon, 1982). Circinate vernation is a character recorded since the Paleozoic in the tree fern genus *Psaronius* (Stewart & Rothwell, 1993).

Another striking feature of *S. densifolia* is that leaf phyllotaxis does not follow the Fibonacci series, which is not unexpected considering that other fossil plants have been found that do not follow the pattern (Turner *et al.*, 2023). Phyllotaxis is the result of a physiological, genetic, and environmental adaptation interaction (Niklas, 1988), as auxin activity largely determines how the distribution of lateral organs will develop (Niklas, 1988; Gola & Banasiak, 2016). The formation of laterals, though, has been documented to change throughout the life of a plant in some taxa (Guzman *et al.*, 2022). A better understanding of these factors and their relationship in the evolution of land plants would help us understand the lack of this general pattern of lateral organ organization in some groups in the geological past. The Fibonacci series is present in all vascular plant groups; however, it is commonly absent in the Lycopodiales and in one of a closely related fossil group, the Drepanophytales (i.e., *Asteroxylon mackiei*; Turner *et al.*, 2023). Considering that the Pteridosperms and even some Upper Carboniferous ferns display this pattern of organization (Stewart & Rothwell, 1993), the taxonomic placement of *S. densifolia* becomes more confusing. Therefore, we will have to wait for new fossil finds of this plant to understand and interpret its relationships with the groups that developed during the early Carboniferous

✉ José Murillo-A.

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá  
jcmurilloa@unal.edu.co

## Editors' note

The translation of Dr. Murillo's text was made by Dr. Robert Gastaldo, author of the article commented on. Our sincere thanks to him.

## References

- Gastaldo, R., Gensel, P., Glasspool, I., Hinds, S., King, O., McLean, D., Park, A., Stimson, M., Stonesiferet, T. (2024). Enigmatic fossil plants with three-dimensional, arborescent-growth architecture from the earliest Carboniferous of New Brunswick, Canada, *Current Biology*, 34, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.01.011>
- Gola, E.M., Banasiak, A. (2016). Diversity of phyllotaxis in land plants in reference to the shoot apical meristem structure. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 85(4), 3529. <https://doi.org/10.5586/asbp.3529>
- Guzmán, E., Fernández, M., Alcalde, J.A., Contreras, S., Raunonen, P., Picco, L., Montalba, C., Tejos, C. (2022). Phyllotaxis transition over the lifespan of a palm tree using Magnetic Resonance Imaging (MRI) and Terrestrial Laser Scanning (TLS): the case of *Jubaea chilensis*. *Plant Methods*, 18, 88. <https://doi.org/10.1186/s13007-022-00920-z>
- Niklas, K. (1988). The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surface, *Evolution*. 42, 1-16.
- Niklas, K. (1994). Predicting the height of fossil plant remains: an allometric approach to an old problem, *American Journal of Botany* 81, 1235-1242.
- Orlova, O., Pustovoit, K., Anikeeva, E. (2017). Pteridosperms from the Lower Carboniferous of South Urals, Russia. *Plant Systematics and Evolution*, 303, 1-11. [10.1007/s00606-017-1421-z](https://doi.org/10.1007/s00606-017-1421-z).
- Ramírez, S. (Aceptado). Incorporating fossils into the joint inference of phylogeny and biogeography of the tree fern order Cyatheales. *Evolution*. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpae034>
- Stewart, W. Rothwell, G. (1993). Paleobotany and the evolution of plants. Second edition, Cambridge university Press, New York, 521 pp.
- Turner, H., Humpage, M., Kerp, H., Hetherington, A. (2023). Leaves and sporangia developed in rare non-Fibonacci spirals in early leafy plants. *Science*, 380, 1188-1192.
- Tryon, R. Tryon, A. (1982). Ferns and allied plants, with special reference