

SISTEMATICA Y VINCULACIONES DE LAS CORYSTOSPERMACEAE H. THOMAS

Por Bruno PETRIELLA¹

ABSTRACT: SYSTEMATIC AND RELATIONSHIPS OF THE CORYSTOSPERMACEAE H. THOMAS. — In this paper the systematic and relationships of the Corystospermaceae H. Thomas are analyzed. According to various authors and the present study, this family would include the following genera: *Umkomasia* H. Thomas, *Pilophorosperma* H. Thomas, *Spermatocodon* H. Thomas and *Karibacarbon* Lacey (seed-bearing organs); *Pteruchus* H. Thomas em. Townrow and *Pteroma* Harris (pollen-bearing organs); *Dicroidium* Gothan em. Townrow, *Xylopteris* Frenguelli, *Johnstonia* Walkom and *Pachypteris* Brongniart em. Harris (leaves) and *Rhexoxylon* Bancroft em. Archangelsky et Brett (stem). An updated synopsis of each organ is offered. It is also proposed to consider the Corystospermaceae as "nomina conservanda", due to its prolonged and generalized usage, and suggest as an alternative name an adequate basonym: *Umkomasiaceae* nom. nov., in agreement with the Botanical Nomenclature Rules (arts. 10.3 and 18.5).

A reconstruction of a complete plant is given, allowing the comparison of various pairs of organs. As a consequence, considerations are made about the possible origin of the group, its relations to similar entities and some speculations about the centre of origin of the family.

It is concluded that the Corystospermaceae make an independent order (Corystospermales) within the Pteridospermopsida. They could have originated from an ancestral pteridospermous stock in the (Upper Carboniferous?) Lower Permian period, in the Northern hemisphere. A differentiation process during the Permian took place due to the migration to new habitats that offered a wider range for variation. The best affinities of the Corystospermales with other groups are with the coeval Peltaspermales, with which they would constitute the subclass Peltaspermidae.

INTRODUCCION

Las Corystospermaceae fueron instituidas por H. Thomas (1933) para reunir órganos microsporangios (*Pteruchus*) y megasporangios (*Umkomasia*, *Pilophorosperma* y *Spermatocodon*) que fueron hallados en asociación y compartían una misma estructura epidérmica. Estos órganos fértiles también

se encontraban asociados con frondes que eran a la sazón referidas a *Dicroidium*, *Stenopteris*, *Johnstonia* y *Pachypteris* y que Thomas consideró como las probables hojas de las Corystospermaceae.

Este concepto original, relativamente restringido, se ha enriquecido y afianzado posteriormente merced al aporte de otros autores.

El objeto del presente trabajo es el sistematizar y elaborar tales aportes y, sobre esta base, especular acerca de las vinculaciones del grupo.

¹ División Paleobotánica, Museo de La Plata; 1900, La Plata, Argentina. Miembro de la Carrera del Investigador del CONICET.

TERMINOLOGIA

La terminología utilizada es la corriente en estos grupos, adoptada en sentido descriptivo en atención a su generalización. Así, son usados: fronde, estructura(s) u órgano(s) fértil(es), microsporofilos, megasporofilos, tallo, tronco, eje, etc. En el caso de términos cuyo uso es menos frecuente o su sentido estrictamente delimitado (en la mayoría de los casos, acuñados recientemente por autores de habla inglesa) se ha tratado de traducirlos literalmente citando la fuente original.

La macrosistemática adoptada consiste en considerar a las Corystospermaceae como un orden monotípico: Corystospermales, perteneciente a la clase Pteridospermopsida.

El término "Pteridospermas" se refiere a un cierto nivel de complejidad estructural, alcanzado por algunos grupos bastante bien conocidos, como las Lyginopteridales y Medullosales, pero que no necesariamente está circunscripto a estos órdenes.

EVOLUCION DEL CONCEPTO DE CORYSTOSPERMACEAE

Probablemente el primer autor que coincidió conceptualmente con H. Thomas, fue Walton (1940); seguido poco después por Arnold (1947) quien agrega a la familia *Zuberia*, género que instituido por Frenguelli (1944) fuera considerado por éste un antecesor de las Corystospermaceae, pero no como tal. Pero el primer aporte significativo fue efectuado por Townrow (1957) quien reconoció explícitamente en *Dicroidium*, las hojas de las Corystospermaceae. Esta tesis, con variantes en los límites del género (Petriella 1979), fue adoptada por otros paleobotánicos (Bonetti 1966, Archangelsky 1970, Retallack 1977) que posteriormente trataron el tema. Todas

estas contribuciones coincidieron en atribuir a la familia las frondes bifurcadas del tipo *Dicroidium* (s.l.) eminentemente gondwánicas.

Otra etapa, aún en desarrollo, corresponde a la inclusión de *Pachypteris*, que fuera inicialmente sugerida con reservas por H. Thomas, y que se afianza cada vez más. En esta línea, la primera sugerencia le corresponde a Harris (1964); quien implícitamente al describir a *Pteroma* lo vinculó a *Pachypteris papillosa* (Thomas & Bose) por asociación y a *Pteruchus* por estructura y morfología polínica. Posteriormente, Townrow (1965) incluyó decididamente a *Pachypteris*, en las Corystospermaceae. Esta posición ha ganado en seguridad al demostrarse (Doludenko 1971) la sinonimia de *Pachypteris* y *Thinnfeldia*, ya que este último género fue tenido por largo tiempo como muy afín, o aún sinónimo, de *Dicroidium*.

Un nuevo avance, muy significativo, se verificó gracias a las contribuciones de Archangelsky sobre la flora triásica de Argentina; ya que en algunas de ellas (1965, 1968) se sugiere por primera vez la vinculación con las Corystospermaceae (y *Dicroidium*), de los troncos referidos al género *Rhexoxylon*. La incorporación de este género a la familia es explícitamente sostenida por el mismo autor en su libro de texto (1970), en el que también lleva a cabo una sustancial, aunque no formal, enmienda de la diagnosis original de H. Thomas. Su ordenamiento de la familia, que representa el primer intento de sistematización de la misma, es adoptado, con variantes, en el presente trabajo.

El aporte más reciente consiste en la incorporación a las Corystospermaceae, de un órgano megasporangiado: *Karibacarbon* (Lacey 1976) que ha sido vinculado a *Dicroidium narrabeense*. Esta proposición, no fue aceptada por Retallack (1977) que lo considera más

vinculado con las Peltaspermas por Holmes & Ash (1977) decididamente ubican *Karibacarbon* en las Corystospermaceae.

En nuestra opinión, la inclusión de *Karibacarbon*, es "corista" sobre todo por ser las estructuras reproductivas unisexuales, características de *Peltaspermum*; pero

CUADRO I. - Clasificación

Thomas 1933	Thomas 1970
ORGANO FEMENINO	
<i>Umkomasia</i>	<i>Umkomasia</i>
<i>Pilophorosperma</i>	<i>Pilophorosperma</i>
<i>Spermatocodon</i>	<i>Spermatocodon</i>
ORGANO MASCULINO	
<i>Pteruchus</i>	<i>Pteruchus</i>
POLEN	
Bisacado	Bisacado
HOJAS	
<i>Dicroidium</i>	<i>Dicroidium</i>
<i>'Stenopteris'</i>	<i>'Stenopteris'</i>
<i>Johnstonia</i>	<i>Johnstonia</i>
? <i>Pachypteris</i>	? <i>Pachypteris</i>
TRONCO	

SISTEMATICA

NOMENCLATURA

El nombre Corystospermales carece de género-tipo, fue acuñado por H. Thomas dado que la familia incluye morfogéneros de variada estructura. Es comprensible la posición adoptada en la elección del nombre, de acuerdo con las Reglas de Nomenclatura que exigen la designación de un tipo nomenclatural, en este caso el género. Pero también es comprensible el nombre acuñado por Thomas, ya que está arraigado por su uso generalizado a través de casi 50 años, por lo

iones coinciden en atri-
ia las frondes bifurcadas
ium (s.l.) eminentemente

en desarrollo, corres-
sión de *Pachypteris*, que
te sugerida con reservas
s, y que se afianza cada
ta línea, la primera suge-
sponde a Harris (1964);
amente al describir a
culá a *Pachypteris papi-*
& Bose) por asociación
por estructura y morfo-
Posteriormente, Townrow
decididamente a *Pachyp-*
Corystospermaceae. Esta
anado en seguridad al
Doludenko 1971) la sino-
yppteris y *Thinnfeldia*, ya
o género fue tenido por
como muy afín, o aún
Dicroidium.

ance, muy significativo,
cias a las contribuciones
y sobre la flora triásica
ya que en algunas de
(198) se sugiere por pri-
ncipulación con las Corys-
(y *Dicroidium*), de los
os al género *Rhexoxylon*.
ón de este género a la
ícitamente sostenida por
r en su libro de texto
que también lleva a cabo
aunque no formal, en
diagnosis original de
ordenamiento de la fa-
resenta el primer intento
ción de la misma, es
variantes, en el presente

is reciente consiste en la
a las *Corystospermaceae*,
megasporangiado: *Kari-*
ey 1976) que ha sido
dicroidium narrabeenense.
a, no fue aceptada por
(197) que lo considera más

vinculado con las *Peltaspermaceae*; pero
sí por Holmes & Ash (1979) quienes
decididamente ubican *Karibacarbon* en
las *Corystospermaceae*.

En nuestra opinión, la morfología
de *Karibacarbon*, es "coristospermoide"
sobre todo por ser las estructuras ovu-
líferas uniseminadas, carácter que las
aleja de *Peltaspermum*; pero entendemos

que es conveniente aguardar a conocer
su estructura epidérmica antes de emitir
un juicio definitivo al respecto.

Para facilitar la evaluación de las
ideas que se han sucedido acerca del
alcance de las *Corystospermaceae*, se
resumen en el cuadro I los principales
aportes junto con la posición que se
adopta en este trabajo.

CUADRO I. — Clasificaciones de órganos propuestas para las *Corystospermaceae*.

Thomas 1933	Townrow 1965	Archangelsky 1966, 1970	Este trabajo
ORGANO FEMENINO			
<i>Umkomasia</i> <i>Pilophorosperma</i> <i>Spermatocodon</i>	<i>Umkomasia</i> <i>Pilophorosperma</i> <i>Spermatocodon</i>	<i>Umkomasia</i>	<i>Umkomasia</i> <i>Pilophorosperma</i> <i>Spermatocodon</i> <i>?Karibacarbon</i>
ORGANO MASCULINO			
<i>Pteruchus</i>	<i>Pteruchus</i> <i>Pteroma</i>	<i>Pteruchus</i> <i>Pteroma?</i>	<i>Pteruchus</i> <i>Pteroma</i>
POLEN			
Bisacado	Bisacado	Bisacado	<i>Alisporites</i> p.p.
HOJAS			
<i>Dicroidium</i> <i>'Stenopteris'</i> <i>Johnstonia</i> <i>?Pachypteris</i>	<i>Dicroidium</i> s.l. <i>Xylopteris</i>	<i>Dicroidium</i> s.l.	<i>Dicroidium</i> <i>Xylopteris</i> <i>Johnstonia</i> <i>Pachypteris</i> p.p.
TRONCO			
		<i>Rhexoxylon</i>	<i>Rhexoxylon</i>

SISTEMATICA

NOMENCLATURA

El nombre *Corystospermaceae*, que
carece de género-tipo, fue elegido por
H. Thomas dado que la familia incluía
morfogéneros de variada suerte. Si bien
es comprensible la posición del autor
en la elección del nombre, ésta no está
de acuerdo con las Reglas de Nomen-
clatura que exigen la designación de
un tipo nomenclatural, en este caso un
género. Pero también es cierto que el
nombre acuñado por Thomas está muy
arraigado por su uso generalizado a
través de casi 50 años, por lo cual re-

sulta poco conveniente rechazarlo. Por
esta razón proponemos que el nombre
Corystospermaceae sea conservado como
ocurre en otros casos similares contem-
plados en el artículo 18.5 del Código de
Nomenclatura (Stafleu *et al.*, 1978) y
que como nombre alternativo se utilice
el de *Umkomasiaceae*; su género-tipo es
Umkomasia Thomas, con lo cual se sa-
tisface la tipificación de la familia de
acuerdo al artículo 10.3 del mismo
Código.

DESCRIPCIÓN

Arboles o arbustos de varios metros
de altura; con tronco manoxílico, mo-

nostélico, polixílico, provistos de médula conspicua esencialmente parenquimática. Rastros foliares dobles que nacen de simpodios adyacentes. Xilema secundario muy desarrollado, coniferoide. Hojas mono o bipinnadas de pecíolo simple o bifurcado con folíolos de tamaño y forma variables, de venación abierta pluri o uninervia; anfi o hipostomáticas, estomas haplocélicos. Plantas dioicas, con órganos reproductivos pinnados. Estructuras femeninas con óvulos cupulados, platispérmicos con micropila emergente de la cúpula y bífida. Estructuras masculinas pinnadas capituliformes, provistas de sacos polínicos uniloculares de dehiscencia longitudinal. Polen bisacado.

Comentarios. — Esta descripción se basa en las consideraciones que se exponen a continuación y/o en la literatura que se cita para cada caso en particular.

PORTE: Las grandes dimensiones que en algunos casos alcanzan ejemplares de *Rhexoxylon* (Brett, 1968); así como las frondes en ciertas especies de *Dicroidium* (por ej. *D. zuberi*) dejan poco lugar a dudas que en ciertos casos, las *Corystospermaceae* fueron árboles de considerable altura y diámetro (Archangelsky, 1970; Petriella, 1978).

Sin embargo, la mayoría de las hojas atribuidas a la familia son de tamaño pequeño (menos de 10 cm) a mediano (entre 10 y 25 cm); por lo cual es más probable que en estos casos el porte máximo alcanzado sería el de los arbustos medianos (hasta 4 m) y pequeños (no más de 2 m).

ESTRUCTURA CAULINAR: Si bien ha sido objeto de varios estudios pioneros (Bancroft, 1913; Walton, 1923, Krausel, 1956) y de sendas revisiones de éstos (Archangelsky & Brett, 1961; Brett, 1968) en casi todos se manifiesta una

cierta tendencia a considerarla como un caso particular dentro de las *Gymnospermas*. Nuestra breve descripción, a la luz de estudios recientes (Namboodiri & Beck, 1968, Basinger *et al.*, 1974) tiende en cambio a considerar *Rhexoxylon* como una estructura caulinar típicamente pteridospérmica en la que coexisten caracteres primitivos (manoxilia, monostelia, médula amplia y bien delimitada, xilema secundario coniferoide) con caracteres derivados (polixilia [Greguss, 1968], rastros foliares dobles fusionados).

HOJAS: Constituyen probablemente el órgano mejor conocido de las *Corystospermaceae* y tanto su morfología como sistemática han sido intensamente debatidas, por lo cual no entraremos en detalle. Una pléyade de autores se han ocupado de este tema, tantos, que sólo citaremos a aquéllos en cuyas contribuciones se efectúan aportes significativos, ya sea morfológica o sistemáticamente (Gothan, 1912; Antevs, 1914; Frenguelli, 1943, 1944; Jacob & Jacob, 1950; Townrow, 1957; Harris, 1964; Bonetti, 1966; Archangelsky, 1968; Anderson & Anderson, 1970; Doludenko, 1971; Retallack, 1977; Petriella, 1979).

ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS FEMENINAS: Probablemente son los órganos que menos atención han recibido desde que H. Thomas los describiera por primera vez, ya que no han sido objeto de revisión alguna. Ello se debe a que este tipo de fósiles es muy poco frecuente en los sedimentos y hasta ahora no se han hallado ejemplares cuya preservación superara los estudiados por H. Thomas, que permitiesen la adición de nuevos datos o su reinterpretación. La única novedad en este terreno, la constituye la incorporación de *Karibacarpon* a la que ya nos referimos. Por estas razones, consideramos oportuno no alterar el esquema que originalmente pro-

pusiera H. Thomas, respetando los géneros.

ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS MASCULINAS: El género inicialmente descrito por *Pteruchus*, fue revisado y reinterpretado por Townrow (1962) en una ya mencionada monografía, cuyas conclusiones, tanto en lo que concierne al carácter de *P. dubius*, se encuentran plenamente justificadas. Respecto al otro género, *Pteruchus* Harris, es atendible que se considere vinculado a *Pachypteris*; y además de encontrarse asociado a *Pteruchus* presenta diferencias morfológicas que separan los géneros de frondes.

POLEN: Existe coincidencia en que se trata de granos bisacados, que en el caso de los hallados "in situ" fue su oportunidad, detalladamente estudiados por Townrow (1962), quien no dejó de advertir que existen muy similares también se hallados en otras *Gymnospermas* (por ej.: *Cycas*) muy lejanamente emparentadas.

Este tipo de grano, se ha referido a diversos géneros: *Alisporites*, *Fallicolpites* y *Pteruchipollenites* cuyos límites no es del caso discutir en este trabajo ya que este problema ha sido abordado por especialistas a los que se remite el lector (Balme, 1964; Helby, 1973; Townrow, 1968; de Jersey, 1962, 1972; Singh, 1972). Por el momento, es quizás preferible atribuirlos a ciertas especies de *Alisporites*.

RECONSTRUCCIONES

Debido a que ciertas especies de fósiles halladas en estrecha (y a veces muy cercana) asociación, a la vez que guardan en ciertos rasgos estructurales, son varios los autores que han intentado la reconstrucción de plantas completas o indicado la vinculación entre partes de los órganos. Tales vinculaciones son las siguientes:

...a considerarla como un
...ar dentro de las Gimnos-
...tra breve descripción, a
...dios recientes (Namboodi-
...68, Basinger *et al.*, 1974)
...mbio a considerar *Rhexo-*
...una estructura caulinar
...pteridospérmica en la que
...racteres primitivos (ma-
...stelia, médula amplia y
...da, xilema secundario con
...on caracteres derivados
...reguss, 1968], rastros folia-
...isionados).

...stituyen probablemente el
...conocido de las *Corystos-*
...tanto su morfología como
...an sido intensamente deba-
...cual no entraremos en de-
...léyade de autores se han
...este tema, tantos, que sólo
...quéllos en cuyas contribu-
...túan aportes significativos,
...ógica o sistemáticamente
...2; Antevs, 1914; Frengue-
...4; Jacob & Jacob, 1950;
...57; Harris, 1964; Bonetti,
...gelsky, 1968; Anderson &
...70; Doludenko, 1971; Re-
...Petriella, 1979).

...AS REPRODUCTIVAS FEMENI-
...mente son los órganos que
...ón han recibido desde que
...os describiera por primera
...no han sido objeto de re-
...l. Ello se debe a que este
...es es muy poco frecuente
...entos y hasta ahora no se
...ejemplares cuya preserva-
...ta los estudiados por H.
... permitiesen la adición de
...o su reinterpretación. La
...ad en este terreno, la cons-
...poración de *Karibacarbon*
...a nos referimos. Por estas
...sideramos oportuno no alte-
...na que originalmente pro-

pusiera H. Thomas, respetando sus géneros.

ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS MASCULINAS: El género inicialmente descrito, *Pteruchus*, fue revisado y reinterpretado por Townrow (1962) en una ya clásica monografía, cuyas conclusiones, excepto en lo que concierne al alcance de *P. dubius*, se encuentran plenamente vigentes. Respecto al otro género, *Pteroma* Harris, es atendible que se lo considere vinculado a *Pachypteris*; ya que además de encontrarse asociado a éste, presenta diferencias morfológicas con *Pteruchus* del mismo orden de las que separan los géneros de frondes.

POLEN: Existe coincidencia en que se trata de granos bisacados, que en el caso de los hallados "in situ" fueron en su oportunidad, detalladamente descritos por Townrow (1962, 1965); quien no dejó de advertir que granos muy similares también se hallan en otras Gimnospermas (por ej.: Coníferas) muy lejanamente emparentadas.

Este tipo de grano, se ha referido a diversos géneros: *Alisporites*, *Falcisporites* y *Pteruchipollenites* cuyos límites no es del caso discutir en este trabajo, ya que este problema ha sido abordado por especialistas a los que se remite al lector (Balme, 1964; Helby, 1973; Jain, 1968; de Jersey, 1962, 1972; Singh, 1964). Por el momento, es quizás preferible atribuirlos a ciertas especies de *Alisporites*.

RECONSTRUCCIONES

Debido a que ciertas especies han sido halladas en estrecha (y a veces reiterada) asociación, a la vez que concuerdan en ciertos rasgos estructurales, son varios los autores que han intentado la reconstrucción de plantas completas o indicado la vinculación entre pares de órganos. Tales vinculaciones son las siguientes:

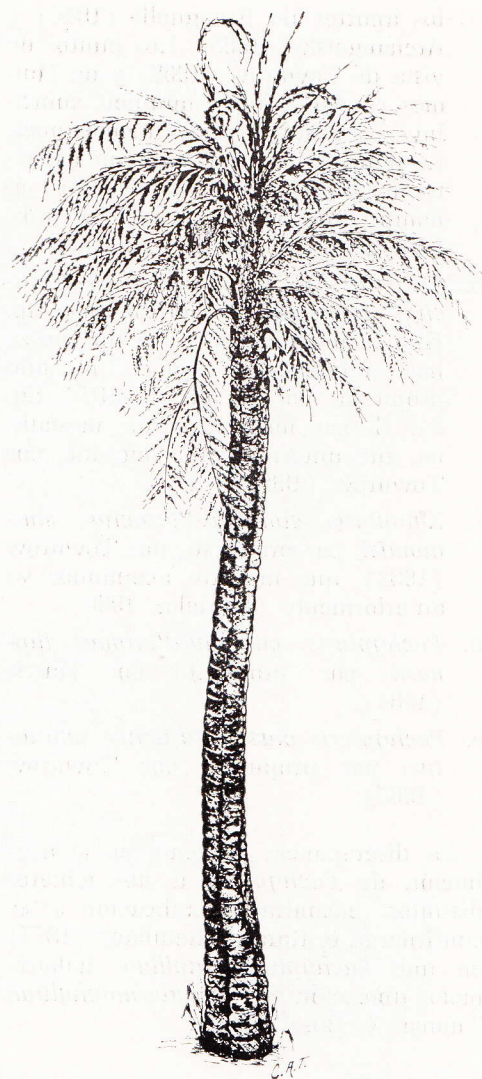


Fig. 1.—Probable aspecto de *Dicroidium zuberi*, aprox. 1/50. (Tomado de Petriella 1978).

a. *Rhexoxylon piatnitzkyi-Dicroidium zuberi-Pteruchus barrealensis-Umkomasia speciosa* o *Karibacarbon feistmanteli*. Esta reconstrucción, la más completa dentro de la familia, se funda principalmente en las observaciones de Petriella (1978) y Retallack (1977), a su vez sugeridas por

los aportes de Frenguelli (1944) y Archangelsky (1968). Los puntos de vista de Townrow (1962) y de Holmes & Ash (1979) también contribuyen a sostener estas vinculaciones. La figura 1 ilustra el probable aspecto de *Dicroidium zuberi* que es el nombre que correspondería al aplicarse los principios de prioridad.

- b. *Dicroidium odontopteroides*-*Pteruchus johnstoni*-*Pilophorosperma* sp. Esta reconstrucción, en la que no se hace referencia al tronco, ha sido propuesta por Retallack (1977, fig. 8). El par hoja-estructura masculina, fue anteriormente sugerido por Townrow (1962).
- c. *Xylopteris elongata*-*Pteruchus simmondsi*, par propuesto por Townrow (1962), que nosotros aceptamos ya anteriormente (Petriella, 1980).
- d. *Pachypteris papillata*-*Pteroma thomasi*, par propuesto por Harris (1964).
- e. *Pachypteris crassa*-*Pteruchus petasatus*; par propuesto por Townrow (1965).

La discrepancia existente en la atribución de *Pachypteris* a dos géneros distintos, encontraría explicación si se confirma la tesis de Retallack (1977) en que *Pachypteris papillata* hallaría mejor ubicación en *Pachydermophyllum* Thomas & Bose (1955).

DISTRIBUCION ESTRATIGRAFICA Y GEOGRAFICA

El biocrón de las *Corystospermaceae*, tal como son consideradas en este trabajo (cuadro I), abarca el lapso Triásico inferior (Scythiano) a Cretácico inferior (Barremiano-Aptiano). El primer registro corresponde a *Dicroidium brownii* (Sew.) Retallack (Retallack, 1977) y el último a especies eocretácicas de *Pachypteris* (por ej.: *P. elegans* Archangelsky (1966)).

Todos los géneros, excepto *Pachypteris*, son triásicos; su acmé se registró en el lapso Anisiano-Noriano y su extinción se verificó en el Retiano que es cuando aparece *Pachypteris*. Este es típicamente jurásico-eocretácico.

Sin embargo, es casi seguro que la familia sea más antigua que el Triásico, como parece demostrarlo la presencia en el Pérmico superior de "*Thinnfeldia*" *callipteroides* Carpentier, que puede ser una *Corystospermaceae* (Archangelsky, in litt.) o un antecesor directo (Retallack, 1980).

Desde el punto de vista cronológico, la familia debe ser considerada como subcosmopolita; todos los géneros, excepto *Pachypteris* y *Pteroma*, son endémicos de la Región Gondwánica. En ésta la distribución es bicéntrica, ya que existen dos centros de frecuencias; uno en el Gondwana occidental (Provincia Austroafroamericana, *sensu* Archangelsky & Arrondo, 1975) y otro en el Gondwana oriental (actual SE de Australia y Nueva Zelanda). Antártica e India probablemente constituyen el margen del área y deben haber constituido importantes vías migratorias y en el último caso un centro de dispersión a juzgar por ciertos taxa que como "*Dicroidium*" *gopadense* pueden ser considerados antecesores directos de la familia (Retallack, 1980).

El género que presenta la distribución más amplia es *Pachypteris*, que fuera del Gondwana también ha sido localizado en numerosas localidades de la Región Eurasiática, que parece constituir su centro de frecuencia y quizás de origen.

RELACIONES

Diversos autores han emitido opiniones sobre este aspecto, sobre todo en forma de análisis semofiléticos, que son útiles para considerar a las *Corystospermaceae* como integrantes del vasto gru-

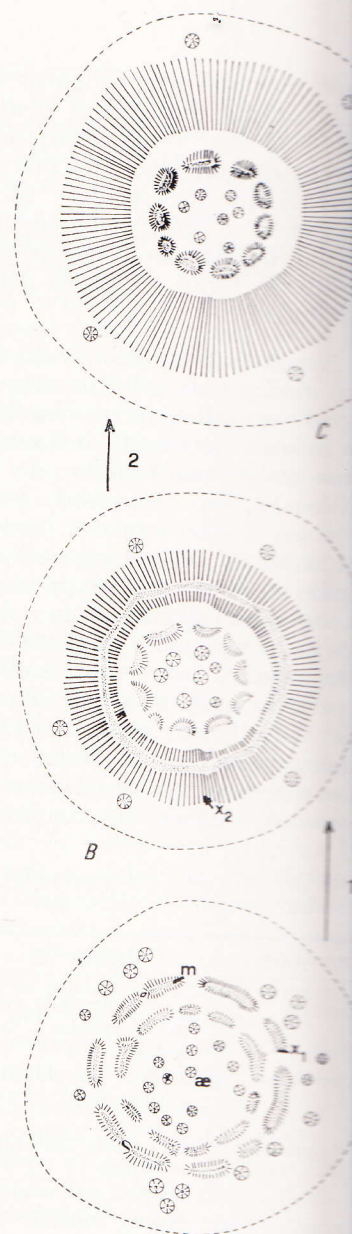


Fig. II. — Probables semofíles de la esores paleozoicos. A, *Medullosa solmsii pictnitzkyi*; A', *Cycadoxylon robustum*. — 2: Desaparición de la médula mixta y de ma de los segmentos vasculares (estelas perimedulares en sentido radial exclusiva de segmentos adyacentes (no se ilustra) gelsky & Brett, 1961: 5, fig. 3). Extracordin de anillos cambiales super numerarios (m por protrusión de parénquima medular y floema interno del anillo y aparición de de haces dobles de tipo *Rhexoxylon*. La de anillos cambiales supernumerarios. Ab parénquima intersticial; pm, parénquima medul

6). Todos los géneros, ex-
pteris, son triásicos; su acmé
 en el lapso Anisiano-Noriano
 ón se verificó en el Retiano
 do aparece *Pachypteris*. Este
 te jurásico-eocretácico.

argo, es casi seguro que la
 más antigua que el Triásico,
 e demostrarlo la presencia en
 superior de "*Thinnfeldia*"
 es Carpentier, que puede ser
 ospermaceae (Archangelsky,
 un antecesor directo (Re-
 0).

punto de vista cronológico,
 debe ser considerada como
 bita; todos los géneros, ex-
pteris y *Pteroma*, son endé-
 la Región Gondwánica. En
 mbución es bicéntrica, ya que
 centros de frecuencias; uno
 dwana occidental (Provincia
 americana, *sensu* Archangels-
 do, 1975) y otro en el Gond-
 tal (actual SE de Australia
 Zelandia). Antártica e India
 mente constituyen el margen
 leben haber constituido im-
 as migratorias y en el último
 ntro de dispersión a juzgar
 taxa que como "*Dicroidium*"
 pueden ser considerados
 s directos de la familia (Re-
 80).

ro que presenta la distribu-
 ampla es *Pachypteris*, que
 Gondwana también ha sido
 en numerosas localidades de
 Eurasiática, que parece cons-
 ntro de frecuencia y quizás

RELACIONES

s autores han emitido opinio-
 este aspecto, sobre todo en
 análisis semofiléticos, que son
 considerar a las *Corystosper-*
 mo integrantes del vasto gru-

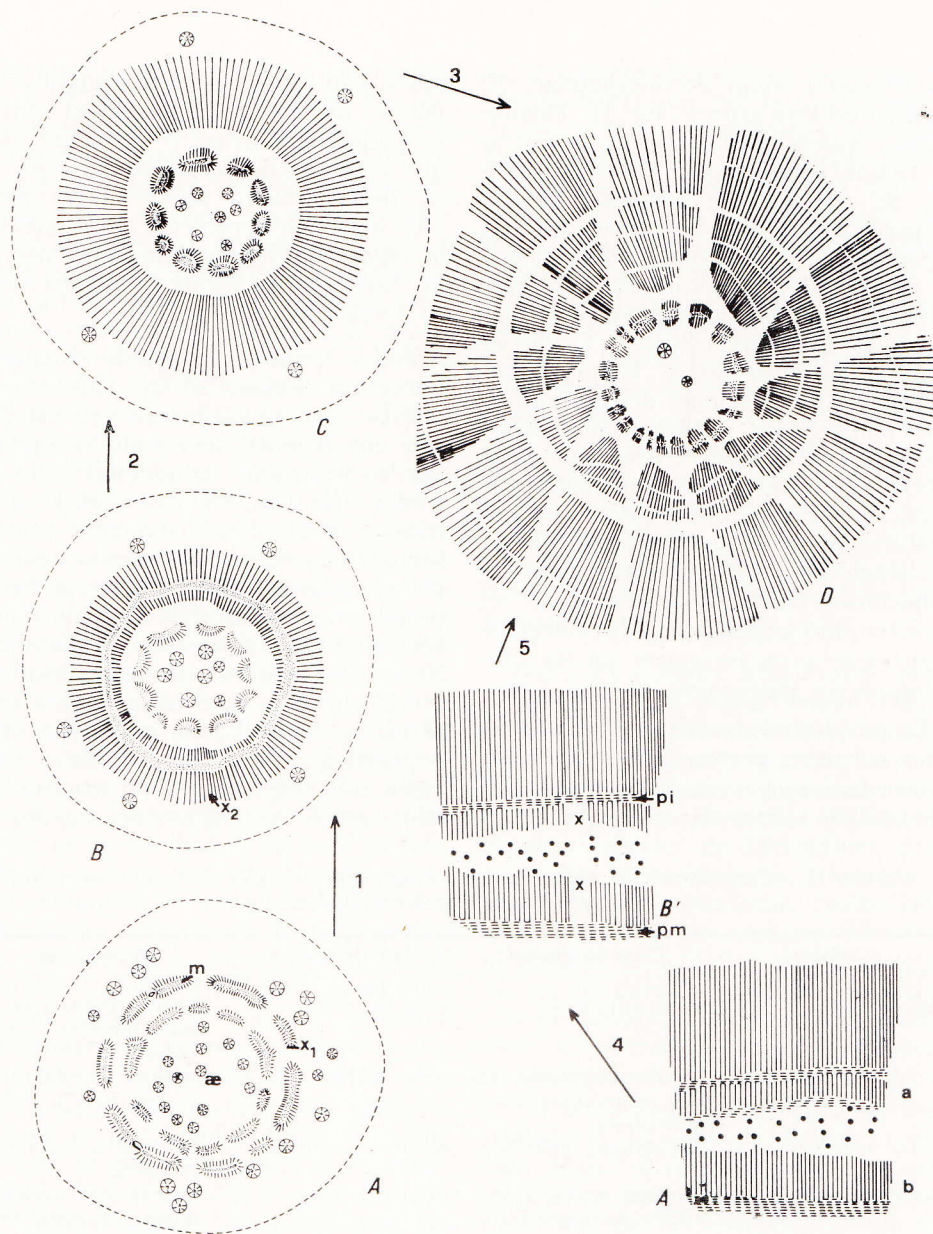


Fig. II.—Probables semioleosis de la estructura caulinar tipo *Rhexoxyton*, a partir de diferentes antecesores paleozoicos. **A**, *Medullosa solmsii*; **B**, *Medullosa porosa*; **B'** y **C**, estadios hipotéticos; **D**, *Rhexoxyton piatnitzkyi*; **A'**, *Cycadoxylon robustum*. — **1**: Fusión tangencial entre las estelas del ciclo externo. **2**: Desaparición de la médula mixta y del xilema centripeto. Mayor desarrollo en sentido radial del xilema de los segmentos vasculares (estelas) perimedulares. **3**: Desarrollo del xilema de los segmentos perimedulares en sentido radial exclusivamente. Fusión lateral tangencial de las trazas emitidas por pares de segmentos adyacentes (no se ilustra para no complicar excesivamente este esquema, vide Archangelsky & Brett, 1961: 5, fig. 3). Extraordinario desarrollo del xilema secundario centrífugo por aparición de anillos cambiales super numerarios (intestinal duct.) que conducen a la polixilia. **4**: Fragmentación por protrusión de parénquima medular (**x**) del par de anillos conductores internos (**a**, **b**). **5**: Pérdida del floema interno del anillo y aparición de una vaina cambial. Se organiza así un sistema perimedullar de haces dobles de tipo *Rhexoxyton*. La última etapa es similar al caso anterior y consiste en la aparición de anillos cambiales supernumerarios. **Abreviaturas**: **ae**, anillos estrelliformes; **m**, médula mixta; **pi**, parénquima intersticial; **pm**, parénquima medular; **x₁**, metaxilema - xilema secundario; **x₂**, xilema secundario.

po conocido como Pteridospermae. El pionero en este aspecto fue H. Thomas (1933) quien se esforzó por demostrar el carácter pteridospérmico de la familia. Su tesis fue aceptada por la mayoría de los paleobotánicos, como lo demuestra la generalización del concepto de "Pteridospermas mesozoicas", que además de las *Corystospermaceae* incluye a las *Peltaspermaceae* y *Caytoniaceae*. A las ideas de H. Thomas, para aclarar las vinculaciones del grupo, hay que agregar los análisis semofiléticos dedicados a *Pteruchus* (Townrow, 1962, 1965) y a *Rhexoxylon* (Archangelsky & Brett, 1961) y el breve pero completo análisis acerca de las Pteridospermas de Archangelsky (1970). Todas estas contribuciones coinciden en destacar el carácter pteridospérmico de las *Corystospermaceae* y en reconocer en las Pteridospermas paleozoicas sus ancestros.

En este trabajo trataremos de analizar estos mismos aspectos, pero a la luz de nuevos hallazgos e interpretaciones, algo distintas, de ciertas estructuras, que per-

miten nada más que sentar algunas hipótesis de trabajo, que con el tiempo se podrán confirmar o desechar, pero que es necesario formular para que de su debate surjan nuevas ideas sobre este intrigante problema. Para facilitar la exposición, hemos optado por presentar las ideas en forma de varios análisis semofiléticos.

Tallo: Nosotros interpretamos que la estructura caulinar de las *Corystospermaceae* es esencialmente monostélica, con una médula netamente delimitada por varios anillos conductores, de los cuales el más interno es invertido (centrípeto) y los demás normales (centrí-fugos). Las trazas foliares son emitidas por el anillo interno. Esta interpretación permite considerar al tallo como polixílico, pero no como "poli o dictiostélico". No existe ninguna estructura caulinar pteridospérmica que se asemeje a ésta, ni en las Medullosales ni en las Lyginopteridales, pero con las cuales comparte caracteres aislados o un grupo de ellos, como se deduce del cuadro II.

CUADRO II. — Comparación de los caracteres estructurales del tallo de *Corystospermales*, *Lyginopteridales* y *Medullosales*.

Carácter	Corystospermales	Lyginopteridales	Medullosales
Médula	Bien delimitada	bien delimitada	bien delimitada en pocas especies "avanzadas"
Idioblastos medulares	Células secretoras, nidos escleróticos, trazas xilemáticas	nidos escleróticos	anillos estrelliformes ("star rings")
Anillo vascular	discontinuo, polixílico	continuo, monoxílico	continuo o discontinuo, polixílico
Segmentos vasculares	macizos, a veces con núcleo parenquimático	macizos	huecos, con núcleo mixto (parénquima y xilema)
Xilema primario	poco desarrollado, periférico	poco desarrollado, céntrico	relativamente desarrollado, céntrico o periférico
Xilema secundario	muy desarrollado	bien desarrollado	escasamente desarrollado
Emisión de la traza foliar	de un par de segmentos adyacentes	de un solo segmento	de un solo segmento
Número de trazas por base foliar	numerosas	una	numerosas

El número de caracteres que tienen las *Corystospermaceae* con las Lyginopteridales y las Medullosales es 4 o menos semejante, 4 con las Lyginopteridales y 5 con las Medullosales, dando una posición intermedia entre ambos grupos, con un ligero favor de las Medullosales, que en una primera etapa a consideramos los troncos como pertenecientes a la familia (Bancroft, 1913). La mayor semejanza con las Medullosales también fue propuesta por Archangelsky & Brett (1961) quienes analizaron la afinidad existente entre *Rhexoxylon* y algunas Medullosales pérmicas (por ej.: *M. Cotta*). Pero debido a una serie de diferencias importantes que los autorizados no dejaron de precisar, decidieron ubicar a *Rhexoxylon* en un grupo "ad-hoc": las *Rhexoxylales*, que fue propuesto en un trabajo posterior (Archangelsky & Brett, 1960).

Esta posición está justificada por cuanto la combinación: polixilicidad, emisión de traza por segmentos vasculares, gran desarrollo del xilema secundario, es única dentro de las Pteridospermas y debe ser considerada una conjunción de caracteres de este orden lo constituye el grupo. Otra razón a favor de la segregación de este orden lo constituye el hecho de que la estructura de *Rhexoxylon* no puede ser comparada con las de las "Pteridospermas mesozoicas" pues de éstas no conocemos los troncos.

El orden *Rhexoxylales* fue reconocido por Arnold (1962) y se le atribuyó en éste al género jurásico *Herzogophyton*. Por esta razón y dado que este último género no conocemos sus hojas y las estructuras reproductivas, el nombre *Rhexoxylales* debe por ahora mantenerse. Este no debe ser considerado como sinónimo de *Corystospermales* ya que el concepto taxonómico que encierra cada nombre es distinto.

Los antecesores estructurales de

más que sentar algunas hipótesis de trabajo, que con el tiempo se confirmen o desechen, pero es necesario formular para que de ellas surjan nuevas ideas sobre el problema. Para facilitar esto, hemos optado por presentarlos en forma de varios análisis.

Entonces interpretamos que la estructura caulinar de las *Corystospermales* es esencialmente monostélica, con una médula netamente delimitada por anillos conductores, de los cuales el interno es invertido (centrípeto) y los demás normales (centrípetos). Las trazas foliares son emitidas desde el interno. Esta interpretación nos lleva a considerar al tallo como polixílico o como "poli o dictiostélico". Ninguna estructura caulinar monostélica que se asemeje a ésta, ni en las *Lyginopteridales* ni en las *Medullosales*, pero con las cuales comparte caracteres aislados o un grupo de ellos, se deduce del cuadro II.

El tallo de *Corystospermales*.

	Medullosales
estructura	bien delimitada en pocas especies "avanzadas"
anillos	anillos estrelliformes ("star rings")
estructura	continuo o discontinuo, polixílico
huecos	huecos, con núcleo mixto (parénquima y xilema)
desarrollo	relativamente desarrollado, céntrico o periférico
desarrollo	escasamente desarrollado
segmento	de un solo segmento
	numerosas

El número de caracteres que comparten las *Corystospermaceae* con las *Lyginopteridales* y las *Medullosales* es más o menos semejante, 4 con las *Lyginopteridales* y 5 con las *Medullosales*, revelando una posición intermedia entre ambos grupos, con un ligero margen a favor de las *Medullosales*, que llevó en una primera etapa a considerar estos troncos como pertenecientes a tal grupo (Bancroft, 1913). La mayor similitud con las *Medullosales* también fue advertida por Archangelsky & Brett (1961) quienes analizaron la afinidad que existe entre *Rhexoxylon* y algunas *Medullosales* pérmicas (por ej.: *M. porosa* Cotta). Pero debido a una serie de diferencias importantes que los autores mencionados no dejaron de precisar, prefirieron ubicar a *Rhexoxylon* en un orden "ad-hoc": las *Rhexoxylales*, que habían propuesto en un trabajo precedente (Archangelsky & Brett, 1960).

Esta posición está justificada además por cuanto la combinación: polixilia + emisión de traza por segmentos adyacentes, gran desarrollo del xilema secundario, es única dentro de las *Pteridospermas* y debe ser considerada como una conjunción de caracteres derivados. Otra razón a favor de la segregación de este orden lo constituye el hecho que la estructura de *Rhexoxylon* no puede ser comparada con las restantes "Pteridospermas mesozoicas" puesto que de éstas no conocemos los troncos.

El orden *Rhexoxylales* fue también reconocido por Arnold (1962) al ubicar en éste al género jurásico *Hermannophyton*. Por esta razón y dado que de este último género no conocemos las hojas y las estructuras reproductivas es que el nombre *Rhexoxylales* debe ser por ahora mantenido. Este no debe ser considerado como sinónimo de *Corystospermales* ya que el concepto taxonómico que encierra cada nombre es distinto.

Los antecesores estructurales de *Rhe-*

xoxylon pueden ser del tipo *Cycadoxylon* (Scott, 1900) que, por la fragmentación de sus anillos perimedulares invertidos haya originado el anillo perimedular interno de *Rhexoxylon*. Otro tipo de estructura ancestral puede haber sido una *Medullosa* pérmica como *M. solmsii* Schenk o *M. porosa* Cotta que, por fusión lateral de las estelas exteriores y pérdida del xilema centripeto, haya originado el tipo de las *Corystospermaceae*. Estos procesos se detallan en la figura 2.

Entre los restantes *Gimnospermas*, es con las *Cycadales* polixílicas con quien se establece la mayor similitud, ya que comparten la polixilia, la emisión de la traza a partir del sistema perimedular, el tipo de xilema coniferoide y las numerosas trazas que penetran en las bases foliares.

Hoja: Es siempre frondiforme, mono o bipinnada, con pecíolo entero o bifurcado, con tipos pinnulares muy variables en forma y tamaño y cuya venación puede ser considerada básicamente como odontopteroide (Petriella, 1979). En algunas especies de *Dicroidium*, generalmente bipinnadas, es frecuente la presencia de elementos subsidiarios (Meyen, 1973) que son importantes en el análisis semofilético de este órgano, ya que permiten vincular a estas formas con un probable antecesor "tipo *Callipteris*" en el cual es común la presencia de interpinnulas.

Tal semofilesis podría haberse desarrollado de la siguiente manera: reducción de las dicotomías del raquis principal a una sola y, contemporáneamente, evolución de la venación de un tipo pecopteroide a uno aletodontopteroide y finalmente odontopteroide. Si, concomitantemente, el número de interpinnulas se reduce de varias a una, y ésta tiende a ubicarse axilarmente, estamos en presencia de un verdadero *Dicroidium* como *D. brownii*, que según autores como Frenguelli (1944) o Re-

tallack (1977) es una de las formas estructural y cronológicamente más primitivas.

También la estructura epidérmica de las *Corystospermaceae*, que en los casos más avanzados presenta estomas de tipo tetra-perigeno puede hacerse derivar con pequeñas modificaciones del tipo primitivo (aperigeno) que presentan algunas especies de *Callipteris*, como *C. conferta* cuya similitud epidérmica con algunas *Corystospermaceae* fuera advertida por H. Thomas (1933). Tal antecesor bien puede ser "*Thinnfeldia*" *callipteroides* Carpentier ya que como observa Retallack (1977, 1980) reúne las necesarias condiciones en su arquitectura foliar, morfología epidérmica y distribución estratigráfica.

Un proceso evolutivo de este tipo, podría a su vez ser la culminación de otro similar que habría originado a *Callipteris* de antecesores carbónicos como *Callipteridium* o *Margaritopteris* (Laveine *et al.*, 1977).

Este tipo de hojas, sobre todas las de pecíolo bifurcado, sólo se conocen en las *Pteridospermas* paleozoicas y algunos morfogéneros. En las demás *Gimnospermas*, excepto las *Peltaspermaceae*, no hay hojas similares; en éstas el tipo foliar (*Lepidopteris*) es también distinto en varios aspectos (incluida la epidermis) y sólo puede ser comparado con *Pachypteris*.

Estructura fértil masculina: Este órgano (*Pteruchus*) puede ser considerado como un androcladio (Meeuse, 1966) y como tal sólo es comparable con *Crossotheca* entre las *Pteridospermas* paleozoicas y con *Antevsia* y *Caytonanthus* entre las restantes *Gimnospermas*. Esta similitud estructural fue advertida y analizada por H. Thomas (1933) y sobre todo por Townrow (1962) quien pese a ello, consideró a *Pteruchus*, como difícilmente clasificable. Nuestra opinión al respecto es que, la estructura masculina

es conservativa y salvo algunos detalles, vinculados a la morfología de los esporangios, no varió gran cosa a través de un muy vasto lapso. A nuestro juicio, el mayor obstáculo que existe para comparar estrechamente ambos géneros, es el tipo de microsporas que producían: prepolen trilete en *Crossotheca*, polen bisacado en *Pteruchus*.

Estructura fértil femenina: Es nuestro juicio homóloga de la masculina y puede ser considerada como un ginocladio (Meeuse, 1966); así sólo puede ser comparada con *Calymmatotheca*, *Peltaspermum* y *Caytonia*. La presencia de cúpulas uniovuladas hace a estas estructuras más parecida a *Calymmatotheca*, el ginocladio de las *Lyginopteridaceae*, que a *Peltaspermum* y *Caytonia*, que son pluriovuladas. En lo que respecta a la estructura ovular, que H. Thomas (1933) halló más parecida a *Trigonocarpus* que a *Lagenostoma*, es a la luz del hallazgo de las *Callistophytaceae* más similar a su tipo ovular (*Callospermarion*), del que se distingue sobre todo porque éste carece de cúpula. Para complementar este análisis, en el cuadro III se comparan las principales características de las familias de *Pteridospermas*.

DISCUSION

Las distintas semofilesis que hemos esbozado, si se combinaran nos conducirían a un probable antecesor hipotético de las *Corystospermaceae*, pero a ningún grupo conocido. Esto es así porque éstas presentan un espectro de caracteres en el que se combinan una estructura reproductiva generalizada, antocórmica, común a las *Lyginopteridales* y las restantes "*Pteridospermas* mesozoicas" con una estructura vegetativa que les es propia.

El proceso evolutivo que culminó en

Cuadro III. — Comparación de los principales caracteres en las familias de *Pteridospermas*.

Carácter	Lyginopteridaceae	Callistophytaceae	Medullobaceae	Corystospermaceae	Peltaspermaceae
Fronde	Relativamente pequeñas, raquis bifurcado, pinnulas stenopterideas	Pequeñas, raquis con dobles dicotomías, pinnulas stenopterideas, aleopterideas, etcétera	Grandes, raquis con pseudodicotomías sucesivas, pinnulas aleopterideas, odontopteroides	Relativamente pequeñas, raquis bifurcado o simple, pinnulas odontopteroides, aleopteroides	Relativamente pequeñas, raquis simple, pinnulas pecopterideas
Vascularización	I haz en forma de V	I haz aplanado	Numerosos haces	Numerosos haces en	Desconocido

va y salvo algunos detalles, la morfología de los esporangios varió gran cosa a través de un lapso. A nuestro juicio, el carácter que existe para comparar ambos géneros, es la presencia de microsporas que producen: en *Crossotheca*, polen de *Pteruchus*.

Óvulo fértil femenina: Es una estructura morfológica de la masculina y considerada como un ginocladio (Morse, 1966); así sólo puede compararse con *Calymmatotheca*, *Calymma* y *Caytonia*. La presencia de uniovuladas hace a estas más parecidas a *Calymmatoginocladio* de las Lyginopteridaceae, que a *Peltaspernum* y *Corystospermum* que son pluriovuladas. En lo que respecta a la estructura ovular, que en *Calymmatoginocladium* (1933) halló más parecida a *Lagenostoma*, del hallazgo de las Callistopteridaceae más similar a su tipo ovular (*Callistopteridium*), del que se distingue porque éste carece de cúpula. Para complementar este análisis, en el presente se comparan las principales características de las familias de Lyginopteridaceae.

DISCUSION

Las relaciones filogenéticas de las familias de Lyginopteridaceae que hemos estudiado se combinaron nos conduciendo a un probable antecesor hipotético de las Lyginopteridaceae, pero a un tipo conocido. Esto es así porque presentan un espectro de caracteres en el que se combinan una estructura reproductiva generalizada, común a las Lyginopteridaceae y a las restantes "Pteridospermas" con una estructura vegetativa propia. Este tipo evolutivo que culminó en

CUADRO III. — Comparación de los principales caracteres en las familias de Pteridospermas.

Carácter	Lyginopteridaceae	Callistophytaceae	Medullosaceae	Corystospermaceae	Peltaspermeaceae
Fronde	Relativamente pequeñas, raquis bifurcado, pinnulas sfenopteroides	Pequeñas, raquis con pinnulas dicotómicas, pinnulas sfenopteroides, aleopteroides, etcétera	Grandes, raquis con pseudodicotomías sucesivas, pinnulas aleopteroides, odontopteroides	Relativamente pequeñas, raquis bifurcado o simple, pinnulas odontopteroides, aleopteroides	Relativamente pequeñas, raquis simple, pinnulas pecopteroides
Vascularización peciolo	1 haz en forma de V	1 haz aplanado	Numerosos haces circulares desordenados	Numerosos haces en círculos	Desconocido
Estructura fértil femenina	Ginocladio con ramificaciones uniovuladas	Largo eje (ginocladio reducido?) uniovulado	Ovulos sobre trofofilos?	Ginocladios con ramificaciones biovuladas	Ginocladios con ramificaciones peladas; bi-pluriovuladas
Ovulo	Pequeños con cúpulas, nucelo fusionado al tegumento, cámara polínica compleja, simetría radial	Muy pequeños, sin cúpula, nucelo libre, cámara polínica simple, simetría bilateral	Grandes sin cúpula, nucelo libre, cámara polínica simple simetría radial	Pequeños o muy pequeños, con cúpula, cámara polínica simple, simetría bilateral	Pequeños
Estructura fértil masculina	Androcilios con sinangios simples	Sinangios simples sobre trofofilos	Sinangios complejos; sobre trofofilos?	Androcilios con sinangios simples, libres	Androcilios con sinangios simples, libres
Polen	Prepolen trilete	Polen monosacado	Prepolen monocolpado	Polen bisacado	Polen monocolpado

las *Corystospermaceae* debió iniciarse probablemente a partir de alguna *Pteridosperma* "lyginopteroide" que experimentó modificaciones relativamente pequeñas en la arquitectura de sus estructuras reproductivas, cambios de mayor significación en el tipo de microsporas y en la estructura del óvulo. El tipo foliar básico es también bastante generalizado y los mayores cambios se producen en la venación. Es en la estructura caulinar donde se verifica el mayor avance que se manifiesta sobre todo en la adquisición de un xilema secundario tan desarrollado que por su volumen y caracteres es único entre las Gimnospermas "cycadofíticas", tornándose comparable al de las Gimnospermas "coniferofíticas".

No podemos precisar en qué momento comenzaron a ocurrir estos procesos pero es más probable que se desarrollaran ya en el Carbónico superior y Pérmico inferior y se aceleraran en el Pérmico superior ya que a fines de este tiempo estaban diferenciadas.

Es posible que contrariamente a lo que indica la distribución gondwánica del grueso de la familia, su centro de origen haya sido extra-gondwánico. A favor de esta idea tenemos la distribución geográfica de la mayoría de los antecesores estructurales que hemos analizado. A este respecto el hallazgo de *Rhaphidopteris*, género afín a *Pachypteris* y *Xylopteris*, en yacimientos pérmicos de la región preurálica (Meyen, 1979) es significativo; ya que este autor opina que sería posible considerar como centro de origen de las *Corystospermaceae*, o de sus ancestros, al occidente de Angará.

Esta ubicación del centro de origen implicaría una migración hacia el Gondwana que ha facilitado el proceso evolutivo y una radiación adaptativa que resultó exitosa a juzgar por los variados nichos ecológicos que la familia ocupó durante el Triásico; como lo de-

muestran los trabajos sobre la paleoecología del grupo de Retallack (1977, 1980).

Para terminar, nos resta comentar qué vinculaciones presentan las *Corystospermaceae* con otras Gimnospermas. En primer lugar hay que considerar a las "Pteridospermas mesozoicas", ya que en todas se presenta una característica común: el tipo antocórmico de estructura reproductiva, sea ésta masculina o femenina. Es en las hojas donde hay una mayor diversidad: frondiformes, pinnadas y con venación abierta en las *Corystospermaceae* y *Peltaspermaceae*; palmatipartidas y con venación reticulada gimnospermoide en las *Caytoniaceae*. No podemos comparar en detalle las estructuras caulinares, pero cabe la posibilidad que tanto las *Peltaspermaceae* como las *Caytoniaceae* no fueran arborescentes, sino arbustivas, a juzgar por el tipo y escasos restos de tallos que se han atribuido a estas familias (Townrow, 1960; Harris, 1971).

A pesar de estas semejanzas, más acentuadas entre las *Peltaspermaceae* y *Corystospermaceae*, existe toda una serie de diferencias, que por conocidas a través de numerosas contribuciones no es del caso repetir aquí.

Por estas razones es muy probable que las "Pteridospermas mesozoicas" hayan constituido un taxón de rango superior, quizás una clase como sugiere Meese (1966) que ha denominado con el sugestivo nombre de *Protocycadopsida*. Tal clase se subdividiría en dos subclases, una integrada solamente por las *Caytoniales*, la otra constituida por las *Peltaspermales* y *Corystospermales*, donde cada orden es monotípico.

Las *CAYTONIDAE* se caracterizan por sus hojas palmatipartidas con venación reticulada y por sus ginocladios provistos de cápsulas ("cúpulas") plurióvulas cerradas. La otra subclase que denominamos *PELTASPERMIDAE*, se caracteriza por sus hojas frondiformes,

pinnadas con venación libre y ginocladios con óvulos libres. Las cápsulas serían abiertas ("discosferos de las *Peltaspermales*) o fusionadas al tegumento del óvulo ("cúpulas" de las *Corystospermales*).

Quizás la relación que existe entre sí las *Peltaspermales* y *Corystospermales* no haya sido distinta de la que actualmente mantienen las *Coniferales* y *Campanulales*.

Para finalizar hay que destacar ciertas estructuras de las *Corystospermaceae* como los troncos, órganos de fijación y a veces ciertos tipos foliares que forman un patrón que parece común a las *Cycadales* s.l. (incluyo *Ticodendron* Archangelsky y *Ruflopinia* Archangelsky) que permiten sospechar que estos grupos están más vinculados entre sí de lo que se supone.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Doctor Archangelsky la lectura crítica manuscrita, así como las valiosas sugerencias formuladas sobre diversos aspectos del presente trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, H. M. & Anderson, J. M., 1966. A preliminary review of the upper Permian, Triassic and lowermost Jurassic of Gondwanaland. — *Palaeontol. Mag.* 1 (suppl.): 1-22.
- Antevs, E., 1914. Die Gattungen *Ticodendron* Ett. und *Dicroidium* Goth. — *Bot. Not.* 27 (6): 1-10.
- Archangelsky, S., 1963. A new Mesozoic plant from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina. — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 8 (2): 45-92.
- 1965. Taflofloras paleozoicas y eocenas de Argentina. — *Bol. Soc. Argent. Geol. Min.* 10 (4): 247-291.
- 1966. New Gymnosperms from the Mesozoic flora, Santa Cruz Province, Argentina. — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 11 (2): 259-295.

trabajos sobre la paleoecología del grupo de Retallack (1977,

minar, nos resta comentar las formas que presentan las Coryspermas con otras Gimnospermas. En su lugar hay que considerar a las "Peltaspermas mesozoicas", ya que presenta una característica tipo antocórmico de estructura activa, sea ésta masculina o femenina en las hojas donde hay una simetría: frondiformes, pinnado-venación abierta en las Coryspermas y Peltaspermaceae; palmadas y con venación reticulada como se ve en las Caytoniaceae. No se puede comparar en detalle las formas caulinares, pero cabe la posibilidad de que tanto las Peltaspermaceae como las Caytoniaceae no fueran arbóreas sino arbustivas, a juzgar por los escasos restos de tallos que se refieren a estas familias (Townsend & Harris, 1971).

De estas semejanzas, más allá de las Peltaspermaceae y Caytoniaceae, existe toda una serie de diferencias, que por conocidas y tratadas en numerosas contribuciones no se repiten aquí.

Por las razones es muy probable que el "Pteridospermas mesozoicas" constituido un taxón de rango específico, quizás una clase como sugiere Anderson (1966) que ha denominado con el nombre de Protocycadopsida, se subdividiría en dos subclases integradas solamente por las formas de la otra constituida por las Peltaspermas y Corystospermas, donde la primera es monotípica.

Las Peltaspermatidales se caracterizan por ser palmatipartidas con venación abierta y por sus ginocladios provistos de cápsulas ("cúpulas") pluriovuladas. La otra subclase que incluye a los PELTASPERMIDAE, se caracteriza por sus hojas frondiformes,

pinnadas con venación libre y por sus ginocladios con óvulos libres. Aquí las cápsulas serían abiertas ("discos" ovulíferos de las Peltaspermas) o estarían fusionadas al tegumento del óvulo ("cúpula" de las Corystospermas).

Quizás la relación que guardaban entre sí las Peltaspermas y Corystospermas no haya sido distinta de la que actualmente mantienen las Asterales y Campanulales.

Para finalizar hay que destacar que ciertas estructuras de las Corystospermaceae como los troncos, órganos fértiles y a veces ciertos tipos foliares, tienen un patrón que parece común con las Cycadales s.l. (incluyo *Ticoa* Archangelsky y *Rufloiria* Archangelsky (1963) que permiten sospechar que estos grupos están más vinculados entre sí de lo que se supone.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Doctor Sergio Archangelsky la lectura crítica del manuscrito, así como las valiosas sugerencias formuladas sobre diversos aspectos del presente trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, H. M. & Anderson, J. M., 1970. A preliminary review of the uppermost Permian, Triassic and lowermost Jurassic of Gondwanaland. — *Palaeontol. Afr.* 13, suppl.: 1-22.
- Antevs, E., 1914. Die Gattungen *Thinnfeldia* Ett. und *Dicroidium* Goth. — *K. svenska Vetensk. Akad. Handl.* 51 (6): 1-71.
- Archangelsky, S., 1963. A new Mesozoic flora from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina. — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 8 (2): 45-92.
- 1965. Tafelfloras paleozoicas y eomesozoicas de Argentina. — *Bol. Soc. Argent. Bot.* 10 (4): 247-291.
- 1966. New Gimnosperms from the Ticó flora, Santa Cruz Province, Argentina. — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 13 (5): 259-295.

- 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. IV. The leaf-genus *Dicroidium* and its possible relation to *Rhexoxylon* stems. — *Palaeontology* 11 (4): 500-512.
- 1970. *Fundamentos de Paleobotánica*. Fac. Cs. Nat. y Mus. La Plata: 1-347.
- Archangelsky, S. & Arrondo, O. G., 1975. Paleogeografía y plantas fósiles en el Pérmico inferior sudamericano. — *Actas 1º Congr. Argent. Paleontol. Bioestratigr.* 1: 479-496.
- Archangelsky, S. & Brett, D. W., 1960. Nota preliminar sobre el hallazgo de *Rhexoxylon* en la cuenca de Ischigualasto, límite de las Provincias de San Juan y La Rioja. — *Acta Geol. Lilloana* 3: 187-190.
- 1961. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. I. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto Formation. — *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* (244): 1-19.
- Arnold, C. A., 1947. *An Introduction to Palaeobotany*. — McGraw-Hill: 1-433. New York.
- 1962. A *Rhexoxylon*-like stem from the Morrison Formation of Utah. — *Am. J. Bot.* 49 (8): 883-886.
- Balme, B. E., 1964. The palinological record of Australian pre-Tertiary floras. In: L. Cranwell (Ed.) *Ancient Pacific Floras*: 49-80. — Univ. Hawaii Press, Honolulu.
- Bancroft, N., 1913. *Rhexoxylon africanum*, a new medullosan stem. *Trans. Linn. Soc. London (Bot.)* 8: 87-103.
- Basinger, J. F.; Rothwell, G. W. & Stewart, W. N., 1974. Cauline vasculature and leaf trace production in medullosan pteridosperm. — *Am. J. Bot.* 61 (9): 1002-1015.
- Bonetti, M. I. R., 1966. Consideraciones sobre algunos representantes de la familia Corystospermaceae. — *Ameghiniana* 4 (10): 389-395.
- Brett, D. W., 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. III. The trunk of *Rhexoxylon*. — *Palaeontology* 11: 236-245.
- de Jersey, N. J., 1962. Triassic spores and pollen grains from the Ipswich Coalfield. — *Publ. Geol. Surv. Qd.* 307: 1-18.
- 1972. Triassic miospores from the Esk beds. — *Publ. Geol. Surv. Qd.* 357 *Palaeontol. Pap.* 32: 1-40.
- Doludenko, M. P., 1971. *Thinnfeldia*, a junior synonym of *Pachypteris*. — *Palaeont. J.* 5: 230-235.
- Frenguelli, J., 1943. Reseña crítica de los géneros atribuidos a la "Serie de *Thinnfeldia*". — *Rev. Mus. La Plata 2 Paleontol.* (12): 225-342.
- 1944. Las especies del género *Zuberia* en la Argentina. — *An. Mus. La Plata (Paleontol. sec. B)* 1: 1-30.
- Gothan, W., 1912. Über die Gattung *Thinnfeldia*.

- dia Ettingshausen. — *Abh. Naturhist. Ges. Nurnberg* 9 (3): 67-80.
- Greguss, P., 1968. *Xylotomy of the living Cycads*. — Akademiai Kiadó, Budapest: 1-263.
- Harris, T. M., 1964. *The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms*. — British Museum of Natural History, London.
- 1971. The stem of *Caytonia*. — *Geophytology* 1 (1): 23-29.
- Helby, R. J., 1973. Review of Late Permian and Triassic palynology of New South Wales. — *Spec. Publ. Geol. Soc. Aust.* 4: 141-155.
- Holmes, W. B. K. & Ash, S. R., 1979. An early Triassic megafossil flora from the Lorne Basin, New South Wales. — *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 103 (1): 47-70.
- Jacob, K. & Jacob, C., 1950. Preliminary account of the structure of the cuticles of *Dicroidium* (*Thinnfeldia*) fronds from the Mesozoic of Australia. — *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 16: 101-126.
- Jain, R. K., 1968. Middle Triassic pollen grains and spores from Minas de Petroleo beds of the Cacheuta Formation (Upper Gondwana), Argentina. — *Palaeontographica* B 122 (1-3): 1-47.
- Krausel, R., 1956. Lianen aus den Karru-Schichten Sudafrikas. — *Senckenbergiana Lethaea* 37: 1-14.
- Lacey, W. S., 1976. Further observations of the Molteno flora of Rhodesia. — *Arnoldia* 7 (36): 1-14.
- Laveine, J. P.; Coquel, R. & Loboziak, S., 1977. Phylogenie generale des Callipteridiacees (Pteridospermopsida). — *Geobios* 10 (6): 757-847.
- Meeuse, A. D. J., 1966. *Fundamentals of Phytomorphology*. — Ronald Press, New York.
- Meyen, S., 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects. — *Bot. Rev.* 39 (3): 205-260.
- 1979. Permian predecessors of the Mesozoic Pteridosperms in Western Angaraland U.S.S.R. — *Rev. Pal. Pal.* 28 (2): 191-202.
- Namboodiri, K. K. & Beck, C. B., 1968. A comparative study of the primary vascular system of conifers. III. Stelar evolution in Gymnosperms. — *Am. J. Bot.* 55: 464-472.
- Petriella, B., 1978. La reconstrucción de *Dicroidium*. — *Obra Centen. Mus. La Plata* 5: 107-110.
- 1979. Sinopsis de las Corystospermaceae (Corystospermales, Pteridospermophyta) de Argentina. I. Hojas. — *Ameghiniana* 16 (1-2): 81-102.
- 1980. Ibidem. II. Estructuras fértiles. — *Ameghiniana* 17 (2): 168-180.
- Retallack, G., 1977. Reconstructing Triassic vegetation of Eastern Australasia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland. — *Alcheringa* 1: 247-277.
- 1980. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney Basin. — In: Herbert, C. & Helby, R. J. (Eds.) *A guide to the Sydney Basin. Geol. Surv. N. S. W. Bull.* 26: 384-430.
- Scott, D. H., 1900. *Studies in fossil Botany*. — Adam & Charles Black, London.
- Singh, C., 1964. Microflora of the Lower Cretaceous Manville Group, east-central Alberta. — *Res. Counc. Alberta Bull.* 15: 1-238.
- Stafleu, F. A. et al., (Eds.), 1978. International Code of Botanical Nomenclature (Leningrado 1975). — *Regnum vegetabile* 97. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht: 1-457.
- Thomas, H. H., 1933. On some Pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. — *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* (222): 193-254.
- Thomas, H. H. & Bose, M. N., 1955. *Pachydermophyllum papillosum*, gen. et sp. nov. from the Yorkshire Jurassic. — *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 12 (8): 535-543.
- Townrow, J., 1957. On *Dicroidium*, probably a pteridospermous leaf, and other leaves now removed from this genus. — *Trans. Geol. Soc. S. Afr.* 60: 21-56.
- 1960. The Peltaspermaceae, a Pteridosperm family of Permian and Triassic age. — *Palaeontology* 3 (3): 333-361.
- 1962. On *Pteruchus*, a microsporophyll of the Corystospermaceae. — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 6 (2): 287-320.
- 1965. A new member of the Corystospermaceae Thomas. — *Ann. Bot. (N. S.)* 29 (115): 495-511.
- Walton, J., 1923. On *Rhexoxylon* Bancroft, a Triassic genus of plants exhibiting a lianetype of vascular organization. — *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* (212): 79-102.
- 1940. *An Introduction to the study of Fossil Plants*. — Adam & Charles Black: 1-201. London.

Manuscrito recibido el 10 de diciembre de 1981.

Manuscrito revisado recibido el 12 de enero de 1982.

AMGHB2

Revista de la

Tomo XVIII

SENCILLAS TÉCNICAS E ILUSTRACION Y MOLDES

ABSTRACT: SIMPLE TECHNIQUES AND PRESSIONS AND MOULDS OF FOSSIL AND ILLUSTRATION OF SOME FOSSIL PLANT AND ILLUSTRATION OF SOME FOSSIL PLANT copy ("copia directa") resorts to the image to "Contact" paper. The carbon paper copy of the fossil. Bot investigation.

INTRODUCCION

Una de las principales dificultades con que se tropieza al estudiar determinado es, en general, la falta de buenas ilustraciones en la biblioteca consultada, lo que crea dudas a la interpretación correcta de los elementos morfológicos de fundamental importancia en las determinaciones temáticas. Esta falencia, no se debe al método de reproducción utilizado, ya que las limitaciones dadas de antemano por el estado de preservación del fósil. Una buena documentación gráfica está condicionada por tres factores importantes: la disponibilidad de instrumental y personal; inversión de tiempo por parte del investigador en aquellos casos en los que el objeto debe ser previamente estudiado y bosquejado; y costos de las reproducciones.

¹ Miembro de la Carrera del Investigador Científico, CONICET, Centro de Investigaciones en Geología (CIRGEO) Unidad Paleobotánica y Paleogeología, Velasco 847, 1414 Buenos Aires

© Asociación Paleontológica Argentina