

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

***“Sistemática, paleoecología e indicaciones
paleoclimáticas de la taoflora Monumento Natural
Bosques Petrificados, Jurásico Medio, Patagonia,
República Argentina”***

TESIS DOCTORAL

PAULA FALASCHI

DIRECTORA: Dra. Alba B. Zamuner



La Plata, Argentina

-2009-



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

***“Sistemática, paleoecología e indicaciones
paleoclimáticas de la tafoflora Monumento Natural
Bosques Petrificados, Jurásico Medio, Patagonia,
República Argentina”***

TESIS DOCTORAL

PAULA FALASCHI

DIRECTORA: Dra. Alba B. Zamuner



**BIBLIOTECA
“Florentino Ameghino”**

Lic. Paula Falaschi

Dra. Alba B. Zamuner

Tesis realizada en la Escuela Superior de Bosques

Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, UNLP

La Plata, Argentina

-2009-

FACULTAD DE CIENCIAS
NATURALES Y MUSEO
Biblioteca

*A mis padres Nora y Alberto,
con amor y profundo agradecimiento*

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, mi sincero agradecimiento a mi Directora de Tesis, Alba Zamuner, por brindarme la oportunidad de iniciarme en el campo de la investigación paleobotánica; por su constante estímulo y valiosos consejos dados durante el transcurso de esta tesis. A mi Codirectora de beca, Stella M. Rivera, quien me abrió generosamente las puertas de su lugar de trabajo y contribuyó con sus amplios conocimientos del estudio de maderas actuales en el análisis de aspectos específicos. A ambas, por haber acompañado mis vacilantes primeros pasos sin dudarle ni un momento.

A la Administración de Parques Nacionales (APN), especialmente a Carlos Zoratti, Flavia Raffo, Claudio Chehebar y Soledad Caracotche por haber confiado en nosotros, abriéndonos las puertas del bosque petrificado y brindando el marco institucional y logístico propicios para el desarrollo de las campañas y del curso de extensión realizados en conjunto. A Martín Yaya, Mara Bronfman, Norma Giménez, Jaime Carballo, Diego Breccia, Juan Carlos Alderete, Fernando Guerrero, Roberto Coria; al voluntario Edgardo Balverdi Abreu por su maravillosa ayuda y compañía durante las campañas. También mis gracias de corazón a Nicolás Foix (Universidad de la Patagonia, Chubut) por la realización de la columna estratigráfica y Paula Frigerio (UNLP) por su colaboración en el campo, sin cuya ayuda el análisis de los aspectos geológicos de esta tesis hubiera sido imposible. A Aniceto "Poroto" Naves y Juan Carlos Toldnes, por habernos recibido tan amablemente en sus casas en Laguna Manantiales y Ea. Bellavista, haber compartido con nosotros tantas anécdotas fosilíferas, históricas y familiares y finalmente por la donación de material fósil de comparación.

A Marc Philippe de la Univ. de Lyon (Francia), Marion Bamford de la Univ. de Witwatersrand (Sudáfrica), Jane Francis de la Univ. de Leeds (Reino Unido) y Silvia Gnaedinger de la Univ. Nac. del Nordeste (UNNE) por su ayuda en el estudio de los leños fósiles. A Alan Channing (Univ. de Cardiff, Reino Unido) por su ayuda en el análisis de los aspectos tafonómicos y de preservación de los leños y en las traducciones al inglés. A Carole Gee de la Univ. de Bonn (Alemania) por brindarme elementos de análisis, discusión y comparación relativos a la sistemática de la megaflore y presencia y significado de brotes epicórmicos.

A Ricardo Villalba del IANIGLA-CRICYT (Mendoza) por los conocimientos impartidos en las temáticas de anillos de crecimiento y procedimientos dendrocronológicos actuales, a Ana Srur e Ignacio Mundo, también del IANIGLA, por su ayuda desinteresada y atenta en la aplicación de dichos procedimientos en leños fósiles. A Liliana V. de Seoane por la lectura crítica del manuscrito referido a equisetáceas y su contribución al mejoramiento del mismo.

A Karl Niklas de la Univ. de Cornell (EEUU), Marcelo Arturi y Jorge Frangi de la Fac. de Cs. Agrarias y Forestales (UNLP), a Patricio Corvalán de la Univ. de Chile por su invaluable ayuda en la aplicación de técnicas de la dasometría actual. A Juan Manuel Cellini y

Mónica Murace (Escuela Superior de Bosques, UNLP), por sus consejos siempre presentes y el apoyo logístico brindado en todo momento. A Ian Smith de la Univ. de Queensland (Australia) por su generoso y constante aporte respecto de los diferentes aspectos ecológicos de la actual *Araucaria bidwillii*.

A Marcelo Barrera (Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, UNLP), a los miembros de la División Paleobotánica (Fac. de Cs. Naturales y Museo, UNLP) por el préstamo de la máquina medidora del LISEA y del equipamiento de fotografía, respectivamente, a Mariano Dell'Aquila (Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, UNLP) por la preparación de secciones pulidas de leños actuales. A los técnicos del microscopio electrónico del Museo de La Plata: Patricia Sarmiento y Rafael Urrejola, por su esmerado esfuerzo en la preparación de los materiales observados, al técnico de petrografía Ricardo Ponti por la preparación de los cortes delgados de maderas. Muchísimas gracias al técnico paleontológico Darío Fernández (Museo de La Plata), por su increíble trabajo de preparación de réplicas de caucho y resina de los ejemplares fósiles, su ayuda constante y desinteresada en la realización de los mismos. A Julia Rouaux por la realización de las reconstrucciones de las plantas, a Hernán Lucia y Fiorella Dell'Aquila por el diseño y edición de la tesis. A Ari Iglesias, Marcelo Hernández, Juan García-Massini, Cynthia González y Josefina Bodnar, a los miembros de la Cátedra de Dendrología de la Fac. de Cs. Agrarias y Forestales por sus valiosas sugerencias en diversos aspectos de la tesis. Al equipo no-docente de la Escuela de Bosques: Graciela, Nilda y Alfredo por hacer de la escuelita un lugar cálido y amigable en todo momento. A José Enrique Arenas, Mauricio Pardo y Marie-Joelle Giraud del Instituto Ingeominas de Bogotá por haberme abierto tan gentilmente las puertas de su amistad y de la paleontología tropical.

A mis padres Alberto Falaschi y Nora Volcoff por haber despertado mi curiosidad por la naturaleza que nos rodea, por creer en mí y haberme apoyado en todo momento y lugar, a mis hermanos Dani y Lea por su alegría y compañía; a mis abuelas Mara y Elide y mis abuelos Paolo y Miguel siempre presentes; a mis amigos y compañeros de ruta: Paula, Vicky, Victoria, Roxana, Lucita, Luciana, Lucía, Premji, Leandro, Mingo, Manuel, Guillermo, Carlos, Vanina, Hernán, Cintia y Mercedes.

MUCHAS GRACIAS

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	4
CAPÍTULO 1. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	7
CAPÍTULO 2. GEOLOGÍA Y PALEONTOLOGÍA DEL MONUMENTO NATURAL BOSQUES PETRIFICADOS.....	9
2.1 Marco histórico.....	9
2.2 Marco geológico.....	11
2.3 Estratigrafía.....	12
2.4 Formación La Matilde.....	13
2.4.1 Estudios previos.....	13
2.4.2 Relaciones estratigráficas con otras unidades.....	13
2.4.3 Distribución areal.....	14
2.4.4 Litología y características generales.....	15
2.4.5 Espesor.....	16
2.4.6 Edad.....	16
2.4.7 Ambiente de sedimentación.....	17
2.4.8 Paleontología.....	17
Paleoflora.....	17
Paleofauna.....	18
2.4.9 Columna estratigráfica.....	18
2.5 Bibliografía del Capítulo 2.....	25
CAPÍTULO 3. DESCRIPCIÓN DE LOS NIVELES FOSILÍFEROS CON BOSQUE <i>IN SITU</i>	30
3.1 Generalidades.....	30
3.2 Metodología.....	30
3.2.1 Relevamiento de datos a campo.....	30
3.2.2 Clases de diámetro.....	30
3.2.3 Estimación de alturas.....	30
3.2.4 Parámetros estructurales del bosque.....	31
3.2.5 Estructura bidimensional del bosque.....	32
3.3 Características del Nivel de la Barda Blanca.....	32

3.4 Características del Nivel de Bosque Principal o sendero turístico.....	70
3.5 Conclusiones del Capítulo 3.....	96
3.6 Bibliografía del Capítulo 3.....	98
CAPÍTULO 4. XILOTAFOFLORA.....	101
4.1 Criterios taxonómicos.....	101
4.2 Metodología y referencias utilizadas en tablas y descripciones.....	101
4.3 Descripciones de los leños de la Barda Blanca.....	103
4.4 Descripción de los leños del Bosque Principal.....	105
4.5 Determinación y discusión.....	112
4.5.1 Caracteres de importancia sistemática.....	112
4.5.2 Determinación y comparaciones.....	116
4.5.3 Diagnósis enmendada de <i>Agathoxylon matildense</i> Zamuner y Falaschi.....	119
4.5.4 Ejemplar LPPB 13732.....	123
4.6 Conclusiones del Capítulo 4.....	125
4.7 Bibliografía del Capítulo 4.....	158
CAPÍTULO 5. MACROFLORA ASOCIADA.....	160
5.1 Generalidades.....	160
5.2 Metodología y terminología utilizada.....	160
5.3 Macroflora preservada en la Barda Blanca.....	164
5.3.1 Ramas foliosas.....	164
5.3.2 Estróbilos femeninos.....	170
5.3.3 Renovales.....	174
5.3.4 Corteza.....	179
5.4 Macroflora preservada en el Bosque Principal.....	184
5.4.1 Ramas foliosas.....	184
5.4.1.1 <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> (Speg.) Windhausen emend. Calder	
1 Descripciones.....	184
<i>Descripción ejemplar de referencia, síntesis ejemplares estudiados. Tabla resumen.</i>	
2 Comparaciones y discusión.....	199
<i>Uniformidad de caracteres. Determinaciones. Comparación con formas fósiles.</i>	
<i>Comparación con formas actuales.</i>	
3 Asignación.....	213
5.4.1.2 <i>Araucarites sanctaetrucis</i> Calder.....	214
1 Descripciones.....	214

2 Comparación y asignación.....	215
3 Afinidades.....	223
5.4.2 Estróbilos femeninos.....	224
5.4.2.1 <i>Pararaucaria patagonica</i> Wieland <i>emend.</i> Calder.....	224
5.4.2.2 <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> (Speg.) Windhausen <i>emend.</i> Calder.....	228
5.4.3 Renovales.....	253
5.4.4 Corteza.....	264
5.4.5 Otros.....	265
5.5 Macroflora de los niveles lagunares.....	269
5.5.1 Paleontología Sistemática.....	269
5.5.2 Discusión.....	272
5.5.3 Tafonomía y Paleoecología.....	274
5.6 Conclusiones del Capítulo 5.....	277
5.7 Bibliografía del Capítulo 5.....	281
CAPÍTULO 6. ARQUITECTURA VEGETAL.....	290
6.1 Introducción.....	290
6.2 Fundamentos del análisis arquitectural.....	290
6.2.1 El proceso de crecimiento.....	290
6.2.2 El proceso de ramificación.....	291
6.2.3 La diferenciación morfológica de los ejes.....	292
6.2.4 La posición de las estructuras reproductivas.....	292
6.3 Elementos del análisis arquitectural: definiciones.....	292
6.3.1 El modelo arquitectural.....	293
6.3.2 La unidad arquitectural.....	296
6.3.3 La reiteración.....	296
6.4 Arquitectura de la familia Araucariaceae.....	301
6.4.1 Generalidades.....	301
6.4.2 Reiteración en las Araucariaceae.....	305
6.4.3 Arquitectura y reiteración en <i>A. araucana</i>	307
6.5 Metodología del análisis arquitectural.....	313
6.6 Arquitectura vegetal de la Barda Blanca.....	313
6.7 Arquitectura vegetal del Bosque Principal.....	324
6.8 Conclusiones del Capítulo 6.....	358
6.9 Bibliografía del Capítulo 6.....	360

CAPÍTULO 7. PALEOECOLOGÍA, TAFONOMÍA Y PALEOCLIMA.....	365
7.1 Metodología.....	365
7.2 Tafonomía de los niveles de bosque.....	367
7.3 Tafonomía de los niveles lagunares.....	370
7.4 Preservación de los leños.....	370
7.5 Conclusiones preliminares: preservación de los leños.....	378
7.6 Análisis de anillos de crecimiento y longevidad foliar.....	378
7.6.1 Introducción.....	378
7.6.2 Descripción del método Falcon-Lang (2000 a, b) para determinación de longevidad foliar.....	381
7.6.3 Metodología utilizada.....	382
7.6.4 Resultados.....	384
7.6.5 Conclusiones preliminares: Anillos de crecimiento y longevidad foliar.....	390
7.7 Indicadores paleoclimáticos.....	391
7.7.1 Introducción.....	391
7.7.2 Análisis dendroclimático.....	393
> Ancho promedio de anillos y parámetros dendroclimáticos (SM, SA)	393
> Número promedio de células por anillo.....	406
> Ancho del leño tardío, número de células y tipos de anillo.....	407
> Abundancia de anillos falsos, posición e intensidad.....	408
> Parénquima traumático.....	410
> Diámetro promedio de traqueidas del leño temprano.....	410
> Grosor de corteza.....	411
7.7.3 Argumentos paleontológicos.....	413
7.7.4 Paleogeografía y Paleoclima.....	414
7.7.5 Paleobiogeografía.....	415
7.8 Conclusiones del Capítulo 7.....	417
7.9 Bibliografía del Capítulo 7.....	419
 CAPÍTULO 8. EVIDENCIAS DE INTERACCIONES CON OTROS ORGANISMOS..	425
8.1 Introducción.....	425
8.2 Hongos causantes de tumores.....	425
8.3 Hongos causantes de podredumbres.....	426
8.4 Invertebrados patógenos.....	430
8.5 Conclusiones del Capítulo 8.....	437
8.6 Bibliografía del Capítulo 8.....	443

CAPÍTULO 9. COMPARACIONES CON FLORAS DE EDAD SIMILAR.....445

9.1 Introducción.....445

9.2 Metodología.....445

9.3 Comparaciones.....450

9.4 Discusión.....451

9.5 Bibliografía del Capítulo 9.....453

CAPÍTULO 10. CONCLUSIONES GENERALES.....457

RESUMEN

La zona de los bosques petrificados de *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen se ubica en el noreste de la provincia de Santa Cruz y corresponde estratigráficamente a la Formación La Matilde, de edad Jurásica Medio más alto. La excepcional preservación de sus conos, troncos y ramas petrificadas de coníferas le ha otorgado renombre mundial y ha sido motivo de numerosas contribuciones científicas. Para ésta y otras localidades de la Formación La Matilde (Ea. Bellavista, Ea. Laguna Manantiales, Gran Bajo de San Julián, Bajo del Tordillo, entre otras) se ha descripto una diversa paleobiota. La paleoflora comprende además de coníferas, permineralizaciones de hongos imperfectos, improntas y/o permineralizaciones de Equisetales, Filicales, Bennettitales así como grupos *incertae sedis*; mientras que dentro de la paleofauna se han descripto restos de anuros, icnitas de dinosaurios y mamíferos, trazas de insectos e improntas y petrificaciones de invertebrados de agua dulce.

La presente tesis se centra en el estudio integral de una de las localidades fosilíferas más reconocidas de la Formación La Matilde: el Monumento Natural Bosques Petrificados o Bosque de Jaramillo. Se realizó una prospección del área, definiendo tres niveles fosilíferos de estudio: dos niveles de bosque *in situ* (Barda Blanca, Bosque Principal) y un nivel de origen lagunar con improntas de equisetáceas. Se propuso una amplia variedad de objetivos para el análisis de la paleoflora, que incluyen aspectos estructurales, sistemáticos, arquitecturales, paleoecológicos y paleoclimáticos de los niveles fosilíferos. Así, se dividió la tesis en capítulos que tratan cada tema en forma individual, comenzando con una introducción y/o metodología específicas, descripción de los materiales, discusión, comparaciones y conclusiones preliminares de cada capítulo, que son reanalizadas en conjunto al final de la tesis.

Los capítulos 2 y 3 constituyen la parte introductoria de la tesis. En el capítulo 2 se realiza una síntesis de los estudios previos de la Formación La Matilde, incluyendo aspectos históricos, sedimentológicos y estratigráficos en el contexto general del Grupo Bahía Laura al cual pertenece dicha Formación. A continuación se listan los estudios previos de la paleoflora y paleofauna de esta Formación en las diferentes localidades donde aflora, y se expone la columna estratigráfica relevada en el bosque petrificado estudiado. Se determinó la presencia de 4 niveles de bosque *in situ*, de los cuales se ilustran en la columna estratigráfica sólo los primeros 3, por hallarse el último separado por fallas de gran importancia. Finalmente, se seleccionaron para su estudio únicamente los dos primeros niveles de bosque, entre los cuales se determinó además la presencia de 1 nivel de características lagunares.

El capítulo 3 describe los aspectos generales de los dos niveles de bosque *in situ*, denominados Barda Blanca (BB) y Bosque Principal (BP). En cada uno se efectuó un censo de ejemplares con el objeto de realizar análisis estructurales de cada población. Se tomaron muestras de leño para la realización de cortes microscópicos y estudios de anillos de

crecimiento, así como también de la macroflora asociada a los troncos. Los aspectos estructurales analizados incluyeron distribución de clases diamétricas, densidad de individuos, área basal por individuo, edades aproximadas, estimación de alturas y estructura bidimensional del bosque. En la Barda Blanca se censaron 155 individuos en posición de vida con un diámetro promedio de 17,5 cm y una estructura poblacional en forma de J invertida; mientras que en el Bosque Principal se censaron 149 individuos frecuentemente no enraizados, más raro en posición de vida, con un diámetro promedio de 1 m y estructura poblacional en forma de barril con numerosos *gaps*.

Los capítulos 4 a 7 constituyen la parte central de esta tesis, en la cual se detallan todos los aspectos estudiados de la taoflora del MNB. El capítulo 4 describe la anatomía de los leños procedentes de BB y BP. Se enfatiza la importancia que reviste obtener muestras de leño de sectores basales y externos de los troncos, que poseen los caracteres adultos y permitiendo así reducir la variabilidad ontogenética y dentro de un mismo individuo según el sector considerado. Todos los leños estudiados son asignados a *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi (con la única excepción de LPPB 13732, que se asigna a *Agathoxylon* sp.), y se propone una enmienda de esta especie en base a la nueva y numerosa información disponible.

El capítulo 5 detalla la morfología de los ejemplares macroflorísticos asociados a los troncos de BB y BP y de las equisetáceas preservadas en los niveles lagunares. La macroflora de ambos bosques está formada por restos araucarioides: ramas foliosas de diferentes categorías, estróbilos femeninos con o sin conexión orgánica a las ramas, estructuras tipo renoval y cortezas, todos ellos preservados mayormente como improntas y en menor frecuencia como permineralizaciones o carbonizaciones. La conexión orgánica y asociación estrecha en un mismo nivel de los órganos antes mencionados permite la reconstrucción de la planta completa, productora de estróbilos femeninos tipo *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder. Se comprobó además la correspondencia de los estróbilos de *Pararaucaria patagonica* Wieland *emend.* Calder y ramas de *Araucarites sanctaerucis* Calder. Esta última especie puede haber sido un componente minoritario de los bosques del MNB. La macroflora de los niveles lagunares está constituida exclusivamente por equisetáceas de hábito herbáceo y muy pequeñas dimensiones, el hallazgo de estróbilos permitió su asignación a una nueva especie: *Equisetites minimus* sp. nov.

En el capítulo 6 se introducen en primer lugar conceptos fundamentales de arquitectura vegetal de especies arbóreas y en particular de las actuales Araucariaceae. En segundo y tercer lugar, se describe la arquitectura vegetal de los individuos juveniles de la BB y de los adultos del BP y se propone una asignación de los mismos al modelo de Massart con algunas modificaciones, reconocible por su tronco de ramificación rítmica con formación de pseudoverticilos de ramas plagiotrópicas. Estos individuos presentan evidencias de procesos de reiteración parcial y total. Un individuo del BP (tronco 13 o W187) presenta una arquitectura

diferente, con ramificación no rítmica y ramas siempre ortotrópicas y la sección del tronco no es lisa si no que presenta costillas longitudinales que fueron observadas también en otros ejemplares fragmentarios. Estos ejemplares son mucho menos frecuentes que los anteriores y podrían asignarse al modelo de Attimis. Sus caracteres arquitecturales diferentes, en combinación con los caracteres xilológicos del tronco 13 (que es también diferente de las restantes muestras leñosas estudiadas y se asigna a *Agathoxylon* sp.) sugieren que estos individuos podrían representar una especie diferente.

El capítulo 7 enfoca aspectos tafonómicos, paleoecológicos y paleoclimáticos de los niveles estudiados. En él se analiza la orientación (erguida o postrada) y preservación de los troncos, en particular la microestructura de los leños y su relación con la interpretación de caracteres anatómicos. La paleoecología incluyó un análisis de anillos de crecimiento y su relación con la longevidad foliar, parámetros cuali- y cuantitativos de los anillos de crecimiento relacionados con el paleoclima en el cual crecieron los árboles, grosor de corteza y características foliares. Se adicionó evidencia de estudios previos de la paleogeografía, paleontología y paleoclimatología del Jurásico Medio en general y la Formación La Matilde en particular. Se dedujo que los bosques se desarrollaron en climas templado-cálidos y subhúmedos, posiblemente con una estación seca no severa e importante influencia de procesos volcánicos.

El capítulo 8 detalla las evidencias de interacciones entre los árboles y hongos causantes de podredumbres blancas y castañas o blandas y de tumoraciones similares a las generadas por ciertos hongos o bacterias. En segundo lugar, se describen interacciones entre los árboles e invertebrados patógenos productores de galerías y agallas, algunos de ellos en probable simbiosis con hongos.

El capítulo 9 compara la tafoflora del MNBP con otras floras jurásicas de las provincias de Chubut, Neuquén y Santa Cruz, a fin de reconocer el grado de similitud de las paleofloras en el margen suroeste del Gondwana.

Finalmente, en el capítulo 10, se exponen las conclusiones generales de esta tesis.

ABSTRACT

The *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen petrified forests of Santa Cruz province, occurring in the upper Middle Jurassic La Matilde Formation have become world-renowned for the exceptional preservation of petrified coniferous cones, stumps and branches and formed the basis for numerous scientific contributions. From this and other localities within the La Matilde Formation (Estancia Bellavista, Ea. Laguna Manantiales, Gran Bajo de San Julián, Bajo del Tordillo, amongst others) a diverse palaeobiota has been described. The palaeoflora comprises besides conifers, permineralised fungi imperfecti, impressions and/or permineralizations of Equisetales, Filicales, Bennettitales and *incertae sedis*. The palaeofauna includes remains of anurans, dinosaur and mammal ichnofossils, insect traces and impressions and petrifications of fresh water invertebrates.

This thesis is an integrated study focused on one of the most widely known fossiliferous localities in the La Matilde Formation: the Monumento Natural Bosques Petrificados or Bosque de Jaramillo. Field investigation of the area revealed three fossiliferous horizons, which form the basis of this study: two *in situ* forest horizons (Barda Blanca, Bosque Principal) and a horizon of shallow lacustrine origin with impressions of Equisetaceae. Several diverse lines of investigation were followed in the analysis of the palaeoflora, these include structural, systematic, architectural, palaeoecologic and palaeoclimatic studies of the fossiliferous horizons. Hence, the thesis is divided into chapters that deal with each individual topic, beginning with an introduction and/or specific methodology, materials' description, discussion, comparisons and preliminary conclusions of each chapter, which are reanalyzed as a synthesis at the end of the thesis.

Chapters 2 and 3 are the introductory part of the thesis. In chapter 2, a synthesis of the previous studies of the La Matilde Formation is made, including historical, sedimentological and stratigraphical aspects in the general context of the Bahía Laura Group, to which this Formation belongs. Following this, previous studies of the palaeoflora and palaeofauna of the numerous localities occurring within the Formation are listed, and the stratigraphy of the studied petrified forest is presented. The presence of 4 *in situ* forest horizons was determined, from which only the lowest 3 are illustrated in the stratigraphic column, because the fourth horizon is structurally separated by major faults. Finally, only the two lowest forest horizons and the horizon with shallow lacustrine characteristics were selected for in-depth study.

In Chapter 3 the general aspects of the two *in situ* forest horizons, designated as Barda Blanca (BB) and Bosque Principal (BP), are described in detail. In each of them, a census was undertaken, with the aim of analyzing the structure of each population. Wood samples were taken for preparation of thin-section slides and growth rings studies. Samples of the macroflora associated with the stumps were also collected. The structural aspects analyzed included trunk diameter, class distribution, forest density, trunk basal area per individual, approximated age,

height estimation and bidimensional structure of the forest. In the Barda Blanca 155 stumps in life position were counted, with a mean diameter of 17.5 cm and a reverse J-curve population structure. In the Bosque Principal 149 individuals were counted, unrooted trunks are common and appear rarely in life position. Mean trunk diameter was 1 m and the population structure was barrel-shaped with numerous gaps.

Chapters 4 to 7 constitute the central part of this thesis, in which all the studied aspects of the MNBP taphoflora are detailed. Chapter 4 describes the anatomy of the woods of BB and BP. The importance of collecting adult wood samples from basal and external sectors of the trunks is emphasised. As these sectors show adult characters, such sampling reduces possible complicating factors such as ontogenetic and intra-individual variability. All the studied wood samples are assigned to *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi (with a single exception, LPPB 13732, which is assigned to *Agathoxylon* sp.). An emendation of this species is proposed on the basis of the wealth of new anatomical information available.

Chapter 5 details the morphology of the macroflora samples associated with the stumps in BB and BP and the Equisetaceae preserved in the lacustrine horizons. The macroflora of both forests comprised araucarioid remains: foliar branches with several branching categories, female strobili with or without organic connection to the branches, *seedling-like* structures and trunk cortices. Preservation occurs mostly as impressions with less frequent permineralization or charcoalification. The organic connection and the intimate association of the various organs in the same horizon allowed the reconstruction of the whole plant, which produced female strobili of the *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder type. It was also confirmed the correspondence between the *Pararaucaria patagonica* Wieland *emend.* Calder cones and the leafy shoots of *Araucarites sanctaecrucis* Calder. This latter species may have been a minor component of the forests of the MNBP. The macroflora of the lacustrine horizons is composed exclusively of very small, herbaceous Equisetaceae. The discovery of axes with strobili allowed their assignation to a new species: *Equisetites minimus* sp. nov.

Initially in chapter 6 the fundamental concepts of vegetal architecture of arborescent species are introduced, particularly those of the extant Araucariaceae. Next, the vegetal architecture of the juvenile individuals of the BB and adults of the BP are described. Assignment of individuals to the Massart model, with some modifications, is proposed, which might be recognised by their trunk with rhythmic branching forming pseudowhorls of plagiotropic branches. These individuals show evidences of partial and total reiteration processes. A particular individual of the BP (trunk 13 or W187) shows a different architecture, it lacks rhythmic branching and bears always orthotropic branches. The trunk section is not smooth, but it shows longitudinal ridges that were also observed in other fragmented individuals. These individuals are much less frequent than the former and could be assigned instead to the Attims model. Their different architectural characters combined with the

xylological characters of trunk 13, (which also differs from the other wood samples studied and is assigned to *Agathoxylon* sp.) suggest that these individuals might represent a different species.

Chapter 7 focuses on taphonomic, palaeoecologic and palaeoclimatic aspects of the studied horizons. The orientation (upright or prostrate) and preservation of the trunks is analyzed, in particular the wood's microstructure and its relation to the interpretation of anatomical characters. Palaeoecological investigation included an analysis of growth rings and its relation with leaf longevity, quali- and quantitative characters of the growth rings related to the palaeoclimate in which the trees grew, cortex width and foliar characteristics. Evidence from previous studies on palaeogeography, palaeontology and palaeoclimatology of the Middle Jurassic in general and particularly La Matilde Formation was added. It was deduced that the forest grew in warm-temperate and subhumid climates, possibly with a dry season, though not a severe one, and with an important influence of volcanic processes.

Chapter 8 first details the evidence of interactions between fungi and the trees, which caused white pocket and brown or soft rots and tumours similar to those generated by certain extant fungi or bacteria. Secondly, the interactions between the trees and pathogenic invertebrates producing borings and galls are described, some of them were probably symbionts with fungi.

Chapter 9 compares the MNBP taphoflora with other Jurassic floras of Chubut, Neuquén and Santa Cruz provinces, with the aim of recognising similarities amongst the palaeofloras of the southwestern margin of Gondwana.

Finally, in chapter 10 the general conclusions of this thesis are exposed.

CAPÍTULO 1. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO

Objetivos generales:

* Contribuir a profundizar el conocimiento de la paleobiota vegetal durante el Mesozoico, principalmente aquellos representantes de sus comunidades boscosas; interpretar la estructura y dinámica de estos bosques con el fin de caracterizar a los ecosistemas terrestres del margen sudoccidental del Gondwana durante el Jurásico Medio.

Objetivos específicos:

* Realizar el levantamiento de la columna estratigráfica del Monumento Natural Bosques Petrificados (MNBP), Formación La Matilde, Provincia de Santa Cruz, Argentina. Detectar niveles fosilíferos y seleccionar aquellos con mayor potencial de estudio. Describir las características generales de cada nivel de bosque *in situ*: composición, clases diamétricas, estimación de alturas, densidad de individuos. Analizar la tafonomía de los niveles portadores en general y de los leños fósiles en ellos preservados (calidad de preservación, fragmentación, grado de transporte, orientación) y de la megaflores preservada en los niveles lagunares.

* Realizar un estudio sistemático de leños procedentes de los niveles seleccionados. Determinar los caracteres de importancia sistemática, su relación con filtros tafonómicos y comparación con especies descriptas para otras localidades de la misma Formación.

* Estudiar la megaflores asociada a los troncos: diversidad, tipos de preservación y sistemática de ramas foliosas, estróbilos, renovales, corteza. Detectar conexiones orgánicas y reconstruir el árbol completo (concepto de *whole plant*). Analizar y describir la megaflores preservada en niveles lagunares, no asociados a los niveles de bosque: sistemática y paleoecología.

* Efectuar un análisis arquitectural de los árboles juveniles y adultos. Determinar categorías de ejes, disposición y relaciones, posición de las estructuras reproductivas y posible modelo arquitectural. Reconocer y analizar procesos de reiteración. Comparar con arquitectura de Araucariaceae actuales.

* Estudiar los anillos de crecimiento para realizar inferencias de longevidad foliar y de las condiciones paleoclimáticas en las que se desarrollaron estos bosques, comparaciones con localidades fósiles y comunidades actuales. Analizar y comparar dichas evidencias con otros indicadores paleoclimáticos: morfología foliar, paleofauna y paleoflora de la Formación La Matilde, datos paleogeográficos y paleoclimáticos de diversas fuentes bibliográficas.

* Estudiar leños con evidencias de interacción con otros organismos: hongos y artrópodos.

- * Comparar las taofloras del MNBP con otras de edad similar del sudoeste del Gondwana.

Hipótesis de trabajo

- * El bosque petrificado de Jaramillo, también llamado Monumento Natural Bosques Petrificados, está constituido por Coniferales pertenecientes a la familia Araucariaceae (Zamuner y Falaschi, 2005).

- * La xiloflora presenta ciertos elementos en común con aquella preservada en la misma Formación en la zona del Gran Bajo de San Julián (Gnaedinger, 2003).

- * La megafiora asociada a los elementos arbóreos del MNBP es escasa y no tiene elementos en común con aquella del Gran Bajo de San Julián (Herbst *et al.*, 1995, Herbst y Zalazar, 1998).

CAPÍTULO 2. GEOLOGÍA Y PALEONTOLOGÍA DEL MNBP

2.1 Marco histórico

El área estudiada corresponde a los Bosques Petrificados conocidos hoy como Monumento Natural Bosques Petrificados. Se ubican en el NE de la provincia de Santa Cruz, departamento Descado, próximos a las localidades de Fitz Roy, Jaramillo y Gobernador Moyano (Fig. 2.1). Los mismos constituyen un área protegida declarada como tal en el año 1954 por la Administración de Parques Nacionales para resguardar su gran valor científico, histórico y paisajístico.

A continuación se ofrece una síntesis de las expediciones y publicaciones de mayor importancia sobre esta zona:

1922. Expedición realizada por A. Windhausen, resultados publicados por Windhausen (1925). Recolectó estróbilos y leños petrificados al pie del Cerro Alto o Chato. No hace alusión a la presencia de troncos en pie o raíces, por lo que se supone que se trata sólo de restos diseminados.

1923-1924. Expedición realizada por E.S. Riggs con el Museo de Historia Natural de Chicago. Trabajó en zonas próximas al Cerro Madre e Hija, donde observó “numerosos restos de árboles petrificados, algunos en posición vertical y otros yacían con las ramas rotas y los estróbilos desparramados alrededor suyo revelando un bosque de araucaria fósil, o pino del Brasil, conservado en el mismo lugar donde había crecido (Riggs, 1926).

1924. C. Spegazzini (1924) describió restos vegetales petrificados procedentes de la zona del Cerro Madre e Hija.

1925. W. Gothan (1925) describió restos vegetales petrificados procedentes de la zona del Cerro Madre e Hija.

1929. Wieland (1929) publicó gran cantidad de información inédita de Riggs. Detalló los primeros resultados del estudio de los estróbilos fósiles recolectados por la expedición y la propuesta de instituir los nuevos géneros *Pararaucaria* y *Proaraucaria*. Las palabras de Riggs, transcritas por Wieland, especifican que el lugar del hallazgo se halla unas 15 millas (casi 5 leguas) al oeste y ligeramente al Sur de un pico volcánico (Cerro Madre e Hija) y cerca de otro pico volcánico (Cerro Cuadrado).

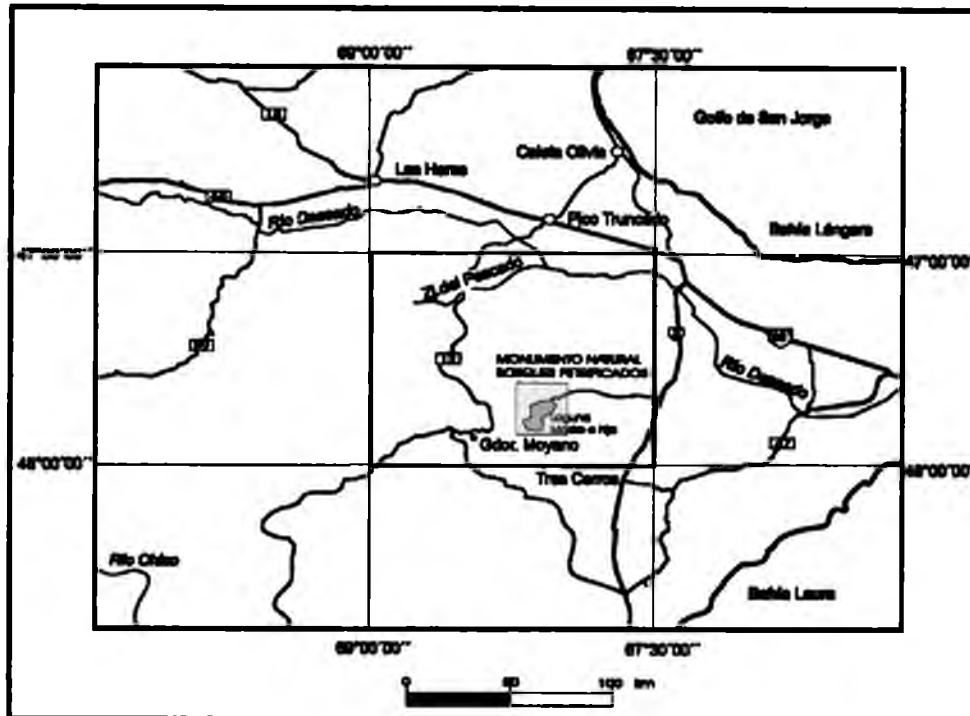


Figura 2.1: Mapa de ubicación geográfica del Monumento Natural Bosques Petrificados. (Según Panza y Genini, 2001).

1933. Expedición de J. Frenguelli. Colectó estróbilos y otros “restos vegetales” en el campo de la Ea. Bellavista cerca del Cerro Alto y en Ea. Alma Gaucha (entre el Cerro Púas y Cerro Botellón) Se supone que también observó troncos arraigados. En la publicación del mismo año, Frenguelli (1933) se impuso como principal tarea la ubicación estratigráfica del MNBP, al que situó en el Eoceno Inferior (Terciario).

1935. Wieland (1935) publicó un libro (*The Cerro Cuadrado Petrified Forest*), en el cual menciona datos fundamentales sobre la ubicación del Bosque. Señaló además que anteriormente no se había comprendido que las piñas vistas en ocasiones anteriores no procedían sólo de la región del Cerro Alto, sino también de los alrededores del Cerro Madre e Hija, es decir a al menos 30 km al este.

1936. F. Mansfeld (1936) colectó y describió numerosos estróbilos y leños petrificados procedentes del Cerro Alto y el Cerro Cuadrado.

1937. E. Feruglio (1937) describió diversos restos de helechos y mencionó que la Formación con restos de araucarias se refiere con dudas al Jurásico Superior y parte basal del Cretácico.

1941. E. Fossa-Mancini (1941) realizó un resumen histórico de las expediciones realizadas y los principales hallazgos de cada una en la zona de los Bosques Petrificados.

Con posterioridad, los principales estudios detallados de la macroflora de los Bosques Petrificados y áreas vinculadas estratigráficamente, corresponden a:

1953. M.G. Calder describió leños coniferoides, renovales, estróbilos femeninos y ramas foliosas. Sus principales aportes incluyen la definición de una nueva especie de ramas foliosas: *Araucarites sanctaecrucis* Calder y el reestudio de las dos especies de estróbilos femeninos anteriormente reconocidas para esta zona: *Araucaria mirabilis* y *Pararaucaria patagonica*.

1960. C.A. Menéndez describió una nueva especie de cono polínifero: *Masculostrobus altoensis*, procedente del Cerro Cuadrado próximo a Ea. Bellavista.

1958. R. Singer y S. Archangelsky describieron lo que consideraron una nueva especie de hongo en respisa: *Phellinites degiustoi*. Dicha especie fue revisada por Hibbett *et al.* (1997) y se determinó su verdadera naturaleza, tratándose de la corteza de una conífera probablemente una araucariácea.

1975, 77, 78. R. Stockey realizó una revisión profunda de la anatomía y afinidades de *A. mirabilis*, *P. patagonica* y posibles renovales asociados a *A. mirabilis*, los cuales fueron reestudiados posteriormente por Stockey y Taylor (1978).

1992. Jung *et al.* editaron un libro de divulgación: *Ulrich Dernbach's Araucaria: Die Versteinerten Araukarien vom Cerro Cuadrado, Argentinien* sobre los ejemplares de “Los bosques petrificados de Cerro Cuadrado” que incluye descripciones de leños, estróbilos, renovales y ramas petrificados.

1995. J. Genise y P. Hazeldine describieron trazas fósiles de artrópodos en troncos y ramas petrificados, asignados a una nueva especie: *Dekosichnus meniscatus*.

1996. C. Ibáñez y A. Zamuner (1996) describieron una nueva especie de hongo imperfecto: *Paleopericonia frietzschei*, hongo saprófito hallado en un estróbilo petrificado de *A. mirabilis*.

2005. A. Zamuner y P. Falaschi estudiaron material de leños petrificados y describieron una nueva especie: *Agathoxylon matildense*.

2009. Falaschi *et al.* Describieron ejemplares de equisetáceas fértiles de pequeñas dimensiones, asignados a *Equisetites minimus* n.sp.

El propósito de esta tesis es realizar un estudio integral del Monumento Natural Bosques Petrificados, incluyendo aspectos tafonómicos, sistemáticos y paleoecológicos de los restos macroflorísticos que permitan establecer comparaciones con áreas vinculadas (Ea. Bellavista, Gran Bajo de San Julián).

2.2 Marco geológico

El Monumento Natural Bosques Petrificados se halla preservado en la Formación La Matilde y está incluido en la Hoja Geológica 4769-IV del Segemar, ubicada en la región centro-oriental de la provincia de Santa Cruz, en el centro del Macizo del Deseado (De Barrio *et al.*, 1999).

El mismo ha sido considerado desde el trabajo de Harrington (1962) como un nesocratón, es decir como un área persistentemente subpositiva, relativamente estable y poco deformable tangencialmente. Su comportamiento temporalmente positivo y rígido marca un neto contraste con el régimen subsidente de las vecinas cuencas pericratónicas del Golfo San Jorge y Austral o Magallánica (De Giusto *et al.*, 1980). Sus rasgos estructurales están íntimamente ligados al desarrollo del orógeno de la Cordillera Patagónica Austral durante el Paleozoico conjuntamente con la evolución de la dorsal meso-oceánica atlántica durante gran parte del Mesozoico y Cenozoico. La comarca se caracteriza por una estructura de fallamiento en bloques, los cuales responden a dos sistemas de fracturación denominados El Tranquilo (dirección principal N35°O, conjugada N60°E) y Bajo Grande (N64°O, N35°E). El movimiento diferencial de los bloques de basamento produjo plegamiento de arrastre en la cobertura sedimentaria.

2.3. Estratigrafía

Referencias aisladas sobre la estratigrafía de la región existen en las obras de Windhausen (1924, 1931), Roll (1938) y Feruglio (1949-1950). Hasta ese momento, se había reunido todos los terrenos mesozoicos pre-chubutianos, tanto ígneos como sedimentarios, en una única entidad o formación muy heterogénea a la cual se denominó "Complejo Porfirico", cuya edad se consideraba entre Triásico y Cretácico.

Stipanovic y Reig (1956) realizaron un análisis detallado de los trabajos anteriores y concluyeron que dentro del Complejo se reconocen dos grandes "grupos", uno distribuido al Este sobre la Costa Atlántica, compuesto por rocas ígneas o "pórfitos cuarcíferos" que van desde Puerto Deseado hacia el Sur, pasando por Bahía Laura y Chon Aike hasta Cabo Dañoso, y otro distribuido al Oeste de la Costa Atlántica, compuesto fundamentalmente por rocas sedimentarias ubicadas a niveles más altos del complejo, dentro de este grupo a su vez se reconocen dos más:

1. En forma inmediata a los afloramientos ígneos de la costa hasta el meridiano 69° aproximadamente: tobas, areniscas tobáceas, conglomerados, lutitas tobáceas, todo muy compactado y litificado, aflorando en Malacara, Laguna Fea, La Matilde, Bajo del Tordillo, Gran Bajo de San Julián, Ea. La trabajosa, Cerro Madre e Hija, Bellavista y Alma Gaucha.

2. Hacia el Oeste del meridiano 69°: limos y areniscas tobáceas, muy poco cementados y apenas litificados, aflorando en Cerro Cuadrado (diferente al mencionado repetidamente en trabajos del área de Cerro Madre e Hija) y Meseta de Baqueró.

En total, reconocen 3 series estratigráficas principales, a las cuales denominan Chon-aikense, Matildense y Baqueroense respectivamente, separadas entre sí por discordancias. El Matildense, que es la serie de interés en esta tesis, sería litológica y paleontológicamente correlacionable entre las secciones de La Matilde, Malacara, Laguna Fea y Bajo del Tordillo, pero también con otras más lejanas (165 km) del Gran Bajo de San Julián, como Laguna del

Molino, Laguna del Carbón, Mina del Gobierno, Mina de Pareja, Puesto Raspuzzi y Ea. El Mineral. Según Stipanovic y Reig (1956), los perfiles antes citados son sincrónicos y se correlacionan según el contenido paleontológico del siguiente modo:

LA MATILDE	LAGUNA DEL MOLINO	MINA DEL GOBIERNO	MINA DE PAREJA	PUESTO RASPUZZI	EA. EL MINERAL	
Sí	Sí					<i>Notobatrachus degiusti</i>
	Sí				Sí	<i>Hausmannia</i>
Sí	Sí	Sí?	Sí?	Sí	Sí	<i>Estheria / Cladophlebis</i>

2.4 Formación La Matilde

2.4.1 Estudios previos

Fue reconocida inicialmente por Frenguelli (1933), quien la ubicó dentro de los “Estratos Réticos” de lo que denominó “Paganziano superior”. Luego, en 1956, fue reconocida por Stipanovic y Reig, quienes la describieron dentro del ex “Complejo Porfírico” dentro de la serie “Matildense”. Posteriormente, Archangelsky (1967) la adecuó al Código de Nomenclatura Estratigráfica como Formación La Matilde.

Lesta y Ferello (1972) publicaron el término de Grupo Bahía Laura, sosteniendo la coetaneidad de las Formaciones Chon Aike y La Matilde, correspondientes al Chon-Aikense y Matildense de Stipanovic y Reig (1956), las cuales se encuentran interestratificadas entre sí. Tales conclusiones fueron reforzadas por De Giusto *et al.* (1980), Sacomani (1981), Mazzoni *et al.* (1981) y Panza (1982, 1984, 1986), Panza y Genini (2001) entre otros.

En los últimos años, algunos autores (Rapela y Kay, 1988, Pankhurst *et al.*, 1993) han comenzado a utilizar la denominación de complejo Chon Aike en sentido amplio, tratando de reflejar la variada naturaleza de las rocas constituyentes del Grupo Bahía Laura, término que, según De Barrio *et al.* (1999) se adecúa a las características del complejo, pero consideran más conveniente mantener el nombre de Bahía Laura. La historia estratigráfica de esta región se refleja en Mazzoni *et al.* (1981).

2.4.2 Relaciones estratigráficas con otras unidades

El Grupo Bahía Laura (Dogger superior a Malm inferior) estaría sobrepuesto a los basaltos de la Formación Bajo Pobre (Dogger, De Giusto *et al.*, 1980). Esta relación no se observaría en la zona del Gran Bajo de San Julián (Gnaedinger, 2003) pero es muy evidente en

la zona del MNB. La relación entre la Formación Bajo Pobre y el Grupo Bahía Laura sería una discordancia erosiva y/o angular (De Barrio *et al.*, 1999). El Grupo Bahía Laura está integrado por las Formaciones **Chon-Aike** (ignimbritas riolíticas y escasas lavas) y **La Matilde** (piroclásticas y sedimentitas), ambas unidades se hallan interdigitadas. Desde el punto de vista geotectónico, este vulcanismo silícico correspondería a una asociación petrotectónica de áreas de pre-rift en zonas de intraplaca continentales (Malumán y Ramos, 1984; De Barrio, 1989). Las mismas estarían sujetas a un régimen traccional intenso, en momentos previos al desmembramiento del continente de Gondwana durante el Jurásico Tardío.

Luego ocurre un nuevo período diastrófico que produce una estructura de bloques sobreelevados y hundidos, con cuencas elongadas en el antepaís; y determina una nueva discordancia que separa las unidades anteriores de la **Formación Bajo Grande**, formada por areniscas, tobas y tufitas continentales de edad Kimmeridgiana Superior a Hauteriviana.

2.4.3 Distribución areal

La formación La Matilde aflora en casi toda la hoja, con especial desarrollo en la mitad austral, particularmente en las localidades de los **Bosques Petrificados**, **Ea. Cerro Alto-Bellavista**, **Bajo de Guanaco** y **Cerro Botellón**. Pueden reconocerse varias áreas de afloramiento:

- a. Sector centro-oriental, con la localidad tipo del cañadón de La Matilde y áreas muy importantes como Ea. Malacara, bajos del Tordillo y de La Leona y el Valle del Río Seco.
- b. Sector central, el más importante desde el punto de vista paleontológico, con las localidades de Cerro Botellón, Cerro Alto y Cerro Madre e Hija, los Bajos de Guanaco y Grande, las estancias Bellavista y Laguna Manantiales y el área del Monumento Natural Bosques Petrificados (Fig. 2.2).
- c. Sector centro y sur-occidental, con asomos muy discontinuos en el bajo del Puma, estancias Manantial Espejo, Los Toldos, La Madrugada; valle del río Pinturas y del Gran Bajo de San Julián.

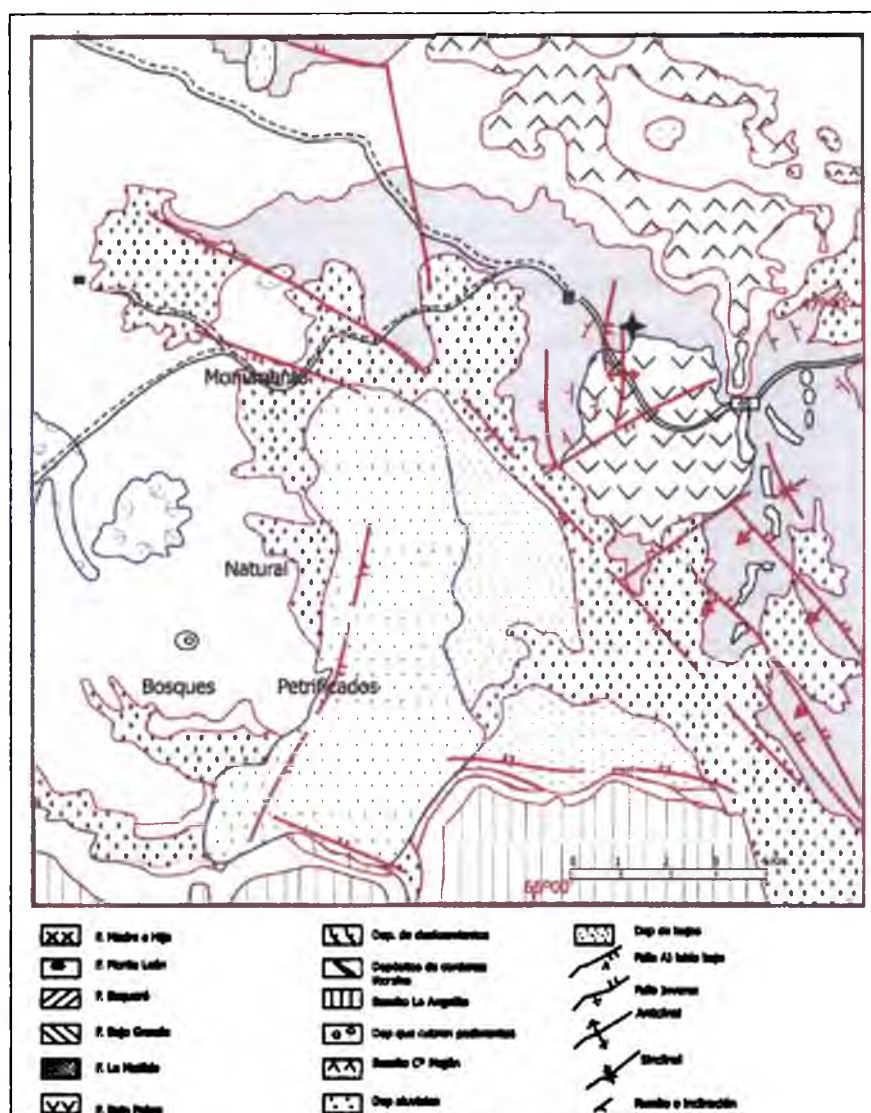


Figura 2.2: Bosquejo geológico del área del Monumento Natural Bosques Petrificados con escala 1:100.000

(Según Panza y Genini, 2001). ✦ Ubicación del Cerro de las Imponentes.

2.4.4 Litología y características generales

Se halla constituida esencialmente por tobas, chonitas, lapillitas y tufitas, con delgadas intercalaciones de ignimbritas riolíticas. Se halla formando lomadas bajas muy redondeadas de color claro (blanquecino, amarillo, castaño claro, rosado, gris y verdoso), casi siempre con tonalidades rojizas o castañas en superficies de meteorización, por pigmentación irregular por óxidos de hierro. Es bastante homogénea, con un neto predominio de las tobas en general finas o algo arenosas y de colores blanquecinos hasta amarillentas y rosadas, llegan a ser lajosas y se explotan importantes canteras en Bajo de Guanaco, al E de la Ea. Laguna Manantiales y SO de la Ea. La Paloma. También hay lapillitas e intercalaciones tufíticas (areniscas tobáceas hasta sabulitas y conglomerados).

2.4.5 Espesor

Se trata casi siempre de valores parciales porque pocas veces se ve la base de la Formación y aparece interdigitada horizontal y verticalmente con la Formación Chon-Aike. El perfil tipo realizado para la Ea. La Matilde por Stipanovic y Reig (1956) determina 175 m, Di Persia (1958) mencionó para Bajo Grande 320 m, Pezzi (1970), Mazzoni *et al.* (1981) ilustran perfiles de hasta 21 m para el Gran Bajo de San Julián y Panza y Genini (2001) infirieron espesores máximos de 150-200 m, aunque señala que las potencias aflorantes (sin base visible) casi nunca superan los 100 m, aunque Pezzi (1970) citó para Ea. El Fénix 1.332 m.

Cúneo (1999) cita e ilustra para el Bosque Petrificado un espesor de 60 m. La columna realizada para esta tesis (N. Foix, en preparación; Fig. 2.4) en el Bosque Petrificado determinó un espesor de 125 m para la Formación La Matilde, tratándose igualmente de un valor parcial debido a las frecuentes fallas encontradas e importantes espesores de estratos cubiertos por vegetación. La correlación de la columna de Cúneo (*op.cit.*) con la que se describe e ilustra en esta tesis, permitió la identificación de los dos niveles de bosque *in situ* principales y estudiados en esta tesis: la Barda Blanca y el Bosque Principal, así también como de los depósitos canalizados con troncos retransportados que suprayacen al Bosque Principal. En cambio, dicho autor no señala la relación de la Formación La Matilde con las unidades subyacentes (Formación Bajo Pobre) ni la ubicación de la columna, de modo que se imposibilita la ubicación precisa del intervalo estratigráfico por ellos ilustrado. No se hallaron correlaciones con las columnas estratigráficas de Mazzoni *et al.* (1981) del Gran Bajo de San Julián, las cuales carecen de evidencias respecto de la base de las unidades estratigráficas de manera de poder ubicarlas cronológicamente dentro de la Formación La Matilde y corresponden probablemente a intervalos temporal y/o espacialmente diferentes de los del MNBP. En todo caso se puede afirmar que el MNBP se halla en la porción más basal y temprana de la Formación la Matilde, por su contacto con la Formación Bajo Pobre.

Por estos motivos, se optó por trabajar únicamente con la columna relevada por N. Foix.

2.4.6 Edad

Según los argumentos paleontológicos sería Jurásico Medio (pre-kimmeridgiano y post-scytiano) por la presencia de *Notobatrachus degiustoi* y de *Otozamites sanctaecrucis* con gran similitud a especies del Jurásico Inferior y Medio. Los restantes fósiles son de determinación dudosa o escaso valor cronológico.

Posteriormente Stipanovic y Bonetti (1970) la reubican en el Calloviano Inferior a Medio (Jurásico Medio alto), al situarla por debajo de los movimientos neocallovianos de la fase diastrófica San Jorge de Stipanovic y Rodrigo (1970).

2.4.7 Ambiente de sedimentación

Se trata de una secuencia netamente continental, característica de un ambiente fluvial de baja energía, en partes palustre-lagunar. En áreas más alejadas se desarrolló un intenso vulcanismo ácido, cuyos productos piroclásticos se depositaron como cenizas y polvo volcánico en la cuenca de sedimentación matildense. Así, hallamos **piroclastitas primarias** que se depositaron en tierra firme, donde se preserva el bosque petrificado. En ellas se hallan varios niveles de paleosuelos (a los cuales se asocian los troncos), los cuales indican momentos de no deposición de material piroclástico. Por otro lado, encontramos **piroclastitas secundarias**, las cuales indican que hubo lapsos de retrabajamiento en medio áqueo de material previamente acumulado en corrientes áqueas de baja energía y fluidez relativamente alta, como indica la granulometría fina y las estructuras sedimentarias. Finalmente, encontramos depósitos **pelíticos laminados**, correspondientes a pequeños cuerpos de agua como pantanos, posiblemente reductores por la presencia de niveles carbonosos.

2.4.8 Paleontología

Paleoflora: se han realizado numerosas contribuciones acerca de la anatomía de conos femeninos, embriones, renovales, conos masculinos, ramas foliosas, hongos imperfectos y cortezas de coníferas, describiéndose los siguientes taxones: *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen, *Pararaucaria patagonica* Wieland emend. Calder, *Masculostrobus altoensis* Menéndez, *Araucarites sanctaecrucis* Calder, *Paleopericonia friztschei* Ibáñez y Zamuner, *Phellinites degiustoi* Singer y Archangelsky, todos ellos procedentes del bosque que ocupa el área entre Cerro Madre e Hija y Cerro Cuadrado.

Baldoni (1981, 1990) ha realizado una síntesis de las tafofloras del Jurásico de América del Sur y de Argentina, cuyos compendios toma Gnaedinger (2003) y agrega algunos datos posteriores a esta publicación, sintetizando la lista sistemática paleoflorística de la Formación La Matilde según se detalla a continuación:

Orden Equisetales: *Equisetites* sp.

Orden Filicales: *Gleichenites juliensis* Herbst, *Hausmannia deferrariisi* Feruglio, *Osmundacaulis tehuelchense* Herbst y *Millerocaulis patagonica* (Archangelsky y De La Sota) Tidwell, *Cladophlebis* spp.

Orden Bennettitales: *Zamites antarcticus* Halle, *Otozamites* spp.

Orden Coniferales: *Araucarites* sp., *Elatocladus* cf. *conferta* (Oldh. y Morr.) Halle, *Podocarpus* (?) *pallisyafolia* (Berry) Florin.

Pteridospermas *sensu lato*: *Sphenopteris goeppertii* (Dunker) Seward, *Scleropteris vincei* Herbst.

Orden Coniferales: *Pagiophyllum* sp., *Brachyphyllum* sp.

En particular respecto de la xilotaoflora, estudios detallados correspondientes a la Fm. La Matilde fueron realizados por Gnaedinger (2000, 2001, 2003, 2007 a, b) y Gnaedinger y Herbst (2006). En su tesis doctoral, Gnaedinger (2003) afirma que los bosques del MNBP (o Bosque de Jaramillo) estaría compuestos únicamente por Coniferales de la familia araucariaceae, mientras que los bosques del Gran Bajo de San Julián presentaban una diversidad de gimnospermas mucho mayor; así describe leños del Orden Coniferales: araucariáceas, podocarpáceas y taxodiáceas, y añade las familias Cupressaceae y Protopinaceae y los Órdenes Taxales y Ginkgoales.

Paleofauna: en cuanto a vertebrados, los restos más importantes corresponden a anuros primitivos (*Notobatrachus degiustoi* Reig, Ea. La Trabajosa, La Matilde, Malacara y Laguna del Molino), procedentes de la Ea. Laguna Manantiales se han descripto icnitas de dinosaurios pequeños y un mamífero primitivo (Stipanovic y Reig, 1956; Casamiquela, 1960, 1975; Báez y Nicoli, 2003). Respecto de los invertebrados, se han descripto trazas fósiles de insectos referidas a *Dekosichnus meniscatus* Genise y Hazeldine (hallados en leños de araucariáceas procedentes del bosque petrificado), impresiones de Conchostracos denominados *Estheria* sp. y *Cyzikus* (*Lioestheria*) sp., también gastrópodos (*Potamolithus* sp.) y bivalvos (*Diplodon* sp.), artrópodos coleópteros y hemípteros e isópodos de agua dulce.

2.4.9 Columna estratigráfica

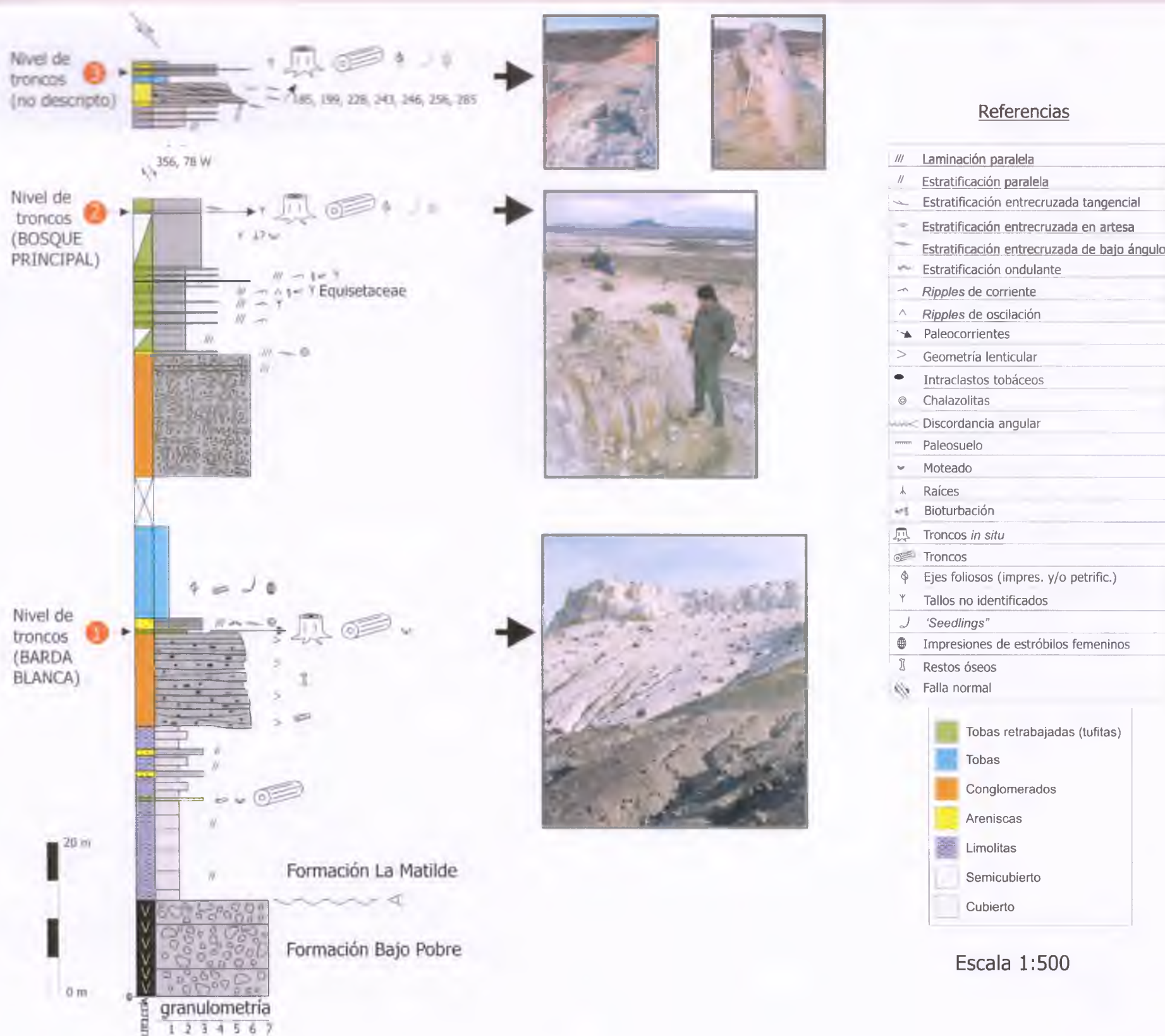
La misma fue realizada por N. Foix (en preparación) y se ilustra en la Fig 2.4.



Figura 2.3: Niveles inferiores de la Formación La Matilde en contacto con Formación Bajo Pobre (subyacente, basaltos de color oscuro). Nivel de Bosque 1 (Barda Blanca), se observan dos troncos grandes hacia la izquierda (flecha). Cubriendo este nivel de bosque se hallan los depósitos de la Barda Blanca, de 15 m de altura.

Geología local - Ubicación del perfil

El registro estratigráfico más completo del área se encuentra sobre un anticlinal desventrado de arrumbamiento aproximado N-S, cuyo eje se ubica pocos cientos de metros al E de las instalaciones del Destacamento de Guardaparques. En el núcleo de la estructura afloran los basaltos y aglomerados volcánicos de la Formación Bajo Pobre, con colores grises oscuros y negros. Sobre el flanco occidental del pliegue se disponen, mediante discordancia angular, las mejores exposiciones de las sedimentitas de la Formación La Matilde, con tonalidades claras y rojizas. El perfil levantado corresponde a la secuencia aflorante en este flanco de la estructura.



En la localidad de estudio, la Formación La Matilde se encuentra ubicada estratigráficamente por encima de la Formación Bajo Pobre (vulcanitas básicas jurásicas, Fig. 2.3) y por debajo de la Formación Baqueró (sedimentitas continentales cretácicas). Su rasgo litológico más destacado es el predominio de rocas piroclásticas; la columna estratigráfica preservada es de aproximadamente 125 metros, afectada en su porción superior por fallas normales de rumbo norte-sur que interrumpen la continuidad del registro.

La sucesión comienza con limolitas estratificadas y escasos cuerpos canalizados con relleno macizo. El primer nivel de troncos *in situ* (Barda Blanca) se encuentra desarrollado sobre un paleosuelo con abundantes restos vegetales y raíces, de amplia continuidad lateral. Los troncos se encuentran sepultados por más de 12 metros de depósitos piroclásticos, con chalazolitas y laminados en la base (depósitos de *surge*?) y macizos hacia arriba (lluvia de cenizas). Le siguen tobas con escaso retrabajo en forma de brechas intraformacionales macizas, depositadas por flujos densos o poco diluidos. A continuación se dispone un paquete de 15-19 m de tobas retrabajadas (tufitas), granocreciente, caracterizado por laminación fina, abundante bioturbación por *Skolithos* y *Planolites*, ondulitas de corriente y restos vegetales atribuidos a equisetales de tamaño cespitoso (*Equisetites minimus* n.sp.) y otros fragmentos leñosos; este intervalo es interpretado como una sucesión de cuerpos de agua someros (lagunas) con importante actividad orgánica, que hacia arriba muestra un aumento de la influencia del medio terrígeno subaéreo. Al tope de esta sucesión se desarrolla el segundo nivel de troncos *in situ* (Bosque principal), nuevamente sobre un paleosuelo moteado con abundantes restos vegetales. La columna es interrumpida por fallas normales, faltando parte del registro estratigráfico. La columna se completa con depósitos de afinidad fluvial más definida, con cuerpos canalizados tractivos mejor desarrollados.

Se han reconocido en total 4 niveles con troncos *in situ*, los cuales fueron determinados también por Cúneo (1999).

Interpretación paleoambiental Formación La Matilde Monumento Natural Bosques Petrificados

La secuencia comienza con sedimentos finos, de carácter epiclástico, con algunas intercalaciones arenosas. Dentro de estos depósitos de encuentra el primer nivel de troncos *in situ*, desarrollado sobre un paleosuelo poco potente, que corresponde al único nivel con afinidades piroclásticas claras en este intervalo. Este dominio de sedimentitas epiclásticas sobre piroclásticas en el comienzo de la formación es un rasgo que no vuelve a repetirse, ya que hacia arriba la participación piroclástica se hace fuertemente dominante. En la parte más alta de este intervalo se presentan niveles canalizados gruesos, en parte caóticos, con rasgos de depósito encauzado pero poco fluido. Probablemente el depósito fino epiclástico corresponda a un

ambiente de planicie de inundación aluvial, asociada a canales con un régimen de descarga episódico antes que continuo (no hay retrabajo suficiente para seleccionar y generar estructuras tractivas).

El segundo nivel de troncos *in situ* se desarrolla sobre otro paleosuelo, pero más potente y mejor desarrollado, también de composición tobácea. Corresponde a un nivel de colonización mucho más continuo lateralmente, con mayor cantidad de ejemplares, de diferentes edades y características morfológicas ("Bosque en pie" y demás afloramientos). Este nivel de bosque fue sepultado por un episodio piroclástico de amplia representación en el sector estudiado, conformado por tufitas y tobas de geometría tabular. Este depósito comienza con un nivel laminado, con estratificación ondulada y granulometría de arenisca hasta conglomerado fino; no reúne las características de un depósito de caída (lluvia de ceniza), sino muestra evidencias de retrabajo y transporte de material. La ausencia de estructuras generadas por flujo turbulento (migración de formas de lecho, dunas subácueas, etc), desestima la posibilidad que haya sido el agua el agente de transporte. La explicación más probable supone que fue la acción del viento la que acumuló este material, tal vez en un sector muy amplio y algo deprimido (?). Las inflexiones de los niveles laminados alrededor de cada uno de los troncos, puede suponerse debido a la acumulación del sedimento sobre el obstáculo que representaba este elemento; el alto ángulo de las láminas puede explicarse por el incremento del ángulo de estabilidad del material al aglutinarse las partículas entre sí y con el tronco por efecto de la humedad. La presencia de chalazolitas o lapilli acrecionales sobre los depósitos más finos dentro de este cuerpo, estaría en relación con la interacción con una atmósfera invadida de ceniza volcánica en suspensión. Muchos restos vegetales se encuentran orientados por la corriente que originó este depósito (retransportados), pero también aparecen renovales en posición de vida. Una explicación podría suponer que semillas fueron arrastradas por el viento y quedaron incluidas en el depósito; luego de un tiempo germinaron y dieron origen a los renovales. La presencia de renovales "truncados" por el siguiente episodio, da cuenta del tiempo transcurrido entre un episodio depositacional-erosivo y el siguiente (recurrencia del proceso). Estas observaciones constituyen indicadores de la tasa de aporte sedimentario, elemento muy poco frecuente de encontrar en el registro estratigráfico por la ausencia de marcadores tan claros para intervalos de tiempo acotados (como lo son los renovales = aprox. 2 años). Geológicamente este episodio representa un evento súbito e instantáneo. El resto del depósito piroclástico lo constituye una potente toba de caída, originada por una tradicional lluvia de ceniza; aquí se encuentran preservados excelentes ejemplares de troncos en pie. Puede suponerse una tasa de aporte igualmente alta, la necesaria para sepultar el bosque antes que se degrade por actividad orgánica.

La secuencia continúa con un depósito también de amplia representación en todo el flanco del anticlinal, pero de características diferentes. Son conglomerados y brechas matriz

sostenidas, con gran cantidad de clastos pumíceos (mayormente en forma de oquedades); representa la resedimentación de material piroclástico con poco retrabajo (pumicitas son friables, fácilmente destruidas), a través de un flujo poco diluido (impide selección y formación de estructuras tractivas). Implica la resedimentación a corta distancia y de manera generalizada del material piroclástico infrayacente. La depositación de mantos de tobas tan importantes como los aquí descritos, muchas veces modifica drásticamente las redes de drenaje previa, generando la formación de cuerpos no encauzados.

La evolución vertical de la unidad muestra la aparición de depósitos lagunares muy poco profundos, con ondulitas asimétricas preservadas de excelente manera. Llama la atención el amplio dominio de ripples de corriente sobre los de oscilación (suponiendo que corresponde a un medio lagunar), aunque la abundancia de actividad orgánica animal (trazas) y vegetal (tallitos y raíces), la granulometría y geometría del sedimento descartan otro medio más energético; probablemente la acción persistente del viento en cierta dirección (WNW en función de los ejes de las ondulitas) haya sido la responsable de esta diferencia. El registro de un ambiente subáqueo de muy poca profundidad se mantiene por varios metros (considerable cantidad de tiempo), representando sucesivas paleolagunas apiladas verticalmente. El desarrollo de estos cuerpos de agua tuvo lugar sobre materiales de origen piroclástico, probablemente con extensión areal considerable (cientos a miles de metros). Hacia el techo se advierte una somerización del ambiente, dada por el aumento en la participación arenosa y la presencia de restos vegetales de mayores dimensiones. El medio se continentaliza hasta llegar al paleosuelo sobre el cual se desarrollaron los árboles de dimensiones mas importantes (circuito turístico), con evidencia de plantas menores y mayores en posición de vida (exposición subaérea).

Los depósitos que cubren y rodean los troncos más importantes del bosque se encuentran muy poco preservados, a diferencia del nivel anterior (aquí aparecen casi completamente expuestos). Los escasos asomos muestran que corresponden a tobas de caída y tufitas; aunque las evidencias en este caso son muy escasas, probablemente haya sido un nuevo episodio piroclástico el que mató y permitió la excelente conservación de los troncos.

La secuencia se encuentra interrumpida por fallamiento normal de arrumbamiento general N-S e inclinación hacia el W, con una cantidad incierta de metros que no afloran. Los sedimentos ubicados al W de la zona de falla muestran características con afinidades fluviales claras. En general son cuerpos poco potentes (a excepción del primero), cuyo relleno lo constituye material piroclástico retrabajado; a medida que aumenta el retrabajo, la biotita empieza a desaparecer y termina concentrándose el cuarzo. Sobre el canal mas importante se observa un relleno arenoso, con estructuras tractivas originadas por la migración de formas de lecho (dunas 3D). La paleocorrientes medidas (sobre bloques fallados, algo rotados: no totalmente confiables) indican una dirección de transporte por parte de los sistemas de transferencia hacia el SW.

De manera general, dominan los depósitos de planicie de inundación (de tipo piroclástica) sobre los propiamente canalizados. Las reducidas dimensiones de los niveles canalizados, la presencia de depósitos macizos y poco fluidos, sumado a la existencia de sedimentos finos dentro de los canales más importantes, podrían sugerir cierta estacionalidad en el régimen de las lluvias. El dominio de depósitos arenosos sobre los conglomerádicos indica sistemas de transferencia (ríos) no demasiado energéticos, probablemente desarrollados sobre pendientes poco importantes. En los depósitos de planicie de inundación se comprobó la presencia de cuerpos de agua temporarios, con abundante actividad orgánica (trazas). En este último tramo (luego del principal nivel de troncos), se hace notable el claro dominio de depósitos fluviales poco desarrollados en un contexto fuertemente influenciado por la participación piroclástica.

Los restos de troncos (en posición de vida) encontrados en este sector no son posibles de ubicar estratigráficamente a causa del mencionado fallamiento; de todas maneras, corresponden a términos más jóvenes dentro de la Formación La Matilde.

2.5 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 2

- Archangelsky, S., 1967. Estudio de la Formación Baqueró, Cretácico inferior de Santa Cruz, Argentina. *Revista Museo La Plata (n.s.) Paleontología* 5: 63-171.
- Báez, A.M. y Nicoli, L., 2003. Reconstruyendo la rana jurásica *Notobatrachus degiustoi*. *XIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*: 8.
- Baldoni, A. M., 1981. *Tafofloras Jurásicas y Eocretácicas de América del Sur*. Comité Sudamericano del Jurásico Cretácico. Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur. 2: 359-391.
- Baldoni, A. M., 1990. *Tafofloras del Jurásico Medio de la Patagonia Extraandina*. Comité Sudamericano del Jurásico Cretácico. Bioestratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico del Sur. Editor. W. Volkheimer. 2: 313-354
- Calder, M.G., 1953. A Coniferous Petrified Forest in Patagonia. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* 2: 97-137.
- Casamiquela, R.M., 1960. El hallazgo del primer elenco (icnológico) jurásico de vertebrados terrestres de Latinoamérica (Noticia). *Revista Asociación Geológica Argentina* XV: 5-14.
- Casamiquela, R.M., 1975. La presencia de un Sauria (Lacertilia) en el Liásico de la Patagonia Austral. *1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 57-70.
- Cúneo, N.R., 1999. *International Symposium on mesozoic terrestrial Ecosystems* (Buenos Aires). Patagonia Field Trip, manual de campo. pp. 15-19.
- De Barrio, R.E., 1989. *Aspectos geológicos y geoquímicas de la Formación Chon Aike (Grupo Bahía Laura), Jurásico medio a superior, en el noroeste de la provincia de Santa Cruz*. Tesis doctoral 528 (inédita). Universidad Nacional de La Plata.
- De Barrio, R.E. ; Panza, J.L. y Nullo, F.E., 1999. Jurásico y Cretácico del Macizo del Deseado, provincia de Santa Cruz. N: Caminos, R. (Ed.) *Geología Argentina. Servicio Geológico Minero Argentino, Anales del Instituto de Geología y Recursos Minerales* n°29: 511-527.
- De Giusto, J.M.; Di Persia, C.A. y Pezzi, E., 1980. Nesocratón del Deseado. En: Leanza, A.F. (Ed.): *2º Simposio de Geología Regional Argentina* 2: 1389-1430. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- Di Persia, C.A., 1958. Informe previo al levantamiento geológico en escala 1:100.000 de la zona nore de la provincia de Santa Cruz al sur del río Deseado, 5ª campaña. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, 28 p. (inédito).
- Falaschi, P., Zamuner, A.B. y Foix, N., 2009. Una nueva Equisetaceae fértil de la Formación La Matilde, Jurásico Medio, Argentina. *Ameghiniana* 46: 262-273.

- Feruglio, E., 1937. Una interesante Filicínea fósil de la Patagonia. *Boletín de Informaciones Petroleras* XIV: 5-20.
- Feruglio, E., 1949-50. Descripción geológica de la Patagonia, 3 tomos. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, Buenos Aires.
- Fossa-Mancini, B., 1941. Los "Bosques Petrificados" de la Argentina según E.S. Riggs y G.R. Wieland. *Notas del Museo de La Plata* 6 (Geología): 39-92.
- Frenguelli, J., 1933. Situación estratigráfica y edad de la "Zona con Araucarias" al Sur del curso inferior del Río Deseado. *Boletín de Informaciones Petroleras* 112: 843-900.
- Genise, J. F. y Hazeldine, P. L., 1995. A new insect trace fossil in Jurassic wood from Patagonia, Argentina. *Ichnos* 4: 1-5.
- Gnaedinger, S.C., 2000. Lefios gimnospermicos de la Formación La Matilde, Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *11° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (S. M. de Tucumán) *Resúmenes*: 38.
- Gnaedinger, S.C., 2001. Especies de *Araucarioxylon* Kraus de la Formación La Matilde, Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 38. Suplemento: 34 R.
- Gnaedinger, S.C., 2003. *Paleoxiloflora Jurásica de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián, Provincia de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 222 pp.
- Gnaedinger, S.C., 2007 a. Podocarpaceae woods (Coniferales) from middle Jurassic La Matilde formation, Santa Cruz province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 147: 44-93.
- Gnaedinger, S.C., 2007 b. *Planoxylon* Stopes, *Protelicoxylon* Philippe y *Herbstiloxylon* nov. gen. (Coniferales) de la Formación La Matilde (JurásicoMedio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 44: 321-336.
- Gnaedinger, S.C. y Herbst, R., 2006. El género *Prototaxoxylon* Kräusel y Dolianiti (Taxales) de la Formación La Matilde (Jurásico Medio), Gran Bajo de San Julián, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 43: 123-138.
- Gothan, W., 1925. Sobre restos de plantas fósiles procedentes de la Patagonia. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* XXVIII: 197-207.
- Harrington, H., 1962. Paleogeographic Development of South America. *American Association of Petroleum Geologists. Bulletin* 46: 1733-1814.
- Herbst, R. y Zalazar, E.B., 1998. Revisión de la flora matildense del Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Facena* 14: 7-24.
- Hibbett, D.S., Donoghue, M.J. y Tomlinson, P.B., 1997. Is *Phellinites digiustoi* the oldest Homobasidiomycete? *American Journal of Botany* 84: 1005-1011.

- Ibáñez, C. y Zamuner, A.B., 1996 Presence of Hyphomycetes (Deuteromycetes) in cones of *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen, Middle Jurassic of Patagonia. *Mycotaxon* 59: 137-143.
- Jung, W., Selmeier, A. y Dernbach, U., 1992. *Ulrich Dernbach's Araucaria: Die Versteinerten Araukarien vom Cerro Cuadrado, Argentinien*. D'Oro-Verlag, Lorsch, 160 pp.
- Lesta, P. y Ferello, R., 1972. Región extraandina de Chubut y norte de Santa Cruz, Patagonia. En: Leanza A.F. (Ed.): *Geología Regional Argentina*. Academia nacional Ciencias Córdoba: 601-653.
- Malumán, N. y Ramos, V., 1984. Magmatic intervals, transgression-regression cycles and oceanic events in the Cretaceous and Tertiary of southern South America. *Earth and Planetary Science Letters* 67: 228-237.
- Mansfeld, F., 1936. A series of petrified Araucarian cones and petrified woods from the Cerro Alto and Cerro Cuadrado, Patagonia. *Proceedings of the Geological Society of London* 1317: 14-15.
- Mazzoni, M.M.; Spalletti, L.A.; Itiéguéz, M.A. y Teruggi, M., 1981. El Grupo Bahía Laura en el Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz. *8° Congreso Geológico Argentino, Actas III*: 485-507.
- Menéndez, C. A., 1960. Cono masculino de una conífera fósil del Bosque Petrificado de Santa Cruz. *Ameghiniana* 2: 11-17.
- Pankhurst, R.J.; Rapela, C.W. y Márquez, M.J., 1993. Geocronología y petrogénesis de los granitoides jurásicos del noreste del Macizo del Deseado. *12° Congreso Geológico Argentino, Actas 4*: 134-141.
- Panza, J.L., 1982. Descripción geológica de las Hojas 53e "Gobernador Moyano" y 54e "Cerro Vanguardia". *Servicio Geológico Nacional*, 197 pp. (inédito).
- Panza, J.L., 1984. Descripción geológica de las Hojas 54f "Bajo de la Leona" y 54g "Bahía Laura", provincia de Santa Cruz. *Servicio Geológico Nacional*, 170 pp. (inédito).
- Panza, J.L., 1986. Descripción geológica de la Hoja 54d "La Manchuria", provincia de Santa Cruz. *Servicio Geológico Nacional*, 141 pp. (inédito).
- Panza, J. L. y Genini, A., 2001. Hoja Geológica 4769-IV: Monumento Natural Bosques Petrificados. Provincia de Santa Cruz. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino. Boletín 258, 110 pp. Buenos Aires.
- Pezzi, E.E., 1970. Informe geológico Zonas Cerro Huemul y estancia La Josefina. Prov. De Santa Cruz. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, Buenos Aires. Informe inédito.
- Rapela, C.W. y Kay, S.M., 1988. Late Paleozoic to Recent magmatic evolution of northern Patagonia. *Episodes* 11: 175-181.
- Riggs, E.S., 1926. Fossil hunting in Patagonia, *Natural History* XXVI: 537-544.

- Roll, A., 1938. Estudio geológico de la zona al sur del curso medio del río Deseado. *Boletín Informaciones Petroleras* 15: 17-83.
- Sacomani, L., 1981. Informe preliminar de las observaciones petrológicas en localidades tipo de la secuencia volcánica jurásica ("Serie Porfirica") en el ámbito del "Macizo del Deseado", provincia de Santa Cruz. *Servicio Geológico Nacional*, 11 pp. (inédito).
- Singer, R. y Archangelsky, S. 1958. A petrified Basidiomycete from Patagonia. *American Journal of Botany* 45: 194-198.
- Spegazzini, C., 1924. Coniferales fósiles patagónicos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 98: 125-139.
- Stipanovic, P.N. y Reig, O., 1956. El "Complejo Porfirico de la Patagonia Extraandina" y su fauna de anuros. *Acta Geológica Lilloana* 1: 185-297.
- Stipanovic, P.N. y Bonetti, M.I.R., 1970. Posiciones estratigráficas de las principales floras jurásicas argentinas. *Floras liásicas. Ameghiniana* 7: 57-78.
- Stipanovic, P.N. y Rodrigo, F., 1970. El diastrofismo jurásico en Argentina y Chile. *4º Jornadas Geológicas Argentinas* 2: 353-368. Buenos Aires.
- Stockey, R. A., 1975. Seeds and embryos of *Araucaria mirabilis*. *American Journal of Botany* 62: 856-868.
- Stockey, R.A., 1977. Reproductive biology of the Cerro Cuadrado (Jurassic) conifers: *Pararaucaria patagonica*. *American Journal of Botany* 64: 733-744.
- Stockey, R.A., 1978. Reproductive biology of the Cerro Cuadrado fossil conifers: Ontogeny and reproductive strategies in *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen. *Palaeontographica B* 166: 1-15.
- Stockey, R.A. y Taylor, T.N., 1978. On the structure and evolutionary relationships of the Cerro Cuadrado fossil conifer seedlings. *Botanical Journal of the Linnean Society* 76: 161-176.
- Wieland, G.R., 1929. The world's two greatest petrified forests. *Science* 69: 60-63.
- Wieland, G.R., 1935. *The Cerro Cuadrado petrified forest*. Publication of the Carnegie Institution, Washington 449, 180 pp.
- Windhausen, A., 1924. Líneas generales de la constitución geológica de la región situada al oeste del Golfo de San Jorge. *Boletín Academia Nacional Ciencias Córdoba* 27: 167-230.
- Windhausen, A., 1925. Datos Geológicos. En W. Gothan: Sobre restos de plantas fósiles procedentes de la Patagonia. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba XXVIII*: 207-211.
- Windhausen, A., 1931. *Geología Argentina*. Segunda Parte: Geología Histórica y regional del territorio argentino. Ed. Peuser, Buenos Aires. 645 pp.

Zamuner, A.B. y Falaschi, P., 2005. *Agathoxylon matildense* n. sp., leño araucariáceo del Bosque Petrificado del Cerro Madre e Hija, Formación La Matilde (Jurásico medio), Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 42: 339-346.

CAPÍTULO 3. DESCRIPCIÓN DE LOS NIVELES FOSILÍFEROS CON BOSQUE *IN SITU*

3.1 Generalidades

De los 4 niveles de bosque *in situ* reconocidos en la columna estratigráfica del MNB (Ver Sección 2.4.9), se seleccionaron los dos niveles inferiores (1 y 2), por su ubicación estratigráfica inequívoca en la columna, mientras que los dos superiores se hallan ubicados por encima de fallas de importancia. Los niveles estudiados se denominan aquí BOSQUE DE LA BARRA BLANCA (BB) Y BOSQUE PRINCIPAL O DEL SENDERO TURÍSTICO (BP).

3.2 Metodología

Se describe la metodología general utilizada en los dos niveles fosilíferos, detallando las particularidades metodológicas de cada nivel en su sección específica.

3.2.1 Relevamiento de datos a campo

Se realizó un relevamiento mediante brújula y cinta métrica, registrándose los siguientes datos para cada ejemplar: n° de árbol, coordenadas Gauss-Krüger mediante GPS (válido para los árboles del Bosque Principal. En el Bosque de la Barra Blanca por la extrema proximidad de los ejemplares, se ubicó mediante GPS únicamente el punto inicial y final de cada poligonal realizada), rumbo y distancia desde el árbol anterior, diámetro, longitud preservada, rumbo -si se hallaban tumbados-, modo de preservación y eventual toma de muestras.

3.2.2 Clases de diámetro

Se volcaron los datos relevados en el campo en planillas de cálculo Excel, obteniéndose luego la distribución porcentual de las clases diamétricas en forma de pirámide poblacional.

3.2.3 Estimación de alturas

Fue realizada en base a las fórmulas de Niklas (1994, 2004) y Corvalán (2000). La primera corresponde a un modelo de regresión polinomial elaborado para un total de 265 especies (190 musgos, pteridofitas, dicotiledóneas herbáceas, palmeras y 75 especies de dicotiledóneas y gimnospermas arbustivas y arborescentes) y se expresa del siguiente modo para especies leñosas:

Para especies leñosas (rango de utilización de esta fórmula: D entre 1 mm y 1 m):

$$\log_{10}H = 1,59 + 0,39 (\log_{10}D) - 0,18 (\log_{10}D)^2$$

Niklas (1994) destaca la fundamental importancia que tiene la clara diagnosis del tipo de planta bajo estudio (anatomía, hábito de crecimiento), para poder determinar qué ecuación utilizar. En el material en estudio no caben dudas de estar trabajando con especies de coníferas arborescentes, que en el Bosque Principal descripto más adelante constituyen verdaderos “*record holders*”, frecuentemente con más de 1,5 m y hasta 3 metros de diámetro.

En el trabajo del 2004, Niklas dedujo una nueva fórmula en base a conceptos de hidráulica, según la cual la altura de un árbol es proporcional a la potencia 2/3 del diámetro. Esta fórmula se expresa del siguiente modo:

$$H = k_5 * D^{2/3} - k_6$$

k_5 para el set de datos de Niklas = $34,64 \text{ m}^{1/3}$ y $k_6 = 0,475 \text{ m}$. (constantes obtenidas a partir de árboles de gran tamaño o "record holders", especies de menor tamaño y juveniles con menos de un año de edad. El ploteo de esta fórmula resulta en una relación Log H vs Log D no lineal (convexa) para pequeños valores de D, que tiende a una relación lineal con pendiente 2/3 para altos valores de D). Esta fórmula fue recomendada por el autor para el cálculo de altura de los ejemplares del Bosque principal, con diámetros frecuentemente superiores a 1 metro.

Se utilizó una tercer fórmula desarrollada por Corvalán (2000) según consta:

$$\text{Ln } H(\text{m}) = 0,275189 + 0,669674 * \text{Ln DAP}(\text{cm})$$

Donde el DAP es el diámetro a la altura del pecho (1,20 m aproximadamente). El DAP constituye un parámetro de importancia en biometría forestal actual, al no contarse siempre con este dato para nuestros fósiles, se consideró el diámetro basal como equivalente del DAP.

Las tres fórmulas fueron utilizadas para el cálculo de las alturas del Bosque de la Barda Blanca y el Bosque Principal, y luego comparadas entre sí y con las longitudes preservadas en el segundo caso, ya que en el primero sólo se conservan pequeños fragmentos permineralizados *in situ*, motivo por el cual tampoco se toman datos de rumbo al hallarse los tocones en posición de vida. Se descartaron los resultados obtenidos con la fórmula de Niklas (1994) por ser insuficiente su rango de aplicación, mientras que aquellos obtenidos con la fórmula de Corvalán (2000) resultaron útiles únicamente en el caso de la Barda Blanca, dado que en el Bosque Principal arrojaron valores de altura estimada menores a las longitudes preservadas. Se utilizó, por expresa recomendación de K. Niklas, la ecuación correspondiente a su trabajo del 2004.

Se procedió luego a un análisis estadístico de los datos de diámetro con la utilización del programa Statgraphics.

3.2.4 Parámetros estructurales del bosque: para cada nivel, se obtuvieron los siguientes parámetros:

- Área mapeada
- Cantidad de árboles
- Distancia entre individuos (promedio y desvío estándar)
- Diámetro (promedio, desvío estándar, rango)
- Densidad de individuos (ind/Ha)

- Área basal (m^2/ind y m^2/Ha)

3.2.5 Estructura bidimensional del bosque

Se realizó un perfil diagrama de Richards (1941) para la transecta realizada en el nivel de la Barda Blanca, sector de la Canaleta. Se descartó este método para el Bosque Principal debido a la falta de información por depredación de material.

3.3 Características del Nivel de la Barda Blanca (Figs. 3.1 y 3.2)

CARACTERÍSTICAS GENERALES

Este nivel de bosque se halla asentado sobre tobas arenosas de color marrón, gris y amarillento, con moteado rojizo irregular (¿bioturbaciones?) y abundantes briznas vegetales. Se halla expuesto a lo largo de un paredón de toba blanca, constituyendo un afloramiento de carácter lineal (unidimensional) excepto por el pequeño sector denominado aquí “Canaleta”, de carácter bidimensional o en planta.

El nivel ha sido dividido para un estudio más práctico en dos subsectores, tomándose la denominación informal que le ha dado el personal de Parques Nacionales: “Bosque en Pie”, constituido por tocones de mayor diámetro, y la “Barda Blanca” propiamente dicho o Bosque Joven”, constituido por individuos de diámetro pequeño y una alta densidad, que conforman la mayor parte del bosque relevado a lo largo del afloramiento Barda Blanca. El relevamiento fue realizado por tramos (los tramos se numeraron en forma correlativa según el orden en que fueron hechos, comenzando por la “Canaleta”):

Fig. 3.3: Tramo 1. Bosque Joven (“Canaleta”, Afloramiento bidimensional).

Fig. 3.4: Tramo 2. Bosque en Pie. (Afloramiento unidimensional)

Fig. 3.5: Tramo 3. Bosque Joven. (Afloramiento unidimensional)

Figs. 3.6-3.9: Tramo 4. Bosque Joven. (Afloramiento unidimensional)

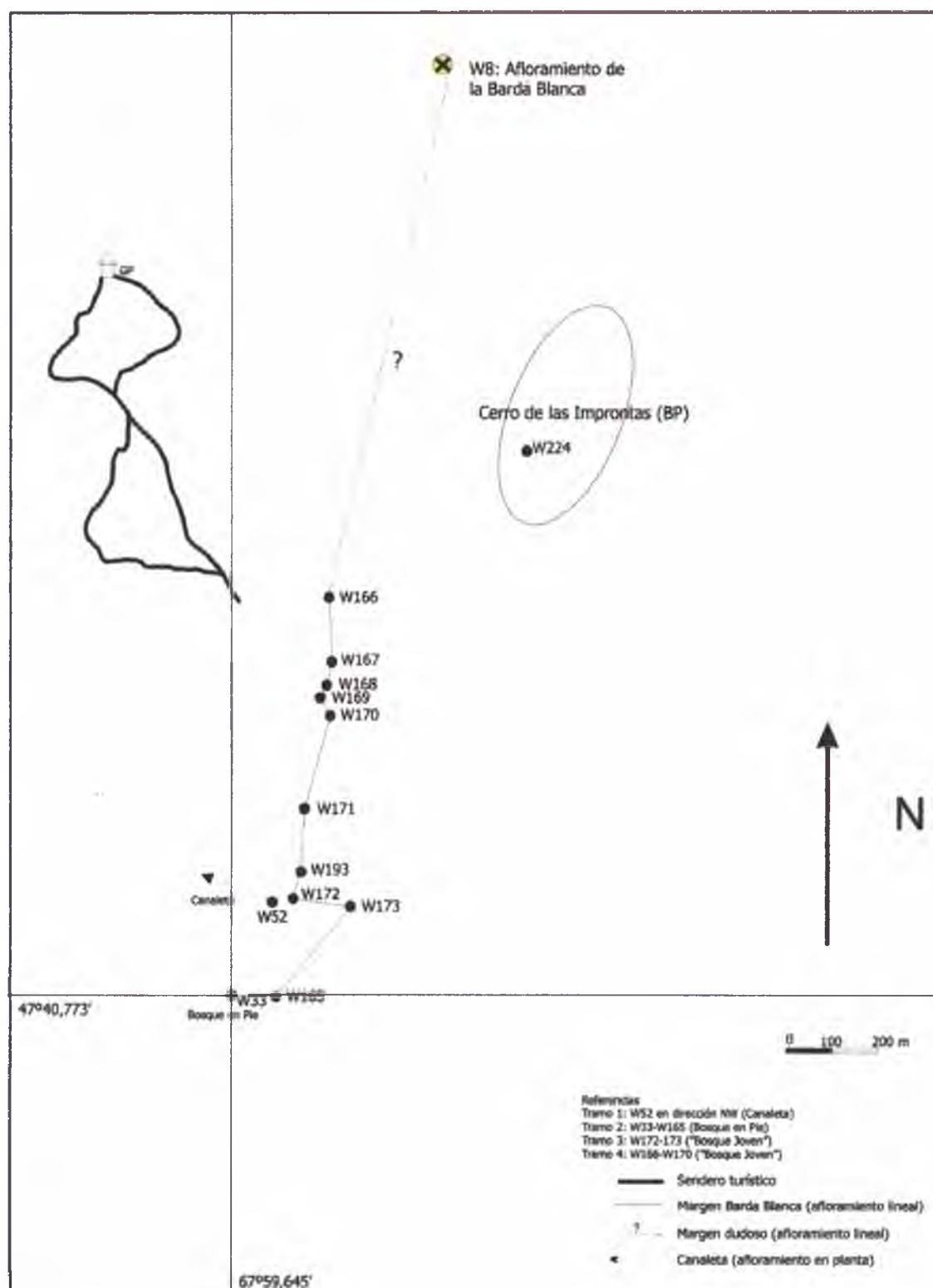


Figura 3.1: Ubicación general de los afloramientos del nivel de Bosque de la Barda Blanca en relación al sendero turístico. Se señalan los principales Waypoints (W) de las poligonales relevadas, la distribución de cada uno de los tramos relevados y el Destacamento de Guardaparques (GP).

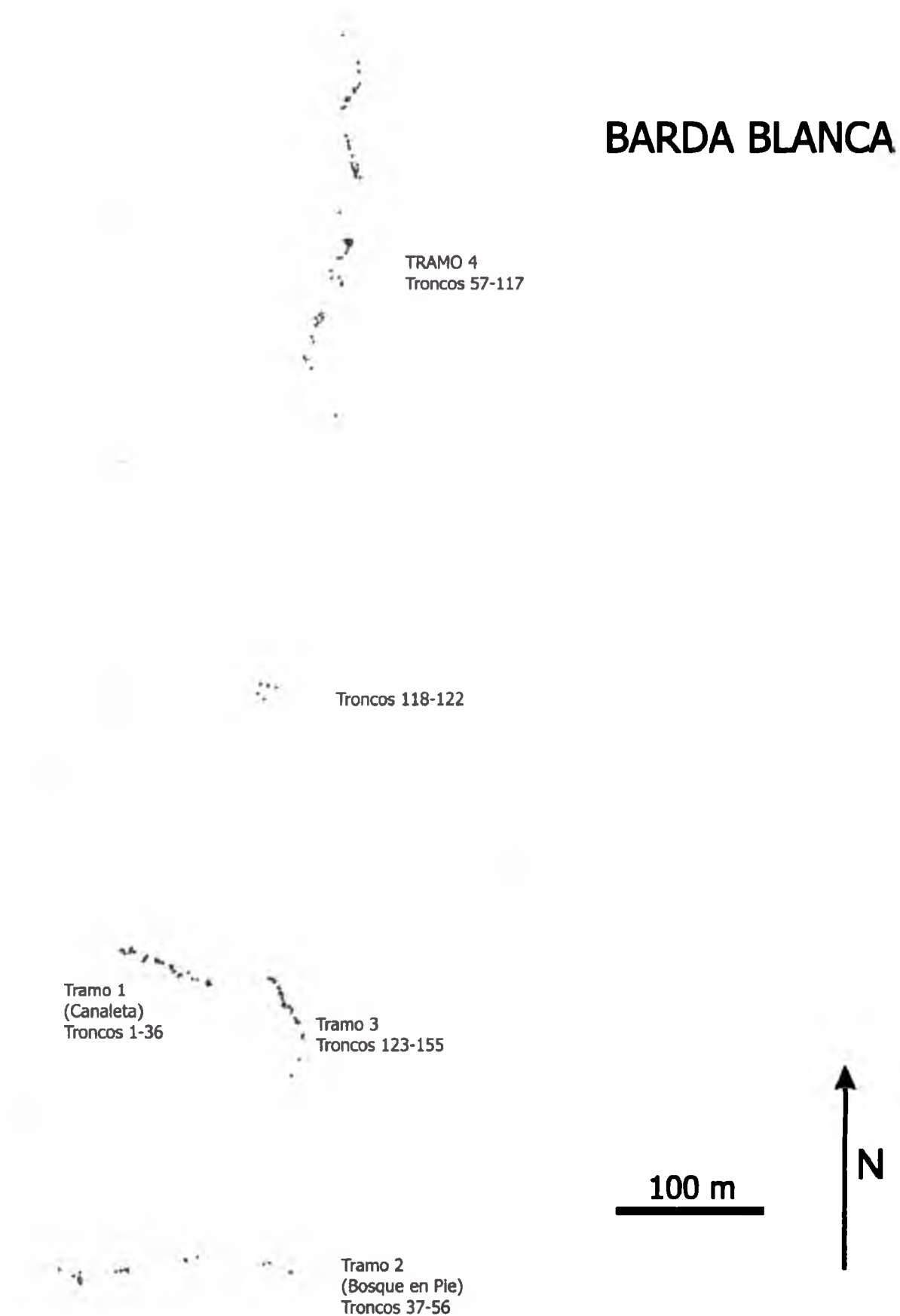


Figura 3.2: Mapa de los troncos en posición de vida del nivel de fosilífero de la Barda Blanca. Incluye los 4 tramos relevados.

Bosque Joven Tramo 1 (Canaleta) Troncos 1-36

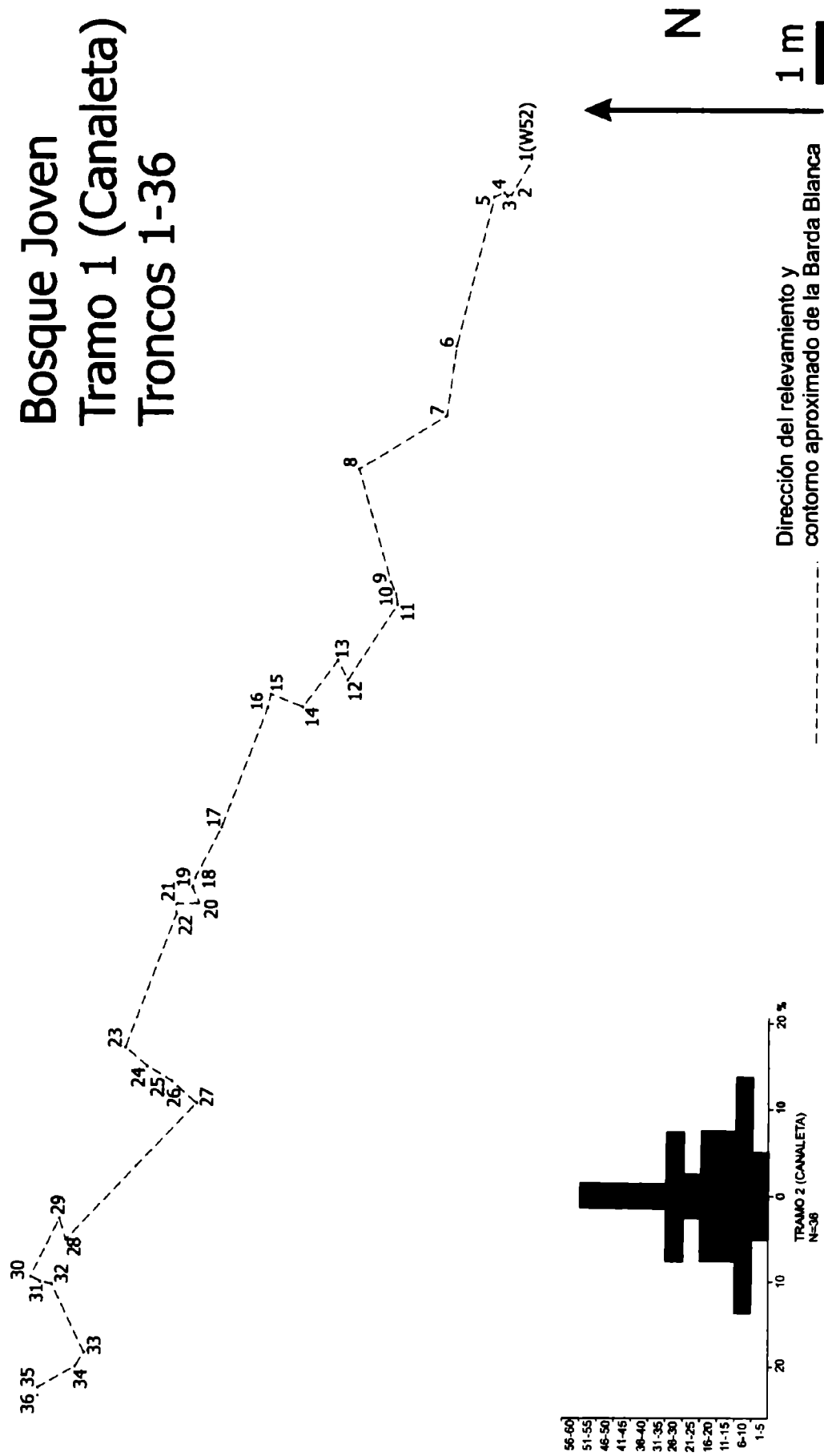


Figura 3.3: Detalle de troncos en posición de vida, Tramo 1 (Canaleta): Troncos 1-36. Incluye pirámide poblacional.

Tramo 2 (Bosque en Pie) Troncos 37-56

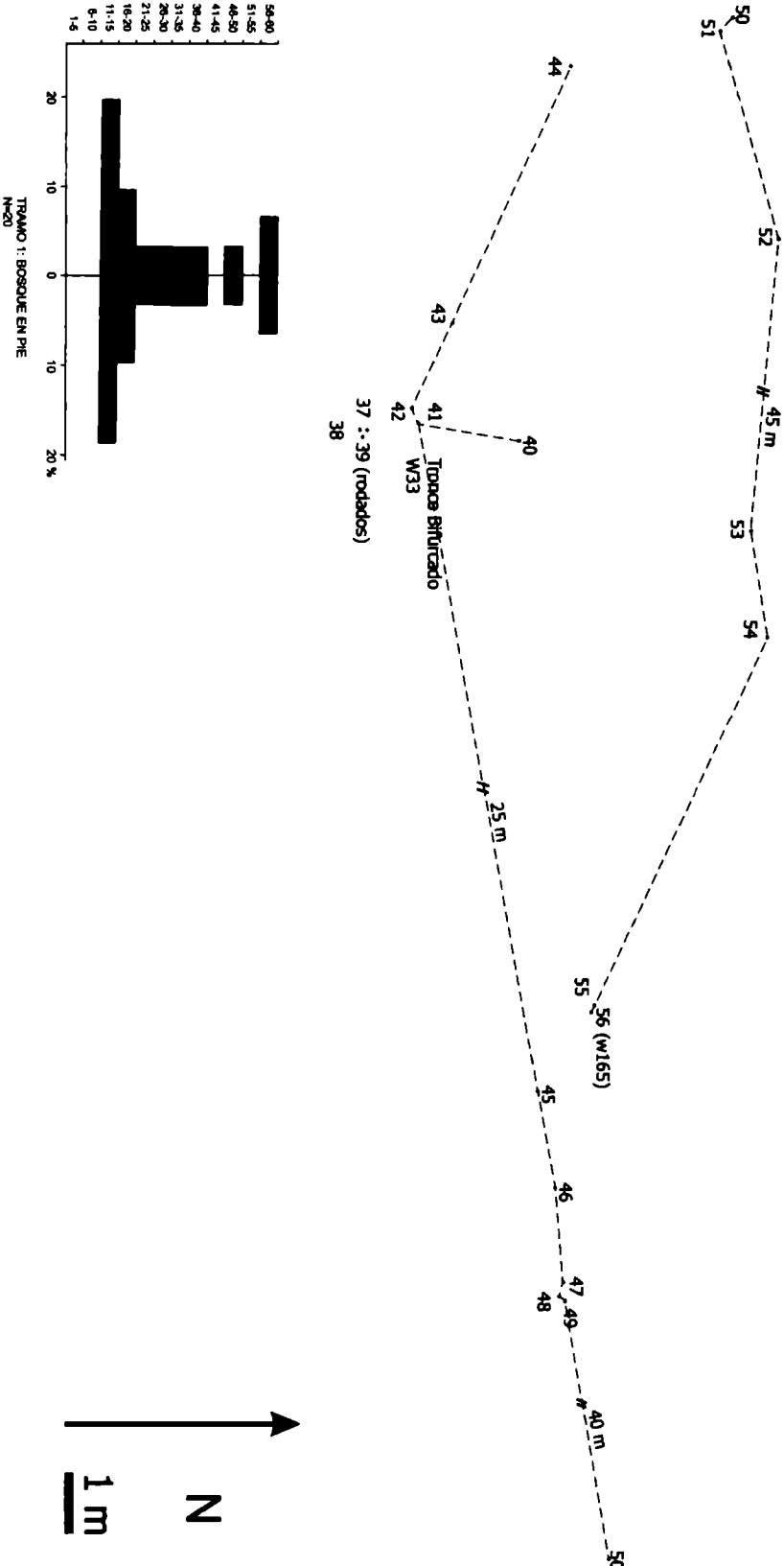


Figura 3.4: Detalle de troncos en posición de vida, Tramo 2 (Bosque en Pie). Troncos 37-56. Incluye pirámide poblacional.

Bosque Joven Tramo 3 Troncos 123-155

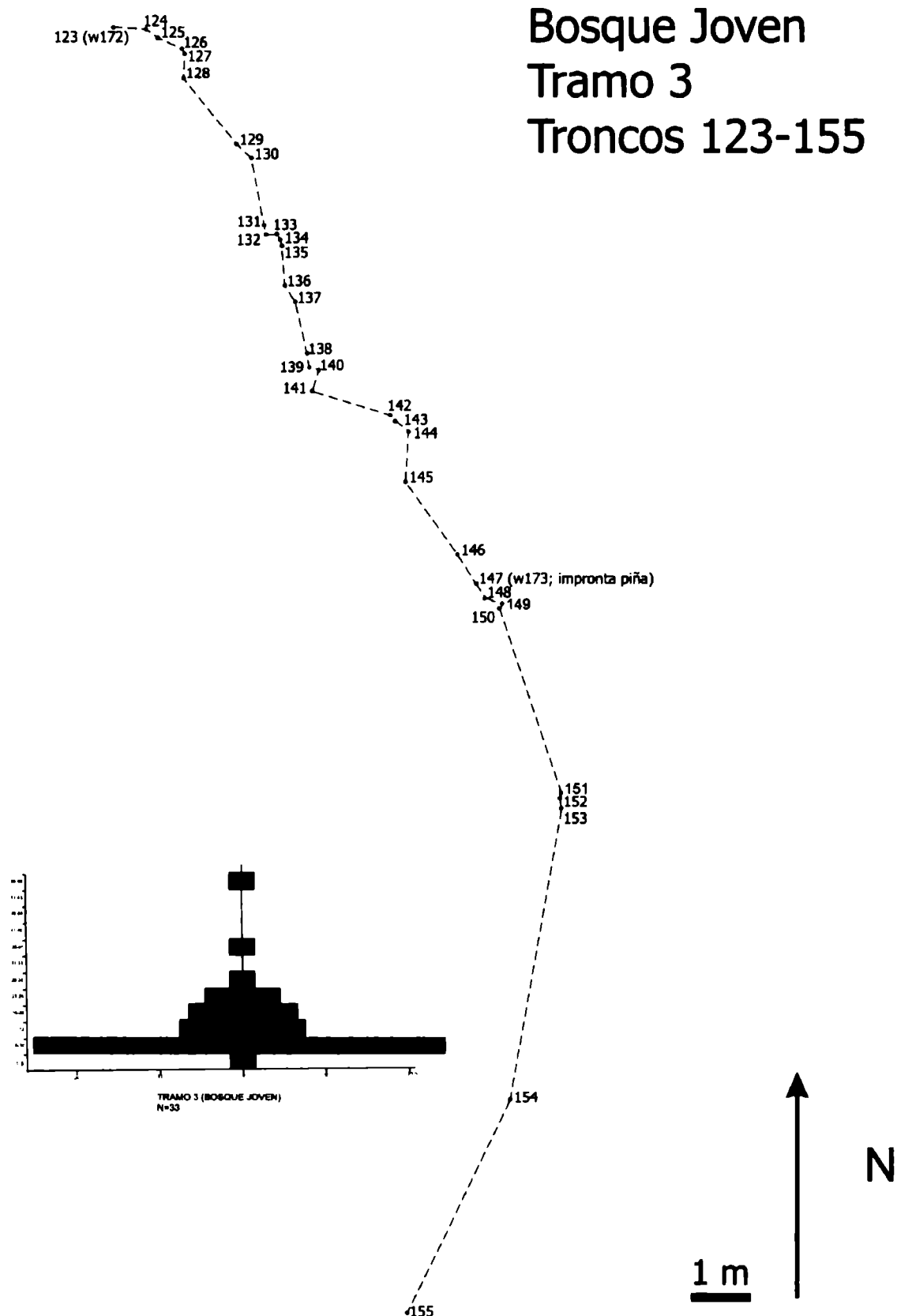


Figura 3.5: Detalle de troncos en posición de vida, Tramo 3, Troncos 123-155 (Bosque Joven). Incluye pirámide poblacional.

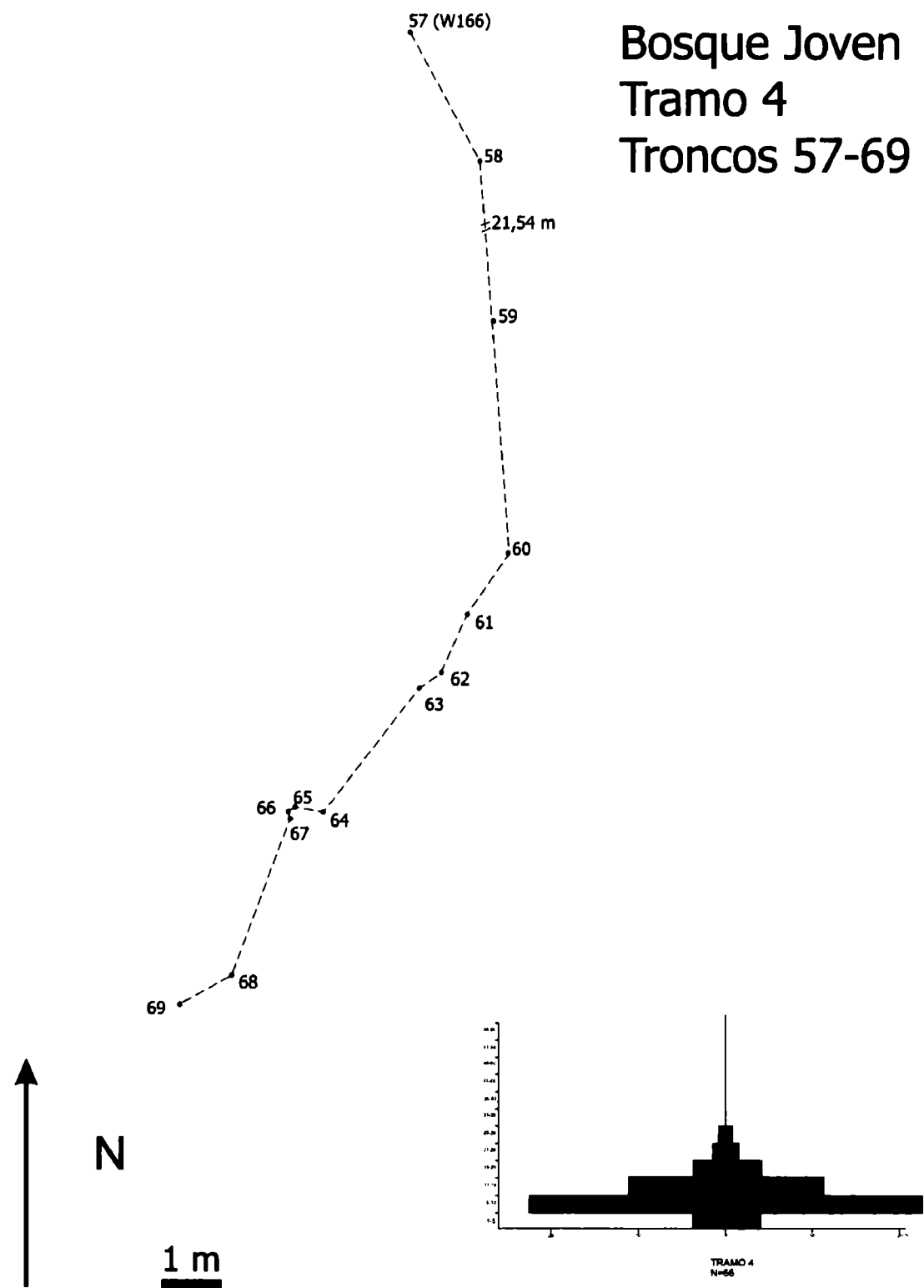


Figura 3.6: Detalle de troncos en posición de vida, Tramo 4, Troncos 57-69 (Bosque Joven).
Incluye pirámide poblacional total para el tramo 4.

Bosque Joven
Tramo 4
Troncos 69-83

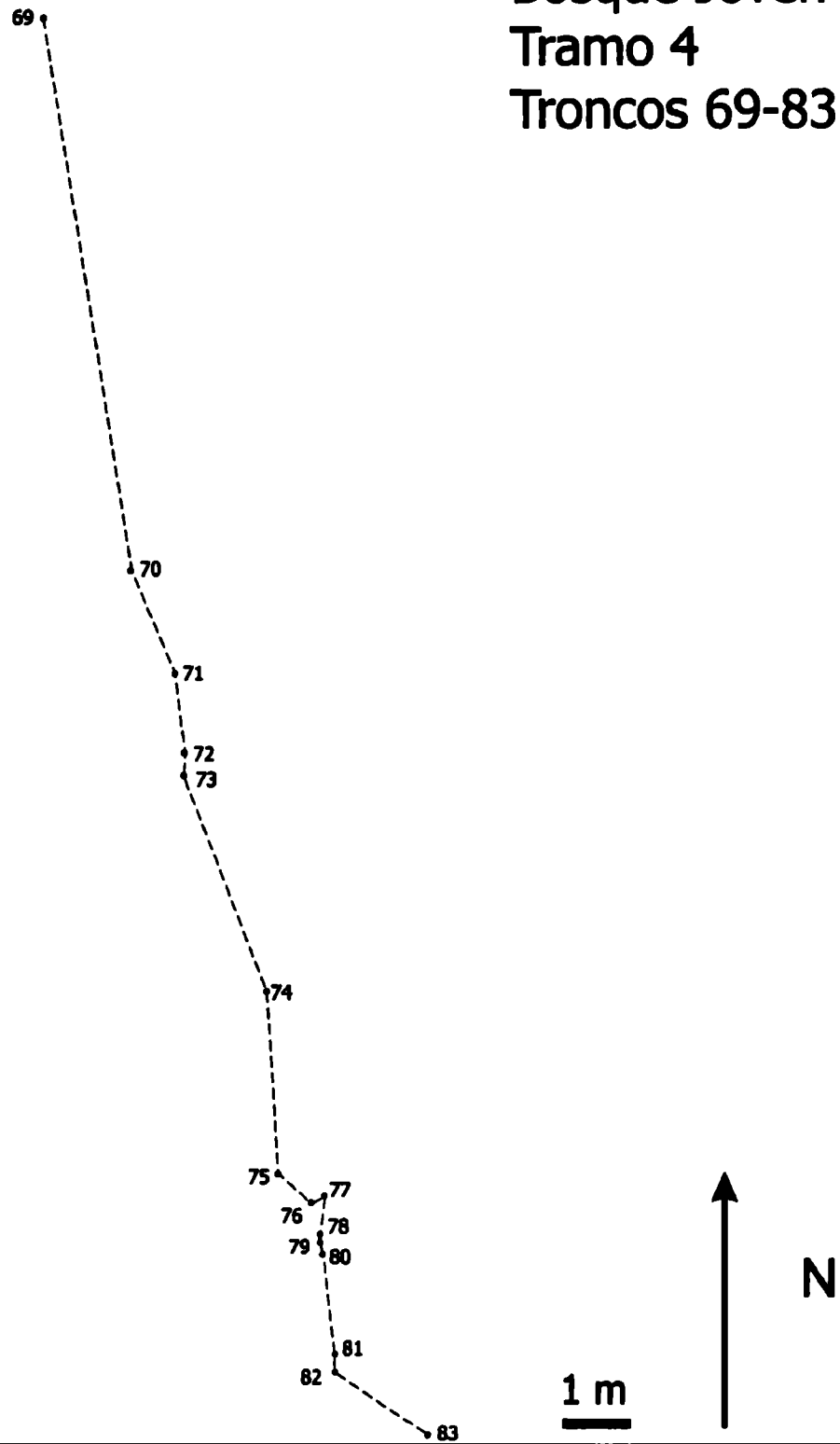


Figura 3.7: Detalle de troncos en posición de vida, Tramo 4, Troncos 69-83 (Bosque Joven).

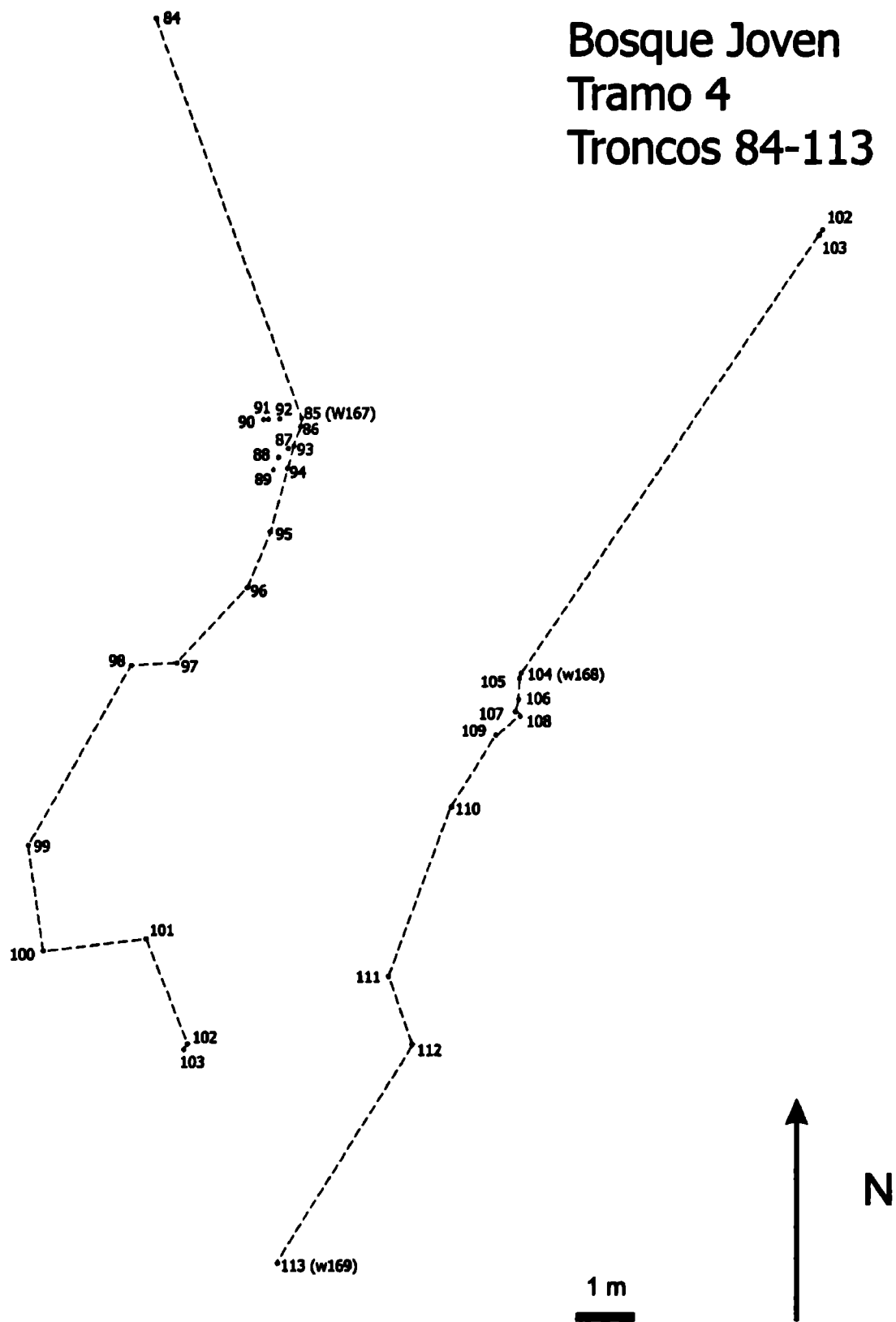


Figura 3.8: Detalle de troncos en posición de vida, Tramo 4, Troncos 84-113 (Bosque Joven).

Bosque Joven Tramo 4 Troncos 113-122

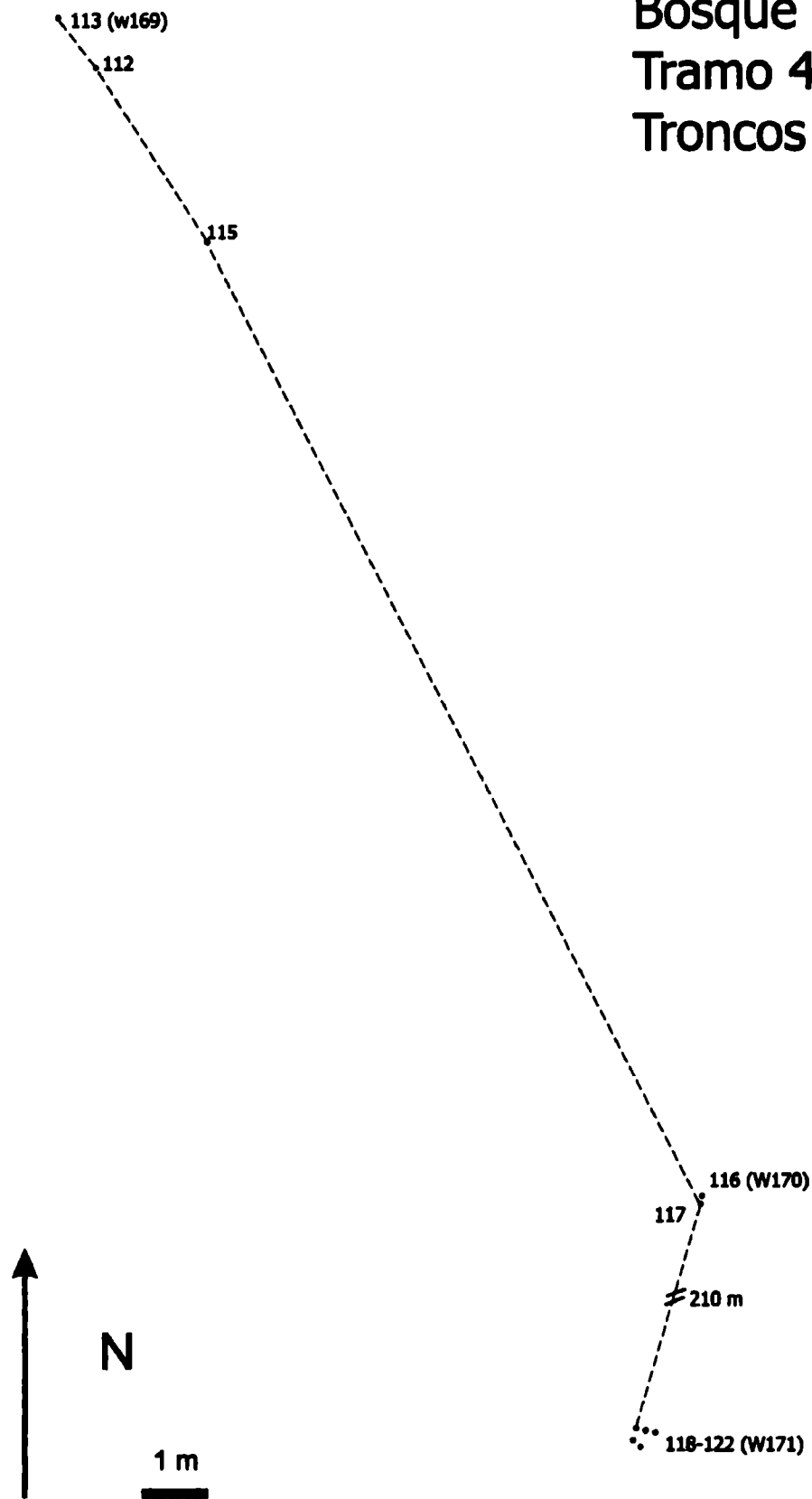


Figura 3.9: Detalle de troncos en posición de vida, Tramo 4, Troncos 113-122 (Bosque Joven).

Bosque en Pie

En este sector se hallan tocones *in situ* con diámetros entre 0,3-0,6 m, separados entre sí por distancias de 4 a 10 metros, hallándose dos ejemplares excepcionalmente próximos. Uno de ellos se presenta bifurcado, y los troncos secundarios presentan diámetros de 0,30 x 0,25 y 0,28 m respectivamente. Los tocones *in situ* se hallan claramente enraizados en el paleosuelo (Fig. 3.10).

En el nivel tobáceo laminado, inmediatamente suprayacente, se hallan improntas y petrificaciones de ramas, raíces y “renovales”, que son en cambio muy escasos en el paquete de toba masiva que está por encima. Fragmentos de raíces, de diámetros de 20 y 30 cm, se



disponen horizontales, embebidos en la toba, con una clara simetría bilateral y usualmente produciendo una notable combadura de los estratos alrededor de la raíz (Fig. 3.11.A, D). Algunas raíces presentan un fuerte estriado longitudinal y/o transversal.

Las improntas de ramas foliosas, de morfología tipo *Brachyphyllum*, son de pequeñas dimensiones (en general menores o iguales a 1 cm de diámetro, excepcionalmente 2-4 cm). Finalmente, se hallan raicillas horizontales y verticales (Fig. 3.11.C, E).

Figura 3.10: Tocón enraizado en el paleosuelo de la Barda Blanca, sector Bosque en Pie. Longitud de la piqueta= 30 cm.

Procedentes de este nivel de bosque, y con evidencias de haberse desprendido del mismo, se hallaron tres tocones ubicados más abajo topográficamente (rodados, Fig. 3.4 troncos 37 a 39). Sus dimensiones son de 0,34 x 0,3 m, 0,55 y 0,45 x 0,5 m de diámetro respectivamente (Fig. 3.11.B). Este último se halla tumbado con las raíces expuestas, éstas son de 20 a 30 cm de diámetro y salida subhorizontal, perpendicular respecto del eje del tronco.

Gran cantidad de material rodado del sector de “Bosque en Pie” se halla diseminado en las canaletas formadas por erosión. Los fragmentos identificados como tocones por su base ensanchada, presentan diámetros de 0,4; 0,24 x 0,32; 0,5 x 0,6; 0,6; 0,6; 0,6; 0,4 y 0,3 m. Considerando los tocones antes descriptos y estos fragmentos, los diámetros oscilan entre 0,24 y

0,6 m, con un promedio de 0,46 m. Los troncos presentan nudos en disposición aparentemente verticilada, a veces rellenos de cuarzo cristalino.

Se hallan también diseminados, fragmentos con una fuerte simetría bilateral, pudiendo corresponder a ramas o más probablemente a raíces, dado que no se reconoció en ningún caso leño de reacción, al menos a nivel macroscópico. Su coexistencia con gran cantidad de troncos y tocones perfectamente simétricos, así como su importante diferencia de diámetros, nos permite suponer que no se trate de troncos que hayan sufrido algún proceso de compactación tafonómica sino de raíces. Estos fragmentos “achataados” presentan diámetros de 15-20 x 23-30 cm de diámetro, datos concordantes con las mediciones del tocón tumbado con raíces expuestas.

Todo el material procedente del “Bosque en Pie” se halla silicificado en forma masiva, con colores rojizos y negros, no pudiéndose reconocer estructura anatómica preservada ni anillos de crecimiento a nivel macroscópico, excepto por una delgada línea de leño tardío visible con lupa de mano.

Muy próximos a los primeros tocones *in situ* del “Bosque en Pie”, se hallaron, en disposición caótica: “renovales” arrastrados en posición horizontal, raicillas horizontales, impresiones y petrificaciones de ramas foliosas y raíces (Fig. 3.11.F). La naturaleza del sedimento (mal seleccionado, con cierta laminación) podría estar indicando lugares localizados donde existieron ciertos procesos tractivos además de los típicos depósitos volcánicos de caída.

Elementos característicos del Bosque en Pie

- Tocones *in situ* enraizados o rodados, de grandes dimensiones: promedio 0,46 m.
- Raíces con o sin conexión orgánica, con fuerte simetría bilateral y diámetros de 15-30 cm.
- Improntas y/o permineralizaciones de ramas foliosas tipo *Brachyphyllum* de entre 0,3-4 cm de diámetro.
- Improntas y/o permineralizaciones de raíces de entre 4-5 cm de diámetro con marcadas estrías perpendiculares al eje.
- Renovales completamente reemplazados, en algunos casos el mineral forma una delgada “cáscara” en lo que era la cubierta externa, mientras que el interior es hueco. De muy pequeño tamaño, menos de 1 cm, en algunos se halla también el primer eje folioso. Muchos se hallan en posición de vida, con el eje en posición vertical, otros en posición subhorizontal siguiendo la laminación.

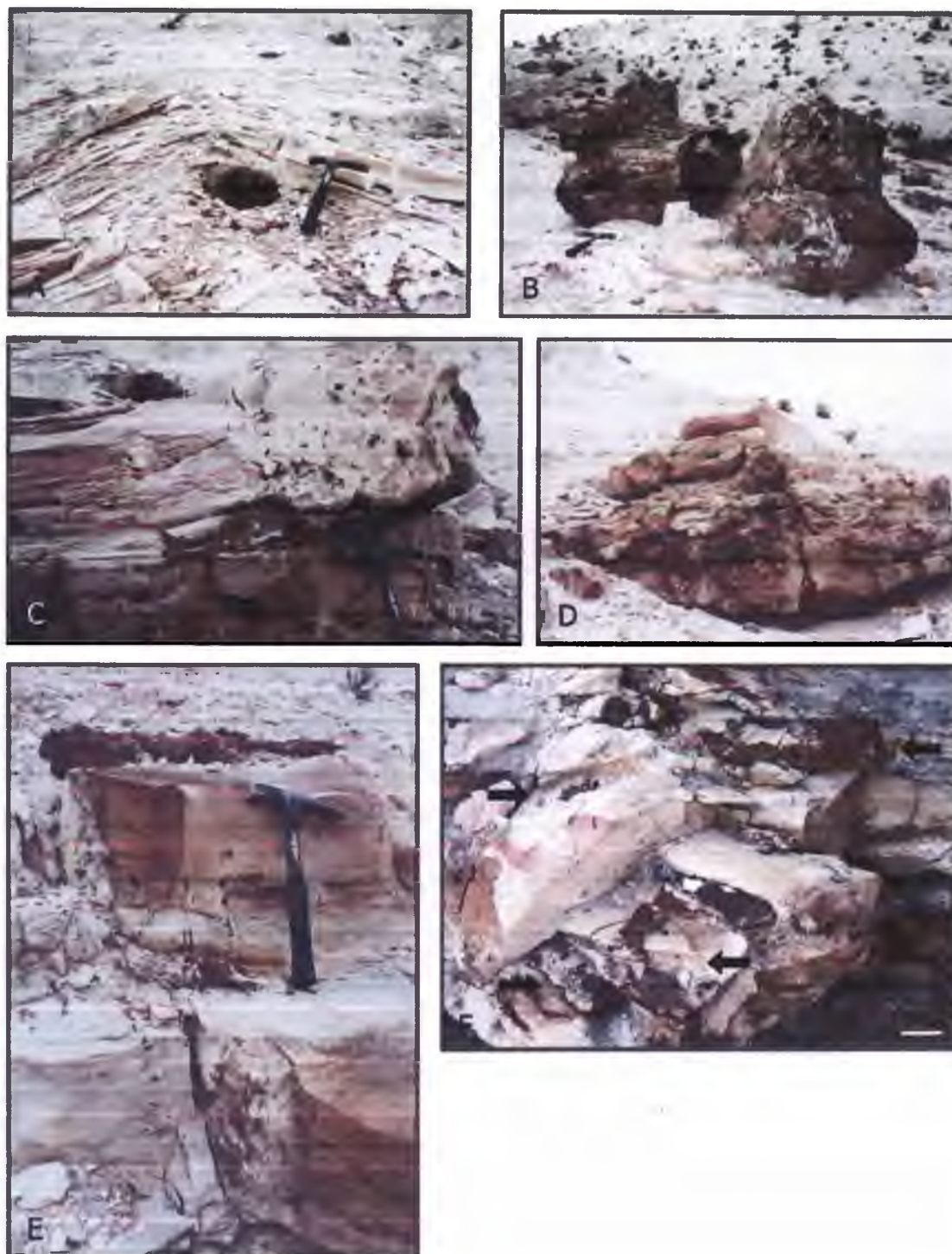


Figura 3.11: Bosque en Ple, Barda Blanca. **A)** Posible raíz dispuesta paralela a los planos de estratificación, provocando combadura de los mismos. **B)** Tocones rodados del paleosuelo superior (arriba, a la izquierda, se observan los troncos *in situ* del Bosque en Ple. **C)** y **E)** Raicillas dispuestas horizontal y verticalmente en el paleosuelo. **D)** Tronco dispuesto paralelo a los planos de estratificación, sobre el paleosuelo y cubierto por toba laminada. **F)** Petrificaciones e improntas de ramas (flechas) dispuestas en forma caótica en el sector laminado de la toba. Longitud de la piqueta = 30 cm, Escala de F = 3 cm.

Bosque de la Barda Blanca o Bosque Joven

Este sector presenta importantes diferencias respecto del sector de Bosque en Pie en cuanto al diámetro de los individuos y modo de preservación, que serán descriptos más adelante. El “Bosque Joven” se halla enraizado en el mismo paleosuelo tobáceo que el Bosque en Pie, cubierto en primer lugar por tobas arenosas con laminación y luego por tobas blancas macizas. Sólo en la parte basal de estas tobas blancas se hallan numerosos restos fósiles.

Elementos característicos del Bosque Joven

- Tocones *in situ* de pequeño diámetro, generalmente no más de 10 o 15 centímetros, algunos entre 5 y 7. Algunos con ramas en conexión orgánica, que se dirigen hacia abajo. Los tocones son de colores claros, entre ocre y blanquecinos. En general, se preserva como petrificación sólo el sector basal del tronco, en torno al cual los estratos forman una marcada combadura convexa hacia arriba, posiblemente siguiendo también la forma de ramas, que se dirigen hacia abajo. Hacia arriba, se preserva en la toba sólo la impresión de la corteza con un marcado estriado horizontal y vertical menos importante. Los anillos de crecimiento se hallan macroscópicamente definidos, con muy poco leño tardío que no conforma más que una línea. En ocasiones, se observan leños con un aparente leño tardío muy abundante (LPPB 13702 y LPPB 13703), pero al observarlos al microscopio se reconoce que se trata de zonas de cizalla y el leño tardío es escaso.
- Fragmentos de leño dispersos pertenecientes a ramas o troncos en posición horizontal.
- Ramitas o raíces aparentemente carbonizadas.
- Improntas y/o permineralizaciones de ramitas foliosas tipo *Brachyphyllum*, algunas claramente en conexión orgánica representando ramificaciones de primer y segundo orden.
- Improntas y/o permineralizaciones de “renovales” muy pequeños.
- Improntas de estróbilos femeninos tipo *Araucaria mirabilis*.

Entre el Bosque Joven y el Bosque en Pie se halla todo un sector de transición del mismo bosque respecto del diámetro y tipo de preservación de los individuos. Los diámetros relevados fueron de 45; 27,5; 30; 30 cm, y están separados por distancias de 0,5 hasta 2 m, frecuentemente a 1 m o menos. Hacia el Bosque en Pie, los tocones van aumentando notablemente el tamaño, pero no superan nunca los 35- 40 cm, mientras que hacia el Bosque Joven los diámetros decrecen hasta valores promedio de 15 cm o menores. La preservación en esta zona también parece manifestar una transición: en el Bosque Joven la preservación es algo mejor, reconociéndose en general anillos de crecimiento, con colores claros; mientras que en el Bosque en Pie, la silicificación es completa y en colores oscuros: en la zona de transición, el centro de los troncos se halla silicificado en forma masiva en colores oscuros, mientras que sólo

una estrecha zona exterior, aproximadamente 1/8 del radio del tronco es de colores claros y con una preservación similar a la del Bosque Joven.

Sintetizando las características de todo el nivel de la Barda Blanca:

ELEMENTOS CARACTERÍSTICOS DEL BOSQUE DE LA BARD A BLANCA:

- Tocones *in situ* enraizados, de dimensiones mayoritariamente pequeñas (10-17 cm), preservados como permineralización y/o impronta.
- Ramitas foliosas tipo *Brachyphyllum*: en general como improntas, más raro permineralizadas, algunas claramente en conexión orgánica con los troncos y/o con ramificaciones de primer y segundo orden.
- Raíces: permineralizaciones con o sin conexión orgánica, con fuerte simetría bilateral y diámetros de 20-30 cm; improntas o petrificaciones de raíces pequeñas entre 4-5 cm de diámetro con marcadas estrías perpendiculares al eje.
- Fragmentos de leño dispersos pertenecientes a ramas o troncos en posición horizontal.
- “Renovales” muy pequeños, generalmente como improntas, raro permineralizados, con estructura tipo “higo” o “bulbo”, con estrías longitudinales.
- Improntas de estróbilos femeninos tipo *Araucaria mirabilis*. A veces aparecen como compresiones carbonizadas.

Interpretación del Bosque de la Barda Blanca

El bosque se encuentra preservado claramente *in situ*, en el paleosuelo en el que creció. Parece haber una zona de árboles maduros (Bosque en Pie) y toda una zona de transición hasta el Bosque Joven, donde hallamos individuos de pequeño diámetro muy próximos entre sí. Existe además una diferencia neta en el tipo de preservación entre ambos sectores, hallándose los mejores individuos preservados en el “sector joven”. Tal diferencia de preservación puede tener directa relación con las dimensiones de los individuos, ya que en un ejemplar de mayor tamaño, el volumen es mucho mayor en relación a la superficie expuesta permeable a las soluciones minerales, por lo que es muy posible que sufra importantes procesos de degradación previos a la permineralización.

En todo el nivel fosilífero, el material macroflorístico es absolutamente homogéneo y de características araucarioides, por lo que se presume se trate de bosques monotípicos, ésto es confirmado por los estudios de anatomía de los leños.

Los “renovales” en posición de vida sugieren que haya habido una incipiente colonización del nuevo sustrato de origen volcánico, el mismo que sepultó al bosque progenitor, que fue truncado inmediatamente por nuevos episodios efusivos. Esto fue mencionado ya por Calder (1953), quien afirmó que la presencia de numerosos ejes de renovales, tienden a confirmar la impresión de que el bosque fue preservado *in situ* y fue cubierto mientras tenía

lugar el proceso de regeneración (sin embargo esta cita parece referirse al Bosque principal). Actualmente, se conoce la gran capacidad de colonización de ambientes perivolcánicos que poseen las araucariáceas, incluso en convivencia con angiospermas (Veblen, 1982; Ash, 1985; Donoso, 1993; Lieubeau *et al.*, 2007).

Todo el Nivel de Bosque de la Barda Blanca queda cubierto inmediatamente por un nivel de entre 1 y 2 m de tobas arenosas con una fina laminación muy notable y chalazolitas que hacen de éste un nivel de correlación muy importante en toda el área analizada, y luego por tobas macizas de color blanco con una potencia de 12 m.

A) CLASES DE DIÁMETRO

Total de troncos muestreados (n): 155

DIÁMETRO PROMEDIO BARDA BLANCA: 17,54 cm (3-60 cm)

Se graficaron dos pirámides poblacionales, con clases diamétricas de 5 y 10 cm respectivamente (Tabla 3.a; Fig. 3.12 A, B). Se procedió luego a realizar nuevas pirámides poblacionales por subsectores: Tramo 1 (Bosque en Pie), Tramo 2 (Canaleta), Tramos 3 y 4 (Bosque Joven).

A continuación, se realizaron comparaciones de la estructura poblacional obtenida con aquellas de bosques de coníferas fósiles y actuales (Figs. 3.13 y 3.14).

Clase diamétrica	Cantidad	Porcentaje
1-5	10	6,5
6-10	58	37,4
11-15	32	20,6
16-20	21	13,5
21-25	11	7,1
26-30	10	6,5
31-35	3	2,0
36-40	3	1,9
41-45	1	0,6
46-50	2	1,3
51-55	0	0,0
56-60	4	2,6

Tabla 3.a: Distribución de clases diamétricas de 5 cm para todos los troncos de la Barda Blanca.

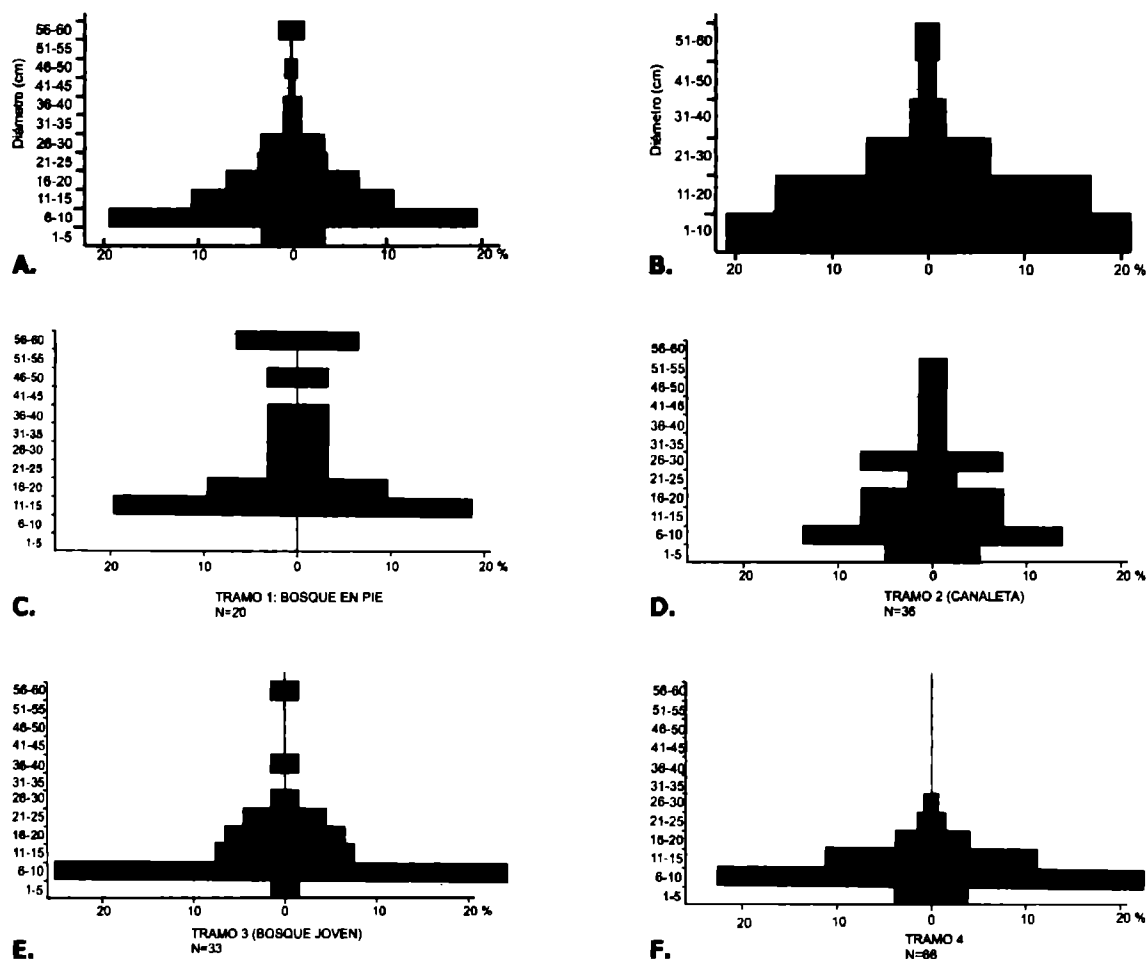


Figura 3.12. A: Pirámide poblacional para el total de troncos *in situ* (n=155) relevados en la Barda Blanca, con clases diamétricas de 5 cm. B: Ídem anterior, con clases diamétricas de 10 cm. C-F: Pirámides poblacionales de los Tramos 1 a 4. Clases diamétricas de 5 cm.

Interpretación

La pirámide poblacional obtenida para el total de individuos censados en la Barda Blanca (Fig. 3.12 B) muestra un amplio predominio de individuos jóvenes, con un 78% de diámetro igual o menor a 20 cm; 13,6 % de diámetro entre 21 y 30 cm, y sólo 8,4 % de diámetro mayor a 30 cm.

En la **primer pirámide (clases diamétricas de 5 cm)** se observan dos particularidades: una base muy angosta, que parece no corresponderse con la pirámide suprayacente; y un leve ensanchamiento en la parte superior de la pirámide. Existen varios motivos que podrían generar estas “anomalías”: podrían responder a sesgos propios del muestreo y del tipo de afloramiento “lineal”, a factores intrínsecos o extrínsecos de la dinámica poblacional o a una combinación de ellos. El tamaño muestral (n=155) es muy similar al tamaño muestral considerado para estudios de dinámica poblacional en *stands* de la actual *Araucaria araucana* (Veblen, 1982) con n=151, por lo que este número es considerado estadísticamente representativo. En cuanto al tipo de muestreo y afloramiento, la geometría del mismo constituye una transecta natural,

estadísticamente aleatoria, por lo que es considerada aquí como representativa de la población original.

La **primer pirámide**, hecha con clases diamétricas de 5 cm, se asemeja mucho al gráfico obtenido por Thorn (2005) para *Agathoxylon* sp. del Jurásico de Nueva Zelanda (Fig. 3.13 B). En este gráfico, la base es extremadamente angosta, existe un ensanchamiento importante en las clases siguientes y luego una disminución gradual hacia el extremo superior de la distribución.

En la **segunda pirámide**, donde se utilizaron clases diamétricas de 10 cm, las mencionadas anomalías se ven moderadas, lo cual permite pensar que se trate de una población esencialmente muy joven, con pocos individuos adultos, y se toma esta estructura poblacional como válida y representativa.

Al observar las **pirámides construidas por sectores**, resulta evidente la influencia del tamaño muestral en los resultados obtenidos, sin embargo parece evidente que las pirámides de base ensanchada son efectivamente representativas de la población bajo estudio, hallándose individuos adultos sólo en el sector limitado al “Bosque en Pie”.

Del **análisis comparativo** con estructuras poblacionales de bosques de coníferas fósiles y actuales, se desprende que la estructura de la Barda Blanca resulta comparable con aquella hallada para *Agathis vitiensis* de Fiji (Ash, 1985); *Araucaria cunninghamii* de Papúa Nueva Guinea y norte de Queensland (Enright y Hill, 1995); *A. araucana* en *stands* puros de Argentina y Chile (Veblen, 1982; Finckh y Paulsch, 1995) y para Araucariaceae/Podocarpaceae del Jurásico de Nueva Zelanda (Pole, 1999)(Figs. 3.14 y 3.15). Todas ellas tienen un perfil aproximado de J invertida, reflejando una gran proporción de individuos jóvenes, correlacionada con una alta densidad y baja área basal. Existe luego una mortalidad aproximadamente continua debido a la competencia inter o intraespecífica, con una **disminución gradual hacia las clases superiores**.

Ash (1985) señala que, para tal estructura poblacional, en ausencia de información de mortalidad específica por grupos de edades, no es posible determinar si la población se está expandiendo o declinando, pero sí se puede sugerir que la mortalidad es virtualmente constante para los árboles del dosel, y que el repoblamiento es continuo (Kershaw y Wagstaff, 2001).

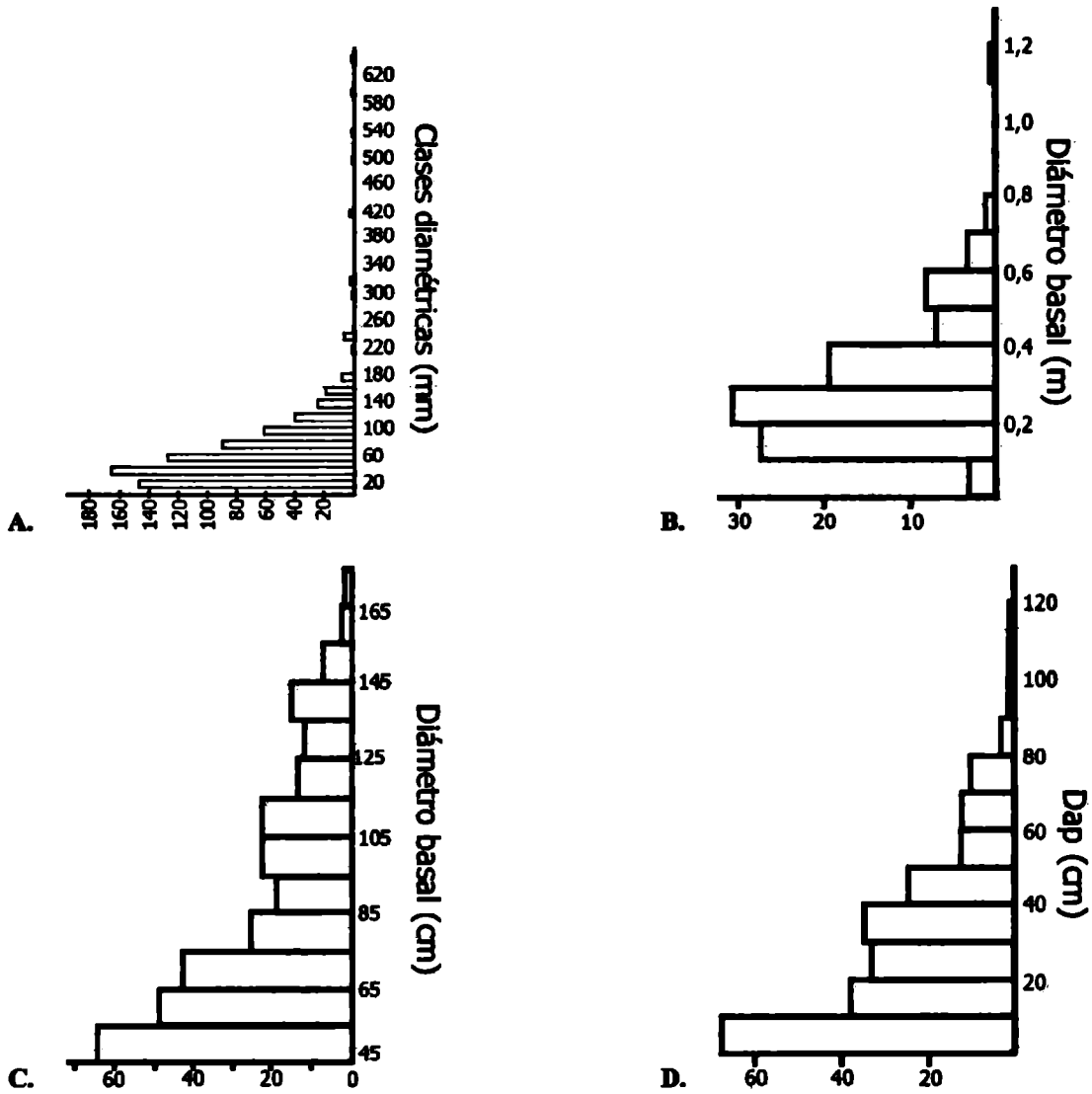


Figura 3.13: Distribución de clases diamétricas en coníferas fósiles y actuales. A: Araucariaceae y/o Podocarpaceae del Jurásico de Nueva Zelanda (redibujado de Pole, 1999). B: *Agathoxylon* sp. del Jurásico de Nueva Zelanda (Redibujado de Thorn (2005). C: *Agathis vittensis*, actual (Redibujado de Ash (1985). D: *Araucaria cunninghamii* en bosques lluviosos de Papúa Nueva Guinea y norte de Queensland, Australia (Redibujado de Ensign y Hill, 1995).

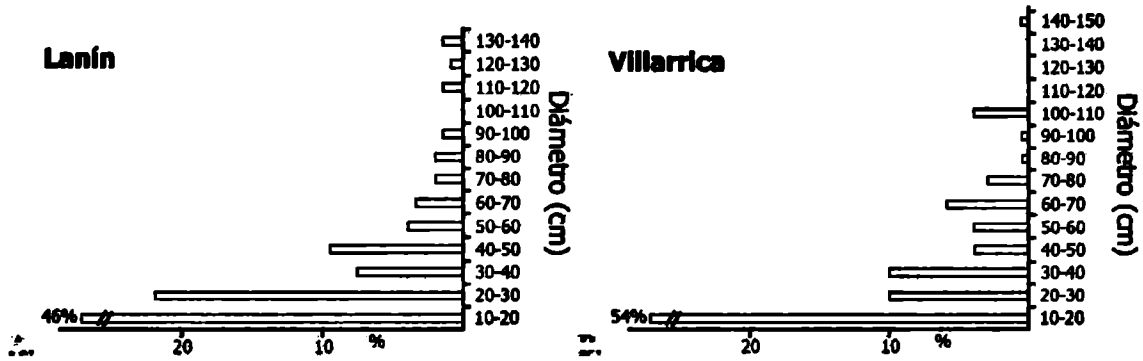


Figura 3.14: Distribución de clases diamétricas en coníferas actuales. A: *Araucaria araucana* en la localidad de Lanín y B: Villarrica (Chilo) (Redibujado de Fuenzalida y Ramirez, 1995).

Veblen (1982) realizó una investigación sobre la dinámica de los distintos bosques de *A. araucana* en la Cordillera de los Andes y de Nahuelbuta, considerando las alteraciones alogénicas como un factor de primera importancia, dado que la distribución de la especie coincide con la ubicación de muchos sitios volcánicos activos. Los disturbios causados por erupciones volcánicas incluyen el enterramiento bajo gruesas capas de tefra e incendios provocados por lava y eyecciones incandescentes. *A. araucana* es usualmente resistente a los vientos por su extensivo sistema radicular (Alfonso, 1941), pero ocasionalmente puede caerse en sitios con suelos poco profundos (Burns 1991).

Veblen (*op cit.*) señaló que en los rodales puros de *A. araucana* en el límite altitudinal arbóreo, se observan varios grandes tocones quebrados, y todos los árboles en pie están enterrados por una capa de escoria de al menos 0,5 m, lo que refleja que un bosque adulto original fue destruido parcialmente por un efecto alogénico (deslizamiento de escoria) dejando un bosque abierto de árboles viejos de 20 m de altura y numerosas plántulas y brinzales (<15 cm Dap) que han surgido con posterioridad a la alteración. Se encuentran además muchos individuos de tamaño intermedio caídos y enterrados. La distribución de clases diamétricas (Fig. 3.15) es bimodal, con clara preeminencia de renovales y pocos individuos viejos como remanentes de una población anterior más numerosa. *A. araucana* presenta una doble estrategia de regeneración por claros, que depende de la caída de árboles por factores autogénicos (senescencia) y alogénicos (viento, peso de la nieve, vulcanismo). En ambos casos, la regeneración no es gradual, sino discontinua. Estos modos de regeneración corresponden a lo que se denomina reemplazo por claros o *gap-phase replacement*, donde los árboles jóvenes, para alcanzar la altura del dosel principal, dependen de la generación de claros en el dosel, usualmente luego de algún tipo de disturbio. Además, la especie en regeneración puede ya estar presente como *seedlings* o rebrotes de raíz que se activan gracias a los espacios creados o puede semillar masivamente en áreas junto a los espacios. Enright y Hill (1995) demostraron que la estrategia de regeneración de las coníferas del hemisferio sur es un repoblamiento intermitente que resulta de disturbios ocasionales, una estrategia consistente con la general tolerancia al sombreado y longevidad de las Araucariaceae.

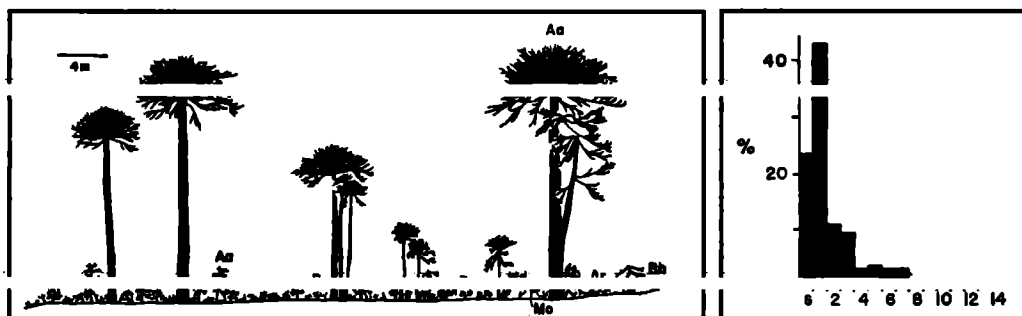


Figura 3.15: Perfil bidimensional y distribución de clases diamétricas para *Araucaria araucana* en rodales de bosque puro afectado por vulcanismo en Conguillío, Chile (n=151) (Modificado de Veblen, 1982).

La estructura poblacional del total de los individuos censados en la Barda Blanca no es bimodal, pero sí lo es la estructura obtenida para el Bosque en Pie (Tramo 2, Fig. 3.12 C). Es muy posible que determinados sectores de la Barda Blanca, particularmente el Bosque en Pie, hayan tenido un perfil similar al ilustrado por Veblen (1982), al menos en los meses siguientes a los primeros pulsos volcánicos, con pocos ejemplares viejos en pie, remanentes de una población anterior y numerosos renovales.

Una herramienta útil para determinar el tipo de regeneración, continua o discontinua, es el análisis de patrones de crecimiento radial de los individuos, es decir gráficos que reflejan el espesor de los anillos de crecimiento a lo largo de varios radios de un mismo individuo. Las especies que presentan una regeneración por creación de claros suelen presentar un importante crecimiento radial en los primeros años (anillos anchos) seguida de una disminución abrupta resultante del cierre del dosel (Gutiérrez *et al.*, 2004). Un sólo ejemplar medido (LPPB 13711B, ver Capítulo 7) presenta un abrupto descenso del grosor de anillo, pero por tratarse de ejemplares tan jóvenes resulta dificultoso distinguir la disminución normal del ancho de anillo por el crecimiento del dosel de los efectos mencionados derivados de la disminución poblacional.

Precisamente en el sector del Bosque en Pie, la sedimentología estaría indicando un cierto componente fluidal (*surge*), lo cual podría implicar que estos árboles más viejos quedaron tapados por un flujo piroclástico, al menos de características locales, que podría haber originado una estructura poblacional similar a la ilustrada por Veblen (1982). Con posterioridad, la regeneración a partir de renovales o rebrotes de raíz, sumado al crecimiento de los ejemplares más viejos habría dado origen a una estructura poblacional en forma de J invertida y un perfil bidimensional como el ilustrado más adelante en este capítulo (Fig. 3.19). Considerando la corta viabilidad de las semillas de diversas especies del género *Araucaria* (ver

Capítulo 5, Sección 5.4.2.2), que no se prolonga más allá de los 4 meses en condiciones naturales, la recolonización del sustrato volcánico debería haber ocurrido muy rápidamente.

Donoso (1993) señaló que en los bosques con una combinación de sucesión alo-autogénica, la misma puede resumirse en tres fases:

1. Desmoronamiento del dosel superior y establecimiento de la regeneración.
2. Crecimiento óptimo de la nueva regeneración.
3. Envejecimiento o período de máxima área basal, seguido por un largo período de estancamiento del crecimiento.

El sector de Bosque en Pie se halla probablemente en la etapa 1, mientras que la mayor parte de la Barda Blanca se hallaría en una etapa 2.

CONCLUSIÓN

La estructura poblacional de la Barda Blanca se refleja en forma de J invertida (gráfico unilateral) o de pirámide con base ancha y angostamiento abrupto hacia el tope (gráfico bilateral), reflejando una gran proporción de individuos jóvenes, alta densidad y baja área basal. Existe luego una mortalidad aproximadamente continua debido a la competencia inter o intraespecífica, con una disminución gradual hacia las clases superiores. La estructura poblacional observada en el sector del Bosque en Pie, con mayor representación de individuos de mayor diámetro, se debe probablemente a la acción de agentes externos (erupciones volcánicas), que interfirieron en el desarrollo de la población (sucesión alogénica) y determinando una regeneración episódica. La base ensanchada representa el nacimiento de una nueva población, mientras que los escasos individuos de gran diámetro son remanentes de una población anterior. El modo de regeneración de la especie parece haber sido similar al de las actuales Araucariaceae, con tolerancia al sombreado y regeneración esencialmente discontinua como consecuencia de la generación de claros por caída de árboles viejos o más probablemente por efectos de viento o vulcanismo según se aprecia en la pirámide poblacional del sector del Bosque en Pie, aunque no puede descartarse una combinación de etapas de regeneración discontinua y otras de regeneración continua, según se aprecia en la pirámide poblacional del total de la Barda Blanca. La existencia de agrupamientos (*clustering*) se discute en el inciso D (Densidad Poblacional) de este capítulo puede deberse a la escasa dispersión de las semillas, a rebrotes a partir de raíces o una combinación de ambos (Donoso, 1993).

B) ESTIMACIÓN DE ALTURAS

	Árboles de la Borda Blanca		<i>A. araucana</i> (Corvalán, 2000)		<i>A. araucana</i> (Donoso, 1993)		<i>A. raikiana</i> (Pole, 1999)		<i>A. cunninghamii</i> (Pole, 1999)		<i>A. patagonica</i> (Pole, 1999)	
	Ø (cm)	H est. (m)	Ø (cm)	H est. (m)	Ø (cm)	H est. (m)	Ø (cm)	H est. (m)	Ø (cm)	H est. (m)	Ø (cm)	H est. (m)
Mín.	3	2,9	4-19	4-9	10	4,8	1-10	7	≈3	5	≈3	5
Máx.	60	24,2	60	20,4	60	16,4	60	53	60	34	60	34
Prom	17,5	9,4		≈9		≈8		≈22		≈15		≈11-

Tabla 3.b: Comparación de diámetros y alturas estimadas de los árboles de la Borda Blanca y especies actuales de *Araucaria*.

Una visualización de las tablas de resultados de las fórmulas consideradas (Niklas, 2004 y Corvalán, 2000) da resultados consistentes. Se prioriza aquí los valores obtenidos con la fórmula de Niklas, 2004 (para validar su comparación con los resultados del Bosque Principal), siendo el promedio de alturas estimado para la Borda Blanca de 9,4 m con un rango de 2,9-24,2 m. De la comparación con especies actuales de *Araucaria* (Tabla 3.b), se deduce que al menos en estadios juveniles, los árboles de la Borda Blanca podrían haber alcanzado alturas similares a los de *A. araucana* actual.

Tabla 3.c: Estimación de alturas de los troncos de la Barda Blanca según las fórmulas de Niklas (2004) y Corvalán (2000) y cálculo de área basal por individuo.

Nº tronco	Diámetro (cm)	H estim. (m) (Niklas 2004)	H estim. (m) (Corvalán 2000)	Área basal (cm²)
1	18	10,6	9	254,5
2	9	6,5	5	63,6
3	8	6,0	4	50,3
4	17	10,2	8	227,0
5	10	7,0	5	78,5
6	9	6,5	5	63,6
7	9	6,5	5	63,6
8	15	9,3	7	176,7
9	15	9,3	7	176,7
10	28	14,4	12	615,8
11	20	11,4	9	314,2
12	26	13,6	11	530,9
13	5	4,2	2	19,6
14	20	11,4	9	314,2
15	18	10,6	9	254,5
16	15	9,3	7	176,7
17	8	6,0	4	50,3
18	8	6,0	4	50,3
19	11	7,5	6	95,0
20	30	15,0	13	706,9
21	5	4,2	2	19,6
22	5	4,2	2	19,6
23	7	5,4	3	38,5
24	5	4,2	2	19,6

Nº tronco	Diámetro (cm)	H estim. (m) (Niklas 2004)	H estim. (m) (Corvalán 2000)	Área basal (cm²)
25	10	7,0	5	78,5
26	22	12,1	10	380,1
27	15	9,3	7	176,7
29	20	11,4	9	314,2
30	27	14,0	12	572,6
31	11	7,5	6	95,0
32	21	11,8	10	346,4
33	30	15,0	13	706,9
34	40	18,3	16	1256,6
35	28	14,4	12	615,8
36	6	4,8	3	28,3
37	32	15,7	13	804,2
38	50	21,3	18	1963,5
39	45	19,9	17	1590,4
40	58	23,6	20	2642,1
41	60	24,2	20	2827,4
42	60	24,2	20	2827,4
43	40	18,3	16	1256,6
44	32	15,7	13	804,2
45	25	13,3	11	490,9
46	11	7,5	6	95,0
47	46	20,2	17	1661,9
48	13	8,4	7	132,7
49	13	8,4	7	132,7

Tabla 3.c (Continuación 1).

Nº tronco	Diámetro (cm)	H estim. (m) (Niklas 2004)	H esti.º. (m) (Corvalán 2006)	Área basal (cm²)
50	15	9,3	7	176,7
51	15	9,3	7	176,7
52	20	11,4	9	314,2
53	20	11,4	9	314,2
54	30	15,0	13	706,9
55	20	11,4	9	314,2
57	6,5	5,1	3	33,2
58	14	8,9	7	153,9
59	14	8,9	7	153,9
60	16	9,7	8	201,1
61	8	6,0	4	50,3
62	7	5,4	3	38,5
63	7	5,4	3	38,5
64	10	7,0	5	78,5
65	8	6,0	4	50,3
66	15	9,3	7	176,7
67	10	7,0	5	78,5
68	8	6,0	4	50,3
69	10	7,0	5	78,5
70	16	9,7	8	201,1
71	10	7,0	5	78,5
72	25	13,3	11	490,9
73	9	6,5	5	63,6
74	18	10,6	9	254,5
75	9	6,5	5	63,6

76	15	9,3	7	176,7
77	9	6,5	5	63,6
78	8	3,6	2	12,6
79	10	7,0	5	78,5
80	12	12,1	10	380,1
81	10	7,0	5	78,5
82	9	6,5	5	63,6
83	15	16,7	14	962,1
85	10	11,4	9	314,2
86	9	6,5	5	63,6
87	10	7,0	5	78,5
88	13	8,4	7	132,7
89	10	7,0	5	78,5
90	9	6,5	5	63,6
91	5	4,2	2	19,6
92	3	2,9	1	7,1
93	10	7,0	5	78,5
94	8	6,0	4	50,3
95	8	6,0	4	50,3
96	10	15,0	13	706,9
97	8	6,0	4	50,3
98	14	8,9	7	153,9
99	15	9,3	7	176,7
100	18	10,6	9	254,5
101	6	4,8	3	28,3
102	14	8,9	7	153,9
103	15	9,3	7	176,7
104	8	6,0	4	50,3

Tabla 3.c (Continuación 2).

Nº tronco	Diámetro (cm)	H estm. (m) (Niklas 2004)	H estm. (m) (Corvalán 2000)	Área basal (cm²)
105	7	5,4	3	38,5
106	12	8,0	6	113,1
107	7	5,4	3	38,5
108	17	10,2	8	227,0
109	15	9,3	7	176,7
110	22	12,1	10	380,1
111	10	7,0	5	78,5
113	15	9,3	7	176,7
114	9	6,5	5	63,6
115	18	10,6	9	254,5
116	22	12,1	10	380,1
117	27	14,0	12	572,6
118	15	9,3	7	176,7
119	13	8,4	7	132,7
120	5	4,2	2	19,6
121	5	4,2	2	19,6
122	20	11,4	9	314,2
123	10	7,0	5	78,5
124	10	7,0	5	78,5
125	14,5	9,1	7	165,1
126	13,5	8,6	7	143,1
127	22	12,1	10	380,1
128	16	9,7	8	201,1
129	10	7,0	5	78,5
130	8	6,0	4	50,3

131	6	4,8	3	28,3
132	14	8,9	7	153,9
133	17	10,2	8	227,0
134	6	4,8	3	28,3
135	9	6,5	5	63,6
136	7	5,4	3	38,5
137	10	7,0	5	78,5
138	7	5,4	3	38,5
139	10	7,0	5	78,5
141	15	9,3	7	176,7
142	10	7,0	5	78,5
143	10	7,0	5	78,5
144	8	6,0	4	50,3
145	9	6,5	5	63,6
146	12	8,0	6	113,1
147	18	10,6	9	254,5
148	24	12,9	11	452,4
149	10	7,0	5	78,5
150	8	6,0	4	50,3
151	20	11,4	9	314,2
152	25	13,3	11	490,9
153	60	24,2	20	2827,4
154	36	17,1	14	1017,9
155	30	15,0	13	706,9

D) PARÁMETROS ESTRUCTURALES DEL BOSQUE

La densidad del bosque fue calculada utilizando el análisis del vecino más cercano según dos programas: PAST (Hammer *et al.*, 2001) y CrimeStat (Levine, 2002) y el método denominado *Point-Centered Quarter* (Cottam y Curtis, 1956). El método del vecino más cercano permite calcular la densidad de puntos y además detectar la presencia de agrupamientos vs. distribución al azar de puntos con ubicación bidimensional.

Como la alta densidad de puntos en la Barda Blanca impide tomar los distintos individuos como posiciones diferenciadas con GPS, se tomaron sólo algunos puntos con GPS y se calcularon el resto de las coordenadas en base a los rumbos y distancias medidos en el terreno, con la correspondiente declinación magnética.

El método *Point-Centered Quarter* se usa en bosques modernos y es particularmente efectivo en stands monodominantes (Cúneo *et al.*, 2003). Se traza una transecta inicial a través del stand, y se disponen puntos estación equidistantes a lo largo de esta línea. La equidistancia no influye significativamente en los resultados, según se pudo comprobar en los cálculos del Bosque Principal. Cada punto estación se cruza con una línea perpendicular imaginaria que divide el espacio en cuatro cuartos o cuadrantes. La distancia de cada punto estación al individuo más cercano se mide para cada uno de los cuatro cuadrantes. El promedio de las cuatro distancias es igual a la raíz cuadrada del área media M (demostrado empíricamente por Cottam *et al.* (1953) y por Morisita (1954), donde M es la recíproca de la densidad: $M=1/D$).

En el nivel de la Barda Blanca se realizaron tres transectas: una en el sector de la Canaleta y dos en el Tramo 4 (Figs. 3.16 y 3.17).

Para calcular la densidad de individuos, es necesario calcular la distancia media (X) y el área media por planta (M). X se determina sumando todas las distancias medidas en la muestra y dividiendo este valor por el número total de distancias. En este método, a diferencia de otros que utilizan distancias, el X obtenido es el valor correcto de la raíz cuadrada de M y no requiere correcciones. Una vez obtenida X , se calcula M y la densidad por unidad de área D , resumiendo:

X = promedio de las distancias medidas

$X = \sqrt{M}$

$M = 1/D \rightarrow D = 1/M$

$X = \sqrt{1/D} \rightarrow D = 1/X^2$

Es decir que la Densidad (D) es igual a la recíproca del promedio de las distancias medidas elevado al cuadrado.

TRANSECTA CANALETA (Bosque Joven, Barda Blanca)

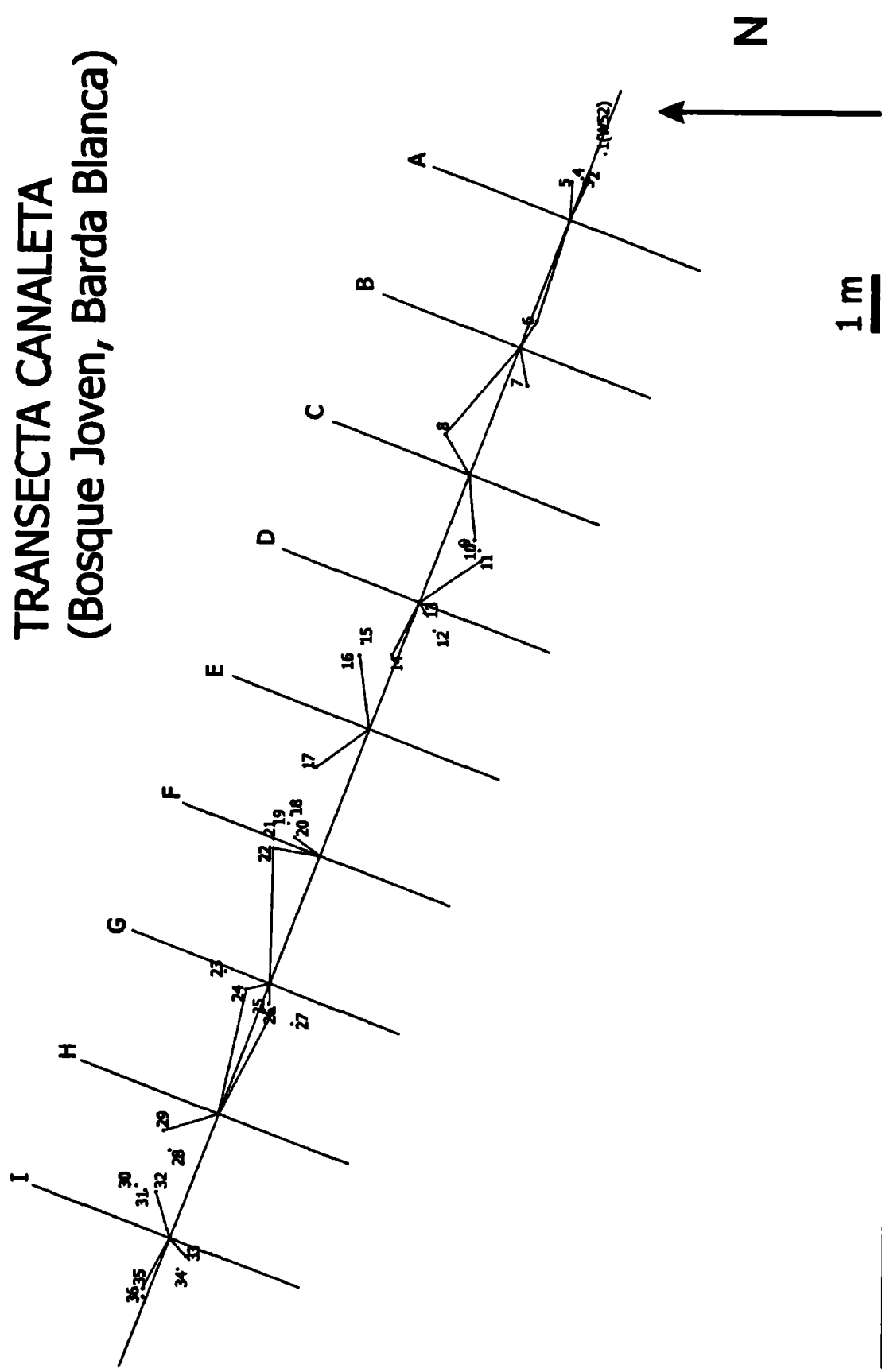


Figura 3.16: Transecta realizada en el sector de la "Canaleta" o Tramo 1 del Bosque Joven. Equidistancia de los cuadrantes= 2,40 m.

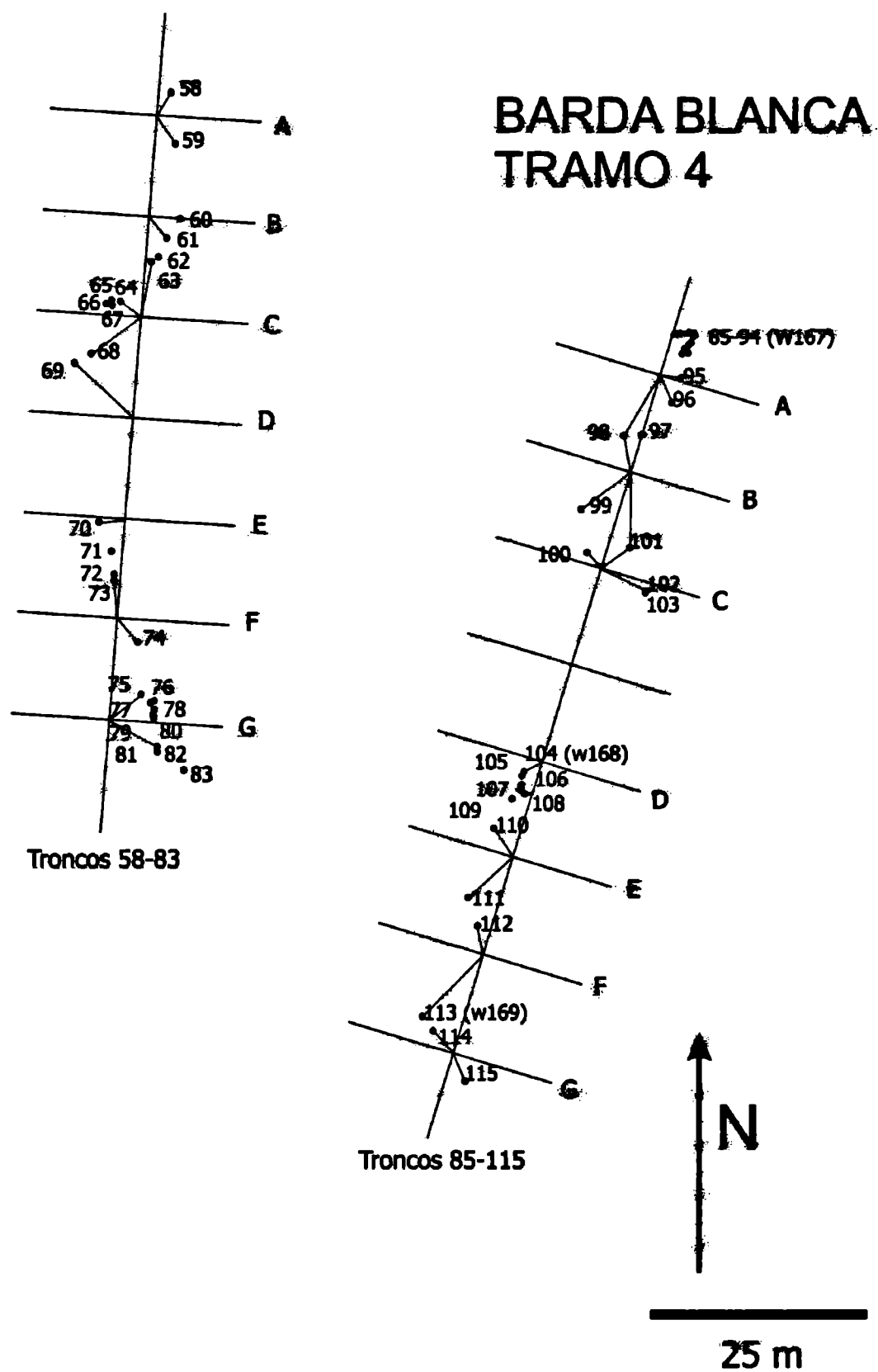


Figura 3.17: Transectas realizadas en dos sectores del Tramo 4 del Bosque Joven. Equidistancia de los cuadrantes= 12 m.

RESULTADOS

CÁLCULO DE DENSIDAD CON EL PROGRAMA PAST (Hammer *et al.*, 2001)

Para el Tramo 2 (Canaleta):

$n=36$

Área mapeada: $213,76 \text{ m}^2 = 0,021376 \text{ Ha}$

Distancia media al vecino más cercano: 1,01 m

Distancia media esperada: 1,21 m

Densidad media: $0,168 \text{ ind/m}^2 = 1.680 \text{ ind/Ha}$

Detección de agrupamientos (*clustering*)

La probabilidad de que la distribución sea al azar se presenta como valor R, donde

$$R = 2d/\sqrt{(A/N)}$$

d = distancia media entre individuos

A = área del *convex hull* (polígono convexo más pequeño que engloba a todos los puntos)

N = nº de individuos

Puntos agrupados dan valores de $R < 1$, patrones de Poisson dan $R = 1$, mientras que puntos con amplia dispersión dan valores de $R > 1$. El valor de R obtenido varió entre 0,67 y 0,87 según el tipo de corrección de margen, por lo que se interpreta que existen agrupamientos, que en los mapas se observa están formados por 4-6 individuos.

CÁLCULO DE DENSIDAD CON EL PROGRAMA CRIMESTAT (Levine, 2002)

Para testear los resultados obtenidos mediante el programa PAST se utilizó además el CrimeStat II (Levine, 2002), mediante el cual se realizó un análisis del Vecino más Cercano (*Nearest Neighbour Analysis*) para el Tramo 2 o Canaleta del Bosque Joven.

El uso del área total seleccionada produce dos distorsiones en la estimación de densidad (Artabe *et al.*, 2007). Primero, la representación errónea de la densidad se relaciona con el patrón de distribución de la vegetación. La densidad total podría ser considerada como representativa, si el patrón de distribución fuera azaroso u homogéneo. Mientras que puntos más agrupados o más dispersos que lo que cabría esperar por azar, no constituyen medidas precisas. Segundo, el área total del bosque incluye sectores de pobre preservación que no deberían considerarse. Para

resolver ambos problemas, se utiliza el *Nearest neighbour index* (Nni) y el *Nearest neighbour hierarchical spatial clustering* (Nnh).

El Nni o *Nearest Neighbour Index* es el cociente entre las distancias medias al vecino más cercano observadas y aquellas esperadas por azar (Levine, 2002):

$$\text{Nni} = d(\text{NN}) / d(\text{azar})$$

De este modo, compara la distancia promedio de cada punto al vecino más cercano con una distancia que se esperaría sólo debido al azar. Si la distancia promedio observada es aproximadamente igual a la esperada, el Nni dará alrededor de 1. En cambio, si la distancia promedio observada es menor que la esperada, el Nni valores menores a 1, indicando la presencia de agrupamientos. Contrariamente, si la distancia promedio observada es mayor a la esperada, el Nni dará valores mayores a 1, indicando la presencia de sobredispersión.

Resultados del Análisis del Vecino más cercano para el Tramo 1:

n=36

Distancia media al vecino más cercano (dNN): 1,01 m

Distancia mínima.....: 0,17 m

Distancia máxima.....: 62,55 m

Área.....: 1751,01 m²

Distancia Media esperada (d azar).....: 3,49 m

Nearest Neighbor Index.....: 0,2898

Test Estadístico (Z).....: -8,1520

p (una cola).....: 0,0001

p (dos colas).....: 0,0001

De este análisis se desprende que existen diferencias altamente significativas entre las distancias observadas y esperadas ($p < 0,05$ para una cola, $p < 0,025$ para dos colas). Efectivamente, el Nni es mucho menor que 1, por lo que se interpreta que **existen agrupamientos**.

Nearest Neighbor Hierarchical Clustering

El Nnh o *nearest neighbor hierarchical clustering* permite identificar grupos de puntos muy próximos espacialmente (Levine, 2002). El CrimeStat utiliza la rutina del vecino más cercano y define una distancia crítica o *threshold distance*, ésta representa el intervalo de confianza alrededor de una distancia esperada por azar y compara esta distancia con aquella entre todos

los pares de puntos. Sólo los puntos que están más próximos a otros que la distancia crítica se seleccionan para hacer un agrupamiento. Además, es posible especificar el número mínimo de puntos por grupo. De este modo, sólo los puntos que cumplan ambos criterios –más próximos que la distancia crítica y perteneciendo a un grupo con el número mínimo especificado- se agrupan en *clusters* de primer nivel, que a su vez pueden agruparse en *clusters* de segundo, tercero y otros niveles.

n.....: 36

Probabilidad de agrupar pares de puntos por azar: 0,01 (1%)

Valor de Z para el intervalo de confianza: -2,326

Distancia crítica (*threshold distance*): 1%

Nº mínimo de árboles por *cluster*: 4

Clusters encontrados.....: 4

Orden	Cluster	X Media	Y Media	Área (m ²)	Puntos	Densidad (ind/Ha)
1	1	22,39	-29,7	4,07	6	14.700
1	2	2,13	0,11	1,28	5	38.900
1	3	25,36	-38,37	0,77	5	64.600
1	4	32,25	-45,98	5,7	5	8.700

De estos resultados se deduce la imposibilidad de estimar la densidad a partir de estos *clusters*, cuya cantidad de individuos es demasiado baja, al igual que como ocurrió al realizar este análisis con el programa PAST.

La existencia de grupos o *clusters* de primer orden que no se reúnen en grupos de mayor orden, imposibilitaría el cálculo de densidades absolutas para la totalidad del área considerada. Sin embargo, se realizó una estimación de densidad de Kernel considerando los *clusters* 1, 2 y 4 como un único stand homogéneo debido a la mayor similitud de coordenadas, obteniendo un valor de 500 individuos/Ha. El mismo es comparado con los restantes resultados obtenidos en la Discusión.

CÁLCULO DE DENSIDAD CON EL MÉTODO *POINT-CENTERED QUARTER* (Cottam y Curtis, 1956)

A partir de las tres transectas realizadas en la Barda Blanca, contabilizando un total de 23 puntos estación y 53 distancias medidas, se obtuvieron los siguientes valores:

Distancia media (X): 4 m

Área media (M): 16 m²

Densidad total (D): 625 ind/Ha

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos según los tres métodos son los siguientes:

PAST: 1.680 ind/Ha

CrimeStat: 500 ind/Ha

***Point-Centered Quarter*: 625 ind/Ha**

Según se detalló en la metodología, los tres métodos utilizados tienen restricciones particulares para su utilización.

El programa PAST trabaja con los siguientes supuestos: los elementos son pequeños en relación a la distancia que los separa; $n > 50$ y el dominio es mayormente convexo. El área se estima utilizando el rectángulo más pequeño o bien el menor polígono convexo (*convex hull*) que incluya todos los puntos. Ambos resultan inapropiados si el dominio es muy cóncavo, lo cual produce una sobreestimación de la densidad. El sector utilizado para calcular la densidad (Tramo 1 de la Barda Blanca) viola los dos últimos supuestos con un $n=36$ y un área más bien cóncava, lo que produce un resultado evidentemente sobreexagerado.

El programa CrimeStat, en cambio, utiliza distancias entre árboles y el valor sería más confiable (M. Arturi, com. pers.), sin embargo, al existir agrupamientos evidenciados por el Nni, los valores de densidad se ven igualmente exagerados dentro de cada grupo o *cluster*. El cambio, el valor obtenido del agrupamiento de los *clusters* con coordenadas similares, arrojó un valor similar al obtenido mediante el método descripto a continuación.

En la utilización del método *Point-Centered Quarter*, los análisis modernos sugieren un mínimo de 15 puntos estaciones por *stand* (Newsome y Dix, 1968 visto en Cúneo *et al.*, 2003). Respecto del número de distancias medidas necesarias, este método es el que presenta el menor coeficiente de variación, sugiriéndose unas 40 mediciones de distancia (Cottam y Curtis, 1956). Las tres transectas utilizadas (Tramo 1 y dos del Tramo 4) proveen un set de datos integrado suficiente como para ser considerado estadísticamente significativo, contabilizando un total de 23 puntos estación y 53 distancias medidas.

En ocasiones, algunos troncos son los individuos más próximos a dos puntos estaciones de la misma transecta y por lo tanto son registrados dos veces. Cottam y Curtis (*op. cit.*) discutieron este problema, determinando que los resultados en tales casos no se ven afectados por este solapamiento.

Dos consideraciones más deben hacerse respecto del uso de este método. El mismo presupone una ubicación aleatoria, o al menos objetiva, de los puntos estación, y una población de individuos que tiene una distribución espacial cercana al azar. Respecto de la primera premisa, relacionada a la ubicación de la transecta y los puntos estación, dichos autores determinaron que en comparación con los restantes métodos de distancias, en éste, la distancia media obtenida se ve muy poco o nada afectada. En esta tesis, las transectas fueron trazadas en la dirección generalizada que mostraba la nube de puntos, intentando dejar una similar cantidad de puntos a ambos lados de la transecta y los puntos estación fueron ubicados en forma equidistante, es decir objetiva, sobre la misma. Respecto de la segunda premisa, relacionada a la distribución aleatoria de los individuos, hace que se deba considerar con precaución los resultados obtenidos. De las observaciones realizadas a campo y de los resultados obtenidos con la rutina del vecino más cercano (Nni) del programa CrimeStat y con el programa PAST, se desprende la existencia de agrupamientos de 5-6 individuos. Sin embargo, dada la naturaleza lineal del afloramiento de la Barda Blanca, que dificulta seriamente el uso de métodos areales, se considera aquí justificado el uso del método del *Point-Centered Quarter*. Los resultados obtenidos son por demás coherentes con aquellos obtenidos mediante el CrimeStat al agrupar *clusters* y con otros bosques fósiles con individuos de diámetros semejantes (Tabla 3.d) y se discuten más adelante. Se considera por lo tanto como válido el valor de densidad obtenido de 625 ind/Ha.

Diversos autores han utilizado métodos de área fija para la estimación de densidad de bosques fósiles (Jefferson, 1982; Pole, 1999), usualmente obteniendo la densidad como el número de individuos dividido el área total relevada. Otros autores han utilizado métodos de distancia (Cúneo *et al.*, 2003; Artabe *et al.*, 2007). Thorn (2005) estudió un bosque jurásico de Nueva Zelanda con un afloramiento muy similar al descrito para la Barda Blanca, y que la autora denomina esencialmente “unidimensional” con excepción de una pequeña área bidimensional. En tal sentido, señala, que la línea aleatoria trazada por la forma del afloramiento a lo largo del paleosuelo, no puede ser ampliada hasta cubrir una transecta de 2-5 m de ancho, como se requiere en bosques modernos. De este modo, calcula la densidad en base al área bidimensional (equivalente al Tramo 1 relevado por nosotros), como cantidad de árboles dividida el área total mapeada.

Página siguiente: Tabla 3.d: Comparación de datos de densidad del bosque de la Barda Blanca con bosques de gimnospermas fósiles y actuales.

Fuente	Procedencia/Edad	Sistemática, caracteres	Densidad
Barda Blanca, esta tesis	Santa Cruz, Jurásico Medio	Araucariaceae, Bosque Puro?	625 ind/Ha (Ø medio 17,5 cm)
Pole (1999)	Nueva Zelanda, Triásico	Coníferas	552-851 ind/Ha (Ø medio 13,7-16,3 cm)
Jefferson (1982)	Antártida, Cretácico Inferior	Araucariaceae, Podocarpaceae, Taxodiaceae	588 ind/Ha (Ø medio 8-22 cm)
Thorn (2005)	Nueva Zelanda, Jurásico	Abietinoide <i>in situ</i> , Agathoxylon <i>ex situ</i>	2.353 ind/Ha (Ø medio 23-30 cm)
Brea <i>et al.</i> (2005)	Mendoza, Triásico	Mixto Araucariaceae y Corystospermaceae	600-700 ind/Ha (Ø medio Arauc. 36 cm; Corystosp. 60 cm)
Artabe <i>et al.</i> (2007)	Mendoza, Triásico	Corystospermaceae	726-1.503 ind/Ha (Ø medio 24-27 cm)
Cúneo <i>et al.</i> (2003)	Antártida, Triásico	Monotípico (Corystospermaceae?)	274 ind/Ha (Ø medio 27,7 cm)
Tortorelli (1956)	Neuquén, actual	<i>Araucaria araucana</i> , bosque "denso"	1.600-2.400 ind/Ha (Ø <30 cm)
Tortorelli (1956)	Misiones, actual	<i>Araucaria angustifolia</i> , bosque "denso"	70-100 ind/Ha (Ø <30 cm)
Donoso (1993)	Neuquén, actual	<i>Araucaria araucana</i> , bosques mixtos con <i>Austrocedrus chilensis</i> , <i>Nothofagus pumilio</i> , <i>N. antarctica</i> , <i>Saxegothaea conspicua</i> , etc.	1.059-1.125 ind/Ha
Ogden y Stewart (1995, visto en Pole 1999)	Nueva Zelanda, actual	Stand de <i>Agathis</i> de 30-130 años de edad	100-1.000 ind/Ha
Ahmed y Ogden (1987, visto en Pole 1999)	Nueva Zelanda, actual	Bosques mixtos, maduros, de <i>Agathis</i>	216-1.219 ind/Ha
Burgess (1981, visto en Pole 1999)	Ontario, Canadá. Actual.	Coníferas de hojas aciculares.	3.870 ind/Ha
Smith (2008)	Queensland, Australia. Actual.	<i>Araucaria bidwillii</i>	10-13 ind/Ha (Bosques "secos", Ø medio 50-60 cm hasta 90 cm). 33 ind/Ha (Bosques nublados, Ø medio 46-67 cm, máximo 100-120 cm).
Enright y Hill (1995)	Papúa Nueva Guinea, actual	<i>Araucaria hunsteinii</i>	413 ind/Ha (Ø > 10 cm)
Enright y Hill (1995)	Papúa Nueva Guinea, actual	<i>Araucaria cunninghamii</i>	510 ind/Ha (Ø > 10 cm)

De aquí se desprende que los valores obtenidos para la Barda Blanca, son bastante similares a aquellos de los bosques naturales de las actuales *Araucaria hunsteinii* y *A. cunninghamii* que crecen en Nueva Guinea, pero éstos se tratan de bosques maduros, por lo que la Barda Blanca habría tenido una densidad menor al alcanzar la madurez. El valor de densidad de la Barda Blanca entra también dentro de los valores de densidad obtenidos para bosques puros y mixtos de *Agathis*.

Respecto de los bosques fósiles, la mayor similitud tanto en cuanto a la densidad como al diámetro promedio de los individuos, se halla respecto de los bosques cretácicos de la Antártida descritos por Jefferson (1982) como de los bosques del Jurásico Medio de Nueva Zelanda descritos por Pole (1999). En ambos casos se trata de bosques de coníferas, de tres familias (Araucariaceae, Podocarpaceae y Taxodiaceae) en el caso de Jefferson (*op. cit.*) y de coníferas indeterminadas en el de Pole (*op. cit.*).

INTERPRETACIONES

En los análisis realizados tanto con el programa PAST como con el CrimeStat resultó evidente la presencia de agrupamientos de 5-6 árboles, los cuales están separados por una distancia promedio de 1,01 m pero que puede ser mucho menor (Fig. 3.18 A, C) hasta una distancia mínima de 17 cm.

La forma del afloramiento constituye un problema para realizar estimaciones totales de densidad, dado que la mayor parte de los troncos se hallan preservados contra un “muro” de toba. Por ello el relevamiento ha sido lineal a lo largo del mismo e impide la estimación de un área confiable para calcular densidad. Sin embargo, las 126 distancias calculadas entre los individuos del resto del afloramiento arrojan valores coherentes: promedio 3,9 m con un rango de 0,1 a 45 m (Tramo 1 según CrimeStat: promedio 1,01 m, rango 0,17-65,55 m). Los valores más altos hallados representan en general zonas mal preservadas o de difícil relevamiento, siendo los valores menores los más frecuentes.

La presencia de agrupamientos o *clusters* puede deberse a tres factores (Donoso, 1993). En primer lugar, el tipo de semillas y el modo de dispersión puede generar una distribución agrupada: si éstas son grandes y pesadas, tienden a caer y concentrarse cerca de los árboles progenitores, generando *clusters*. En segundo lugar, puede considerarse la propagación vegetativa por medio de estolones. Por último, diferencias locales en los microambientes del bosque podrían producir un patrón de distribución agregada.

A juzgar por la abundancia de los “renovales” hallados, los cuales pueden encontrarse en posición de vida a escasos 10-20 cm entre sí (Fig. 3.18 B), es posible que el patrón observado se deba al modo de dispersión de esta especie, si bien las semillas no habrían sido de grandes dimensiones, la ausencia de alas dificultaría una dispersión importante.

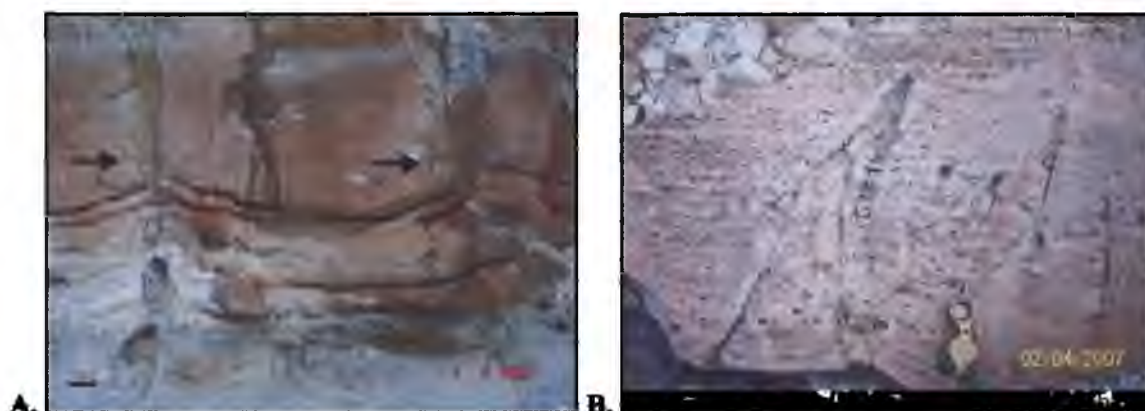


Figura 3.18: A) y C) Proximidad entre individuos juveniles (flechas). B: Proximidad entre “renovales” en posición de vida. Escala en A, B y C= 10 cm.



En araucariáceas es frecuente el fenómeno de reproducción vegetativa por reiteración (Grosfeld y Barthélémy, 1995; Barthélémy y Caraglio, 2007), fenómeno morfogenético por el cual el organismo duplica total o parcialmente su arquitectura elemental o unidad arquitectural. Existen reiteraciones que ocurren a partir de las yemas latentes en las raíces de un árbol, generando nuevos individuos jóvenes (reiteración total). Sin embargo en este caso cabría esperar individuos mucho más jóvenes al lado de un tronco adulto, fenómeno que no se ha hallado en este bosque. Contrariamente, parece haber una neta separación entre individuos muy jóvenes que ocupan la mayor parte del bosque y sectores localizados con individuos adultos.

Considerando los valores de densidad obtenidos junto a la estructura de clases diamétricas, se deduce que probablemente todo el nivel de Bosque de la Barda Blanca esté constituido por una cohorte de plantas de aproximadamente la misma edad, y en el caso de los *clusters*, de árboles procedentes de la misma planta progenitora. Excepcionalmente se encuentran ejemplares adultos, de diámetro mucho mayor, en el Tramo 2 (Bosque en Pie). Estos individuos podrían estar representando remanentes de una cohorte anterior, previa a la/s erupción/es que constituyeron el paleosuelo que da asiento al Bosque Joven, o bien que estos árboles mayores

fueran pioneros del paleosuelo recientemente establecido, a lo cual se sucede luego el establecimiento de un bosque joven de alta densidad.

RESUMEN PARÁMETROS ESTRUCTURALES BARDA BLANCA:

- Área mapeada:--
- Cantidad de árboles: 155
- Distancia entre individuos (Relevamiento unidimensional: 126 troncos. Dist. Promedio y desvío estándar): 3,94 / 6,95
- Distancia al vecino más cercano (Relevamiento bidimensional: 36 troncos en el Tramo 1 o Canaleta):
- Diámetro (Promedio, Desvío estándar, Rango): Promedio 17,54 cm, Desvío Estándar 13,05; Rango 3-60cm)
- Densidad de individuos (ind/Ha): 625
- Área basal (cm^2/indiv): 374,5 (Rango 7,1-2.827,4)
- Área basal (cm^2/Ha): 629,16

E) ESTRUCTURA BIDIMENSIONAL DEL BOSQUE

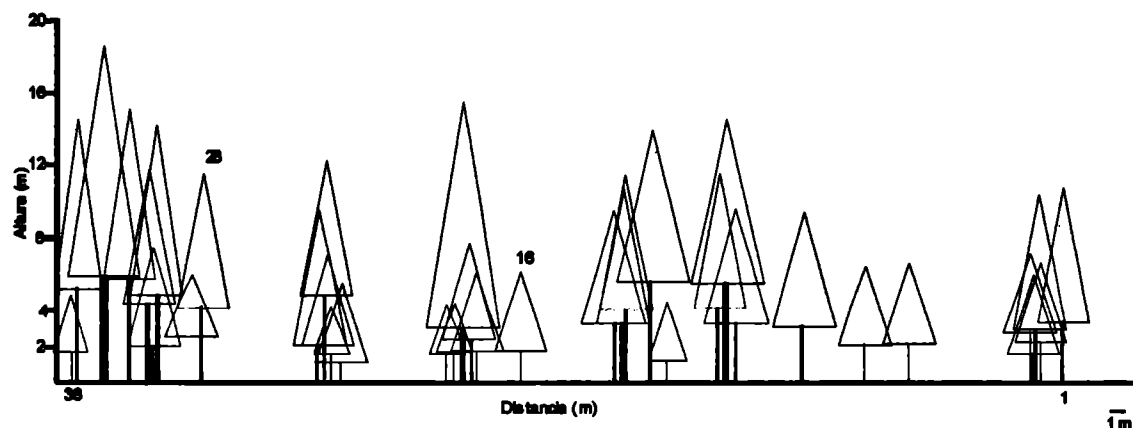


Figura 3.19: Perfil diagrama de Richards (1941) para la transecta realizada en el Tramo 2 de la Barda Blanca (Canaleta), árboles 36-1. Resulta evidente la presencia de *clusters* o agrupamientos.

3.4 Características del Nivel de Bosque Principal o del Sendero turístico

A) CARACTERÍSTICAS GENERALES

Se asienta sobre un paleosuelo tobáceo de color marrón rojizo, bien consolidado, con improntas de abundantes restos vegetales (¿raíces?) que alcanzan varios centímetros de longitud; dispuestas subhorizontalmente en los planos de estratificación. Los troncos se hallan por lo general tumbados, aunque en ocasiones se hallan tocones en posición de vida (Fig. 3.20).



Figura 3.20: Bosque Principal. A. y B: Troncos tumbados en el sector del sendero turístico. C: Tocón en posición de vida próximo al Destacamento de Guardaparques. D: Árbol “abuelo” de 3 m de diámetro.

La preservación de los troncos del Bosque Principal es generalmente regular a pobre, se hallan silicificados en forma masiva, en colores rojizos y negros, con anillos de crecimiento raramente visibles con lupa de mano. En algunos ejemplares sí resulta posible distinguir anillos de crecimiento y estructura anatómica con lupa de mano, tales ejemplares presentan coloraciones claras (ocres y blanquecinas).

La meteorización de los ejemplares suele ser importante, mostrando grados variables de erosión en la superficie, pero algunos troncos están aún en pie, como fue también notado por Riggs (1926:544) e ilustrado por Frenguelli (1941, Lám. 25 Fig 1), la foto de Frenguelli muestra troncos muy espaciados, y no una formación forestal densa.

Algunos ejemplares presentan sectores con preservación diferente, con colores claros y una marcada fracturación en forma de astillas, de estos sectores se extrajeron las muestras.

Este nivel se halla representado en tres zonas bien definidas (Figs. 3.21, 3.22, 3.23):

1. Sendero turístico y zonas adyacentes, hacia abajo del Destacamento de guardaparques (Casa superior).
2. Cercanías de la Seccional de guardaparques (Casa inferior).
3. "Cerro de las Improntas"

Figura 3.21: mapa general del aforamiento del Bosque Principal: Sendero Turístico, Cerro de las Imprimantas y sectores próximos a las casas de Guardaparques (Seccional y Destacamento). W8: Aforamiento de la Barda Blanca en el sector del Cerro de las Imprimantas.



Figura 3.22: Árboles del sendero turístico y árboles hacia abajo del destacamento de guardaparques (GP).

MAPA DETALLE "CERRO DE LAS IMPRONTAS"

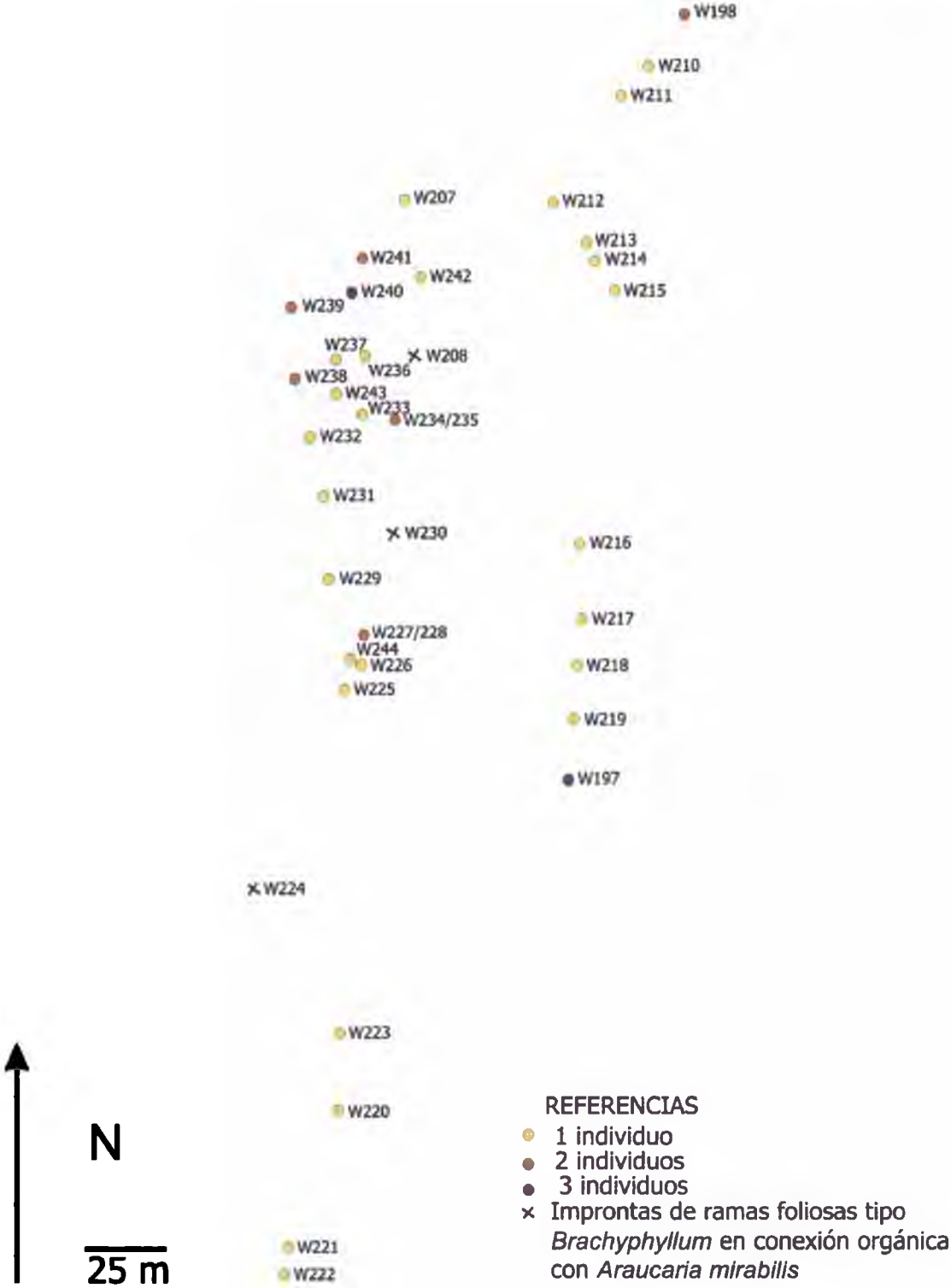


Figura 3.23: Detalle de los árboles del "Cerro de las Improntas".

RELEVANCIA DEL “CERRO DE LAS IMPRONTAS”

El nivel de Bosque Principal fue prospectado en la campaña de abril de 2006 y censado exhaustivamente en las campañas de abril y octubre de 2007 mediante GPS, brújula y cinta métrica.

Inicialmente se estableció la correspondencia entre el bosque del sendero turístico y las zonas aledañas al destacamento de guardaparques (casa superior o GP en los mapas). En la última campaña se pudo además corroborar la presencia de dos zonas más pertenecientes al mismo nivel fosilífero: aquella con árboles próximos a la seccional de guardaparques (casa inferior) y el área del Cerro de las Improntas.

Éste último presentó algunos inconvenientes respecto de su identificación inicial, por cuanto se halla topográficamente casi a la misma altura del afloramiento del bosque de la Barda Blanca, y en aparente continuación lineal con el mismo. El primer “morro” del Cerro de las Improntas, contiguo a la ruta de acceso al yacimiento, presenta características sedimentológicas y fosilíferas que hicieron pensar en un momento se tratase del mismo nivel de la Barda Blanca.

Sin embargo, sólo algunos pocos metros más siguiendo en dirección NNE, comenzaron a hallarse troncos de gran porte y preservación idéntica a la del Bosque Principal. Sedimentológicamente se halló una total correspondencia con el Bosque Principal, hallándose estos troncos sólo parcialmente recubiertos por toba silicificada de color grisáceo cuando fresca, rojiza en la mayoría de los casos por procesos de oxidación y meteorización. En cambio, se hallan completamente ausentes los niveles estratigráficos característicos de la Barda Blanca. Al caminar el cerro no se hallaron evidencias visibles de falla, sin embargo al observar el mapa geológico correspondiente se comprobó la existencia de una falla de gran extensión (Ver Capítulo 2, Fig. 2.2) y rumbo aproximado N-S (Panza, 2001). Efectivamente, se nos informó que la ruta de acceso al monumento fue construida aprovechando un abra natural del terreno (Gpque. C. Zoratti, com. pers.), lo cual nos hace pensar que la ruta actual podría estar pasando por la zona de falla que afecta el conjunto de los niveles estudiados.

En este caso, la falla sería de tipo normal, por cuanto el nivel superior correspondiente al Bosque Principal se halla topográficamente al mismo nivel que el más antiguo correspondiente a la Barda Blanca, que en el Cerro de las Improntas se halla soterrado. Finalmente se pudo hallar nuevamente el nivel de la Barda Blanca hacia el NNW del Cerro de las Improntas (600 m) y hacia el NNE del destacamento de guardaparques (800 m) (Figs. 3.21 y 3.24 B).

El “Cerro de las Improntas” adquiere así un lugar de gran importancia. Se hallan en él tocones *in situ* de grandes dimensiones, con las características del Bosque Principal, típicamente dispuestos en mojones naturales conformados por toba muy silicificada de color rojizo, más raramente como troncos tumbados. Uno de estos tocones presenta además una aparente bifurcación basal (Fig. 3.24 C). En otras ocasiones, queda preservada únicamente la impronta de

la corteza en la toba y escasos restos de leño en el hueco dejado por el tocón en el centro del “mojón” (Figs. 5.45 C, D y 7.18).

Fundamentalmente, este sitio es del mayor interés por el hallazgo de improntas de ramas foliosas y estróbilos femeninos en conexión orgánica y asociados a estos troncos, permitiendo vincular estas improntas al resto del Bosque Principal, donde muy probablemente sufrieron saqueo desde hace más de 100 años.

La superficie expuesta estimada total para el Bosque Principal es de 50 Ha.



Figura 3.24: Cerro de las Improntas. A: En primer plano, últimos afloramientos de la Barda Blanca, separados del Cerro de las Improntas (de colores rojizos) por la ruta de acceso al MNB. Obsérvese el color rojizo de la explanada superior, debido a la oxidación de la toba originalmente color gris. B: Afloramiento de la Barda Blanca en W8, hacia el fondo se observa nuevamente el color rojizo característico del Cerro de las Improntas. C: Tocón *in situ* en el Cerro de las Improntas con bifurcación basal.

En la Tabla 3.e se detallan los datos de los troncos relevados, todos correspondientes al mismo nivel. Se incluyen en la tabla los resultados obtenidos de altura teórica en metros según las fórmulas de Niklas (2004) y Corvalán (2000) y área basal/individuo (m^2).

Del total de troncos relevados ($n=149$), 37 corresponde a tocones en posición de vida (TIS), 59 a troncos enteros o fragmentos de dimensiones importantes, siempre tumbados y 52 conjuntos de astillas (AS) con clara orientación y abundancia que hacen presuponer su correspondencia a un individuo o a tocones *in situ* muy meteorizados lo que impide la medición precisa del diámetro. El ejemplar “abuelo” -de 3 m (Fig. 3.20 D) no se incluyó en ninguna de estas categorías por hallarse sumamente incompleto. Del total de ejemplares, en 95 se pudo medir un diámetro fiable para el cálculo de alturas.

La **orientación** de los individuos tumbados fue medida desde la base hacia la copa del árbol, midiendo de este modo la dirección hacia la cual cayeron. En algunas ocasiones se pudo identificar la base del árbol gracias a la presencia de un ensanchamiento (cuello) y/o raíces, en otros casos la salida de ramas y particularmente la posición del leño de reacción estaría señalando la parte inferior del árbol). La orientación promedio es N109, con un desvío estándar de 47,66; es decir una orientación predominante E-SE (Fig. 3.25). Estudios previos (Cúneo, 1991) señalan una orientación predominante hacia el E, lo que concuerda con los datos obtenidos en este relevamiento.

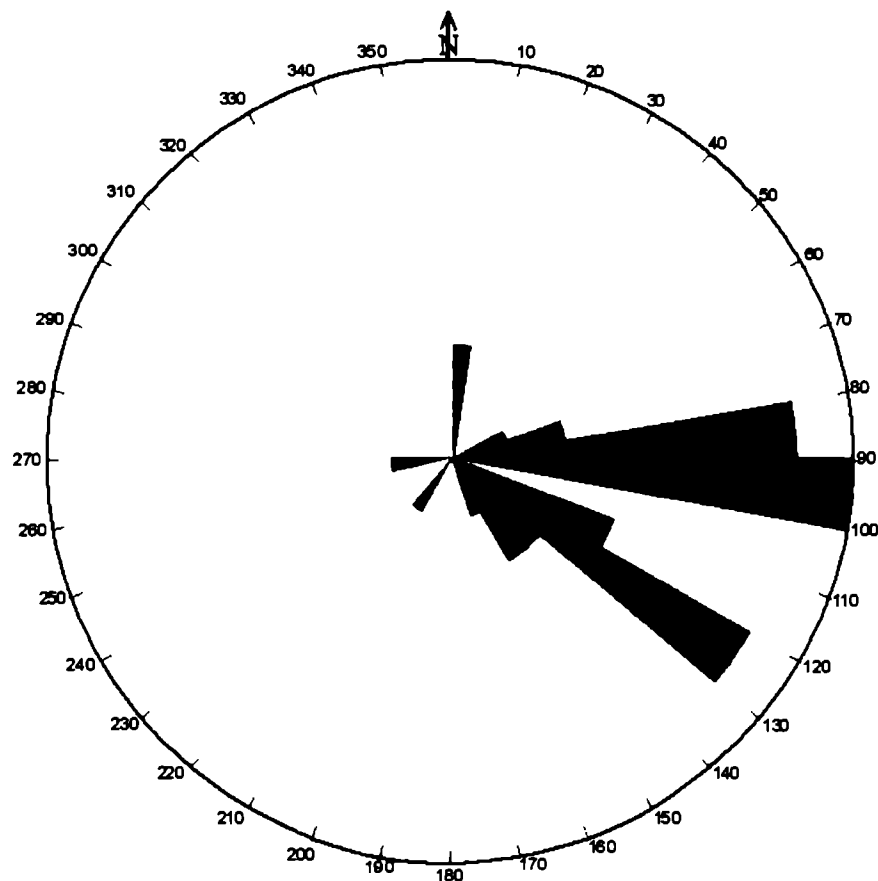


Figura 3.25: Orientación de los troncos del Bosque Principal.

Tabla 3.e: Características de los árboles censados en el Bosque Principal, incluyendo todos los sectores de este nivel. TIS: Tocón *in situ*. AS= Astillerío abundante, presumible tocón muy meteorizado. Alturas teóricas (H) estimadas según la fórmula de Niklas (2004). NOTA: se incluyen en esta tabla datos de troncos tumbados, tocones en posición de vida y también troncos “presumibles” por abundancia de astillas orientadas en determinada dirección.

Nº	WPT	Caract.	Diám. (m)	Rumbo	H teórica	Long. Pres.	Área basal (m²)
1	37	TIS y tumbado	1,6	N217	46,9	51,7	2
2	38a	Tumbado	1,05	N100	35,3	32,9	0,9
3	38b	Tumbado	1,13	N95	37,1	3,3	1
4	38c	Tumbado	1	N94	34,2	18,1	0,8
5	38d	Tumbado	0,5	N122	21,3	s/d	0,2
6	38e	Tumbado	0,5	s/d	21,3	5	0,2
7	38f	Tumbado	0,4	s/d	18,3	3,25	0,1
8	39a	Tumbado	0,4	N150	18,3	6,8	0,1
9	39b	Tumbado	0,46	N135	20,2	3,2	0,2
10	45	TIS	0,98	s/d	33,7	s/d	0,8
11	61	Fragmentado	3	s/d	71,6	s/d	mín. 7
12	66a	Tumbado	0,96	N153	33,2	s/d	0,7
13	66b	Tumbado	1,48	N124	44,5	s/d	1,7
14	67a	Tumbado	1,38	N84	42,5	8,38	1,5
15	67b	Tumbado	1,09	N116	36,2	3,8	0,9
16	68	TIS	1,4	s/d	42,9	s/d	1,5
17	69	Tumbado	0,65	N122	25,5	3,95	0,3
18	70	Tumbado	0,6	s/d	24,2	s/d	0,3
19	71a	TIS	0,59	s/d	23,9	s/d	0,3
20	71b	Fragm tumbado	0,7	s/d	26,8	s/d	0,4
21	71c	Fragm tumbado	0,54	s/d	22,5	s/d	0,2
22	71d	Fragm tumbado	1,24	s/d	39,5	s/d	1,2
23	72	Tumbado	1,26	s/d	39,9		1,2
24	73	TIS	0,84	s/d	30,4	s/d	0,6
25	76	TIS	0,8	s/d	29,4	s/d	0,5
26	78	Tumbado	0,8	N96	29,4	4,7	0,5
27	79	AS	s/d	s/d		s/d	
28	80	TIS	0,6	s/d	24,2	s/d	0,3
29	81	AS	s/d	s/d		s/d	
30	82	TIS	s/d	s/d		s/d	

Tabla 3.e (Continuación 1)

Nº	WPT	Caract.	Diám. (m)	Rumbo	H teórica	Long. Pres.	Área basal (m ²)
31	83	AS	s/d	s/d		s/d	
32	85	TIS	0,78	s/d	28,9	s/d	0,5
33	86	AS	0,55	s/d	22,8	s/d	0,2
34	87	Tumbado	0,6	N90	24,2	28,2	0,3
35	88	AS	s/d	s/d		s/d	
36	89	Fragm tumbado	0,74	N75	27,9	1,6	0,4
37	90	AS	s/d	s/d		s/d	
38	91	AS	s/d	s/d		s/d	
39	92	AS	s/d	s/d		s/d	
40	93	TIS	1	s/d	34,2	s/d	0,8
41	94	TIS	1	s/d	34,2	s/d	0,8
42	95	TIS	0,5	s/d	21,3	s/d	0,2
43	96	TIS	0,5	s/d	21,3	s/d	0,2
44	97	TIS	0,5	s/d	21,3	s/d	0,2
45	98	Tumbado	1,3	N78	40,8	17,7	1,3
46	99	Tumbado	1	s/d	34,2	36,19	0,8
47	100	TIS	0,7	s/d	26,8	s/d	0,4
48	101	Tumbado	0,8	N140	29,4	7,4	0,5
49	102	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
50	103	Tumbado	1,2	N125	38,6	26,64	1,1
51	105	Tumbado	1,2	N142	38,6	4,6	1,1
52	106	Tumbado	1,3	N90	40,8	19,75	1,3
53	107	Tumbado	1,4	N0	42,9	19,22	1,5
54	109	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
55	110	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
56	111	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
57	113	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
58	115	Tumbado	1,63	N125	47,5	27,99	2,1
59	116	Tumbado	1,8	N100	50,8	28,4	2,5
60	117	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
61	118	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
62	119	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
63	120	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	

Tabla 3.e (Continuación 2)

Nº	WPT	Caract.	Diám.(m)	Rumbo	H teórica	Long. Pres.	Área basal (m²)
64	121	Fragmtumbado	s/d	s/d		s/d	
65	122	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
66	123	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
67	124	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
68	125	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
69	126	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
70	127	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
71	128	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
72	129	Fragm tumbado	s/d	s/d		s/d	
73	130	Tumbado	0,83	N5	30,1	18,97	0,5
74	131	Fragm.	s/d	s/d		s/d	
75	133	Tumbado	1,3	s/d	40,8	10,2	1,3
76	134	Tumbado	1,33	N97	41,4	6,72	1,4
77	135	Tumbado	s/d	s/d		s/d	
78	136	Fragm tumbado	1,2	s/d	38,6	s/d	1,1
79	137	Tumbado	1,25	N67	39,7	s/d	1,2
80	163	Tumbado	1,5	N115	44,9	29,9	1,8
81	183	Tumbado	1,5	N266	44,9	29,5	1,8
82	184	Tumbado	1,6	N100	46,9	28,8	2
83	185	Tumbado	1,6	N125	46,9	32,74	2
84	186	Tumbado	1,18	s/d	38,2	1,9	1,1
85	187	Tumbado	2,46	N86	62,6	29,47	4,8
86	189	Tumbado	1,6	N111	46,9		2
87	190	Tumbado	0,7	N82	26,8	32,9	0,4
88	191	Tumbado	0,7	N82	26,8	s/d	0,4
89	192	Tumbado	0,9	N290	32	11,1	0,6
90	197 a	TIS	0,58	s/d	23,6		0,3
91	197 b	TIS	0,55	s/d	22,8		0,2
92	197 c	TIS	0,5	s/d	21,3		0,2
93	198 a	TIS	0,48	s/d	20,8		0,2
94	198 b	TIS	0,35	s/d	16,7		0,1
95	200	Tumbado	1,1	s/d	36,4		1
96	201	TIS	0,22	s/d	12,1		0,04
97	203	Tumbado	0,6	s/d	24,2		0,3
98	207	TIS bifurcado	1,5	s/d	44,9		1,8

Tabla 3.e (Continuación 3)

Nº	WPT	Caract.	Diám (m)	Rumbo	H teórica	Long. Pres.	Área basal (m²)
99	210	TIS	0,45	s/d	19,9		0,2
100	211	TIS	s/d	s/d			
101	212	TIS	s/d	s/d			
102	213	AS	s/d	s/d			
103	214	AS	s/d	s/d			
104	215	AS	s/d	s/d			
105	216	AS	s/d	s/d			
106	217	AS	s/d	s/d			
107	218	AS	s/d	s/d			
108	219	TIS	1,3	s/d	40,8		1,3
109	220	AS	s/d	s/d			
110	221	AS	s/d	s/d			
111	222	AS	s/d	s/d			
112	223	AS	s/d	s/d			
113	225	AS	s/d	s/d			
114	226	AS	s/d	s/d			
115	227	AS	s/d	s/d			
116	228	AS	s/d	s/d			
117	229	TIS	1,3	s/d	40,8		1,3
118	231	AS	s/d	s/d			
119	232	AS	s/d	s/d			
120	233	AS	s/d	s/d			
121	234	AS	s/d	s/d			
122	235	TIS	0,5	s/d	21,3		0,2
123	236	AS	s/d	s/d			
124	237	AS	s/d	s/d			
125	238 a	TIS	0,4	s/d	18,3		0,1
126	238 b	TIS	0,48	s/d	20,8		0,2
127	239 a	TIS	0,25	s/d	13,3		0,05
129	240 a	TIS	0,33	s/d	16,1		0,1
130	240 b	TIS	0,4	s/d	18,3		0,1
131	240 c	TIS	0,13	s/d	8,4		0,01
132	241 a	TIS	0,25	s/d	13,3		0,05
133	241 b	TIS	0,29	s/d	14,7		0,1
134	242	AS	s/d	s/d			
135	243	AS	s/d	s/d			

Nº	WPT	Caract.	Diám (m)	Rumbo	H teórica	Long. Pres.	Área basal (m ²)
136	244	AS	s/d	s/d		14	
137	245	TIS	0,65	s/d	25,5	26	0,3
138	246	Tumbado	1,6	s/d	46,9		2
139	247	Tumbado	1,6	s/d	46,9	15,4	2
140	248	Tumbado	0,65	s/d	25,5	29	0,3
141	249	Tumbado	1,7	s/d	48,9	31,4	2,3
142	250	TIS + tumbado	1,6	s/d	46,9		2
143	1	TIS + tumbado	1,8	s/d	50,8	7,7	2,5
144	2	Tumbado	0,6	s/d	24,2	3	0,3
145	3	Tumbado	1,4	s/d	42,9	11,5	1,5
146	4	Tumbado	0,7	s/d	26,8		0,4
147	5	Tumbado	1,3		40,8		1,36
148	6	Fragmentos	1	s/d	34,2		0,8
149	7	TIS	0,5	s/d	21,3		0,2

Tabla 3.e (Continuación 4)

INTERPRETACIÓN BOSQUE PRINCIPAL

Se trata sin duda del bosque con desarrollo más importante en la zona bajo estudio. La presencia de depósitos lagunares entre los depósitos piroclásticos que sepultaron al Bosque de la Barda Blanca y el establecimiento de este nuevo bosque indicaría una estabilización temporaria del ambiente, acompañado del desarrollo de una importante comunidad de invertebrados infaunales, cuya actividad se hace más y más importante a medida que se asciende en la secuencia. En forma contemporánea, los márgenes de estas lagunas son colonizados por equisetales. Finalmente se constituye un paleosuelo lo suficientemente profundo y maduro como para soportar un bosque con troncos que por lo común superan el 1,5 m de diámetro y alcanzan hasta 3 (árbol abuelo). Las improntas vegetales que acompañan al bosque corresponden a raicillas, ramas foliosas de diferente orden y estróbilos femeninos araucarioides asociados a las ramas, cuya gran homogeneidad apuntaría a comunidades monotípicas formadas por araucariáceas, al menos en el estrato arbóreo.

Las grandes dimensiones de los troncos sugieren que no han sufrido transporte y se hallan tumbados o en posición de vida sobre el paleosuelo que los soportó, recubiertos sólo en parte por depósitos tobáceos. Cúneo (1991) señaló que la sedimentología no muestra ningún tipo de transporte. La orientación promedio de los troncos tumbados es de N109, es decir hacia el E. Las razones por las cuales los troncos se hallan esencialmente tumbados puede responder, como se ha estimado anteriormente, a fuertes vientos provenientes del W. La gran

fragmentación de los individuos puede responder también a los movimientos tectónicos que afectaron a la Formación La Matilde en forma de fallas normales. Esta especulación se basa en el tipo de fractura (frágil, con bordes netos) que presentan los troncos, por lo que se estima que debió ocurrir luego de su petrificación. Otra causante del tipo de fragmentación hallada puede ser simplemente la erosión que va socavando el sedimento que sirve de base a los troncos, al quedar en el aire se van fracturando, según se observa en algunos ejemplares del Sendero Turístico. Respecto del tipo de preservación, se podría pensar que las grandes dimensiones de estos troncos dificulten la preservación debido a la baja relación entre superficie/volumen (considerando también la exquisita preservación de conos femeninos procedentes de localidades vecinas, particularmente Cerro Cuadrado).

Los tocones preservados en posición de vida del Cerro de las Improntas representan una considerable variación lateral respecto de los troncos del Sendero Turístico. El tipo de preservación hallada en este sector se asemeja más a algunos tocones hallados en posición de vida hacia abajo del destacamento, lo cual puede estar reflejando diferencias tafonómicas laterales. La presencia de gran cantidad de improntas en el Cerro de las Improntas contrasta con su ausencia casi total (Ver Capítulo 5) en el Sendero Turístico. Esto puede reflejar también diferencias taxonómicas, el efecto del robo de material en el Sendero Turístico o una combinación de ambos.

B) CLASES DE DIÁMETRO

Total de troncos muestreados con valores de diámetro (n)= 95

DIÁMETRO PROMEDIO BOSQUE PRINCIPAL: 0,93 m (0,13-2,46 m)

Clase diamétrica (m)	Cantidad (n)	Porcentaje
0,1-0,19	1	1,1
0,2-0,29	4	4,2
0,3-0,39	2	2,1
0,4-0,49	9	9,5
0,5-0,59	13	13,7
0,6-0,69	8	8,4
0,7-0,79	7	7,4
0,8-0,89	5	5,3
0,9-0,99	2	2,1
1-1,09	8	8,4
1,1-1,19	3	3,2
1,2-1,29	6	6,3
1,3-1,39	8	8,4
1,4-1,49	4	4,2
1,5-1,59	3	3,2
1,6-1,69	8	8,4
1,7-1,79	1	1,1
1,8-1,89	2	2,1
≥ 1,9	1	1,1

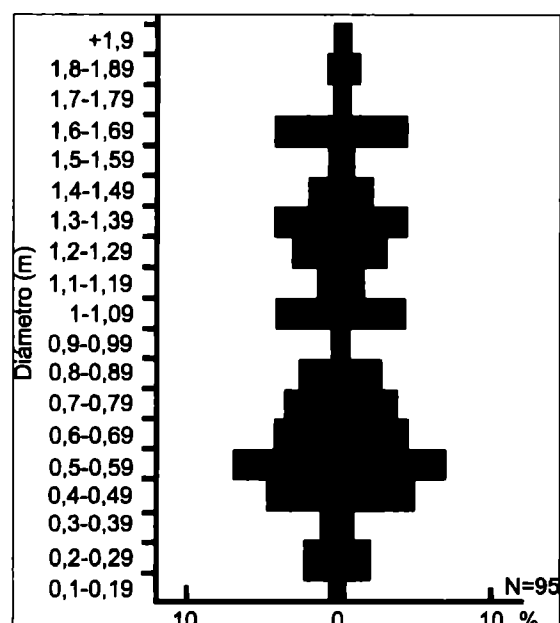


Figura 3.26: Distribución de clases diamétricas y pirámide poblacional para el total de los ejemplares censados en el Bosque Principal (Sendero Turístico y Cerro de las Improntas), con excepción del ejemplar de 3 m de diámetro. Clases diamétricas de 10 cm. No se reflejó dicho ejemplar ni en la pirámide de clases diamétricas ni en los cálculos de altura, dado que se hallaba rodado e incompleto, y respecto del cálculo de altura cae fuera del rango de utilización de las fórmulas aquí usadas.

Interpretación

La distribución de clases diamétricas (Fig. 3.26), que incluye la totalidad de los sectores incluidos en el Bosque Principal, muestra bastante variación de las frecuencias de las clases y la existencia de numerosos *gaps*, dificultando la interpretación; aunque se puede señalar un predominio de clase diamétricas superiores a los 0,40 m de diámetro y una muy baja proporción de individuos de pequeño tamaño. Debido a la intensiva extracción de material a la que ha sido sometido desde hace décadas, toda interpretación de la pirámide obtenida es meramente especulativa.

Cúneo (1991) señaló para el MNBP una “muy baja relación entre individuos con diámetro por debajo de 1,4 m y por encima de ese valor”, sin embargo esto no se condice con nuestras observaciones. Señala, además, que los diámetros van de 1-3 m, nosotros hemos encontrado individuos por debajo de ese valor.

Existe sin embargo similitud con la estructura poblacional ilustrada para la actual *Araucaria hunsteinii* en Mt Susu, Bulolo (Papúa Nueva Guinea y Australia, Enright y Hill,

1995) y *Jeffersonioxylon* sp. del Triásico de Antártida (Cúneo *et al.*, 2003) (Fig. 3.27). Todos estos gráficos corresponden a poblaciones maduras, compuestas por unas pocas clases de edad con repoblamiento moderado a intervalos regulares, indicado por el bajo número de individuos de pequeño diámetro.

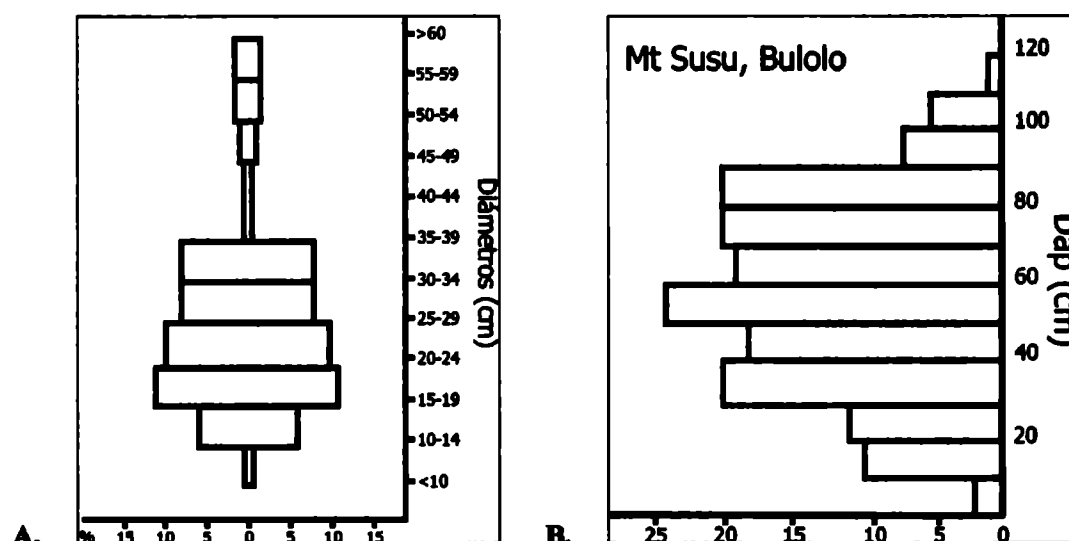


Figura 3.27. A: Distribución de clases diamétricas en *Jeffersonioxylon* sp. del Triásico de Antártida (redibujado de Cúneo *et al.*, 2003). B: Distribución de clases diamétricas para *A. hunsteinii* en bosques lluviosos de Papúa Nueva Guinea y norte de Queensland, Australia (redibujado de Enright y Hill, 1995).

C) ESTIMACIÓN DE ALTURAS

En base a la fórmula de Niklas (2004), el promedio de altura de los árboles del Bosque Principal es de 31,7 m, con un rango de 8,4 a 62,6 m. En el cálculo de la media no se consideró el valor extremo correspondiente al árbol de 3 m de diámetro, dado que la base de datos utilizada por Niklas en sus fórmulas no contiene puntos para el género *Araucaria*, que tienen un estilo particular de angostamiento del tronco. Por ello, la utilización de las fórmulas para diámetros basales que superen 1 m dará como resultado árboles excesivamente altos (71,6 m para el árbol de 3 m de diámetro). Este inconveniente podría ser evitado con bases de datos más amplias y/o que incluyan datos específicos para *Araucariaceae*, sin embargo dado que el ejemplar de 3 m se halla incompleto, no resulta posible determinar longitud preservada como estimación de la altura que habría alcanzado, y se considera el valor estimado con la fórmula de Niklas (2004) como meramente orientativo.

Comparación de alturas con otras especies actuales

Tabla 3.f: Comparación de alturas de los árboles del Bosque Principal con datos bibliográficos de diámetros y alturas máximas de *Araucariaceae* actuales, de *Araucarioxylon protoaraucana* del Triásico de Mendoza y de *Araucarioxylon arizonicum* del Triásico de Arizona. (* Datos tomados de Dallimore y Jackson, 1923)

Especie	Diámetro (m)	Alturas alcanzadas (m)
<i>Agathoxylon matildense</i> (Bosque Principal)	0,13-2,46 (0,93) h. 3	8,4-62,6 (31,7) h. 71,6?
<i>Araucarioxylon protoaraucana</i> (Brea, 1995)	0,10-0,60 (0,36)	11,2-36,9 (26)
<i>Araucarioxylon arizonicum</i> "Old Faithful" (Ash y Creber, 2000)	> 1 2,9	35-47 59
<i>Agathis australis</i> (D. Don) Salisbury *	2 a 3,5	46
<i>Agathis dammara</i> (A.B. Lambeert) L.C. Richard *	6	46
<i>Agathis philippinensis</i> Warburg *	2 a 3	45-60
<i>Agathis vitiensis</i> (Seeman) Drake *	7	15-20 h. 30
<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertoloni) Kuntze (Tortorelli, 1956)	1-2	30-50
<i>Araucaria araucana</i> (Molina) K. Koch. *	1 a 1,6 (h. 2,2)	50
<i>A. araucana</i> (Corvalán, 2000)	0,8-1,4	24,8-36
<i>A. araucana</i> (Donoso, 1993)	0,8-1,5	10-22,5
<i>Araucaria bidwillii</i> Hooker (Pole, 1999)	1 a 1,3	46
<i>Araucaria columnaris</i> (Forster) Hooker *	1,2	50-60
<i>Araucaria cunninghamii</i> D. Don. (Pole, 1999)	0,5-1	45-70
<i>Araucaria heterophylla</i> (Salisbury) Franco *	1,6 a 2,2	45-60
<i>Araucaria hunsteinii</i> (Pole, 1999)	0,9	60 h. 85

Comparando con las araucariáceas actuales, los ejemplares de mayor diámetro de la Barda Blanca alcanzarían alturas comparables a las especies más altas de *Araucaria* como *A. columnaris*, *A. heterophylla*, *A. hunsteinii* y *A. cunninghamii*, mientras que *A. araucana*, *A. angustifolia* y *A. bidwillii* alcanzan alturas generalmente menores, hasta 50 metros aproximadamente.

Finalmente y respecto del árbol "abuelo" de 3 metros de diámetro, resulta evidente que se trata de un ejemplar de altura excepcional dentro del Bosque Principal, pero podría haber alcanzado una altura similar a los ejemplares más altos de *Araucaria hunsteinii* de Nueva

Guinea. Esta especie forma *stands* maduros con emergentes de 80 m de altura por encima de un dosel mayormente de angiospermas de unos 30 m de altura (Enright y Hill, 1995).

Ash y Creber (2000) estudiaron 35 individuos asignables a *Araucarioxylon arizonicum* del Triásico Superior de Arizona, de los cuales 22 tienen diámetros mayores a 1 m, con alturas estimadas entre 35-47 m. En particular, un ejemplar llamado informalmente “Old Faithful” tiene un diámetro basal de 2,9 m, con una longitud preservada de 32 m y una altura estimada de 59 m (fórmula Niklas 1994). Se trata de árboles con un suave adelgazamiento hacia la parte superior y bases no muy ensanchadas, a semejanza de lo que aquí se describe, y las alturas estimadas son semejantes, exceptuando por las diferencias debidas a la utilización de fórmulas de los años 1994 (Ash y Creber, 2000) y 2004 (en esta tesis).

D) PARÁMETROS ESTRUCTURALES DEL BOSQUE PRINCIPAL

La densidad fue estimada para el Bosque del Sendero Turístico y para el Cerro de las Improntas utilizando los mismos métodos que para la Barda Blanca:

- a. Usando el programa PAST.
- b. Usando el programa CrimeStat.
- c. Usando el método *Point-Centered Quarter*.

RESULTADOS

SENDERO TURÍSTICO

A) PAST (Hammer *et al.*, 2001)

Probabilidad de obtener una distribución al azar $R=0,65698$, de lo que se deduce que los puntos presentan agrupamientos. Se calculó la densidad para el totalidad de troncos, obteniéndose una densidad de 1,82 individuos/Ha.

B) CrimeStat (Levine, 2002)**Resultados del Análisis del Vecino más Cercano para el Sendero Turístico:****n=87****Distancia media al vecino más cercano (dNN): 24,06 m****Distancia mínima.....: <1m****Distancia máxima.....: 1.474,48 m****Área.....: 103.408 m²****Distancia Media esperada (d azar).....: 54,51****Nearest Neighbor Index.....: 0,441****Test Estadístico (Z).....: -9,96****p (una cola).....: 0,0001****p (dos colas).....: 0,0001**

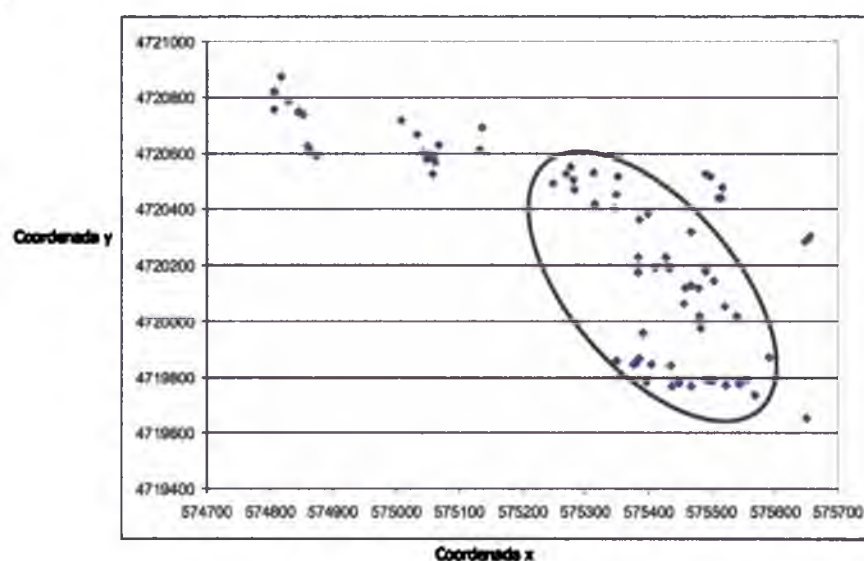
Nni (n=87)= 0,441 por lo tanto existen agrupamientos o zonas con mayor cantidad de troncos preservados.

4 Clusters obtenidos:

(Distancia crítica utilizada o *threshold distance*= 1% de probabilidad de agrupar pares de puntos por azar):

Orden	Cluster	X Media	Y Media	Eje X	Eje Y	Área (m ²)	Puntos	Densidad (ind/Ha)
1	1	574.825,33	4.720.782,00	89,97	31,87	9009,52	9	9,99
1	2	575.342,62	4.720.408,12	57,84	32,39	5887,59	8	13,59
1	3	575.278,85	4.720.510,42	54,24	85,67	14599,91	7	4,79
1	4	575.473,66	4.719.777,16	18,58	89,30	5214,60	6	11,51

Dado que no se detectaron agrupamientos de mayor orden, se seleccionó “subjetivamente” la zona con mayor concentración de individuos, generando así un *cluster* de segundo orden con 60 ejemplares:



La densidad obtenida por CrimeStat para este “*cluster* de 2° orden” es de 2,7-4 individuos/Ha, valores similares a aquellos obtenidos con el PAST.

C) Método *Point-Centered Quarter* (Cottam y Curtis, 1956)

Se realizaron dos transectas, A y B, con equidistancias de 50 y 100 m. En la Fig. 3.28 se ilustra el primer caso.

Resultados obtenidos según este método:

Transectas con Equidistancia 50 m:

Distancia media (X): 53,82 m

Área media (M): 5.896,6 m²

Densidad total **3,5 ind/Ha**

Transectas con Equidistancia 100 m

Distancia media (X): 69,83 m

Área media (M): 4.876,23 m²

Densidad total **2 ind/Ha**

El resumen de los valores obtenidos con los tres métodos para el Sendero Turístico se ofrece en la Tabla 3.g.

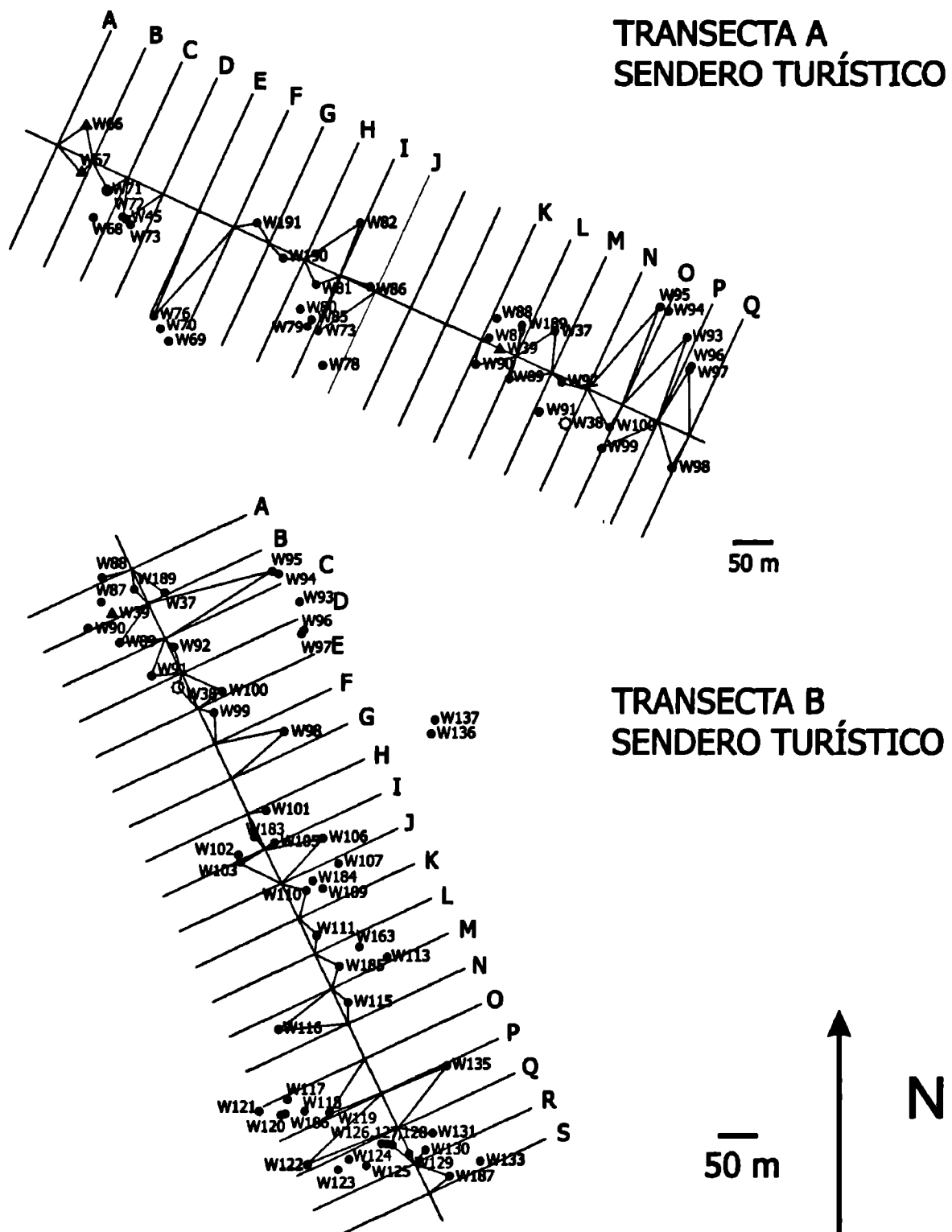


Figura 3.28: Transectas A y B realizadas en el Sendero Turístico. Equidistancia de los cuadrantes: 50 m.

Tabla 3.g: Resumen valores de densidad obtenidos con los 3 métodos para Sendero Turístico.

MÉTODO	WPT incluidos	CANT INDIVIDUOS	ÁREA (Ha)	DENSIDAD (Ind/Ha)
a. PAST	Todos	87	47,8	1,8
b. CrimeStat	<i>Cluster</i>	60	53,9	2,7-4
c. <i>Point-centered quarter</i>	Transectas A y B	57 distancias (Transecta A) y 94 distancias (Transecta B)	-	2-3,5

CERRO DE LAS IMPRONTAS**A) PAST (Hammer *et al.*, 2001)****n=44****Área dentro del polígono: 2,54 Ha****Densidad media: 17,2 ind/Ha****Distancia media: 8,03 m****Distancia esperada: 12,03 m****Z= -4,2245****P (Azar)= 2,39,10⁻⁵****Valor de R= 0,667**

De estos datos se observa nuevamente que la distancia observada es menor a la esperada por azar, de donde se deduce la presencia de agrupamientos. La escasa cantidad de individuos (44) representa aún un factor limitante para la aplicación del programa PAST.

B) CrimeStat (Levine, 2002)**Resultados del Análisis del Vecino más Cercano para "Cerro de las Improntas":****n=44****Distancia media al vecino más cercano (dNN): 7,99 m****Distancia mínima.....: <1m****Distancia máxima.....: 403,48 m****Área.....: 67.116 m²****Distancia Media esperada (d azar).....: 19,53*****Nearest Neighbor Index*.....: 0,409****Test Estadístico (Z).....: -7,4993**

p (una cola).....: 0,0001
 p (dos colas).....: 0,0001

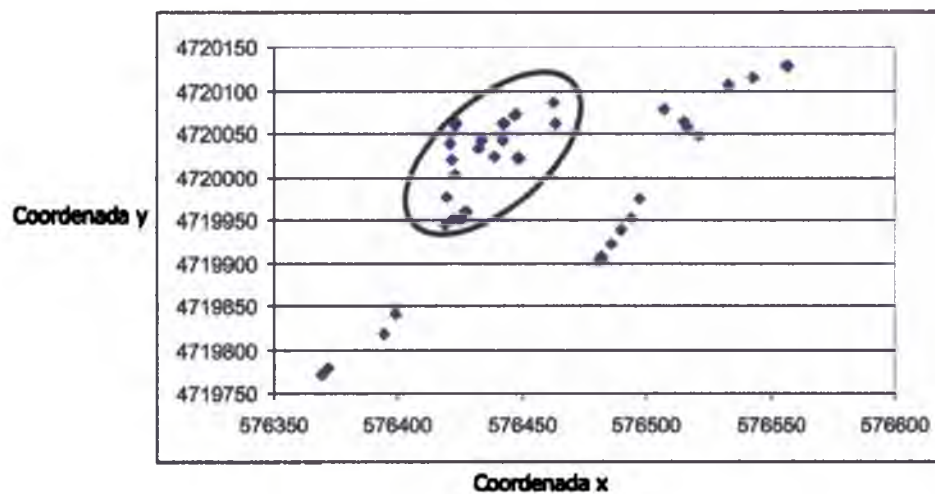
De este análisis se desprende que existen diferencias altamente significativas entre las distancias observadas y esperadas ($p < 0.05$ para una cola, $p < 0,025$ para dos colas). Efectivamente, el N_{nni} es mucho menor que 1, por lo que se interpreta que existen agrupamientos.

1 Cluster obtenido

(Parámetro utilizado o *threshold distance* = 1% de probabilidad de agrupar pares de puntos por azar):

Orden	Cluster	X Media	Y Media	Eje X	Eje Y	Área (m ²)	Puntos	Densidad (ind/Ha)
1	1	576.430,14	4.720.034,00	25,87	29,13	2.367,99	7	29,56

Dado que no se detectaron agrupamientos de mayor orden, se seleccionó “*subjectivamente*” la zona con mayor concentración de individuos, generando así un *cluster* de segundo orden con 25 ejemplares:



La densidad obtenida por CrimeStat para este “*cluster* de 2º orden” es de 17,7 individuos/Ha, valor casi idéntico al obtenido con el PAST.

C) Método *Point-Centered Quarter* (Cottam y Curtis, 1956)

Se realizó una transecta con equidistancia de 25 m (Fig. 3.29), obteniendo los siguientes resultados:

Distancia media (X): 40,12 m

Área media (M): 1.609,6 m²

Densidad total: 6,2 ind/Ha

El resumen de los valores de densidad obtenidos con los 3 métodos para el Cerro de las Improntas y para la totalidad del Bosque Principal (Sendero Turístico + Cerro de las Improntas) se ofrece en las Tablas 3.h.

Tablas 3.h Izq.: Resumen de datos de densidad del Cerro de las Improntas. **Der.:** Resumen datos de densidad para la totalidad del Bosque Principal.

FUENTE	WPT incluidos	CANT. INDIV.	ÁREA (Ha)	DENS. (ind/Ha)	FUENTE	DENS. (ind/Ha)
PAST	Todos	44	2,54	17,2	PAST	1,8-17,2
CrimeStat	Cluster	25	0,6	17,7	CrimeStat	2,7-17,7
<i>Point-centered quarter</i>	Transecta Cerro Improntas	36 distancias	-	6,2	<i>Point-centered quarter</i>	2 - 3,5 - 6,2
					Cúneo (Inédito, información en poder de APN)	2,45 2,51 10,5
					Cúneo (1991)	3,2 - 6,5

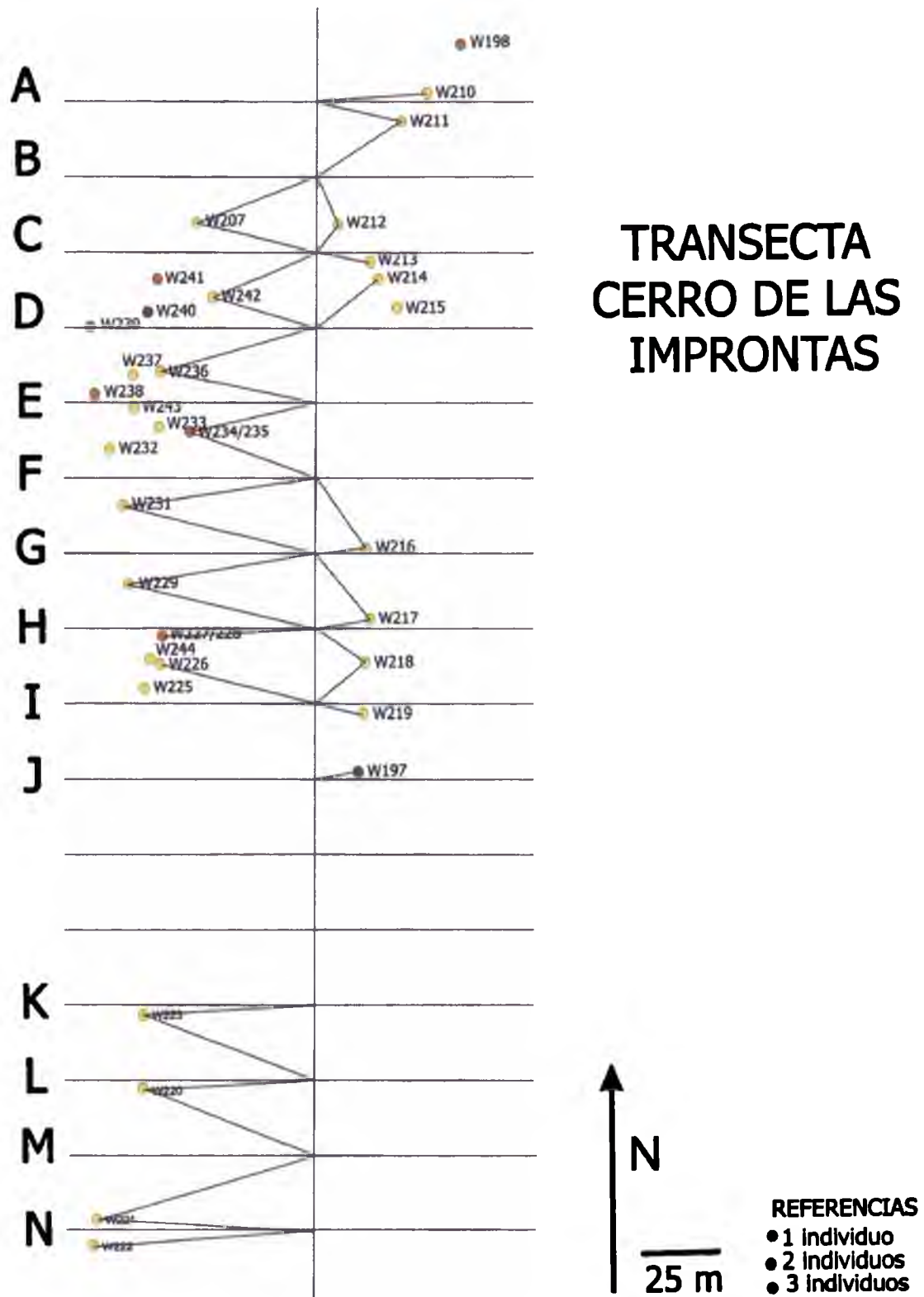


Figura 3.29: Transecta realizada en el Cerro de las Improntas. Equidistancia de los cuadrantes: 25 m.

Conclusiones: densidad del Bosque Principal

De los métodos utilizados se desprende una gran coherencia entre los valores obtenidos. Las densidades mínimas rondan los 1,8-3,5 ind/Ha, particularmente en el sector del Sendero Turístico, mientras que las máximas halladas son aquellas obtenidas para el Cerro de las Improntas con 17,2-17,7 ind/Ha. En dicho sector, el tipo de preservación (mayor proporción de tocones en posición de vida o improntas de los mismos) ha permitido probablemente la preservación de mayor cantidad de información acerca de la densidad original del bosque, a pesar de la evidente depredación de troncos completos.

Las comparaciones con bosques fósiles y actuales fueron realizadas con las mismas referencias utilizadas en la comparación de la Barda Blanca. Con una densidad de tan sólo 2,7-17 individuos/Ha, y un diámetro promedio de 0,93 m, los únicos valores de densidad similares son aquellos hallados por Smith (2008) para bosques de *Araucaria bidwillii* (pino Bunya) en Queensland, Australia. Los mismos crecen en sitios relativamente secos y poseen una densidad estimada en 10-13 ind/Ha y diámetros de entre 50 y 60 cm hasta 90 cm.

Esta similitud parecería indicar que tal vez no sea tan importante el efecto de la depredación de material fósil sobre la abundancia original del mismo, sin embargo por registros históricos y comunicaciones personales del cuerpo de guardaparques, debe considerarse con cautela los valores obtenidos y se considera que son valores mínimos y tan sólo estimativos de la densidad original del bosque.

RESUMEN PARÁMETROS ESTRUCTURALES BOSQUE PRINCIPAL:

- Área mapeada (Ha): aprox. 50
- Cantidad de árboles (considerando todos los datos): 149
- Distancia media al vecino más cercano: 7,99-24,06 m
- Diámetro (Promedio, Desvío estándar, Rango): Promedio 0,93 cm; Desvío Estándar 0,43; Rango 0,13-2,46 m
- Densidad de individuos (ind/Ha): 2,7-17,7
- Área basal (m^2/ind y m^2/Ha): 0,9 (0,1-4,8) m^2/ind , 3,096 (0,344-16,512) m^2/Ha

3.5 Conclusiones del Capítulo 3

	Barda Blanca	Bosque Principal
Paleosuelo	Tobáceo	Tobáceo
Preservación de los troncos	<i>In situ</i> y en posición de vida, a veces arraigados. Parte inferior del tronco permineralizada, parte superior como impronta.	Mayormente tumbados <i>in situ</i> , más raro tocones en posición de vida. Preservados como permineralización, también como impronta en el Cerro de las Improntas.
Dimensiones de los troncos	Ø promedio 17,54 cm (3-60) H estimada 9,4 m (2,9-24,2)	Ø promedio 0,93 m (0,13-2,46) H estimada 31,7 m (8,4-62,6)
Estructura poblacional	En J invertida. 78 % de individuos menores o iguales a 20 cm Pocos individuos mayores (50-60 cm), posibles remanentes de una cohorte anterior. Posiblemente, reclutamiento episódico de juveniles y activa regeneración representada por los numerosos renovales asociados.	En forma de barril, con numerosos <i>gaps</i> de clases diamétricas, cuya interpretación se dificulta por la importante depredación de material fósil. Posiblemente, estructura de población madura, pero con regeneración activa representada por los estróbilos y renovales asociados.
Densidad	625 ind/Ha. Existencia de grupos de 5-6 individuos, posiblemente debido a escasa dispersión de semillas, rebrote de raíces o ambos. Distancia al vecino más cercano 1,01 m (0,17-62,55 m).	2,7-17,7 ind/Ha Distancia al vecino más cercano 7,99 m (<1-403,48)
Macroflora asociada	Improntas y petrificaciones de raíces, ramas foliosas tipo <i>Brachyphyllum</i> e improntas de renovales en posición de vida y de estróbilos femeninos tipo <i>Araucaria mirabilis</i> .	Ídem.

Se observa una gran homogeneidad en cuanto a la composición macroflorística de ambos niveles (ramas foliosas tipo *Brachyphyllum*, “renovales” y estróbilos femeninos tipo *Araucaria mirabilis*), que permite probablemente su asignación a un mismo taxón. El nivel de la Barda Blanca representa con toda probabilidad las primeras etapas sucesionales de colonización de un bosque en un sustrato volcánico recientemente formado, con una densidad relativamente alta que es comparable a la de otros bosques fósiles con individuos de diámetro semejante, pero resulta menor respecto a la de los bosques de araucariáceas actuales. El Bosque Principal por su parte representa probablemente una comunidad en estado maduro, de muy baja densidad, con individuos de gran edad y sin embargo una reproducción activa, reflejada en los abundantes estróbilos femeninos y “renovales” asociados, que son exactamente del mismo tipo de los hallados en la Barda Blanca.

3.6 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 3

- Alfonso, J.L., 1941. El Pehuén, Araucaria o Pino del Neuquén en Argentina. *Ingeniería Agronómica* 14: 89-100.
- Artabe, A.E, Spalletti, L.A., Brea, M., Iglesias, A., Morel, E.M. y Gamuza, D.G., 2007. Structure of a corystosperm fossil forest from the Late Triassic of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243: 451-470.
- Ash, J., 1985. Growth rings and longevity of *Agathis vitiensis* (Seemann) Benth. and Hook. F. ex Drake in Fiji. *Australian Journal of Botany* 33: 81-88.
- Ash, S.R. y Creber, G.T., 2000. The Late Triassic *Araucarioxylon arizonicum* trees of the Petrified Forest National Park, Arizona, USA. *Palaeontology* 43: 15-28.
- Barthélémy, D. y Caraglio, Y., 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- Brea, M., 1995. *Estudio de la Paleoflora de la secuencia triásica de Agua de la Zorra, Provincia de Mendoza*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 102 pp.
- Brea, M., Artabe, A.E. y Spalletti, L.A., 2005. Paleovegetation studies and growth-ring analysis of a mixed Middle Triassic forest from Argentina, *Abstracts Gondwana* 12. p. 77. Mendoza.
- Burns, B., 1991. The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. PhD Thesis. Department of Geography. University of Colorado, EEUU. 211 pp.
- Calder, M.G., 1953. A Coniferous Petrified Forest in Patagonia. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* 2: 97-137.
- Corvalán, P.C., 2000. Modelos dendrométricos para la especie *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch en rodales fuertemente intervenidos. *Revista de Ciencias Forestales* 14-15: 33-41. Universidad de Chile.
- Cottam, G., Curtis, J.T. y Hale, B.W., 1953. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. *Ecology* 34: 741-757.
- Cottam, G. y Curtis, J.T., 1956. The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- Cúneo, N.R., 1991. Structural and paleoenvironmental analysis of the Jurassic *Araucaria* petrified forest from Patagonia, Argentina. *American Journal of Botany* 78. Supplement: 111.
- Cúneo, N.R., Taylor, E.L., Taylor, T.N., Krings, M., 2003. *In situ* fossil forest from the Upper Fremouw Formation (Triassic) of Antarctica: paleoenvironmental setting and

- paleoclimate analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 197, 239–261.
- Dallimore, W. y Jackson, A.B., 1923. *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*. Edward Arnold (Publishers) Ltd. London. 729 pp.
- Donoso, C., 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Ecología Forestal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 484 pp.
- Enright, N.J. y Hill, R.S. (Eds.), 1995. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Parkville, Australia. 342 pp.
- Enright, N.J., Miller, B.P., Perry, G.L.W., 2003. Demography of the long-lived conifer *Agathis ovata* in maquis and rainforest, New Caledonia. *Journal of Vegetal Science* 14: 625–636.
- Finckh, M. y Paulsch, A., 1995. *Araucaria araucana* – Die ökologische Strategie einer Reliktkonifere. *Flora* 190: 365–382.
- Frenguelli, J., 1941. Rasgos principales de Fitogeografía argentina. *Revista Museo de La Plata* (n.s., Bot.)3: 61–181.
- Gutiérrez, A.G., Armesto, J.J. y Aravena, J.C., 2004. Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* 92: 598–608.
- Grosfeld, J. y Barthélémy, D., 2005. Variación arquitectural de *Austrocedrus chilensis* en función de sus principales tipos forestales en Argentina. En: *I Reunión sobre ecología, conservación y uso de los bosques de ciprés de la cordillera*. Esquel, Chubut (Argentina). CIEFAP. Pp 89–95.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp.
- Jefferson, T.H., 1982. Fossil forests from the Lower Cretaceous of Alexander Island, Antarctica. *Palaeontology* 25: 681–708.
- Kershaw, P. y Wagstaff, B., 2001. The Southern Conifer Family Araucariaceae: History, Status and Value for Paleoenvironmental Reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 397–414.
- Levine, N., 2002. *CrimeStat II: A Spatial Statistics Program for the Analysis of Crime Incident Locations*. Ned Levine and Associates, Houston, TX, and the National Institute of Justice, Washington, DC.
- Lieubeau, V., Genthon, P., Stievenard, M., Nasi, R. y Masson-Delmotte, V., 2007. Tree-rings and the climate of New Caledonia (SW Pacific). Preliminary results from Araucariaceae. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 253: 477–489.
- Morisita, M., 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E*. 1: 187–197.

- Niklas, K.J., 1994. Predicting the height of fossil plant remains: an allometric approach to an old problem. *American Journal of Botany* 81: 1235–1242.
- Niklas, K.J., 2004. Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 15661–15663.
- Pole, M., 1999. Structure of a near-polar latitude forest from the New Zealand Jurassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 121–139.
- Richards, F.J., 1941. The diagrammatic representation of the physiological and other experiments designed factorially. *Annals of Botany* 5: 249–261.
- Riggs, E.S., 1926. Fossil hunting in Patagonia, *Natural History* 26: 537–544. New York. En: Fossa-Mancini, E. 1941. Los “Bosques Petrificados” de la Argentina según E.S. Riggs y G.R. Wieland. *Notas del Museo de La Plata*. Tomo VI, Geología Nº12: 57–91.
- Smith, I., 2008. *Paleobotany and the Current Ecology and Growth of the Bunya Pine (*Araucaria bidwillii* Hook.)*. Tesis Doctoral en preparación. Universidad de Queensland, Australia.
- Thorn, V., 2005. A middle Jurassic fossil forest from New Zealand. *Palaeontology* 48: 1021–1039.
- Tortorelli, L.A., 1956. *Maderas y Bosques Argentinos*. Ed. ACME, Buenos Aires, 910 pp.
- Veblen, T.T., 1982. Regeneration Patterns in *Araucaria araucana* Forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9: 11–28.

CAPÍTULO 4. XILOTAFOFLORA

4.1 Criterios taxonómicos

Históricamente, desde la década de los 70, la clasificación de maderas fósiles gimnospermas ha seguido dos grandes líneas, aquella basada en el estudio de médula, xilema primario y xilema secundario (Maheshwari, 1972; Pant y Singh, 1987) y aquella basada en el estudio de xilema secundario (Lepekhina y Yatsenko-Khmelevsky, 1966; Lepekhina, 1972). El primer enfoque ha sido utilizado fundamentalmente en el estudio de maderas paleozoicas, generando sin embargo una doble taxonomía, una para tejidos primarios y otra para tejidos secundarios.

Es bien conocido el hecho que un mismo tipo de xilema primario puede hallarse con distintos tipos de xilema secundario y viceversa. Sin embargo, el xilema secundario posee una mayor constancia de caracteres y es hallado mucho más frecuentemente en el registro fósil (Lepekhina y Yatsenko-Khmelevsky, *op.cit.*). La gran mayoría de los ejemplares aquí estudiados poseen preservado únicamente el xilema secundario, en particular los troncos mayores procedentes del Bosque Principal. Por los motivos aquí expuestos, se prefiere la taxonomía establecida por Lepekhina y Yatsenko-Khmelevsky (*op.cit.*) para leños picnoxílicos y las subsecuentes clasificaciones utilizadas por Philippe (1993), Philippe *et al.* (1999), Bamford y Philippe (2001) y Philippe y Bamford (2008).

En el último trabajo citado, los autores analizan en detalle los leños coniferofíticos mesozoicos, particularmente aquellos leños traqueidoxílicos y picnoxílicos. El término “traqueidoxilo” fue acuñado por Creber (1972) para referirse a leños compuestos mayormente por traqueidas axiales y radios parenquimáticos, con una proporción menor de otros tipos celulares (parénquima axial, canales resiníferos, traqueidas radiales, etc., y que además no se hallan disectos por radios parenquimáticos anchos (manoxilia). Este tipo de leños compone hasta un 99% de las asociaciones de leños mesozoicos de edad pre-cenomaniana. El resultado del trabajo de Philippe y Bamford (2008) es una clave dicotómica que utiliza los términos de la lista de caracteres microscópicos de la IAWA (2004) para leños blandos pero también términos que han sido utilizados históricamente en la taxonomía de leños fósiles, esta clave es utilizada para la determinación de los ejemplares bajo estudio.

4.2 Metodología y referencias utilizadas en tablas y descripciones

Se analizó un total de 54 ejemplares, 19 procedentes del nivel de la Barda Blanca y 35 procedentes del Bosque Principal; de los mismos, finalmente se seleccionaron para corte delgado petrográfico los 19 de la Barda Blanca y 27 del Bosque Principal. Las muestras fueron extraídas del sector más externo preservado, de modo de tener la mayor seguridad de estar

analizando caracteres adultos o cuanto menos la parte de mayor edad ontogenética, que es la que en general demuestra una mayor estabilidad de caracteres. Los cortes delgados petrográficos fueron estudiados bajo microscopio óptico. Ciertos ejemplares con preservación deficiente fueron observados únicamente en Corte Longitudinal Radial. En la lista de materiales estudiados, se señalan como numeración consecutiva señalada con un guión aquellos cortes pertenecientes al mismo ejemplar, separándose con comas los diferentes ejemplares. De aquellos ejemplares que mostraron una mejor preservación, se obtuvieron astillas que fueron observadas y fotografiadas bajo Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata.

Referencias utilizadas

- LPPB: número de colección macroscópica con repositorio en la colección de la División Paleobotánica, Museo de La Plata.
- LPPm: número de colección microscópica con repositorio en la colección de la División Paleobotánica, Museo de La Plata.
- Nivel fosilífero: BB, Barda Blanca. BP: Bosque Principal.
- Espesor de anillos: en mm.
- Espesor de anillos falsos: en mm.
- Diámetro radial medio (μm): medido para Leño Temprano (Lte) o Leño Tardío (Lta) en los casos en que esto fue posible.
- Separación de radios: cantidad de traqueidas entre dos radios.
- Punteaduras radiales (series):
 - 1 seriadas
 - 1-2 seriadas
 - 2 seriadas
 - 2-3 seriadas
- Forma de las punteaduras radiales:
 - Circulares: punteaduras de contorno circular.
 - Hexagonales o Comprimidas.
- Contigüidad de las punteaduras radiales:
 - Contiguas.
 - Espaciadas.
- Punteaduras por campo de cruce: rango y (n° predominante).
- Tipo de punteaduras: *Cupresioide*: punteaduras elípticas con aperturas incluidas, aperturas mucho más estrechas que el borde; eje mayor de la apertura varía en posición de vertical a horizontal. *Taxodioide*: punteaduras con aperturas grandes, ovales a circulares e incluidas,

la apertura excede el ancho del borde en su punto más ancho. *Araucarioide*: punteaduras individuales predominantemente cupresoides, pero dispuestas en hileras alternas de usualmente 3 o más, con tendencia al agrupamiento; las punteaduras individuales suelen tener un contorno poligonal similar al punteado intervascular alterno.

- Disposición de las punteaduras en el campo: P: en pisos horizontales; I: irregular; R, en roseta o corona, con una punteadura central y las demás alrededor.
- Seriación Radios: 1 seriados, 2 seriados o 1 seriados parcial o localmente biseriados.
- Altura radios: Cantidad de células.
- Estructuras helicoidales: estructuras helicoidales y de forma sigmoidal observadas en las paredes radiales y/o tangenciales de las traqueidas. D (“degradación”): espesor de 1-2 μm ; E (“engrosamientos”): espesor de 2 μm en la parte más delgada, próxima a la pared de la traqueida, unos 3-4 μm en la parte más gruesa del sigmoide y unos 7,8 μm en la parte central, junto al poro de la punteadura.
- Septos transversales: presencia de estructuras transversales en las paredes radiales y a veces tangenciales de las traqueidas.
- Contenidos celulares: resinas en radios, resinas en traqueidas axiales (*resin plates* biconcavos), hifas fúngicas, cuerpos esféricos indeterminados y/o cristales.
- Preservación: MB Muy Buena; B Buena; R Regular; M Mala.
- Estado de carácter: + Carácter observado (+) Carácter predominante - Carácter no observado ?
Carácter dudoso

4.3 Descripciones de los leños de la Barda Blanca

Material macroscópico estudiado: LPPB: 13696, 13699, 13700, 13701, 13702, 13703, 13711, 13712, 13713, 13714, 13715, 13717, 13718, 13719, 13720, 13721, 13722, 13730, 13738, 13742.

Material microscópico estudiado: LPPm: 1781-83, 1790-92, 1793-1795, 1796-1798, 1799-1801, 1802-84, 1826-28, 1829-31, 1832-34, 1835-37, 1838-41, 1843, 1844-46, 1847, 1848, 1849, 1850, 1869, 1887-89. (Figs. 4.1-4.6)

Procedencia: Se trata de fragmentos tomados de tocones *in situ* o bien sueltos, hallados muy próximos al paleosuelo que soporta la Barda Blanca. En general, los colores son ocre, crema o blanquecinos, a diferencia de los tocones mayores que no fueron considerados en este estudio por no reconocerse estructura anatómica macroscópicamente ni con lupa. Estos últimos presentan colores negros y rojizos.

Macroscópicamente se observan anillos de crecimiento definidos, de espesor variable. Algunas muestras (LPPm 1799-1801, LPPm 1802-04, Figs. 4.5 y 4.6) tienen un aparente leño

tardío muy abundante y bien delimitado, pero se trata de zonas de cizalla claramente observadas en el análisis microscópico.

Corte Transversal

Anillos de crecimiento definidos, a menudo enmascarados por zonas de cizalla que dan el aspecto de leño tardío. El espesor promedio de los anillos es de 1,9 mm, existiendo ocasionalmente probables anillos falsos de entre 0,2 y 0,5 mm. No se observó parénquima axial ni conductos resiníferos. Cuando presente, médula sólida, de forma circular a suavemente estrellada y 2,4-2,5 mm de diámetro, constituida por células parenquimáticas e idioblastos con contenidos oscuros posiblemente resinosos; ambos tipos celulares de forma circular o poliédrica. Idioblastos distribuidos al azar en el interior y en la periferia de la médula. Xilema primario de maduración endarca, constituido por aproximadamente 28 simpodios, cada uno formado por 8-10 células de paredes delgadas. Xilema secundario: células del leño temprano de contorno y lumen poligonal irregular, leño tardío de contorno y lumen poligonal, suavemente comprimido. Doble pared ligeramente engrosada. Leño tardío forma sólo 10-15% del anillo.

Diámetros radiales:

Leño temprano: 25,6 (19,8-36,5) μm

Leño tardío: 13,8 (9,9-17,8) μm

Espesor Doble pared:

Leño temprano: 5,9 (4,2-8,3) μm

Leño tardío: 6,6 (6,3-7) μm

Radio separados por 2 a 10 traqueidas, promedio 5

Corte Longitudinal Radial

Punteado radial: mayormente uniseriado (70%), luego uni-biseriado (21%) o biseriado (9%), sólo muy excepcionalmente triseriado. Las punteaduras son areoladas, de contorno circular o muy levemente comprimidas, en todos los casos se observaron contiguas, es decir netamente en contacto.

Diámetros promedio de las punteaduras radiales (Leño temprano): 11 x 11,7 μm cuando uniseriadas, sino 11,8 x 15,05 μm cuando biseriadas.

Coefficiente de achatamiento: 0,8.

Campos de cruzamiento con 3-(4-6)-9 punteaduras taxodioides o cupresoides, dispuestas en dos o tres pisos, irregularmente o en roseta, con una punteadura central y las demás alrededor. Miden $5,8 \times 7,3 \mu\text{m}$ y la areola $1 \mu\text{m}$ en promedio. Cuando bien preservadas, se observan de forma perfectamente elíptica y con una areola más o menos delgada, denominándose las taxodioides o cupresoides respectivamente, observándose incluso ambos tipos de punteadura en campos próximos entre sí.

Corte Longitudinal Tangencial

Radiales homocelulares, uniseriados, algunos raro localmente biseriados (1-2 pares de células).

Altura: mayormente de 1-7 células, de 8 a 15 poco frecuentes y excepcionalmente de más altura, con un máximo observado de 17 células.

Algunos ejemplares presentan abundantes contenidos resinosos en radiales y/o cristales de forma cúbica y coloración rojiza.

No se observaron estructuras helicoidales en la pared.

4.4 Descripción de los leños del Bosque Principal

Material macroscópico estudiado: LPPB: 13692, 13693, 13694, 13695, 13697, 13698, 13704, 13705, 13706, 13707, 13708, 13709, 13710, 13716, 13724, 13725, 13726, 13727, 13728, 13729, 13731, 13732, 13733, 13734, 13735, 13736, 13737, 13739, 13740, 13741.

Material microscópico estudiado: LPPm: 1769-71, 1772-74, 1775-77, 1778-80, 1784-86, 1787-89, 1805-07, 1808-10, 1811-13, 1814-16, 1817-19, 1820-22, 1823-25, 1855-57, 1858, 1859-61, 1862-64, 1865, 1866-67, 1868, 1870-72, 1873-75, 1876-78, 1879-81, 1882-83, 1884, 1885-86, 1890-92, 1893-95, 1896-98. (Figs. 4.7-4.25).

Procedencia: fragmentos externos de los troncos tumbados del sendero turístico o zonas aledañas, incluido el Cerro de las Improntas.

Macroscópicamente, anillos de crecimiento definidos, de grosor variable y curvatura mínima o no apreciable. Anillos falsos frecuentes, reconocibles bajo lupa de mano.

Corte Transversal

Anillos de crecimiento definidos, transición gradual leño temprano-tardío. El espesor promedio de los anillos es de 2 mm, con anillos falsos frecuentes de 0,5 mm. Leño tardío escaso, representa 10-20 % del anillo. Los anillos pueden presentar inflexiones en V. Leño temprano de contorno y lumen poligonal hexagonal o cuadrangular, leño tardío de contorno poligonal y lumen suavemente circular.

Parénquima axial y conductos resiníferos ausentes.

Contenidos celulares: frecuentemente, contenidos resinosos en radios o tapones resinosos (*resin plates*) biconcavos; ocasionalmente, cristales cúbicos o poliédricos; hifas fúngicas ocupando el lumen celular o bien atravesándolo.

Radios separados por 2 a 10 traqueidas, promedio 6.

Diámetros radiales:

Leño temprano: 32,6 μm (24,1-41)

Leño tardío: 17,5 μm (13,3-23,3)

Espesor doble pared:

Leño temprano: 8,1 (7-9,2) μm

Leño tardío: 9,5 (7,5-11,1) μm

Corte Longitudinal Radial

Punteado Radial: mayormente uniseriado (60%), luego uni-biseriado (20%), biseriado (19%) y excepcionalmente triseriado (1% o menos). Las punteaduras son circulares, poco comprimidas o hexagonales, presentándose combinaciones incluso dentro del mismo ejemplar. Se hallan mayormente contiguas, excepcionalmente espaciadas en ejemplares con mayor diámetro de traqueida (LPPm 1787-89, Figs. 4.12 y 4.13). Cubren la mayor parte de la pared radial pero se hallan espacios de pared lisa.

Dimensiones: 13,6 x 15,3 μm (uni-biseriadas), 11 x 13 (triseriadas).

Coefficiente de achatamiento: 0,8

Campos de cruzamiento con 2-(4-6)-9 punteaduras taxodioides o cupresoides, dispuestas generalmente en dos o tres pisos o bien irregular o en roseta. En ocasiones se observan punteaduras dispuestas en un solo piso, frecuentemente en número de 3 o 4, en campos de células más bajas de los radios (extremos o en el cuerpo del radio). Miden 7,9 x 12,2 μm .

Estructuras helicoidales: Se han observado dos tipos de estructuras helicoidales en los leños. En algunos ejemplares son de color oscuro, atraviesan el lumen de la traqueida entre las punteaduras radiales con un ángulo predominante de 34° respecto de la vertical y un espesor de 2 μm en la parte más delgada, próxima a la pared de la traqueida, 3-4 μm en la parte más gruesa del sigmoide y 7,8 μm en la parte central, coincidiendo con el poro de la punteadura. Estas estructuras helicoidales se hallaron en todo el preparado sólo en un ejemplar (Fig. 4.8) pero aparecen en forma localizada en otros ejemplares, en los cuales la degradación es mayor y no se

pueden apreciar otros caracteres anatómicos como el punteado radial o de los campos. El segundo tipo de estructuras helicoidales se disponen con el mismo ángulo que el anterior, pero son de espesor mucho menor (1 μm aproximadamente) y se observan transparentes.

En algunos casos se distinguen aparentes septos transversales que corresponden probablemente a restos de radios muy degradados.

Corte Longitudinal Tangencial.

Radios homocelulares, uniseriados, raro localmente biseriados (un par de células, excepcionalmente hasta 4 pares de células). Altura: 1 célula: 2%; 2-4 células: 26%; 5-7 células: 27%; 8-10 células: 17%; 11-15 células: 20% y 16 o más células: 8%, con un máximo de 40 células. En ocasiones, células de los extremos o en el cuerpo del radio más bajas.

Excepcionalmente, estructuras transversales semejantes a septos.

No se observaron punteaduras tangenciales.

En algunos ejemplares se observaron también en las paredes tangenciales de las traqueidas, estructuras helicoidales antes descritas en para las paredes radiales.

Los caracteres anatómicos de ambos niveles de bosque se reúnen en las Tablas 4.a y 4.b y se resumen sus características más relevantes del punteado radial y campos de cruzamiento en las Figs. 4.26-4.31.

Tabla 4.a: Caracteres anatómicos de los ejemplares procedentes de la Barda Blanca.

LPPB		13701	13700	13703	13702	13730	13696	13738
LPPm		1796-98	1793-95	1802-04	1799-1801	1869	1781-83	1887-89
Figuras		—	—	4.5 A-F	4.6 A-G	4.1 H	4.3 G-I	—
Espesor anillos				2	2			
Anillos falsos				0,6	0,2	+?	+?	+
Diámetro radial medio (Lta, µm)				36,5	22	23	25	26
Separación Radios				5,8	4,1		7,5	
Puntaduras radiales (series)	1	+	+	79%	56%	75%	+	+
	1-2	+		11%	28%	25%	+	+
	2			10%	16%	0%	+	
	2-3			0%	Muy raro	0%	Muy raro	
Forma puntaduras	Circulares	+	+	+	+	+		
	Hexagonales o comprimidas	Poco	Poco	(Poco)	Poco	+	Poco	+
Contigüidad puntaduras	Contiguas	+	+	+	+	+	+	+
	Espaciadas					?		
Punt. Por campo de Cruce				3-(6-7)	4-(6-9)	4-7?	(4-5)-8	
Ubicación puntaduras				I,R?	P,I,R?	R,I?	P,I,R?	
Serieación Radios				1 ser	1 ser raro local 2 ser	1 ser	1-2 ser?	1 ser
Altura radios	1			Mayoría 1-2 hasta 4	40%	+	40%	Bajos
	2-4				34%	+	60%	
	5-7			Raro	26%			
	8 o más				Muy raro hasta 17			
Septos transversales								
Contenidos celulares				Resinas, cristales?	Resinas, cristales?	Resin plates	Resinas en radios y resin plates	Resinas
Preservación		M	M	R	B	R	R	M

Tabla 4.a: Caracteres anatómicos de los ejemplares procedentes de la Barda Blanca (Continuación).

LPPB		13717	13718	13719	1370	13721	13722	13712	13713	13714	13711	13699	13715
LPPm		1843	1844-46	1847	1848	1849	1850	1829-31	1832-34	1835-37	1826-28	1790-92	1838-41
Figuras		4.1 A, B	4.1 C, D		4.1 E		4.1 F, G	4.2 A, B	4.2 C, E		4.3 A-F		4.2 F-H
Espesor anillos			1,3						2,1				1 (0,7-2,9)
Anillos falsos			?						0,3		+?		0,3 (0,2-0,5)
Diámetro radial medio (Lte, μm)								36,5	22				
Separación Radios								5,8	4,1				
Punteaduras radiales (series)	1	+	+	+	+	+	+	(+)	+	+	(+)	+	+
	1-2	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
	2										+		
	2-3												
Forma punteaduras	Circulares	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
	Hexagonales o comprimidas							Poco comprimidas	Poco comprimidas		Poco	Poco	Poco
Contigüidad punteaduras	Contiguas	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
	Espaciadas												
Punt. Por campo de Cruce		4-5					4-5?	4	(4-5) 7		4-7		4-7?
Ubicación punteaduras		P					P,R?	P	I		P,I,R		P?
Seriación Radios		?	1 ser					1 ser, raro local 2 ser	1 ser raro local 2 ser	2 ser, raro local 2 ser	3 ser, raro local 2 ser		1 ser
Altura radios	1							+	4%	+	+		+
	2-4		+					(3-5)	75%	+	+		+
	5-7							Raro hasta 10	21%	+	+		+
	8 o más										8 o más		
Septos transversales													
Contenidos celulares					Resinas, en radios			Resinas, en radios					
Preservación		R	M	M	M	M	R	R	R	M	R	M	R

Tabla 4.b: Caracteres anatómicos de los ejemplares procedentes del Bosque Principal.

LPPB		13724	13698	13727	13704	13705, 13716	13728	13697	13710	13706	13707	13708	13709	13731	13732
LPPm		1855-57	1787-89	1862-64	1805-07	1808-10, 1842	1865	1784-86, 1866-67	1823-25	1811-13	1814-16	1817-19	1820-22	1870-72	1873-75
Figuras		4.11 A-J	4.12-4.13	4.14-4.15	4.9 E-I	4.16 A-G	4.17 A-E	4.22-4.23	4.17 F-H	4.20 A-G		4.21 A-E	4.21 F-L	4.18 A-E	4.24-4.25
Espesor anillos		1,3	1,8	1,8		2,1		2,3	?	3,3		2,3	1,8	?	2
Anillos falsos		0,6	0,95	1	0,3	0,55		0,65	+	1,5?		+	0,5	?	0,5
Diámetro radial medio (µm)	Lte (µm)	38	27 (máximo 40,7)	39,7	24,4	41		28,7 (máx. 50)	?	28,5		35,5	24,1	33,6	38,4
	Lta (µm)	18	16,3	14,7	15	23		14,8	?	13,3		17,3	16	20	17,9
Separación Radios (traqueidas)		4,6	5,6	7	5,4	6,2		6	?	6	?	5,6	6	6	7
Punteaduras radiales (series)	1	20%	42%	70%	70%	70%	60%	74%	+	60%	+	40%	60%	63%	59%
	1-2	40%	15%	20%	20%	15%	17%	16%	?	40%	?	50%	27%	34%	20%
	2	40%	36%	9%	9%	15%	23%	10%	?	0%	?	10%	13%	3%	20%
	2-3	0%	7%	1%	1%	0%	0%	?	?	0%	?	0%	0%	0%	1%
Forma punteaduras	Circulares	+	(+)	+	+	(+)	+	(+)	+	+	+	+	+	+	+
	Hexagonales o comprimidas	Poco	+	Poco	Poco	+	Poco	Poco	Poco	+	Poco	Poco	(+)	+	Poco
Contigüidad punteaduras	Contiguas	+	+	+	+	+	+	(+)	+	+	+	+	+	+	+
	Espaciadas	(+)	+					Raro			?				+
Punt. Por campo de Cruce		4-6	2-(6-7)-9	4-6	2-5	4	2-4	2-(4-5)-7	4-6	3-4	2?-4	3-4	4-6	?	4-7
Ubicación punteaduras		P	P,R,I	P	P,I	P?	P,I	P,I	P	P,I?	P	P,I	P,I	?	P,R,I
Seriación Radios		(1) raro 1-2	(1) raro 1-2	(1) raro 1-2	(1) raro 1-2	1 ser		(1) raro 1-2	1ser	(1) raro 1-2	(1) raro 1-2	(1) raro 1-2	(1) raro 1-2	1-2 ser	1-2 ser
Altura radios	1	0%	0%	0%	7%	0%			?	0%	0%	0%	0%	0%	0%
	2-4	23%	40%	27%	27%	21%		35%	3 a 9	0%	17%	35%	41%	27%	21%
	5-7	27%	50%	31%	20%	39%		60%	?	44%	33%	12%	29%	20%	26%
	8 o más	19%	8%	27%	20%	9%		5% raro hasta 15	?	13%	42%	6%	12%	20%	10%
	11-15	19%	1%	8%	26%	18%			?	38%	8%	29%	5%	27%	29%
	16 o más	12% máx. 31	1% máx. 22	7% máx. 20	0%	13% máx. 25			?	5% máx. 16	0%	18% máx. 21	13% máx. 27	7%	14% máx. 25 y 40
Engrosamientos o Degradación			D	D		D?	E		D	D		E?	D	D	E?D?
Septos transversales			+		+	+		+					+		+
Contenidos celulares		Resina? En radios	Hifas y posibles cristales	Hifas y cristales cubicos, resinas					Cristales cúbicos			Cuerpos fúngicos	Resin plates		
Preservación		B	MB	B	R	R	B	MB	M	R	M	R	B	R	MB

Tabla 4.b: Caracteres anatómicos de los ejemplares procedentes del Bosque Principal (Continuación)

LPPB		13736	13737	13729	13692	13739	13740	13741	13695	13694	13693	13733	13734	13735
LPPm		1884	1885-86	1868	1769-71	1890-92	1893-95	1896-98	1778-80	1775-77	1772-74	1876-78	1879-81	1882-83
Figuras		4.7 F-H	4.7 J		4.7 A-E	4.4 F-H	4.4 A-D	4.4 E	4.8 A-I	4.9 A-D	4.10 A-F	4.18 F-H	4.19 A-I	4.7 I
Espesor anillos					2	2 1,6-3,2			1,6 (0,8-2,7)	2,7 (1,9-4,5)	1,6 (1,3-1,9)		1,4	
Anillos falsos					+				0,45	0,5	0,2		+?	
Diámetro radial medio (µm)	Lte (µm)				30,6		27,5		37	44,8	32,7	27,3	38,3	
	Lta (µm)				14,8		17,8		16,5	26,5	19	15,8	26,3	
Separación Radios (traqueidas)					6		6,5		7,5	3,8	6	5,7	5	
Punteaduras radiales (series)	1	60%	56%	+	60%		0%	+	70%	58%	70%	38%	75%	60%
	1-2	20%	22%	+	40%		5%	+	30%	12%	30%	52%	15%	20%
	2	20%	21%	+	0%		90%		0%	30%	0%	7%	10%	20%
	2-3	0%	1%		0%		5%		0%	0%	0%	3% esc. 4ser	0%	0%
Forma punteaduras	Circulares	+	+	+	+		+	+	+	+	+	(+)	+	(+)
	Hexagonales o comprimidas	Poco	Poco	Poco	Poco		Poco	Poco	Poco	Poco	Poco	Poco	Poco	Poco
Contigüidad punteaduras	Contiguas	+	+	+	+		+	+	+	+	+	(+)	+	+
	Espaciadas					Raro								¿?
Punt. Por campo de Cruce		4-7	(4-6) -8	4-6	4-6		5-7		3 - (6-9)	No obs	4-5-7?	3-5	2-6	4-7
Disposición		P	P,I	P	P,I		P,I,R		P	?	P,I	I	P,I	P
Seriación Radios			1 ser		(1) raro 1-2	1 ser	1 ser		1-2 ser	1 y 2 ser	1 y 2 ser	(1) raro 1-2	(1) ser 1-2	(1) ser 1-2
Altura radios	1		0%		0%	+	+		0%	0%	0%	0%	0%	13%
	2-4		26%		3%	+	+		31%	26%	21%	18%	25%	48%
	5-7		31%		42%	+	+		24%	23%	23%	12%	10%	18%
	8 -10		29%		24%	+	+		15%	13%	12%	38%	23%	5%
	11-15		14%		21%				24%	25%	26%	29%	25%	15%
	16 o más		0%		93%				7% (h. 24)	13%	19% (h. 20)	5% (h. 34)	18% (h. 40)	3% (h. 20)
Engrosamientos o Degradación		D		D					E	E	E		E?	
Septos transversales					+		+		+	+	+	+?	+?	
Contenidos celulares				Cuerpos fúngicos	Hifas?				Cristales?					
Preservación		R	R	R	R	M	B	M	B	R	B	B	MB	B

4.5 Determinación y discusión

4.5.1 Caracteres de importancia sistemática

Se resume aquí los caracteres que han sido tomados en cuenta en este estudio y nuestras consideraciones respecto de cada uno:

Punteado Radial

La disposición, forma y tamaño de las punteaduras radiales ha sido considerado históricamente de importancia sistemática. Sin embargo, esto ha sido cuestionado por diversos autores, entre ellos Nishida *et al.* (1990) señalaron, en un estudio de diversas especies de *Araucarioxylon* del Cretácico Superior y Terciario de Argentina, Chile y Antártica, que la seriación de las punteaduras radiales varía según el diámetro de las traqueidas. Falcon-Lang (2005) puntualizó asimismo que la contigüidad de las punteaduras aumenta particularmente en el leño juvenil, donde los diámetros de las traqueidas son sensiblemente menores; mientras que se hallan más espaciadas en el leño de troncos maduros o en sectores adultos de un espécimen, particularmente en los sectores inferiores del tronco o en el tocón (*stump*) donde el diámetro de las traqueidas es mayor. En el caso de las ramas, las punteaduras son menos frecuentes por la gran cantidad de fisuras espiraladas del leño de reacción.

Consideramos aquí como válidos estos argumentos; por lo cual tenemos en cuenta sólo grandes diferencias cualitativas en el punteado radial, a nivel de “grupos o planes leñosos”: araucarioide, abietinoide o mixto (Boureau, 1956; Lepekhina, 1972; Bamford y Philippe, 2001; Philippe y Bamford, 2008). Las características más relevantes del punteado radial de los materiales estudiados se resumen en las Figs. 4.26-4.28.

Punteado tangencial

Es un carácter con cierto valor diagnóstico, aunque Bailey (1933) consideró que es un rasgo fisiológico. Los leños aquí estudiados no presentan punteaduras tangenciales, por lo que esta característica no es tomada en cuenta.

Punteaduras de los campos de cruce

Del mismo modo que para el punteado intervascular, la forma, tamaño y disposición de las punteaduras en los campos de cruzamiento han sido considerados como fundamentales para la identificación de maderas gimnospermas. Nishida *et al.* (*op. cit.*) señalaron que la puntuación de los campos, fundamentalmente la cantidad y disposición de las punteaduras, depende del ancho de la traqueida.

Se realizó para esta tesis un análisis comparativo sobre maderas gimnospermas actuales, tanto nativas como exóticas, comprobándose la existencia de combinaciones o intergradaciones, por ejemplo de punteaduras taxodioides y cupresoides, dentro de un mismo ejemplar y en el

mismo preparado microscópico. Esto es citado también en la lista de caracteres microscópicos para identificación de maderas blandas (IAWA, 2004). Del mismo modo se pudo observar en los especímenes fósiles estudiados, una variabilidad considerable en el número, forma y disposición de las punteaduras de los campos, relacionado íntimamente con el ancho de las traqueidas, mientras que el tipo de punteadura se mantuvo siempre el mismo (taxodioide y/o cupresoide). Las características más relevantes del punteado de los campos de cruce estudiados se resumen en las Figs. 4.29-4.31.

Altura, seriación y separación de los radios

Históricamente ha sido considerado de importancia taxonómica la composición celular, altura, seriación de los radios y presencia de canales resiníferos. No obstante, Nishida *et al.* (1990), señalaron que la altura de los radios varía mucho dentro de un mismo espécimen y que también depende del diámetro del tronco. Falcon-Lang (2005) indicó que los leños maduros de *Abies balsamea* poseen radios con aproximadamente 1-(10-13)-28 células de altura, mientras que en el leño juvenil son de 1-(6-7)-21 células de altura. En modo similar, el leño juvenil en ramas y raíces posee también radios más bajos. Del mismo modo, la IAWA (2004) aconseja no medir la altura de los radios en ejes jóvenes, porque tienden a ser mucho más bajos.

La edad ontogenética influye también en el espaciado y seriación de los radios, observándose que la distancia entre radios aumenta cuanto mayor es la edad. Falcon-Lang (*op. cit.*) observó que en *Abies balsamea*, los radios en el tronco son casi exclusivamente uniseriados, raramente aparecen radios localmente (2-5 células) biseriados en raíces o ramas.

Phillips (1948) señaló que en gimnospermas, la presencia de radios con una extensa biseriación es rara, excepto en cercanía de heridas que pueden ser producidas por ejemplo por artrópodos. Esto fue confirmado por los estudios de Doerksen y Mitchell (1965) en *Abies* sp. y de Leney y Moore (1977) en *Tsuga heterophylla*, los cuales fueron hallados en cercanía de heridas hechas por insectos áfidos. En el ejemplar LPPm 1873-75 (Fig. 4.25.E, F) se observaron radios completamente biseriados y con evidente hipertrofia celular en proximidad de galerías. Sus características se discuten en el Capítulo 8 (Evidencias de Interacciones).

Presencia de canales o tapones resiníferos

Autores como Gothan (1908) y Seward (1919) consideraron la presencia de canales resiníferos en leños secundarios como un carácter evolucionado en los leños fósiles.

Respecto de la presencia de resinas en radios y traqueidas axiales, Phillips (1948) señaló que la presencia de contenidos oscuros en una sección del leño de coníferas actuales depende de las condiciones en que se halla la muestra, si se trata de albura o duramen, y de las técnicas usadas en la preparación. Este autor observó contenidos oscuros persistentes dentro de las Araucariaceae en *A. bidwillii* y *A. angustifolia*, pero enfatizó que este carácter no puede ser

utilizado regularmente para la identificación de los leños. Posteriormente, Ilic (1995) describió que tanto *Araucaria* como *Agathis* poseen regularmente tapones resinosos, pero que éstos poseen poco valor diagnóstico, y es ampliamente conocida la producción de canales resiníferos traumáticos o flujo de resinas vinculado a factores traumáticos o patogénicos, particularmente daños mecánicos seguidos de infección fúngica. El daño mecánico puede ser inducido por varios factores abióticos o bióticos, como por ejemplo escarabajos de la corteza (Christiansen *et al.*, 1999). En este último caso, los árboles expuestos al ataque sub-letal de estos escarabajos, forman zonas de reacción necróticas e impregnadas por resinas en la corteza y duramen externo, que rodean a los insectos y los hongos a ellos asociados. En estos árboles, se forma usualmente un anillo de canales resiníferos axiales dentro del xilema, que son incluidos dentro de un anillo falso con traqueidas estrechas. De este modo, los canales resiníferos traumáticos impregnan la zona dañada con materiales tóxicos tanto para los escarabajos como para los hongos, y el incremento en el número de canales puede volver a los árboles más resistentes a los ataques de artrópodos. Según se describió en el inciso anterior, la producción de resinas inducida por el ataque de artrópodos puede verse ligada también a la hipertrofia de los radios leñosos, sin que por ello se generen canales resiníferos traumáticos.

Nishida *et al.* (1990), en su estudio de leños cretácicos y terciarios de *Araucarioxylon* sp., determinaron que la presencia de contenidos resinosos no reviste la suficiente importancia diagnóstica para separar especies.

En los ejemplares bajo estudio no se hallan canales resiníferos normales ni traumáticos, pero sí se observaron en ocasiones contenidos oscuros, probablemente resinas, en las células de los radios, o bien tapones resinosos biconcavos (*resin plates*) en las traqueidas axiales, en ocasiones próximas a los radios.

Presencia de parénquima axial

No fue observado en los preparados por lo cual no es considerado.

Presencia de traqueidas septadas

Nishida *et al.* (*op. cit.*) consideraron que son de importancia sistemática. En algunos ejemplares (LPPm 1769-71; LPPm 1778-80 y LPPm 1820-22; Figs. 4.7.B, F; Fig. 4.8.D y Fig. 4.21.H, K respectivamente) se observaron estructuras transversales semejantes a septos en las traqueidas, sin embargo un análisis más minucioso demostró que se trata de restos de radios o bien productos de degradación, en ocasiones hifas fúngicas.

Presencia de engrosamientos espiralados:

Son engrosamientos helicoidales que rodean a las punteaduras, caracterizan principalmente al Orden Taxales, pueden estar presentes en las Ginkgoales y constituyen una prolongación de la capa S3 de la pared.

En nuestros ejemplares se identificaron, tanto en microscopio óptico como electrónico, dos tipos de estructuras helicoidales:

1.unas muy finas y delgadas, preservadas en ocasiones, de aspecto a veces transparente en microscopio óptico, con un grosor de 1-2 μm y ángulos de 31°-42°.

2.unas más gruesas, que parecen tener un patrón más regular, de 2 μm de grosor en la parte más delgada, próxima a la pared de la traqueida; unos 3-4 μm en la parte más gruesa del sigmoide y alcanzan 7,8 μm en la parte central, donde se halla el poro de la punteadura. Los ángulos son de 28°-38°.

Se considera aquí que las hélices observadas son producto de degradación, y no verdaderos engrosamientos helicoidales de S3 (Ver Cap. 7 Tafonomía).

Caracteres de importancia sistemática: Conclusiones

De todo lo anteriormente expuesto, se concluye que debe haber no sólo un carácter diferencial, si no un conjunto de caracteres netamente distintivos, que permitan separar taxones. En las Araucariaceae actuales, se reconoce que aún a nivel de género, resulta extremadamente difícil distinguir *Araucaria* de *Agathis* tan sólo en base a la anatomía del leño (Kräusel y Jain, 1964) y es aún más difícil hacer distinciones infragenéricas (Ilic, 1995). De los estudios de Nishida *et al.* (1990), Falcon-Lang y Cantrill (2000) y Falcon-Lang (2005) se deduce que la variabilidad de los caracteres anatómicos es importante dentro del mismo individuo según el sector del leño considerado. Falcon-Lang y Cantrill (2000) demostraron que el ploteo de datos cuantitativos para diferentes caracteres anatómicos de *Abies balsamea* constituyen un continuo, con excepción del leño de raíces, que puede presentar caracteres con valores cuantitativos muy diferentes respecto de otras partes del árbol. El rango de variabilidad observado para esta especie actual supera incluso los valores considerados importantes para separar especies fósiles, que bien podrían representar distintos estadios ontogenéticos del desarrollo del leño.

Dichos y otros autores (Ottone y Medina, 1998) consideran actualmente que numerosas especies fósiles descritas en el pasado puedan corresponder a distintas partes de ejemplares de una misma especie. Coincidiendo con estos criterios, se trata aquí de realizar un enfoque lo más orgánico posible:

Los leños de la Barda Blanca y del Bosque Principal presentan el mismo tipo de **punteado radial uniseriado, uni-biseriado o triseriado araucarioide**, con punteaduras contiguas,

levemente comprimidas o hexagonales cuando bi o triseriadas, con excepción de LPPm 1787-89 (Figs. 4.13 y 4.13) que presenta punteaduras espaciadas y circulares (pero nunca en plan abietinoide), muy posiblemente debido al mayor diámetro de sus traqueidas (leño temprano con un diámetro radial promedio de 27 μm , pero con valores de hasta 40,7 μm). Dicho ejemplar fue extraído del sector basal del tronco, del tocón propiamente dicho. El diámetro radial de las traqueidas del tocón es notablemente mayor al del tronco (Chapman, 1994), por lo que el mayor diámetro de las traqueidas y el espaciado de las punteaduras se condicen con el sector del tronco del cual se extrajo la muestra y por lo tanto estos caracteres son indicativos, pero no representativos con fidelidad de los caracteres del tronco maduro. Algo similar puede ocurrir en LPPm 1784-86 (Fig. 4.22), que presenta también ocasionalmente punteaduras circulares y espaciadas, en el cual el diámetro radial promedio del leño temprano es de 28,7 μm pero puede alcanzar valores de hasta 50 μm . Otros ejemplares como LPPm 1855-57 (Fig. 4.11) presentan punteaduras contiguas y algo comprimidas y por otro lado circulares, separadas, a una distancia de 3 traqueidas; enfatizando la variabilidad dentro de un mismo individuo.

No se hallaron diferencias cualitativas respecto de la forma o tipo de punteaduras en los campos de cruce, sí en número o disposición, lo cual probablemente esté relacionado con el diámetro de las traqueidas.

En cuanto a la altura y seriación de los radios, se hallaron los radios más altos y también biseriados en los ejemplares del bosque principal, coincidiendo también con la mayor edad ontogenética.

Los tapones o contenidos resiníferos no son considerados aquí de importancia sistemática por los argumentos antes expuestos.

Finalmente, las estructuras helicoidales observadas en las traqueidas axiales de algunos ejemplares son consideradas producto de degradación y no verdaderos caracteres anatómicos.

Teniendo en cuenta todo esto, consideramos que todos los ejemplares bajo estudio corresponden a un único taxón. El ejemplar de la Fig. 4.25 (LPPB 13732, LPPm 1873-75) presenta caracteres similares pero también particularidades que determinan su tratamiento por separado en la determinación que sigue a continuación.

4.5.2 Determinación y comparaciones

Los ejemplares bajo estudio fueron analizados mediante la clave de Philippe y Bamford (2008) para leños coniferofíticos mesozoicos y pueden ser incluidos en el Grupo B en base a las siguientes características:

- Todos los radios uniseriados, excepto por cierta biseración localizada.
- Punteaduras radiales nunca escalariformes.
- Parénquima axial presente o ausente, no particularmente asociado a los radios.

- Paredes de células radiales delgadas y lisas, no punteadas.
- Punteado araucarioide en las paredes radiales de las traqueidas (más del 90% de las punteaduras contiguas, mayormente deformadas cuando en contacto, cuando biseriadas o pluriseriadas siempre claramente alternas, raro subopuestas; raro punteaduras aisladas, son posibles especialmente en las traqueidas más estrechas; barras de Sanio ausentes). Éste es el carácter definitorio para el Grupo B.

Dentro del Grupo B, los leños estudiados se asignan a *Agathoxylon* Hartig según las siguientes características:

- Campos de cruzamiento tipo araucarioides, es decir con numerosos oculiporos contiguos, desordenados, cupresoides a taxodioides, engrosamientos espiralados ausentes y paredes de las células radiales perpendiculares o subperpendiculares al radio.

Se sigue aquí el criterio adoptado en Zamuner y Falaschi (2005), según el cual *Agathoxylon* Hartig es el único género de leños araucarioides que ha sido descrito válidamente. Se realizaron comparaciones con las cinco especies de afinidad araucarioide procedentes de la Formación La Matilde (Tabla 4.d): *Araucarioxylon agathioides* (Kräusel y Jain) Bose y Maheshwari, *A. amraparense* (Sah y Jain) Bose y Maheshwari, *A. santalense* (Sah y Jain) Bose y Maheshwari, *A. termieri* (Attimis) Gnaedinger; descritas por Gnaedinger (2003) para diferentes localidades del Gran Bajo de San Julián y *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi descritas en Zamuner y Falaschi (2005) para material colectado por el Dr. Mansfeld en el MNBP.

Existen importantes similitudes con todas las especies señaladas. Respecto de *A. (D.) amraparense*, el punteado radial es muy similar pero existen diferencias a nivel de los campos de cruzamiento, donde se hallan 2-4 punteaduras areoladas, circulares y con poro oblicuo. Ocurre algo similar en el caso de *A. (D.) santalense*, con punteado radial mayormente uniseriado, a veces biseriado algo comprimido, continuo y alterno, pero en el cual los campos poseen 2-6 punteaduras areoladas, circulares y netamente separadas. Respecto de *A. termieri*, esta especie posee un punteado radial netamente circular, del mismo modo que para los campos; carácter sólo ocasional en nuestro material.

Existe una gran similitud con *A.(D.) agathioides*, siendo el punteado radial mayormente uniseriado, oval, o cuando biseriado es hexagonal y alterno. En esta especie y en nuestro material existen punteaduras uniseriadas parcialmente biseriadas, con una combinación de los caracteres antedichos, y también ocasionales punteaduras triseriadas o bi-triseriadas, hexagonales, alternas u opuestas. En la diagnosis original de Kräusel y Jain (1964) y en Gnaedinger (2003) se enfatiza su arreglo en grupos cortos de 6-10 punteaduras, iniciando y

terminando con una sola punteadura, en los extremos de las traqueidas o dejando espacios vacíos. Este carácter fue observado sólo en algunos de nuestros ejemplares, particularmente en el extremo de las traqueidas, pero no hay certeza sobre la importancia sistemática de dicho carácter.

Los campos de cruzamiento de *A. (D.) agathioides* poseen punteaduras areoladas, con apertura elíptica y contiguas, que Gnaedinger (2003) describe como araucarioides o cupresoides, y aparecen en cantidad de 2-8 hasta 10, a veces en grupos de 5-6, a semejanza de nuestros ejemplares. Sin embargo para el MNBP se determinó la presencia de campos esencialmente cupresoides o taxodioides, y raro exclusivamente araucarioides, carácter que distingue de forma clara el material estudiado en esta tesis de *A. (D.) agathioides*. Se ha encontrado el tipo de campos de *A. (D.) agathioides* en forma casi exclusiva en LPPm 1769-71 (Fig. 4.7.E, D), mientras que en LPPm 1781-83; LPPm 1855-57 y LPPm 1787-89 (Figs. 4.11, 4.12 y 4.13) aparece en forma subordinada al tipo de campos cupresoides o taxodioides, por este motivo consideramos que estos últimos constituyen el tipo de campo de cruzamiento característico de la especie, existiendo cierta variabilidad dentro del mismo individuo y entre individuos.

Los radios de *A. (D.) agathioides* son homocelulares y homogéneos, uniseriados y parcialmente biseriados de 1 a 3 células, con una altura de 2-22 y un máximo ocasional de 37. Gnaedinger (2003) observó radios totalmente biseriados, de idénticas características a las observadas por nosotros en el ejemplar LPPm 1873-75 (Fig. 4.25.E, F), identificados como una respuesta a algún tipo de traumatismo, dado que el resto del ejemplar presenta radios uniseriados y de dimensiones mucho menores. La autora señala también la presencia de placas resinosas próximas a los radios leñosos, observadas por nosotros en algunos ejemplares, particularmente en LPPm 1781-83 y LPPm 1820-22 (Fig. 4.21.I, J). *A. (D.) agathioides* presenta además anillos presentes pero poco demarcados, sin embargo no encontramos motivos para considerar ésto como de importancia sistemática, dado que la demarcación de anillos puede deberse a factores no sólo intrínsecos de la especie si no también a factores auto y sin ecológicos locales.

En cuanto a *A. matildense*, especie procedente del Monumento Natural Bosques Petrificados (Zamuner y Falaschi, 2005), se considera que la misma presenta características anatómicas muy similares a los leños estudiados en esta tesis (Tabla 4.c), pero algo diferentes cuantitativamente: punteado radial esencialmente uniseriado en correspondencia con traqueidas de menor diámetro, menos cantidad de punteaduras por campo de cruzamiento (dispuestas ocasionalmente en roseta, al igual que en nuestros ejemplares) y radios más bajos, siempre uniseriados. Estos caracteres anatómicos se corresponden con las características xilológicas de las ramas, y se condice con el escaso diámetro del ejemplar, carácter que fue denotado en el momento de la diagnosis de la especie. Al no haber diferencias cualitativas considerables, se

considera que el holotipo de *A. matildense* se corresponde con los ejemplares aquí estudiados, que son por lo tanto asignados a esta especie.

4.5.3 Diagnósis enmendada de *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi

En base a la nueva información anatómica disponible, se propone aquí la ampliación de la diagnósis original de *A. matildense* Zamuner y Falaschi, al contar con datos que corresponden evidentemente a las características adultas de dicha especie. Se enfatiza además, la gran afinidad de esta especie con *A. (D.) agathioides*, descripto para el Jurásico Superior de la India (Kräusel y Jain, 1964) y para el Jurásico Medio del Gran Bajo de San Julián (Gnaedinger, 2003).

Clase CONIFEROPSIDA Gifford y Foster 1989

Orden CONIFERALES Gifford y Foster 1989

Familia ARAUCARIACEAE Henkel y Hochst. 1865

Género *Agathoxylon* Hartig 1848

Especie tipo. *Agathoxylon cordalanum* Hartig 1848.

***Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi emend. Falaschi y Zamuner, 2009**

Figuras 4.1-4.23; 4.26-4.31

Procedencia : Monumento Natural Bosques Petrificados, Provincia de Santa Cruz, Argentina.

Edad: Jurásico Medio.

Holotipo. LPPB 224 y preparaciones microscópicas LPPm 1715, 1716 y 1717.

Material estudiado: LPPB 13693 a LPPB 13742 y preparaciones microscópicas LPPm 1769 a 1850 y LPPm 1855 a 1898.

Diagnósis enmendada. Médula constituida por células parenquimáticas e idioblastos con contenidos oscuros, ambos tipos celulares de forma circular o poliédrica. Idioblastos distribuidos al azar en toda la zona medular. Xilema primario endarco, conformado por aproximadamente 28 simpodios, cada uno con 8-10 células de paredes delgadas. Xilema secundario homoxílico con anillos de crecimiento definidos y variables en su ancho (0,7-4,5 promedio 2 mm). Anillos falsos presentes de 0,2-0,5 mm de espesor. Transición gradual entre leño temprano y tardío; capa de leño tardío usualmente 10-20% del grosor del anillo. Punteado intervascular en las paredes radiales predominantemente uniseriado, luego uni-bi seriado o biseriado y excepcionalmente bi-triseriado. Punteaduras generalmente contiguas,

circulares u ovales cuando uniseriadas; alternas, circulares o hexagonales cuando bi o triseriadas. Raro punteaduras espaciadas. Campos de cruzamiento con 2-(4-6)-9 punteaduras cupresoides o taxodioides, raro araucarioides, dispuestas en pisos horizontales, en corona con una punteadura central y 5 o 6 alrededor o irregularmente. Radios homocelulares, excepcionalmente células del cuerpo o los extremos algo más bajas, uniseriados o localmente biseriados (1-4 células), de 1-17 células, excepcionalmente hasta 40 células de altura.

Emmended diagnosis. Pith conformed by parenchymatic cells and idioblasts, both cell types have circular or polyhedric shape. Idioblasts distributed randomly in the entire pith zone. Primary xylem endarch, conformed by approximately 28 sympodia, each of them with 8-10 thin walled cells. Pycnoxylic, homoxylic secondary xylem, with distinct growth rings of variable width (0,7-4,5 mm, media 2 mm). False rings present, 0.2-0.5 mm wide. Gradual transition from earlywood to latewood; latewood usually no more than 10-20% of the ring width. Intervascular pitting in radial walls predominantly uniseriate, then uni-biseriate or biseriate and exceptionally bi-triseriate. Pits generally contiguous, circular or oval when uniseriate; alternate, circular or hexagonal when bi or triseriate. Rarely spaced pits. Cross-field pitting cupressoid or taxodioid, rarely araucarioid, with 2-(4-6)-9 pits, arranged in horizontal tiers, in a crown, with a central pit and 5 or 6 pits around it or irregularly. Rays homocellular, exceptionally cells of the body or of both ends slightly shorter, uniseriate or locally biseriate (1-4 cells), 1-17, exceptionally up to 40 cells high.

La descripción anatómica detallada corresponde a los ejemplares del Bosque Principal, por tratarse de individuos maduros se considera que su anatomía es la característica de la especie, añadiéndose los detalles medulares preservados en los individuos jóvenes de la Barda Blanca.

Descripción. Leño picnoxílico, homoxílico, representado por xilema secundario de tipo coniferoide y raramente médula preservada (Figs. 4.2 F y 4.4 G). Cuando presente, la médula posee forma circular a levemente estrellada por la presencia de los simposios de xilema primario endarco, y está formada por células parenquimáticas e idioblastos de contenidos oscuros. Presenta anillos de crecimiento definidos, de amplitud variable entre 0,7-4,5 mm (28-70 células, promedio 48), espesor de la capa de leño tardío entre 10-20% del grosor del anillo, raro hasta 30% con transición gradual entre el leño temprano y tardío. Anillos falsos frecuentes, ubicados hacia la mitad o hacia el final de la zona de leño temprano, miden 0,2 a 0,5 mm, con 10 a 15 células.

Tabla 4.c: resumen y comparación de los caracteres anatómicos de los ejemplares de la Barda Blanca, Bosque Principal y *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi (según diagnóstico original).

		Barda Blanca	Bosque Principal	<i>A. matildense</i>
Espesor anillos (mm)		1,9 (0,7-2,9)	2 (0,8-4,5)	0,7-6
Anillos falsos		0,2-0,5	0,5 (0,2-1)	No obs.
Diámetro radial medio (µm)	Lte	25,6	32,6 (24,1-41)	17,3
	Lta	13,8	17,5 (13,3-26,3)	8,8
Separación radios (cant. Traqueidas)		5 (2-10)	6 (2-10)	?
Punteaduras radiales (series)	1	70%	60% (20% -75%)	Mayoría
	1-2	21%	20% (5% -50%)	Raro
	2	9%	19% (3% -90%)	Raro
	2-3	Excepcional	1% (0% -7%)	No obs.
Forma punteaduras	Circulares	+	+	+
	Hexagonales o comprimidas	Muy poco comp.	Poco comp.	Poco comp.
Contigüidad punteaduras	Contiguas	+	+	+
	Espaciadas		Raro	
Punt. Por campo de Cruce		3-(4-6)-9	2-(4-6)-9	4-5
Ubic. Punteaduras en el campo		(P),I,R	(P),I,R	I,R
Seriación radios		1 ser., raro localmente 2 ser.	1 ser., A veces localmente 2 seriados, 1 par de células raro 2-3 mas	1 ser.
Altura radios	1	+	2% (0%-40%)	+
	2-4	Mayoría	26%(0%-60%)	Mayoría
	5-7	Mayoría	27%(10%-60%)	-
	8-10	Raro	17%(5%-42%)	
	11-15	Raro	20%(1%-38%)	-
	16 o más	Muy raro hasta 17 células	8%(0%-19%)	

Tabla 4.d: Resumen y comparación de los caracteres anatómicos de los ejemplares de la Barda Blanca, Bosque Principal y *A. matildense* (según diagnóstico original), *A. arripaparensis*, *A. terrieri* y *A. agathicoides*.

Taxón	Proveniencia	Análisis de crecimiento	Punteado radial	Punteado tangencial	Radios	Campos de cruzamiento	Parénquima axial/resinas
<i>Agathoxylon matildense</i> (Zamuner y Falaschi) <i>errand.</i> Falaschi	B6 + BP	Definidos	(1) seriado contiguo, circular o poco comprimido 2 seriado circular o poco comprimido; raro 3 seriado	No	1 seriados, localmente 2 seriados (hasta 4 pares de células) en ejemplares de mayor diámetro. Altura: 1-(2-17)- 25, 40	2- (4-6)-9 punteaduras cupresoides o taxodioides de disposición en pisos, irregular o arrosada	No. Resinas en radios o placas resinosas bicinzas (a veces). Septos: restos de placas resinosas?
<i>Agathoxylon matildense</i> Zamuner y Falaschi (diagnóstico original)	BP	Definidos	(1) seriado circular contiguo, raro localmente 2 seriado, poco comprimido	No	1 seriados, altura 1-4 (2-3)	4-5 punteaduras cupresoides o taxodioides de disposición irregular o arrosada	No
<i>Araucarioxylon agathicoides</i> (Krausel y Jain) Bose y Maheshwari	Jurásico Medio (Gran Bajo de San Julián) y Jurásico Superior (India)	Presentes pero poco definidos	(1-2) raro 3 series, hexagonales u ovales, alternas (opuestas)	No	(1)-2 seriados, altura 2-22, 37	2-10, a veces en grupos de 5-6, contiguas, areoladas con apertura elíptica. Gnaedinger (2003): cupresoides o araucarioides	No. Placas resinosas bicinzas.
<i>Araucarioxylon arripaparensis</i> (Sah y Jain) Bose y Maheshwari	Jurásico Medio (Gran Bajo de San Julián y Sudáfrica), Jurásico Superior (India)	Definidos	1-3 series, alternas y opuestas, hexagonales y circulares	No	(1)-2 seriados, altura 1-17, 22	1-4 punteaduras cupresoides	No
<i>Araucarioxylon senliense</i> (Sah y Jain) Bose Maheshwari	Jurásico Medio (Gran Bajo de San Julián) y Jurásico Superior (India)	Definidos	1-2 raro 3 series, hexagonales, ovales, alternas (opuestas)	No	1 seriados, altura 1-12	2-7 punteaduras circulares de disposición araucarioide	No. Placas resinosas
<i>Araucarioxylon terrieri</i> Gnaedinger (Altins)	Jurásico Inferior y Medio: Marruecos, Tanzania y Gran Bajo de San Julián	Bien definidos	1-3 series circulares, alternas (opuestas)	No	1 seriados, altura 1-12	2-9 punteaduras circulares, tipo araucarioide, poro circular u oblicuo	No

4.5.4 Ejemplar LPPB 13732 (LPPm 1873-75, Figs. 4.24-4.25)

Se analiza este ejemplar por separado por presentar ciertos caracteres que no permiten una total identificación con el resto del lote estudiado, en coincidencia con una arquitectura del tronco diferente al patrón arquitectural predominante observado tanto para la Barda Blanca como para el Bosque Principal (ver Capítulo 6). Corresponde al nivel de Bosque Principal, último árbol del sendero turístico.

Corte Transversal

Anillos de crecimiento definidos, con un espesor promedio de 2 mm (1,5-2,5) y posibles anillos falsos de 0,5 mm.

Traqueidas del Lte de contorno y lumen poligonal irregular; Lta de contorno y lumen poligonal irregular a rectangular, levemente comprimidas. Diámetro radial del Lte 38,4 μm , Lta 17,9 μm .

Radiales separados por un promedio de 7 traqueidas.

Se observa un sector con un notable traumatismo, con radio ensanchados y contenidos celulares oscuros, probablemente resinas.

Corte Longitudinal Radial

Punteaduras radiales uniseriadas (59%) circulares o levemente comprimidas; uniseriadas (20%) circulares o levemente comprimidas; biseriadas (20%) levemente comprimidas a hexagonales; raro bi-triseriadas (1%) circulares o levemente comprimidas. En general aparecen en contacto, raro levemente espaciadas cuando bi o triseriadas.

Campos de cruzamiento con 4-7 punteaduras taxodioides o cupresoides dispuestas en dos pisos horizontales u ocasionalmente en roseta o en forma irregular, cuando se hallan en menor cantidad (4) en dos pisos y espaciadas. Las punteaduras se disponen en forma oblicua respecto del eje del radio y presentan una areola delgada, miden 7-12 μm x 5-8 μm con areolas de 0,7-0,8 μm de espesor.

Se observan estructuras helicoidales delgadas, probablemente producto de degradación.

Corte Longitudinal Tangencial

Radiales leñosos homocelulares, uniseriados o raro localmente biseriados (1-3 pares de células, raro hasta 9 pares o completamente biseriados). Su altura es de 2-15 células, excepcionalmente hasta 25 e incluso 40 células de altura. Se observaron con cierta frecuencia radios localmente biseriados y con intersticios entre las células del radio (Fig. 4.25 B-D), constituyendo un arreglo que no fue observado en otros ejemplares de este yacimiento.

Existe un sector del leño estudiado que macroscópicamente presenta galerías de 1,5-5 mm de ancho en corte transversal. Dicho sector muestra en corte tangencial evidencia de

traumatismo con producción de radios excepcionalmente grandes y completamente biseriados: en la Fig. 4.25.E, F el radio normal (8 células de altura) mide 123 μm de altura, con células de 20,7 μm de alto x 19 μm de ancho. Los radios anormales miden entre 92 y 334 μm de alto, con células de 50 μm de alto x 54 μm de ancho. Además de la biseriación y la hipertrofia celular, se observa una gran irregularidad en la disposición de sus células y frecuentemente, contenidos oscuros, probablemente resinas.

Posibles septos transversales a la pared de la traqueida.

Determinación y comparaciones

El ejemplar LPPm 1873-75 presenta una anatomía similar a los demás ejemplares procedentes del nivel de Bosque Principal, esencialmente respecto del aspecto en corte transversal, campos de cruzamiento y tipo de punteaduras radiales. Sin embargo, existe una estructura muy peculiar en la conformación de sus radios normales, los cuales además de presentar una biseriación local más o menos frecuente, muestran un arreglo irregular de las células e intersticios celulares entre las mismas. A pesar de existir evidentes traumatismos en sectores del leño, las galerías observadas no se hallan en los lugares donde se detectó este patrón peculiar de los radios y ello no es suficiente para explicar el arreglo de estos radios normales. Por este motivo, en concomitancia con una arquitectura del tronco claramente diferente a los restantes del sendero turístico, se prefiere considerar con precaución la asignación de este ejemplar al resto del lote estudiado. Sin embargo, es posible asignarlo al género *Agathoxylon* Hartig por la combinación de caracteres del punteado radial y campos de cruzamiento.

Clase CONIFEROPSIDA Gifford y Foster 1989

Orden CONIFERALES Gifford y Foster 1989

Familia ARAUCARIACEAE Henkel y Hochst 1865

Género *Agathoxylon* Hartig 1848

Especie tipo. *Agathoxylon cordaianum* Hartig 1848.

Agathoxylon sp.

Figuras 4.24 y 4.25

Material estudiado.

Procedencia : Monumento Natural Bosques Petrificados, Provincia de Santa Cruz, Argentina.

Edad: Jurásico Medio.

Ejemplares: LPPB 13732, LPPm 1873-75.

4.6 Conclusiones del Capítulo 4

➤ El estudio de la anatomía de los leños fósiles debe incluir un detallado análisis de caracteres cuanti y cualitativos. De éstos, son los caracteres cualitativos los de mayor importancia sistemática. Los caracteres cuantitativos pueden presentar una importante variación no sólo entre individuos pertenecientes a la misma población (variaciones ontogenéticas, ecológicas), si no además dentro de un mismo individuo, según el órgano considerado (raíz, tocón, tronco, ramas) e incluso según el sector del tronco. Dentro de ellos se encuentran la seriación de las punteaduras radiales; la cantidad y disposición de las punteaduras de los campos de cruzamiento; la altura, seriación y separación de los radios. Algunos caracteres cualitativos, como la presencia de contenidos celulares resinosos o de engrosamientos espiralados en las paredes de las traqueidas, pueden tener causales paleoecológicas, taxonómicas o tafonómicas, por lo cual deben ser considerados con suma precaución en la determinación sistemática de los leños fósiles. De aquí se desprende que debe haber no sólo un carácter diferencial, si no un conjunto de caracteres netamente distintivos, que permitan separar taxones.

➤ Los leños estudiados en ambos niveles de bosque *in situ* presentan una gran homogeneidad anatómica, caracterizada por punteado radial araucarioide uniseriado, unibiseriado o triseriado en los ejemplares de mayor edad, pertenecientes al Bosque Principal. Los campos de cruzamiento poseen en general de 4-6 punteaduras taxodioides o cupresoides, dispuestas en pisos, irregularmente o en roseta. Los radios leñosos son homocelulares, uniseriados o localmente biseriados, de mediana altura (promedio 4- 15 células). Existe cierto rango de variabilidad entre los ejemplares estudiados, en particular entre aquellos de la Barda Blanca y el Bosque Principal. Dicha variabilidad es de carácter cuantitativo: los leños juveniles de la Barda Blanca poseen traqueidas más estrechas y esto determina un punteado radial uniseriado y menor cantidad de punteaduras por campo de cruzamiento. En estos ejemplares juveniles los radios también son de menor altura y sólo en pocos casos se observan localmente biseriados, mientras que en los ejemplares del Bosque Principal los radios son más altos y es frecuente la presencia de radios localmente biseriados.

➤ Existen además, algunas combinaciones de caracteres cualitativos, por ejemplo la coexistencia de campos de cruzamiento cupresoides o taxodioides y araucarioides, no sólo entre ejemplares sino dentro de cada ejemplar. Se considera que dicha variabilidad entra dentro del rango de variabilidad natural hallada en leños de coníferas actuales. Otros caracteres cualitativos como la presencia de contenidos oscuros (¿resinas?) aparecen en forma excepcional y son probablemente de origen traumático.

➤ Las diferencias observadas son probablemente de origen ontogenético y/o paleoecológico y no justifican la separación de los ejemplares, se considera que los mismos pertenecen al mismo taxón con excepción del ejemplar LPPm 1873-75.

➤ Todos los leños estudiados son asignados a *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner, leño de afinidad araucarioide. En base a la nueva información disponible procedente de individuos adultos, se propone aquí una enmienda de la diagnosis original, la cual se basó en un ejemplar procedente de una rama. Esta especie tiene importantes similitudes con las cuatro especies de Araucariáceas descritas por Gnaedinger (2003) para localidades de la Formación La Matilde del Gran Bajo de San Julián, a saber: *Araucarioxylon agathioides* (Kräusel y Jain) Bose y Maheshwari, *A. amraparense* (Sah y Jain) Bose y Maheshwari, *A. santalense* (Sah y Jain) Bose y Maheshwari, *A. termieri* (Attims) Gnaedinger. La mayor similitud se halla con *Araucarioxylon agathioides* (Kräusel y Jain) Bose y Maheshwari, descrito para el Jurásico Superior de la India y el Jurásico Medio del Gran Bajo de San Julián, tratándose de especies muy afines.

➤ El ejemplar LPPm 1873-75 (LPPB 13732), procedente del tronco más grande del sendero turístico, presenta ciertos caracteres particulares: radios leñosos con frecuencia localmente biseriados y con intersticios celulares y posibles septos transversales en las traqueidas axiales. Los mismos no permiten su total identificación con el resto del lote estudiado, por lo que se prefiere su asignación sólo a nivel genérico de *Agathoxylon* sp. Este ejemplar presenta una zona con evidencia de traumatismos (galerías), en torno a la cual los radios leñosos se observan hipertrofiados, totalmente biseriados y con un aumento del tamaño de las células radiales. Esto constituye una reacción a algún organismo patógeno mientras el árbol aún vivía. Ejemplos de tejidos traumáticos se han observado en coníferas actuales como reacción al ataque de insectos áfidos (pulgones).

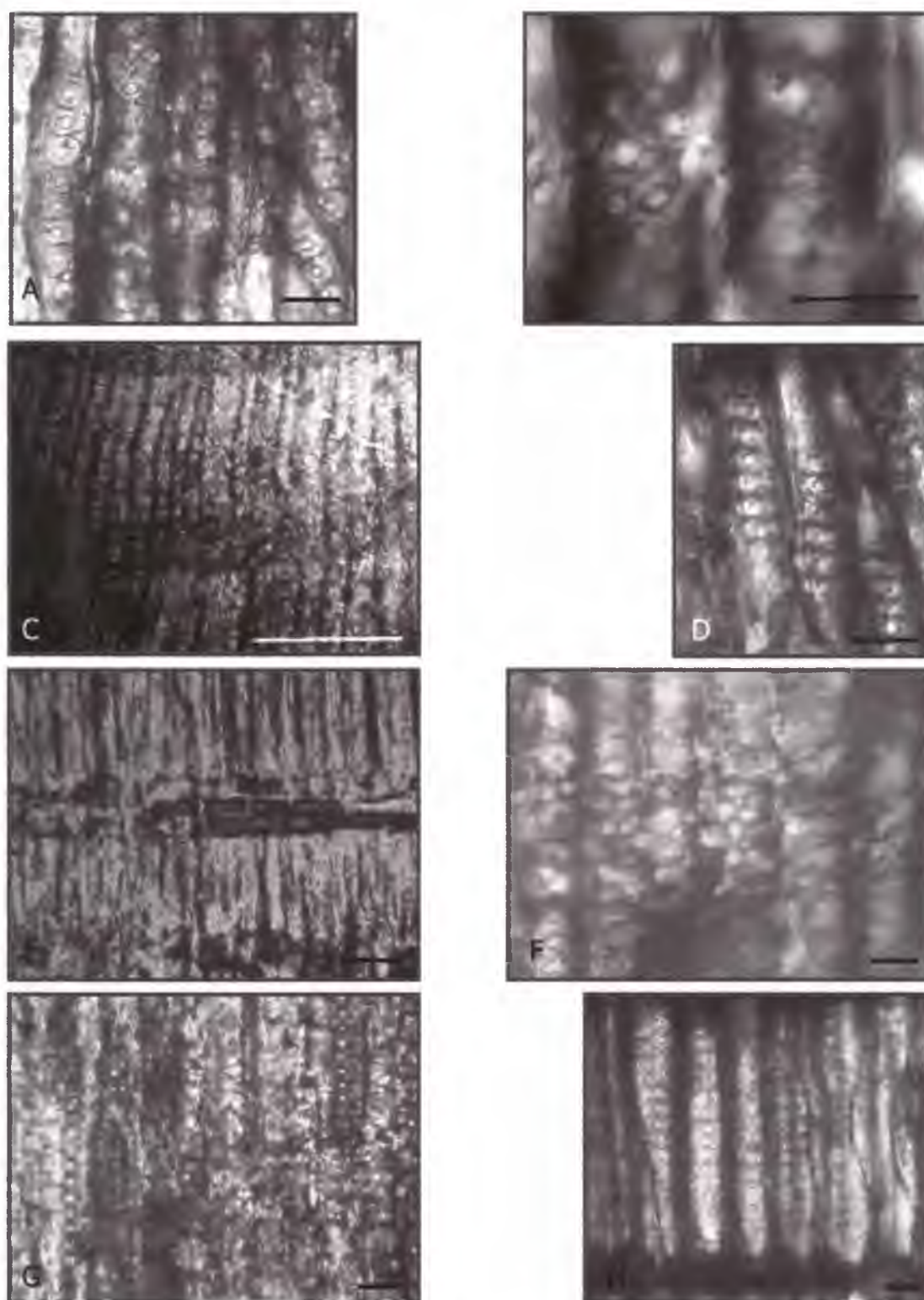


Figura 4.1: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner. Ejemplares de la Barda Blanca. **A-B:** LPPm 1843 (CLr). **A:** Punteado intervascular uniseriado. **B:** Campos de cruzamiento cupresoides, punteaduras en dos pisos. **C-D:** LPPm 1844-46. **C:** CT, posible anillo falso. **D:** punteado intervascular uniseriado, comprimido en sentido vertical. **E:** LPPm 1848 (CLr). Radios leñosos con contenidos oscuros (¿resinas?). **F-G:** LPPm 1850. **F:** CLr, campos de cruzamiento con punteaduras cupresoides o araucarioides deformadas. **G:** CLr, punteado intervascular uniseriado en contacto. **H:** LPPm 1869 (CLr). Punteado intervascular uniseriado, comprimido. Escala: A-B= 20 μ m, C= 1 mm, D= 20 μ m, E= 100 μ m, F-H= 20 μ m.

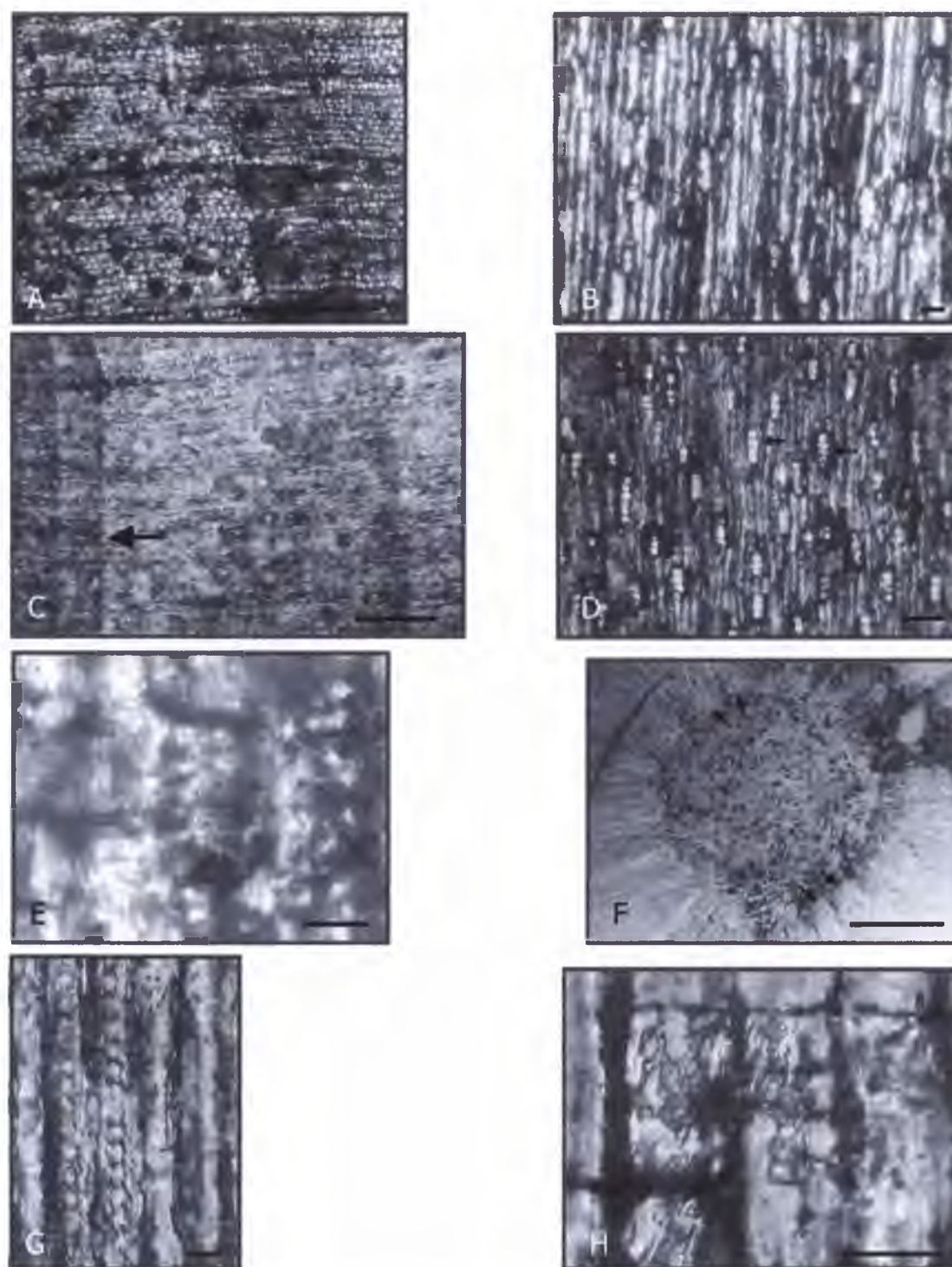


Figura 4.2: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner. Ejemplares de la Barda Blanca. **A-B:** LPPm 1829-1831. **A:** CT, límite anillo de crecimiento. **B:** CLt, radios uni y uni-biseriados. **C-E:** LPPm 1832-1834. **C:** CT, límite anillo de crecimiento verdadero y anillo falso (flecha). **D:** CLt, Radios uni y uni-biseriados (flechas). **E:** CLr, campos de cruzamiento con punteaduras cupresoldes? deformadas. **F-H:** LPPm 1838-41. **F:** CT, sector medular con simpodios de xilema primario (flechas). **G:** CLr, punteado intervascular uniseriado en contacto. **H:** Campos de cruzamiento con punteaduras cupresoldes? en pisos. Escala: A= 0,5 mm, B= 50 μ m, C= 0,5 mm, D= 100 μ m, E= 20 μ m, F= 1 mm, G-H=20 μ m.

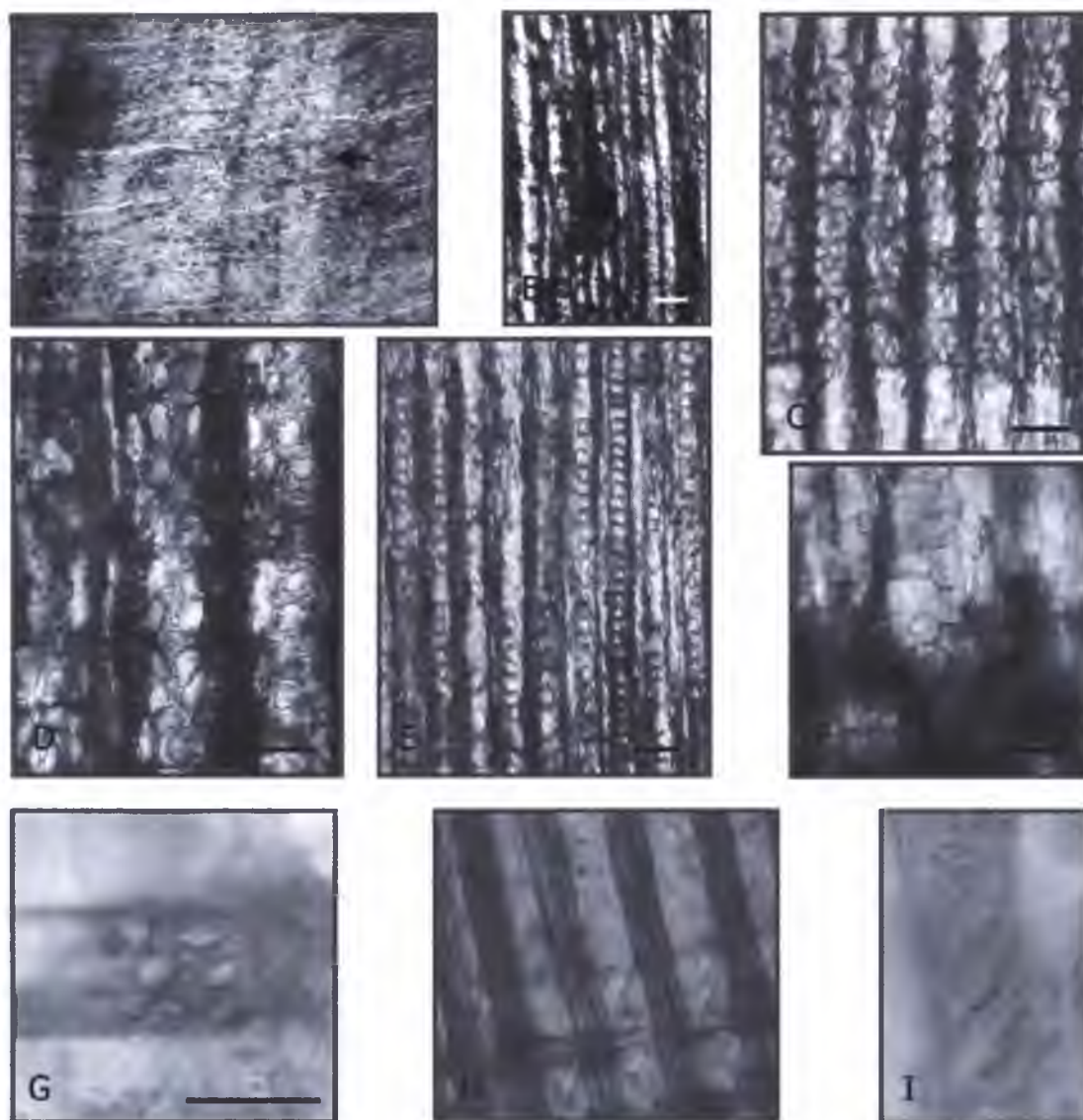


Figura 4.3: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner. Ejemplares de la Barda Blanca. **A-F: LPPm 1826-28.** **A:** CT, anillos de crecimiento con leve cizalla y posibles anillos falsos (flecha). **B:** CLr: radios uniseriados. **C-D:** CLr, campos de cruzamiento con punteaduras cupresoides deformadas por cizalla, se observan algunas en roseta o corona. **E:** CLr, punteado intervascular uniseriado en contacto. **F:** CLr, punteado intervascular uni-biseriado. **G, I: LPPm 1781-83.** **G:** campos de cruzamiento con punteaduras cupresoides en dos pisos. **I:** CLr, detalle fisuras espiraladas en leño de reacción. **H:** Fisuras espiraladas en leño de reacción de *Fitzroya cupressoides*. Escala: A= 2x, B= 50 μ m, C= 50 μ m, D= 30 μ m, E= 50 μ m, F-G= 20 μ m, H=40x, I= 100x.

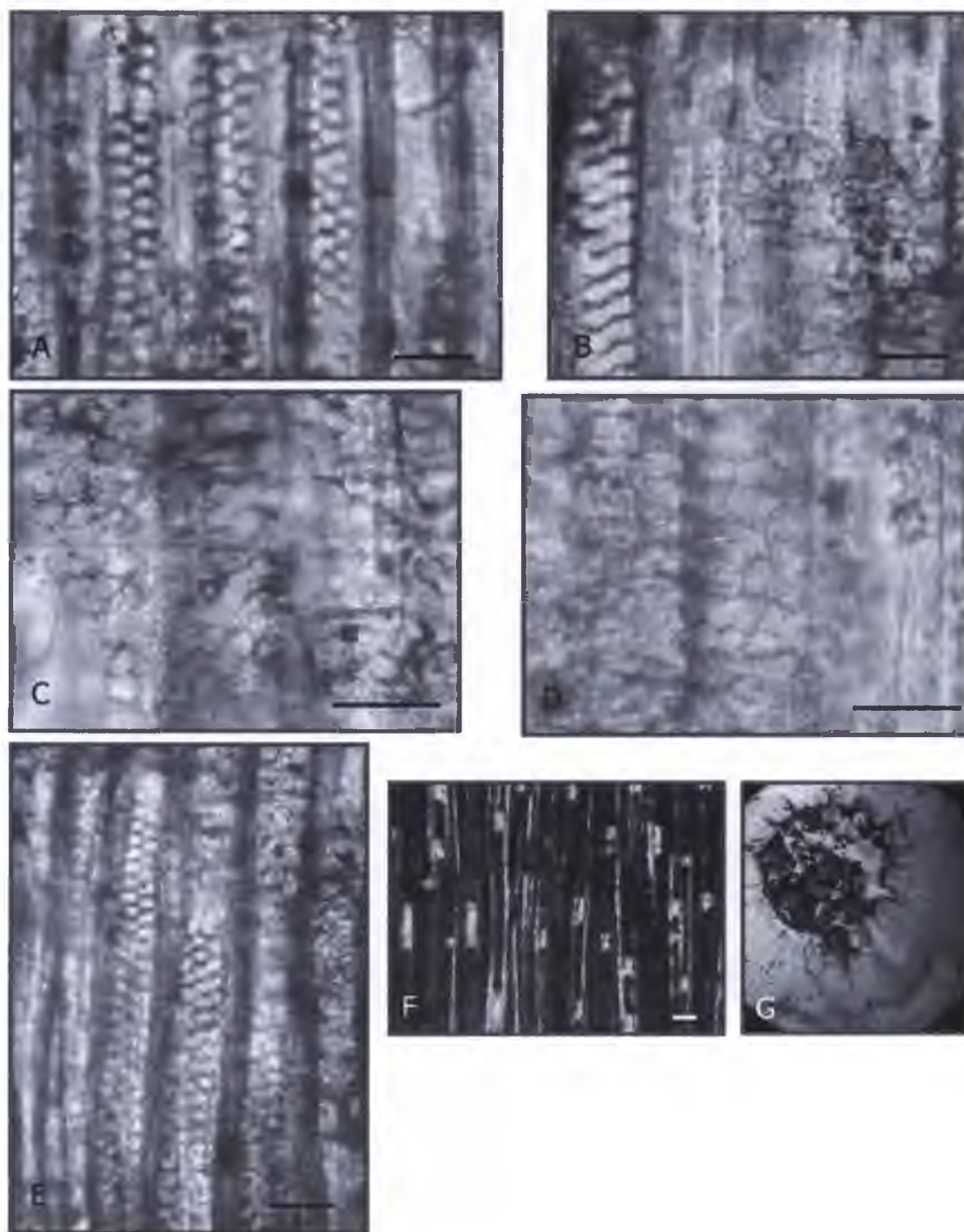


Figura 4.4: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner. Ejemplares de la Barda Blanca. **A-D: 1893-95.** A: CLr, punteado intervascular bi y triseriado araucarioide. B: CLr, punteado intervascular biseriado y campos de cruzamiento. C-D: CLr, detalle campos de cruzamiento. **E: LPPm 1896-98.** CLr, punteado intervascular bi y triseriado araucarioide. **F-G: LPPm 1890-92.** F: CLt, radios uniseriados bajos. G: zona medular. Escala: A= 30 μ m, B-F= 40 μ m, G= 2,5 x.

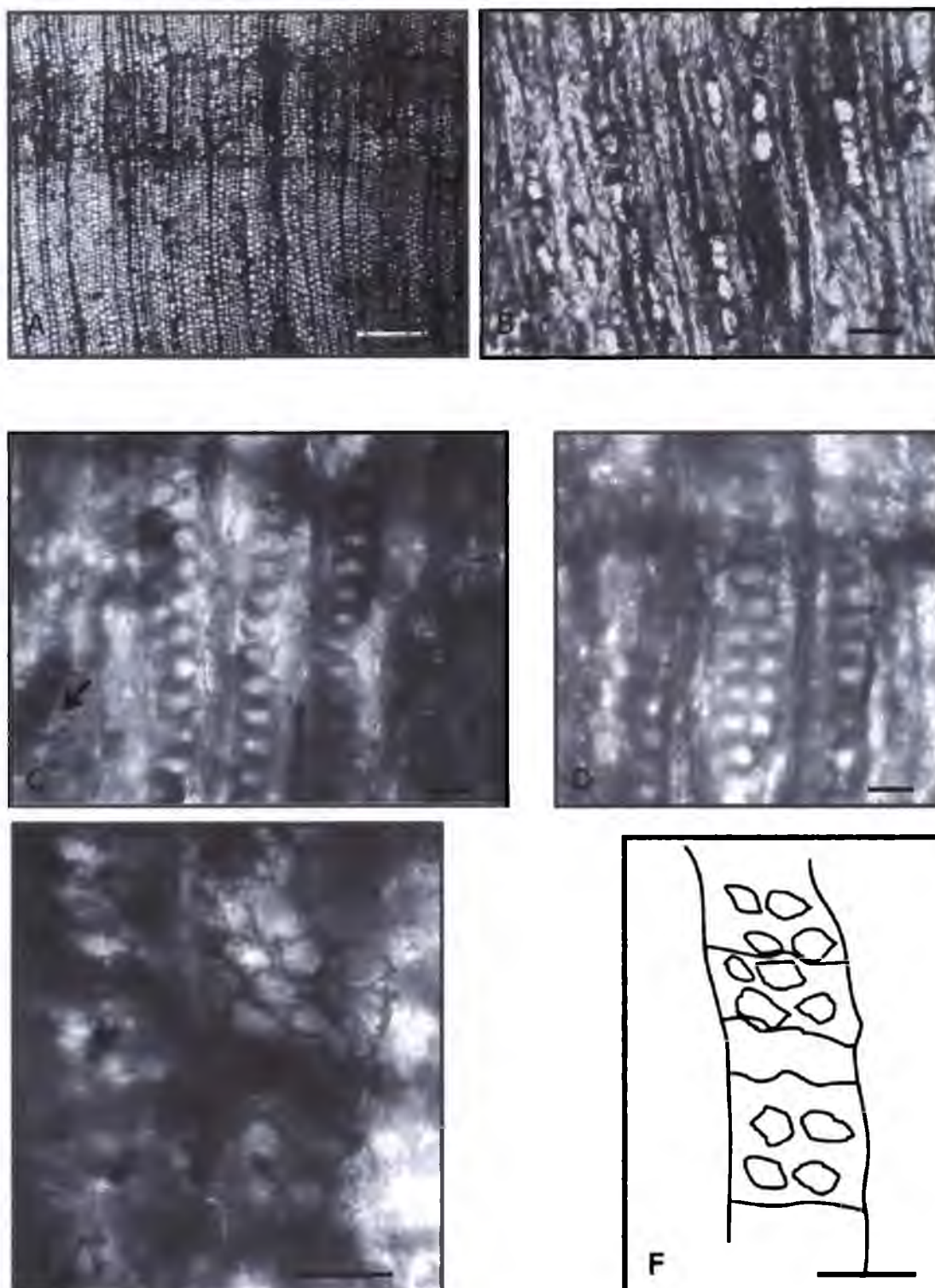


Figura 4.5: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner. Ejemplares de la Barda Blanca. A-F: LPPm 1802-04. A: CT, anillos de crecimiento poco definidos. B: CLt, radios uniseriados. C: CLr, punteado intervascular uniseriado contiguo y uni-biseriado contiguo, alterno y levemente hexagonal. Campos de cruzamiento pobremente preservados (flecha). D: CLr, punteado intervascular biseriado subopuesto. E: CLr, campos de cruzamiento cupresoides, punteaduras deformadas, ubicadas en dos pisos. F: Dibujo esquemático de E. Escala: A= 0,5 mm, B= 100 μ m, C-F=20 μ m.

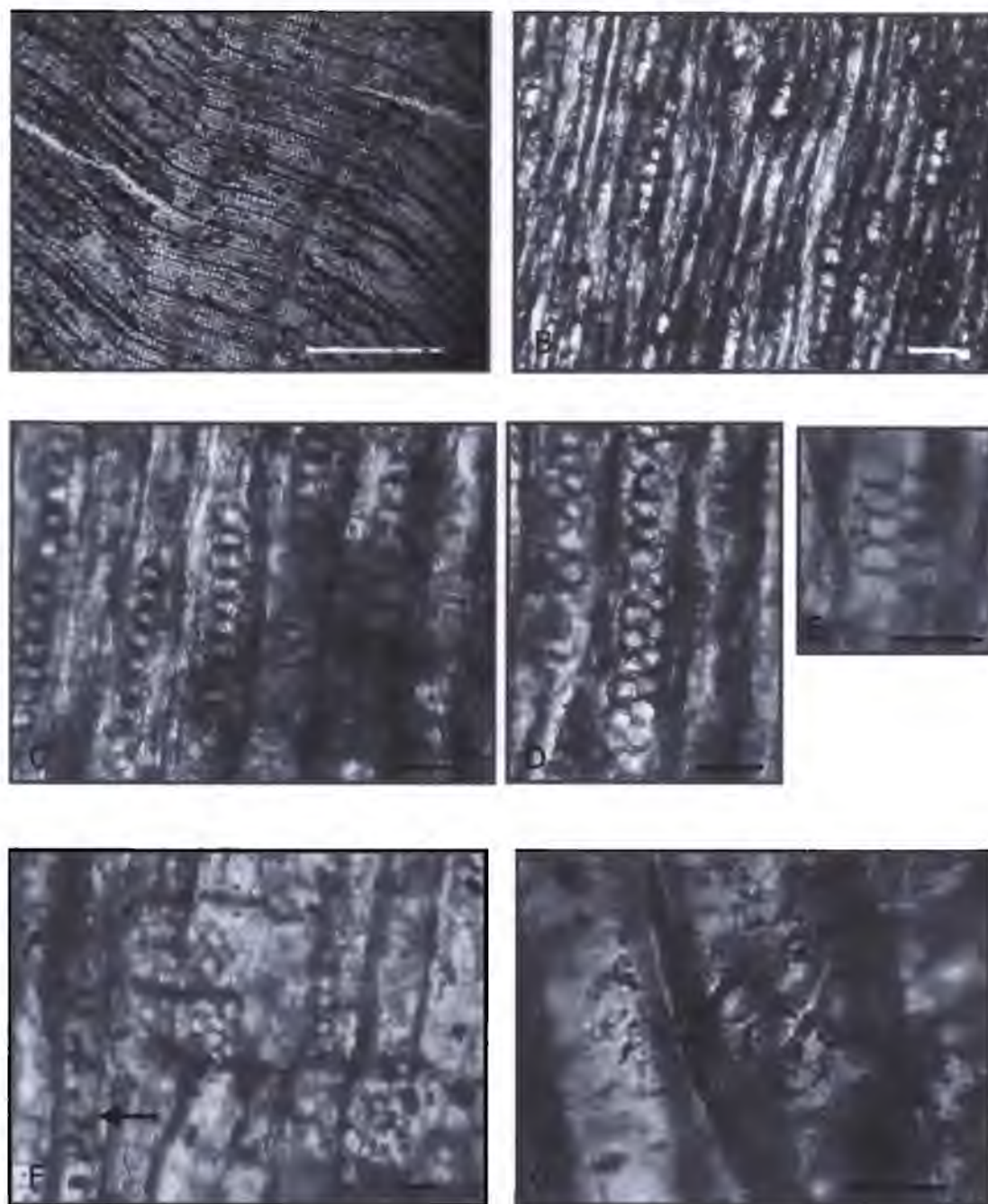


Figura 4.6: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner. Ejemplares de la Barda Blanca. **A-G:** LPPm 1799-1801. **A:** CT, límites de dos anillos de crecimiento y zonas de cizalla. **B:** CLt, radios uniseriados bajos. **C-E:** CLr. **C:** punteado intervascular uniseriado, contiguo. **D:** punteado intervascular biseriado, contiguo, alterno, hexagonal. **E:** punteado triseriado, hexagonal. **F:** CLr, campos de cruzamiento cupresoides? con punteaduras deformadas. Contenidos oscuros en traqueidas axiales (flecha). **G:** CLr, detalle campo de cruzamiento con 4 punteaduras cupresoides ubicadas en dos pisos. Escala: A= 1 mm; B= 100 μ m; C,D= 30 μ m; E-G=20 μ m.

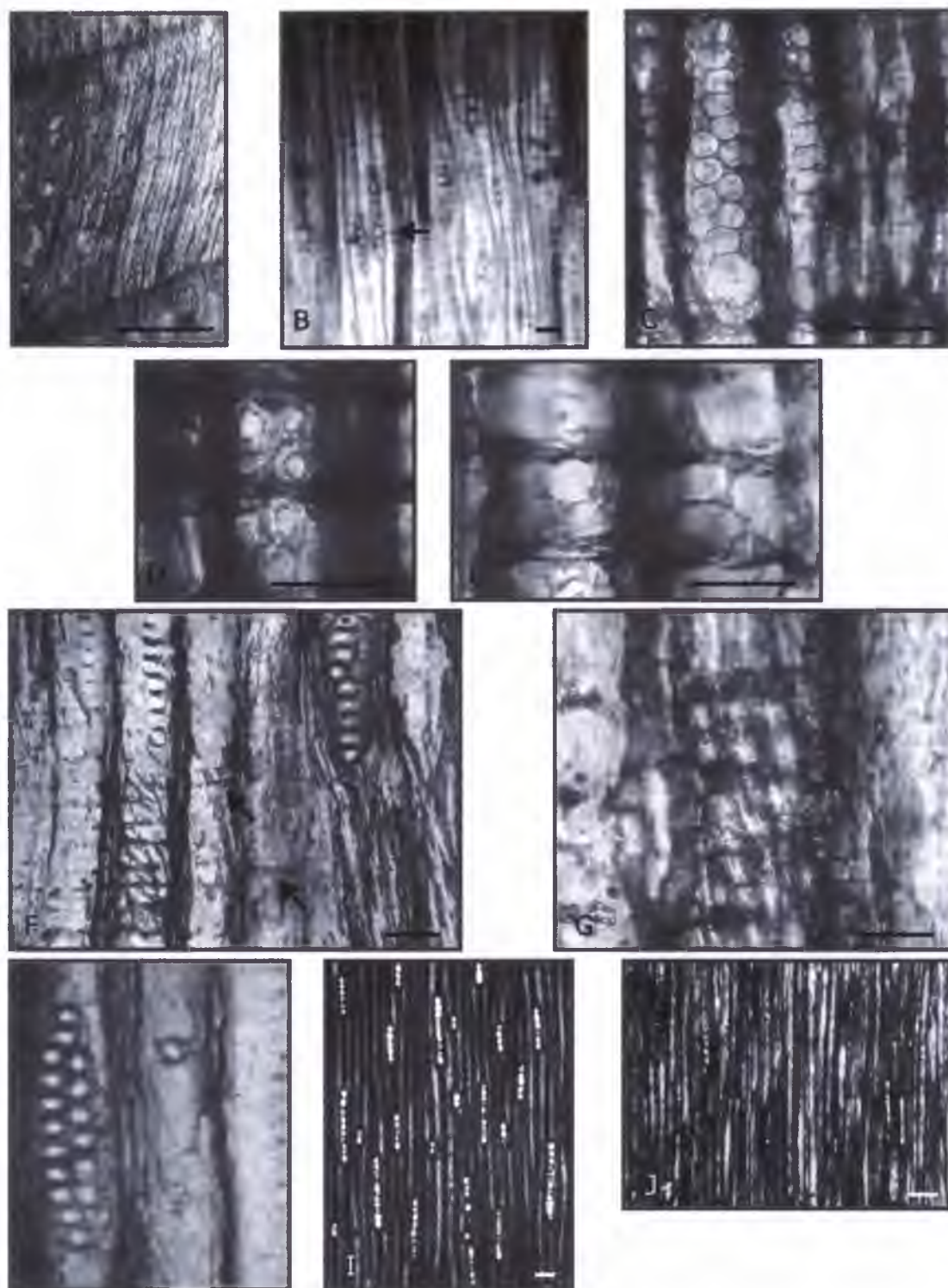


Figura 4.7: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner. Ejemplares del Bosque Principal. **A-E: LPPm 1769-71.** **A:** CT, anillo de crecimiento con leve cizalla. **B:** CLt: radios uniseriados. Posible septo o hifa (flecha). **C-E:** CLr. **C:** punteado intervascular uni y uni-biseriado en contacto. **D-E:** campos de cruzamiento con punteaduras araucarioides. Escala A= 1mm, B-C= 50 μ m, D-E= 20 μ m. **F-H: LPPm 1884 (CLr).** **F:** Punteado intervascular uni-biseriado, degradación helicoidal de paredes celulares y restos de radios que se asemejan a septos (flechas). **G:** Detalle campo de cruzamiento con punteaduras en dos pisos. **H:** Punteado intervascular uni-biseriado subopuesto. **I: LPPm 1883 (CLt).** Radios uniseriados y localmente biseriados. **J: LPPm 1886 (CLt).** Radios uniseriados. Escala: F= 50 μ m, G= 20 μ m, H= 40x, I= 50 μ m, J= 100 μ m.

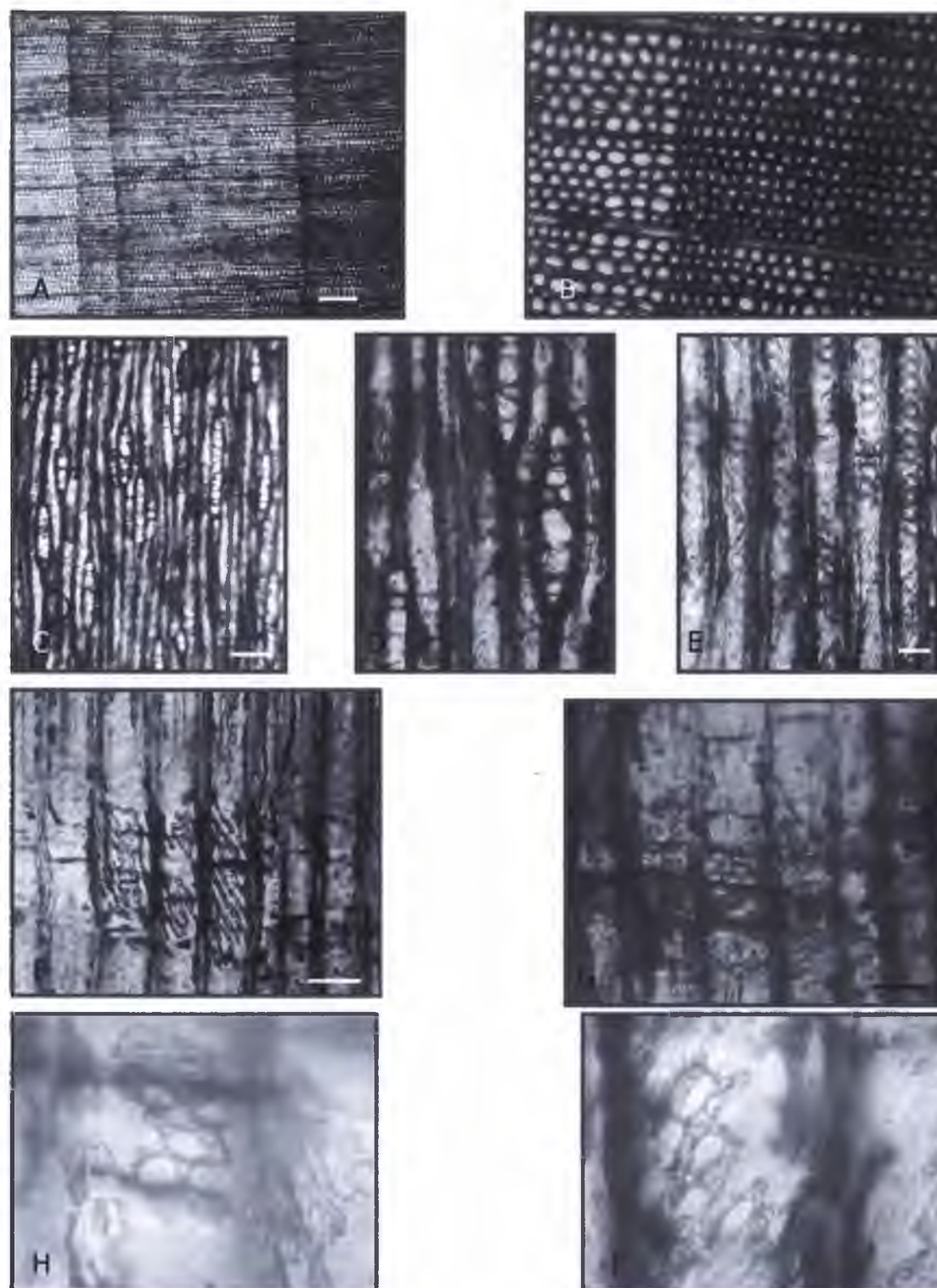


Figura 4.8: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-I: LPPm 1778-80. **A:** CT, Límite de anillo de crecimiento y anillo falso (izquierda). **B:** Detalle límite de anillo de crecimiento verdadero (izq.) y anillo falso (der.). **C:** CLt. Radios uni y biseriados. **D:** Detalle anterior. **E:** CLr, punteado uniseriado en contacto, degradación helicoidal de las paredes celulares. **F:** CLr, radio medular con evidencia de degradación helicoidal de las paredes. **G:** CLr, campo de cruzamiento cupresóide. **H-I:** Detalle campo de cruzamiento cupresóide con degradación de pared celular. Escala: A= 0,5 mm, B= 25x, C=100 µm, D= 25x, E-G= 40 µm, H-I= 100x.

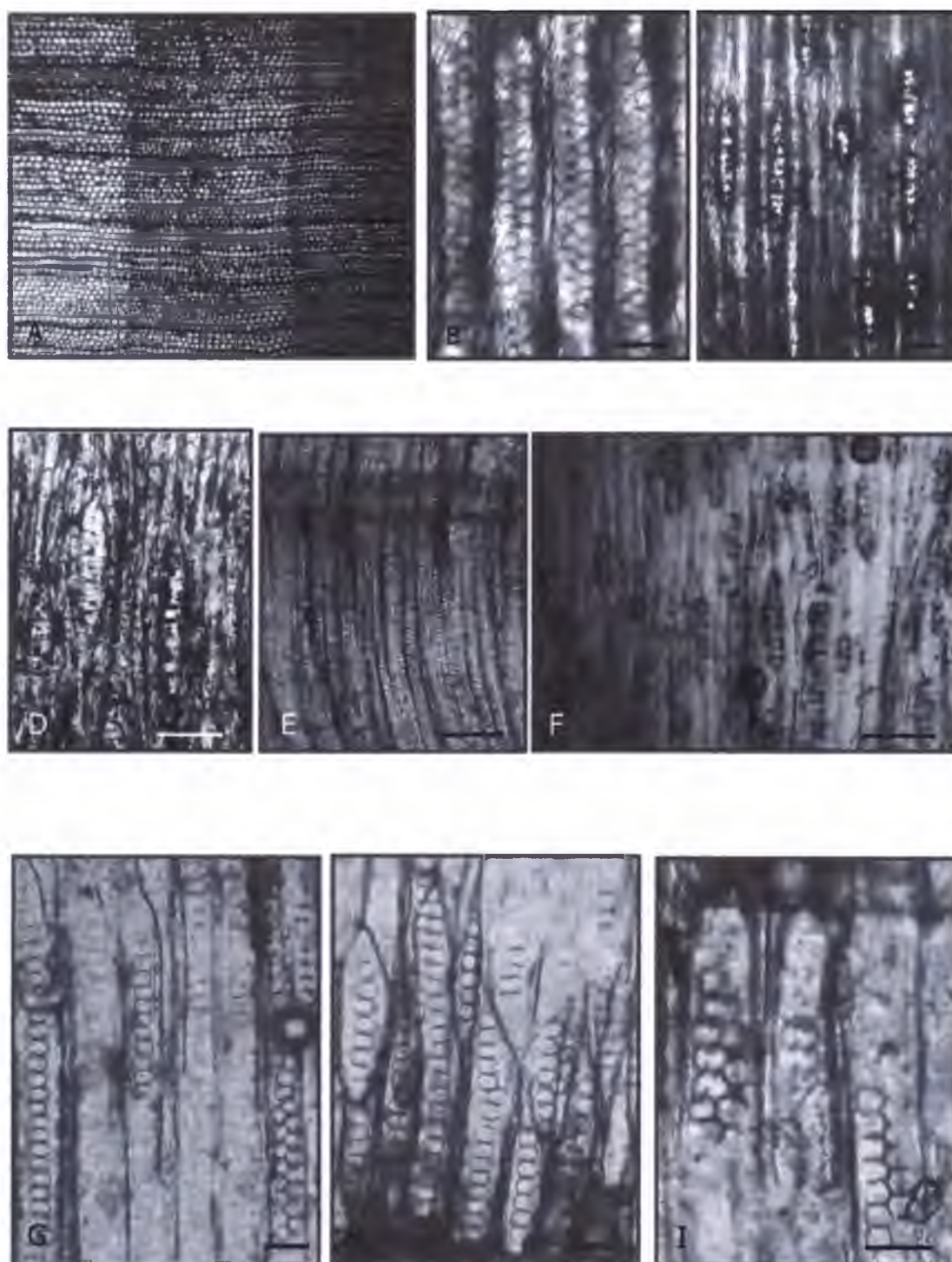


Figura 4.9: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-D: LPPm 1775-77. A: CT, anillos de crecimiento. **B:** CLr, punteado intervascular biseriado araucarioide, degradación helicoidal de la pared celular. **C:** CLt: radios uni y uni-biseriados. **D:** detalle
E-I: LPPm 1805-07. E: CT, límite anillo de crecimiento verdadero y posible anillo falso. **F:** CLt, radios uniseriados. **G-I:** CLr, detalle punteado intervascular uni, bi y uni-biseriado contiguo y alterno. Escala: A= 2,5x, B= 50 μ m, C= 100 μ m, D= 250 μ m, E= 0,5 mm. F= 100 μ m, G-I= 40 μ m.

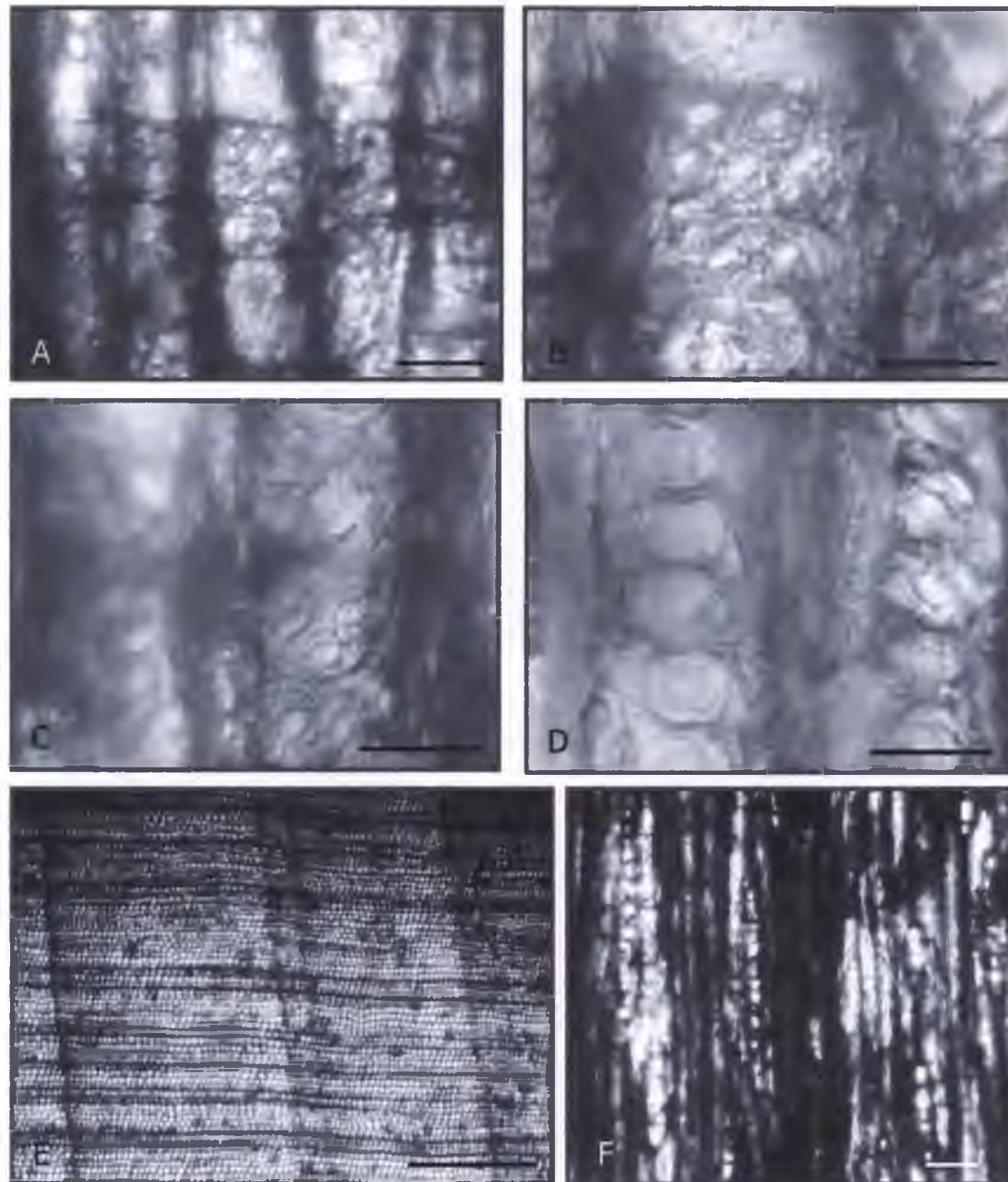


Figura 4.10: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.
A-F: LPPm 1772-74. A: CLr, campos de cruzamiento cupresoldes con disposición en roseta o corona. **B:** Detalle anterior. **C:** CLR, campos de cruzamiento cupresoides. **D:** CLr, punteado intervascular uniseriado contiguo. Leve degradación de pared celular. **E:** CT, anillos de crecimiento y posible anillo falso (centro). **F:** CLt, radios uni y localmente biseriados. Escala: A-D= 40 μ m, E= 1 mm, F= 100 μ m.

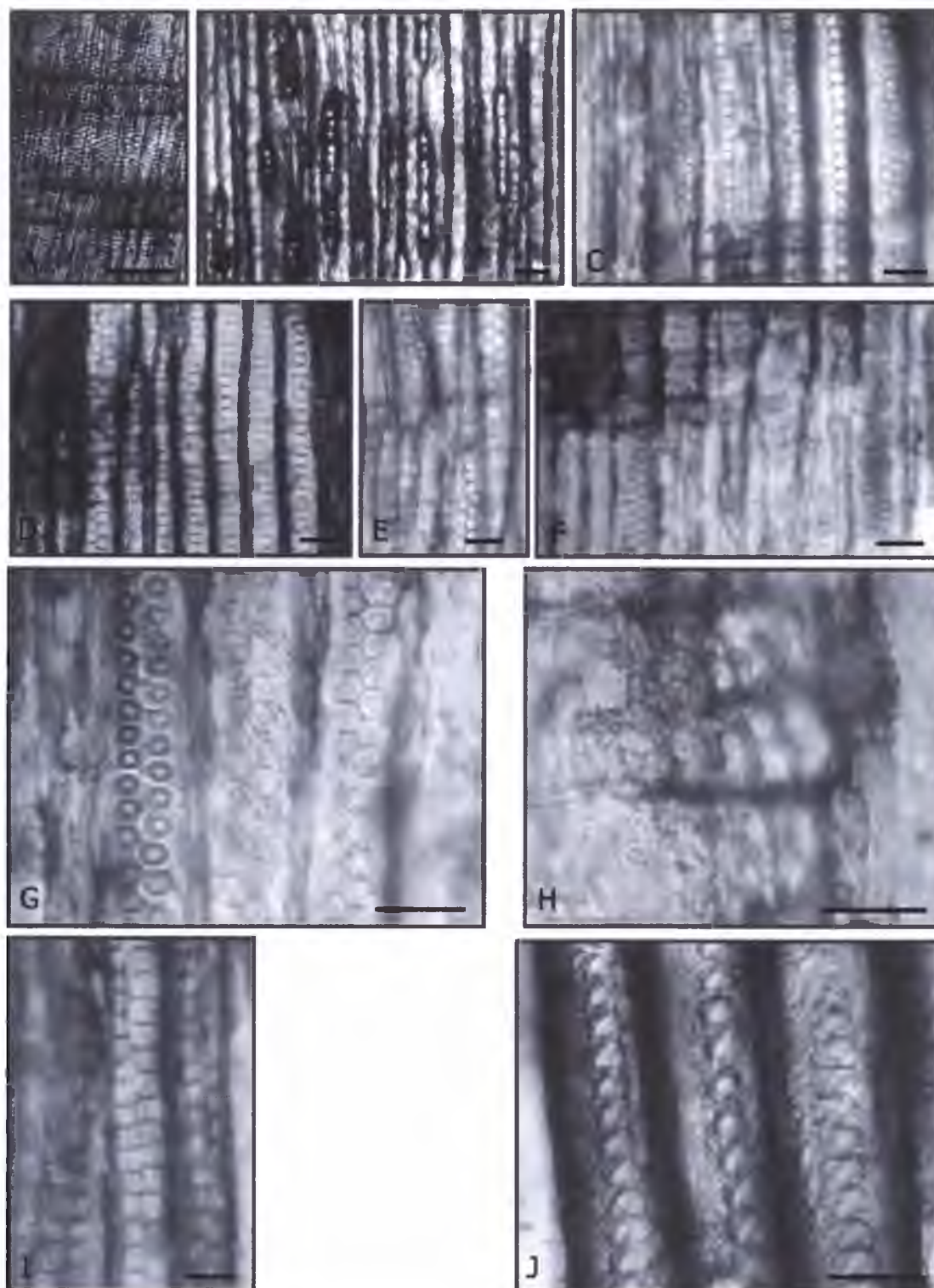


Figura 4.11: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-J: LPPm 1855-57. **A:** CT, anillos de crecimiento y posibles anillos falsos. **B:** CLt, radios uniseriados y leve degradación de la pared celular. **C:** CLr, punteado intervascular uniseriado contiguo, uni-biseriado contiguo o espaciado. **D:** CLr, punteado intervascular uni-, uni-bi o biseriado, contiguo, circular o hexagonal. **E:** CLr, punteado intervascular uni-biseriado, contiguo o levemente espaciado. **F:** CLr, punteado intervascular biseriado hexagonal (izq.) y biseriado, subopuesto, circular (der.). Escala: A= 1 mm, B= 100 μ m, C-F= 50 μ m. **G:** CLr. Punteado intervascular biseriado hexagonal con diferente degradación de pared celular. **H:** CLr, Detalle campo de cruzamiento cupresolde? con degradación de pared celular. **I:** CLr, Punteado intervascular biseriado subopuesto. **J:** CLr, degradación helicoidal de la pared celular. Escala: G, I= 40 μ m, H, J= 50 μ m.

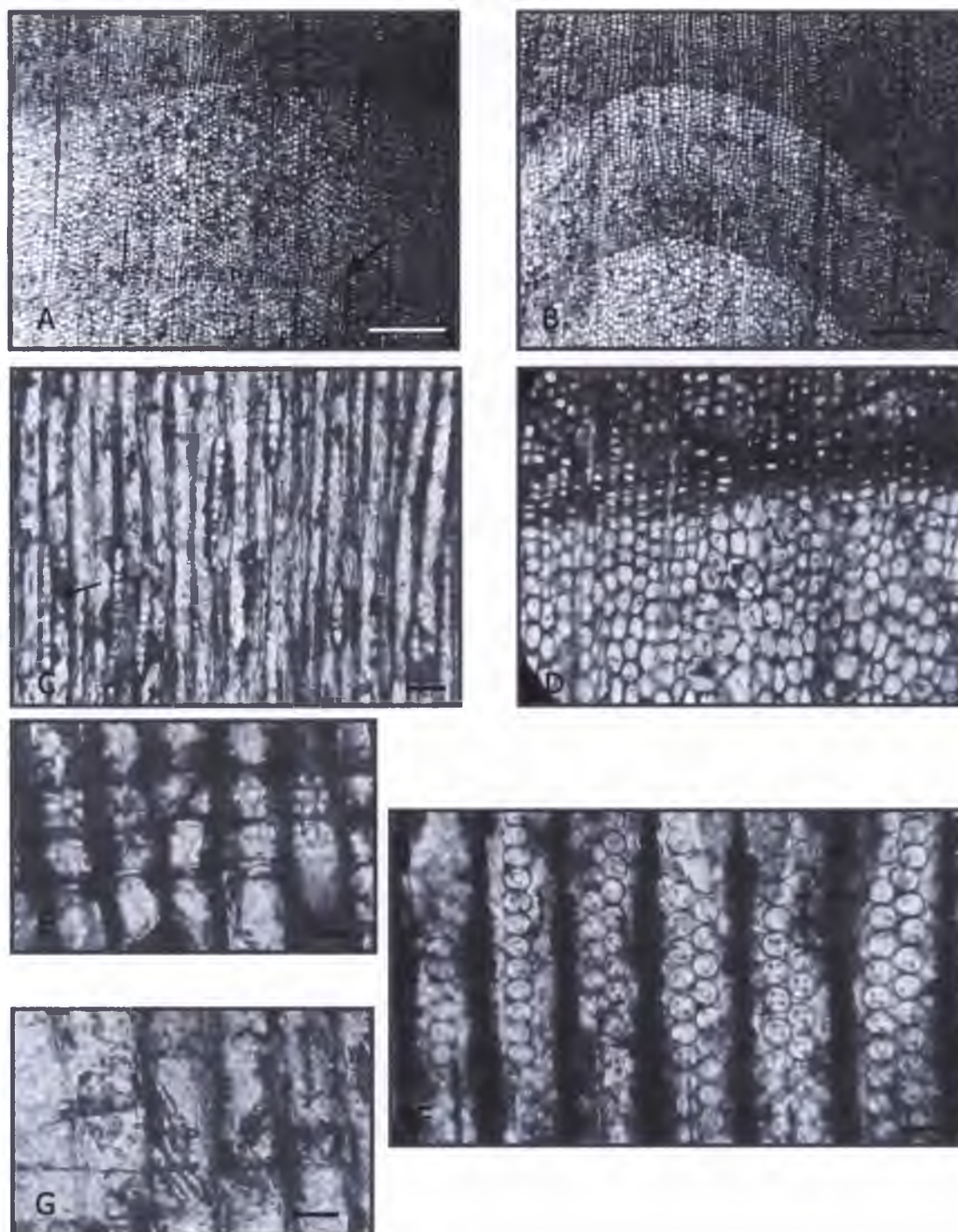


Figura 4.12: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-G: LPPm 1787-89. **A:** CT, límite anillo de crecimiento y anillo falso (flecha). **B:** CT, anillo de crecimiento con inflexión en V. **C:** CLT, radios uniseriados y localmente biseriados (flecha). **D:** CT, detalle límite anillo de crecimiento, nótese la forma irregular de las traqueidas del leño temprano y la presencia de contenidos celulares. **E:** CLr, Campos de cruzamiento cupresoides con punteaduras en roseta o corona. **F:** CLr, degradación helicoidal de la pared en la zona del radio leñoso. **G:** CLr, punteado intervascular uni, uni-bi y biseriado contiguo o ligeramente separado. Escala: A-B= 0,5 mm, C=100 μ m, D= 40x, E, F= 30 μ m, G= 20 μ m.

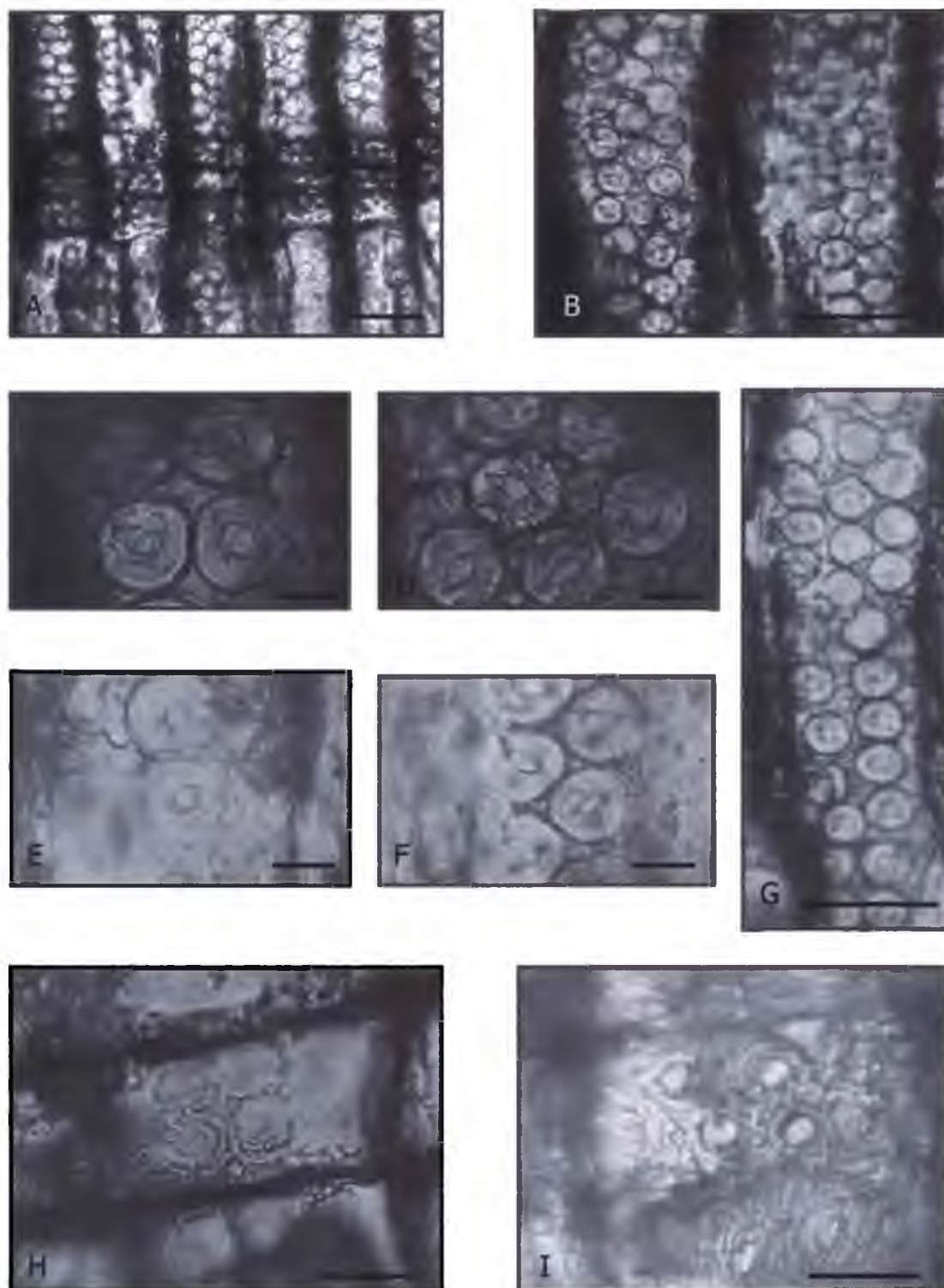


Figura 4.13: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-I: LPPm 1788 (CLRd). **A:** CLR, punteado intervascular y campos cupresoides. **B:** CLR, Punteado intervascular bi y triseriado levemente separado. **C-F:** CLR, detalle punteado intervascular radial biseriado opuesto contiguo (C) o separado (D), uniseriado (E) y biseriado contiguo, alterno (F). **G:** CLR, punteado bi y triseriado separado, alterno. **H-I:** CLR, detalle campos de cruzamiento araucarioides con degradación de pared celular (H). Escala: A-B= 50 μ m, C-F= 15 μ m, G= 50 μ m, H-I= 20 μ m.

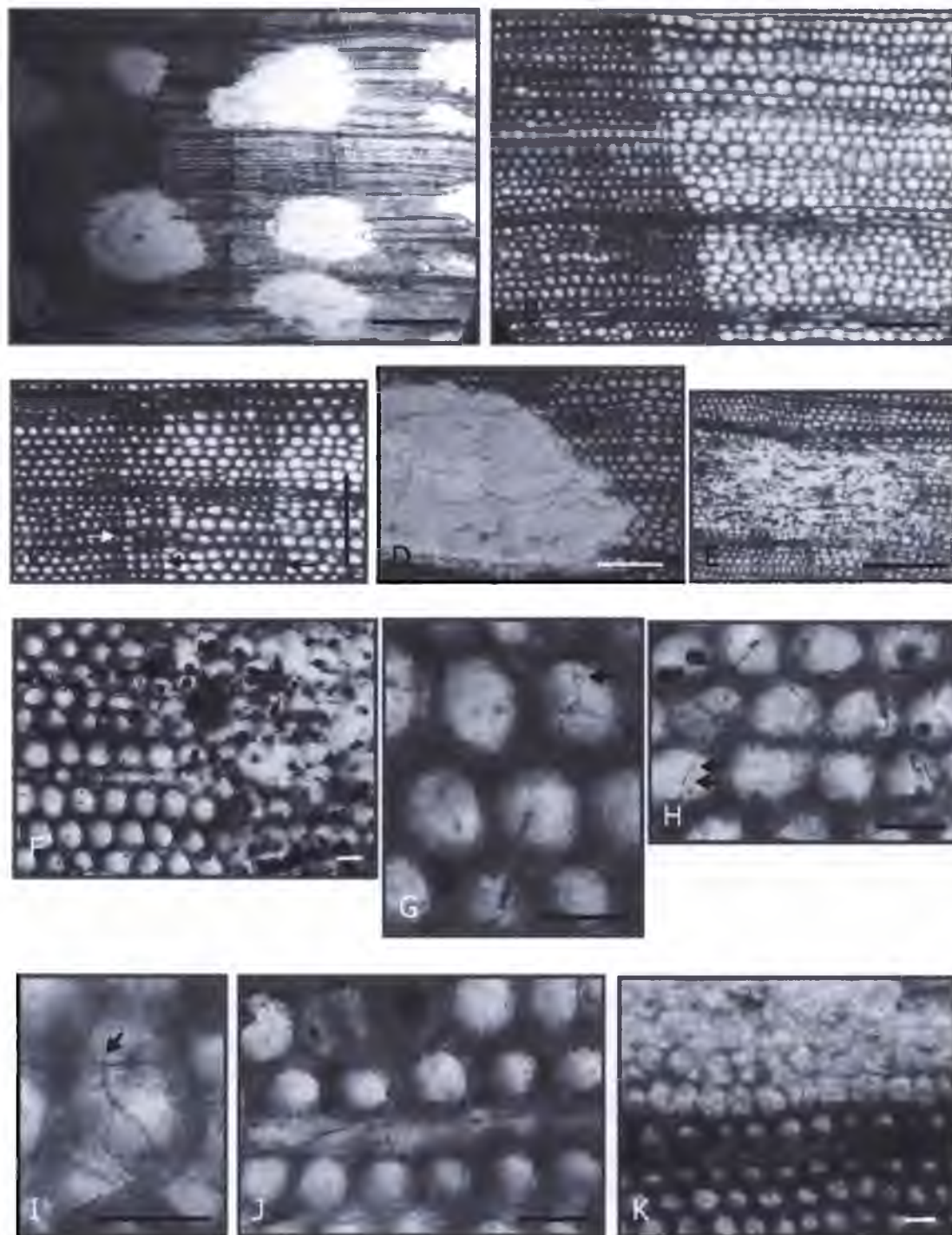


Figura 4.14: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-K: LPPm 1862 (Ctr). Leño del Bosque Principal afectado por podredumbre blanca. **A:** CT, bolsillos acelulares ovales. **B:** CT, límite de anillo de crecimiento. **C:** CT, límite de anillo de crecimiento verdadero (flecha blanca) y anillos falsos (flechas negras). **D:** CT, bolsillo acelular con relleno mineral de aspecto fibroso y disposición radial. **E:** CT, bolsillo acelular relleno de corpúsculos oscuros. **F:** CT, detalle anterior. Nótese los corpúsculos oscuros y las hifas fúngicas atravesando transversalmente los lúmenes celulares. **G-I:** Detalle anterior, hifas fúngicas atravesando los lúmenes celulares. Posibles *clamp connections* (flechas). **J:** CT, hifas fúngicas atravesando el radio leñoso. **K:** CT, límite de la oquedad, paredes celulares esqueletizadas e hifas fúngicas en lúmenes celulares. Escala: A= 1 mm, B-E= 200 μ m, F-K= 40 μ m.

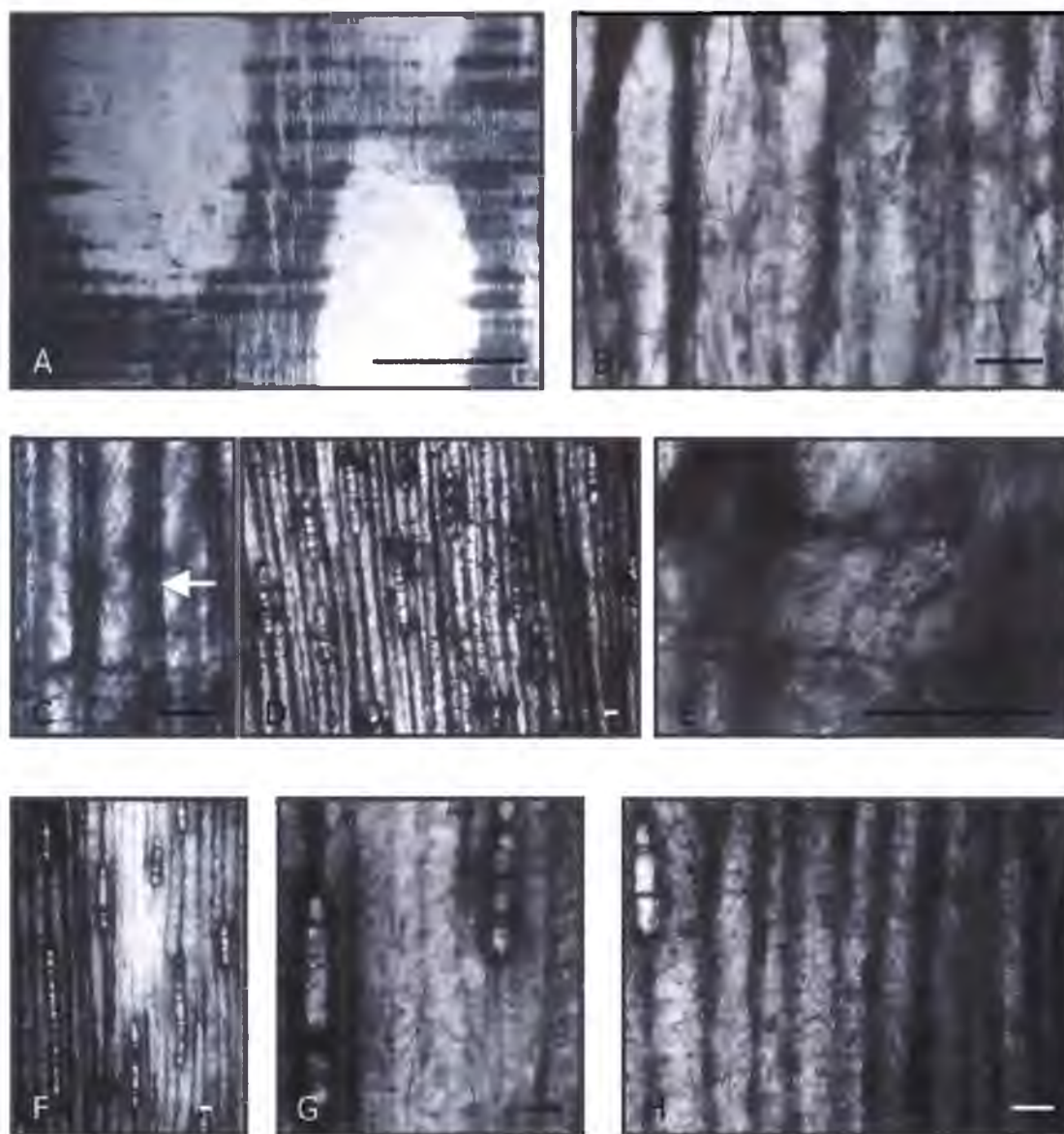


Figura 4.15: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-H: LPPm 1863-64. Leño del Bosque Principal afectado por podredumbre blanca. **A:** CLr, Bolsillos acelulares elongados en sentido vertical. **B:** CLr: hifas fúngicas longitudinales, pared celular completamente degradada. **C:** CLr, hifas fúngicas longitudinales (flecha), degradación helicoidal de la pared celular, campos de cruzamiento cupresoldes con punteaduras en dos pisos. **D:** CLt, radios uniseriados y localmente biseriados. Corpúsculos oscuros dentro de los lúmenes celulares. **E:** CLr, detalle campos de cruzamiento cupresoldes? con pared celular degradada. **F:** CLt, radios uniseriados, fuerte degradación de paredes. **G-H:** CLt: fuerte degradación de paredes celulares, hifas fúngicas longitudinales. Escala: A= 1 mm, B-H= 40 μ m.

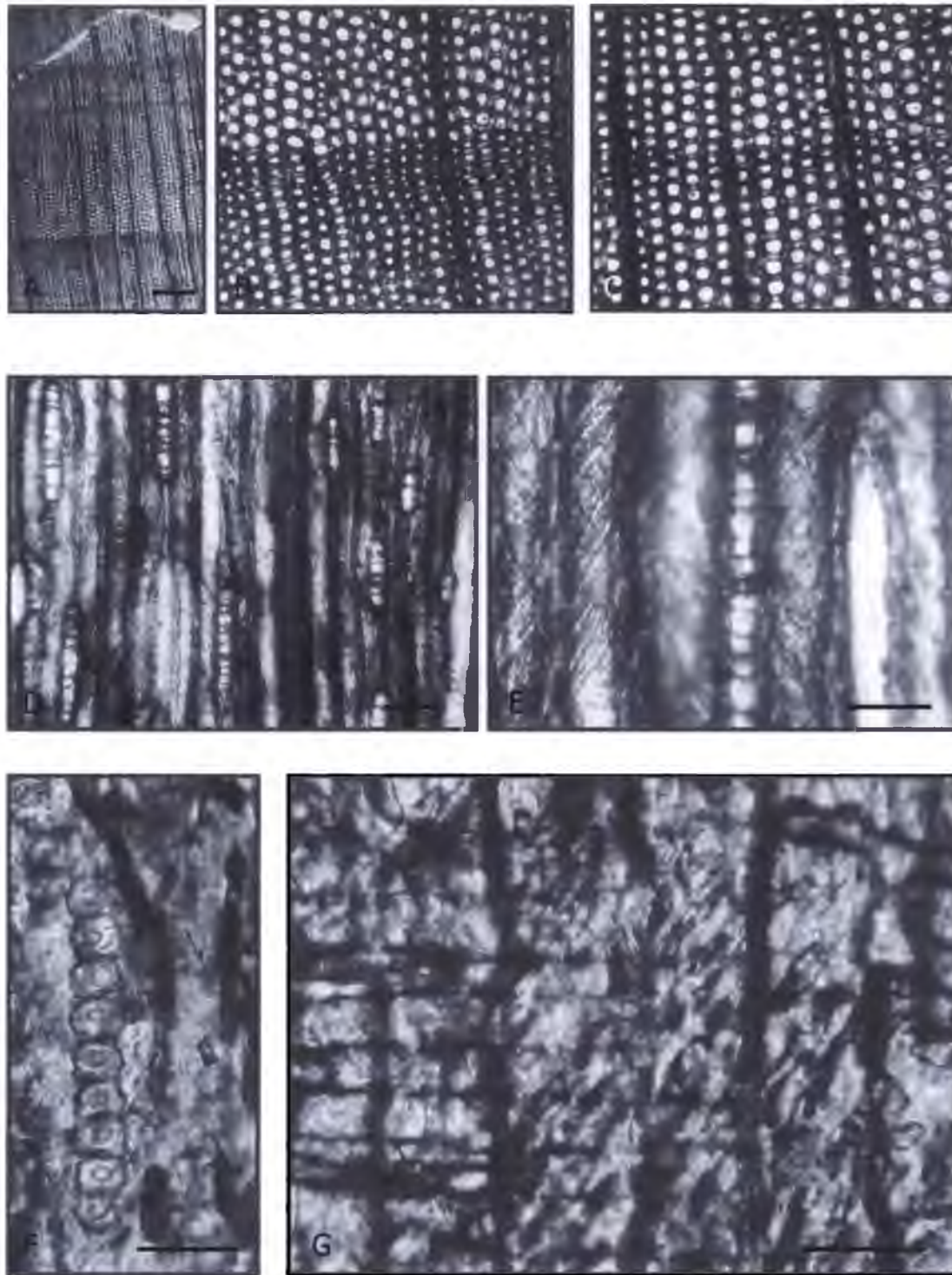


Figura 4.16: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.
A-G: LPPm 1808-10, 1842. **A:** CT, anillos de crecimiento y posible anillo falso (arriba). **B:** CT, detalle límite de anillo de crecimiento verdadero. **C:** CT, detalle anillo falso. **D:** CLt, radios uniseriados y localmente biseriados, degradación helicoidal de paredes celulares. **E:** Detalle anterior. **F:** CLr, punteado intervascular uniseriado contiguo. **G:** CLr, zona radio leñoso con fuerte degradación helicoidal de paredes celulares. Escala: A= 0,5 mm, B-C= 10x, D= 100 μ m, E= 40 μ m, F= 30 μ m, G= 50 μ m.

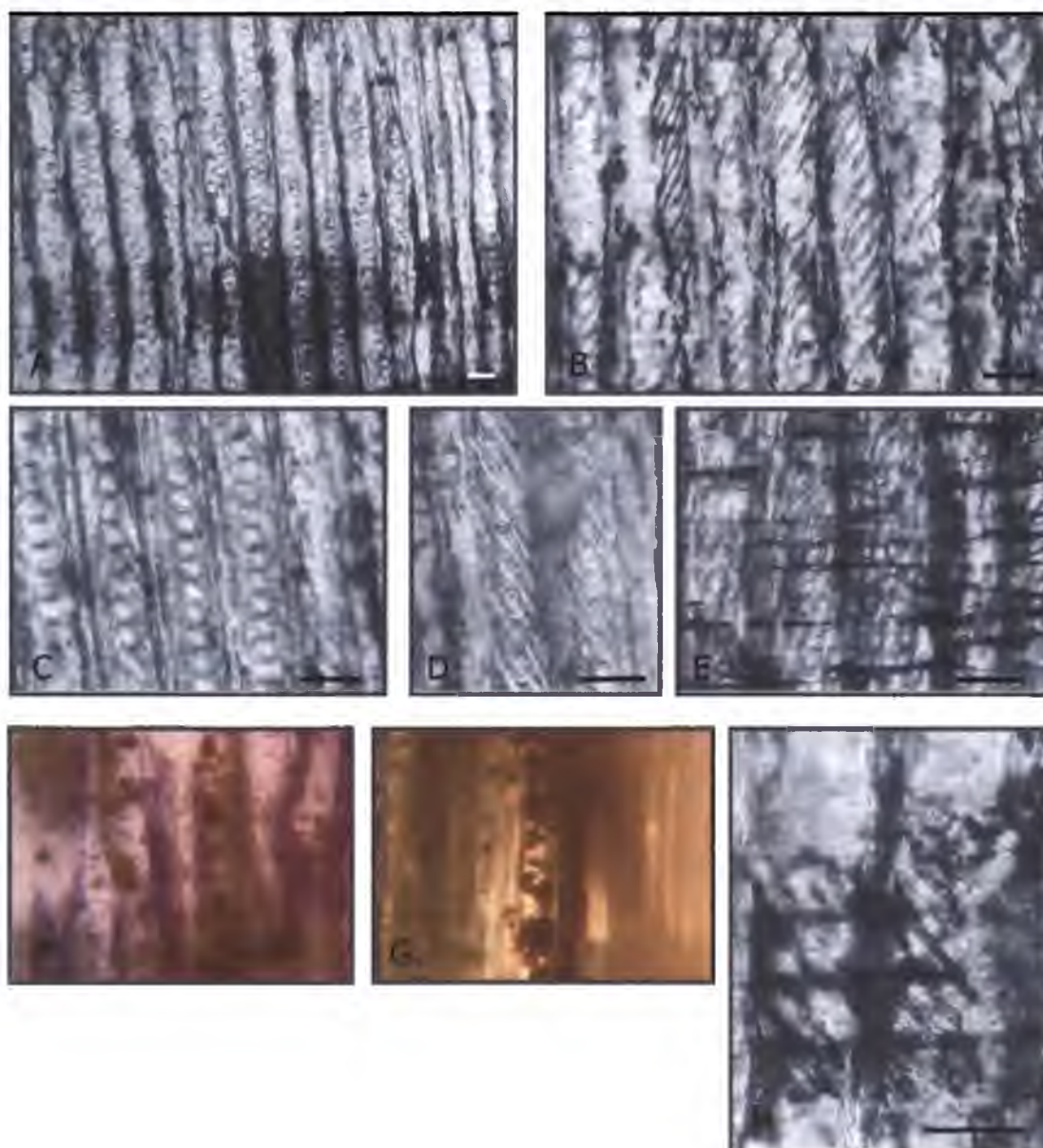


Figura 4.17: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-E: LPPm 1865 (CLr) A: Punteado intervascular uniseriado y biseriado alterno. B: Paredes celulares con degradación helicoidal. C: Punteado Intervascular uniseriado, degradación helicoidal de la pared celular. D: Degradación helicoidal de la pared celular, punteado casi irreconocible. E: Campos de cruzamiento con degradación de paredes celulares axiales que dificulta el reconocimiento de caracteres de los campos, cupresoides en dos pisos? **F-H: LPPm 1823-25.** F, G: CLr, contenidos celulares en traqueidas axiales. H: CLr, campos de cruzamiento cupresoides con punteaduras en dos pisos.

Escala: A-E= 30 μ m, F,G= 40x, H= 40 μ m.

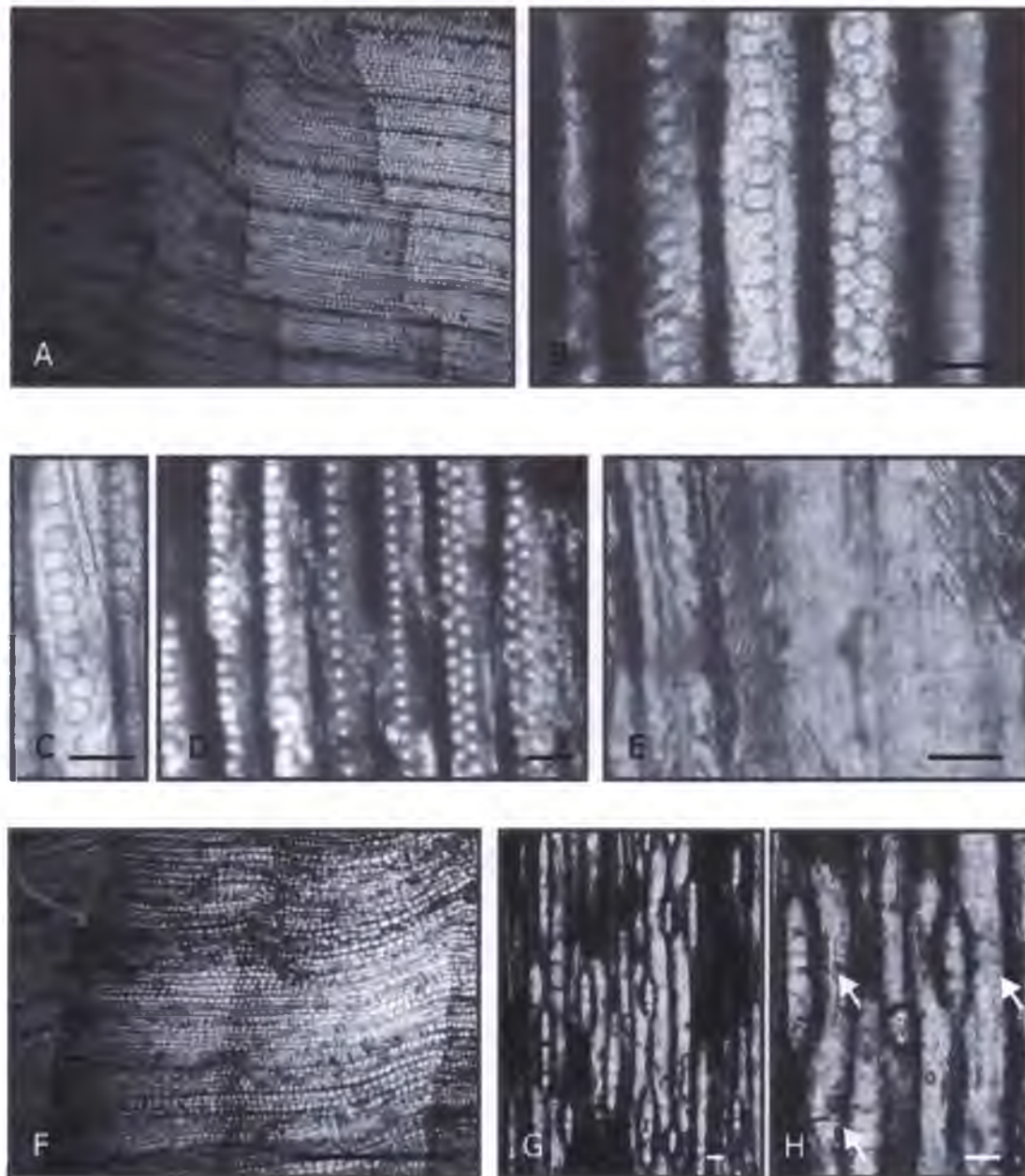


Figura 4.18: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-E: LPPm 1870-72. A: CT, anillos de crecimiento con marcada cizalla. B: CLr, punteado intervascular uni y biseriado. C: Detalle CLr, punteado uni-biseriado. D: CLr con punteado uni y biseriado alterno. E: CLr, zona con importante degradación helicoidal de pared celular.

F-H: LPPm 1876-78. F: CT, anillos de crecimiento con marcada cizalla. G: CLt, radios uniseriados y localmente biseriados. H: CLt, posibles septos en traqueidas axiales (flechas). Escala: A= 2,5x, B-D= 40 µm, E= 1 mm, F-H= 30 µm.

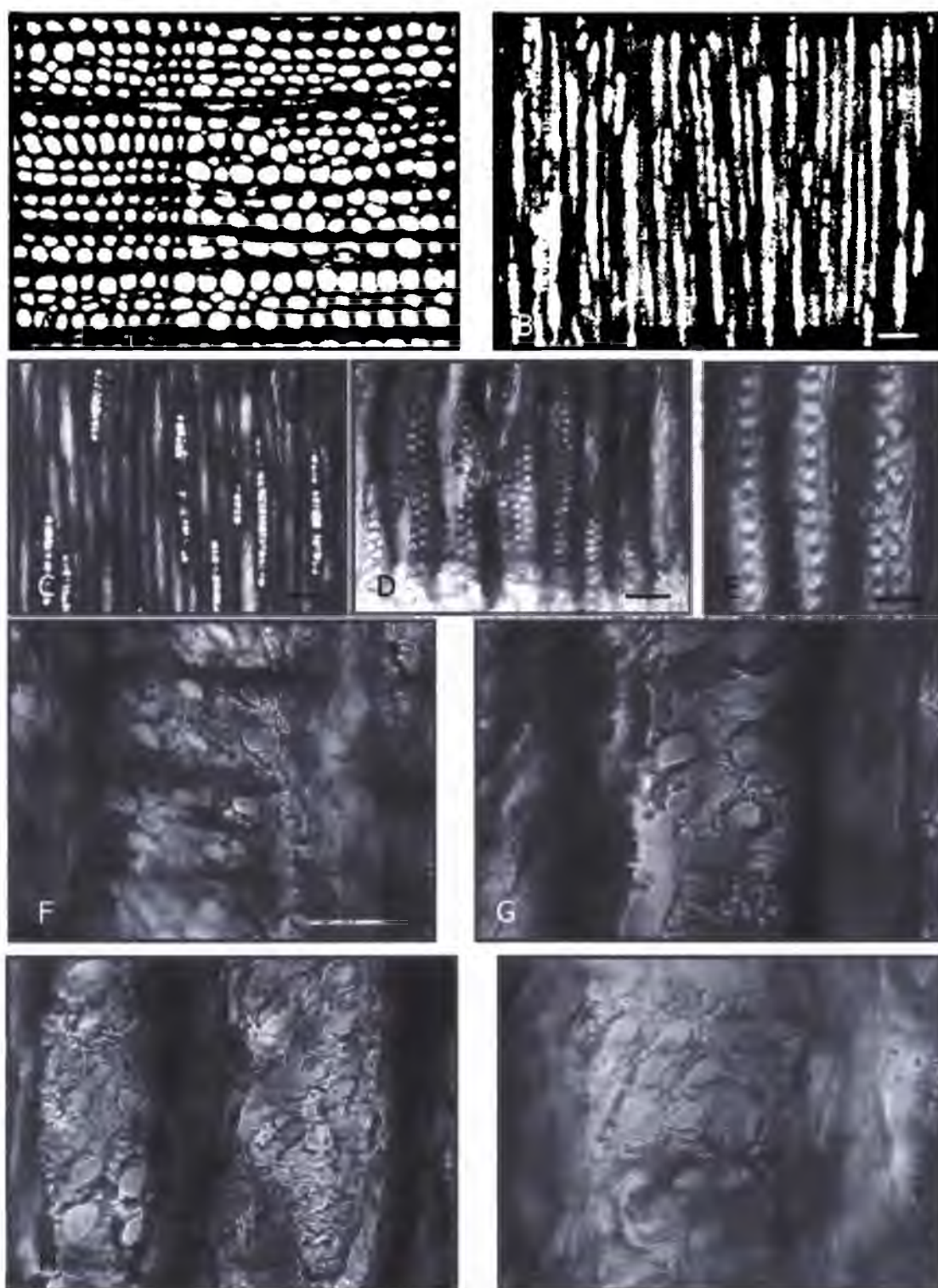


Figura 4.19: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-D: LPPm 1879-81. **A:** CT, límite de anillo de crecimiento. **B:** CLt, radios uniseriados medianos a muy altos. **C:** CLt, radios uniseriados y localmente biseriados. **D:** CLr, punteado intervascular uni-biseriado, biseriado y triseriado, alterno, hexagonal. **E:** CLr, punteado uniseriado y biseriado subopuesto. Escala: A-C= 100 μ m, D= 60 μ m, E= 40 μ m.

F-I: LPPm 1880. Detalle CLr con campos de cruzamiento cupresoides con punteaduras en dos pisos (**F-H**) y tres pisos (**I**). Escala: F= 30 μ m, G-I= 40x.

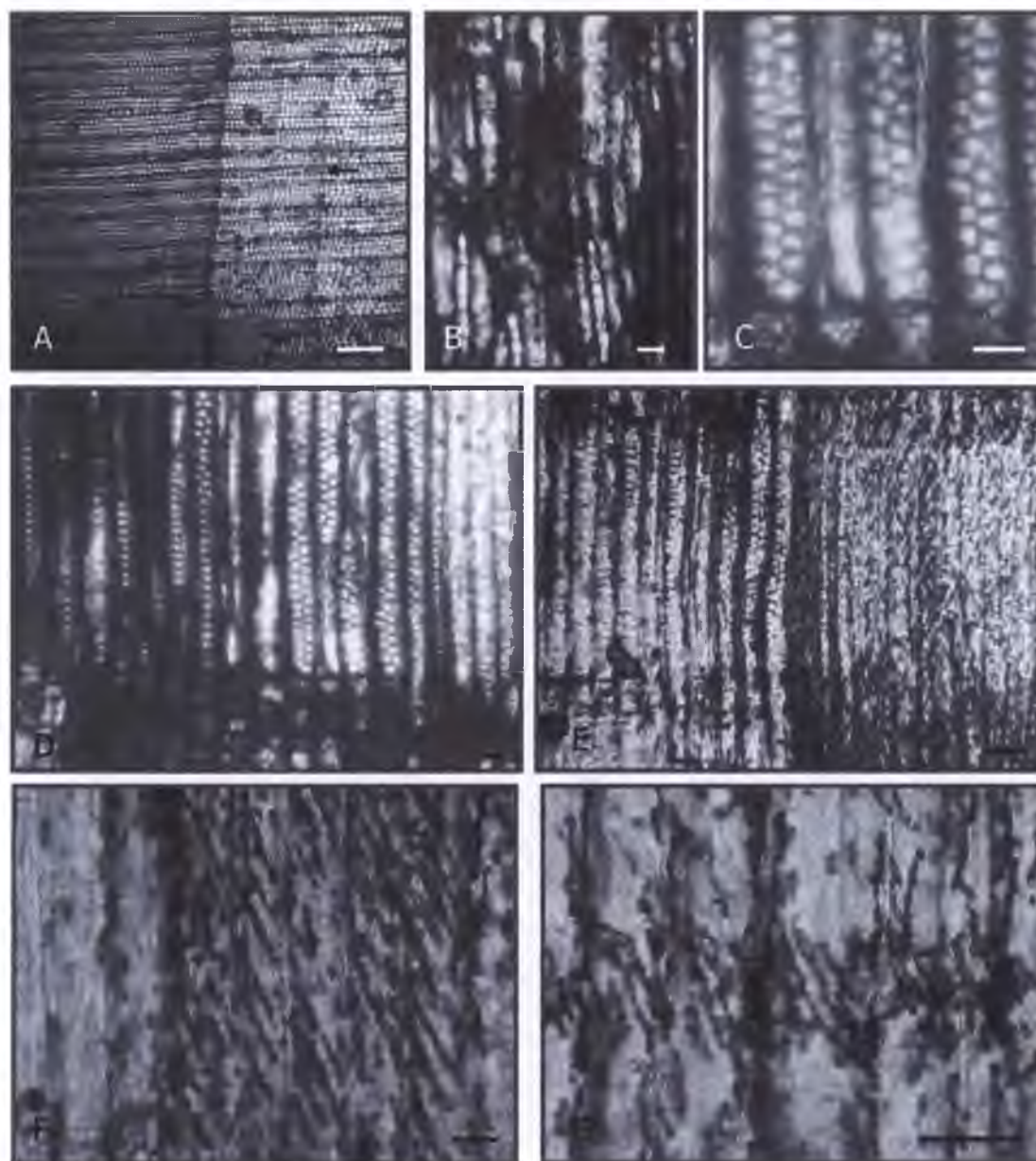


Figura 4.20: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-G: LPPm 1811-13. **A:** CT, límite de anillo de crecimiento y posible anillo falso (flecha). **B:** CLt, radios uniseriados. **C:** CLr, punteado intervascular biseriado, alterno, hexagonal. **D:** CLr, leño temprano con punteado biseriado alterno (derecha) y leño tardío con punteado uniseriado o uni-biseriado (izquierda). **E:** CLr, sector con importante degradación helicoidal de la pared celular, especialmente en el leño tardío limitando el anillo de crecimiento. **F-G:** CLr, importante degradación helicoidal de la pared celular. Escala: A= 0,5 mm, B-D= 40 μ m, E= 100 μ m, F-G= 50 μ m.

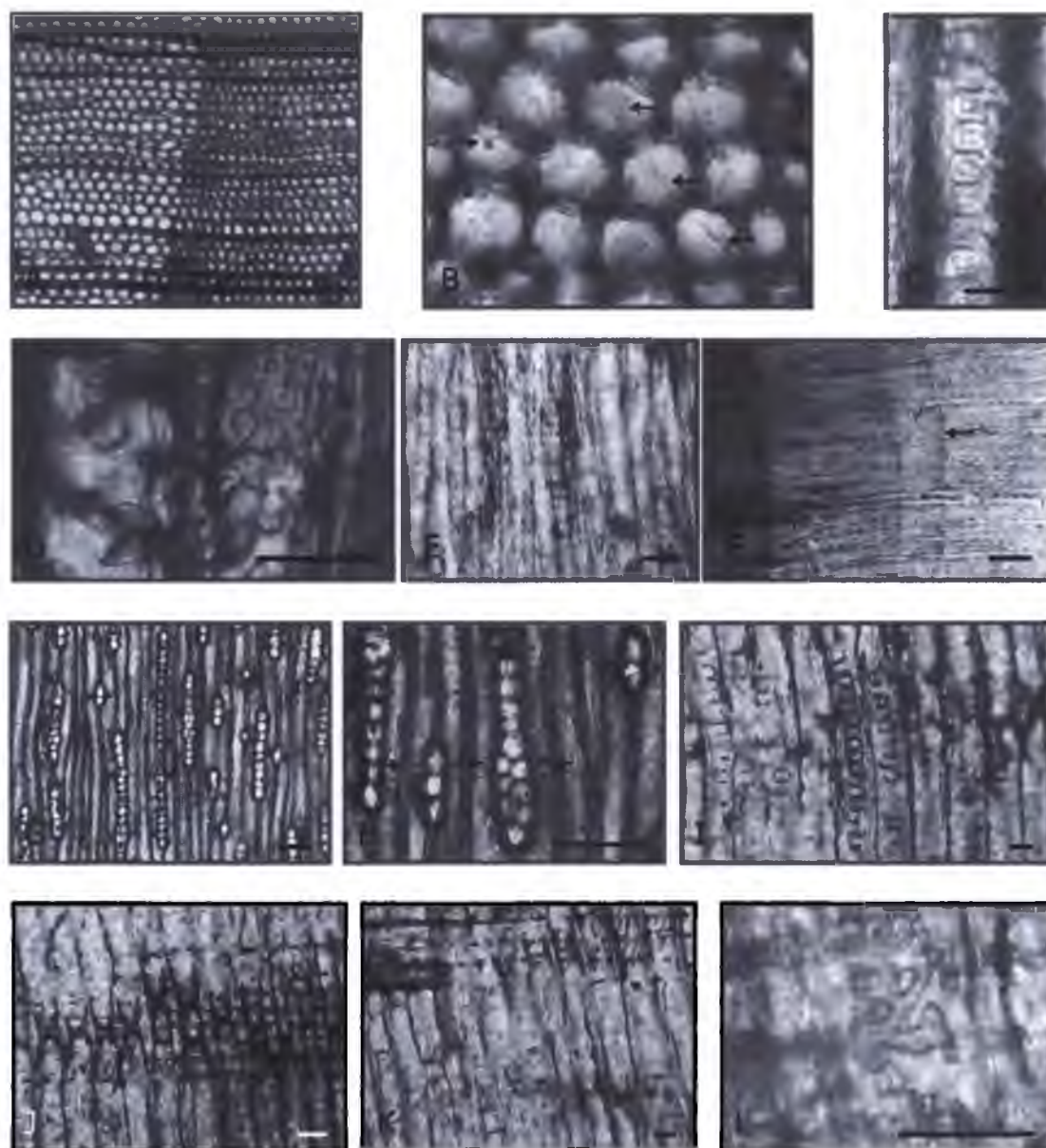


Figura 4.21: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-E: LPPm 1817-19. **A:** CT, límite anillo de crecimiento. **B:** CT, detalle, hifas fúngicas y cuerpos oscuros en lúmenes de traqueidas axiales. **C:** CLr, punteado intervascular uniseriado, contiguo y levemente comprimido. Poros en cruz. **D:** CLr, detalle campos de cruzamiento degradados. **E:** CLt, radios uniseriados. Escala: A= 2,5x, B= 40x, C, D= 30 μ m, E= 100 μ m.

F-L: LPPm 1820-22. **F:** CT, anillos de crecimiento verdaderos y falsos (flecha). **G:** CLt, radios uniseriados y localmente biseriados de diferentes alturas. **H:** Detalle CLt, radio uni-biseriado y posibles septos en traqueidas axiales (flechas). **I:** CLr, punteado intervascular uniseriado, contiguo. **J:** CLr, zona de radio leñoso con tapones resinosos bicóncavos. **K:** CLr, sector con intensa degradación de paredes celulares. **L:** CLr, detalle de campo de cruzamiento cupresóide con punteaduras en dos pisos. Escala: F= 0,5 mm; G-H= 100 μ m; I-K= 30 μ m; L= 40 μ m.

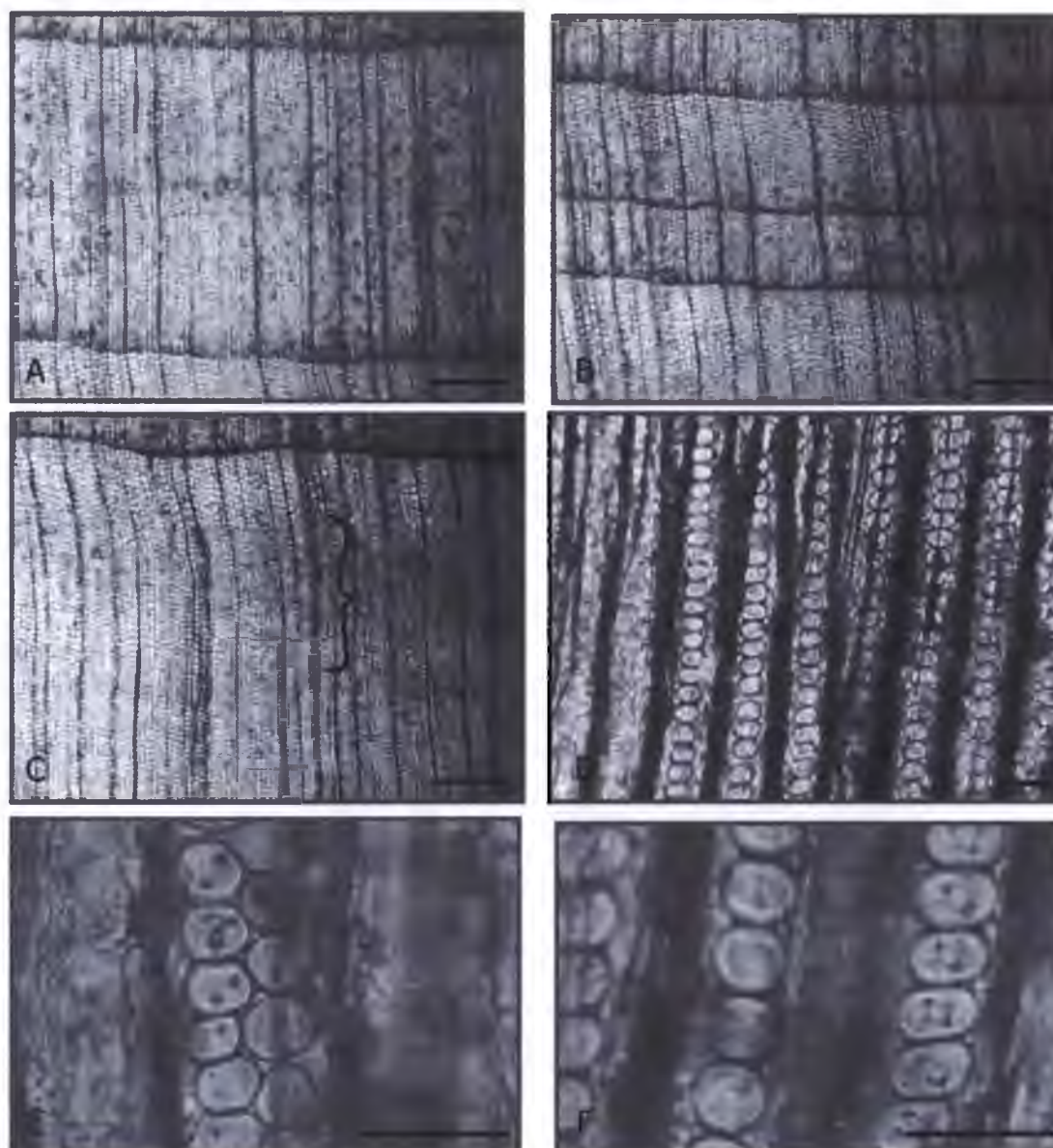


Figura 4.22: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.

A-F: LPPm 1784-85. **A-C:** CT. **A:** Anillo verdadero con un anillo falso ubicado a mitad de la estación de crecimiento. **B:** Anillos muy delgados o posiblemente falsos. **C:** Anomalia en el crecimiento dentro de un anillo (¿falso?). **D:** CLr, punteado Intervascular uniseriado, contiguo, circular. **E:** CLr, punteado biseriado alterno, levemente comprimido. **F:** CLr, punteado uniseriado, circular, con poros en cruz. Escala: A-C= 0,5 mm, D= 40 μ m, E-F= 30 μ m.

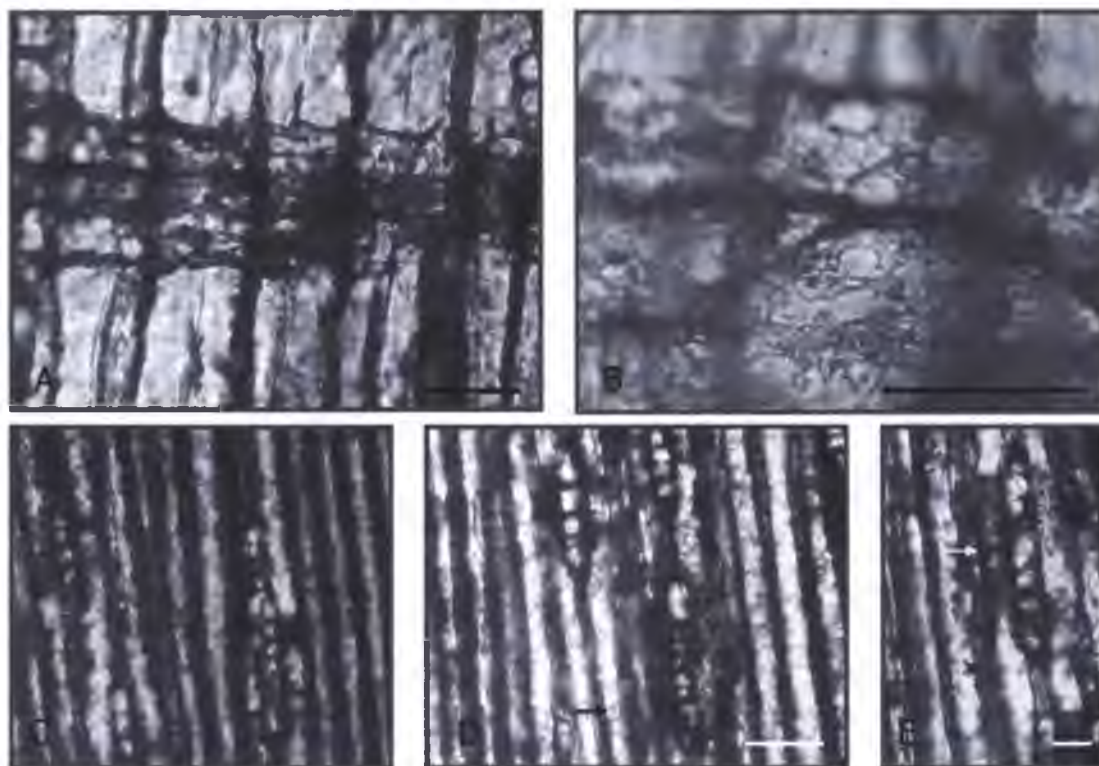


Figura 4.23: *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi *emend.* Falaschi y Zamuner.
A-E: LPPm 1785, 1786, 1866, 1867. **A, B:** CLr, campos de cruzamiento, degradación de la areola de las punteaduras. **C-E:** CLt. **C:** Radios uniseriados y localmente biseriados. **D-E:** Posibles septos en traqueidas axiales (flechas). Escala: A, B, E= 40 μ m. C-D= 90 μ m.

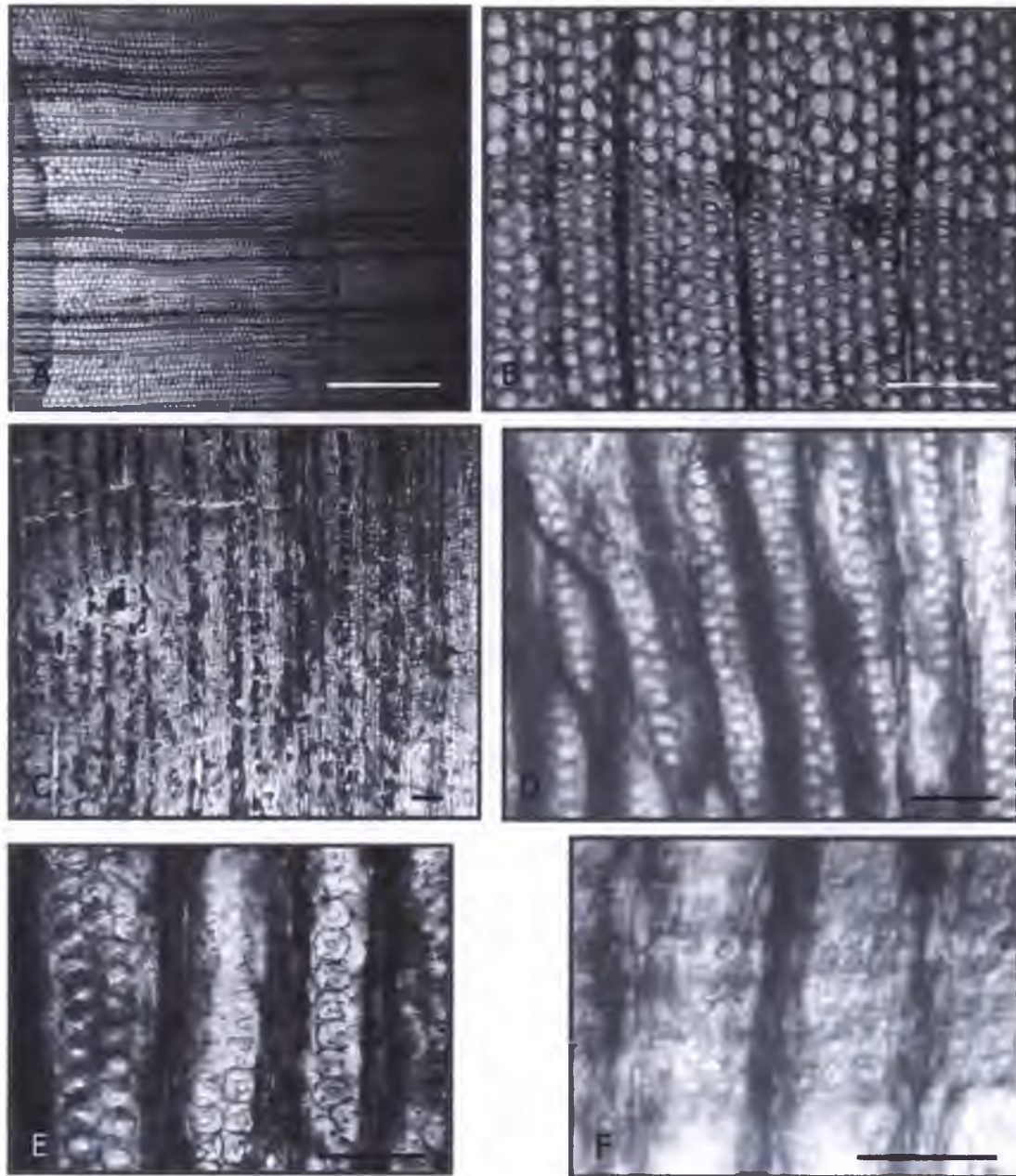


Figura 4.24: *Agathoxylon* sp.

A-F: LPPm 1873-75. **A:** CT, anillo de crecimiento verdadero y posible anillo falso o muy delgado (derecha). **B:** CT, detalle límite de anillo. **C:** CT, sector con radios anormalmente ensanchados y con contenidos oscuros. **D:** CLr, punteado intervascular uni y biseriado. **E:** CLr, punteado intervascular uniseriado contiguo, biseriado contiguo, alterno y subopuesto. **F:** CLr, detalle campos de cruzamiento cupresoides. Escala: A-C= 1 mm, D-F= 50 μ m.

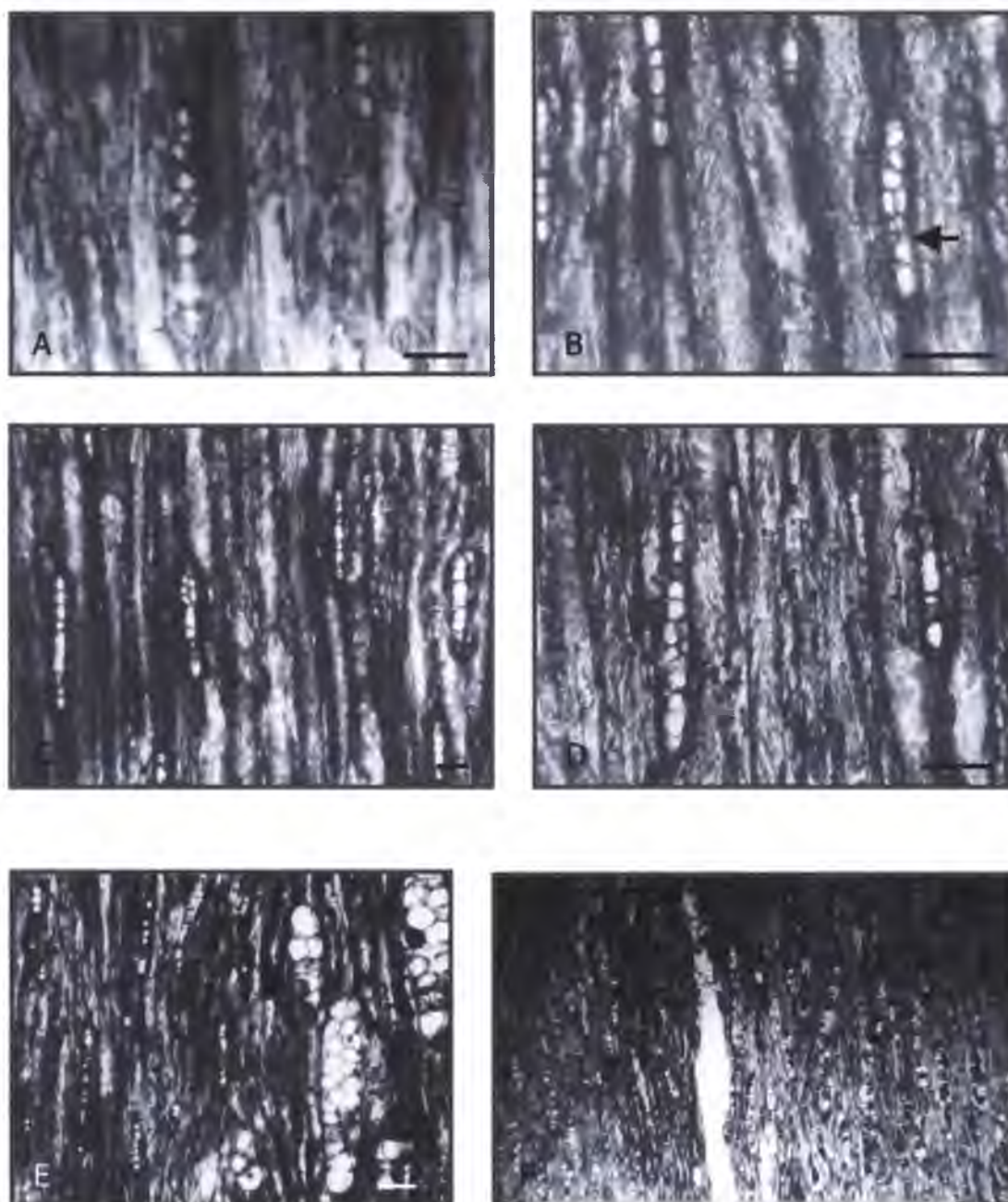


Figura 4.25: *Agathoxylon* sp.

A-F: LPPm 1873-75. A: CLT, Radios uniseriados y localmente biseriados. Degradación helicoidal de paredes celulares de traqueidas axiales. **B:** CLT, detalle radio uni-biseriado con intersticios celulares de las células radiales (flecha). **C-D:** CLT, radios uniseriados y localmente biseriados. **E:** CLT, sector con anomalías de crecimiento: radios uniseriados, de dimensiones normales, y completamente biseriados e hipertrofia celular en sector anormal, algunas células con contenidos oscuros (centro-derecha). **F:** Ubicación general de los radios anormales próximos a una galería. Escala: A-D= 50 μ m, E= 100 μ m, F= 2,5x.

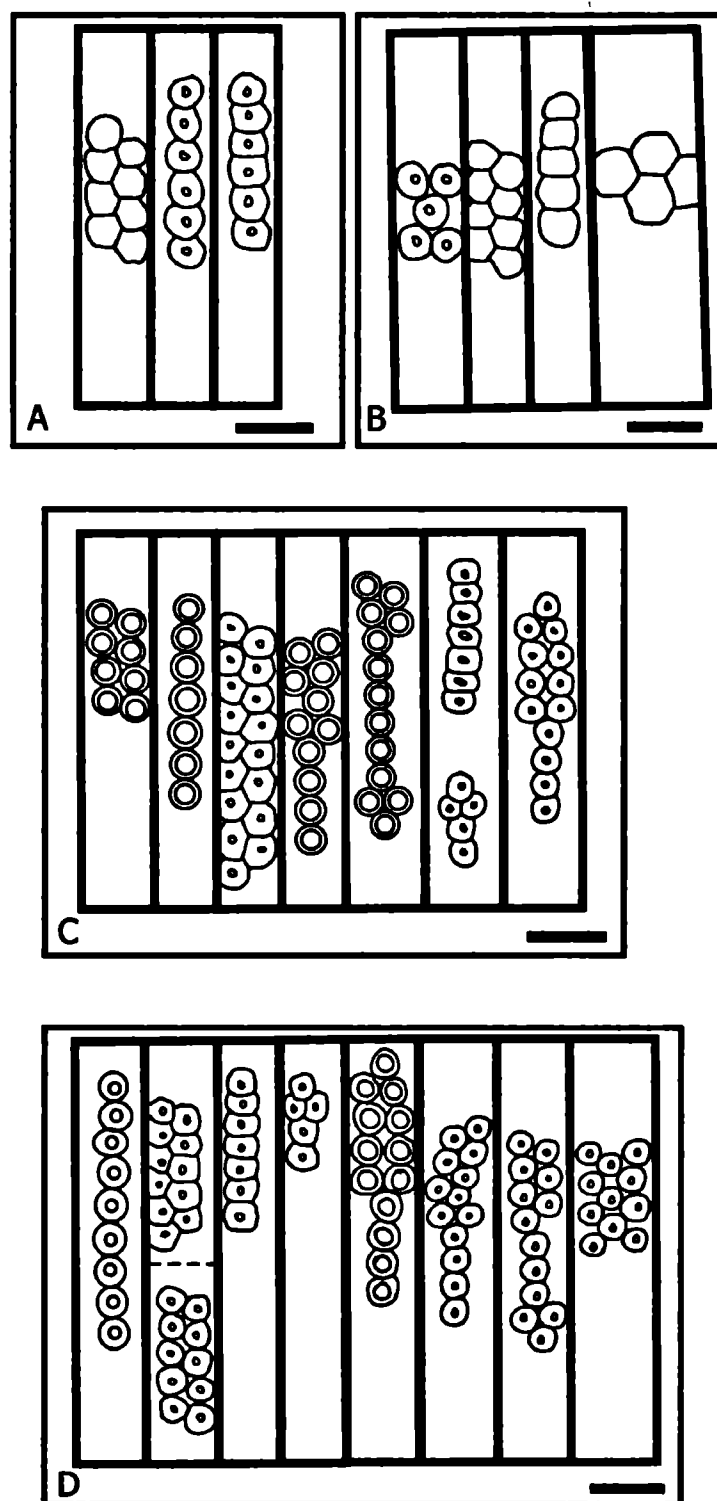


Figura 4.26: A-D: Punteado intervascular radial en leños de la Barda Blanca. **A** (LPPm 1827), **B** (LPPm 1782), **C** (LPPm 1800), **D** (LPPm 1803). Se observan diferentes combinaciones de punteaduras uniseriadas contiguas comprimidas o circulares, uni-biseriadas o biseriadas circulares o hexagonales, biseriadas subopuestas y triseriadas (**D**). Escala: A-D= 40 μ m.

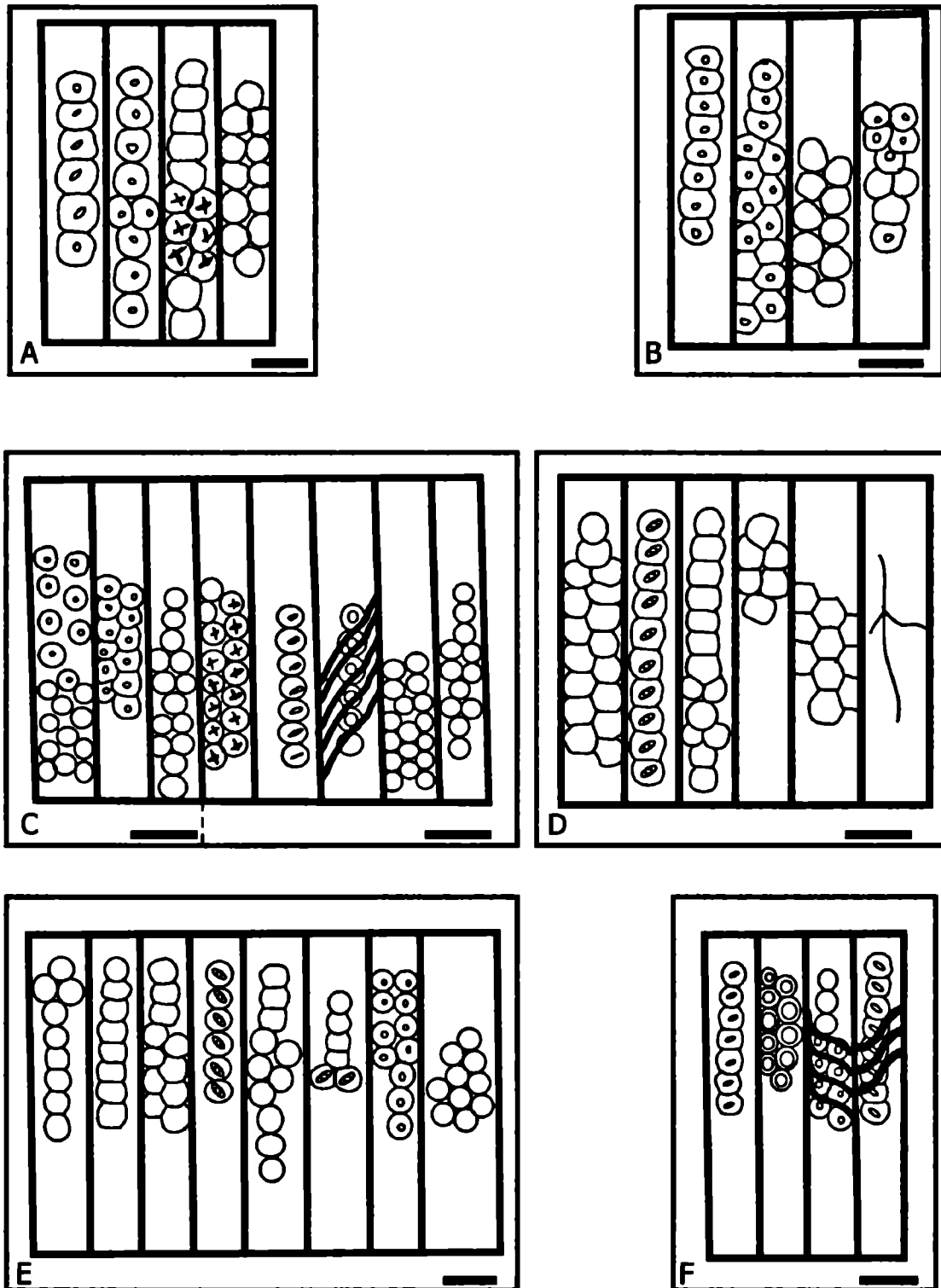


Figura 4.27: A-F: Punteado intervascular radial en leños del Bosque Principal. **A** (LPPm 1770), **B** (LPPm 1856), **C** (LPPm 1788), **D** (LPPm 1860), **E** (LPPm 1806), **F** (LPPm 1809, 1842). Obsérvese la diferente combinación de punteado uniseriado, biseriado o uni-biseriado contiguo, en ocasiones triseriado contiguo, hexagonal o raramente espaciado (LPPm 1788), incluso dentro de un mismo ejemplar. En **C** y **F**, degradación helicoidal de la pared celular. En **D**, presencia de hifas fúngicas. Escala: **A**= 30 μ m, **B**, **C** (izq.)= 50 μ m, **C** (der.)-**F**= 40 μ m.

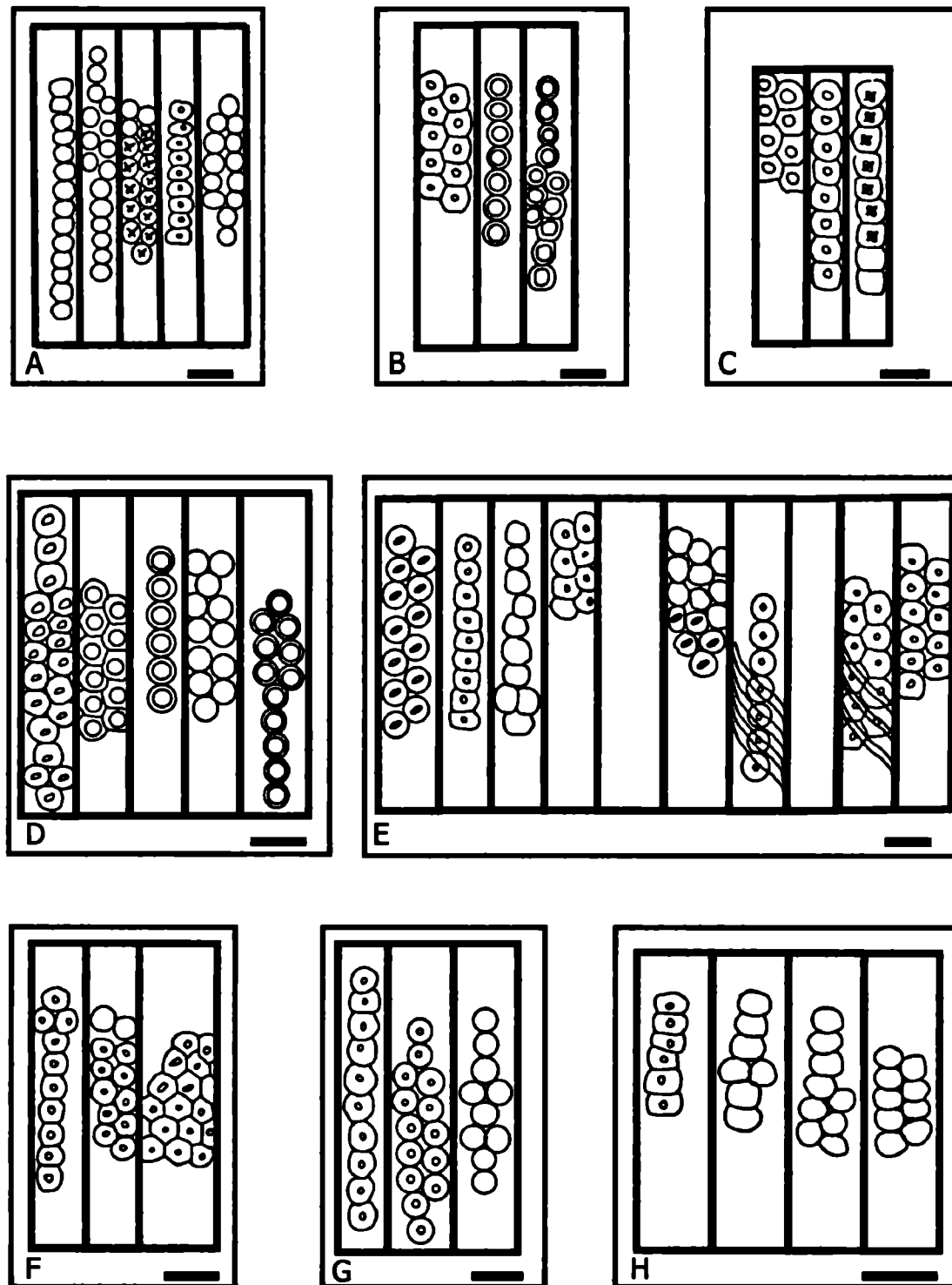


Figura 4.28: A-H: Punteado intervascular radial en leños del Bosque Principal. **A** (LPPm 1785), **B** (LPPm 1812), **C** (LPPm 1818), **D** (LPPm 1821), **E** (LPPm 1874), **F** (LPPm 1880), **G** (LPPm 1884), **H** (LPPm 1885). Obsérvese la diferente combinación de punteado uniseriado, biseriado o uni-biseriado contiguo o algo espaciado (**A**), en ocasiones triseriado (**F**), incluso dentro de un mismo ejemplar. En **D**, degradación de la pared celular otorga un aspecto diferente a las aperturas de las punteaduras. En **E**, degradación helicoidal de la pared celular. Escala: **A, B, C, F, G, H**= 40 μm . **D-E**= 30 μm .

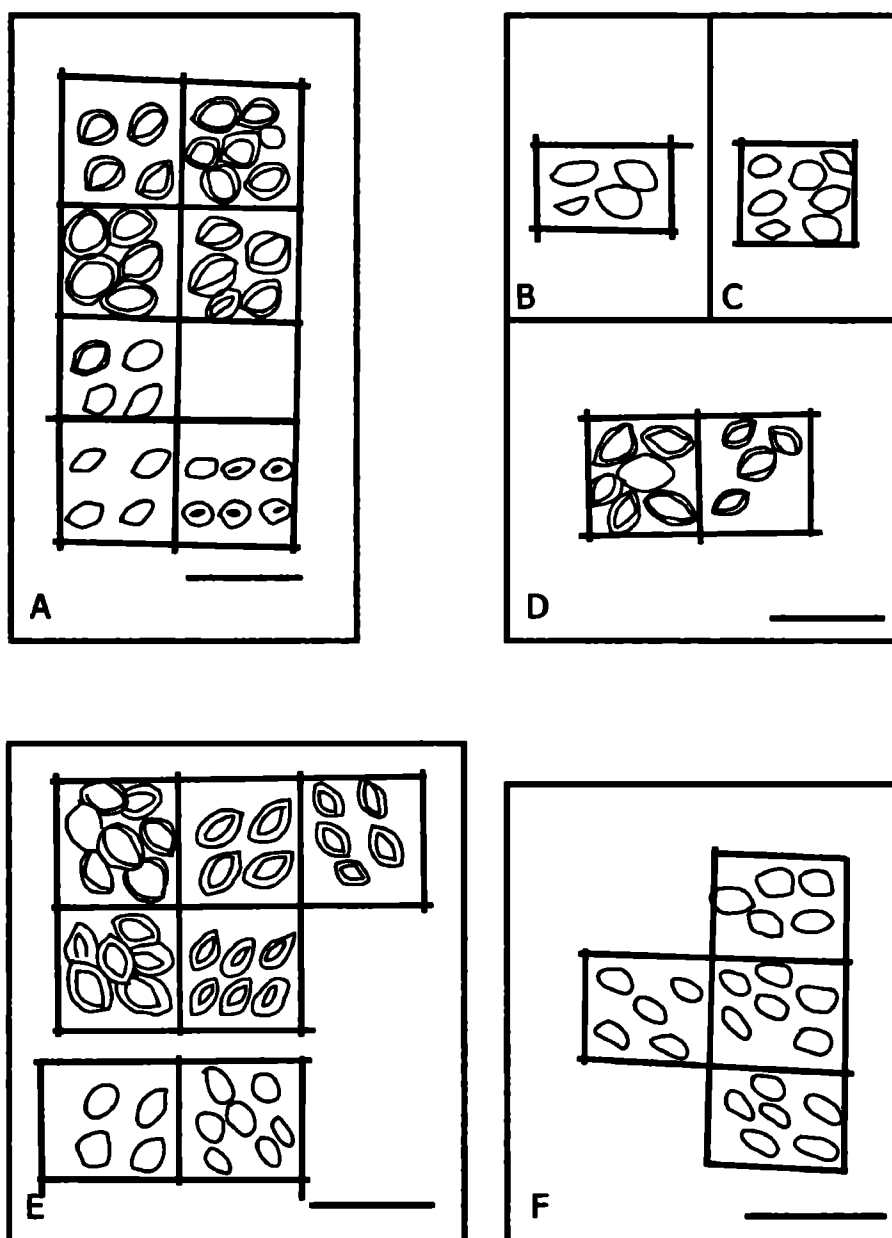


Figura 4.29: A-F: Detalle campos de cruzamiento cupresoides en leños de la Barda Blanca. A (LPPm 1782), B (LPPm 1830), C (LPPm 1833), D (LPPm 1803), E (LPPm 1800), F (LPPm 1827). En B, C, E (fila inferior) se observa importante degradación de los campos, en F existe degradación y deformación. Escala A-F= 30 μ m.

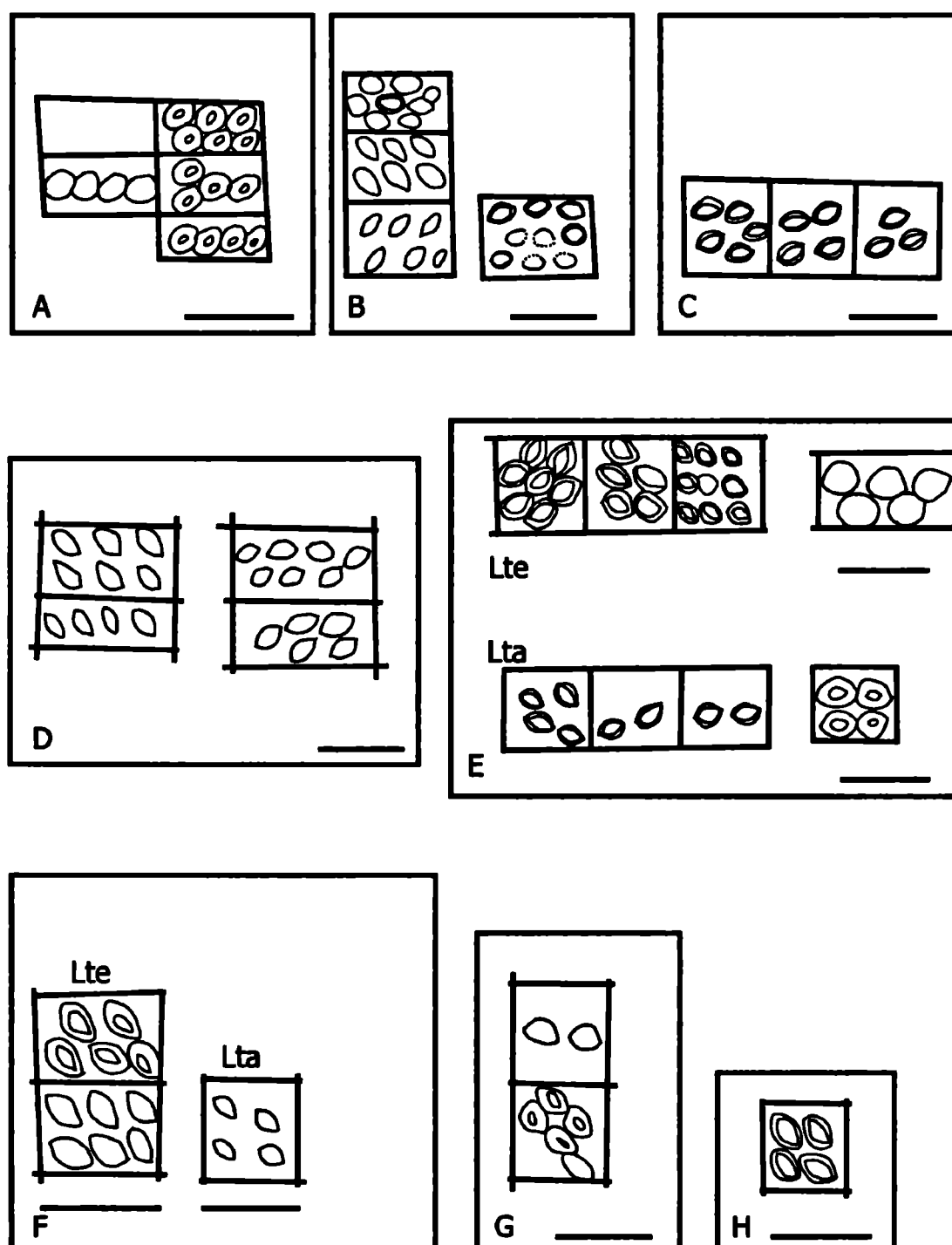


Figura 4.30: A-H: Detalle campos de cruzamiento en leños del Bosque Principal. Campos araucarioides: A (LPPm 1770), E (LPPm 1788, leño temprano). Campos cupresoides: B (LPPm 1779), C (LPPm 1773), D (LPPm 1856), E (LPPm 1788), F (LPPm 1860), G (LPPm 1806), H (LPPm 1809). Escala: A, B, C, D, E (Lte), F (Lte), G, H= 30 µm. E (Lta), F (Lta)= 20 µm.

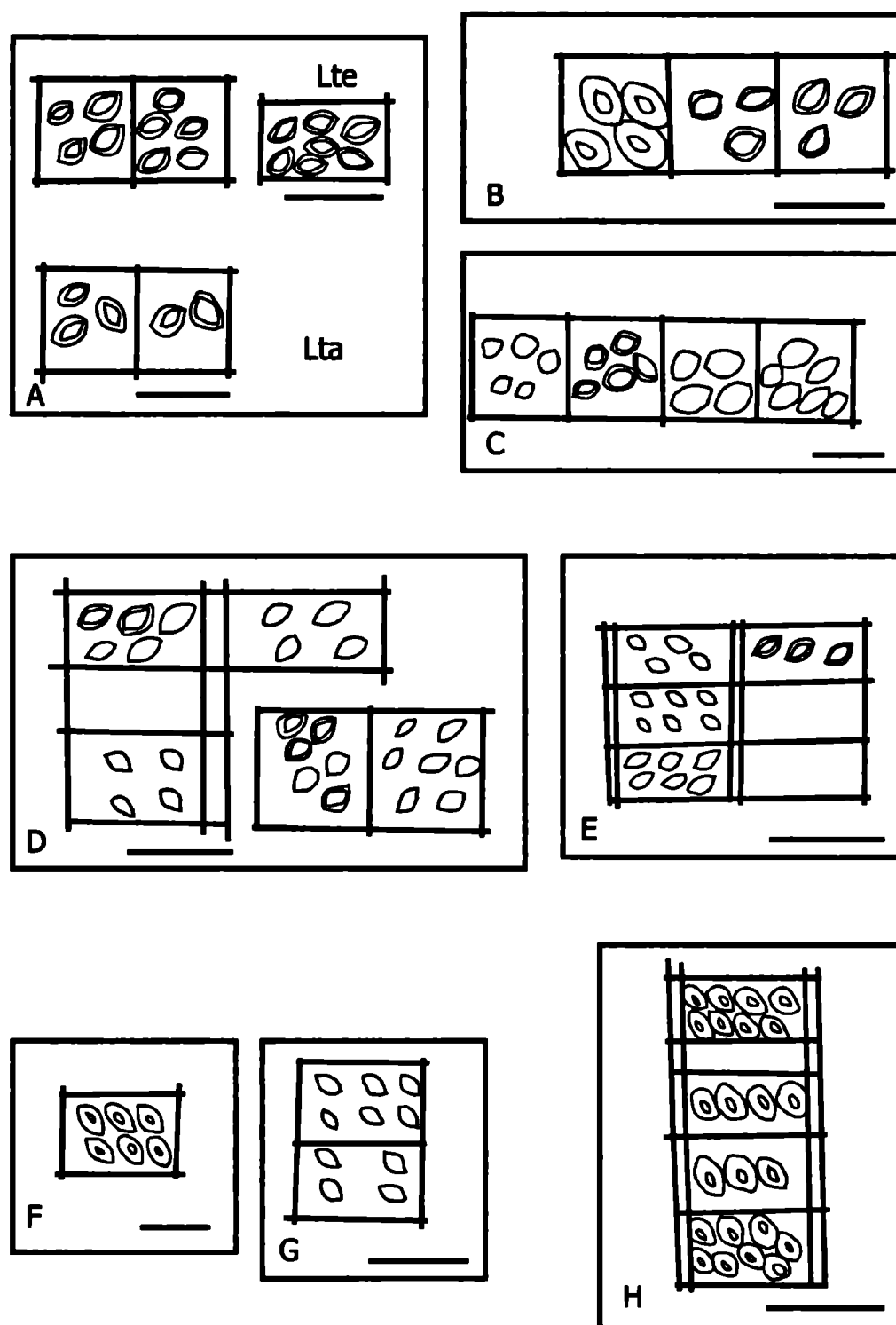


Figura 4.31: A-H: Detalle campos de cruzamiento en leños del Bosque Principal. Campos cupresoides: A (LPPm 1785), B (LPPm 1818), C (LPPm 1821), D (LPPm 1874), E (LPPm 1880), F (LPPm 1884), G (LPPm 1868). Campos araucarioides: H (LPPm 1885). Escala: A (Lta)-H= 30 μ m. A (Lte)= 45 μ m.

4.6 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 4

- Bailey, I.W., 1933. The cambium and its derivative tissues. VII: problems in identifying the wood of Mesozoic Coniferae. *Annals of Botany* 47: 145-157.
- Bamford, M.K. y Philippe, M., 2001. Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxylous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 113: 287-297.
- Boureau, E., 1956. *Anatomie végétale*, 2. Presses Universitaires de France, Paris. 524 pp.
- Chapman, J.L., 1994. Distinguishing internal developmental characteristics from external palaeoenvironmental effects in fossil wood. *Review of Palaeobotany and Palynology* 81: 19-32.
- Christiansen, E., Franceschi, V.R., Nagy, N.E., Krekling, T., Berryman, A.A., Krokene, P. y Solheim, H., 1999. Traumatic resin duct formation in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) after wounding or infection with a bark beetle-associated blue-stain fungus, *Ceratocystis polonica* Siem. En: Lieutier, F., W.J. Mattson y M.R. Wagner (eds.): *Physiology and genetics of tree-phytophage interactions*, Les Colloques de l'INRA, pp. 79-89. INRA Editions, Versailles, Francia.
- Creber, G., 1972. Gymnospermous wood from the Kimmeridgian of East Sutherland and from Sandringham Sands of Norfolk. *Palaeontology* 15: 655-661.
- Doerksen, A.H. y Mitchell, R.G., 1965. Effects of the balsam woolly aphid upon wood anatomy of some western firs. *Forest Science* 11: 181-188.
- Falcon-Lang, H.J. y Cantrill, D.J., 2000. Cretaceous (Late Albian) Coniferales of Alexander Island, Antarctica. 1: Wood taxonomy: a quantitative approach. *Review of Palaeobotany and Palynology* 111: 1-17.
- Falcon-Lang, H.J., 2005. Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for systematic studies and palaeoclimatic analysis, *Palaeontology* 48: 171-183.
- Gifford, E.M. y Foster, A.S., 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. W.H. Freeman (Ed.). 626 pp.
- Gnaedinger, S.C., 2003. *Paleoxiloflora jurásica de la Formación la Matilde en el Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina*. Tesis inédita. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba, 222 pp.
- Gothan, W., 1908. *Die fossilen Hölzer von der Seymour- und Snow Hill-Insel*. Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903, 3: 1-33. Estocolmo.
- Hartig, T., 1848. Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Botanische Zeitung* 6: 122-128.
- Henkel, J.B. y Hochstetter, W., 1865. *Synopsis der Nadelhölzer, deren charakteristischen Merkmale nebst Andeutungen über ihre Cultur und Ausdauer in Deutschlands Klima*. Stuttgart, 446 pp.

- IAWA, 2004. List of microscopic features for softwood identification. H.G. Richter, D. Grosser, I. Heinz, P.E. Gasson (eds.). *IAWA Journal* 25: 1-70.
- Ilic, J., 1995. Distinguishing the woods of *Araucaria cunninghamii* (Hoop pine) and *Araucaria bidwillii* (Bunya pine). *IAWA Journal* 16: 255-260.
- Kräusel, R. y Jain, K.P., 1964. New fossil coniferous woods from the Rajmahal Hills, Bihar, India. *The Palaeobotanist* 12: 59-67.
- Leney, L. y Moore, L.D., 1977. Traumatic resin canals in western hemlock, *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. *IAWA Bulletin* 2: 23-24.
- Lepekhina, V.G., 1972. Woods of palaeozoic pycnoxylic gymnosperm with special reference to north Eurasia representatives. *Palaeontographica B* 138: 44-106.
- Lepekhina, V.G. y Yatsenko-Khmelevsky, A.A., 1966. Classification and nomenclature of woods of palaeozoic pycnoxylic plants. *Taxon* 15: 66-70.
- Maheshwari, H.K., 1972. Permian wood from Antarctica and revision of some Lower Gondwana wood taxa. *Palaeontographica B* 138: 1-43.
- Nishida, M., Ohsawa, T. y Rancusi, M., 1990. Miscellaneous notes on the petrified coniferous woods from central Chilean Patagonia, XI Region, Chile. En: Nishida, M. (ed.). *A report of the paleobotanical survey to Patagonia, Chile* (1989). Faculty of Science, Chiba University, p. 21-29. Chiba.
- Ottone, E.A. y Medina, F.A., 1998. A wood from the Early Cretaceous of James Ross Island, Antarctica. *Ameghiniana* 35: 291-298.
- Part, D.D. y Singh, V.K., 1987. Xylotomy of some woods from Raniganj Formation (Permian), Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica B* 203: 1-82.
- Philippe, M., 1993. Nomenclature générique des trachéidoxyles fossiles mésozoïques à champs araucarioides. *Taxon* 42: 74-80.
- Philippe, M., Zijlstra, G. y Barbacka, M., 1999. Greguss' morphogenera of homoxyleous fossil woods: a taxonomical and nomenclatural review. *Taxon* 48: 667-676.
- Philippe, M. y Bamford, M.K., 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology* 148: 184-207.
- Phillips, E.W.J., 1948. Identification of softwoods by their microscopic structure. *Forest products research bulletin* N°22. 56 pp. London.
- Seward, A.C., 1919. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. *Fossil Plants*, vol. 4. Cambridge University Press. 521 pp.
- Zamuner, A.B. y Falaschi, P., 2005. *Agathoxylon matildense* n. sp., leño araucariáceo del Bosque Petrificado del cerro Madre e Hija, Formación La Matilde (Jurásico medio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 42: 339-346.

CAPÍTULO 5. MACROFLORA ASOCIADA

5.1 Generalidades

Asociadas íntimamente a los troncos de la Barda Blanca, se hallan preservadas improntas de ramas foliosas, estróbilos femeninos, “renovales” y corteza en el paquete tobáceo que suprayace a los troncos. En algunos sectores del afloramiento, particularmente en el sector del Bosque en Pie, se hallan en ocasiones tanto improntas como permineralizaciones de ramas foliosas, algunas de hasta 3-4 cm de ancho, frecuentemente compactadas y embebidas en el nivel laminado de toba, aproximadamente de 1 m de espesor. Las ramas se encuentran dispuestas en forma horizontal, siguiendo la laminación del sedimento, de naturaleza caótica y mal seleccionada, con troncos de pequeño diámetro de igual orientación (Ver sección 7.2 Tafonomía de la Barda Blanca). En general, las ramas se hallan en estrecha proximidad o bien en conexión orgánica (ver Capítulo 6. Arquitectura) con los tocones hallados *in situ* en este nivel. Las permineralizaciones permiten observar la disposición helicoidal de las hojas, pero la preservación no es suficiente como para permitir la observación de otros caracteres.

Los ejemplares macroflorísticos procedentes del Bosque Principal (Cerro de las Improntas) se hallan preservados como improntas en la toba de color rojizo cuando meteorizada, grisácea o blanquecina y con fragmentos pumíceos cuando puede apreciarse la roca fresca. Se trata también de ramas foliosas, estróbilos femeninos, “renovales” y corteza. Se los encuentra en estrecha proximidad a los tocones hallados en los mojones de toba más silicificada, o bien en conexión orgánica con improntas de corteza de ramas o troncos. No se hallaron cutículas preservadas. Se registraron dos sitios especialmente abundantes en este tipo de improntas: W229 y W224, observándose varios órdenes de ramas, por lo que se estima pertenecientes a árboles maduros.

Los ejemplares de Equisetáceas fueron extraídos de niveles tobáceos laminados que se hallan intercalados entre los niveles de bosque de la Barda Blanca y el Bosque Principal y que son interpretados como lagunares (Ver columna estratigráfica). Los materiales se preservan mayormente como improntas, en menores ocasiones como moldes.

5.2 Metodología y terminología utilizada

Las improntas procedentes de la Barda Blanca y los niveles lagunares fueron estudiadas en base a material colectado en las campañas realizadas durante esta tesis. Las improntas del Bosque Principal fueron principalmente colectadas en el Cerro de las Improntas excepto un ejemplar hallado en el sector topográficamente hacia abajo del Destacamento de Guardaparques (junto a los troncos en W67) y otras depositadas en la colección del MNBP. Se incluyeron con fines comparativos escasas petrificaciones halladas en el nivel de bosque *in situ* 3 y las ramas

permineralizadas halladas en colección del Museo de La Plata y del MNBP, procedentes de la Formación La Matilde, cerca de la Estancia Bellavista, colectadas y determinadas por el Dr. Archangelsky en 1963.

Los ejemplares fueron estudiados con lupa de mano y Microscopio Estereoscópico Episcópico Iroscope Modelo YZ6 y fotografiados con sistema Leica DC 150 y Cámara digital Canon Powershot S40 incorporada a la lupa y en forma manual con Cámara Kodak Z7590. Las fotografías se utilizaron para la realización de dibujos mediante tableta digitalizadora Genius EasyPen. En algunos casos se realizaron contraimprontas (réplicas) en caucho siliconado RTV-8001, las cuales fueron realizadas en el Taller de Preparación de Fósiles del Museo de Ciencias Naturales de La Plata por el técnico paleontológico D. Fernández. Dichas réplicas fueron estudiadas bajo lupa binocular y en el Microscopio Electrónico de Barrido del Museo de La Plata. Las mediciones se hicieron con el software de morfometría TpsDig 2 (Rohlf, 2004).

Se intentó hacer estimaciones de filotaxis de las improntas de ramas foliosas, las cuales resultaron infructuosas por tratarse mayormente de improntas con muy poco radio de curvatura, es decir una superficie foliar insuficiente para hacer estimaciones correctas.

Terminología y métodos específicos de ramas y hojas

En las descripciones de ramas, se utilizan los términos “Orden” y “Categoría” de ramas. La primera se refiere a orden topológico de las ramas, mientras que la segunda se refiere exclusivamente con la jerarquía de las ramas. En general, se prefiere en las descripciones arquitecturales el uso del término “categoría”, aunque orden ha sido también utilizado con frecuencia. Dado que no todas las categorías de ramas se hallan en conexión orgánica y algunas de ellas se hallan además en forma fragmentaria, se intentó determinar en forma estimativa el número total de categorías de ramas y los diámetros de cada categoría por comparación con especies actuales. No existen en araucariáceas actuales estudios semejantes, dado que debido a factores ontogenéticos y fenómenos de reiteración, resulta dificultosa una asignación certera de clases diamétricas correspondientes a categorías de ramas en forma estricta (J. Grosfeld, com. pers.). Al no haber bibliografía disponible, se analizaron las categorías de ramas y sus respectivos diámetros en individuos adultos de *Araucaria bidwillii* y *A. angustifolia* de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, con una altura de 15 metros, y un diámetro basal de 50 cm aproximadamente.

En las descripciones de hojas, se utilizan los siguientes términos esenciales que resumen sus caracteres distintivos:

Mucrón: Proyección apical de la hoja, ubicada en el sector medio-apical (ángulo superior) de la misma, usualmente a una distancia de $\frac{1}{4}$ del margen foliar. Se halla especialmente demarcado en las hojas tipo C y D (ver definición de tipos foliares en página siguiente), en las cuales puede estar conformado por un lóbulo central y dos lóbulos laterales

que se observan a mayor aumento. Constituye la única proyección importante más allá de la base foliar.

Quilla transversal: Proyección transversal de la hoja ubicada en el sector apical, continuando a modo de alas el mucrón. En ocasiones puede presentarse algo comprimida y en este caso otorga el aspecto de doble borde.

Carena longitudinal: Proyección longitudinal de la hoja ubicada en el sector medio de la misma, prolongándose desde el mucrón hacia el ápice inferior. Se halla especialmente demarcada en las hojas tipo A y B, excepcionalmente en C, en este caso la hoja puede presentar un aspecto de división en 4 cuadrantes.

Protuberancia inferior: estructura con aspecto de pequeño mamelón visible en el ángulo inferior de algunas hojas de gran tamaño (tipo D).

Se hablará frecuentemente de **polimorfismo foliar** y **heterofilia**, que son a menudo utilizados indistintamente como sinónimos para referirse a la presencia de hojas de diferente forma en la misma planta. El término *heterofilia sensu* Strasburger *et al.* (1970) especifica la presencia de hojas diferentes en una planta adulta, mientras que diversos autores han utilizado polimorfismo foliar para referirse por ejemplo, a la presencia de hojas juveniles y adultas de morfología y consistencia muy diferentes (ej. Eucaliptos en: INTA Concordia, 1995). De Laubenfels (1953) señaló que dentro de las coníferas actuales, un mismo individuo puede presentar hasta tres tipos foliares diferentes durante su ontogenia. Se ha optado en esta tesis por utilizar polimorfismo foliar para referirnos exclusivamente a la presencia de hojas de morfología diferente en ramas de diferente edad, es decir con el sentido ontogenético que De Laubenfels le otorga al término, mientras que heterofilia es utilizada aquí para referirnos a la presencia de hojas de morfología diferente en una misma rama, por lo tanto de la misma edad ontogenética.

En relación al polimorfismo foliar, para facilitar la caracterización de las hojas de ambos niveles de bosque se definieron 4 tipos principales de hojas, denominadas con las letras A-D (Fig. 5.1), observándose en algunos casos formas transicionales que son indicadas con más de una letra. Además de asignar las hojas a uno o dos tipos (si se trataba de formas intermedias) se estableció un índice L/A que establece la relación entre el Largo (alto) y Ancho. Se observa que existe cierto solapamiento entre tipos foliares en los valores de este índice, lo cual se debe precisamente a la existencia de formas intermedias que imposibilitan una neta separación excepto por el tipo A. Todas las hojas son romboidales y de filotaxis helicoidal, con cierta variación de las proporciones y la expresión de los caracteres distintivos antes descriptos:

Tipo A: Romboidal elongada en sentido vertical, ápices agudos. Mucrón y quilla transversal suavemente demarcados, carena longitudinal presente o ausente. Presente en ejes de renovales y ramitas de 0,3 cm de diámetro, raro más grandes. Índice L/A= 1,6-1,9.

Tipo B: Romboidal elongada en sentido vertical, ápices agudos con tendencia a redondeamiento del extremo superior. Mucrón suave, quilla transversal y carena longitudinal demarcadas. En ramitas de 0,35-0,5 cm de diámetro, raro más grandes hasta 1 cm. Índice $L/A=1-1,3$.

Tipo C: Romboidal equidimensional, extremo superior suavemente redondeado. Muclón y quilla bien demarcados, carena sólo excepcionalmente demarcada. En ramas de 0,4-1,3 cm de diámetro. Índice $L/A=0,64-1$.

Tipo D: Romboidal equidimensional a elongadas en sentido transversal, extremo superior redondeado, de aspecto semilunar. Muclón y quilla bien demarcados excepto preservación deficiente, carena sólo excepcionalmente demarcada. En ocasiones, pequeña protuberancia en el extremo inferior de la hoja. Índice $L/A=0,38-1,07$.

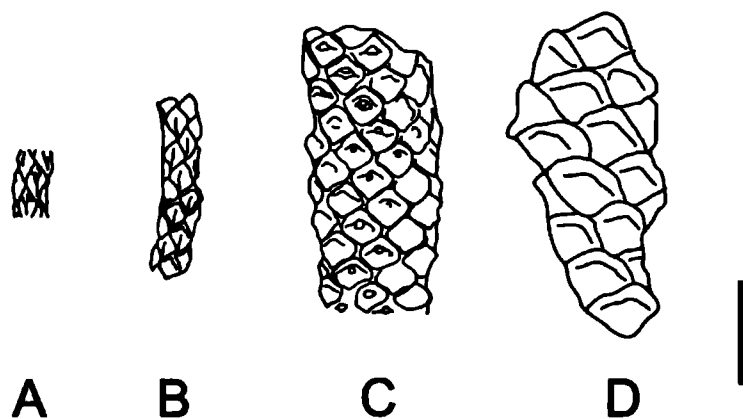


Figura 5.1: Tipos foliares definidos para los niveles fosilíferos de la Barda Blanca y Bosque Principal. Escala= 1 cm.

Terminología específica de estróbilos femeninos

En la descripción de los estróbilos femeninos se ha utilizado frecuentemente la abreviatura “B-E” para referirse a los complejos Bráctea-Escama.

Finalmente, en todos los tratamientos sistemáticos a nivel infragenérico dentro de *Araucaria*, se sigue la clasificación en 4 secciones propuesta por Wilde y Eames (1952): *Araucaria*, *Bunya*, *Eutacta* e *Intermedia*.

Para facilitar su estudio, hemos dividido la macroflora hallada en ambos niveles de bosque estudiados más los niveles lagunares, según se detalla:

- 1 Ramas foliosas**
- 2 Estróbilos femeninos**
- 3 Renovales**
- 4 Corteza**
- 5 Otros**

5.3 Macroflora preservada en la Barda Blanca

5.3.1 Ramas foliosas

Materiales estudiados: Ramas LPPB 13760, 13761, 13762, 13763, 13764, 13774 y material *in situ* en yacimiento. Ejes de renovales LPPB 13768, 13769, 13770, 13771 y 13772 (Fig. 5.1 y Tabla 5.a).

Se detallan aquí las características de los ejemplares más relevantes:

Fig. 5.2 K-M

Procedencia: Formación La Matilde, Barda Blanca. (*In situ* en el yacimiento).

Impronta de rama principal de 0,4 cm de diámetro y aproximadamente 7 cm de largo. Hojas de morfología romboidal casi equidimensional en el sector medio-inferior de la rama, tendiendo a elongada horizontalmente en el sector medio-superior, con una probable heterofilia. Existe una pequeña zona con hojas igualmente pequeñas en la parte inferior de la rama, que podría coincidir con pulsos de crecimiento, apenas por debajo del orificio que corresponde a la salida de una ramita. Filotaxis helicoidal. Mucrón no siempre reconocible, la quilla transversal otorga un aspecto de “labio” o doble borde, carena longitudinal no bien definida.

Fig. 5.2 G-J

Procedencia: Formación La Matilde, Barda Blanca. LPPB 13762.

Impronta y en parte petrificación de ramas de pequeñas dimensiones y un posible renoval: 1) 8,5 mm; 2) (¿renoval?) cabezuela de 10 x 6 mm, eje de 4 mm; 3) 6,5 mm; 4) 6,4 mm; 5) 6,7 mm; 6) 4,2 mm; 7) 8,2 mm.

Rama 1) con hojas de morfología romboidal casi equidimensional, posiblemente algo compactadas, de 3,1 mm de alto x 3,9 mm de ancho. Rama 4) con hojas romboidales equidimensionales de 2,8 mm de alto x 2,7 mm de ancho. En todos los casos, las hojas se disponen en una espiral densa y poseen una quilla con aspecto de doble borde, no resultando posible reconocer la presencia de un mucrón. En los sectores petrificados (ramas 3, 5, 6 y 7) se observa parte del leño y/o corteza compactados. En el número 2) se observa posiblemente la impronta de un renoval de pequeño tamaño, que se continúa con un eje con hojas romboidales de idéntica morfología a la descripta.

Fig. 5.2 T

Procedencia: Formación La Matilde, Barda Blanca. LPPB 13774.

Impronta de rama de 6 mm de ancho y 8 cm de largo preservado, con un sector central en el cual se han desprendido completamente las hojas y se observa la parte interna del eje (¿corteza interna?) de 3 mm de ancho, con finas estrías. Las hojas son romboidales, con el extremo superior algo redondeado y el inferior aguzado, miden 2,5-3,5 mm de alto x 3,5-4 mm

de ancho. Es posible reconocer, con dudas, la presencia de una quilla transversal, mientras que el mucrón y la carena longitudinal no se preservan.

En la cara inversa de la roca se preservan 2 ramitas de 3 mm de ancho (se ilustra sólo una), con hojas romboidales a hexagonales de 2 mm de alto x 1,5 mm de ancho. Mucrón y quilla de pobre preservación.

Fig. 5.2 Q-R

Procedencia: Formación La Matilde, Barda Blanca. LPPB 13761.

Impronta de ramas de 1,3 cm y mínimo 2 cm de ancho.

La primera posee hojas perfectamente romboidales, equidimensionales, midiendo en promedio 3,5 mm de alto x 4 mm de ancho, con una clara heterofilia en el sector inferior de la rama, donde las hojas son más pequeñas y elongadas transversalmente. Se disponen en una densa espiral. Mucrón muy demarcado; romboidal de 1 mm de lado aproximadamente; con una protuberancia central de forma circular (¿vascularización?) y quilla transversal marcada. En algunas hojas es posible observar una carena longitudinal, que le da a la hoja un aspecto de cuatro cuadrantes.

En otra cara de la roca se observa la segunda impronta de rama, incompleta, cuyo ancho se estima en un mínimo de 2 cm, con hojas romboidales, elongadas transversalmente, de 5,2 mm de alto x 6,4 mm de ancho, con quilla transversal presente, mucrón y carena longitudinal no preservados.

Tabla 5.a: Resumen y comparación de las ramas foliosas estudiadas de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* procedentes de la Barda Blanca, ordenadas en forma creciente según el diámetro de la rama. Referencias: + Carácter observado; (+) Carácter presumible. Y= Materiales *in situ* en el yacimiento.

Repositorio	Figuras	Diám. rama (cm)	Largo hoja (mm)	Ancho hoja (mm)	L/A	Tipo hojas	Mucrón	Quilla transv.	Carena longit.
LPPB 13774	Fig. 5.2 T	0,3	2	1,5	1,3	B	(+)	(+)	
LPPB 13774	Fig. 5.2 T	0,3	2	1,5	1,3	B	(+)	(+)	
LPPB 13771	Fig. 5.8 A-B	0,3	3,8	2	1,9	A	+	(+)	+
LPPB 13760	Fig. 5.2 U	0,35	2,6	2	1,3	B	+	+	+
Y	Fig. 5.2 K-M	0,4	1,8	2,3	0,8	C	+	+	+
Y	Fig. 5.2 A-C	0,45	4,1	3,4	1,2	B		(+)	+
LPPB 13774	Fig. 5.2 T	0,6	3	3,8	0,8	C		(+)	
LPPB 13769	Fig. 5.8 C	0,6	4	2,5	1,6	A	+	+	+
LPPB 13762	Fig. 5.2 G-J	0,64	2,8	2,7	1	C		+	
LPPB 13760	—	0,7	2,5	2,5	1	C	(+)	(+)	(+)
LPPB 13762	Fig. 5.2 G-J	0,85	3,1	3,9	0,8	C		+	
LPPB 13763	Fig. 5.2 Ñ-P	1	4	3,4	1,2	B-C	(+)	+	
LPPB 13764	Fig. 5.2 F	1	2,3	4,3	0,5	C (elong. transv. por compresión)	(+)	+	
LPPB 13761	Fig. 5.2 Q	1,3	3,5	4	0,9	C	+	+	+
Y	Fig. 5.2 E	3	3,4	5	0,7	D			
LPPB 13761	Fig. 5.2 R	2?	5,2	6,4	0,8	D		+	

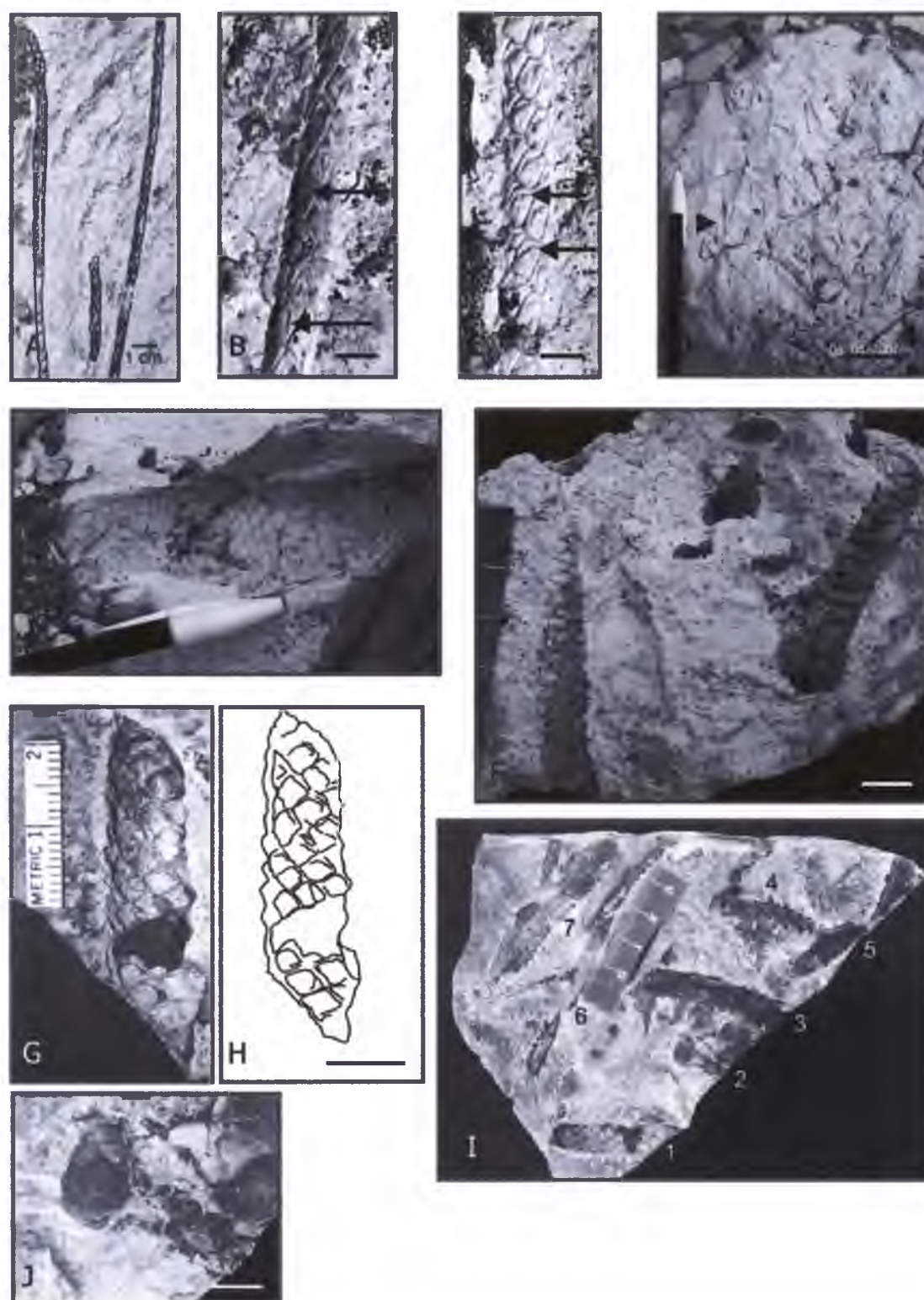


Figura 5.2: A-E: Improntas de ramas foliosas *in situ* en el nivel laminado de la Barda Blanca. A: Ramitas A3. B: Detalle de A, nótese la carena longitudinal (flechas). C: Detalle de A, nótese la quilla transversal (flechas). D: Gran abundancia de ramitas foliosas A3, algunas parcialmente defoliadas (flecha) permitiendo observar la corteza de la rama. E: Rama A1 o principal. F: LPPB 13764. Ramas A3? e impronta de "renoval". G-J: LPPB 13762. G: Rama A2? H: Dibujo esquemático de G. I: Improntas y petrificaciones de ramas. J: Impronta de renoval. Escala: A= 1 cm, B-C= 5 mm, D= 5 cm, E-H= 1 cm I= 1 cm, J= 5mm.

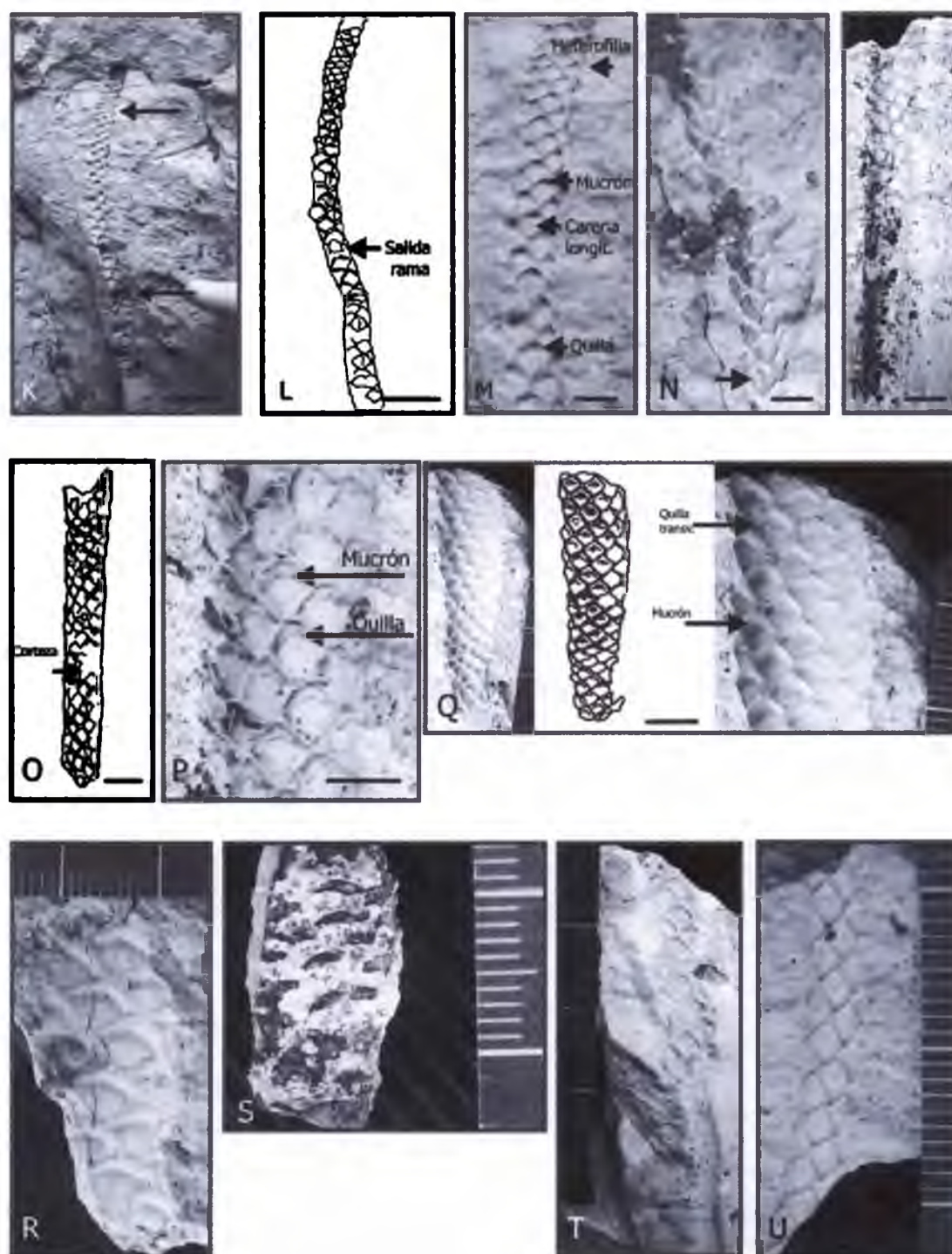


Figura 5.2 (continuación): Imponentas de ramas foliosas procedentes del nivel fosilífero de la Barda Blanca.

K: Rama A27 *in situ* en el afloramiento, nótese la presencia de heterofilia (flechas) y la depresión correspondiente a la salida de una ramita A3. **L:** Dibujo esquemático de K. **M:** Detalle de K, donde se observa claramente la heterofilia y el mucrón apical y carena longitudinal características de este tipo foliar. **N:** Detalle de K, donde se observa la característica carena longitudinal (flecha). **Ñ:** LPPB 13763. Rama A2. **O:** Dibujo esquemático de Ñ, donde se observa la preservación de un pequeño fragmento de corteza. **P:** Detalle de Ñ, nótese el mucrón apical y la quilla transversal. **Q:** LPPB 13761. Rama A2. Izq: aspecto general, Centro: dibujo esquemático, Der: detalle. Se observa claramente mucrón apical, quilla transversal, no estando demarcada la carena longitudinal. **R:** LPPB 13761. Rama A2 de mayor tamaño. **S:** LPPB 13803. petrificación de ramita foliosa, nótese la disposición helicoidal de las hojas, probablemente distorsionadas. **T:** LPPB 13774. Ramita A3 con sector central defoliado, se observa la corteza con finas estrías. **U:** LPPB 13760. Imponenta de ramita A3. K-L= 1 cm, M-N= 5 mm, Ñ-Q= 1 cm, R-U= milimetrada.

Resumen y discusión

1) El diámetro de las improntas de ramas foliosas aquí estudiadas oscila entre 0,3 y 1,5 cm. Según el análisis realizado en el capítulo de arquitectura, las ramitas aquí estudiadas corresponderían mayormente a A3 (0,3-0,4 cm de diámetro, para troncos de 10-14 cm); mientras que las ramas de mayor tamaño corresponderían a A2 (1-1,6 cm de diámetro, para troncos de 10-14 cm) y excepcionalmente, A2 de tamaño aún mayor (hasta 4 cm, en conexión a troncos de hasta 25 cm de diámetro).

Las dimensiones foliares varían según el diámetro de la rama (Tabla 5.b), aunque comparadas con las improntas procedentes del Bosque Principal, no observamos aquí un aumento importante en las dimensiones de las hojas.

Tabla 5.b: Resumen de las dimensiones foliares según el diámetro de la rama para los ejemplares de la Barda Blanca.

Diám. rama (cm)	Alto hoja (mm)	Ancho hoja (mm)
0,3	2,0	1,5
0,3	3,8	2,0
0,4	2,6	2,0
0,4	1,8	2,3
0,5	2,8	2,7
0,5	5,0	3,8
0,6	4,0	2,5
0,6	2,8	2,7
0,7	2,5	2,5
0,9	3,1	3,9
1,0	4,0	3,4
1,3	3,5	4,0
3	3,4	5

De estos datos se deduce que las hojas son, en general, romboidales equidimensionales, con un promedio de 3,2 mm de alto x 3 mm de ancho, alcanzando las mayores un tamaño de 5,2 x 6,4 mm. En general, no se observó un grado de deformación importante.

2) La morfología de las hojas varía según el tamaño de ramas, en general predominan los tipos A y B en ejes de renovales y ramitas de 0,3-0,5 cm de diámetro, con hojas romboidales

elongadas en sentido transversal; el tipo C en ramas de 0,4-1,3 cm de diámetro y raramente aparece el tipo D asociado a ramas de mayor diámetro. Es decir que las hojas juveniles son elongadas verticalmente y a medida que aumenta la edad ontogenética de la rama, se hacen más elongadas transversalmente, se redondea el extremo superior y se manifiestan mejor los caracteres distintivos: el mucrón apical y la (quilla) transversal y en pocos casos, también una carena longitudinal.

3) Del análisis realizado aquí y en el capítulo de arquitectura se desprende la existencia clara de dos categorías de ramas principales, a lo cual se podría agregar los ejes de los renovales, que no pueden clasificarse como A1 por no tratarse de plantas adultas. El ángulo promedio de inserción de A3 sobre A2 es de 40°, observándose excepcionalmente ángulos menores (20°). Estos valores se aproximan mucho a los hallados en las improntas del Bosque Principal, donde el promedio es de 44°, pero encontrándose también ángulos de 26° para las ramitas de menor diámetro.

Al hablar de ángulos de ramificación, debemos tener siempre en cuenta la posible influencia de factores tafonómicos, como ser el peso de las cenizas sobre las ramas. Aún así, llama la atención la estrecha comparación entre los ángulos hallados en los dos niveles fosilíferos, factor que habla a favor de que se trate aproximadamente de los ángulos de ramificación originales y por tanto naturales de la especie.

4) Existe posiblemente un patrón rítmico de ramificación para la primer categoría de ramas (A2), determinado por la presencia de pisos de ramas, en cambio las ramas A2 parecen tener una ramificación rítmica dada por los intervalos regulares entre las ramitas A3, pero estas son alternas o pseudo-opuestas, en un mismo plano (ver Capítulo 6 Arquitectura).

5) Otro fenómeno observado en algunos ejemplares es una aparente heterofilia, *sensu* Strasburger *et al.*, 1970. En tales casos, las hojas son de menores dimensiones, frecuentemente elongadas en sentido transversal y comprimidas en sentido longitudinal.

Comparaciones

Se encuentran muchas similitudes entre las improntas foliares aquí descriptas, respecto de aquellas halladas en el BP, considerándose que pueden ser asignadas al mismo taxón. Las comparaciones y determinación del material se discuten en la sección de macroflora del Bosque Principal.

5.3.2 Estróbilos femeninos

Materiales estudiados: 2 ejemplares *in situ* en el yacimiento y 2 ejemplares s/n° en colección del MNBP (Fig. 5.3, Tabla 5.c).

Se encontraron hasta el momento 4 ejemplares de estróbilos femeninos en el nivel de la Barda Blanca. De ellos, dos preservados como carbonizaciones, uno como impronta y otro

como permineralización. En la permineralización, el cono está recubierto de sedimento, lo cual no permite apreciar la morfología externa de los complejos Bráctea-Escama (B-E); el cono se halla aparentemente en conexión orgánica con un pedicelo sobre una ramita de 1,2 cm de diámetro y la inserción parece ser en ángulo agudo, menor a 45°. En el caso de la impronta, es posible observar la forma general de las apófisis, con la presencia de un cuerpo principal y alas extendidas; mientras que en el caso de las carbonizaciones, las mismas preservan además un sector central que corresponde posiblemente al embrión y/o cubiertas seminales, con la misma morfología general antes descripta. Los complejos B-E se disponen en espiral densa, y no se hallaron lígulas preservadas.

Los valores promedio son: conos de 4 cm de alto x 2,7 cm de ancho; complejos B-E de 1,5 mm de alto x 4 mm de ancho (vista frontal).

Estos conos no se encuentran en conexión orgánica con improntas de ramas de la Barda Blanca, pero sí estrechamente asociados. Los tipos de preservación se caracterizan como I (Impronta), C (Carbonización) y P (Petrificación).

Tabla 5.c: Caracteres de los estróbilos femeninos hallados en el nivel de la Barda Blanca.

Nº	Fig.	Repositorio	Alto cono (cm)	Ancho cono (cm)	Alto escama (mm)	Ancho escama (mm)	Morfología apófisis (B-E)	Tipo pres.
1	Fig. 5.3 A	<i>In situ</i> en yacimiento	5,2	2,4	1,4	4,1	Romboidal, cuerpo principal y alas	I
2	Fig. 5.3 B	<i>In situ</i> en yacimiento	?	3?	1,3	3,2	Romboidal, cuerpo principal y alas	C
3	Fig. 5.3 C, D	MNBP	2,7	2,3	1,7	4,7	Romboidal, cuerpo principal y alas	C
4	Fig. 5.3 E	MNBP	4	3,4	?	?	¿? (Cubierta)	P

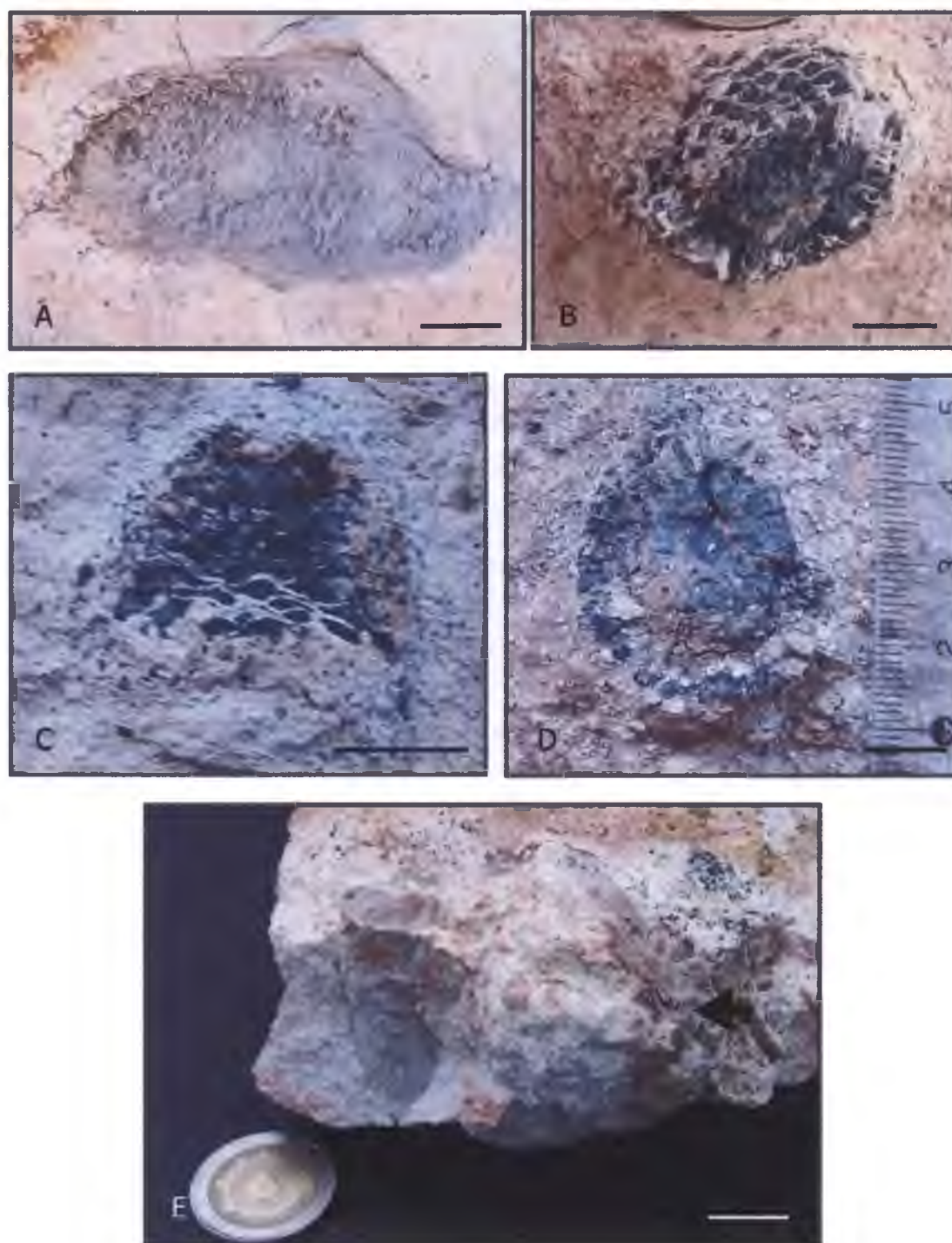


Figura 5.3: Estróbilos femeninos de la Barda Blanca de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* (A, B: *in situ* en el yacimiento; C-E: en repositorio del MNBP). A: Impronta en vista lateral. B: Carbonización en vista inferior-oblicua. Se aprecia la forma de los complejos B-E en vista frontal, algo erosionados en la parte superior de la imagen, permitiendo observar el interior de los mismos. C, D: Carbonización seccionada en forma longitudinal tangencial y en vista inferior respectivamente. E: Estróbilo permineralizado en conexión orgánica con el pedúnculo y la rama portadora. Escala: A-E= 1 cm.

Discusión y comparaciones

Resulta llamativa la escasa presencia de estróbilos femeninos en este nivel hasta este momento. Considerando la fina granulometría del sedimento, que permitió la exquisita preservación de improntas de renovales, muy abundantes a lo largo de todo el afloramiento, no existirían motivos para considerar un sesgo tafonómico como responsable de la escasa presencia de conos. Por otro lado, y nuevamente considerando la abundancia de renovales, no podríamos pensar que se trate de un bosque sexualmente inmaduro. Más bien por el contrario, y tomando en cuenta los argumentos de Gothan (1950: 153) se podría pensar que en el momento en que el bosque fue sepultado por las cenizas volcánicas, no había aún producción de conos o bien éstos eran muy escasos, mientras que los renovales hallados podrían corresponder a la germinación de las semillas del año anterior.

En *A. araucana*, la producción de conos y semillas varía ampliamente de un año a otro siendo marcadamente cíclica, generándose cada 2 a 5 años períodos de buena a moderada producción de semillas, pero este fenómeno varía en cada localidad. Una vez alcanzada la madurez sexual, la producción aumenta con la edad a medida que aumenta el número de pisos y de ramas en el árbol para comenzar con el tiempo a declinar la producción debido a la pérdida de ramas como consecuencia de la adquisición de la forma aparasolada.

Es interesante por demás señalar que, si efectivamente estos árboles de pequeño porte (promedio 17,5 cm de diámetro, altura estimada 10 m, edad estimada 15-20 años para 7 cm de diámetro por conteo de anillos de crecimiento) eran ya sexualmente maduros, la sexualidad podría haberse alcanzado a edades similares a las de las araucarias actuales: *A. araucana* alcanza la madurez reproductiva recién a los 20 o 30 años en las mejores condiciones ambientales y ecológicas, pero normalmente lo hace entre los 40 y 60 años de edad cuando alcanza los 6 m de altura. En sitios secos y/o con suelos pobres, puede retrasarse hasta los 70 años cuando alcanzan los 2 a 3 m de altura (Montaldo, 1974; Grosfeld, 1994). *A. hunsteinii* de Nueva Guinea necesita 25 años en condiciones óptimas de cultivo para alcanzar la producción de semillas viables (Havel, 1971). *A. bidwillii* es la especie que ha sido históricamente comparada con los ejemplares de la Formación La Matilde. Esta especie alcanza la madurez sexual a edades aún menores, apareciendo los primeros conos femeninos entre los 15 a 18 años (Ian Smith, com. pers.).

La morfología general de los conos y sus dimensiones son muy similares a las improntas procedentes del nivel del Bosque Principal, su asignación se discute en la sección 5.4.2.2 del Bosque Principal.

En particular, los ejemplares 2 y 3 ofrecen parte de su superficie tangencial expuesta, de idénticas características a las ilustradas por Wieland (1935: Pl.6, Fig. A) y que él denomina *Proaraucaria mirabilis* var. *minima*. El mismo fue luego puesto en sinonimia de *Araucaria mirabilis* por Calder (1953).

5.3.3 Renovales

Materiales estudiados: LPPB 13765, 13766, 13767, 13768, 13769, 13770, 13771, 13772, 13773, 13775 y material *in situ* en el yacimiento (Figs. 5.4-5.7 y Tabla 5.d).

A lo largo de todo el afloramiento de la Barda Blanca se hallan improntas de “renovales” de tamaño pequeño o mediano, asociados íntimamente a las improntas foliares antes descritas, a tocones *in situ* y estróbilos femeninos araucarioides. Son abundantes y se encuentran frecuentemente en posición de vida o casi (ángulo del eje-tallo respecto de la vertical ≈ 0), más raramente algo inclinados o tumbados, con el eje paralelo a la laminación del sedimento.

Se contabilizó un total de 30 ejemplares (29 improntas y una petrificación, no se consideraron petrificaciones incompletas), que miden 0,9 (0,4-1,4) cm de alto x 1,4 (0,6-1,8) cm de ancho. Presentan un cuerpo central de forma bulbosa, en ocasiones algo comprimido en sentido vertical, y en numerosas ocasiones se conserva la impronta del eje. En algunos casos este eje parece perturbar la laminación primaria del sedimento (Figs. 5.4 E, 5.5.A), lo cual implicaría su crecimiento dentro del sedimento particulado, aún no litificado. En la misma ilustración se puede observar la presencia de micropliegues que deforman la laminación, que coincidentemente con la importante inclinación de algunos de los ejes, estaría indicando cierta deformación previa a la litificación.

En numerosos ejemplares se pudo observar la presencia de **estrias o costillas** longitudinales que convergen en el centro del “bulbo”, del lado opuesto al eje. En algunos casos se observó en ese mismo sitio, una cicatriz en forma de cruz o bien un hundimiento en la misma base del cuerpo bulboso. Sólo en un caso se pudo constatar la presencia de una radícula, de 2 mm de ancho x 6 mm de longitud.

El eje mide en promedio 0,5 (0,3-0,7) cm de ancho y puede tener una longitud preservada de hasta 30 cm, presentando hojas romboidales con frecuencia perfectamente romboidales, algo elongadas en sentido vertical, con mucrón, cresta transversal y carena longitudinal, con la morfología descrita en el capítulo de ramas (Figs. 5.8.A-C). Se resumen las características de todos los renovales estudiados en la Tabla 5.d.

Comparaciones

Los renovales aquí descriptos presentan las mismas características que los descriptos para el Bosque Principal y su asignación se discute en dicha sección.

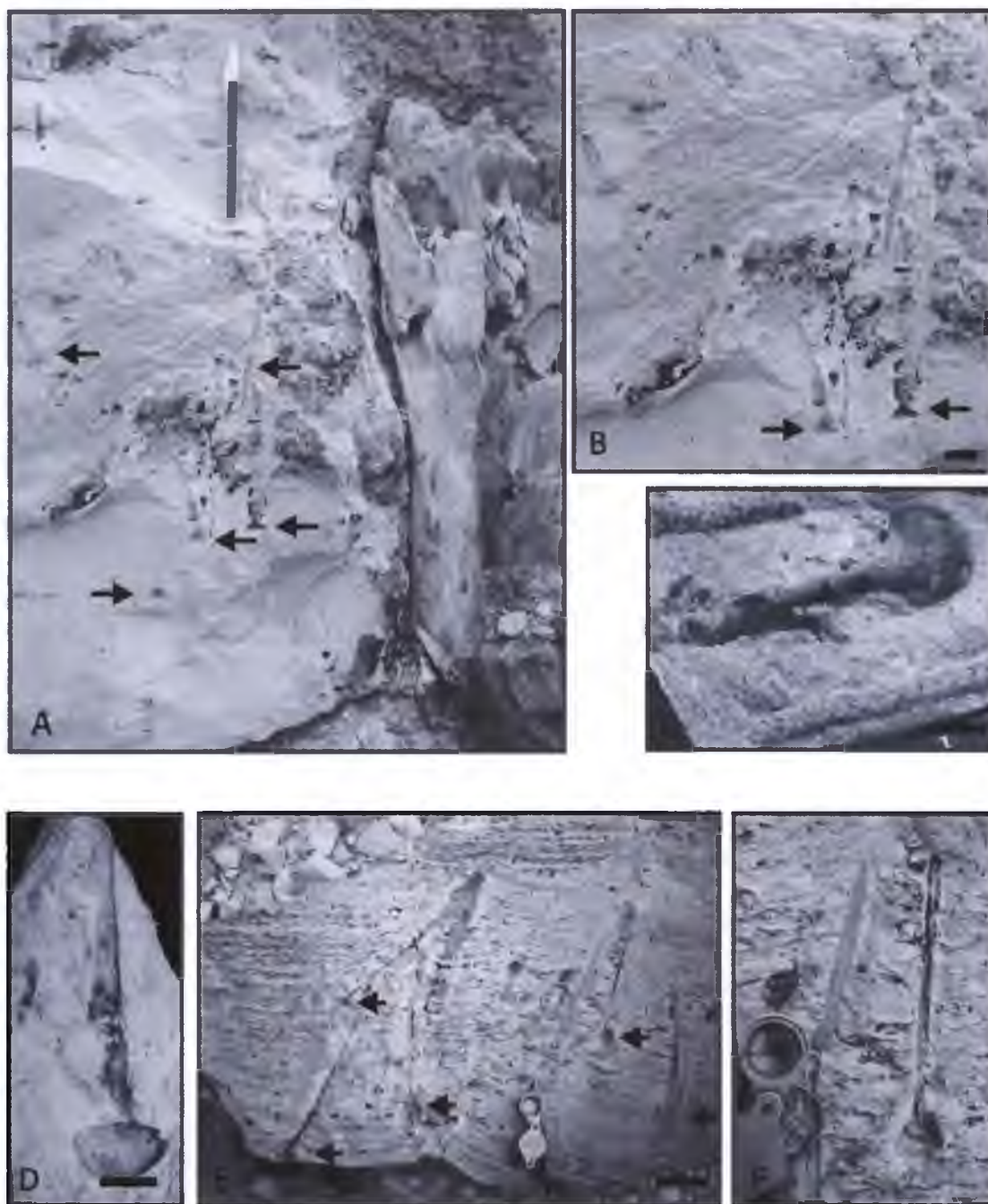


Figura 5.4: Improntas de renovales? en la Barda Blanca. **A:** Gran abundancia de renovales muy próximos a un tocón enraizado (flechas). Se distinguen las cabezuelas y el eje primario en posición de vida. **B:** Detalle de A. **C: LPPB 13768.** **D: LPPB 13771.** **E:**Renovales en posición de vida o levemente inclinados. Se observa la perturbación de la laminación primaria por el crecimiento de los ejes. **F:** Detalle de renoval en el que se distinguen vestigios de una pequeña radícula y el eje que preserva aún las improntas foliares. Escala: A= birome=15 cm, B= 2 cm, C, D= 1 cm. E= 5 cm. F= lupa extendida= 7,8 cm.

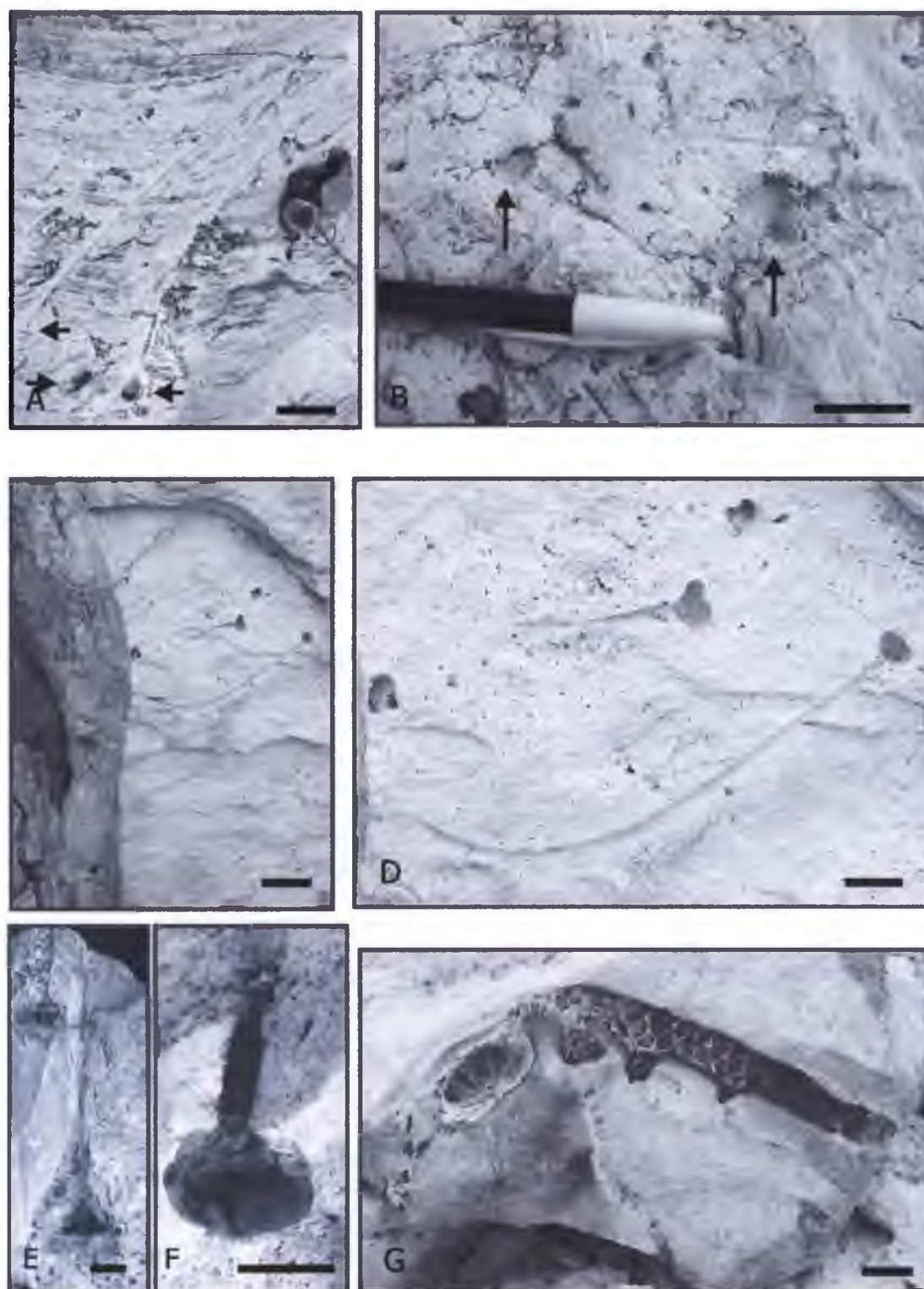


Figura 5.5: Improntas de renovales? en la Borda Blanca. **A:** Tres renovales en posición de vida con el eje primario levemente inclinado y perturbando la laminación primaria. **B:** Dos cabezuelas de renovales, en el de la derecha se observa un claro estriado longitudinal. **C:** Renovales muy próximos a la impronta de un tronco en posición de vida. **D:** Detalle de C, donde se observa que no se hallan en posición de vida. **E, F:** LPPB 13766. **G:** Renoval cuyo eje se ha quebrado. Se observan posibles ramificaciones incipientes. Escala: A= 5 cm, B= 2 cm, C= 5 cm, D= 2 cm, E-G= 1 cm.

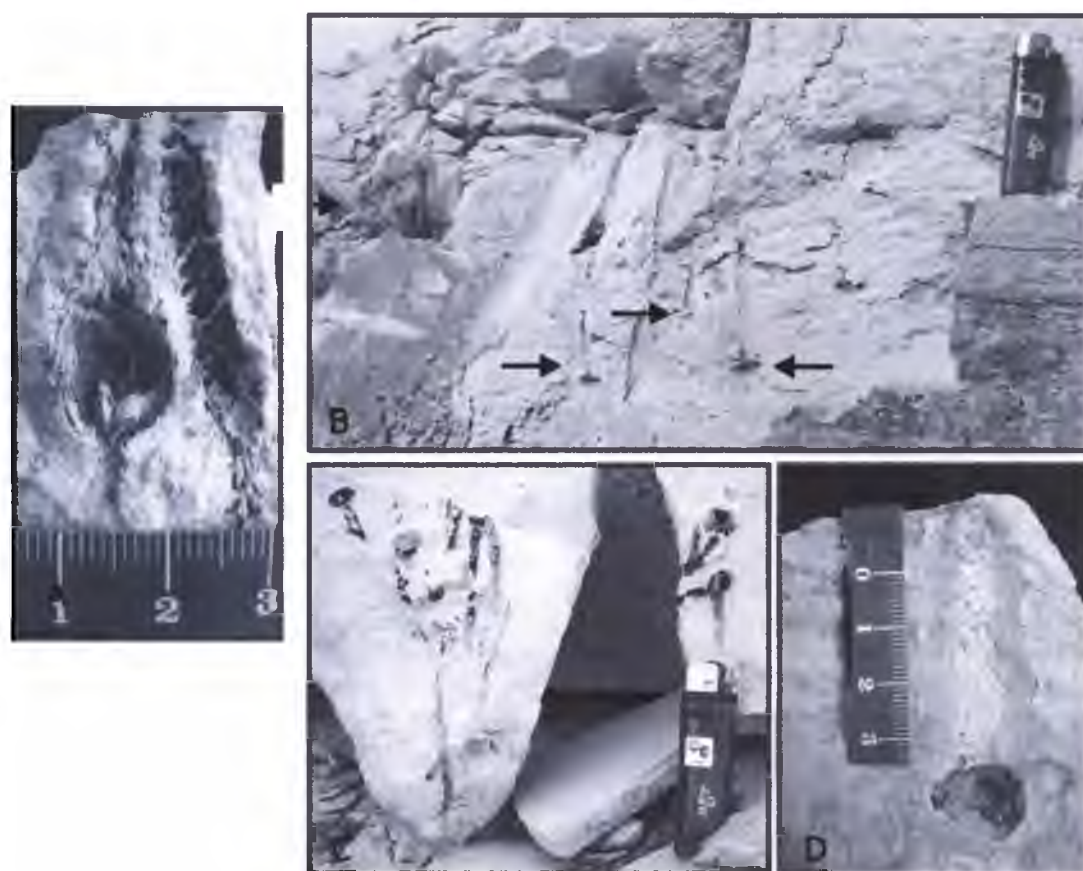


Figura 5.6: Improntas y petrificaciones de renovales? en la Barda Blanca. **A: LPPB 13772.** Renoval con pequeña radícula? junto a una ramita foliosa tipo *Brachyphyllum*. **B:** Renovales en posición de vida junto a un tronco en ple (flecha izquierda). **C:** Izquierda: Improntas de dos o más renovales; derecha: relleno secundario (cast) de improntas de dos renovales. **D: LPPB 13769.** Renoval con eje primario folioso tipo *Brachyphyllum*. Escala: A= milimetrada, B, C= 5 cm, D= milimetrada.

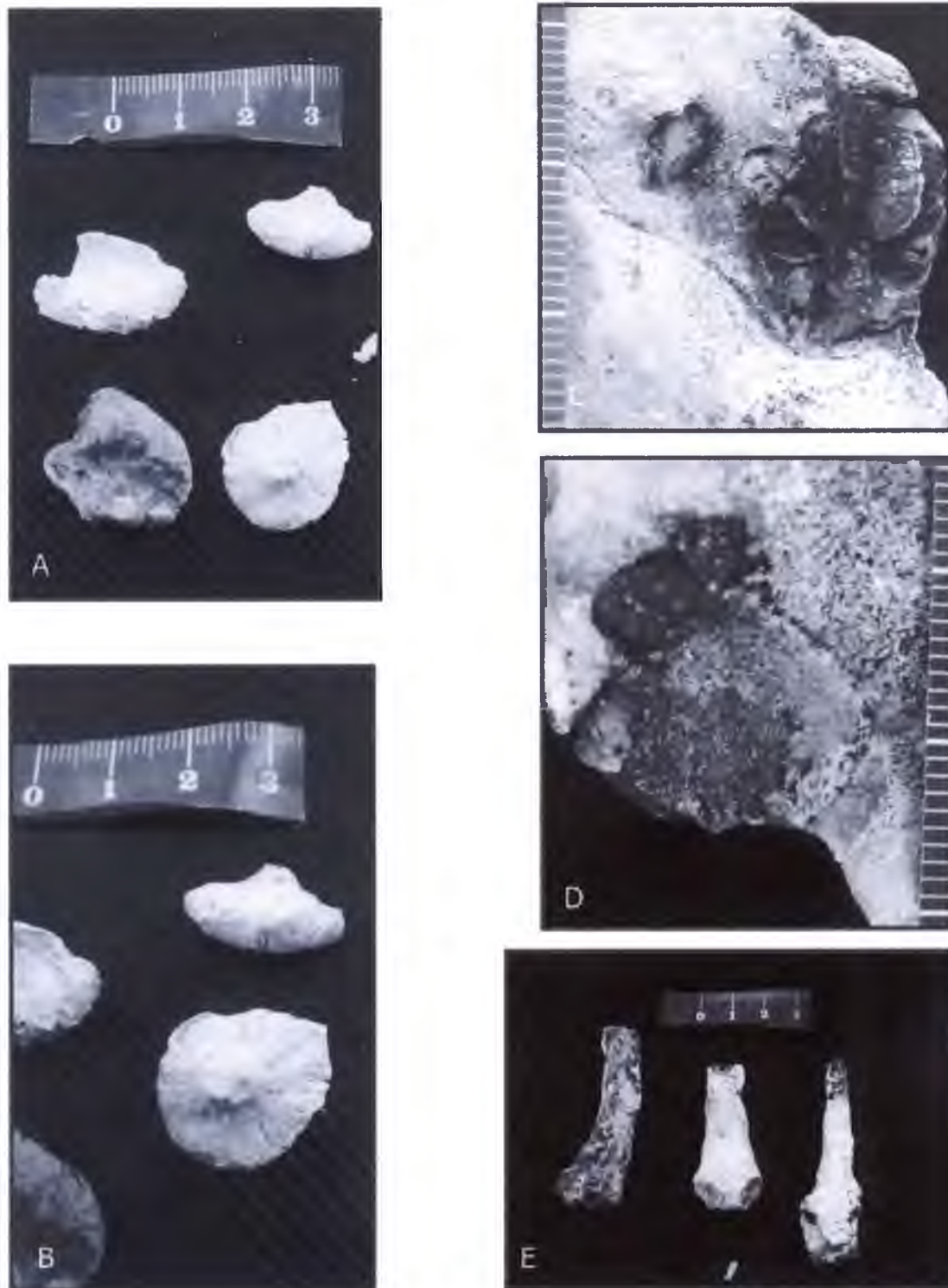


Figura 5.7. A, B: LPPB 13775. Petrificaciones de renovales? Se aprecia el estriado longitudinal y un pequeño resto del eje primario. **C, D: LPPB 13770.** Renoval petrificado. **C:** Posible cara superior, **D:** Vista lateral. **E: LPPB 13773.** Petrificaciones de plántulas jóvenes con cicatrices radiculares. Escala: A-E= milimetrada.



Figura 5.8. A-B: LPPB 13771. Ramita foliosa A3 tipo *Brachyphyllum* asociada a “renoval” (Barda Blanca). B: Detalle al MEB de la ramita ilustrada en A, donde se observa la filotaxis helicoidal de las hojas, su forma romboidal, el mucrón apical (flecha) y la carena longitudinal. C: LPPB 13769. Detalle al MEB del eje folioso de un “renoval” de la Barda Blanca. Se observa el mucrón apical, continuado por la quilla transversal que forma un reborde a modo de labio y la carena longitudinal. Escala: A= 1 cm, B-D= 1 mm.

5.3.4 Corteza

Materiales estudiados: LPPB 13776 y material *in situ* en el yacimiento (Fig. 5.9).

A lo largo de toda la Barda Blanca, los tocones *in situ* se asocian muy frecuentemente a improntas de corteza, que continúan el tronco varios centímetros hacia arriba, generalmente en el sector laminado de la toba, no así en el sector masivo superior. Sólo excepcionalmente se hallaron como petrificación (LPPB 13776), en cuyo caso se pudo medir el espesor de unos 7 mm aproximadamente, a juzgar por el espacio dejado entre los tocones *in situ* y la impronta de corteza, ésta ha sido delgada.

Las improntas de corteza presentan un fuerte estriado horizontal (posibles bases foliares o lenticelas) y longitudinal, no pudiendo distinguirse si corresponde este último a factores tafonómicos o naturales, más probablemente tafonómicos. Este tipo de corteza fue observado en todo el rango diamétrico de tocones estudiados en el afloramiento (Figs. 5.9 A-D), y también para ramas de 2,5-3 cm de diámetro (Figs. 5.9 E-G). En ocasiones, las improntas se asocian a fragmentos de ramas petrificadas, algunas de ellas con sus hojas (Figs. 5.9 E-G). Cuando es posible observar la corteza interna de las ramas y ramitas, la misma presenta estrías longitudinales (Figs. 5.9 H, I), en algunos casos se preservan fragmentos de la corteza interna y se pasa abruptamente a la impronta de las hojas o bien de la corteza externa con su estriado transversal. Las cortezas aquí descritas poseen características muy similares a las descritas para el Bosque Principal, de la comparación con las cortezas de araucariáceas actuales, las mayores similitudes en cuanto aspecto superficial de la corteza, fueron halladas con los estadios juveniles-adulto joven de *Araucaria araucana* (Figs. 5.10 E, F), es decir en los estadios donde aún no hay formación de placas y se mantiene un fuerte estriado longitudinal como

consecuencia de la pérdida de las hojas que cubrieron el eje juvenil, las cuales dejan cicatrices foliares. Las restantes especies comparadas no forman placas en estadio adulto, a semejanza de las improntas aquí estudiadas, pero no resultan tan evidentes las cicatrices dejadas por las hojas.



Figura 5.9: Improntas de corteza de troncos y ramas de la Borda Blanca. A-C: Improntas de corteza en troncos de 15-20 cm de diámetro. D: Impronta de corteza asociada a un tocón *in situ* de 7,5 cm de diámetro. Obsérvese la diferencia entre la textura vertical del leño decortinado y la textura de la corteza, con estriado horizontal y sólo en parte longitudinal, con diferente color y estructura. E: Ramita petrificada con restos foliares e impronta de rama de corteza. F: Impronta de corteza de rama de mediano tamaño. G: Rama petrificada y decortizada, asociada a su impronta de corteza. H: Impronta de corteza interna (estriada) y parcialmente externa. Se observa la salida de una ramita de menor tamaño. I: Corteza interna de la misma rama. Escala: A, B= 5 cm, C= centimétrica, D= longitud bruto= 15 cm, E-G= longitud total capuchón= 4,7 cm, H, I= 1 cm.



Figura 5.10: Detalle de las cortezas de individuos adultos de *A. bidwillii* (A), *A. columnaris* (B), *A. heterophylla* (C), *A. angustifolia* (D) y *A. araucana* (E-G). E: Individuo juvenil, nótese la transición entre el sector superior, aún con hojas, y el inferior que carece de ellas y posee un aspecto de estriado horizontal. F: Individuo adulto, sin hojas, con estriado horizontal. G: Individuo adulto-senil, con formación de placas que conservan las cicatrices horizontales de las lenticelas. Fuente: A-C: <http://www.arbolesornamentales.com/Araucaria.htm>. D-G: Imágenes tomadas por la autora en la zona de los lagos Ñorquinco y Ruca Chorol, provincia de Neuquén.

Tabla 5.d: Resumen y comparación de las improntas y petrificaciones de “renovales” procedentes de la Barda Blanca, tanto ejemplares *in situ* como colectados. Referencias: + Carácter observado; (+) Carácter presumible. Y= Materiales *in situ* en el yacimiento.

Repositorio	Figuras	Alto (cm)	Ancho (cm)	Alto eje (cm)	Ancho eje (cm)	Radícula	Estrias long.	Ángulo del eje respecto de la vertical
Y	Fig. 5.4 A	1,2	1,4	6,0	0,7			20
Y	Fig. 5.4 A	0,7	1,7	6,7	0,7			15
Y	Fig. 5.4 A	0,8	1,7	15,7	0,7			≈0
Y	—	0,8	1,7	?	0,5			≈0
Y	Fig. 5.4 E	0,9	1,0	18,5	0,5	(+)		45
Y	Fig. 5.4 E	1,4	1,6	10,0	0,4	(+)	(+)	20
Y	Fig. 5.5 A	0,6	1,0	30,0	0,3			40
Y	Fig. 5.5 A	0,8	1,5				+	
Y	Fig. 5.5 A	1,2	1,7	10,0	0,4			20
Y	Fig. 5.5 B	1,2	1,6	3,0	0,7	(+)	+	
Y	Fig. 5.5 B	0,6	0,9	?	0,3		(+)	
Y	Fig. 5.5 C, D	0,8	1,2	14,6	0,4		+	tumbado Invert.
Y	Fig. 5.5 C, D	1,1	1,5	5,0	0,4		(+)	90
Y	Fig. 5.6 C	0,6	1,1	1,7	0,4		(+)	
Y	Fig. 5.6 C	0,7	1,3				(+)	
Y	Fig. 5.6 C	0,4	0,8	5,0	0,4		(+)	
Y	Fig. 5.5 G	1,0	1,5				+	

Tabla 5.d (Continuación).

Y	Fig. 5.6 B	0,6	1,0	3,0	0,3			0 (pos.vída)
Y	Fig. 5.6 B	0,5	0,6	2,0	0,3			0 (pos.vída)
Y	Fig. 5.6 B	1,0	1,6	5,7	0,5			0 (pos.vída)
LPPB 13768	Fig. 5.4 C	1,0	1,8	4,6	0,4		+	
LPPB 13771	Figs. 5.4 D; 5.8 A, B	1,0	1,7	5,8	0,5		+	
LPPB 13765	Fig. 5.5 F	0,9	1,3	1,1	0,3		+	
LPPB 13765	Fig. 5.5 F	1,0	1,7	2,5	0,4		+	
LPPB 13766	Fig. 5.5 E	0,8	1,5	7,5	0,5			
LPPB 13766	Fig. 5.5 E	1,4	0,8	2,4	0,6		+	
LPPB 13772	Fig. 5.6 A	1,4	1,0	1,6	0,4	2 x 6 mm	+	
LPPB 13770	Fig. 5.7 C, D	1,0	1,4				(+) marcas en cruz	
LPPB 13769	Figs. 5.6 D; 5.8 C	1,2	1,7	5,0	0,5		+	
LPPB 13775	Fig. 5.7 A, B	0,5	1,8		0,5		+	

5.4 Macroflora preservada en el Bosque Principal

5.4.1 Ramas foliosas

5.4.1.1 *Araucaria* cf. *A. mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder

Paleontología Sistemática

Clase CONIFEROPSIDA Gifford y Foster 1989

Orden CONIFERALES Gifford y Foster 1989

Familia ARAUCARIACEAE Henkel y Hochst. 1865

Género *Araucaria* de Jussieu 1789

Sección *Bunya* Wilde y Eames 1952

Especie tipo *Araucaria bidwillii* Hooker 1843

Araucaria sp. cf. *A. mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder 1953

Figs. 5.11-5.15 y 5.30

1) Descripciones

Material de referencia vegetativo: MNBP n°82 (original) y LPPB 13812 (réplica) (Fig. 5.11 A-D).

Materiales estudiados: Ramas foliosas: LPPB 13751, 13753, 13754, 13755, 13756, 13757, 13780, 13781, 13783, 13787, 13788, 13789, 13790, 13791, 13794, 13795, 13796, 13797, 13798, 13799, 13800, 13801, 13802 y material *in situ* en yacimiento. (Figs. 5.11-5.15 y 5.30, Tablas 5.e y 5.f)

Procedencia: Formación La Matilde, Bosque Principal (Cerro de las Improntas), Monumento Natural Bosques Petrificados.

El material de improntas foliares hallado en el Cerro de las Improntas corresponde a diferentes categorías de ramas de un mismo tipo. Por este motivo, se detallan aquí las características del ejemplar de referencia para la macroflora de ramas vegetativas del Bosque Principal. Los caracteres de los restantes ejemplares estudiados se resumen en la Tabla 5.f.

Descripción ejemplar de referencia (Fig 5.11 A-D)

Impronta de rama de primer orden con ramitas de 2° orden, preservada en toba color gris cuando fresca y rojiza en superficie meteorizada. La rama principal tiene 15 cm de longitud preservada y 2,5 cm de diámetro basal y 2 cm de diámetro superior. Se observa en su parte superior que las hojas se han desprendido, dejando al descubierto parte de la corteza interna con suaves estrías longitudinales. Las ramitas de 2° orden tienen entre 0,8-1 cm de diámetro y se insertan en ángulos de 50° (la inferior) y 40° (la superior), en forma alterna entre sí. (Fig. 5.11 A-C)

La rama principal posee hojas de filotaxis helicoidal, escuamiformes y adpresas al tallo. La forma foliar es romboidal, con el extremo superior suavemente redondeado. Presentan un mucrón, ubicado casi en el extremo superior de la hoja. Bajo MEB se observa que el mucrón posee un lóbulo central más prominente y dos laterales continuados en una suave quilla transversal que recorre todo el margen superior (Fig. 5.11 D). Se reconoce también una pequeña protuberancia en el extremo opuesto (inferior) de la hoja. No presenta ornamentación en observación macroscópica, microscópica ni ultramicroscópica.

Bajo MEB se observó también, en réplicas de caucho de éste y otros ejemplares de distinto diámetro, la presencia de hundimientos de forma circular o semiovalada, que son interpretados como estomas (Fig. 5.17 A-D). Se distribuyen en toda la superficie de la hoja aunque a veces con una concentración algo mayor en la cara “adaxial” de la misma. No presentan un alineamiento particular, y cada uno se hunde en manera individual. Los mismos miden en promedio 34 μm de largo x 30 μm de ancho, hallándose excepcionalmente algunos mayores de hasta 50 μm de largo mayor. En ocasiones parece observarse células oclusivas. Estas observaciones fueron corroboradas según las observaciones bajo MEB de las escasas ramas petrificadas halladas en el MNBP (Fig. 5.17 E, F), que evidenció estomas, que aparecen como protuberancias y pueden corresponder al molde interno de la cámara estomática. La densidad estomática promedio es de 35-45 estomas/ mm^2 , es decir relativamente baja en comparación con las densidades estomáticas ilustradas por Stockey y Taylor (1978 b) para distintas especies del género *Araucaria*: *A. angustifolia* presenta una densidad estomática de 53 estomas/ mm^2 , *A. bidwillii* 77 estomas/ mm^2 y *A. cunninghamii* entre 78-181 estomas/ mm^2 . En general para coníferas perennes actuales, la densidad estomática es de 40-120 estomas/ mm^2 (Larcher, 2003), aunque puede alcanzar valores de hasta 205 estomas/ mm^2 (Kouwenberg *et al.*, 2003).

Las dimensiones de las hojas son de 7 mm de alto x 8 mm de ancho, y se encuentran separadas entre sí por espacios de 0,6 a 0,7 mm en sus bordes superiores e inferiores y de 0,3 a 0,4 mm en sus bordes laterales.

Las ramas secundarias poseen hojitas igualmente escuamiformes y adpresas. Son de forma romboidal pero algo más elongadas verticalmente, su borde superior semeja una forma de diamante. El mucrón y la quilla son igualmente demarcados. Sus dimensiones son 7,5 mm de alto x 5 mm de ancho, es decir algo más altas que anchas.

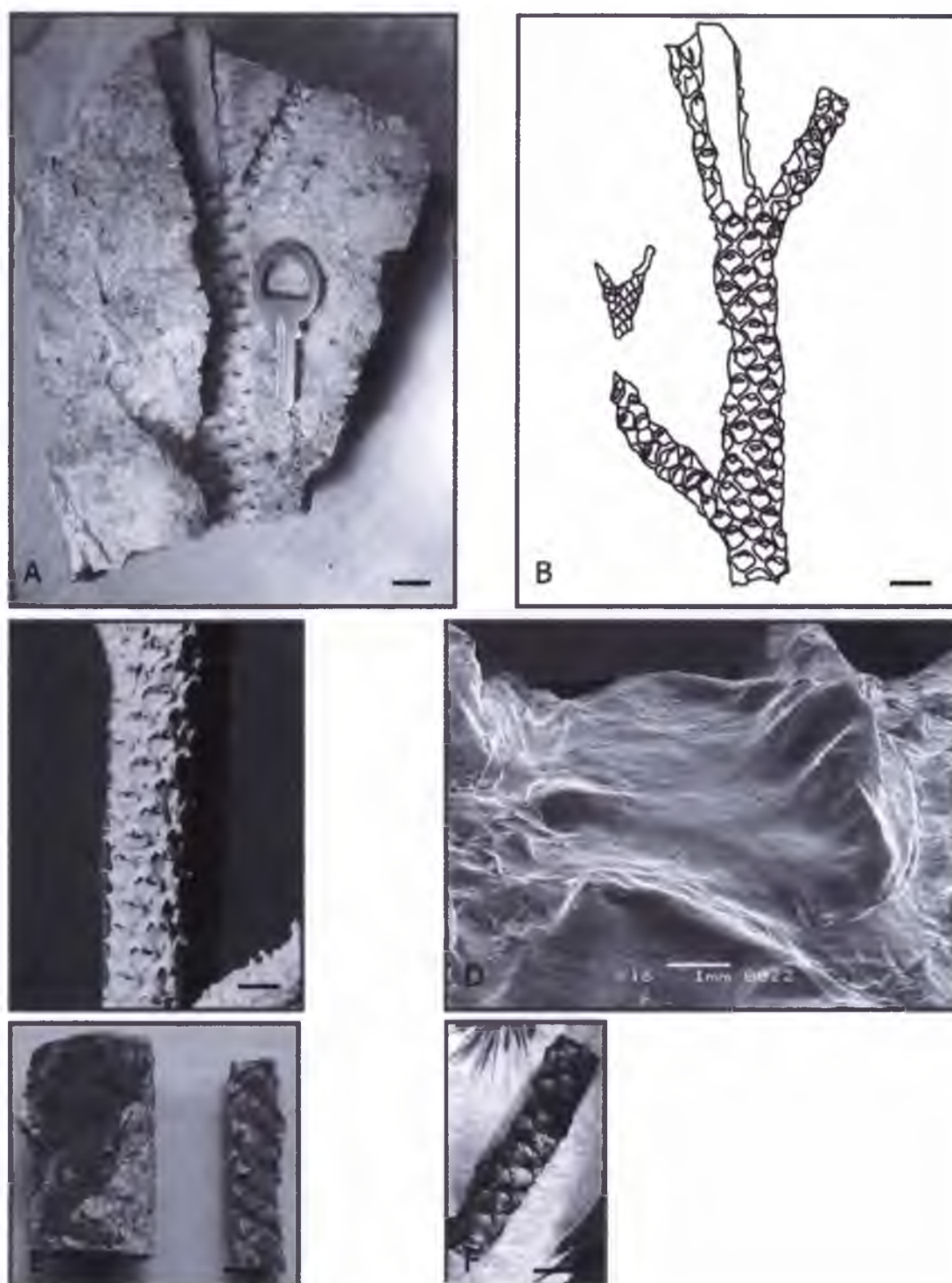


Figura 5.11. A: MNBP n°82. Impronta de rama vegetativa A3 con ramitas A4 en conexión. **B:** Dibujo esquemático de A. **C:** Réplica en caucho siliconado del mismo ejemplar. **D:** Imagen bajo MEB del mismo ejemplar, se observa claramente el mucrón apical que parece a su vez subdividirse en tres lóbulos y se continúa en la cresta transversal. Sin carena longitudinal marcada pero sí una pequeña protuberancia en el ángulo inferior de la hoja. **E:** Petrificaciones de ramas foliosas tipo *Brachyphyllum*, MNBP n°377 y 379, con cicatrices foliares romboidales y disposición helicoidal. **F:** Ramita petrificada tipo *Brachyphyllum*, con hojitas romboidales, helicoidales y con un mucrón apical bastante erosionado (Tomado de Dembach, 1992). Escala: A-C= 1 cm; D= 1 mm; E, F= 1 cm.

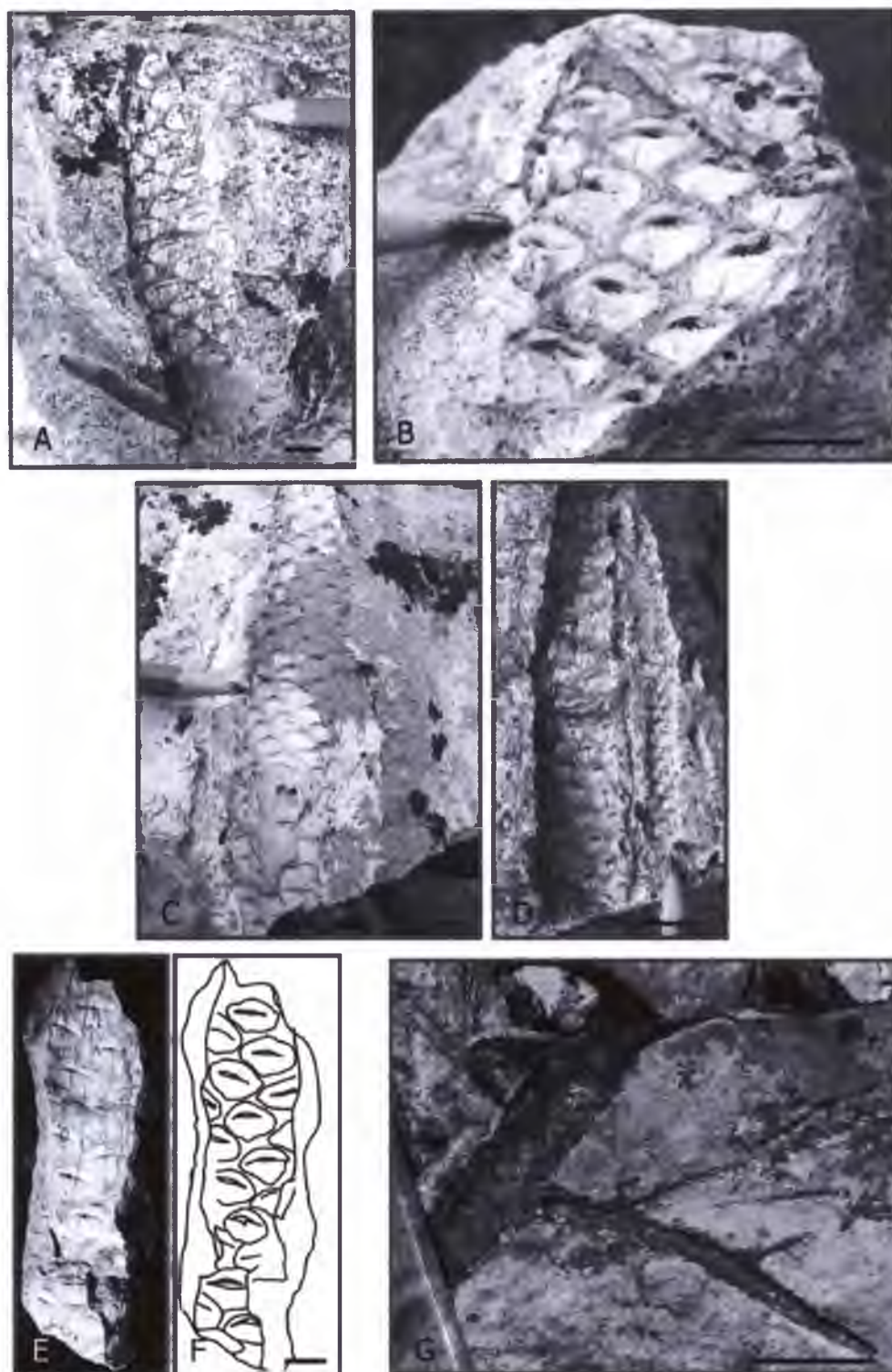


Figura 5.12: Imponentes de ramas grandes del Bosque Principal (Cerro de las Imponentes). Nótese la forma romboidal elongada transversalmente a semilunar de las hojas, la delimitación del mucrón apical y la quilla transversal, no existiendo una carena longitudinal. **A-D, G:** en yacimiento, **E-F:** LPPB 13779. **F:** dibujo esquemático de E. Escala: A-F= 1 cm, G= 5 cm.

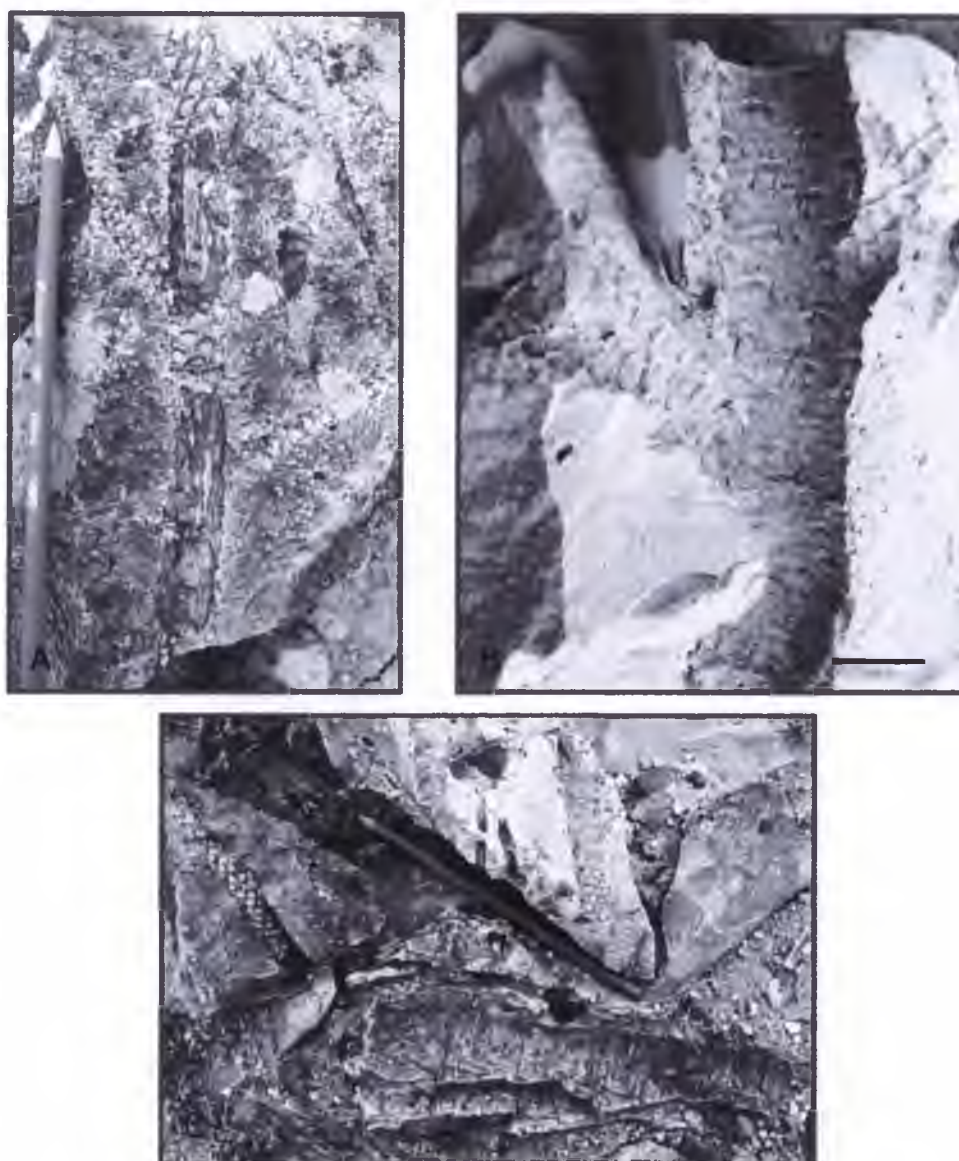


Figura 5.13: Improntas de ramas grandes del Bosque Principal (*in situ* en el Cerro de las Improntas) tipo *Brachyphyllum*. **A:** Impronta de rama vegetativa A3 con ramitas A4 en conexión orgánica y algunos fragmentos de corteza interna preservada. **B:** Impronta de rama vegetativa A3. Escala= 1 cm. **C:** Impronta de corteza de árbol joven o de rama principal A2, nótese el estriado transversal al eje. En torno a la misma, impronta de ramas de menor orden, probablemente A3. Longitud lápiz= 15 cm.

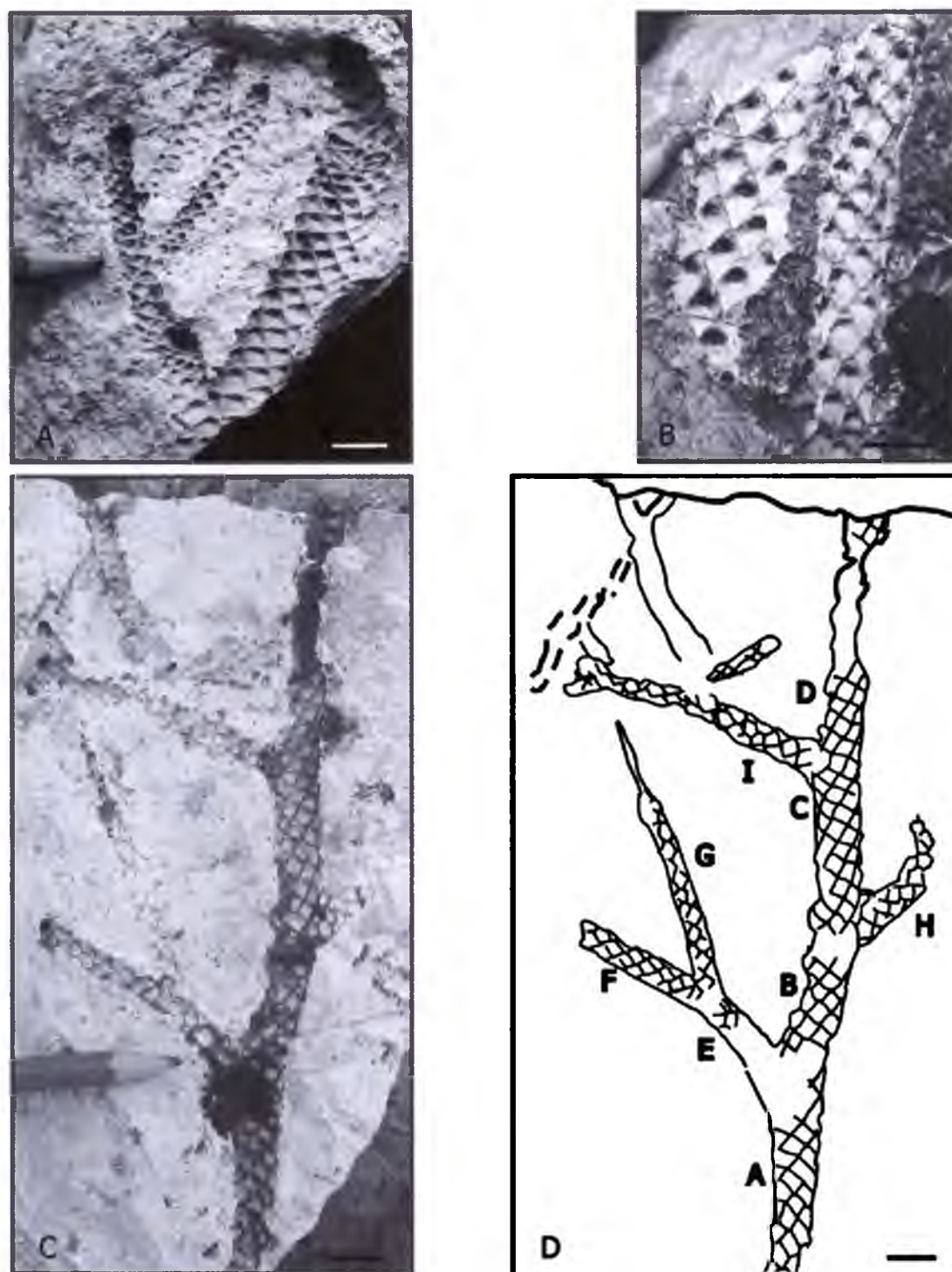


Figura 5.14: Improntas de ramas medianas a pequeñas (A4-A5) del Bosque Principal (Cerro de las Improntas). **A:** LPPB 13791. **B, C:** *in situ* en el yacimiento. **D:** Dibujo esquemático de C (descripción en el texto). Escala: A-D= 1 cm.

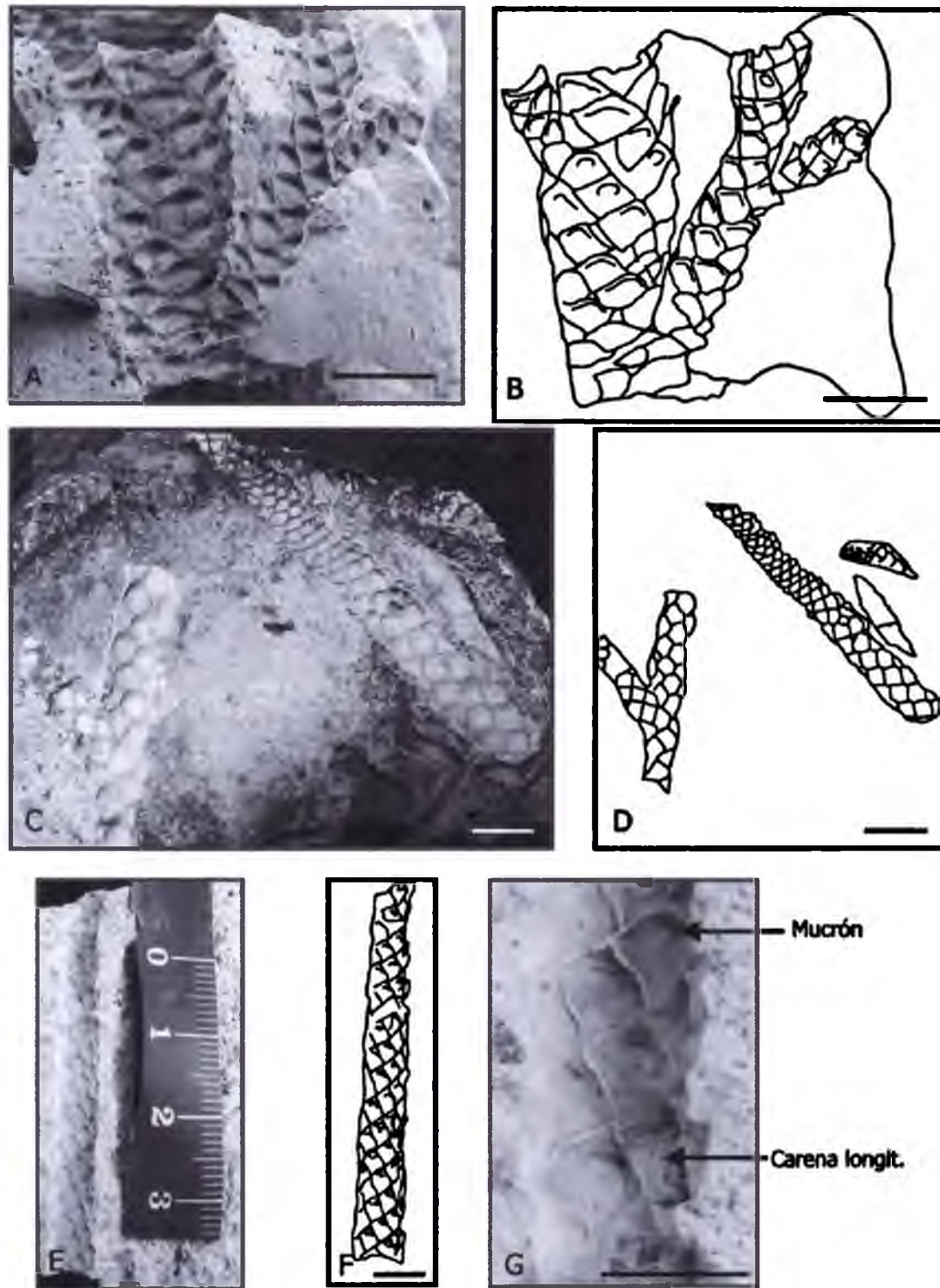


Figura 5.15: Imponentes de ramas medianas a pequeñas (A4-A5) del Bosque Principal (Cerro de las Imponentes). **A:** LPPB 13780. Rama A4 con ramitas A5 en conexión orgánica. **B:** Dibujo esquemático de A. **C:** LPPB 13781. **D:** Dibujo esquemático de C. **E-G:** LPPB 13757. Rama A5. **F:** Dibujo esquemático. **G:** Detalle donde se aprecia el mucrón apical, la carena longitudinal y el ápice levemente recurvado de las hojas (mucrón) en vista lateral. Escala: A-D= 1 cm, E= milimetrada, F, G= 5 mm.

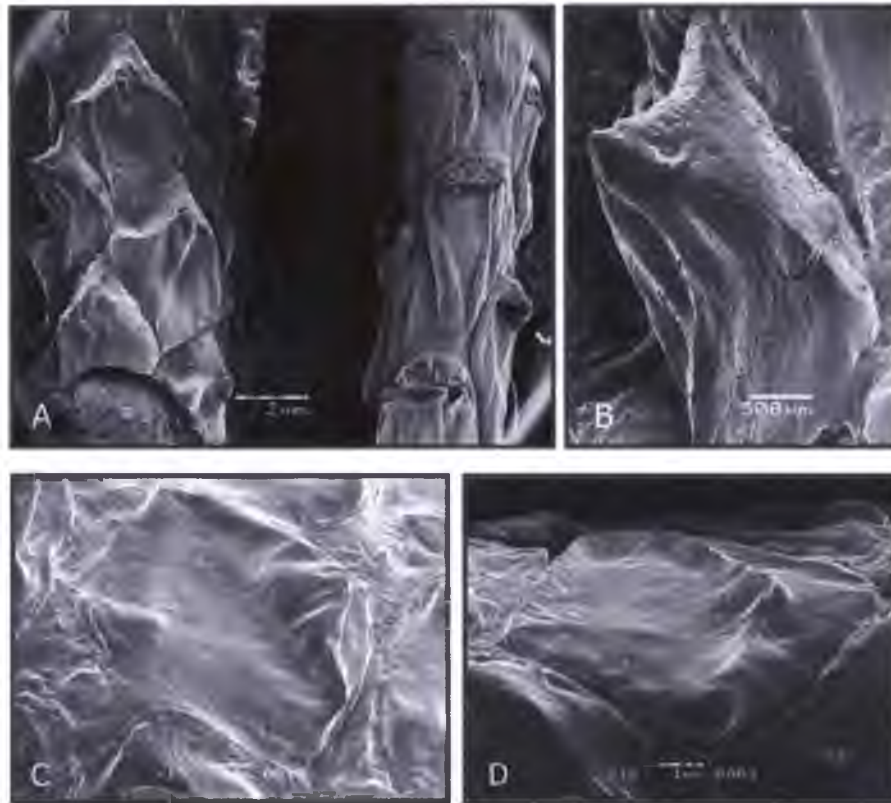


Figura 5.16: Imágenes de hojas tipo *Brachyphyllum* bajo Microscopía Electrónica de Barrido, procedencia Cerro de las Imponentes. **A:** Izq: LPPB 13779. Réplica en caucho de una ramita A5 hallada superpuesta a la Impronta de un estróbilo femenino. Der: ramita de *Araucaria angustifolia* a la que se le han removido las láminas foliares. **B:** Detalle de A, donde se observa el mucrón apical suavemente trilobulado, continuado por una quilla transversal que delimita una pequeña área adaxial. Carena longitudinal muy suavemente demarcada. **C:** MNBP n° 82. Réplica en caucho de rama A3, donde se observa el mucrón apical trilobulado, quilla transversal y una pequeña protuberancia inferior. **D:** MNBP n° 82. Réplica en caucho de ramita A4 en conexión orgánica con la A3 de la imagen C. Se observa el mucrón apical con desarrollo menor y protuberancia inferior casi inexistente. Escala: A= 2 mm, B= 500 μm, C, D= 1 mm.

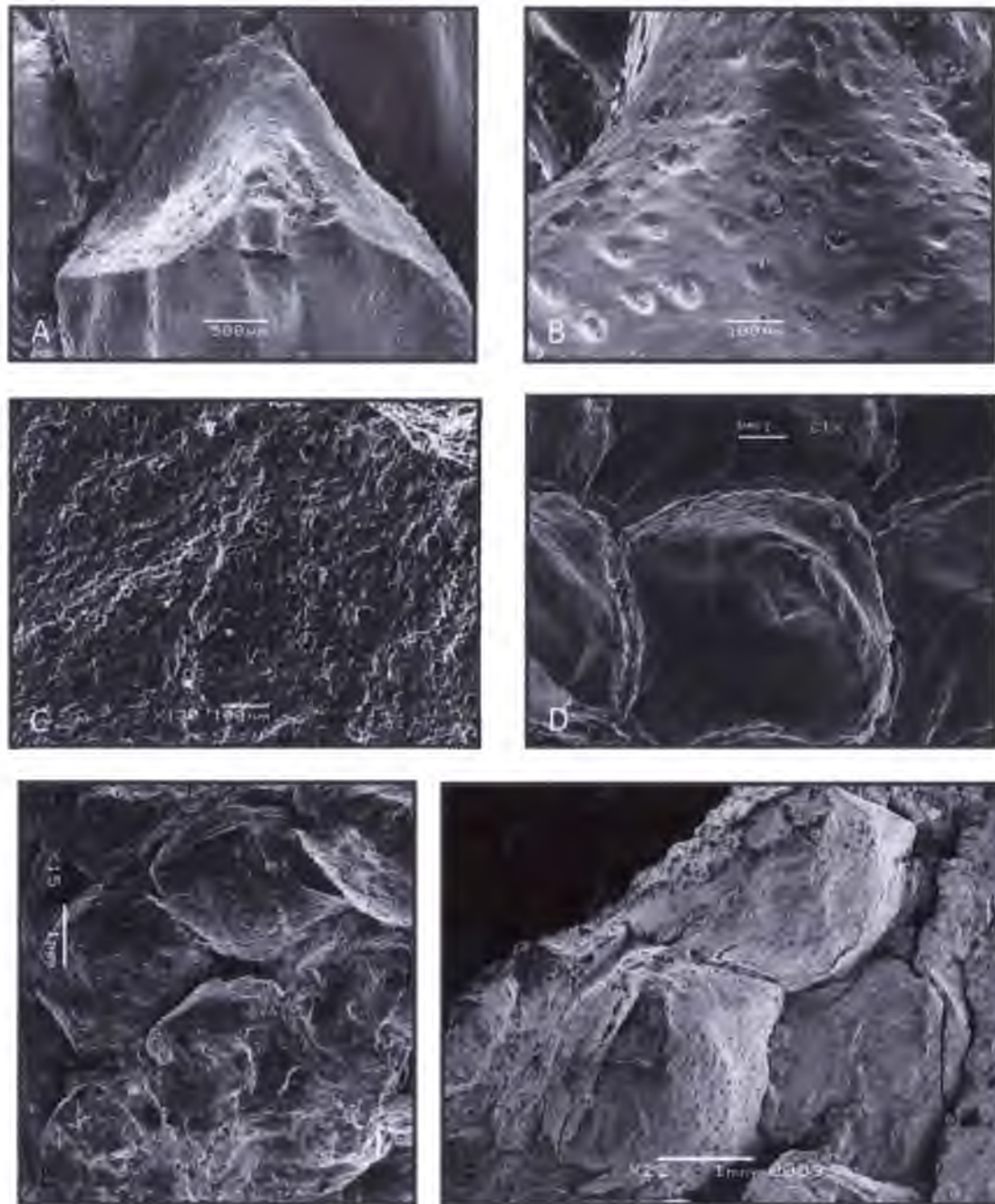


Figura 5.17: Detalle de hojas tipo *Brachyphyllum* bajo Microscopía Electrónica de Barrido, donde se observa la distribución estomática Irregular y anfiestomática. **A, B:** Réplica de caucho de la impronta MNBP n°82 (Cerro de las Imponentas). **C, D:** Imponentas originales procedentes del mismo sector. **E, F:** LPPB 13753. Petrificaciones procedentes de niveles superiores del perfil, próximos a la zona de falla. Escala: A= 500 μ m, B, C= 100 μ m, D-F= 1 mm.

Síntesis ejemplares estudiados

- El **diámetro** de las ramas foliosas oscila entre 0,4 y 5 cm (estimado).
- Se han observado al menos **3 órdenes de ramas en conexión orgánica**, las cuales se insertan según los siguientes ángulos (Tabla 5.e):

Tabla 5.e: Resumen de ángulos de inserción y diámetros de ramas según el orden relativo de las mismas de los ejemplares de ramas foliosas del Bosque Principal (Continúa en página siguiente).

Figura	Orden de rama (relativo)	Diámetro (mm)	Ángulo
Fig. 5.15 A, B	2	6,2	26°
Ídem	2	5,4	35°
Ídem	3	4	34°
Fig. 5.30 A-E	2	9	45°
Fig. 5.14 A	2	5	34°
Ídem	2	5	31°
Ídem	3	4	39°
Fig. 5.13 A	2	8	34°
Ídem	2	8	60°
Fig. 5.29 A-C	2 (pedicelo cono)	10	40°
Fig. 5.13 C, D	2	6	60°
Ídem	2	5,3	58°
Ídem	2	4,9	62°
Ídem	3	4,9	47°
Ídem	3	5,3	55°
Fig. 5.11	2	8	40°
Fig. 5.11	2	10	50°
s/Ilust. (LPPB 4642)	2	11	43°
Ídem	3	5,5	53°
Ídem	3	5,8	42°
Fig. 5.15 C, D	2	4	42°

- El **ploteo de los ángulos de inserción vs. el diámetro** (Fig. 5.18) de la rama permite observar que no existe correlación entre ambos parámetros. Si bien las ramas de menor diámetro poseen los ángulos de inserción más altos, tal diferencia no parece significativa respecto de ramas de diámetro sólo unos mm más grandes. Resulta notable, entonces, la **homogeneidad observada en los ángulos de inserción**, con un promedio de 44° (26°- 62°).

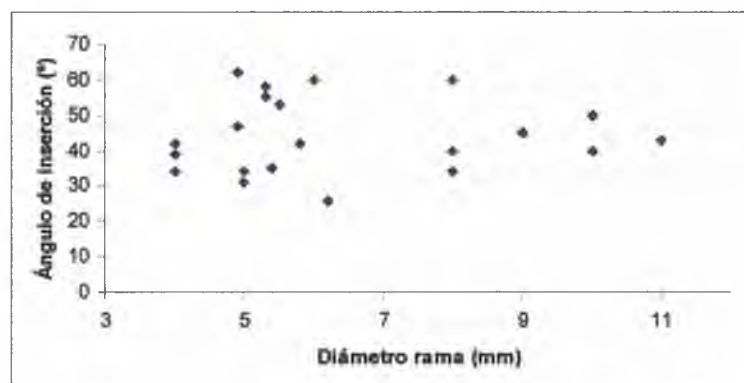


Figura 5.18: Ángulos de inserción en función del diámetro de ramas para ejemplares del Bosque Principal.

➤ Respecto del total de categorías de ramas (con o sin conexión orgánica), se estableció la siguiente comparación con *A. bidwillii* y *A. angustifolia* (individuos adultos de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. Altura 15 metros, diámetro basal 50 cm aprox.):

Ramas de 1° categoría: 3-5 cm de diámetro.

Ramas de 2° categoría: 1-2 cm de diámetro.

Ramas de 3° categoría: 5 mm o menores.

Ramas de 4° categoría: 3-4 mm.

Así, las ramas ilustradas en la Fig. 5.19 resultan ser de 2ª (1,4 cm) y/o 3ª categoría (0,8-1cm), observándose variaciones en la morfología foliar incluso entre ellas. En estos ejemplares actuales existe una transición neta en el diámetro sólo entre las ramas de 1ª categoría y las siguientes. Dada la frecuente ramificación observada en estos individuos adultos, así como las reiteraciones que implican el nacimiento de ramas jóvenes de escaso diámetro sobre ramas de primera categoría, la delimitación de categorías de ramas exclusivamente en base a su diámetro no es conveniente, hallando ramas que a igual categoría “teórica” de ramificación, poseen distinto diámetro. Por esto, los valores hallados se toman sólo como estimativos.

Según los valores hallados para las araucarias actuales antes señaladas, y considerando tanto los valores de diámetros obtenidos para ramas petrificadas en el Sendero Turístico como para improntas en el Cerro de las Improntas, se estima que las ramas mayores del Sendero Turístico serían primarias o A2 (20-30 cm) y las improntas halladas corresponden a ramas secundarias o A3 (2,3-3,7 cm), terciarias y cuaternarias o A4 y A5 (ramas de 0,5-1 cm), totalizando 5 categorías de ejes: tronco principal + 4 categorías de ramas (Fig. 5.21 y Capítulo 6 Arquitectura). Existen algunas ramas cuya morfología foliar corresponde a las ramas de 2ª categoría pero el diámetro de rama parece ser algo mayor, las mismas podrían corresponder a extremos de ramas de 1ª categoría de gran tamaño o bien tratarse de ramas de 2ª categoría de tamaño algo mayor.

➤ A diferencia de lo observado para la ramificación del tronco principal, no se observó en las improntas de ramas la presencia de pisos de ramas menores. Las ramas menores se disponen en forma alterna o subopuesta, a intervalos regulares probablemente en un mismo plano, por ello el patrón de ramificación es igualmente rítmico.

➤ Las dimensiones foliares y la morfología de las ramas varía según el diámetro de la rama, demostrando un marcado polimorfismo. En general, predominan los tipos C y D con mucrones y crestas especialmente desarrolladas y consistencia “suculenta”. Hay cierta representación del tipo B y una ausencia total del tipo A. Se ha observado este tipo de polimorfismo foliar en las bases foliares de *A. angustifolia* actual, según consta (Fig. 5.20):

Izquierda: Rama de 0,8 cm de diámetro: hojas (bases foliares) de 7,8 mm de alto x 6 mm de ancho, morfología aproximadamente romboidal, elongadas longitudinalmente.

Centro: Rama de 1 cm de diámetro: bases foliares de 5,4 mm de alto x 7,6 mm de ancho en la parte inferior de la rama, bases foliares de 6,2 mm de alto x 7,2 mm de ancho en la parte superior de la misma. Son romboidales, elongadas transversalmente, con un suave redondeo en el margen superior de la hoja.

Derecha: Rama de 1,4 cm de diámetro: bases foliares de 9 mm de alto x 10,5 mm de ancho. Son romboidales, elongadas transversalmente y con un marcado redondeo en el margen superior de la hoja.

➤ Otro fenómeno observado en algunos ejemplares (Figs. 5.15 A-B y C-D) es una importante heterofilia, fenómeno bien conocido en araucariáceas actuales (*A. heterophylla*, *A. bidwillii*). En *A. bidwillii* las ramas de 1ª categoría presentan un crecimiento rítmico que produce zonas con hojas cortas alternando con series de hojas notablemente más largas (Tomlinson, 2008. Fig. 5.19). Algo similar parece ocurrir en algunos de los ejemplares estudiados, donde se observa heterofilia, manifestada como hojas de dimensiones notablemente menores y más ensanchadas, a veces en proximidad de la salida de una rama menor o marcando un posible pulso de crecimiento. En *A. heterophylla*, el follaje es caracterizado como dimórfico, con hojas juveniles aciculares, incurvadas, y hojas maduras escuamiformes, incurvadas, densamente dispuestas, existiendo formas intermedias entre ambas (Silba, 1986). El epíteto específico *heterophylla* hace alusión a la existencia de hojas de diferente forma pero sin especificar si esto es en ramas de diferente edad del individuo adulto, por lo tanto debido a factores ontogenéticos, o bien a la existencia de pulsos de crecimiento. Según la terminología adoptada en esta tesis, *A. heterophylla* responde mejor a la definición de polimorfismo foliar, debido a diferentes estadios ontogenéticos, y en particular presenta dimorfismo foliar, mientras que *A. bidwillii* se ajusta mejor al concepto de heterofilia, con diferentes tipos de hojas producidas durante el máximo del pulso de crecimiento y hacia el fin de éste. Los ejemplares aquí estudiados e ilustrados en las Figs. 5.15 A-B y C-D se asemejan a la heterofilia observada en *A. bidwillii*.



Figura 5.19: Heterofilia en *Araucaria bidwillii* actual. A-C: hojas pequeñas en el nacimiento de ramas nuevas (pseudoverdices). D: hojas pequeñas ubicadas entre pulsos de crecimiento.

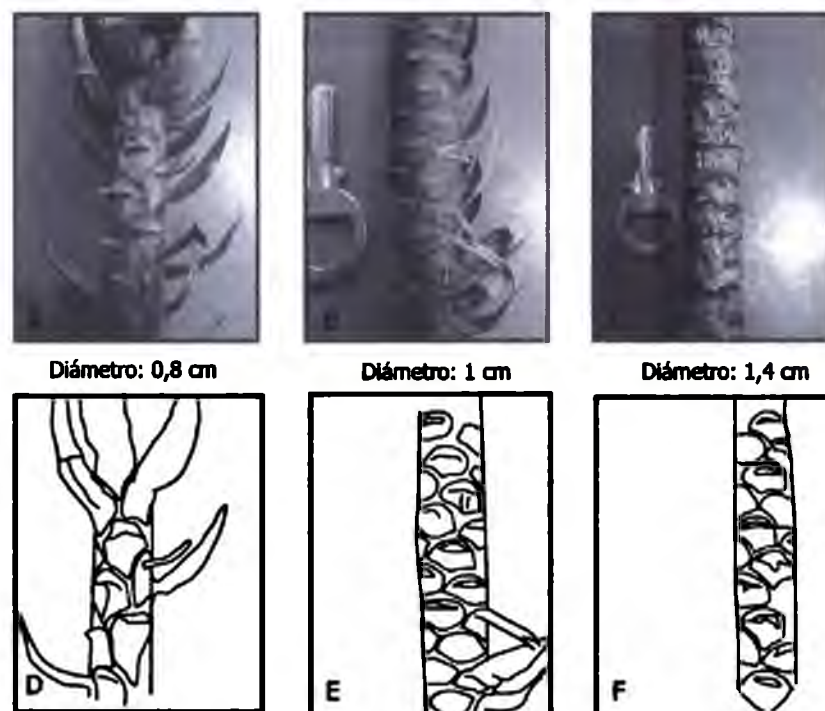


Figura 5.20: Variación en la morfología de las bases foliares en ramas de diferente diámetro en *Araucaria angustifolia*. A, D: Rama de 0,8 cm de diámetro con bases foliares aproximadamente romboidales, elongadas en sentido longitudinal. B, E: Rama de 1 cm de diámetro con bases foliares, romboidales, elongadas en sentido transversal. C, F: Rama de 1,4 cm de diámetro con bases foliares romboidales a semilunares, elongadas en sentido transversal.

Tabla 5.f: Resumen de caracteres de las improntas foliares estudiadas de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* del Bosque Principal, ordenadas en forma creciente según el diámetro de la rama. Referencias: + Carácter observado, (+) Carácter presumible. Y= material *in situ* en el yacimiento.

Repositorio	Figuras	Diám. rama (cm)	Largo hoja (mm)	Ancho hoja (mm)	L/A	Tipo hojas	Mucrón	Quilla transv.	Carena longit.
LPPB 13791	Fig. 5.14 A	0,4	2,5	2,8	0,89	C	+	+	
LPPB 13780	Fig. 5.15 A, B	0,4	2,36	2,8	0,84	C	+	+	
LPPB 13781	Fig. 5.15 C, D	0,4	1,4	1,9	0,73	C (con deformación, elongadas transvers.)	+	+	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama F)	0,5	3,2	3,2	1	B-C	+	+	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama G)	0,5	3,9	3,5	1,11	B-C	+	+	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama I)	0,5	3,1	2,7	1,14	B-C	+	+	+
LPPB 13791	Fig. 5.14 A	0,5	2,7	2,9	0,93	C	+	+	
LPPB 13781	Fig. 5.15 C, D	0,5	3,2	2,9	1,10	C (casi hexagonal por deformación)	+	(+)	
LPPB 13757	Fig. 5.15 E-G	0,5	3,3	2,7	1,22	B-C	+	+	(+)
Y	Fig. 5.14 C, D (rama H)	0,5	2,8	3,4	0,82	C	+	+	
LPPB 13780	Fig. 5.15 A, B	0,54	2,49	3,69	0,67	C	+	+	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama E)	0,6	3,9	3,2	1,21	C	+	+	
LPPB 13781	Fig. 5.15 C, D	0,6	3,4	3,1	1,09	C	+	+	
Y	Fig. 5.12 D	0,6	3,3	2,9	1,13	C-D	(+)	+	(+)
Y	Fig. 5.13 B	0,6	3,5	3,4	1,03	C-D	(+)	(+)	
LPPB 13780	Fig. 5.15 A, B	0,62	3,4	4,3	0,79	C	+	+	
MNBP s/nº	—	0,7	4,52	3,55	1,27	C	+	+	
LPPB 13781	Fig. 5.15 C, D	0,7	3	3,5-4	0,85-0,75	C	+	(+)	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama D)	0,8	3,9	3,6	1,08	C	+	+	
Y	Fig. 5.13 A	0,8	4,7	5,3	0,88	C-D	+	+	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama B)	0,8	4,0	4,7	0,85	C	+	+	
MNBP nº 82					0,64				
Réplica: LPPB 13812	Fig. 5.11 A-D	0,8-1	7,5	5		C	+	+	
LPPB 13783	Fig. 5.30 A-E	0,9	3,1	4,8	1,02	C-D	+	(+)	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama A)	0,9	4,1	4,0	1,17	C	+	+	

Tabla 5.f (Continuación).

Repositorio	Figuras	Díam. rama (cm)	Largo hoja (mm)	Ancho hoja (mm)	L/A	Tipo hojas	Mucrón	Quilla transv.	Carena longit.
Y	Fig. 5.14 B	0,9	6	4	1,02	C	+	+	
LPPB 13791	Fig. 5.14 A	1	4	5	1,07	C	+	+	
Y	Fig. 5.14 C, D (rama C)	1	4,2	3,9	0,92	C	+	+	
LPPB 13755	—	1	4,6	5	1	C	+	+	
LPPB 13754	—	1,1-1,3	5	5	1,5	C	(+)	+	
LPPB 13780	Fig. 5.15 A, B	1,2	3,76	5,46	0,68	C-D	+	+	
Y	Fig. 5.14 B	1,4	7,7	5	1,54	C (con deformación)	+	+	
Y	Fig. 5.13 C	1,5	6,0	6,1	0,98	D	+	+	
Y	Fig. 5.12 D	1,8	5,6	5,2	1,07	D	(+)	+	
Y	Fig. 5.31 D	Mín, 1,8	8,7	8,9	0,97	D	+	+	
Y	Fig. 5.13 A	2	7,3	7,2	1,01	C-D	+	+	
Y	Fig. 5.29 A, B	2	6,5	7,2	0,90	D	+	+	
LPPB 13756	—	2	8	6	1,33	C	+	(+)	
Y	Fig. 5.12 C	2	4,7	5,9	0,79	D	+	+	
MNBP nº 82	Fig. 5.11A-D	2-2,5	7	8	0,87	C	+	+	+
Réplica: LPPB 13812	—	2,1	6,2	7	0,88	C-D (con deformación)	+	+	
Y	Fig. 5.12 B	2,3	6	7,5	0,8	D	(+)	+	
LPPB 13696	Fig. 5.12 E, F	2,3	8,7	13	0,66	D	+	+	
LPPB 13779	Fig. 5.30 A-E	2,5	3,2	8,3	0,38	D	+	(+)	
Y	Fig. 5.12 A	2,6	7	9,4	0,74	D	(+)	+	+
Y	—	3,7	13	11,5	1,13	C-D (con deformación)	+	+	

2) Comparaciones y discusión

UNIFORMIDAD DE CARACTERES

Las ramas foliosas procedentes del MNBP poseen caracteres que les son exclusivos (Fig. 5.16 A-D), que se resumen a continuación:

Ramas foliosas de hábito araucarioide, de 0,4 a 3,7 (5?) cm de diámetro, con ramificación alterna en un plano, con ángulos de 26°-62°, con un promedio de 44°. Hojas escuamiformes, perennes, dispuestas en filotaxis helicoidal, adpresas al tallo, separadas entre sí por espacios de 0,6-0,7 mm en sus márgenes superiores e inferiores y de 0,3-0,4 mm en sus márgenes laterales, espacios entre hojas de menor tamaño aproximadamente 0,1 mm. Hojas romboidales a veces elongadas longitudinalmente en ramitas menores a 5 mm; o equidimensionales a elongadas en sentido transversal y con el margen superior redondeado en ramas de mayor diámetro. Dimensiones foliares variables según el grosor de la rama, de 1,3-13 mm de alto por 1,9-11,5 mm de ancho. Única parte libre de la hoja constituida por un mucrón ubicado en el margen superior de la hoja y continuado por una quilla transversal. En ocasiones existe también una carena longitudinal. Polimorfismo foliar demarcado entre ramas de diferente edad y en ocasiones heterofilia en una misma rama. Venación y estructura epidérmica interna no conocidas. Estomas de forma circular a levemente ovalada, en ambas superficies foliares, sin una distribución particular, de 34 μ m de largo x 30 μ m de ancho.

Tales características fueron halladas para las improntas de ambos niveles, réplicas de caucho y las escasas petrificaciones halladas en la Barda Blanca. Es notable la gran similitud entre las mismas y ramitas petrificadas procedentes de la zona de la Estancia Bellavista: (ejemplares n° 377 y 379 de la colección del MNBP. Fig. 5.11 E). Las mismas miden 1 y 2,5 cm de diámetro y poseen bases foliares romboidales, de filotaxis espiralada y morfología muy similar a las descritas para el MNBP. Los ejemplares se hallan erosionados y no se pueden reconocer otros caracteres como la presencia de un mucrón. Existe también mucha similitud con una ramita petrificada procedente del área de Cerro Cuadrado, localidad exacta no determinada, ilustrada por Dernbach (1992, p. 129. Fig. 5.11 F). La misma mide 1,1 cm de diámetro y posee hojas romboidales, filotaxis espiralada y mucrón claramente reconocible en el ápice superior. Se considera que las mismas pertenecen al mismo taxón descripto aquí como improntas.

Cabe destacar que al comienzo de este estudio, al observar únicamente hojas adpresas al tallo, que casi podrían describirse como “aplastadas” contra el mismo, donde la única proyección de la hoja es el apéndice superior o mucrón, se consideró que se trataba de ramas enteramente defoliadas. La morfología de las hojas coincide por demás en forma llamativa con las bases foliares que se observan en las araucarias actuales, más aún si se desprende en forma manual la lámina, la cicatriz queda ubicada exactamente a la altura del mucrón que se observa en nuestros ejemplares fósiles (Fig. 5.16 A). Sin embargo, se descartó tal idea por la ausencia

total de láminas foliares dispersas en el sedimento, sumado a que el tipo foliar descripto es el único hallado en el yacimiento (con excepción de las escasas improntas asignadas a *Araucarites sanctaecrucis*, que serán descriptas más adelante).

Del Fueyo (1991) señaló que las hojas de las Araucariaceae, durante el Mesozoico tardío, podían ser escuamiformes a lanceoladas y de ápice muy agudo, esta última forma parece dominar o ser exclusiva a partir del Cretácico Tardío hasta nuestros días, en cambio el tipo escuamiforme es frecuente durante el Jurásico y Cretácico Temprano. Esta observación se condice con lo que observamos nosotros y también con los ejemplares del Jurásico Medio-Superior de Chubut descriptos por Escapa *et al.* (2008). Dichos ejemplares consisten en ramas foliosas de *Brachyphyllum* sp., cuneiformes, helicoidales y adpresas, algunas de ellas en conexión orgánica con conos femeninos de *Araucaria* sp.

En relación al polimorfismo foliar observado, tanto dentro de una misma rama como entre distintas ramas no es un elemento significativo para separar diferentes taxones (Calder, 1953; De Laubenfels, 1953). Se ha detallado anteriormente la presencia de polimorfismo en las Araucariaceae actuales. Calder (1953) señaló que, en ausencia de mayor información anatómica y/o cuticular, la variación morfológica en las hojas de las coníferas no es suficiente para definir taxones separados. De Laubenfels (1953) realizó un detallado estudio de la morfología foliar en coníferas, y afirmó que “Existe una tendencia entre los botánicos a considerar la morfología externa de las hojas como no importante, debido a las variaciones que existen naturalmente. Sin embargo, algunos caracteres son más importantes, especialmente la venación, compresión bilateral como opuesta a bifacial, adherencia al eje y distribución de los estomas. Por otro lado, diferencias entre formas lineares y lanceoladas, ápices romos o cuspidados, y el largo relativo son bastante variables”. En base a estos caracteres, definió 4 tipos foliares principales que numera del I al IV.

El registro fósil muestra un tipo de hoja bastante consistente asociado con el desarrollo de los conos desde el Carbonífero Tardío a través del Pérmico y Triásico. Esta hoja es corta, falcada de perfil, y tetragonal en sección transversal. La frecuente referencia de *Araucaria* como ejemplo de este tipo de hoja es poco afortunada, dado que las especies de este género, que tienen este tipo de hoja en la forma juvenil, siempre tienen hojas muy diferentes en la forma madura. Por ejemplo, en la sección *Araucaria* dentro de la cual De Laubenfels incluye a *Araucaria bidwillii*, según la clasificación de Florin (1931), los renovales o juveniles tienen hojas tipo III o IV, hojas de transición tipo IV, y hojas maduras tipo IV. Esta especie presenta además dos tipos de hojas adultas: unas muy pequeñas, de base igualmente pequeña, imbricadas y dispuestas en una hélice apretada; mientras que las otras son de mayor tamaño, anchas, con una base angosta y una disposición casi dística (De Laubenfels, 1953).

Dentro de esta clasificación, tanto las hojas halladas en los renovales, como en las ramas de menor diámetro y finalmente las de mayor diámetro, podrían clasificarse según este

esquema dentro del grupo III de hojas escuamiformes, que pueden considerarse como hojas reducidas de los otros tipos y pueden variar considerablemente en su apariencia general. La parte libre de la hoja puede ser menor que la parte decurrente. En la mayoría de los casos, las hojas escuamiformes están estrechamente adpresas al eje y suelen ser más anchas que gruesas. La variación en la morfología externa incluye la proporción de la parte libre del eje, la longitud de la porción libre en comparación con el ancho y el ángulo que forma la parte libre con el eje. Salvo excepciones, las hojas tipo III no son seguidas nunca por otro tipo de hoja, sino que permanecen en la planta cuando ésta madura. En este sentido, la variación foliar hallada en el yacimiento no presenta diferencias cualitativas importantes, sino que más bien hay un aumento de dimensiones con mayor o menor expresión de los caracteres distintivos.

Considerando toda esta evidencia y fundamentalmente, los rasgos distintivos descriptos en la sección anterior se justifica la asignación de las improntas estudiadas a un mismo taxón.

Teniendo en cuenta las categorías de ramas estimadas, se puede construir una serie ontogenética foliar estimativa (Fig. 5.21). De aquí se desprende que los estróbilos femeninos se insertarían en el extremo de pedicelos (equivalentes a ramas A4), sobre ramas A3. La serie delineada debe ser considerada sólo en manera aproximativa, dada la evidencia hallada de los fenómenos de heterofilia y reiteración, es muy probable que ramas pertenecientes a la misma categoría puedan tener diámetros diferentes.

DETERMINACIONES

Las improntas foliares aquí descriptas concuerdan en sus características generales con el morfogénero:

Brachyphyllum Lindley et Hutton 1836 ex Brongniart 1828, *emend.* Harris 1979, particularmente por la forma de la hoja, filotaxis helicoidal y dimensiones, donde el alto y el ancho son prácticamente iguales o bien la parte libre es menor al ancho del cojinete basal. Se resume a continuación los caracteres más relevantes del género:

Diagnosis enmendada (Harris, 1979): Ejes con hojas helicoidales (espiraladas). Hoja compuesta por un cojinete basal que se aguza hacia una parte libre pequeña, longitud de la parte libre (superficie superior más allá del cojinete) o altura total de la hoja y cojinete (fuera del eje) menos que el ancho del cojinete foliar.

Harris (1979) enfatizó la dificultad en asignar géneros como *Brachyphyllum* y *Pagiophyllum* a las Araucariaceae u otras familias de coníferas. Numerosas especies tipo *Brachyphyllum* fueron asignadas al género *Araucaria* únicamente sobre la base de un hábito y morfología foliar similar al actual (Seward, 1919).

B. mamillare Lindley y Hutton del Jurásico de Yorkshire pertenece a las Araucariaceae, en base a la combinación de morfología foliar, caracteres cuticulares, su asociación con escamas

seminíferas araucarioides y su conexión a conos masculinos con polen tipo *Araucariacites* (Kendall, 1949). *B. vulgare* (Stopes y Fujii) Jeffrey del Cretácico Superior de Japón ha sido encontrado en conexión a conos inmaduros de *Araucaria nihongii* Stockey, Nishida y Nishida (Stockey *et al.*, 1992). Otras especies de *Brachyphyllum*, sin embargo, muestran afinidad con la familia extinta de las Cheirolepidiaceae, como por ejemplo *B. patens* (Miquel) Van der Ham *et* Van Konijnenburg-Van Cittert, del Cretácico de Holanda, que fue asignada a esta familia por poseer estomas-

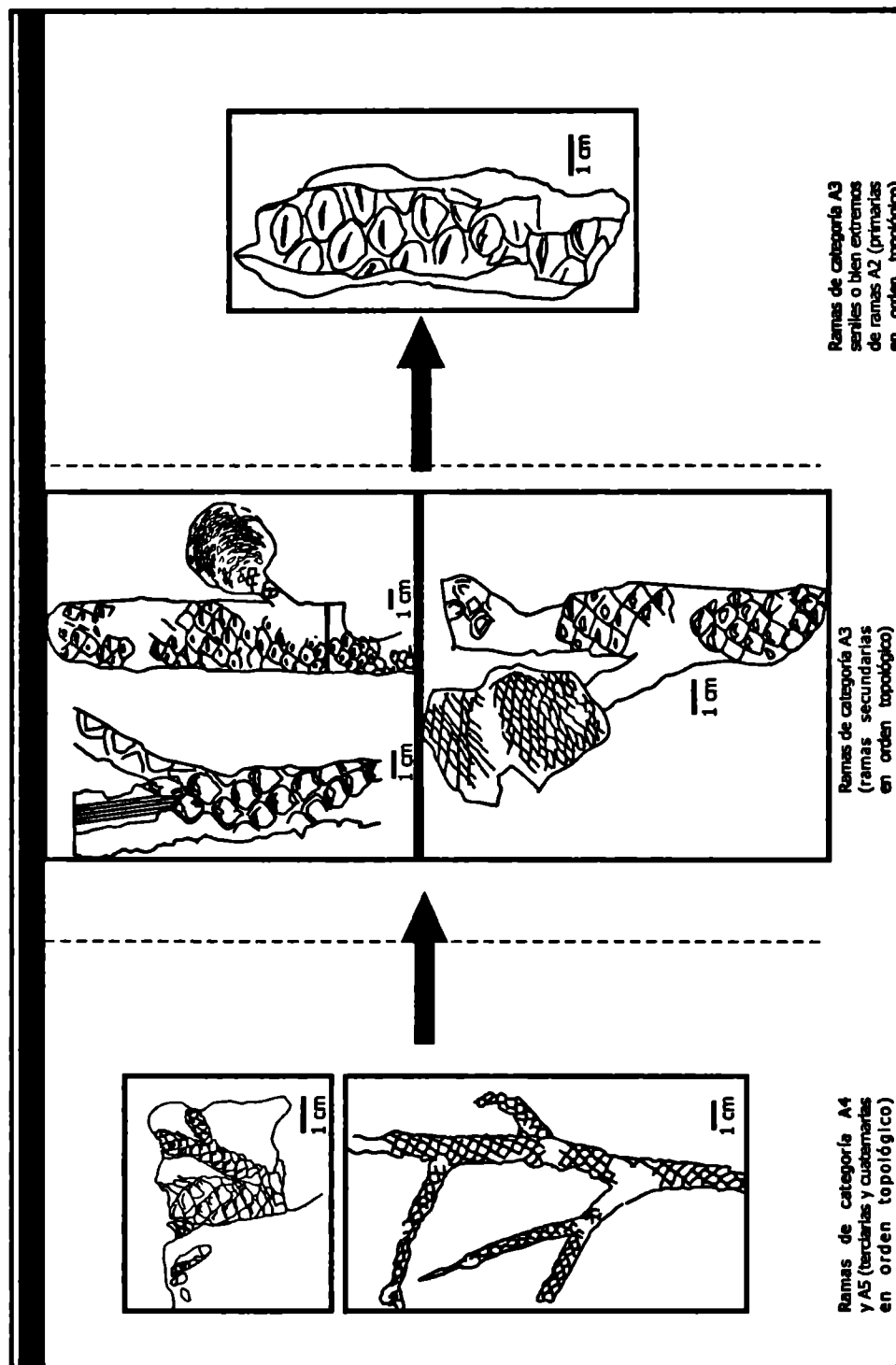


Figura 5.21: Serie ontogenética foliar estimativa construida en base a las Improntas del nivel de Bosque Principal tipo *Brachyphyllum* y en conexión orgánica con Improntas de estróbilos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis*. Se ha tomado la nomenclatura descrita en el capítulo de Arquitectura: Tronco principal A1, Ramas primarias o de categoría A2, ramas secundarias A3, ramas terciarias A4 y cuaternarias A5. La categoría de rama hace referencia a su ubicación dentro de la arquitectura total del árbol incluyendo el tronco, mientras que los términos "primaria", "secundaria", etc. se refieren únicamente al orden o ubicación topológica de las ramas exclusivamente.

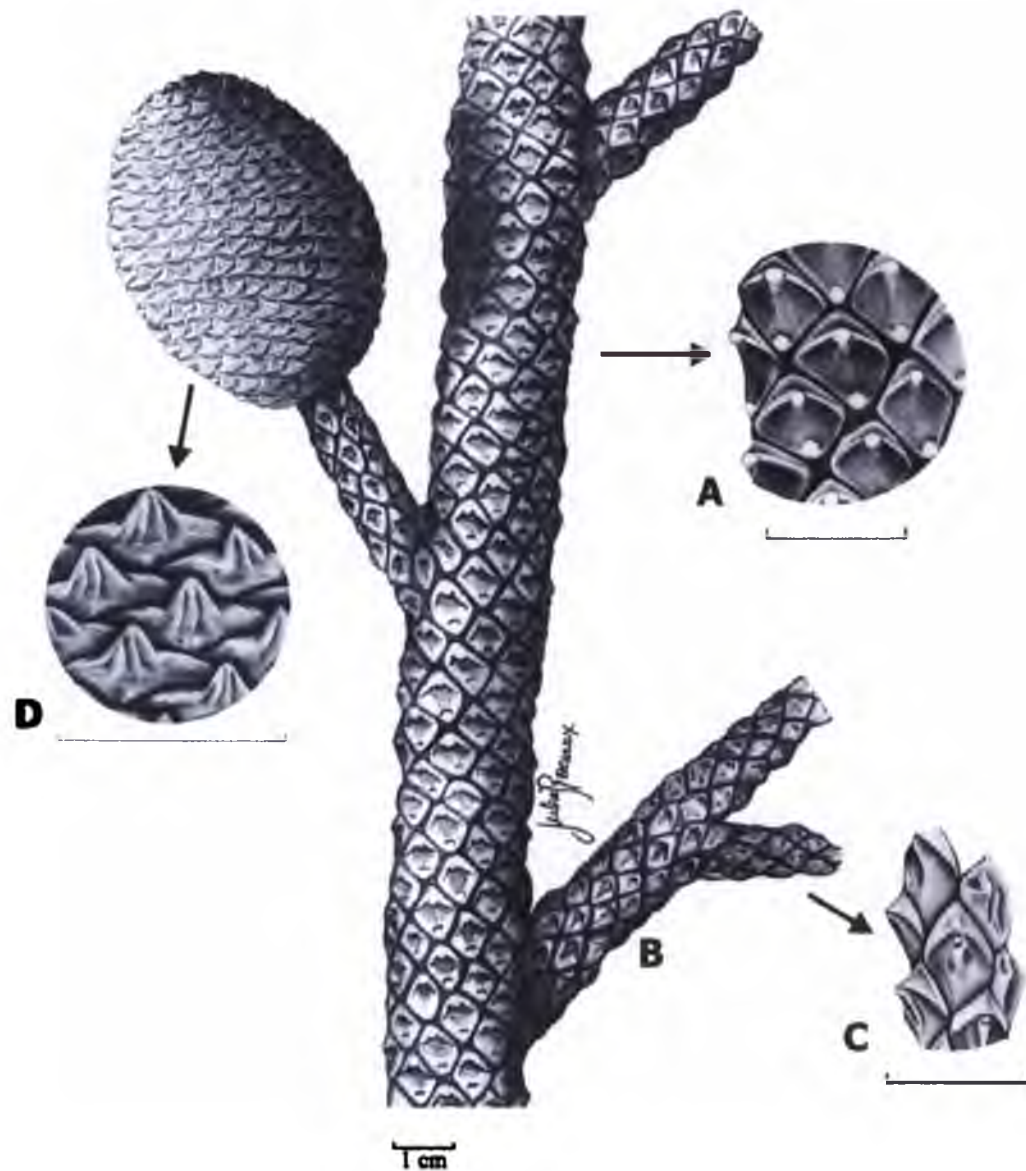


Figura 5.22: Reconstrucción de la planta completa, portadora de estróbilos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* y ramas foliosas tipo *Brachyphyllum* Brongniart. A: rama A3; B: rama A4; C: rama A5. D: Detalle de las apófisis de los complejos B-E. El estróbilo femenino se inserta rematando un pedicelo de categoría equivalente a ramas A4, en forma lateral respecto de las ramas A3. Escala gráfica= 1 cm. (Ilustró: J. Rouaux).

dispuestos al azar y por la presencia de *Classopolis* como único tipo polínico (Van der Ham *et al.*, 2003). Esto último también ocurre con especies de *Pagiophyllum* (Harris, 1979).

Históricamente, el hábito de las ramas y de las hojas tipo *Brachyphyllum* hace que se lo haya comparado con:

- a) Las Araucariaceae. La asignación a la misma estaría demostrada para *B. mamillare* y *B. vulgare* (Jurásico de Gran Bretaña y Cretácico de Japón, respectivamente).
- b) Las Taxodiaceae con especies del género *Athrotaxis* de Tasmania. Ej. *Athrotaxis ungeri* Halle (Jurásico Medio a Cretácico Inferior? de Santa Cruz).
- c) Algunas Podocarpaceae de hojas uninervadas (Van der Ham *et al.*, 2003).
- d) Algunas formas “*non-frenelopsids*” de la extinta familia Cheirolepidiaceae (De Laubenfels, 1953; Harris, 1969).

De modo que, para poder hablar de la afinidad genérica o familiar de un cierto tipo de hojas, es necesario contar con la conexión orgánica con conos, o bien con restos cuticulares bien definidos (Stockey, 1994).

COMPARACIÓN CON FORMAS FÓSILES

Para realizar las comparaciones, hemos tenido en cuenta los siguientes criterios:

- a) El morfógeno *Brachyphyllum* es artificial, y para realizar cualquier asignación a nivel familiar, genérico o específico es necesario contar con información anatómica, cuticular o conexiones orgánicas a estructuras reproductivas perfectamente identificables (Stockey, 1994).
- b) Las improntas estudiadas poseen caracteres muy bien definidos y particulares, ya señalados más arriba.
- c) No existe información anatómica, debido a su preservación como improntas sin cutícula. Sólo excepcionalmente se han hallado petrificaciones, en el nivel de la Barda Blanca, cuyo pobre estado de preservación no justificó su estudio.
- d) Hallazgo frecuente de las improntas foliares en conexión orgánica (Bosque Principal) o en asociación próxima y exclusiva (Barda Blanca) con estróbilos femeninos araucarioides.
- e) Se considera la existencia de evidencia suficiente como para afirmar que las improntas foliares halladas en ambos niveles fosilíferos son asignables al mismo taxón, por lo cual la comparación se hace para ambos niveles.

Considerando dichos criterios, se efectuó un análisis bibliográfico de las especies de *Brachyphyllum* y géneros afines del Mesozoico de la Argentina, Antártida (Halle, 1913 a; Gee, 1989; Cantrill y Hunter, 2005), India (Sahni, 1928) y Gran Bretaña (Kendall, 1947, 1948, 1949).

Respecto de las especies descritas por Sahni (1928) para el Jurásico de la India, se hallaron similitudes con *B. rhombicum* Feistmantel dado que esta especie posee hojas

romboidales, adpresas, casi aplastadas contra el tallo, no crasas. Sin embargo, esta especie difiere de la nuestra en la ausencia de quillas. En cuanto al material antártico, se hallaron similitudes con ejemplares de *Brachyphyllum* sp. (Halle, 1913 a) debido al aspecto reticulado que adquiere la rama por la morfología de las hojas y a que las mismas presentan una depresión apical (¿mucrón?) y una quilla longitudinal demarcada.

Respecto del material de Gran Bretaña, existe cierta similitud con *B. mamillare* (Kendall, 1947) del Jurásico de Yorkshire, por sus hojas romboidales, dispuestas helicoidalmente y adpresas al eje, casi equidimensionales, con cojinetes separados entre sí por pequeños espacios. La parte libre es extremadamente reducida y no sobrepasa el margen superior de la base foliar, y en algunos casos semeja un “doble borde” generado por compresión. Los materiales aquí estudiados son de dimensiones mucho mayores, pudiendo compararse sólo las ramitas de los últimos órdenes, donde también aparece este doble borde. *B. mamillare* carece además de cualquier quilla y del mucrón apical característicos de nuestro material. En el mismo trabajo se diagnostica la especie *B. crucis* Kendall, bastante similar a la anterior pero con una quilla longitudinal de posición medial en la superficie inferior de la hoja. Finalmente, se hallaron importantes similitudes entre *B. desnoyersti* Kendall y algunas ramitas de pequeño tamaño aquí descritas. Esta especie posee ejes con un diámetro de 8-15 mm y hojas de 8 (3-10) mm de largo x 7 (3-8) mm de ancho. La particularidad de esta especie son sus hojas y cojinetes foliares, de forma romboidal o hexagonal, cuya parte libre apunta directamente hacia arriba, proyectándose desde el centro del cojinete, formando una pirámide. Hacia la punta de esta pirámide convergen cuatro quillas: dos laterales, una dorsal y una ventral. La punta de esta pirámide podría ser homóloga del ápice foliar de *B. mamillare*, especie próxima a esta condición en especímenes en los cuales el ápice foliar no sobrepasa su propio cojinete foliar, o donde el ápice se proyecta lateralmente (Kendall, 1947).

La comparación con las especies descritas para Argentina y Antártida se resume en las Tablas 5.g y 5.h:

Tabla 5.g: Distribución de diferentes especies del género *Brachyphyllum* o formas afines del Mesozoico de Argentina y Antártida. (Modificado de Quattrocchio *et al.*, 2007).

JURÁSICO INFERIOR	Taxón	Cita	Neuquén	Chubut	Santa Cruz	San Juan
	<i>B. menendezii</i> Herbst	Herbst (1978)				X
	<i>B. sp.</i>	Herbst (1965, 1966a, 1966b)	X (1966b)	X (1966a)	X (1965)	

JURÁSICO MEDIO	Taxón	Cita	Neuquén	Chubut	Santa Cruz	Antártida
	<i>B. feistmantelli</i> Bal.	Baldoni (1977)		X	X	
	<i>B. lotenaense</i> Bal.	Baldoni (1980b, 1981)	X			
	<i>B. neuquinum</i> Bal.	Baldoni (1978)	X			
	<i>B. ramosum</i> Bal.	Baldoni (1980b, 1981)	X			
	<i>B. sp.</i>	Halle (1913a); Orlando (1946a) Menéndez (1956); Baldoni (1980a); Herbst <i>et al.</i> (1995); Herbst y Zalazar (1998)	X (Orlando 1946a; Menéndez, 1956; Baldoni 1980a)		X (Herbst <i>et al.</i> , 1995; Herbst y Zalazar 1998)	X (1913a: Jurásico medio o superior?)
	<i>Araucarites sanctaecruds</i> Calder	Calder (1953)			X	
	<i>Athrotaxites ungeri</i> Halle	Halle (1913 b)			X (Lago San Martín, Jurásico Medio a Cretácico Inferior?)	
	<i>cf. Athrotaxis ungeri</i> (Halle) Florin	Feruglio (1951)			X (Fm La Matilde en Ea. Laguna del Molino)	

Tabla 5.g (Continuación).

JURÁSICO SUPERIOR	Taxón	Cita	Neuquén	Chubut	Santa Cruz
	<i>B. feistmantelli</i> (Halle) Sahl <i>emend.</i> Archangelsky	Archangelsky (1976); Baldoni (1979)			X
	<i>B. sp.</i>	Escapa <i>et al.</i> (2008; sería Jurásico Medio a Tardío o posiblemente Cretácico Inferior)		X	

CRETÁCICO INFERIOR	Taxón	Cita	Neuquén	Chubut	Santa Cruz
	<i>B. tigrense</i> Traverso	Traverso (1966)			X
	<i>B. brettii</i> Arch.	Archangelsky (1963)			X
	<i>B. mucronatum</i> Arch.	Archangelsky (1963)			X
	<i>B. irregulare</i> Arch.	Archangelsky (1963)			X
	<i>B. mirandae</i> Arch.	Archangelsky (1963)			X
	<i>B. baqueroense</i> Traverso	Traverso (1968)			X
	<i>B. kachaikensis</i> Passalía	Passalía (2007)			X
	<i>B. sp.</i>	Feruglio (1951)			X
	<i>Nothopehuen brevis</i> Del Fueyo	Del Fueyo (1991)			X
	<i>Athrotaxis ungeri</i> (Halle) Florin	Archangelsky (1963)			X

Tabla 5.h: Comparación de dimensiones y morfología foliar entre el taxón estudiado, las especies mesozoicas del género *Brachyphyllum* y formas afines del Mesozoico de la Argentina y Antártida y las descriptas para el MNBP.

TAXÓN	Ancho rama (mm)	Forma base foliar	Forma hoja	Tamaño hoja (largo x ancho en mm)	Ápice	Otros
<i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> , Bosque Principal	4-5	Igual a la hoja	Escuamiforme romboidal equidimensional o elongada en sentido longitudinal	2,8 x 2,9	Agudo Mucrón, quilla y carena longitudinal	Blen adpresas
	6-10 11-15 16-20 21-25 26-30	Idem	Idem	4,2 x 4 6,2 x 5,3 6,4 x 6,5 5,6 x 7,7 7 x 9,4	Idem	Idem
	Idem	Idem	Escuamiforme Romboidal equidimensional o elongada en sentido transversal	Idem	Ápice redondeado. Mucrón levemente demarcado, quilla y carena	Idem
<i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> , Barda Blanca	Más de 30 (37) 3-15	Idem	Idem	13 x 11,5 3,2 x 3 (1,9 x 1,9 – 5,2 x 6,4)	Idem	Idem
	Idem	Idem	Escuamiformes. Romboidal equidimensional o elongadas en sentido longitudinal (pequeñas) a romboidal equidimensional con ápice superior redondeado (grandes)	Idem	Idem. El ápice puede ser redondeado en las mayores, en este caso adquiere un aspecto semilunar	Blen adpresas
<i>Brachyphyllum brettii</i> Arch. (1963)	10 las mayores, con ramitas de 2 mm,	Bases romboidales o algo ovales		3,4 x 1,5-1,75 7,5 x 3,5	Agudo o redondeado. Parte libre 1/3 a 1/4	Venación no obs. Cutícula

Tabla 5.h (Continuación 1)

<i>Brachyphyllum mucronatum</i> Arch. (1963)	3 las mayores, con ramitas de 1,5 mm	Bases ovales de 5 mm x 1,5-1,7 mm			Agudo que se proyecta como mucrón hacia la rama. Parte libre 1/3	Venación no obs. Cutícula
<i>B. mirandai</i> Arch. (1963)	4	Bases romboidales o redondeadas			Redondeado o agudo. Parte libre 1/4	Venación no obs. A veces quilla media. Cutícula
<i>B. irregulare</i> Arch. (1963)	2 mm con ramitas de 1 mm	Bases ovales			Agudo. Parte libre 1/3	Venación no obs. Cutícula
<i>B. tigrise</i> Traverso (1966)	6,5 (1º orden) 3 (2º orden) 1-2 (3º orden)	Base oval	Escuamiformes		Agudo, rostrado. Parte libre 1/3	Venación no obs. Cutícula
<i>B. baqueroense</i> Traverso (1968)					Parte distal libre	Adpresas
<i>B. menendezii</i> Herbst (1978)	2-2,5		Triangular alargadas		Obtusamente redondeado	Vena media y tal vez venillas menores. Cutícula
<i>B. neuquini</i> Baldoni (1978)	3, Sin ramificación obs.		Escuamiformes, romboidales		Redondeado a agudo. Parte libre 1/3 a 1/2	Venación no obs. Cutícula
<i>B. ramosum</i> Baldoni (1980 b)	2-5 (4 órdenes de ramas)	Base ovalada	Escuamiformes, romboidales		Agudo a redondeado	Totalmente adpresas o muy poco separadas. Cutícula
<i>B. lotenaense</i> Baldoni (1980 b)	2-6 (4 órdenes de ramas)	Base romboidal con ángulos redondeados	Escuamiformes, romboidales con ángulos redondeados		Agudo a recurvado	Adpresas a algo abiertas. Vena media
<i>B. kachaikensis</i> Passalía (2007)	Hasta 3 mm	Romboidales a ovales	Escuamiformes		Apice agudo, parte libre 1/4 a 1/3	Adpresas. Cutícula
<i>B. sp.</i> (Halle, 1913 a; Gee, 1989)	1,5-3	Romboidal, con aspecto de areola	Romboidales		Conformando una depresión (mucrón?)	Idem Quilla longitudinal bien demarcada
<i>B. sp.</i> (Menéndez, 1956)	0,7-3		Romboidales algo redondeadas.			Nervio longitudinal. Cutícula
<i>B. sp.</i> (Herbst, 1965)	0,7-3		Romboidales		Agudo, apenas saliente	Adpresas. Quilla longitudinal

Tabla 5.h (Continuación 2)

<i>B. sp.</i> (Herbst, 1966 a)				Romboidales	1,5 x 1,5		Quilla media
<i>B. sp.</i> (Herbst, 1966 b)	7-8				4 x 5,5		
<i>B. sp.</i> (Baldoni, 1980 a)	5			Escuamiformes	2,5 x 1,5	Agudo y recurvado	Casi completamente adpresas. Venación no obs.
<i>B. sp.</i> (Herbst y Troncoso, 1996)	6-7			Romboidales	2,5-2,8 x 1,2-1,3		
<i>B. sp.</i> (Cantrill y Hunter, 2005)	s/d						
<i>B. sp.</i> (Escapa et al., 2008)	10 aprox. (*medido en la ilustración, no publicado por los autores)			Cuneiformes	0,3-0,4 x 0,4-0,5 (*)		Bien adpresas. Ocasionalmente, ramificación irregular
<i>Nothophehuen brevis</i> Del Fueyo (1991)	1-1,5			Escuamiformes	2,14 x 1,1	Agudo.	Adpresas. Cutícula.
<i>Athrotaxites ungeri</i> (Halle, 1913 b)	Hasta 3			Oval/romboidales			Bien adpresas
cf. <i>Athrotaxis ungeri</i> (Halle) Florin (Feruglio, 1951)	3,8		Igual a la hoja	Subromboidales	3 x 3	Poco saliente, algo curvado	Bien adpresas. Carena media dorsal
Idem			Igual a la hoja	Subadculares (dimórficas respecto de las anteriores)	3,5 de largo	Algo curvado	Carena dorsal. Laxamente adpresas.
<i>Athrotaxis ungeri</i> (Halle) Florin (Archangel'sky, 1963)	2-3		Bases romboidales		2 x 1,5	Agudo, a veces algo curvado. Parte libre 1/2 a 1/3	Muy adpresas. Cutícula
Conifera indet. (Feruglio, 1951)	7-8		Igual a la hoja	Romboidales		Mucronado	
Idem	5-6		Igual a la hoja	Ovales	5-6 mm de largo	Corto y agudo	No tan adpresas. Surco medial y carena dorsal

De las comparaciones realizadas se puede concluir que:

a) Las dimensiones foliares aquí descriptas pueden alcanzar importantes tamaños, no hallándose formas comparables descriptas anteriormente. En general, las especies de *Brachyphyllum* descriptas para la Argentina son de tamaños extremadamente pequeños, comparables únicamente a los ejes de los renovales o ramitas de último orden hallados en este yacimiento.

b) Existen dos únicos taxones estrechamente comparables con el material bajo estudio. En primer lugar, *Brachyphyllum* sp. del Jurásico de Hope Bay, Antártida (Halle, 1913 a). En segundo lugar, ciertas “coníferas indeterminadas” (Feruglio, 1951) pero etiquetadas en colección del MACN como *Brachyphyllum* sp., procedentes del Cretácico Inferior de la Meseta de Baqueró. Ambos taxones poseen pequeñas proyecciones en el ápice superior de la hoja (¿mucrón?). Feruglio (1951) señaló además la presencia de un pequeño surco medial que se hace más profundo al ápice, correspondiente probablemente a una carena dorsal. En estos caracteres resulta prácticamente indistinguible de nuestro material, sin embargo se trata de material vegetativo y no es descripto con mayor detalle. Otras dos formas algo similares en su morfología general, pero que no poseen mucrón, quilla o carena, son *Brachyphyllum* sp. de la Formación Roca Blanca (Herbst, 1965) y *Brachyphyllum lotenaense* Baldoni (Baldoni, 1980 a).

La particularidad de las improntas aquí descriptas permiten separarlas como un taxón bien definido. Su conexión orgánica a estróbilos femeninos tipo *Araucaria mirabilis*, indica que fueron producidos por la misma planta, la cual se ilustra en las Figs. 5.22 de este capítulo y 6.39 del Capítulo 6 de Arquitectura.

COMPARACIÓN CON FORMAS ACTUALES

En los materiales aquí estudiados no se cuenta con cutículas, sin embargo el hallazgo de ejes foliosos en conexión orgánica con improntas de estróbilos femeninos araucarioides, probablemente asignables a *Araucaria mirabilis*, permitiría incluir las improntas foliares en la familia Araucariaceae.

Además de la conexión orgánica, existe fuerte evidencia a favor de que las improntas de diferentes categorías de ramas pertenezcan a la misma planta, dada por su asociación íntima y repetida en los mismos niveles fosilíferos y la ausencia de improntas de otras especies. Estos mismos argumentos fueron oportunamente considerados por Kendall (1947, 1948, 1949) para corroborar la vinculación de *B. mamillare* y *A. phillipsti*, dada por la identidad cuticular.

Un rápido análisis del follaje de las actuales Araucariaceae permite determinar que no existen actualmente especies que posean hojas estrictamente escuamiformes y con una parte libre tan reducida que cabe la denominación de mucrón, como en los ejemplares bajo estudio. Autores como Kendall (1947) y Harris (1979) señalaron que el morfógeno *Brachyphyllum*, en sentido amplio, posee hojas que podrían resultar de la reducción en longitud de hojas de

Araucaria heterophylla (Salisb.) Franco a una pirámide baja, de cuatro caras. Esta observación es igualmente válida para nuestros ejemplares. Las hojas aquí estudiadas se presentan en general extremadamente adpresas, y se asemejan además a los cojinetes foliares de diversas especies de *Araucaria* actual, si se quita manualmente el limbo foliar, la cicatriz que queda adquiere exactamente la forma del mucrón y la quilla transversal aquí descriptos (Fig. 5.16 A).

Stockey y Taylor (1978 b) estudiaron las características cuticulares de las cuatro secciones del género *Araucaria*, concluyendo que las características epidérmicas son útiles taxonómicamente pudiendo reconocer al menos dos grupos: las secciones *Araucaria* y *Bunya* poseen estomas dispuestos en hileras regulares, con las células polares siempre orientadas en la misma dirección. Las células subsidiarias son 4 o 5, y la superficie cuticular interna es granular en células epidérmicas y subsidiarias. Las secciones *Eutacta* e *Intermedia* poseen estomas también dispuestos en hileras regulares, aunque en la sección *Eutacta* pueden aparecer dispuestos al azar. Las células polares se orientan usualmente en una sola dirección, pero la mayoría de los estomas poseen células oclusivas suavemente torcidas, esto último es aún más pronunciado en la sección *Eutacta*. En ambas secciones existen de 4 a 7 células subsidiarias con bordes cuticulares delgados entre las células oclusivas y subsidiarias, una superficie cuticular interna lisa, y bordes intercelulares delgados en las células epidérmicas. En los ejemplares aquí estudiados, los estomas no están dispuestos en hileras o al menos no son claras, algo que parece no tener referente en la mayoría de las especies actuales. Sin embargo, *Araucaria cunninghamii* presenta estomas que pueden estar tanto dispuestos en hileras regulares como al azar (Stockey y Taylor, 1978 b). El material fósil no presenta cutículas, por lo que la preservación resulta insuficiente como para determinar el número y forma de las células subsidiarias, forma de las células epidérmicas y orientación del eje del estoma, caracteres de importancia sistemática en la clasificación actual, lo cual impide una comparación directa con las actuales secciones del género *Araucaria*.

5) Asignación

De hallarse material exclusivamente estéril, los ejes foliosos serían probablemente asignados al morfogénero *Brachyphyllum* Lindley et Hutton 1836 ex Brongniart 1828, *emend.* Harris 1979. Un morfogénero es un morfotaxón, y es descrito por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Mc Neill *et al.*, 2006) como “un taxón fósil, el cual a los objetivos nomenclaturales, incluye sólo una parte, etapa del ciclo vital o estado preservacional representado por el correspondiente tipo nomenclatural” (División II, Capítulo 1, Art.1). Cualquier taxón fósil que incluye más de una parte, fase vital o estado de preservación no es un morfotaxón.

El hallazgo de las improntas foliares y reproductivas en conexión orgánica es de suma importancia, por cuanto permite hacer una asignación a nivel de género y familia y además establecer una relación entre los dos niveles de bosque aquí estudiados. Al hallarse nuestro material en conexión orgánica con improntas de estructuras reproductivas asignables probablemente a una especie ya descrita, *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder, corresponde la asignación, por prioridad, al nombre de las mismas. Así, correspondería hacer una nueva enmienda de *A. mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder, para incluir el tipo de follaje hallado en conexión orgánica con las improntas de estos conos. Sin embargo, al no haberse hallado permineralizaciones de estos conos en conexión con las ramas, que permitan un estudio anatómico detallado, se prefiere aquí asignar este tipo de ramas foliosas y conos como *Araucaria* sp. cf. *Araucaria mirabilis*. Futuros hallazgos podrán confirmar la asignación del material de improntas aquí descrito a *Araucaria mirabilis*.

5.4.1.2 *Araucarites sanctaecrucis* Calder

Paleontología Sistemática

Clase CONIFEROPSIDA Gifford y Foster 1989

Orden CONIFERALES Gifford y Foster 1989

Familia TAXODIACEAE?

Género *Araucarites* Presl (*in* Sternberg, 1838)

Especie tipo *Araucarites goeppertii* Presl (*in* Sternberg, 1838)

Araucarites sanctaecrucis Calder 1953

Figs. 5.23-5.25

1) Descripciones

Se describe aquí como material de referencia, una impronta de rama foliar hallada en el Bosque Principal, sector hacia abajo del Destacamento de Guardaparques, junto a los troncos W67. Se incluye en las comparaciones material de improntas procedente de la colección del MNBP.

Material de referencia vegetativo: LPPB 13758 (Fig. 5.23 A.I-IV).

Materiales estudiados: LPPB 6046, 6056, 6095, 13759; MNBP 99, 162, 164 y 307 (original, réplica LPPB 13813). (Figs. 5.23-5.26; Tabla 5.i),

Procedencia: Formación La Matilde, Bosque Principal (sector abajo del Destacamento), Monumento Natural Bosques Petrificados.

Impronta de rama foliosa preservada en una toba de color blanquecino, con clastos pumíceos en superficie fresca. La rama mide 10,8 cm de largo preservado por 7,5 mm de ancho.

Hojas imbricadas, helicoidales, perennes, adpresas al tallo y envolventes, de forma romboidal elongada en sentido longitudinal y base convexa, semicircular. En el presente ejemplar pudo observarse sólo una hoja de frente, cuyas dimensiones son de 8,4 mm de alto x 7,5 mm de ancho en su región más amplia.

Otras hojas se preservan en vista lateral, es decir que se observa sólo la mitad de la hoja aproximadamente. Las dimensiones oscilan entre 6 y 10,2 mm medidos a lo largo de la cara más externa, considerada como buen estimador del alto, el ancho es probablemente algo menor.

La región distal forma un ápice subagudo, algo incurvado en vista lateral, los márgenes convergen en el ápice en ángulos de 78° aproximadamente.

La superficie abaxial, que es la expuesta, presenta costillas y surcos longitudinales.

Los caracteres de los restantes ejemplares estudiados, así como su comparación con materiales de referencia se detallan en la Tabla 5.i. Los mismos corresponden a ejemplares descritos por Calder (1953) y también colectados y determinados por el Dr. Archangelsky en el año 1963 cerca de la Estancia Bellavista (Cerro Alto). Las mismas se hallan ilustradas en la Fig. 5.27.

2) Comparación y asignación

Las características de las improntas y petrificaciones estudiadas en esta sección presentan una identidad total con *Araucarites sanctaegrucis* Calder respecto de la morfología, dimensiones y filotaxis de las hojas, en particular respecto de la presencia de “costillas y surcos longitudinales en la cara abaxial”, asignándose el material aquí estudiado a dicha especie. Las costillas y surcos longitudinales fueron inicialmente descritos por Calder (1953) como posibles bandas de esclerénquima, luego reestudiados por Stockey y Taylor (1978 b), quienes describieron estas estructuras en estudios detallados de MEB como bandas estomáticas.

En las fotos obtenidas en MEB a partir de las réplicas de caucho, se logró observar la existencia de crestas paralelas separadas por surcos. Sobre estas crestas existen protuberancias irregulares que no pueden ser atribuidas con seguridad a estomas (Fig. 5.23 C-E).

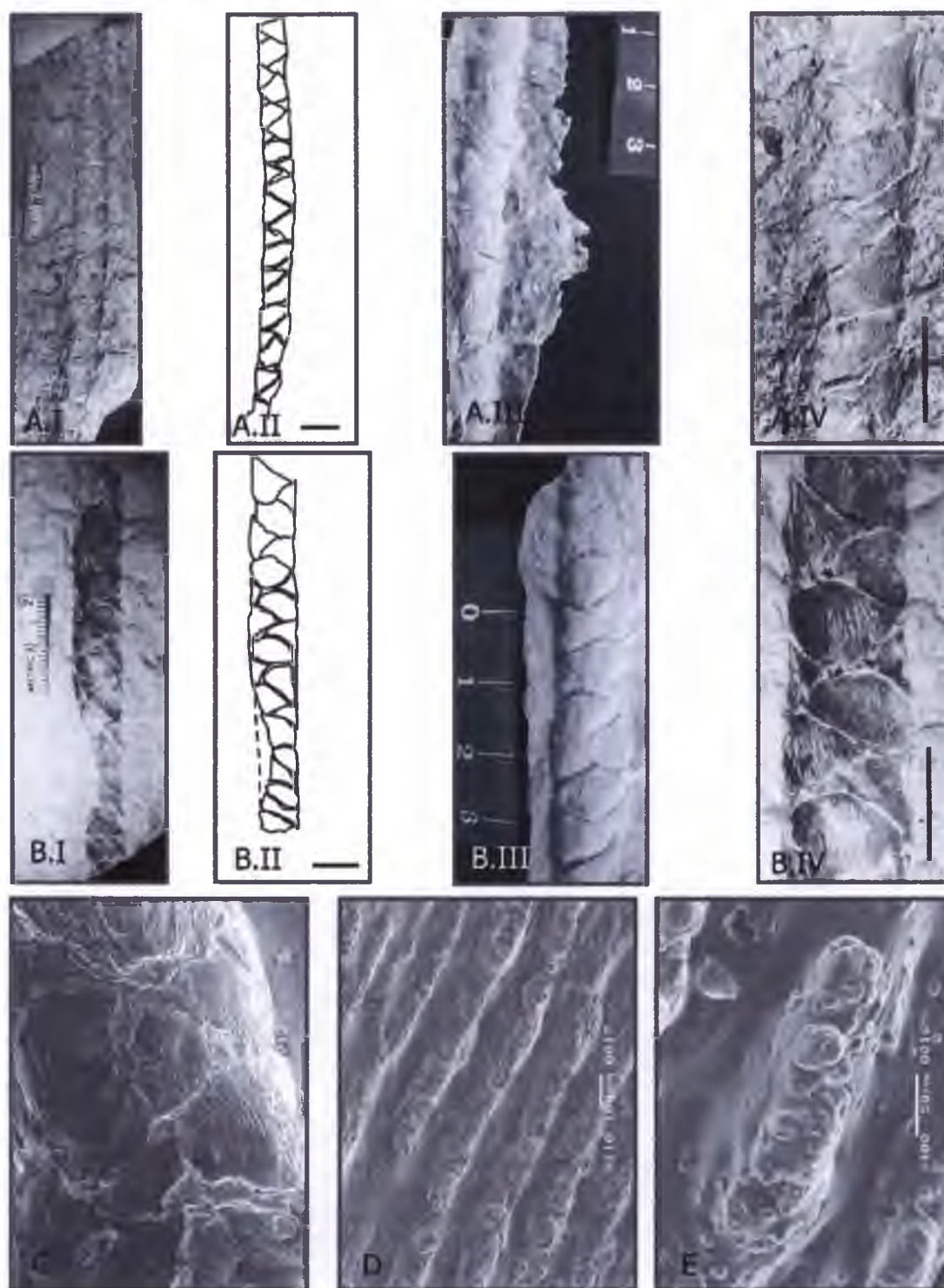


Figura 5.23: *Araucarites sanctaecrucis* Calder. A: LPPB 13758. Impronta de rama foliosa hallada en el Bosque Principal, próxima a los troncos en W67. **B:** Impronta de rama foliosa, ejemplar nº164 de la colección del MNBP. I: Impronta original. II: Dibujo esquemático. III: Réplica en caucho. IV: Detalle de la impronta original donde se aprecia la filotaxis helicoidal, ápice agudo e incurvado de las hojas, leve imbricamiento de los ápices y estriado longitudinal. **C:** Réplica en caucho (molde externo) de ramita petrificada observada bajo MEB (LPPB 6056). Se observa el estriado longitudinal de las hojas. **D:** Réplica en caucho de LPPB 6056. Detalle de los surcos y estrías longitudinales, se observan protuberancias en las estrías, lo cual al tratarse de un negativo corresponde a reales hundimientos y posibles estomas. **E:** LPPB 6056. Detalle de D. Escala: A,B. I= milimetrada, A,B. II-IV= 1 cm. C= 13x, D= 100 μ m, E= 50 μ m.

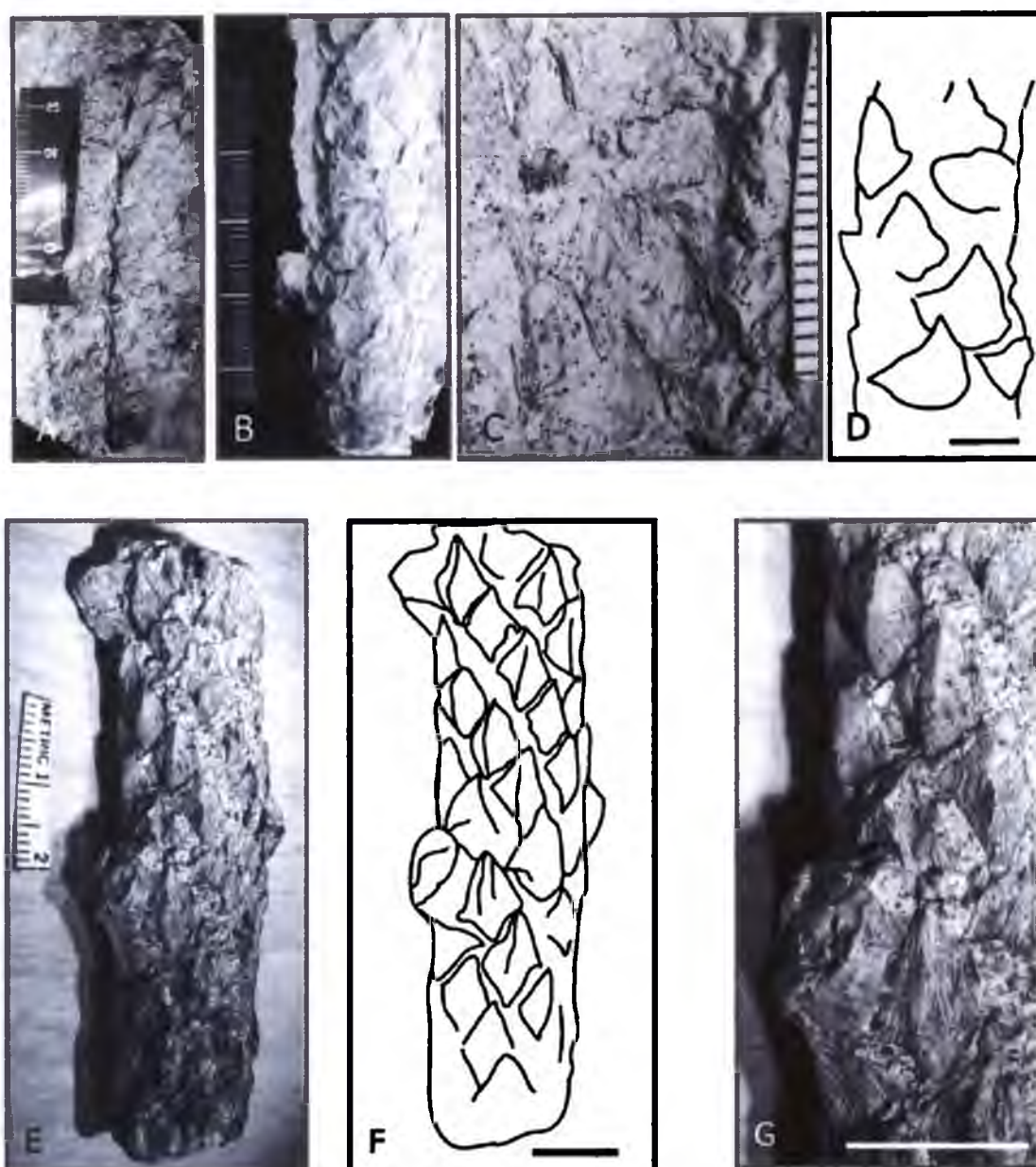


Figura 5.24: *Araucarites sanctaecrucis* Calder. A-D: LPPB 13759. A: Impronta original. B: réplica en caucho. C: Detalle impronta original, donde se observa el aspecto aguzado de los ápices foliares, imbricados entre sí, y el estriado longitudinal. D: Dibujo esquemático de C. E-G: MNBP n° 307. E: Rama petrificada de 3-4 años. F: dibujo esquemático de E, donde se aprecia la forma romboidal de las hojas, la quilla longitudinal y el ápice agudo. G: Detalle petrificación donde se aprecia el estriado longitudinal. Escala: A-C= milimetrada, E= 5 mm, F= milimetrada, G, H= 1 cm.

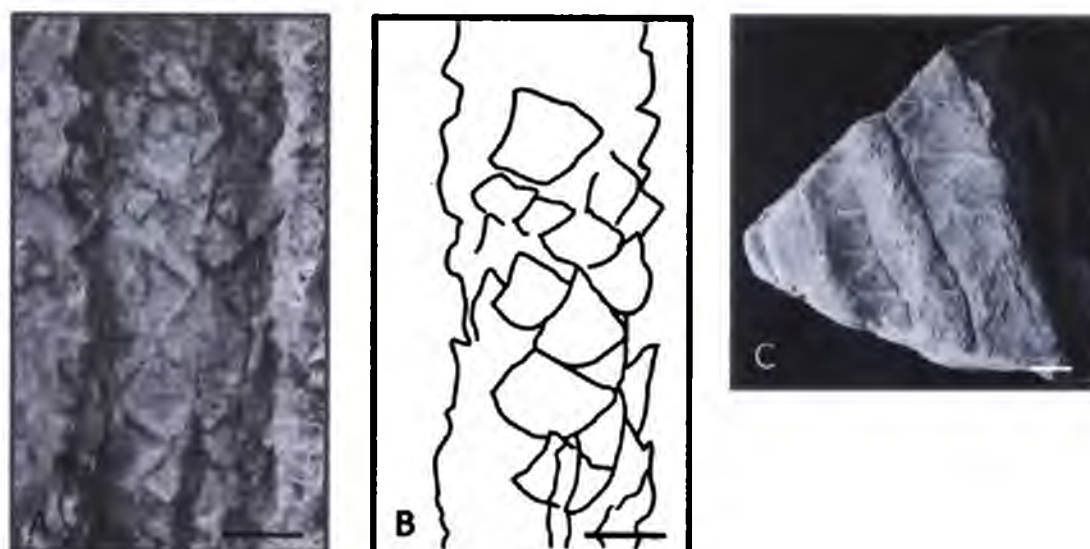


Figura 5.25: *Araucarites sanctaecrucis* Calder. A: MNBP n°162. Impronta de rama de 3-4 años. B: Dibujo esquemático de A. C: MNBP n°99. Impronta de ramas de aproximadamente 5 años, defoliadas y erosionadas. Escala: A, B= 5 mm, C= 1 cm.

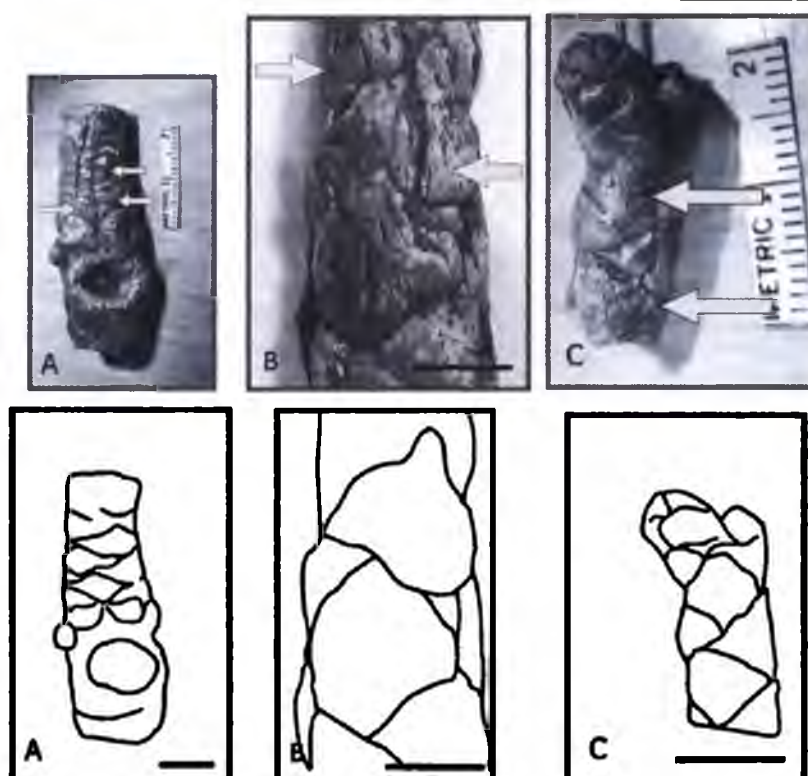


Figura 5.26: *Araucarites sanctaecrucis* Calder, material determinado por el Dr. Archangelsky y depositado en la colección de la División Paleobotánica, Museo de Ciencias Naturales de La Plata. A: LPPB 6095. Arriba: Rama petrificada de entre 3 y 5 años de edad, con hojas o bases foliares romboidales, elongadas en sentido transversal. Se observa la cicatriz de una rama menor. Fisuras longitudinales importantes. La rama se halla parcialmente defoliada y conserva la parte inferior de las hojas con característico estriado longitudinal (flechas). Abajo: Mismo ejemplar, dibujo esquemático. B: LPPB 6046. Arriba: Rama petrificada de 1 año de edad, con hojas romboidales algo más elongadas en sentido longitudinal. Detalle del estriado longitudinal de las hojas (flechas). Abajo: Mismo ejemplar, dibujo esquemático. C: LPPB 6056. Arriba: Rama petrificada de 1 año de edad con incipiente ramificación. Detalle del estriado longitudinal de las hojas (flechas). Abajo: mismo ejemplar, dibujo esquemático. Escala: A, C (arriba)=milimetrada; B (arriba)= 1 cm. Imágenes inferiores= 1 cm.

***Araucarites sanctaecrucis* (Wieland) emend. Calder**

Sinónimo de *Araucarites*? Spegazzini (1924, p. 133, Fig 4(8) y de *Proaraucaria mirabilis* (Speg.) Wieland (1935, p. 27 pl. 13 Fig I).

Diagnosis enmendada. Ramas leñosas de hábito araucarioide, simétricas radialmente, de 5-25 mm de diámetro, ocasionalmente con ramas laterales axilares en una hilera o dos hileras opuestas. Perennes: hojas o cicatrices foliares dispuestas en espiral con un ángulo de divergencia de 3/8 o 5/13, el último en ramas de mayor grosor. Hojas imbricadas y más o menos adpresas. Hojas romboidales, 8-14 mm de largo, 4-8 mm de ancho en su parte más amplia, aguzándose distalmente hacia un ápice subagudo, algo incurvado, los márgenes convergen en el ápice en ángulos de 60°-80°. La superficie abaxial muestra a veces costillas longitudinales paralelas y surcos. La parte libre de la hoja es plana, cerca de la mitad de la longitud de la hoja, y con una base foliar plana, de la cual se desprende en ramas más viejas. Las bases foliares (cojinetes) en ramas más viejas tienen 20-30 mm de ancho y 5-10 mm de alto, con marcadas fisuras longitudinales. Se desconoce la venación y estructura de la epidermis. Xilema secundario pocas veces preservado, con punteaduras uniseriadas y contiguas en las paredes radiales de las traqueidas.

LECTOTIPO: Spegazzini 1924, fig. 4 (8)

HIPOTIPO: V. 30941 Geol. Dep., British Museum. Lám. I, Figs. 8, 10, 11).

LOCALIDAD Y HORIZONTE: Cerro Alto, Santa Cruz. Entre Jurásico Medio y Weldeano.

Calder (1953) señaló que luego de comparar la variación en morfología de ramas de distinta edad, por ejemplo en *Araucaria araucana* (Seward y Ford, 1906), no habría motivo para considerar las diferencias morfológicas observadas (especialmente las ramas de mayor diámetro, defoliadas) como una especie separada, en ausencia de otros criterios de separación. Siguiendo este criterio, se confeccionó para esta tesis una serie ontogenética estimativa (Tabla 5.j, Fig. 5.27).

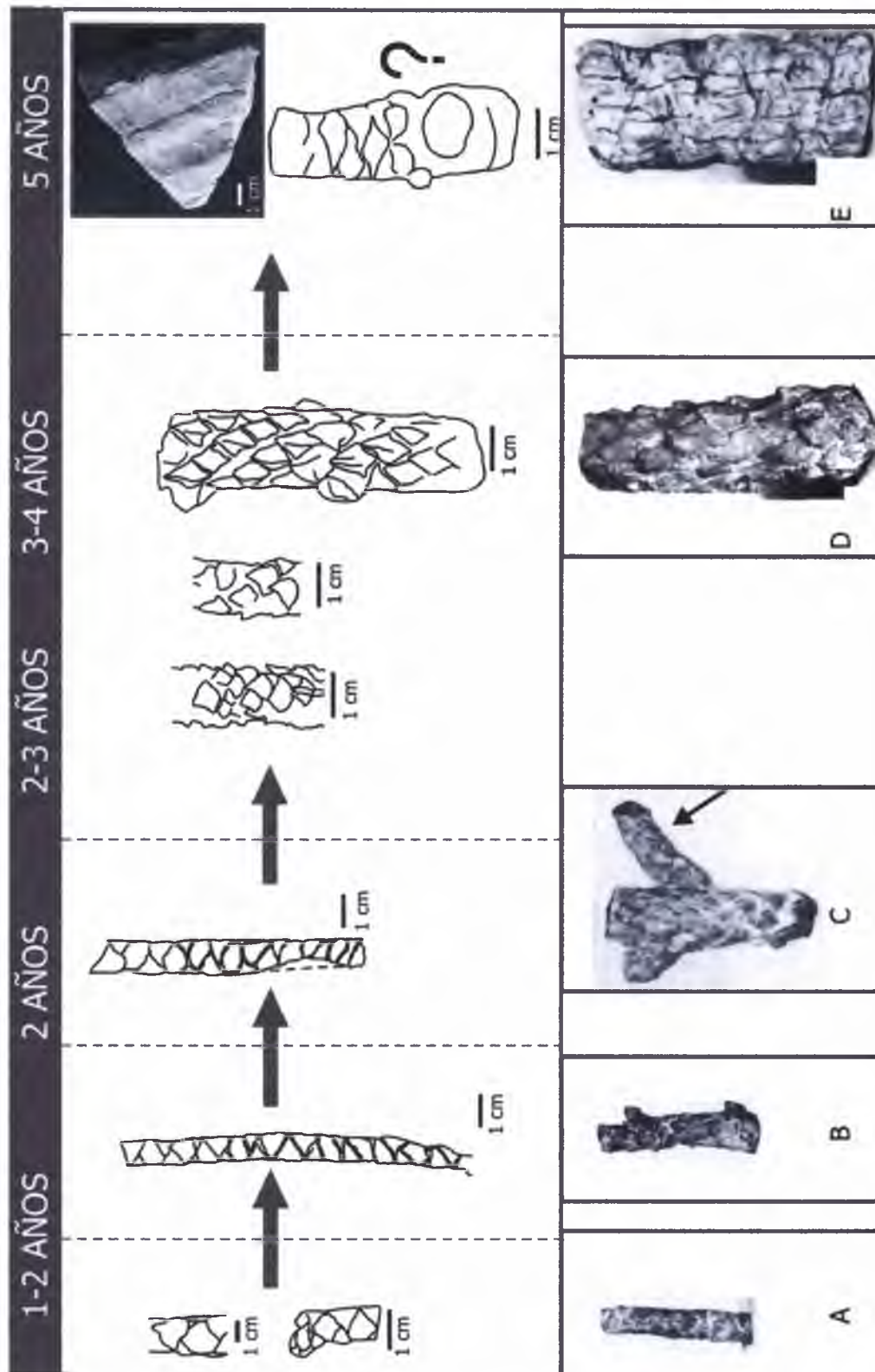


Figura 5.27: Serie ontogenética foliar estimativa construida para *Araucarioxylon arizonicum* Calder. Fila superior: Improntas y petrificaciones recolectadas o depositadas en la colección del MNBP y petrificaciones recolectadas y determinadas por el Dr. Archangelsky en 1963 (en colección de la División Paleobotánica, Museo de Ciencias Naturales de La Plata). Fila inferior: ilustraciones de la diagnosis específica original de Calder (1953).

Tabla 5.i: Comparación entre las improntas y petrificaciones de *Araucarites sanctaecrucis* aquí descritas y material de petrificaciones descrito por Calder (1953) y determinado por el Dr Archangelsky en el año 1963, procedente del Cerro Alto cerca de Ea. Bellavista. (Continúa en página siguiente).

ESTA TESIS	DIMENSIONES	HOJAS	DATOS CALDER (1953)
* LPPB 13759, Impronta. (Fig 5.23 A.I-IV). * LPPB 6046 y 6056, petrificaciones. (Fig. 5.26 B, C)	Ø: 0,75 cm Hojas: 6-10 mm alto x 7,5 mm ancho Ø: 0,9 y 0,6 cm	Imbricadas, adpresas, envolventes, de forma romboidal elongada en sentido longitudinal y base convexa, semicircular. Ápice subagudo, Incurvado, márgenes convergen en ángulos de 78°. Superficie abaxial con costillas y surcos longitudinales.	0,75 cm de ancho (1 año?). (Fig. 5.27 A)
* MNBP 164, Impronta. (Figs 5.23 B.I-IV)	Ø: 1 cm Hojas: 6-6,5 mm alto x 7,5-8,8 mm ancho	Imbricadas, adpresas, envolventes, de forma romboidal elongadas en sentido longitudinal y base convexa, semicircular. Ápice subagudo, Incurvado, los márgenes convergen en el ápice en ángulos de 88°-130°. Superficie abaxial con costillas y surcos longitudinales.	1,1 cm de ancho (2 años?), foliada?, con ramitas laterales. (Fig. 5.27 B) 0,9 cm de ancho (2 años?), con ramitas de un año dispuestas en forma opuesta. (Fig. 5.27 C (flecha))
* LPPB 13759, Impronta. (Figs. 5.24 A-C.) * MNBP 162, Impronta. (Fig. 5.25 A, B). * LPPB 6095, petrificación. (Fig. 5.26 A. Por el diámetro se asemeja más a una rama de 3 años, pero por la forma de las bases foliares y el grado de decorticación más a una rama de mayor edad, 5 años aprox)	Ø: 1,3 cm Hojas: 6,6-8,4 mm alto x 6,5-7,5 mm ancho Ø: 1,5 cm Hojas: 6,2 mm alto x 5,2-6,2 mm ancho. Ø: 1,4 cm	Imbricadas, adpresas, romboidales elongadas en sentido longitudinal y base convexa, semicircular. Ápice subagudo, Incurvado, márgenes convergen en ángulos de 48°-67°. Superficie abaxial con costillas y surcos longitudinales.	1,75 cm de ancho (3 años?), parcialmente decorticada, con un posible verticilo de 3 ramas de 2 años de edad. Posiblemente represente la parte apical de una rama terminal principal. (Calder, 1953: Lám. I, Fig. 6).
* MNBP 307 (original), réplica LPPB 13813, petrificación. (Figs. 5.24 E-G)	Ø: 1,5 cm Hojas: 8,6-10,5 mm alto x 5,5-10,4 mm ancho	Imbricadas, adpresas, romboidales elongadas en sentido longitudinal. Ápice subagudo, Incurvado, márgenes convergen en ángulos de 60°-75°. Superficie abaxial con costillas y surcos longitudinales.	2,25 cm de ancho (4 años?, en C.T. se observan 3-4 anillos posiblemente anuales), rama foliosa no ramificada, donde parece observarse claramente la morfología romboidal con ápice agudo de las hojas. (Fig. 5.27 D)
* MNBP 99, Impronta. (Fig. 5.25 C)	Ø: 1,5-2 cm Hojas: 6,2 mm alto x 5,2-6,2 mm ancho	Defoliadas. Cicatrices foliares de forma romboidal elongadas en sentido transversal y base convexa, semicircular, ápice subagudo, márgenes convergen en ángulos de 100°-120°.	2,22 cm de ancho (5 años?). Defoliada, bases foliares romboidales, fisuras longitudinales importantes. (Fig. 5.27 E)

Tabla 5.j: Serie ontogenética estimada para *Araucarites sanctaecrucis* Calder, realizada en base a las descripciones originales y las improntas aquí descritas.

Edad	Diám. rama	Diám. hojas	Morfología	Otros
1	0,6-0,9 cm Calder (1953): 0,75 cm	5-8,4 x 7,5-8 mm	Romboidales, elongadas en sentido transversal en las ramas menores y tendiendo a equidimensionales o más altas que anchas en las ramas de mayor edad. Adpresas al tallo (envolventes), con un ápice subagudo, algo incurvado en vista lateral.	Costillas y surcos longitudinales. En algunas hojas se observa una tendencia a la formación de una cresta longitudinal de posición medial.
2	1-1,3 cm Calder (1953): 0,9- 1,1 cm	6-6,5 x 5,2- 8,8 mm, disminuyendo hacia el ápice a 3,8x 4 mm	Romboidales, elongadas en sentido transversal en las ramas menores, con marcada tendencia a más altas que anchas en las ramas de mayor edad. Adpresas al tallo (envolventes), con ápice subagudo y base convexa, suavemente redondeada.	Costillas y surcos longitudinales. En algunas hojas se observa una tendencia a la formación de una cresta longitudinal de posición medial.
3-4	1,3-1,5 cm Calder (1953): 1,75- 2,25 cm	7,7-9,6 x 6- 7,1 mm	Romboidales, elongadas en sentido longitudinal. Adpresas al tallo (envolventes), con ápice y base agudos.	Costillas y surcos longitudinales. Cresta Medial.
5	1,4-2 cm Calder (1953): 2,22 cm	1-1,5 x 2 mm	Romboidales, elongadas em sentido transversal. Adpresas al tallo, con ápice agudo y base redondeada.	Defoliados.

3) Afinidades

A pesar del hábito general de los ejes foliosos de *A. sanctaecrucis*, que sugieren una comparación con tipos araucarioides, no pueden ser identificados en base a su morfología externa con ninguna especie viviente del género *Araucaria* (Calder, 1953). La lámina plana y más bien amplia de las hojas se aproxima más a las especies vivientes de las secciones *Araucaria*, *Bunya* e *Intermedia*, sin embargo la combinación de caracteres representada por su tamaño relativamente pequeño, hábito plano y algo escuamiforme, base amplia y forma romboidal y disposición adpresa e imbricada no puede ser comparada con ninguna especie viviente. Efectivamente, en ausencia de información sobre la venación y caracteres epidérmicos no habría justificativos para incluirlos en el género *Araucaria*, por ello se las denominó *Araucarites*.

El género *Araucarites* Presl fue utilizado inicialmente para definir estróbilos fósiles o ejes foliosos de hábito araucarioide, pero que por varios motivos no son totalmente identificables con el actual género *Araucaria* (Seward, 1919). Subsecuentemente fue utilizado para conos y escamas seminíferas similares a los de *Araucaria*, describiéndose numerosas especies del Mesozoico y Cenozoico de diversos países. Estudios posteriores de ejes estériles (*Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* in Kendall, 1948, 1949) han demostrado que los géneros fósiles que pueden ser diferenciados de *Araucaria* en estructura cuticular pueden tener este hábito araucarioide.

Debido a la ausencia de mayores evidencias, Calder (1953) asignó el material estudiado al género artificial *Araucarites* para incluir ramas que tienen hábito araucarioide. Sin embargo, este tipo foliar, estéril, fue asociado con conos de dos tipos bien diferentes (Wieland, 1935; Calder, *op.cit.*), uno de afinidades araucarioides y otro posiblemente taxodioides: *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder y *Pararaucaria patagonica* Wieland *emend.* Calder respectivamente.

Jung *et al.* (1992: p. 92) ilustraron también una rama con hojas espiraladas, escuamiformes pero de forma romboidal, con una parte libre importante. Un cono de *P. patagonica* se halla inserto en forma lateral a esta rama, sésil, pero no podemos afirmar si el mismo se halló en conexión orgánica o bien fue “pegado” a la ramita, algo usual entre los coleccionistas aficionados.

Stockey y Taylor (1978 b) estudiaron las características cuticulares de las cuatro secciones del género *Araucaria*, y las compararon con réplicas de caucho de *Araucarites sanctaecrucis*. Respecto de esta especie, describen que las imágenes de MEB de los ejemplares originales revelan depresiones ubicadas regularmente y en hileras. A mayores aumentos, se puede ver el contorno de las células junto con depresiones que corresponderían a la posición de estomas hundidos, pudiéndose delinear la posición del estoma y las células oclusivas. Los

estomas se hunden individualmente y no se sitúan en hileras deprimidas. Cutículas de este tipo son típicamente gimnospérmicas y no pueden ser comparadas cercanamente con aquellas de las especies vivientes, excepto en su morfología general. Hileras de estomas hundidos son conocidos en las Cupressaceae, Araucariaceae, Cheirolepidiaceae, Podocarpaceae y Taxodiaceae (Florin, 1931). Los estomas se hunden individualmente en *A. sanctaecrucis* y no se sitúan en hileras deprimidas. Cutículas fósiles con hileras regulares de estomas hundidos individualmente existen en especies tan diversas como *Frenelopsis varians*, *Brachyphyllum mamillare*, *Araucaria (Araucarites) cutchensis*, *Brachyphyllum macrocarpum*, *Pagiophyllum ordinatum*, *Cryptomeria anglica*, *Sequoia langsdorfii* y *Podocarpus totara*. Por estos motivos, no se llegó a una mayor aproximación de *Araucarites sanctaecrucis* ni siquiera a nivel de familia.

5.4.2 Estróbilos femeninos

5.4.2.1 *Pararaucaria patagonica* Wieland *emend.* Calder

Paleontología Sistemática

Clase CONIFEROPSIDA Gifford y Foster 1989

Orden CONIFERALES Gifford y Foster 1989

Familia Taxodiaceae? o Pararaucariaceae?

Género *Pararaucaria* Wieland 1935

Especie tipo *Pararaucaria patagonica* Wieland 1935

Pararaucaria patagonica Wieland *emend.* Calder 1953

Fig.5.28 A-E

Materiales estudiados: LPPB 13748 y 13749.

Procedencia: Formación La Matilde, Cerro Alto, próximo a Ea. Bellavista.

Pararaucaria patagonica Wieland *emend.* Calder: la conexión orgánica

Se hallaron en colección de la Ea. Bellavista, a 35 km del MNB, diversos estróbilos femeninos petrificados que son asignados a las dos especies conocidas para esta zona: *Araucaria mirabilis* y *Pararaucaria patagonica*. De esta última especie, se halló un ejemplar de 4 cm de largo x 2 cm de ancho, con un corto pedicelo de 1 cm de largo aprox. x 7 mm de ancho (LPPB 13749, Fig. 5.28 A, B). El cono se halla compactado y bastante erosionado, pero el pedicelo posee hojitas con buena preservación, de aproximadamente 5 mm de alto x 5 mm de ancho máximo. Dichas hojitas presentan la morfología romboidal típica de *Araucarites sanctaecrucis*, ápice subagudo y algo incurvado, y en la superficie abaxial presentan costillas y surcos longitudinales. Sus dimensiones son algo menores a las de las hojas de menor tamaño de

las ramas foliosas de aquella especie (8 mm), evidentemente por tratarse del pedicelo de los conos.

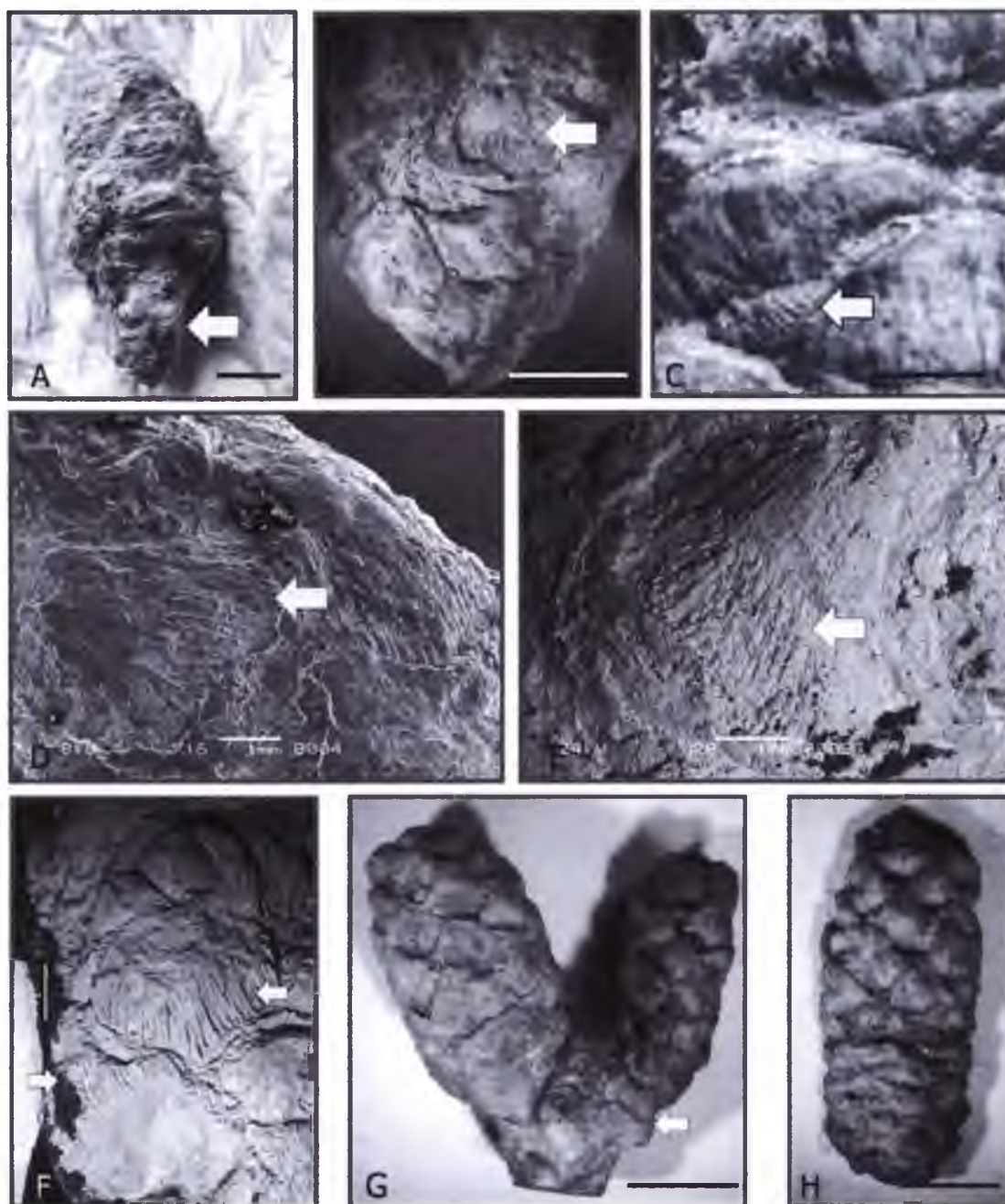


Figura 5.28. A, B: LPPB 13749. Estróbilo femenino de *Pararaucaria patagonica* Wieland emend. Calder colectado en Cerro Alto, próximo a la Ea. Bellavista (Gentileza Sr. Juan Carlos Toldnes). Se observa el pedicelo con hojitas tipo *Araucarites sanctaecrucis* con el característico ápice agudo y el estriado longitudinal (flechas). **C:** Estróbilo femenino de *Pararaucaria patagonica* Wieland emend. Calder expuesto en el museo del MNBP. Se observa el estriado longitudinal en la parte inferior del complejo bráctea-escama (flecha). **D, E:** mismo ejemplar visto bajo MEB. Detalle del estriado longitudinal de las hojitas del pedicelo (flechas). **F: LPPB 6135. *Masculostrobus altoensis* Menéndez,** estróbilo masculino procedente del Cerro Alto (Archangelsky, 1963). Se observa el estriado longitudinal en la parte inferior de las escamas (flechas). **G, H: BA PB 7625 y 7624. *Masculostrobus altoensis* Menéndez (1960),** se observa la forma escutiforme, quillada y con ápice recurvado de los microsporofilos y en su base, restos de estriado longitudinal (flecha). Escala: A= 1 cm; B, C= 5 mm; D, E= 1 mm; F= 1 mm; G, H= 5 mm.

Se certifica aquí la correspondencia de *Araucarites sanctaecrucis* y *Pararaucaria patagonica* como pertenecientes a la misma planta, optándose por mantener ambos nombres debido a la importancia y reconocimiento históricos de los mismos.

Calder (1953) señaló que el tipo foliar de *A. sanctaecrucis* no había sido hasta el momento hallado en conexión orgánica con estróbilos, sin embargo ilustró en la Figura 62 de la Lámina 6, un estróbilo de *P. patagonica* que porta un corto pedicelo, cuyas hojas son muy similares a las de *A. sanctaecrucis*. Este detalle fue señalado también por Stockey (1977). El material hallado por nosotros en colección de la Estancia Bellavista corrobora dicha observación.

Resulta llamativa la presencia de costillas y surcos hallados tanto en el complejo B-E de los estróbilos de *Pararaucaria patagonica* (Fig. 5.28 C) como en la superficie abaxial de las hojas de *Araucarites sanctaecrucis*. Dichos surcos fueron interpretados por Calder (*op.cit.*) como posibles bandas esclerenquimáticas y por estudios de microscopía electrónica de Stockey y Taylor (1978 b) como hileras de estomas hundidos. En todo caso, parecen constituir una característica distintiva de la planta que los generó.

Wieland (1935) estableció en la diagnosis original de *Pararaucaria* los siguientes caracteres: eje del cono delgado con una médula estrecha y brácteas conspicuas portando en sus axilas grandes escamas fértiles, cada una normalmente con una gran semilla invertida, que interpretó como embebida en el tejido de la escama. Por la asociación de caracteres, creyó que la posición sistemática podría ser intermedia entre Pinaceae y *Araucaria*, e instituyó el nombre genérico de *Pararaucaria*. Señaló también su semejanza con la familia fósil Cheirolepidiaceae *sensu* Hirmer y Hörhammer (1934), pero su referencia se basó en la suposición de que la semilla estuviera embebida en el tejido de la escama como en el género *Araucaria*, lo cual fue luego desmentido por Calder (1953). Por su parte, Calder (*op.cit.*) ubicó a *Pararaucaria patagonica* como más próxima a las Taxodiaceae, con brácteas grandes y conspicuas a la madurez, con una traza vascular separada de aquella de la escama ovulífera, semillas invertidas y adheridas lateralmente, aladas, libres de la escama excepto en la región del foramen basal, con numerosos cotiledones por embrión; mientras que el eje del cono es delgado, con una estrecha médula y el leño del eje posee campos de cruzamiento cupresoides; aunque no hay ningún género viviente con la suma de los caracteres hallados en esa especie. Esta autora señaló que *Pararaucaria* pudo haber presentado la semilla y sus alas adheridas a la escama ovulífera en estadios tempranos del desarrollo como ocurre en las Pinaceae; en ese caso sería correcto ubicar a *Pararaucaria* en una familia separada dentro de las Coniferales, en una posición intermedia entre las Taxodiaceae y Pinaceae. Este punto de vista ha sido reforzado por autores recientes (Stewart y Rothwell, 1993; Stockey *et al.*, 2005), quienes señalaron que el punteado del xilema secundario, las semillas aladas, el número de cotiledones y la vascularización del complejo B-E sugieren también afinidades con las Pinaceae. La combinación de caracteres taxodioides y pinoides en

Pararaucaria ha permitido sugerir a Stockey *et al.* (2005) que se debería ubicar el género dentro de una familia propia llamada *Pararaucariaceae*, mientras que las actuales *Pinaceae* y *Taxodiaceae* tendrían un origen común en coníferas mesozoicas (Stewart y Rothwell, 1993). Actualmente, la familia *Taxodiaceae sensu* Pilger (1926) ha sido reestudiada en forma conjunta con la familia *Cupressaceae sensu stricto* (Gadek *et al.*, 2000). La filogenia realizada por los autores en base a caracteres moleculares y morfológicos soporta muy bien la monofilia de las *Cupressaceae sensu lato*, proponiendo una nueva clasificación intrafamiliar con 7 subfamilias: *Callitroideae* Saxton, *Athrotaxidoideae* Quinn, *Cunninghamioideae* (Sieb. & Zucc.) Quinn, *Cupressoideae* Rich. *ex* Sweet, *Sequoioideae* (Luer.) Quinn, *Taiwanioideae* (Hayata) Quinn, *Taxodioideae* Endl. *ex* K. Koch. Esta nueva clasificación es ampliamente aceptada, pero se opta en esta tesis por continuar la antigua denominación de las *Taxodiaceae sensu* Pilger únicamente con el fin de respetar las descripciones originales de Calder (1953), Stockey y Taylor (1978 b) y Menéndez (1960), entre otros.

Menéndez (*op.cit.*) describió los estróbilos masculinos asignados a *Masculostrobus altoensis*, procedentes de las mismas localidades (esencialmente, próximas a Cerro Alto). Los mismos poseen microsporofilos que son descritos como “dispuestos helicoidalmente sobre el eje, con un ángulo de divergencia de 5/13, imbricados, escuteliformes, con su extremo libre de forma triangular o cordiforme, de ápice agudo y base algo globosa, en algunos estriada longitudinalmente o con una costilla media hasta el ápice, de 4 mm a 3 mm de ancho por 3,5 mm a 2,5 mm de alto desde su extremo, hasta la base visible en la superficie del cono”. He analizado y fotografiado personalmente estos conos (BA PB 7624 y 7625, Fig. 5.28 G, H) y resulta posible observar la base estriada de algunos microsporofilos, aunque pobremente preservada, mientras que la misma es notable en pequeños restos de hojas que cubrían la rama portadora (BA PB 7625), de las mismas características que en *A. sanctaecrucis* y *P. patagonica*. El mismo estriado se halló en el ejemplar LPPB 6135, en el cual el estriado de las bases de los microsporofilos es aún más notable (Fig. 5.28 F). A su vez, la forma de los microsporofilos es prácticamente idéntica a aquella de los complejos B-E de *P. patagonica*; existe también similitud en la filotaxis descrita para *P. patagonica* (3/8), *M. altoensis* (5/13) y *A. sanctaecrucis* (3/8 o 5/13). Respecto de la ubicación sistemática de estos conos, Menéndez (*op.cit.*) los aproximó por su aspecto externo a las *Araucariáceas*, aunque con menor número de ortósticas y en el tipo ancho y fuerte del cono; el mayor parecido en cuanto al número de ortósticas es con algunos géneros de las *Taxodiáceas* como *Cryptomeria* y *Sciadopitys*. Por último, de comprobarse la posible concrecencia de los sacos polínicos, habría similitud con los microsporofilos de las *Pináceas* y algunas *Podocarpáceas*. El autor señaló que los caracteres preservados se hallan en géneros de distintas familias, siendo admisible considerar esto como signo de una transición entre familias filogenéticamente próximas. Parece posible que estos conos masculinos fueran producidos también por la planta de *Pararaucaria*, habiendo ya

mencionado Menéndez (*op.cit.*) la posible vinculación de ambas especies como organogéneros de una misma especie, aunque no detalló *op.cit.* los motivos de su hipótesis. Stockey (1977) afirmó también que “existe una buena posibilidad que estos conos puedan ser vinculados a *Pararaucaria*”. Esto podrá ser corroborado por futuros hallazgos de los diferentes órganos en conexión.

5.4.2.2 *Araucaria* cf. *A. mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder
Paleontología Sistemática

Clase CONIFEROPSIDA Gifford y Foster 1989

Orden CONIFERALES Gifford y Foster 1989

Familia ARAUCARIACEAE Henkel y Hochst. 1865

Género *Araucaria* de Jussieu 1789

Sección *Bunya* Wilde y Eames 1952

Especie tipo *Araucaria bidwillii* Hooker 1843

Araucaria cf. *A. mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder 1953

Figs. 5.29-5.38

1) Descripciones

En la Tabla 5.k se incluyen los datos de todas las improntas de estróbilos estudiados *in situ* en el yacimiento y en laboratorio, más ejemplares permineralizados procedentes del Sendero Turístico, colectados por la Dra. Zamuner en 1987.

Material de referencia fértil (ramas en conexión orgánica con estróbilos): LPPB 13783 (Fig. 5.31.)

Materiales estudiados: LPPB 13750, 13752, 13779, 13782, 13783, 13784, 13791, 13792, 13793, 13794, 13795, 13796 e *in situ* en el yacimiento (Figs. 5.29-5.38, Tabla 5.k).

Procedencia: Bosque Principal, sector Cerro de las Improntas y Sendero Turístico.

Preservación: Improntas y excepcionalmente permineralizaciones.

Ejemplar de referencia de improntas (Fig. 5.31)

Impronta de rama principal de 2,5 cm de diámetro, con un posible tabique o septo horizontal y hojas elongadas transversalmente de 3,2 (2,8-4) mm de alto y 8,3 (4,7-10) mm de ancho (más anchas que altas), con un mucrón apical de poca profundidad.

Se observa la salida de dos ramas de 0,9 cm de diámetro aproximadamente, a 45° respecto de la rama principal. En ellas, las hojas presentan una morfología similar, de 3,1 (2,4-3,8) mm de alto x 4,8 (4,3-5,2) mm de ancho, con un mucrón más marcado.

Una de estas ramas constituye en realidad un pedúnculo de aproximadamente 5 cm de largo, con una morfología foliar similar a la otra ramita, algo más romboidal, con hojas de 2,4 a 2,9 mm de alto x 5,1 a 6,1 mm de ancho. El extremo de este pedúnculo remata en un estróbilo femenino tipo *Araucaria mirabilis*, incompleto. Éste posee una base preservada de 2,8 cm de ancho, alcanza una anchura máxima preservada de 3,5 cm y puede haber alcanzado 3,5-4 cm de ancho máximo, mientras que el largo parece haber sido también de unos 3,5-4 cm.

Ejemplar de referencia de permineralizaciones (Figs. 5.36 A-D y 5.37)

Procedencia: Formación La Matilde, Sector Sendero Turístico.

LPPB 13750, LPPm 1899 y 1900.

Se trata de 4 fragmentos de conos femeninos de hábito araucarioide, fracturados y erosionados, con su interior parcialmente expuesto. Se describe aquí sólo el fragmento mayor, por presentar los restantes características idénticas.

Características macroscópicas: estróbilo femenino cortado en forma oblicua al eje, mide 6 cm de largo x 3 cm de ancho. Se estima que las dimensiones originales habrían sido de 5,5 cm de alto x 4 cm de ancho. Se observa exteriormente las apófisis de los complejos B-E dispuestos en una densa espiral. Son de forma romboidal, de aprox. 7 mm de alto x 7,6 mm de ancho, con el extremo superior aguzado, imbricado a otras escamas y presentan alas laterales, no pudiéndose individualizar claramente la lígula. El extremo del complejo presenta frecuentemente costillas longitudinales de aprox. 0,3 mm de espesor, de aspecto rígido (¿esclerénquima?) y color blanco, distinguible del resto de la superficie, de color rojizo. Estas costillas llegan a la mitad del complejo, y se hallan expuestas posiblemente por degradación previa a la fosilización.

Internamente, se observa una semilla invertida por escama, de 7 x 3 mm. Cubiertas seminales externas o parte del tejido interno de la escama ovulífera preservados. Las escamas inferiores no presentan evidencia de embriones, hallándose posiblemente estériles o abortadas. El largo total del complejo B-E más la semilla es de 1,5 cm. El eje del cono mide aproximadamente 1 cm de diámetro.

Secciones anatómicas (LPPm 1899 y 1900, Fig. 5.37)

Eje del cono con médula de preservación regular, compactada, de 6 x 8,5 mm de diámetro (Fig. 5.37 A), rodeada de dos anillos concéntricos de canales resiníferos en la zona cortical del eje. No deformada, la médula habría medido alrededor de 7 mm. Los canales resiníferos

externos miden aprox. 0,3 mm x 0,5-0,8 mm, mientras que los canales internos miden aprox. 0,2-0,3 mm de diámetro, hallándose compactados al igual que la médula. No es posible reconocer la vascularización del eje. Complejos B-E formados por una bráctea alada cuya sección transversal en la región de la apófisis mide aprox. 8,8 mm de ancho incluyendo las alas x 2,6 mm de alto, con 7-11 canales resiníferos preservados (Fig. 5.37 D-G). Escama leñosa suprayacente a la bráctea (Fig. 5.37 E, G) con canales resiníferos escasamente preservados (Fig. 5.37 G). Restos de la punta laminar decidua preservados sólo en ocasiones (Fig. 5.37 E). Escama ovulífera con una semilla invertida (Fig. 5.37 B, C). Las semillas miden 4,5-7 mm de largo x 1,8-2,2 mm de ancho máximo. Esclerotesta de 0,7-1 mm de ancho máximo en la parte más externa de la semilla y 0,3-0,5 mm en sus laterales (Fig. 5.37 C, I). Embriones con dos cotiledones (Fig. 5.37 H, J), cada uno de ellos con 4? haces provasculares preservados (Fig. 5.37 J).

ASIGNACIÓN

Todas las características anatómicas observadas son coherentes respecto de las descripciones anatómicas de *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder (ver diagnosis enmendada), en particular respecto de la constitución del complejo B-E y la presencia de una punta laminar aún presente, abundancia de canales resiníferos en el eje del cono y el complejo B-E, forma y constitución de la semilla y presencia de dos cotiledones. Por estos motivos se asigna el material estudiado a dicha especie. Las medidas de este cono corresponden a aquellas de los conos clasificados como "intermedios" por Stockey (1975, 1978).

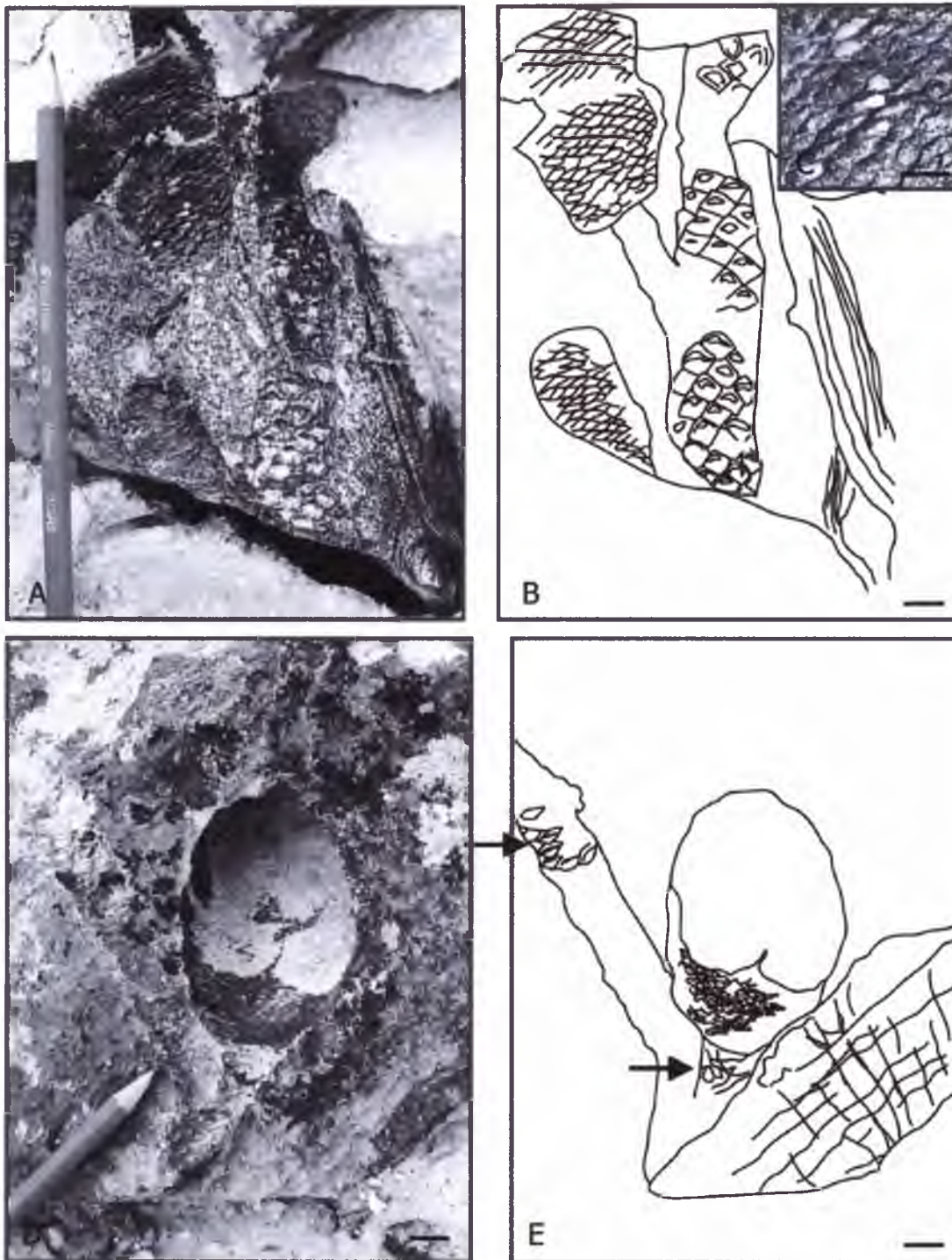


Figura 5.29: Imponentas de estróbilos femeninos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* en conexión orgánica con ramas foliosas tipo *Brachyphyllum*. Todos los ejemplares *in situ* en el yacimiento, Bosque Principal, sector Cerro de las Imponentas. **A, B:** Estróbilo femenino pedunculado sobre rama A3. Se observa una segunda impronta de cono incompleto y también de una ramita decorticada. **C:** detalle de la impronta de los complejos bráctea escama en vista frontal. **D, E:** Estróbilo femenino pedunculado, posiblemente superpuesto a la impronta de una rama de mayor diámetro. Se observa el follaje tipo *Brachyphyllum* (flechas). Escala: A, B= 1 cm, C= 5 mm, D, E= 1 cm.



Figura 5.30: Improntas de estróbilos femeninos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* en conexión orgánica con ramas foliosas tipo *Brachyphyllum*. Todos los ejemplares *in situ* en el yacimiento, Bosque Principal, sector Cerro de las Improntas. **A-C:** Mismo ejemplar. Estróbilo ubicado en forma terminal sobre un pedicelo, inserto en ángulo sobre una rama A3. **C:** Detalle de los complejos bráctea escama en vista frontal, probablemente erosionados. Se observa la transición abrupta entre el follaje del pedicelo y los complejos B-E del cono. **D:** Ejemplar similar al anterior, en el cual se observa la misma disposición y un pedicelo algo más largo. La transición entre el follaje vegetativo y los complejos B-E es abrupta. Escala: A-D= 1 cm.

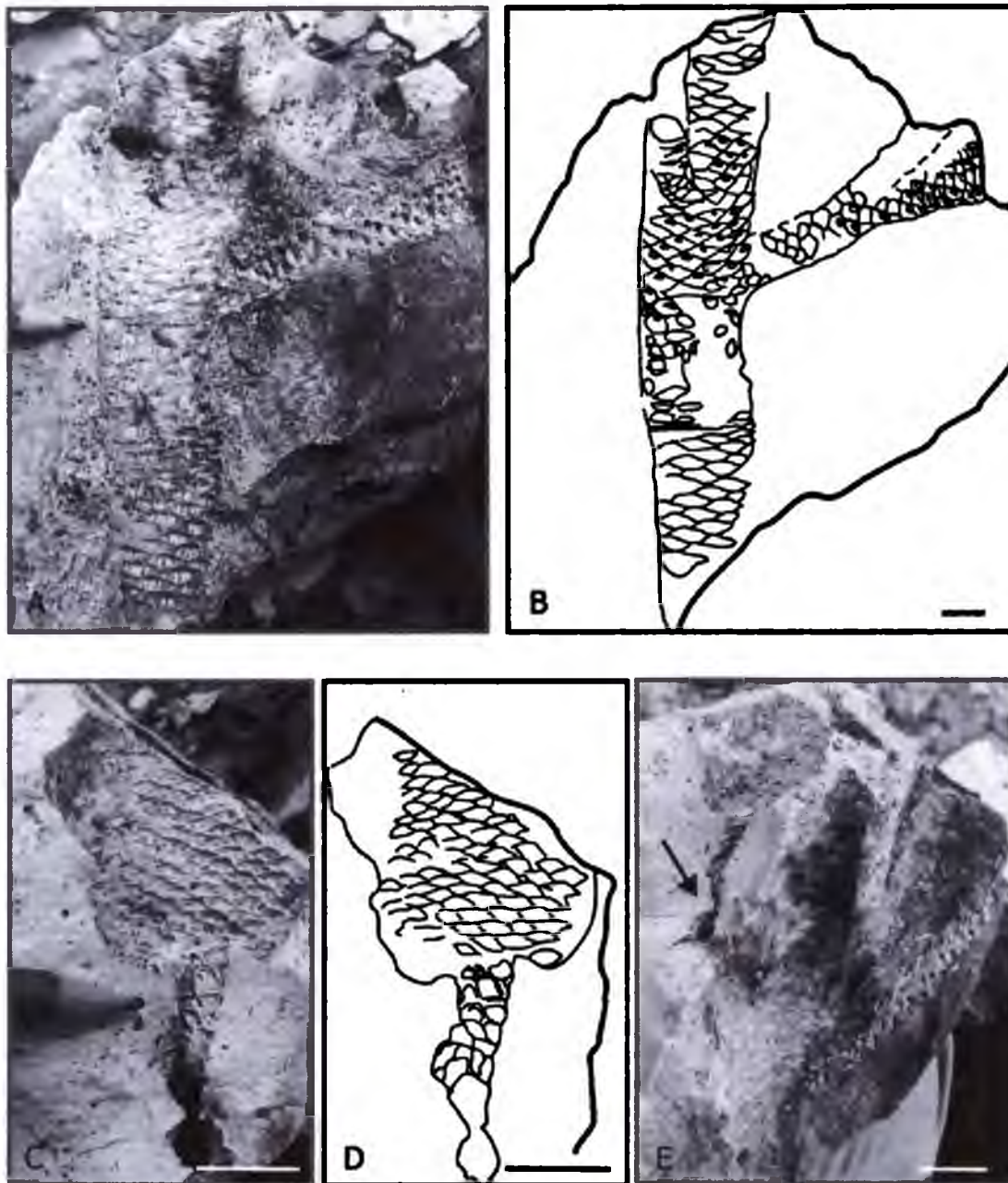


Figura 5.31: LPPB 13783. Impronta de estróbilo femenino de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* en conexión orgánica con ramas foliosas tipo *Brachyphyllum*. **A, B:** Rama A3 con rama A4 y pedicelo del cono en conexión orgánica. **C, D:** Detalle del cono rematando el extremo de un pedicelo similar en diámetro a las ramas A4. **E:** Detalle de la conexión orgánica del pedicelo del cono a la rama portadora A3. Escala: A-D= 1 cm; E= 2 cm.

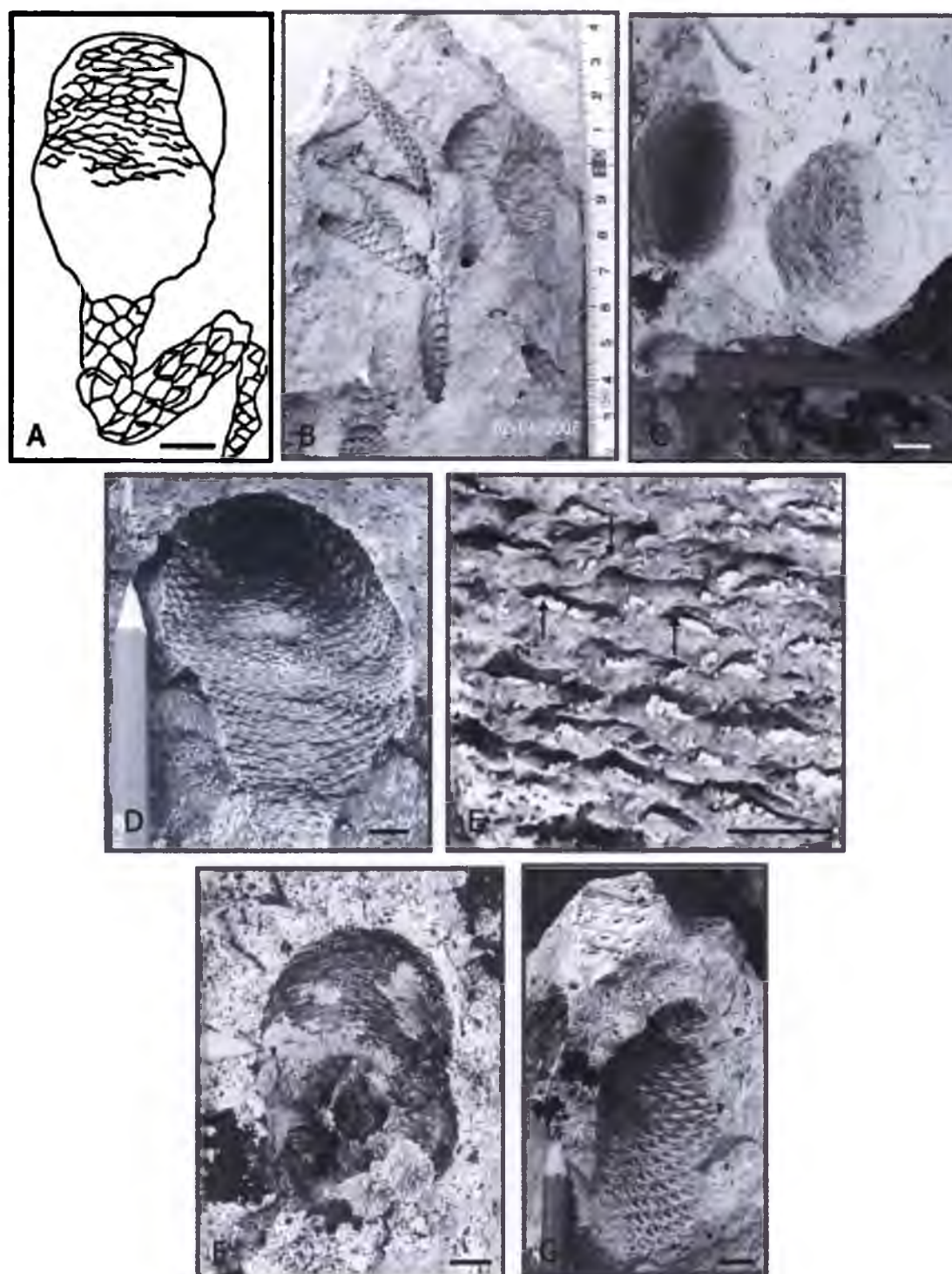


Figura 5.32: Imponentas de estróbilos femeninos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* procedentes del Bosque Principal, sector Cerro de las Imponentas. **A:** MNBP N° 198. Estróbilo en conexión orgánica con ramitas tipo *Brachyphyllum*. **B:** Estróbilos de pequeño tamaño en asociación íntima con ramas tipo *Brachyphyllum*, mismo ejemplar de A. **C:** Estróbilos compactados, *in situ* en el yacimiento. **D:** Estróbilo Incompleto, *in situ* en el yacimiento. **E:** Detalle de los complejos Bráctea-Escama del ejemplar en D. Se han señalado las apófisis de la bráctea con flechas. **F:** Estróbilo compactado, en el cual se aprecia el eje seccionado en corte transversal. **G:** Estróbilo incompleto. Escala: A-D, F- G= 1 cm, E= 5 mm.

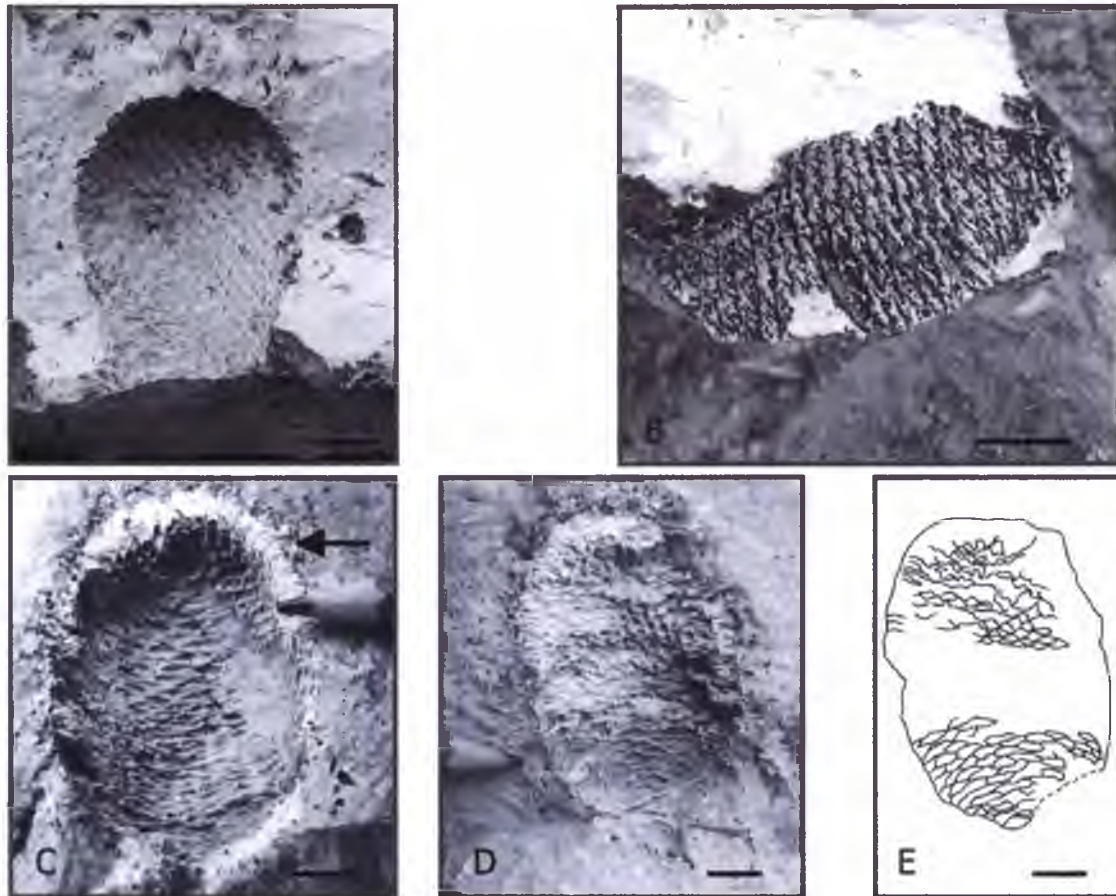


Figura 5.33: Imponentas de estróbilos femeninos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* procedentes del Bosque Principal, sector Cerro de las Imponentas. Todos los ejemplares *in situ* en el yacimiento excepto C. **A-B:** mismo ejemplar, con dos estróbilos incompletos y uno casi completo. **C:** LPPB 13792. Estróbilo femenino completo de *Araucaria* cf. *A. mirabilis*. Se aprecian las apófisis de las brácteas, levemente imbricadas (flecha). **D, E:** Imponenta y petrificación parcial de los tejidos del complejo B-E o seminales en la parte central del estróbilo. Escala: A-E= 1 cm.

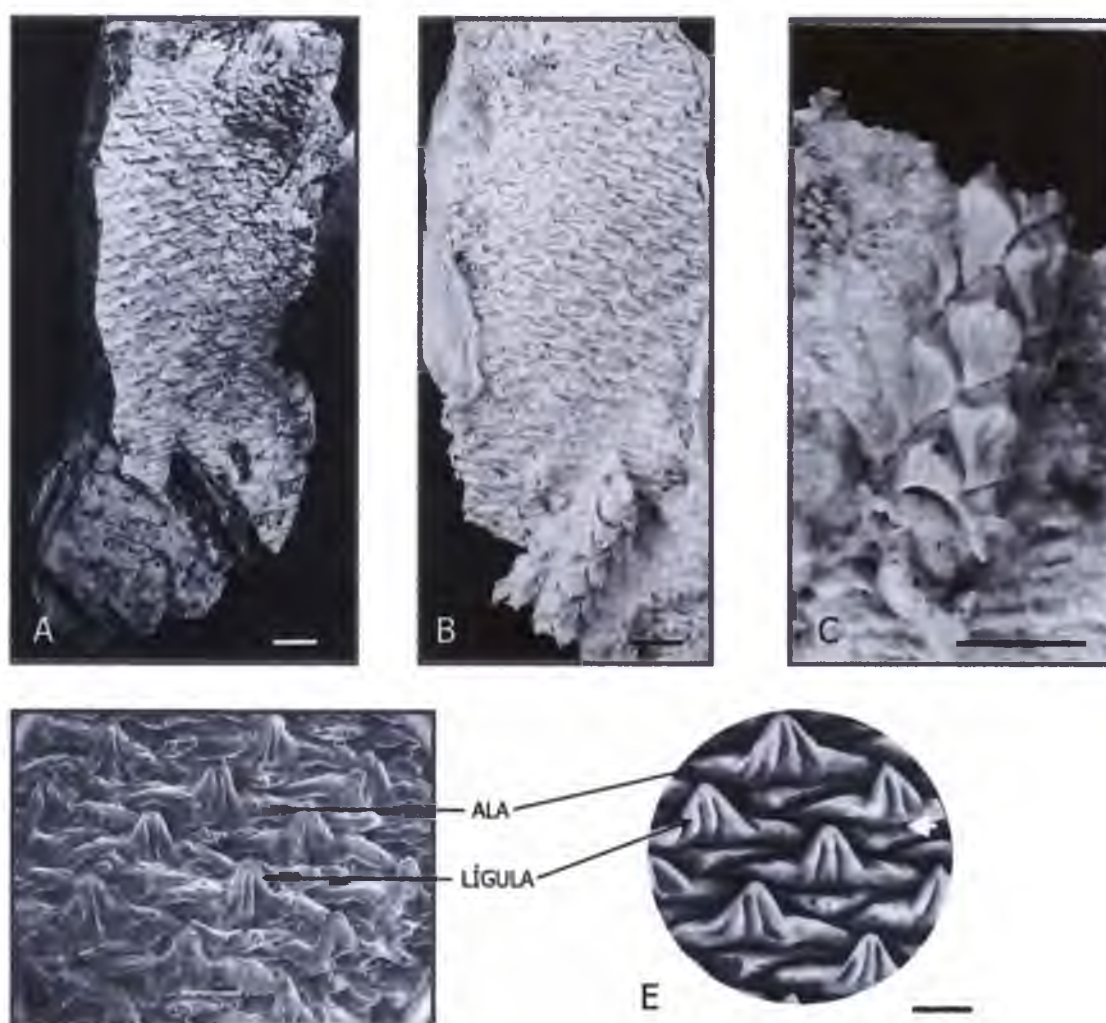


Figura 5.34: Imponentas de estróbilos femeninos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* procedentes del Bosque Principal, sector Cerro de las Imponentas. **A:** LPPB 13779. Imponenta de estróbilo incompleto, con una ramita tipo *Brachyphyllum* superpuesta. **B:** Réplica en caucho del mismo ejemplar, se aprecia la superficie externa de los complejos B-E, la curvatura de la lígula y su imbricamiento. **C:** Réplica en caucho de ramita A5 tipo *Brachyphyllum*, mismo ejemplar que en A. **D:** Imagen bajo MEB de la réplica en caucho del ejemplar en A y B. **E:** Dibujo esquemático de la imagen de D, se observa claramente la fractura de la apófisis de la bráctea (flecha blanca), probablemente por compactación previa a la fosilización del cono original (Ilustró: J. Rouaux). Escala: A= 5 mm, B- C= 5 mm, D-E= 2 mm.

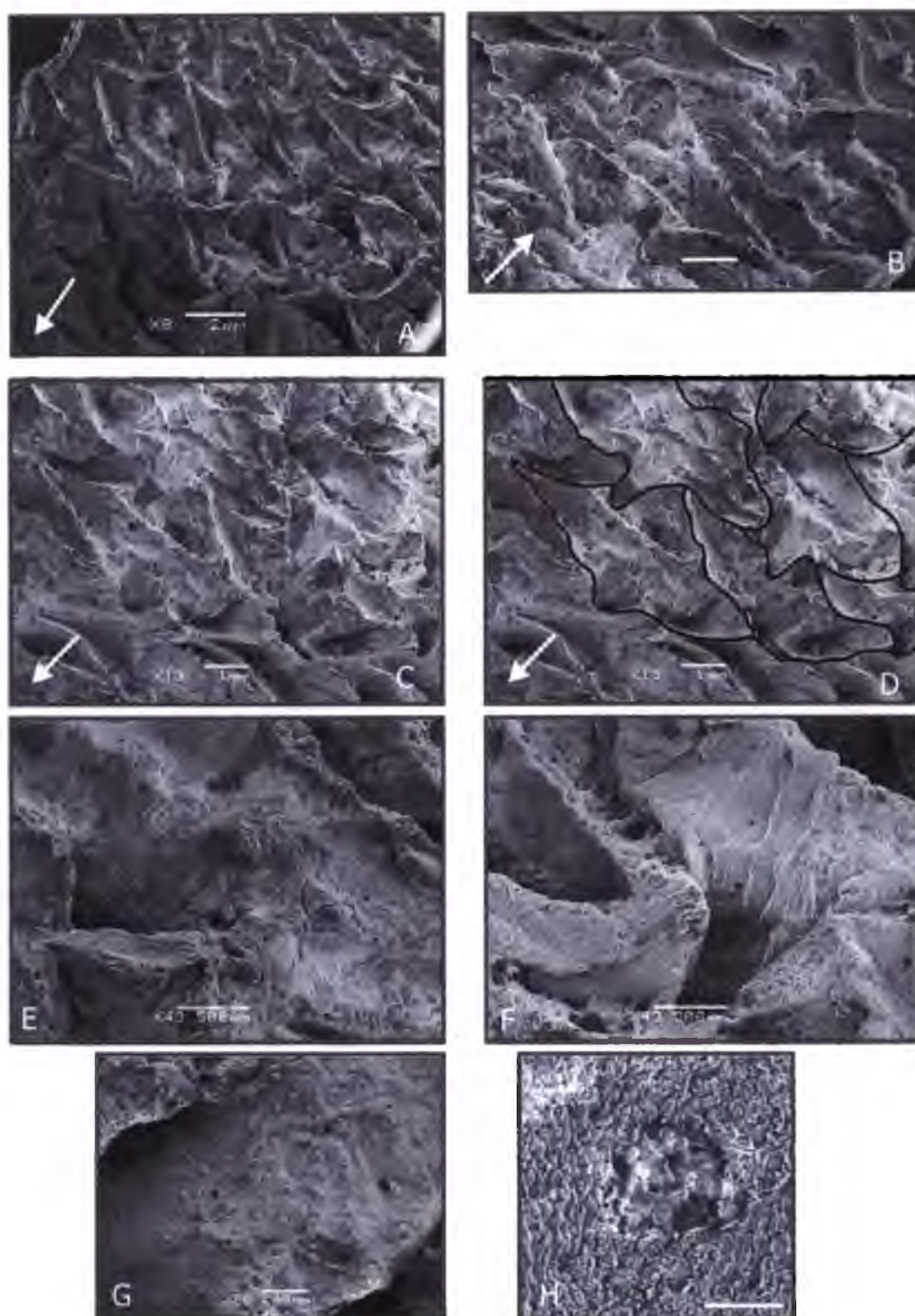


Figura 5.35. A-D: LPPB 13752. Impronta de estróbilos femeninos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* procedentes del Bosque Principal, sector Cerro de las Imponentas, vista bajo MEB. Se observan los complejos Bráctea-Escama en vista frontal, de forma romboidal, elongada transversalmente, y con ápice acuminado terminado en una lígula que se imbrica a la escama superior. Las flechas señalan la parte superior del cono. E, F: Detalle de la lígula, en la que se observan protuberancias que corresponden a moldes internos de estomas o cámaras estomáticas. G: Detalle de moldes internos de estomas o cámaras estomáticas. H: Detalle de estoma. Escala: A= 2 mm, B-D= 1 mm, E, F= 500 μ m, G= 200 μ m, H= 20 μ m.

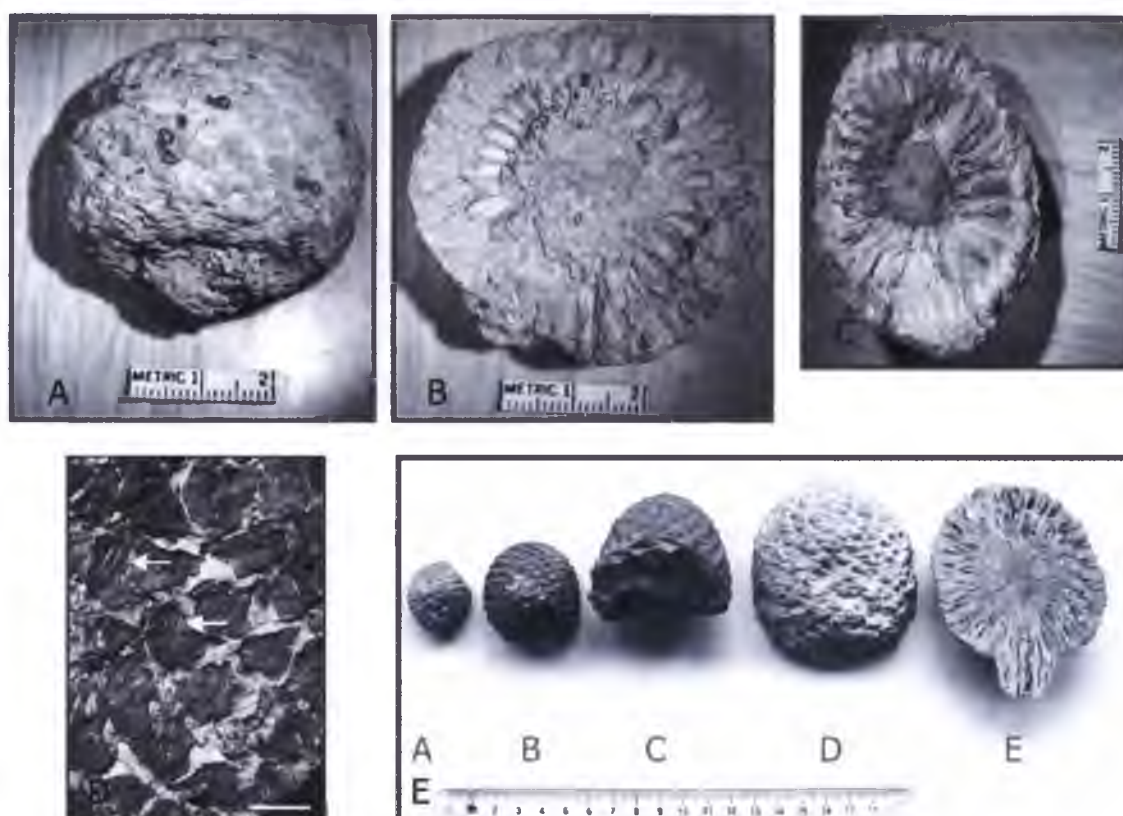


Figura 5.36. A-C: LPPB 13750. Estróbilos femeninos permineralizados de *Araucaria mirabilis* procedentes del Bosque Principal, sector Sendero Turístico (Recolectados por la Dra. Zamuner en 1987). **D:** Detalle de A, donde se observa la persistencia de la punta laminar estriada y erosionada (flechas). **E:** estróbilos femeninos de *Araucaria mirabilis* recolectados en zonas aledañas al MNBP, depositados en la colección del mismo. Corresponden a diferentes estados de maduración. Escala: A-C, E= milimetrada. D= 5 mm.

(Pág. Sigulente) **Figura 5.37: LPPB 13750 y LPPm 1899 y 1900.** Estróbilo de *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *amend.* Calder, permineralización. **A:** Sección transversal del eje del cono: sector medular de regular preservación y dos anillos concéntricos de canales resiníferos (flechas). **B:** Sección transversal, se aprecia la médula y la disposición invertida de las semillas. **C:** Detalle de B, donde se aprecia el aspecto dicotiledóneo de un embrión, cotiledones seccionados en forma longitudinal a su eje mayor. **D:** Sección longitudinal tangencial de sector más externo del cono. **E:** Detalle de D, se aprecia la composición del complejo B-E (Br= Bráctea; Eo= Escama ovulífera) y la punta laminar persistente (Pl). **F:** Sección longitudinal tangencial del cono, por compresión se observa que el corte atraviesa un sector más externo (parte inferior de la imagen) donde se aprecia la forma general del complejo B-E y un sector más interno (parte superior) que ha seccionado varias semillas, apreciándose la sección circular de los embriones (flechas). **G:** Sección longitudinal tangencial comprimida, superponiéndose planos transversales y longitudinales de los complejos B-E. Se distinguen las brácteas (Br) con numerosos canales resiníferos (Cr) y posiblemente las escamas ovulíferas (Eo) también con canales. **H:** detalle de F, se observa la escleroteca (Sc) bien desarrollada y los 2 cotiledones (Cot). **I:** Detalle de las semillas con escleroteca (Sc) bien desarrollada. **J:** Detalle de H, embrión con dos cotiledones con al menos 4 haces provasculares preservados (puntos oscuros). Escala: A-I= 2 mm; J= 1 mm.

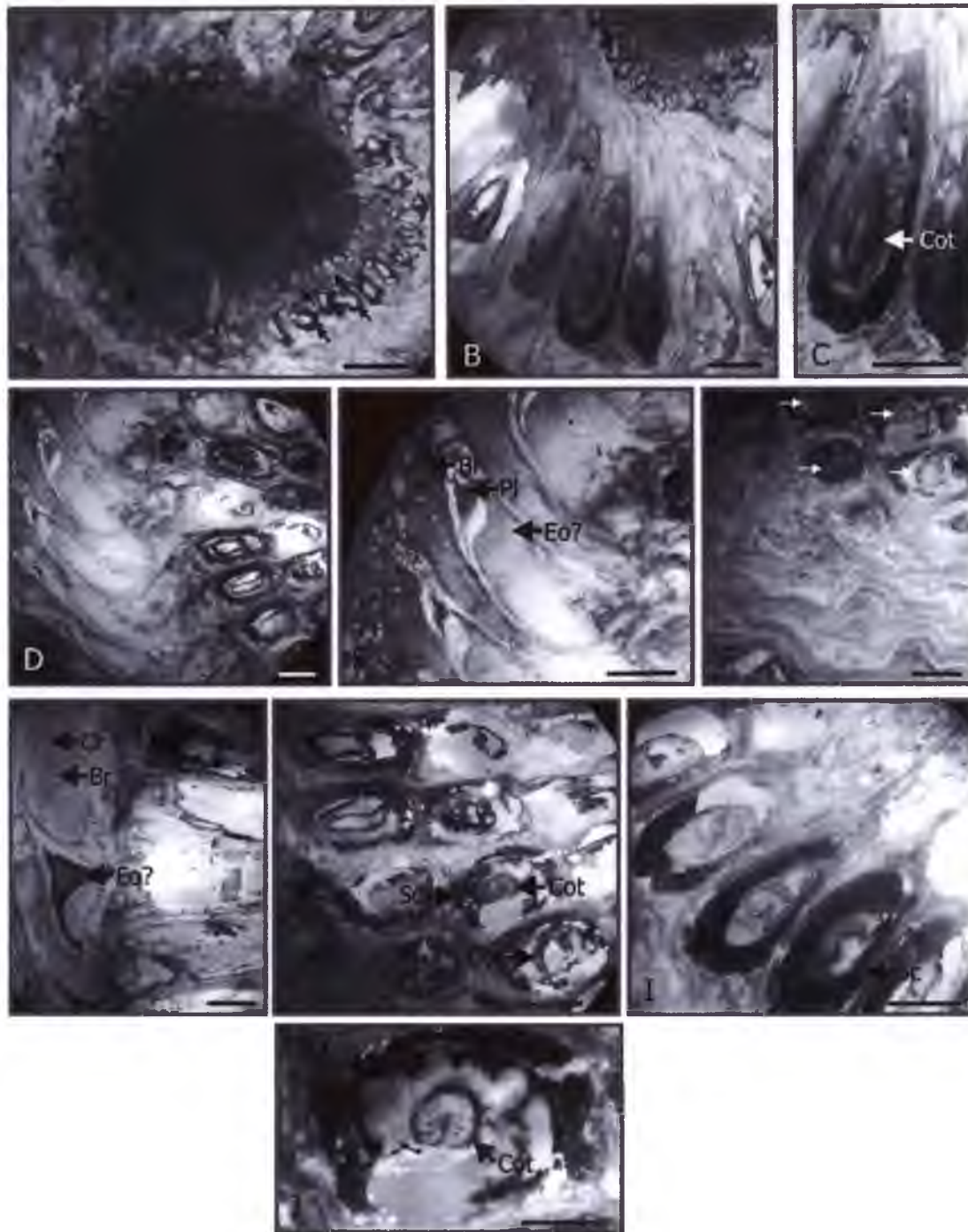


Figura 5.37: LPPB 13750, LPPm 1899 y 1900. *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder, permineralización. Referencia en página anterior.

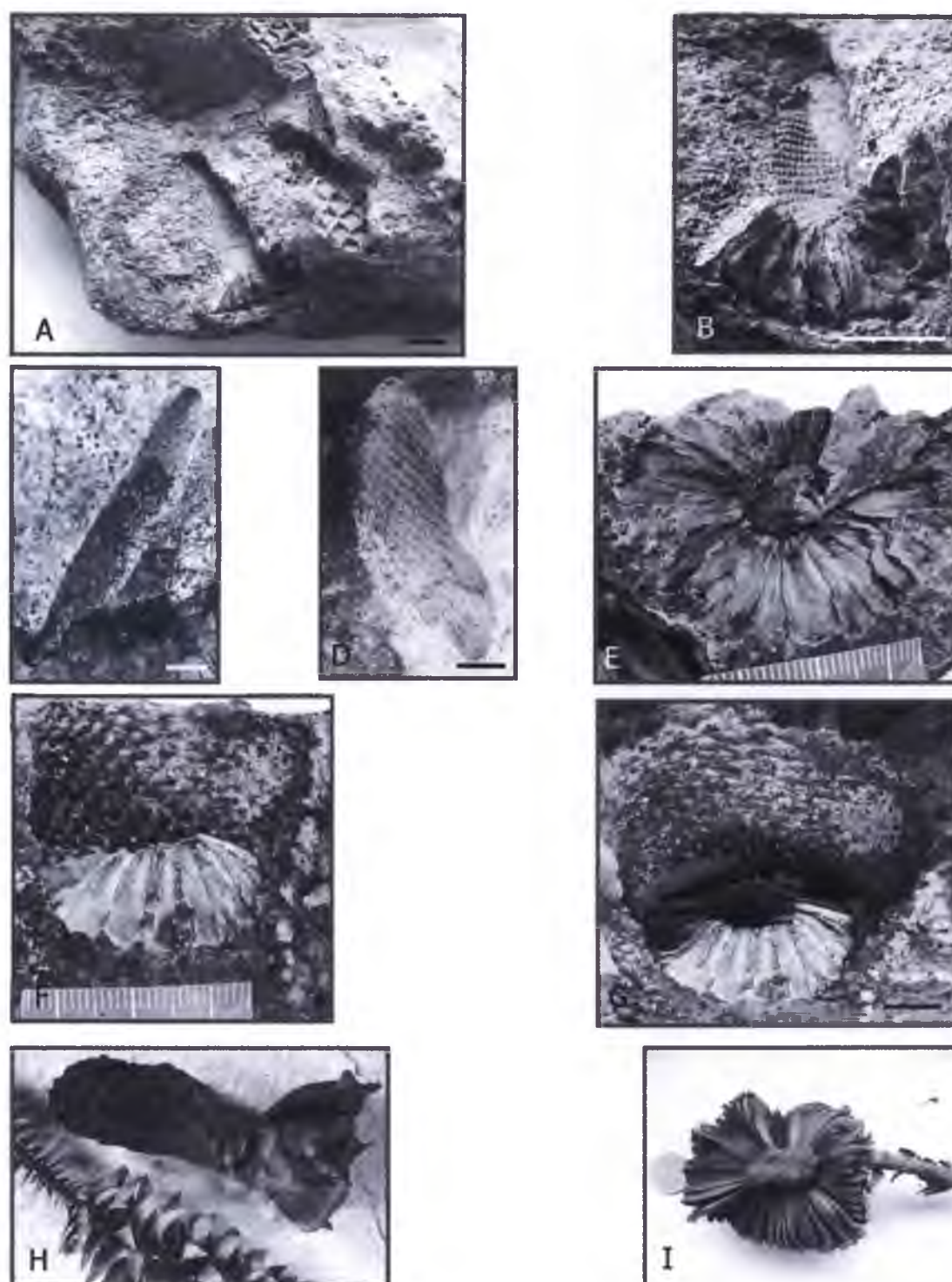


Figura 5.38. A-G: Improntas de estróbilos femeninos *Araucaria* cf. *A. mirabilis* procedentes del Bosque Principal, sector Cerro de las Improntas. **A:** Ejemplar s/nº de la colección del MNBP. Estróbilo femenino de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* que ha perdido todas las escamas seminíferas con excepción de las inferiores. **B:** Detalle del anterior. **C:** Eje de estróbilo femenino que ha perdido completamente las escamas (en yacimiento). **D:** LPPB 13778. Eje de estróbilo femenino que ha perdido todas las escamas. **E:** LPPB 13784. Estróbilo comprimido y seccionado en sentido transversal al eje, se observan las escamas seminíferas completamente expuestas y el interior del eje. **F-G:** LPPB 13782. Impronta de la superficie externa del cono y petrificación de las escamas seminíferas superiores. **H:** Estróbilo femenino de *Araucaria bidwillii* actual, sólo escamas inferiores preservadas. **I:** Estróbilo femenino de *Araucaria araucana* actual, que ha perdido parcialmente sus escamas. Escala: A, B= 1 cm, C, D= 5 mm, E, F= milimetrada, G= 1 cm, H= longitud aproximada del cono 15 cm, I= diámetro moneda 2,5 cm.



Figura 5.39: Estróbilos femeninos en representantes actuales de la familia Araucariaceae, todos pedicelados con excepción de *A. araucana* que se ubican en forma terminal sobre los ejes A3 más vigorosos. A: *Araucaria scopulorum*. B: *A. heterophylla*. C: Derecha: *A. bidwillii*, Izquierda: *A. cunninghamii*. D: *A. cunninghamii*. E: *A. angustifolia*. F: *A. araucana*. G: *Agathis australis*.

Tabla 5.1: Datos de las improntas y petrificaciones de estróbilos femeninos tipo *Araucaria mirabilis* aquí descriptos. Repositorios: MNBP: Colección del Monumento Natural Bosques Petrificados, LPPB: División Paleobotánica, Museo de Ciencias Naturales de la Plata. Y= material descripto y fotografiado *in situ* en el yacimiento.

Repositorio	Figuras	Alto x ancho del cono (cm)	Alto x ancho del complejo B-E en vista frontal (mm)	Otros caracteres
MNBP 198	Fig. 5.32 A	4,4 x 3,4	s/d	Impronta en conexión orgánica con ramas foliosas de <i>Araucaria cf. A. mirabilis</i> .
MNBP 198	Fig. 5.32 B	2,2 x 1,7 2,6 x 1,7	1,7-2 x 4-6	Impronta en asociación estrecha con ramitas de <i>Araucaria cf. A. mirabilis</i> .
MNBP 198	Fig. 5.32 B	1,7 x 1,1 pres.	s/d	Impronta en asociación estrecha con ramitas de <i>Araucaria cf. A. mirabilis</i> .
MNBP s/nº	Fig. 5.38 A, B	3,5 x 1 Diámetro basal 2,5 cm?	1,5 x 1,3 (cicatrices de los complejos), escamas de 1 cm de largo	Impronta, sólo últimas escamas preservadas. En asociación estrecha con ramas foliosas de <i>Araucaria cf. A. mirabilis</i> .
LPPB 13793	—	6 x 4	2 x 5	Impronta. En algunos casos, lígula preservada?
LPPB 13796	Fig. 5.32 G	6,5 x 3,4	2,4-2,9 x 5,7-5,9	Impronta en asociación estrecha con un fragmento de rama de 2,3 cm de ancho con follaje asignable a <i>Araucaria cf. A. mirabilis</i> .
LPPB 13750	Fig. 5.36 A-D	5,5 x 4 4 x 4,5	7 x 7,6 5 x 6	Permineralizaciones. Complejos B-E completos, posiblemente con lámina conservada.
LPPB 13792	Fig. 5.33 C	4,4 x 3,4	1,5 x 4,4	Impronta, interior de las escamas preservadas. Se observa el imbricamiento de los extremos de las escamas (¿lígula?)
LPPB 13783	Fig. 5.30 A-E	3,5-4 x 3,5-4	1,5-1,8 x 4,8-5,5	Impronta en conexión orgánica con ramas foliosas de <i>Araucaria cf. A. mirabilis</i> .
LPPB 13779	Fig. 5.34 A-D	4,5 x 2,3 preserv.	3,1 x 4,4 (sup. externa del complejo, incluyendo lígula)	Impronta incompleta. Apófisis de los complejos B-E, de forma romboidal, se aprecia la curvatura de la lígula y su imbricamiento respecto de la escama inmediatamente superior.
LPPB 13778	Fig. 5.38 D	3 x 1	1,6-1,9 x 1-1,4 (cicatrices de los complejos)	Se halla superpuesta una ramita foliosa. Impronta, como completamente descamado, se preserva solo el eje.

Tabla 5.k (Continuación).

Repositorio	Figuras	Alto x ancho del cono (cm)	Alto x ancho del complejo B-E en vista frontal (mm)	Otros caracteres
LPPB 13784	Fig. 5.38 E	Ancho= 3,8 Alto= ?	Escamas seminíferas de 14 mm de largo x 7 mm de ancho máximo en vista longit. Semillas de 9 mm de largo x 3 mm de ancho máximo.	Impronta, cono compactado y parcialmente seccionado en sección transversal, con las escamas seminíferas y el eje del cono expuestos. Eje de 0,9 cm de diámetro.
LPPB 13782	Fig. 5.38 F, G	Ancho= 3,6 Alto= ?	Escamas seminíferas de 13 mm de largo x 5 mm de ancho máximo en vista longit. Semillas de 10 mm de largo x 2,5 mm de ancho máximo.	Impronta de la superficie externa del cono y escamas seminíferas superiores parcialmente petrificadas. Eje de 0,9 cm x 1,2 cm de diámetro (compactado).
Y	Fig. 5.32 D, E	9 x 6,3	2,5 x 7	Impronta. ¿Lígula preservada?
Y	Fig. 5.29 D, E	6,5 x 4,5	s/d	Impronta en conexión orgánica con ramas foliosas de <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> y asociación estrecha con improntas de corteza de ramas.
Y	Fig. 5.33 D, E	6,2 x 4	1,6-1,9 x 4,3-5,9	Impronta. ¿Lígula preservada?
Y	Fig. 5.32 C	4 cm de ancho aproximado (3,8; 4,7)	2 x 7,4	Impronta. Compactados
Y	Fig. 5.29 A-C	5,3 x 3 3,6 x 2	1,7-1,9 x 4,1-4,8	Impronta en conexión orgánica con ramas foliosas de <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> .
Y	Fig. 5.33 A-B	4,5 x 2,3 4 x 3,7	1,5-2 x 4-5	Impronta. ¿Lígula preservada?
Y	Fig. 5.31 A-C	4 x 4	1,9-2,2 x 4,6-7	Impronta en conexión orgánica con ramas foliosas de <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> .
Y	Fig. 5.32 F	4,7 cm de diámetro aproximado	s/d	Impronta. Roto y/o compactado
Y	Fig. 5.38 C	3,4 x 0,6	1,8 x 1,6	Impronta. Cono completamente descamado en asociación estrecha con ramas foliosas de <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> .
Y	—	2,3 x 2,3 4 x 2	1,8 x 4 1,2 x 4,8	Impronta en asociación estrecha con fragmentos de ramitas de <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> .
Y	Fig. 5.31 D	3,3 x 3	2,3 , 5,7	Impronta en conexión orgánica con ramas foliosas de <i>Araucaria</i> cf. <i>A. mirabilis</i> .

Resumen, discusión y determinación de los ejemplares estudiados

Se contabilizó un total de 29 (veintinueve) estróbilos femeninos, entre improntas y permineralizaciones. Las dimensiones fueron estimadas sólo para los conos más completos y no deformados, obteniéndose un promedio de 4,3 (1,7-9) cm de alto x 3,3 (1,1-6,3) cm de ancho, es decir que son subesféricos a ovoidales. Los ejes de conos descamados miden 3-3,5 cm de alto x 0,6-1 cm de ancho (diámetro), medidas coherentes con conos completos de las dimensiones antes mencionadas. Los pedicelos portadores de estróbilos miden 3 (1,5-5,5) cm de largo y 1 (0,6-1,6) cm de ancho.

Dentro de las actuales Araucariaceae, se hallan conos pedicelados en diversas especies de la sección *Eutacta* (Fig. 5.39) (i.e. *Araucaria subulata*, *A. humboldtensis*, *A. cunninghamii*, *A. scopulorum*, *A. heterophylla*) y en la sección *Bunya* (*A. bidwillii*). Dentro de la sección *Araucaria*, *A. araucana* presenta conos sésiles, generalmente terminales sobre ramas de última categoría y raramente laterales; *A. angusfolia* posee conos subsésiles y la sección *Intermedia* también posee conos subsésiles o cortamente pedunculados (Wilde y Eames, 1952). También el género *Agathis* presenta conos pedicelados. La ubicación de los conos en el extremo de pedicelos más o menos cortos, insertos en forma lateral sobre ramas mayores, parece ser una condición ampliamente difundida en las Araucariaceae, y se considera que la especie aquí descrita puede haber tenido un aspecto muy similar al ilustrado para los conos de *A. heterophylla*, pero con un menor número de estróbilos por rama, de hecho no se han hallado grupos de estróbilos.

El sector interno del pedicelo se halló preservado en los ejemplares de las Figs. 5.32 F y 5.38 E-G. Dicho sector presenta una zona central medular de 5 x 8, 5 mm de diámetro, rodeada de un anillo continuo de tejido vascular, de 2-2,5 mm de grosor.

Los complejos B-E se disponen en densa espiral, sus dimensiones totales pudieron ser medidas en el caso de las permineralizaciones y las improntas de conos descamados que preservan las escamas parcialmente petrificadas (Figs. 5.36 A-D y 5.38 A, B, E-G) estimándose el largo en 1-1,5 cm x 0,5-0,7 cm de ancho máximo. En vista frontal, las apófisis de los complejos B-E son de forma romboidal, la bráctea presenta alas extendidas horizontalmente, mientras que la escama presenta una prominente lígula (no siempre preservada) que se extiende hacia arriba del complejo y se superpone al complejo inmediatamente superior. Las medidas de las apófisis son de 1,9 (1,2-3,1) mm de alto x 4,6 (1,2-7,4) mm de ancho, aunque cuando fue posible hallarlas en forma completa, incluyendo la lígula, midieron 3,1-7 x 4,4-7,6 mm (Figs. 5.34 A, B, D; 5.35 A-F y 5.36 A, D). La lígula presenta, cuando la preservación es particularmente buena, dos surcos centrales (Figs. 5.34 D y 5.35 F). Escamas ovulíferas uniseminadas, las semillas miden 9-10 mm de largo x 2,5-3 mm de ancho máximo.

De las características morfológicas observadas en las improntas, su comparación con la morfología de las permineralizaciones halladas y las dimensiones generales de los conos, se deduce una gran homogeneidad de estróbilos femeninos. La morfología interna y externa de estos conos, fundamentalmente respecto a la forma romboidal de la apófisis de la escama, extremo superior (lígula) aguzado e imbricado con otras escamas, dimensiones de los conos y semillas y características de las mismas, son de características muy similares a las de *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder. Los escasos conos hallados como permineralización corresponden con seguridad a *A. mirabilis*, pero al no haberse hallado petrificaciones de estos conos en conexión con las ramas, se opta aquí por designar el material de improntas hallado, tanto de conos femeninos como de ramas foliosas en conexión orgánica con los mismos, como *Araucaria cf. A. mirabilis*, sugiriéndose como altamente probable que la "planta de *Araucaria mirabilis*" produjera follaje tipo *Brachyphyllum*.

A modo de comparación, se utilizaron también ejemplares de *A. mirabilis* existentes en la colección del MNBP, procedentes de zonas aledañas al mismo (Fig. 5.36 E). De izquierda a derecha miden (alto x ancho, en cm): a) 3 x 2,7; b) 4,3 x 4; c) 4,7 preservado ($\angle$ total 7,5?) x 5,6; d) 8 x 7 y e) 7,3 x 7 con un pedicelo de 2,6 cm de ancho.

De la comparación realizada, se deduce que las improntas estudiadas corresponden a los conos menores estudiados por Calder (1953), y aquellos definidos como conos pequeños e intermedios por Stockey (1978).

De los conos petrificados depositados en la colección del MNBP, son comparables mayormente al cono b) y en menor medida al c).

Sin embargo, no podemos aseverar que se trate de conos maduros o inmaduros, dado que esto se puede analizar sólo en base a secciones longitudinales de petrificaciones. Las dimensiones de las semillas coinciden completamente con aquellas pertenecientes a conos maduros descriptas por Calder. En todo caso, la autora señala que no hay evidencia que sugiera que los conos de menor tamaño sean inmaduros, dado que halla uno de 5 cm de largo y diámetro con embriones completamente formados en las semillas. Los estudios de Stockey (1978) corroboran las ideas de Calder, demostrando que algunos óvulos abortados pueden mostrar una expansión y desarrollo de los tegumentos similar a aquellos en las semillas fertilizadas, por este motivo, la viabilidad de las semillas no puede ser determinada por el tamaño de la semilla.

Algunos ejemplares aquí estudiados son de tamaño extremadamente pequeño, y en los cuales no se diferencian las partes del complejo B-E, son comparables con aquellos ilustrados por Wieland (1935, Lám.6 Figs. B-F). En los mismos, no resulta posible diferenciar bráctea de escama ni tampoco un embrión, por lo que Wieland los describió como posibles conos masculinos y los asignó a una nueva especie que denominó *Proaraucaria patagonica*. La

misma sin embargo, fue puesta en sinonimia por Calder (1953) con *Araucaria mirabilis*, por lo que se trataría de conos femeninos de menores dimensiones.

La morfología superficial de las escamas seminíferas varía, probablemente de acuerdo a la edad y la condición del cono y también debido al grado de meteorización de la superficie. Calder (1953: Lám. 4 Fig 38, 39) ilustra un cono donde la superficie de las escamas tienen extremos *laminares, longitudinalmente estriados*. Descripciones previas de los conos (Gothan, 1925; Spegazzini, 1924) los ilustran con láminas triangulares similares en las escamas seminíferas. Sin embargo, la mayoría de los conos tiene una morfología superficial compuesta por una prominente apófisis de la bráctea, alas laterales marcadas y una gran lígula. El detalle de secciones longitudinales aclara este panorama, revelando que esta última condición es el resultado del desprendimiento de una punta laminar, aunque la erosión de la superficie puede ocasionalmente causar esto. En la Lám. 4, figs. 40 y 42 se observa la punta laminar cubriendo la lígula, pudiéndose comprobar también la presencia de una posible zona de abscisión en la base de esta punta laminar. Estas diferentes “variedades” de conos serían estadios diferentes en el desarrollo de la misma especie; en numerosas Araucariaceae actuales existe una punta laminar o espina en la escama seminífera que suele desprenderse cuando el cono está maduro.

Los fragmentos de conos permineralizados aquí descriptos (Fig. 5.36 D) presentan una similitud externa importante con los conos ilustrados por Calder (1953: Lám. 4 figs 38, 39) y por Jung *et al.* (1992: p. 72) y es posible que se halle preservada la punta laminar estriada. En cambio, en la mayoría de las improntas, la calidad de preservación permite reconocer sólo la forma general del complejo B-E, romboidal, generalmente sin lámina preservada, con una lígula prominente e imbricada a la escama inmediatamente superior.

Modo de dispersión

Respecto del modo de dispersión, es notable el hallazgo de ejes desnudos que han perdido completamente sus escamas o preservan únicamente las escamas inferiores o superiores (Fig. 5.38 A-G). Esto ha sido ya ilustrado o descripto por diversos autores (Wieland, 1935; Calder, 1953; Stockey, 1975, 1978).

Stockey (1978) señaló que los conos mayores, con embriones de *A. mirabilis* en un estado maduro de desarrollo, indicarían que las escamas no eran desprendidas en este estadio, si no que podrían haber permanecido en el cono intacto, hasta el desprendimiento del mismo, como ocurre en *A. bidwillii* actual. Sus conos comúnmente caen al suelo con las escamas aún verdes y se desintegran a medida que las escamas se van secando (Burrows *et al.*, 1992). Como las semillas usualmente permanecen en el cono o próximo a él, la dispersión puede verse limitada al área cubierta por el rodamiento del cono en pendientes o al transporte por agua (Huth, 2002). A medida que el cono se va secando, las semillas son liberadas y quedan a

disposición de los animales, son fácilmente removibles, y constituyen una excelente fuente de alimento para aves y mamíferos como el possum (*Trichisorus* sp.) y ratas (*Rattus* sp.) (Stockey, 1978; Smith, 2008), que actúan como importantes agentes de dispersión. El tejido de la escama que recubre los tegumentos seminales de *A. mirabilis* es muy delgado, y podría haber sido roto fácilmente para liberar las semillas, por lo que es posible que pequeños animales hubieran servido como agentes de dispersión, enterrando las semillas y efectivizando la germinación (Stockey, 1978).

Viabilidad y colonización

Havel (1971) señaló para *A. hunsteinii* que la viabilidad se pierde casi por completo a las 8 semanas (2 meses) luego de desintegrarse el cono. Algo similar ocurre en otras especies del género, por ejemplo en *A. araucana* la viabilidad es de 3 a 4 meses (Rodríguez *et al.*, 1983), en *A. angustifolia* de 10 semanas (2 meses y medio) y en *A. heterophylla* de alrededor de 1 mes (Francis, 1994). En todos los casos, la viabilidad se pierde rápidamente cuando las temperaturas son altas.

Havel (*op. cit.*) indicó que no hay absolutamente una duración de semillas de año a año. La colonización de áreas devastadas por un incendio de gran escala u otra catástrofe natural, debería ocurrir inmediatamente, dado que la fuente de semillas quedaría destruida y no habría semillas viables más allá de 4 meses. Excepto por semillas provenientes de áreas cercanas (menos de 60 m) no afectadas, no habría nuevas semillas disponibles hasta que los colonizadores originales alcancen la madurez.

Por analogía, se puede inferir que la (re)colonización de los sustratos volcánicos de la Barda Blanca y del Bosque Principal debería haber ocurrido muy rápidamente, unos dos meses como máximo a partir de las primeras caídas de cenizas. La germinación de semillas podría haber ocurrido a partir de un banco de semillas procedente del bosque progenitor o bien de áreas aledañas, pero en ningún caso muy lejanas.

Momento del sepultamiento

En el yacimiento del MNB, a semejanza de otras localidades donde aflora la Formación La Matilde, no se han hallado escamas seminíferas sueltas. Gothan (1950) enfatizó este particular, sugiriendo que estos conos no liberarían sus escamas a la madurez. Calder (1953) en cambio interpretó que esta ausencia podría ser explicada en términos de la estación en que el bosque fue sepultado. Las semillas en los conos aún no habrían sido liberadas, y aquellas del año anterior habrían germinado y estarían representadas por los numerosos renovales petrificados que se hallan en el yacimiento.

Stockey (1975, 1978) señaló que la mayoría de los embriones estudiados se hallan en la etapa de “telofase”. Si el bosque fue cubierto por cenizas en el momento que la mayoría de los

conos se hallaban con embriones en estado de telofase y los restantes conos se hallaban aún inmaduros, el resultado sería el que efectivamente se observa en el yacimiento de Cerro Cuadrado y zonas aledañas: plántulas de 1-2 años anteriores, conos inmaduros de pequeño tamaño y conos maduros con embriones en la mencionada etapa. Smith (2008) describió que los actuales conos ovulados de *A. bidwillii* demoran 1 año y medio en desarrollarse. El hallazgo de conos en dos estadios básicos de desarrollo sugiere que el bosque fue sepultado por un único evento volcánico o por eventos muy próximos en el tiempo.

COMPARACIONES Y DISCUSIÓN

Los conos de este tipo fueron inicialmente diagnosticados por Spegazzini (1924) como *Araucarites mirabilis*. Gothan (1925) publicó el nombre *Araucarites windhausenii* para materiales recibidos de la colección de Windhausen. Posteriormente, Windhausen (1931) red denominó los materiales por él colectados, instituyendo una nueva combinación del género *Araucaria* con el epíteto específico de Spegazzini, pero sin dar ningún tipo de descripción del material. Wieland (1929, 1935) estableció varias especies de conos, que asignó al género *Proaraucaria*. Calder (1953) efectuó un estudio más detallado, tanto morfológico como anatómico, y realizó una enmienda de la diagnosis original, incluyendo también *Proaraucaria mirabilis* (Speg.) Wieland, *P. elongata* Wieland, *P. patagonica* Wieland, *P. mirabilis* var. *minima* Wieland y *P. mirabilis* var. *elongata* Wieland, todas como *Araucaria mirabilis*, concluyendo que no había diferencias anatómicas que justificaran la separación de estos taxa. Calder denotó además que el nombre genérico *Araucaria* debería usarse, mientras que *Araucarites* se reservaría para conos o ramas de hábito araucarioide sin preservación de detalles estructurales. Como *Araucaria mirabilis* tiene preservación de estructura, el nombre genérico *Araucaria* es utilizado, a pesar que *Araucarites* tiene prioridad taxonómica. Calder asignó esta especie a la sección *Bunya* Wilde y Eames (1952), debido a la presencia de escamas aladas y una lígula fuertemente vascularizada, doble vascularización del complejo B-E y similitud embrional.

Araucaria mirabilis (Speg.) Windhausen emend. Calder

1924. *Araucarites mirabilis* Spegazzini, p. 126, text-figs. 1-3, 4 (1-7)

1925. *Araucaria windhausenii* Gothan, p. 200, láms. 2-7, lám. 8 fig. 1

1929. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.) Wieland, p. 60

1931. *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen, p. 201

1935. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Wieland, p. 19, lám. I; lám. 7 figs. 2, 3; lám. X; lám. XI, figs. 1, 2, 4; text-fig. 4.

1935. *Proaraucaria mirabilis* var. *elongata* Wieland, p. 26, lám. 8, fig. 1; lám.9, fig. 2; lám. 12, fig. 4
1935. *Proaraucaria patagonica* Wieland, p. 26, lám. 6, figs. B,D,E, F.
1936. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Darrow, p. 328, text-figs. 1-13.
1936. *Araucarites mirabilis* Speg.: Gordon, p. 14
1939. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Darrah, p. 222, text-figs. 133, 134
1940. *Araucaria mirabilis* (Speg.): Florin, p. 36
1944. *Araucaria mirabilis* (Speg.): Florin, p. 513.
1947. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Arnold, p. 313, text-fig. 156.
1947. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Andrews, p. 177, text-fig. 121.
1948. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Wilde y Eames, p. 312.
1949. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Feruglio, p. 129.
1951. *Proaraucaria mirabilis* (Speg.): Feruglio, p. 35.
1953. *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder, láms. 3, 4, 5; text-figs. 2-4.

Diagnosis enmendada:

***Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder**

Conos seminíferos de forma esférica a algo elipsoide, de 4 a 8 cm de altura y 4 a 8 cm de diámetro. Escamas ovulíferas numerosas, dispuestas en una densa espiral, uni-seminadas. Cada complejo bráctea-escama está compuesto por una escama ovulífera sobrepuesta a una bráctea leñosa gruesa y alada, con una punta laminar decidua, que al desprenderse revela la gran lígula leñosa por encima de la apófisis romboidal de la bráctea; la escama fértil está fusionada con la bráctea cerca de dos tercios de su longitud, de modo que la profundidad del sulco ligular es de cerca de un tercio de la longitud de la escama fértil. Escamas de conos seminíferos maduros de 13-16 mm de longitud y 10 mm de ancho incluyendo el ala, aguzándose algo hacia la base. Lígula de 4 mm de ancho, 1,2 mm de alto y cerca de 5 mm de largo. Semilla de 8 mm de largo y 3 mm de ancho, invertida, albuminosa, aparentemente embebida en el tejido de la escama fértil; testa con una gruesa capa pétrea. Embrión grande, dicotiledóneo, con numerosos suspensores en su base. Sin evidencia del modo de dispersión de las semillas.

Eje del cono ancho, con una médula ancha incluyendo esclereidas ramificadas, rodeada por un estrecho anillo de haces vasculares separados, cada uno con una vaina externa ancha de tejido extra-floemático grueso. Doble vascularización de la escama: tanto en la bráctea como la escama se bifurca en la base del complejo para dar una serie inferior y superior (invertida) respectivamente, la serie inferior pasa a través de la apófisis y el extremo laminar de la bráctea acompañada por una serie de canales resiníferos, la serie superior termina en la lígula fuertemente vascularizada.

Stockey (1975, 1978) realizó una revisión y amplía la descripción de la especie en base a 87 especímenes. A pesar que la autora no hizo una enmienda, se considera en este trabajo su descripción debido al detalle de la misma, fundamentalmente los caracteres exo-morfológicos o endo-morfológicos que pueden ser comparados con el material aquí estudiado:

Estructura del cono

Conos casi esféricos a elipsoidales, de 2,5-8 cm de largo x 2,5-8 cm de diámetro; algunos hasta 10 cm de largo y diámetro. Escamas seminíferas numerosas, dispuestas espiraladamente sobre un eje central. Cada complejo está compuesto por una escama ovulífera sobrepuesta a una bráctea leñosa alada. En algunos conos la apófisis leñosa de la bráctea, o porción externa expandida, está cubierta por una punta laminar decidua, que se ha desprendido en la mayoría de los especímenes. La escama ovulífera es libre de la bráctea cerca de la mitad de su longitud, habiéndose referido a la extensión libre de la escama como "lígula". El espacio entre la escama ovulífera y la bráctea se denomina sulco ligular, que es más pronunciado en ejemplares jóvenes. Las escamas miden 0,8-2,3 cm de largo x 0,5-1,5 cm de ancho, incluyendo las extensiones aliformes de la bráctea. La lígula mide 0,5-0,9 cm de largo, 0,4-0,5 cm de ancho en su punto más ancho, y 0,1-0,2 cm de alto cuando está casi totalmente expuesta.

En conos pequeños e inmaduros (Stockey, 1978) las dimensiones son de 2,5-4,5 cm de largo x 2,5-4 cm de diámetro, con complejos B-E pequeños, de 0,4-0,7 cm de ancho y 0,3-0,4 cm de grosor (vista frontal). Los pedicelos asociados a varios especímenes alcanzan una longitud de 0,3 cm y ancho de 0,7 cm, sin evidencia de cicatrices foliares. Otros conos de tamaño intermedio, miden entre 4,5-6 cm de largo y diámetro, con complejos B-E de 0,7-0,9 cm de ancho x 0,3-0,5 cm de grosor.

Pedicelos de 0,8-1,2 cm de diámetro y 1,1 cm de largo en algunos especímenes, sin evidencias de cicatrices foliares.

Eje del cono

Médula amplia, de 0,4-0,6 cm en conos maduros, con numerosas esclereidas. El sistema vascular consiste en haces fusionados que forman un anillo continuo en el pedicelo, que se separa en haces discretos alrededor de la médula un poco más arriba. Xilema primario del eje con engrosamientos espiralados, xilema secundario con punteado uni a biseriado. Por fuera del xilema secundario, la región del cambium y floema no suelen preservarse bien, sin embargo existen numerosas fibras de esclerénquima en las regiones cortical y floemática.

El complejo B-E tiene una doble vascularización: apófisis de la bráctea y punta laminar, vascularizadas por una serie inferior de haces; y la lígula por una serie superior. Los haces vasculares en la bráctea llevan por debajo un canal resinífero, que acompaña el haz dentro de la

punta laminar decidua. En general, los conos de *A. mirabilis* son muy escleróticos; se han observado fibras o esclereidas en la médula, ligula, bráctea, integumentos de la semilla y dispersas en la corteza del eje.

Canales resiníferos

Los conos poseen numerosos canales resiníferos en la corteza, escama ovulífera, apófisis de la bráctea y tal vez en la médula, pero nunca en el xilema secundario del pedicelo del cono. En el eje existen 2 hileras de canales resiníferos, en la corteza interna y externa respectivamente. Los canales de la corteza externa se conectan con aquellos hallados en las escamas ovulíferas y brácteas. En los conos maduros, se comprueba que 10-12 canales subyacen a los haces vasculares en la bráctea, y en la escama puede haber de 8 a 12 canales. Seward y Ford (1906) observaron que la distribución de canales resiníferos en las escamas de las actuales araucarias se aproxima mucho a su disposición en las hojas de una especie particular. Así, cabría esperar que las hojas asociadas a *A. mirabilis* tuvieran canales resiníferos ubicados por debajo de los haces vasculares. También en los tegumentos seminales hay 2 canales principales a cada lado del tegumento, formando lo que se denomina “cresta lateral”.

Óvulos, semillas y embriones

Semillas maduras de 0,8-1,3 cm de largo x 0,2-0,6 cm de ancho. Una semilla sin alas por escama, embebida en el tejido de la escama, con la micrópila orientada hacia el eje del cono. Óvulos en conos pequeños, de 0,2-0,3 cm de largo y 0,15 cm de diámetro, integumentos de la semilla en contacto íntimo con los tejidos de la escama.

En la mayoría de los conos de mayor tamaño, los embriones parecen estar en estado latente o en la fase denominada “telofase” por Schopf (1943), con embriones maduros con caliptroperiblema, hipocótilo y cotiledones bien desarrollados. Se observan perfectamente preservados: ápice del eje, cotiledones, hipocótilo, área de iniciales del meristema radicular, columela y caliptroperiblema. Dos cotiledones. El hipocótilo constituye una zona muy importante del embrión, aproximadamente $\frac{1}{4}$ del largo total.

Aproximadamente un 25-35% de los conos maduros poseen semillas con embriones, y de éstos, aproximadamente 75-85% de las semillas parecen fértiles.

Germinación posiblemente hipógea, con hinchamiento del hipocótilo.

AFINIDADES DENTRO DE ARAUCARIACEAE

Históricamente se ha vinculado los conos de *Araucaria mirabilis* con la sección *Bunya* Wilde y Eames del actual género *Araucaria* (Calder, 1953; Stockey, 1975, 1978, entre otros),

debido a la gran similitud de los embriones, pero fundamentalmente a la presencia de brácteas con ala leñosa, vascularización independiente de bráctea y escama, fuerte vascularización de la lígula, estructura medular y sistema de canales resiníferos. Éstas se hallan únicamente en la sección *Bunya* entre las araucarias vivientes, lo que permitiría hacer una asignación de dichos conos a esta sección.

Conos con características semejantes a *A. mirabilis* han sido descritos para el Jurásico de Inglaterra (*Araucaria brownii* Stockey, 1980 b), el Jurásico de Somerset (*Araucaria sphaerocarpa* Carruthers emend. Stockey, 1980 a) y para el Jurásico de Rajmahal Hills, India (*Araucarites bindrabunensis* Vishnu-Mittre, 1954). Dichas especies representan probablemente miembros de la sección *Bunya*, por lo cual se justificaría mantener dicha sección a pesar que contiene sólo una especie viviente. Posteriormente, Stockey (1994) señaló que *A. brownii* debería ser probablemente removida de la sección *Bunya*, y tendría caracteres similares a *A. nihongii* del Cretácico de Japón, cuyos conos presentan caracteres de las secciones *Eutacta*, *Araucaria* y *Bunya*.

Dernbach y Jung (2002) mencionaron ciertos conos de gran tamaño del Jurásico Medio-Tardío a Cretácico Inferior de Chubut, denominándolos informalmente *A. "alvarezii"*. Los mismos poseen escamas liguladas típicas del género y son de características similares a *A. mirabilis*, aunque mucho más grandes, fueron mencionados posteriormente por Escapa y Cúneo (2006) y descritos en detalle por Escapa (2009, Tesis Doctoral). Asociados a estos conos se hallan además leños y renovales. Se hallan también conos de menor tamaño semejantes a *Pararaucaria*, observándose la misma asociación genérica *Araucaria/Pararaucaria* que para Santa Cruz. Escapa *et al.* (2008) describieron también ejemplares de conos femeninos de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio a Superior hasta Cretácico Inferior) de la provincia de Chubut. Los mismos fueron asignados a *Araucaria* sp. y se hallan en conexión orgánica con ramas foliosas de tipo *Brachyphyllum* sp. Dichos ejemplares no han sido aún descritos y asignados específicamente, y si bien el ejemplar ilustrado es de dimensiones similares (estróbilo de 5,5 cm de largo x 2,5 cm de ancho, remata una rama o pedicelo de 0,8 cm de diámetro y 2,5 cm de largo preservado) a los estróbilos estudiados en esta tesis el aspecto es muy diferente. Sin embargo, es de gran importancia el hallazgo de estróbilos femeninos araucarioides en conexión orgánica con ramas foliosas de hojas reducidas, adpresas y romboidales, de tipo *Brachyphyllum* sp. Esta conexión, hallada para el Jurásico de Chubut y Santa Cruz, demuestra que este tipo de follaje era algo común en las araucariáceas del sector sudoccidental del Gondwana durante el Jurásico Medio a Superior. En el mismo yacimiento, Escapa *et al.* (2008) describieron además complejos ovulíferos aislados de al menos dos especies diferentes, una de ellas reportada previamente como *Araucarites cutchensis* (Frenguelli, 1949). Este mismo tipo conexión fue hallada por Gee (2006) para una nueva especie de araucaria del Jurásico Superior

de EE.UU, aún no descrita en detalle, la misma posee ramas foliosas tipo *Brachyphyllum* en asociación íntima y exclusiva con conos de afinidades con *A. bidwillii* actual.

Actualmente, la sección *Bunya* posee una única especie: *Araucaria bidwillii* Hooker que crece en Queensland, Australia. Algunos autores (Dallimore y Jackson, 1966; De Laubenfels, 1972) consideran que *A. bidwillii* no debería ser colocada en una sección propia, sin embargo, evidencia de estudios cuticulares ha revelado diferencias ultraestructurales en las cuatro secciones del género *Araucaria* (Stockey y Taylor 1978 b). Y fundamentalmente, la evidencia fósil indica que numerosos conos y renovales jurásicos y cretácicos estarían emparentados con *A. bidwillii*, aunque presentarían ciertas diferencias particularmente respecto del tipo de germinación (ver discusión filogenética de la sección *Bunya* en inciso 5.4.3).

En resumen, el rango geográfico de la sección *Bunya* se extendería desde el Hemisferio Norte, Sudamérica hasta la India durante el Jurásico y Cretácico. *A. bidwillii* representa probablemente una especie relictual de un grupo mucho más extendido, que probablemente haya dado origen a la sección *Araucaria* de Sudamérica, a juzgar por los numerosos caracteres que comparten.

5.4.3 Renovales

Materiales estudiados: LPPB 13785 y 13786

Procedencia: Cerro de las Improntas.

Materiales de comparación: LPPB 13773 (Barda Blanca), materiales *in situ* en el yacimiento y MNBP s/nº.

Se hallan, en el sector del Cerro de las Improntas, renovales en abundancia similar a la Barda Blanca y asociados íntimamente a las improntas de conos y ramas foliosas antes descritas.

Son en general de pequeñas dimensiones, en promedio 1,6 cm de ancho x 1,1 cm de alto. Todos los ejemplares presentan un cuerpo principal bulboso, cubierto de estrías longitudinales que convergen en el sector "inferior" opuesto al eje primario, el cual se halla cubierto de hojas tipo *Brachyphyllum* con las mismas características para las ramitas de menor tamaño descritas en el inciso de improntas foliares. Excepcionalmente se hallan renovales de mayor tamaño, como en la Fig. 5.40 C, el cual mide 4 cm de ancho x 2,3 cm de alto; posee una pequeña radícula de 5 mm de largo y posiblemente la salida del tallo de 1,5 cm de diámetro. La superficie del bulbo presenta estrías longitudinales. Este renoval es excepcionalmente grande respecto de otros observados en el sitio, pero se condice con los máximos tamaños descritos por Calder (1953), Stockey y Taylor (1978 a), así como con renovales petrificados hallados en zonas aledañas al bosque, depositados en la colección del MNBP (Fig. 5.40 E, F). Los renovales ilustrados en dicha Figura miden 3,5 x 4 cm de ancho (el más pequeño, no se pudo medir la altura) y 4 x 5,3 cm de ancho x 3,7 cm de alto el más grande. Este último presenta un

tallo de 5 mm de largo preservado x 1,2 cm de ancho, dimensiones muy semejantes a las descritas en la impronta de la Fig. 5.40 C.

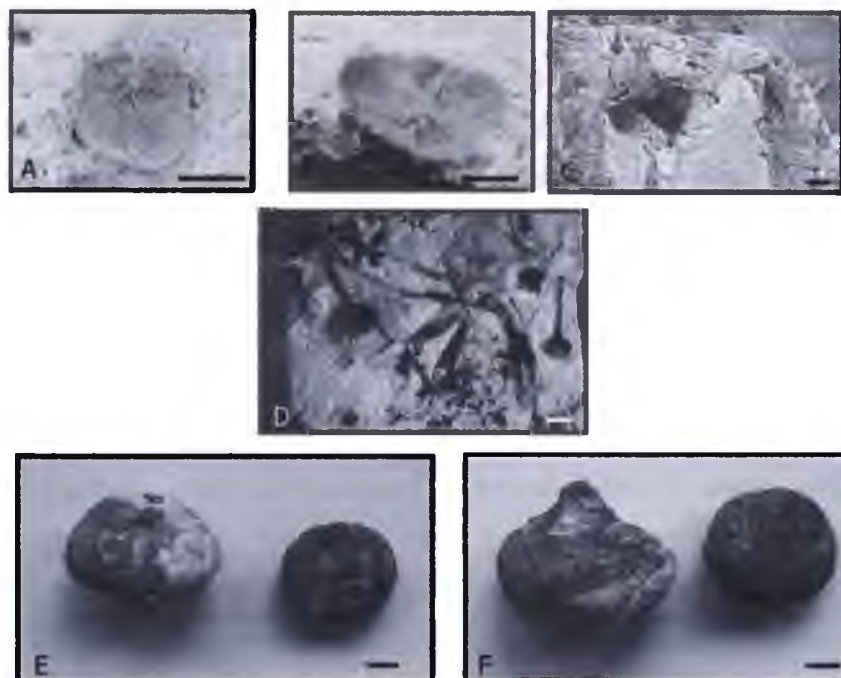


Figura 5.40. A-D: improntas de "renovales" en el Bosque Principal, Sector Cerro de las Improntas. **E, F:** Renovales petrificados de la colección del MNBP. Escala: A, B= 5 mm, C-F= 1 cm.

COMPARACIONES

Wehrfeld (1935) mencionó por primera vez los renovales como una "novedad científica" y los describió como "*araucarian fossils*", pero sin describir su morfología ni anatomía. También Wieland (1935, lám. 13, fig. 2) ilustró dos especímenes que creyó se trataría de plántulas de 2 años de edad, se trata de dos estructuras elongadas que poseen cicatrices de raicillas en su parte inferior. Los materiales de Wieland fueron reinvestigados por Stockey y Taylor (1978 a) y no tendrían relación con las formas bulbosas estudiadas por Wehrfeld (1935), sino que se trataría realmente de renovales (*seedlings*) leñosos.

Gothan (1950) ilustró y describió en detalle los materiales de Wehrfeld, que denominó "*fig-like bulbs*", es decir bulbos en forma de higo, mencionando la presencia de una pequeña depresión en el tope de cada bulbo y también estrías orientadas verticalmente. Finalmente analizó cortes microscópicos que describió como un tipo de leño coníferoide sin canales resiníferos ni corteza, pero sugirió que la forma bulbosa se debiera a la posible reacción patológica (llagas) frente a la actividad de larvas.

Calder (1953) estudió los especímenes colectados por el Dr. Mansfeld y describió que se trataba de verdaderas plántulas de *Araucaria*, cuya continuación axial se habría roto, y la estructura hinchada se trataría del hipocótilo más o menos hinchado y lignificado de la plántula. La morfología de estas plántulas varía de elipsoidal a turbinada, con formas intermedias. Las formas turbinadas miden 1,5-4 cm de alto x 2,2-5 cm de ancho; las formas elipsoidales o

clavadas son de tamaño más uniforme, con un promedio de 4,5 cm de alto x 1,5 cm de ancho. La mayoría están parcial o totalmente decorticadas, pero aún aquellos que presentan corteza, muestran fisuras longitudinales que podrían deberse a roturas por degradación. Internamente, están compuestas mayormente por xilema secundario, que rodea una estrecha médula (Calder, 1953: 108). La forma y estructura interna de estos ejemplares es similar a las plántulas de un año de edad del género *Araucaria*, secciones *Bunya* y *Araucaria*, donde el desarrollo tuberoso del hipocótilo es variable, pero posee una estructura axial con una temprana incidencia de engrosamiento secundario (Seward y Ford, 1906). La proximidad de estos cuerpos tuberosos a conos fértiles asignados a la sección *Bunya*, también tiende a corroborar su interpretación como plántulas de araucarias.

Stockey y Taylor (1978 a) estudiaron secciones anatómicas de renovales de *A. bidwillii* y *A. angustifolia* (especies con germinación hipógea e hinchazón de hipocótilo, cuya estructura interna es mayormente parenquimática) y reestudiaron una amplia colección de especímenes procedentes del Cerro Cuadrado, incluyendo todas las formas antes mencionadas. Estas estructuras fueron comparadas con plántulas de Araucariaceae y otras familias para determinar sus afinidades. De su estudio se separan 3 tipos de estructuras fósiles: a) **Estructuras turbinadas**, de 3,5-5,3 cm de alto x 2,5 cm de diámetro, con una superficie lisa o estrías longitudinales. Internamente, existe una médula rodeada de una corteza parenquimática con posibles canales resiníferos y filas radiales de xilema secundario. b) **Estructuras con forma de higo o bulbo (*fig-like* o *corm-like*)**: 1,1-2,1 cm de alto x 2,1-3,2 cm de diámetro. Internamente, se distingue una médula rodeada de xilema secundario coniferóide con traqueidas cortas (a veces con anillos de crecimiento) y radios estrechos, sin canales resiníferos. Los tejidos internos no presentan ningún tipo de disrupción ni existen evidencias de raíces o trazas radicales. Un extremo de la estructura es redondeado, mientras que el opuesto puede estar truncado o continuado por un eje con bases foliares. c) **Estructuras elongadas, sin hinchamientos evidentes**: internamente poseen una médula con contenidos oscuros y esclereidas cuadrangulares (típicas de los ejes de los conos de *Pararaucaria patagonica*); rodeada de xilema secundario sin canales resiníferos (semejante tanto al leño de las dos especies de conos presentes en la Formación La Matilde), formando 2 o 3 anillos de crecimiento. Se observan asimismo raicillas, con estructura interna diarca.

Las formas turbinadas (a) fueron interpretadas como plántulas de Araucariaceae, secciones *Bunya* o *Araucaria*, que presentan hinchazón del hipocótilo y, por analogía, podrían haber tenido germinación hipógea. En sección transversal, la reducción de la estela a una condición diarca provendría de embriones con 2 cotiledones. Respecto de los estróbilos femeninos, se relacionarían a *A. mirabilis*, por poseer estos conos embriones con 2 cotiledones.

Por el escaso tejido secundario y por homología con las plántulas actuales de *A. angustifolia* y *A. bidwillii*, las plántulas fósiles tendrían 1 año de edad.

Para las formas tipo higo o bulbo (b) se descarta que se trate de llagas, tumores u otro tipo de reacción a patógenos, por ausencia de cualquier tipo de evidencias que hablen a favor de esta hipótesis. El arreglo regular de las traqueidas en estos ejemplares sugiere afinidades con plántulas de mayor edad. En *A. bidwillii*, el agotamiento de las reservas de almidón en el hipocótilo es concomitante con un incremento en la formación de xilema secundario. Estas estructuras y las formas turbinadas son interpretadas como diferentes estadios de plántulas de *A. mirabilis*.

Las formas elongadas (c) son interpretadas como posibles plántulas de *Pararaucaria patagonica*. Si bien la estructura del leño es similar a ambos tipos de conos, la presencia de grandes células con contenidos oscuros y de esclereidas rectangulares en la médula las acercaría más a esta especie. Los conos de *Pararaucaria patagonica* poseen embriones con 6-8 cotiledones, podrían tener afinidad con las Pinaceae o Taxodiaceae, familias que no presentan hinchazón del hipocótilo, la germinación es epigea. Posteriormente Stockey (2002) afirmó que no hay aún certezas sobre el hecho que representen renovales de *Araucaria mirabilis* o de *Pararaucaria patagonica*.

Stockey *et al.* (1990, fig. 42) analizaron la morfología de un renoval de *A. bidwillii* con desarrollo anormal por daño del ápice radicular. Por encima del sitio dañado, el hipocótilo tiene el desarrollo normal esperado: hinchado, con depósitos de almidón y tejidos parenquimáticos extensivos. Por debajo, existe una zona hinchada, turbinada o en forma de bulbo, sin una raíz principal pero con varias raíces adventicias producidas sólo de un lado. Internamente, esta estructura está compuesta de xilema secundario y es muy similar en morfología y estructura a aquellas con forma de bulbo halladas en Cerro Cuadrado y también en el Cretácico de Hokkaido, Japón. En el caso de aquellas de Cerro Cuadrado, los autores explican lo siguiente: las plantas crecieron en un área de actividad volcánica repetida. Probablemente, el ápice radicular podía sufrir frecuentemente daños en este suelo volcánico, y originaría una estructura hinchada, compuesta mayormente por leño, la que tendría mayores chances de fosilización.

ÚLTIMAS EVIDENCIAS: LOS LIGNOTUBÉRCULOS

Las últimas investigaciones han cuestionado profundamente la naturaleza de estas estructuras clasificadas históricamente como renovales, dudando de que realmente se trate de renovales, existiendo dos líneas de evidencias:

La primer línea de evidencia sugiere una estructura anatómica muy diferente a la de los renovales de *A. bidwillii*, especie con la cual han sido históricamente comparados. Burrows *et al.* (1992) así como Burrows y Stockey (1994) señalaron que anillos concéntricos de tejido vascular se desarrollan siempre en el extremo apical de los renovales de *A. bidwillii*, incluso en renovales con desarrollo anormal, y los mismos no se encuentran presentes en los “renovales” fósiles.

Por otro lado, los autores notaron también que los caracteres asociados a la germinación hipógea (fusión de cotiledones y semillas grandes) no se hallan presentes en las semillas de *A. mirabilis*. La germinación hipógea (=criptógea) se define como aquella en la cual la plúmula es llevada debajo de la superficie del suelo antes de la elongación del eje, es decir que los nuevos ejes surgen debajo de la superficie aunque la germinación haya ocurrido sobre la superficie. Este mecanismo es generalmente interpretado como una adaptación al fuego, un pastoreo intensivo o como un mecanismo para evitar la sequía. El pino bunya crece en bosques tropicales y subtropicales, donde los renovales pueden permanecer varios años con escaso o nulo crecimiento, antes que se abra espacio en el dosel y esto permita una rápida elongación del eje. Así, los carbohidratos acumulados en el hipocótilo hinchado (tubérculo) le permiten sobrevivir en bajas condiciones de luminosidad. Además, se sabe que son resistentes a la desecación, y aunque la especie crece en áreas con una precipitación anual de 900-2000 mm, el invierno y el comienzo de primavera pueden ser relativamente secos (189 mm), de modo que los tubérculos pueden tener también como función evitar la sequía (Burrows *et al.*, 1992).

Al crecer a través del suelo suprayacente, el epicótilo de la joven planta de pino bunya “entierra” muchas hojas. Es muy probable que en la axila de cada una de ellas haya meristemas axilares capaces de desarrollar nuevos ejes, es decir yemas que permanecen protegidas por cubiertas peridérmicas. En los bosques naturales de Queensland los incendios son raros, y pocos herbívoros se nutren de las punzantes hojas. Sin embargo, en ambas situaciones, la reserva de yemas permitiría el reestablecimiento de un sistema de ejes aéreos. La diferencia entre el hipocótilo hinchado y el eje permanece hasta los 4 años aproximadamente, no observándose diferencias externas luego de esta edad, por lo que el tubérculo es un órgano que permite un desarrollo “perenne” mientras la planta es pequeña, pero no subsecuentemente (Burrows *et al.*, *op. cit.*).

Burrows *et al.* (*op. cit.*) y Burrows y Stockey (1994) señalaron que los diversos taxa angiospérmicos y gimnospérmicos con germinación hipógea tienen cotiledones que permanecen dentro de la semilla y que transfieren los nutrientes al hipocótilo, que es usado como órgano de

almacenamiento. Todos los taxa actuales con este tipo de germinación tienen también **grandes semillas** con grandes cantidades de reservas nutricias. Las semillas de los conos de *A. mirabilis* no serían, en opinión de estos autores, lo suficientemente grandes como para tener las reservas para producir renovales de tales dimensiones. Stockey (1994) manifestó que, contrariamente a sus anteriores opiniones, es probable que todas las especies fósiles de *Araucaria* descritas hasta el momento, tuvieran **germinación epígea**, basándose en el tamaño de la semilla y sugirió incluso que la germinación hipógea habría sido un fenómeno relativamente reciente en las Araucariaceae.

Setoguchi *et al.* (1998) realizaron un estudio filogenético molecular de la familia Araucariaceae, tratando de dilucidar las relaciones inter e intragenéricas. Históricamente se consideró que la sección *Bunya* sería más primitiva dentro del género, debido a que su registro fósil comienza en el Jurásico, posiblemente al igual que para la sección *Eutacta*, mientras que las restantes comienzan su registro en el Cretácico. Pero los datos moleculares no indican una temprana divergencia de la sección *Bunya*, porque *A. bidwillii* se halla en un *cluster* terminal junto con *A. hunsteintii* de la sección *Intermedia*. Se sugiere entonces que la germinación epígea es la condición general (plesiomórfica) dentro de la sección *Bunya*. Los datos moleculares respecto de la posición de *A. bidwillii* son consistentes con los datos paleobotánicos. Se concluye que las araucarias mesozoicas asignadas a esta sección, distribuidas en ambos hemisferios, deberían ser tratadas separadamente de la especie de *Bunya* actual. La germinación hipógea debe ser evaluada como autapomorfia de *A. bidwillii* en la sección. Con mayor cantidad de datos moleculares se podría reafirmar la posición actual del pino bunya en el árbol filogenético.

Una segunda línea de evidencia en contra de la hipótesis de los renovales, proviene de los estudios de Tidwell y Medlyn (1992) del Jurásico de la Formación Morrison, EE.UU. Ellos describieron estructuras similares a los renovales elongados descritos por Wieland (1935) y Stockey y Taylor (1978 a). Estas estructuras aparecen adosadas a sistemas de ejes coniferoides y fueron descritos como *Behuninia* sp. Internamente, poseen una médula, xilema primario y secundario y ocasionalmente corteza y trazas foliares, y su parecido con las estructuras de Cerro Cuadrado es más morfológica que anatómica. Según Stockey (2002 a, b) es muy posible que *Behuninia*, al igual que los especímenes elongados de Cerro Cuadrado sean ejes decorticados. Las actuales Araucariaceae no presentan ejes cortos, pero tal vez éstos habrían estado relacionados con el segundo tipo de estróbilos hallados asociados, es decir *Pararaucaria patagonica*. Se han hallado conos similares a esta especie también en la Formación Morrison.

Hallazgos más recientes del Cerro Cuadrado señalan en cambio que las formas bulbosas se hallan adosadas a un sistema de ejes que puede estar decorticado o llevar trazas foliares helicoidales, y en forma terminal, se encuentra la estructura bulbosa, de naturaleza leñosa

(Stockey, 2002 a, b). Algunos especímenes muestran además ramificaciones del eje principal. Otro ejemplar estudiado muestra dos áreas hinchadas separadas, compuestas internamente por tejido secundario anómalo. Estas estructuras son similares a ciertos ejemplares descritos por Tidwell y Medlyn (1992) como *Steineroaulis* y, en opinión de Stockey (*op.cit.*), no se trataría de ningún modo de renovales. Las últimas investigaciones apuntan a que estas estructuras leñosas serían **lignotubérculos aéreos** y podrían ser similares a aquellos producidos bajo la corteza de *Araucaria bidwillii* o bien a partir de yemas ubicadas en el tronco o axilas de ramas u hojas en *Ginkgo biloba* y *Sequoia sempervirens*. Estas estructuras pueden producir raíces y ejes en el momento que contactan el suelo. Los lignotubérculos habrían tenido la capacidad de desprenderse de un árbol y germinar, proveyendo una alternativa de reproducción asexual, tal vez como respuesta a daños por fuego. La mayoría de los ejemplares fósiles coleccionados están bien preservados externamente, pero habría evidencia de fuego registrada en conos y brotes con señales de chamuscamiento, pocas veces ilustrados y publicados, pero que se hallan presentes en colecciones de museos de Chicago, Londres y Estocolmo (Stockey, 2002 a, b; Hernández-Castillo y Stockey, 2002).

Los lignotubérculos fueron descritos inicialmente por Kerr (1925) como **sobrecrecimientos en la base de los troncos, de composición leñosa**, y en general, se clasifican como tubérculos por su morfología y fisiología. Anatómicamente, los lignotubérculos poseen todos los elementos celulares del eje (elementos de vaso, parénquima radial, fibras, traqueidas y fibrotraqueidas), pero pueden tener cerca del doble de parénquima axial (tejido de almacenamiento) y la mitad del contenido de fibras y fibrotraqueidas (elementos de sostén). El crecimiento en grosor del lignotubérculo provee el soporte necesario para compensar la menor cantidad de fibras. La corteza es del mismo tipo que la hallada en el eje. Los radios suelen ser más anchos, tal vez sirviendo para la acumulación de carbohidratos y agua. Las punteaduras y el arreglo del leño en el eje, raíz y lignotubérculos en las familias que los poseen se consideran primitivos, se ha sugerido que estas familias y la posesión de lignotubérculos serían primitivos.

James (1984) realizó una revisión de las estructuras similares que han sido indistintamente descritas como lignotubérculos, *burls*, nudos, xilopodios, etc. La evolución de los lignotubérculos, aparentemente especializados para el rebrote, puede asociarse con áreas donde los incendios o sequías son frecuentes, dado que estas estructuras se observan mayormente en arbustos que crecen en este tipo de ambientes. Al hallarse hundidos en el suelo,



Figura 5.41: Lignotubérculos en especies de angiospermas y gimnospermas actuales. **A:** *Podocarpus drouynianus* (Podocarpaceae). **B:** *Stangeria* sp. (Stangeriaceae). **C, D:** *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae). **E:** *Banksia serrata* (Proteaceae). **F:** *Adenostoma fasciculatum* (Rosaceae).
 Fuentes: A: Chalwell y Ladd (2005), B: Douwes, 2002.
 C, D: <http://www.wadidge.com.au/mallee.html>
 E: http://www.friendsoflanecovenationalpark.org.au/Flowering/Flowers/Banksia_serrata.htm
 F: <http://waynesword.palomar.edu/ww0604.htm>.

los lignotubérculos quedan relativamente aislados de las altas temperaturas superficiales generadas durante los incendios. El rebrote ocurre a partir de yemas latentes en el cuerpo de la tuberosidad, ayudado por la gran acumulación de carbohidratos y nutrientes. Kerr (1925) consideró al lignotubérculo como un “órgano de almacenamiento embrionario” que ayudaría a la plántula a sobrevivir un estrés temprano como la sequía. Los lignotubérculos que se forman en plantas de hábito arborescente dejan de crecer cuando el tronco alcanza cierto diámetro, en cambio en aquellas arbustivas pueden seguir creciendo durante toda la vida de la planta.

Lignotubérculos han sido descritos en detalle en *Eucalyptus* (Myrtaceae) y observados en otras familias en regiones con clima de tipo Mediterráneo, como las Ericaceae, Fabaceae, Ramnaceae, Proteaceae, Rosaceae y Rutaceae, entre otras. En Argentina se describió para *Aspidosperma quebracho-blanco* del Chaco Árido (Barchuk *et al.*, 2006), donde el rebrote a partir de yemas adventicias formadas en el hipocótilo y el cuello de la raíz de plántulas de distintas edades, permite tolerar largos períodos de estrés y de poco a nulo reclutamiento y al mismo tiempo hacer frente al impacto de los herbívoros. En gimnospermas se conocen lignotubérculos en *Stangeria eriopus* (Douwes, 2002), *Ginkgo biloba* (Del Tredici, 1992), *Sequoia sempervirens* (Del Tredici, 1998) y en *Podocarpus drouynianus* (Chalwell y Ladd, 2005).

Morfológicamente, suelen presentar un aspecto irregular, globoso o con forma de nabo, pudiendo formar plataformas tabulares. En *Stangeria* adquieren un aspecto cónico, como de zanahoria (Fig. 5.41).

DISCUSIÓN

Las improntas observadas e ilustradas para la Barda Blanca, así como las pocas petrificaciones halladas, coinciden exactamente con las formas descritas por Calder (1953) y por Stockey y Taylor (1978 a) como “fig-like” o “corm-like”, es decir en forma de higo, corno o también bulbo, por lo que podría tratarse de renovales de *A. mirabilis*.

Respecto de los argumentos de Burrows *et al.* (1992), Burrows y Stockey (1994) y Stockey (2002 a,b) que indicarían que las estructuras históricamente asignadas a renovales serían en realidad lignotubérculos, no contamos en nuestro yacimiento con información anatómica que dilucide este aspecto, dado que la gran mayoría de los ejemplares se preservan como improntas, y las petrificaciones son de mala calidad. Entre las evidencias que hablan a favor de la hipótesis de los renovales o *seedlings*, hallamos:

Evidencia paleontológica: gran abundancia de las improntas de estas estructuras “tipo higo”, con una gran homogeneidad de formas que demostrarían que habría existido un patrón de desarrollo claramente establecido, con una mínima influencia ambiental en la forma de las estructuras y que sin duda no podría corresponder a estructuras generadas por un daño del ápice radicular. El pequeño tamaño de los ejemplares observados sí podría haber sido producido por

semillas de *Araucaria mirabilis*, cuyas improntas halladas en el yacimiento son igualmente pequeñas. La total identidad entre los tipos foliares descritos para los ejes de los renovales y para las ramas foliosas en conexión orgánica con improntas de *A. mirabilis* afirma la total correspondencia entre ambos, es decir que la planta que portaba follaje tipo *Brachyphyllum* produjo estróbilos femeninos tipo *A. mirabilis* y estas estructuras bulbosas con el mismo tipo de follaje. Casi todos ellos se hallan germinados, cuando observados *in situ* en el yacimiento presentan el eje creciendo en forma generalmente vertical respecto de la laminación del sedimento y el cuerpo bulboso se ubica en forma basal respecto del eje. No se han encontrado estructuras turbinadas similares a las descritas por Stockey y Taylor (1978 a), pero sí algunas formas elongadas con evidencia de raicillas (Fig. 5.7.E), procedentes de la Barda Blanca, que podrían corresponder a verdaderas plántulas tanto de *Pararaucaria patagonica* como de *A. mirabilis*. Este material se encuentra en pobre estado de preservación, por lo que no se realizaron secciones del mismo.

➤ **Evidencia sedimentológica:** no se ha hallado ningún tipo de estructuras o niveles sedimentológicos que indiquen sequías o incendios que explicaran la producción normal de lignotubérculos como alternativa reproductiva.

➤ **Evidencia tafonómica:** en los leños de ambos niveles no se hallan tampoco ningún tipo de señales de fuego (sectores carbonizados, cicatrices recubiertas por tejido leñoso de reparación), relacionadas con los efectos mencionados en el inciso anterior. Existen algunos restos carbonosos dispersos, así también como los dos estróbilos femeninos que fueron hallados también carbonizados, pero esto podría responder a procesos tafonómicos asociados directamente con la naturaleza piroclástica del sedimento (N. Foix, com. pers.).

Encontramos, además, evidencias que hablan en contra de la hipótesis de los renovales (pero que no favorecen la hipótesis de los lignotubérculos):

➤ En general, los ejes foliosos que crecen a partir del bulbo son únicos, pero hemos hallado unos pocos ejemplares en los cuales parece haber una ramificación del eje (Fig. 5.42), a semejanza de lo ilustrado por Stockey (2002 b: 171).

➤ Se observó que en los ejes foliosos de estas estructuras, las hojitas presentan las estructuras morfológicas apicales (mucrón y quilla transversal) orientadas hacia la parte más próxima al cuerpo bulboso, y no hacia el extremo teóricamente superior (Fig. 5.43). Idéntica disposición de las hojas se observó en la ramificación de uno de estos cuerpos bulbosos (Fig. 5.42 B). Es decir, que el bulbo lignificado habría sido una estructura terminal, y no basal. Esta evidencia fue comprobada en numerosas improntas y su significado no ha sido aún aclarado.

➤ Sólo en un caso se pudo observar uno de estos cuerpos bulbosos con una estructura semejante a una pequeña radícula (6 mm de longitud), mientras que hay otros tres dudosos que

tal vez también la hubieran tenido (Ver Tabla 5.d). En ningún caso se han hallado restos de la escama seminífera, en el caso que se tratara de renovales.

Selmeier (1992: 111, en: Jung *et al.*, 1992), en la descripción de ejemplares procedentes de yacimientos del Cerro Cuadrado, señaló que ningún tipo de “renoval”, sea con forma de bulbo o turbinado, muestra evidencias de raíz u otro eje, en ninguno de sus dos extremos, (superior o inferior). Kendall (1949) ilustró y describió un ejemplar de escama seminífera de *Araucarites phillipsii* que probablemente ha germinado. Se observa una radícula que emerge de la base, y en la parte superior ciertas estructuras delgadas que la autora considera se trate probablemente de fragmentos vegetales depositados fortuitamente junto a la escama. Stockey (2002 b) interpretó bulbos con eje folioso y una pequeña radícula como lignotubérculos aéreos que han germinado al entrar en contacto con el suelo.

Resulta llamativo que, a pesar de encontrarse la mayoría de estas estructuras germinadas, tan sólo una de las tantas observadas y descritas posea una pequeñísima impronta de una aparente radícula, mientras que el eje folioso puede tener hasta 20 cm de longitud. La ausencia de radículas resulta igualmente llamativa y parece guardar cierta coherencia con la observación anterior respecto de la ubicación basal o terminal del cuerpo bulboso. Un sesgo tafonómico resulta improbable, dado que la granulometría de la toba que preserva las improntas es extremadamente fina, de modo que hallándose preservados exquisitamente los detalles de las hojitas, no habría motivo para no hallar radículas, si éstas hubieran existido.

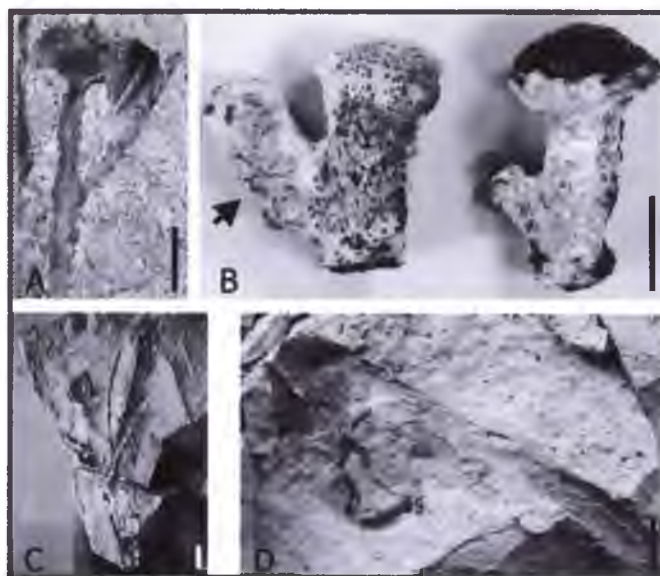


Figura 5.42: ¿Renovales? germinados en los cuales existe una ramificación del eje principal. A: LPPB 13786 Ejemplar del Bosque principal. B: LPPB 13692. Ejemplares procedente de la Barda Blanca, nótese la presencia de hojas en la ramificación del ejemplar izquierdo (flecha). C, D: Ejemplares procedentes del nivel de bosque *in situ* 3. Escala: A-D= 1 cm.

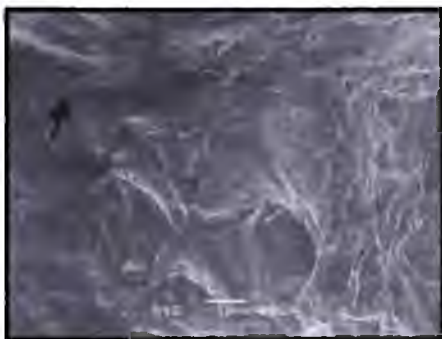


Figura 5.43: Imagen bajo MEB de réplica en caucho de renovel germinado procedente de la Barda Blanca (LPPB 13769). El borde de la estructura bulbosa se halla en la parte superior de la foto (flecha), de donde se deduce que las estructuras morfológicas que determinan la parte apical de las hojitas (mucrón y cresta transversal) apuntan hacia esta estructura bulbosa. Escala = 1 mm.

CONCLUSIONES

- Las numerosas improntas de estructuras bulbosas de los dos niveles de bosque *in situ* estudiados se hallan ligadas en forma orgánica a los árboles productores de follaje “tipo *Brachyphyllum*” asignado a *Araucaria* cf. *A. mirabilis* y estróbilos tipo *A. mirabilis*. La igualdad de caracteres foliares de los ejes de los cuerpos bulbosos germinados y las ramas foliosas confirma esta hipótesis.
- La verdadera naturaleza de estas formas bulbosas no se ha podido determinar con seguridad, pudiéndose tratar de verdaderos renovales de *A. mirabilis*, correspondiendo a una reproducción sexual, aunque no resulta posible descartar que se trate de lignotubérculos, correspondiendo a una reproducción vegetativa. Se destaca una última posibilidad cuyo significado aún no es comprendido: por la presencia de bulbos dispuestos en forma terminal en un eje ramificado, es posible que se haya tratado de estructuras apicales, rematando un eje, y no basales, y su significado nos resulta aún desconocido.
- En cualquiera de estos casos, parece tratarse de estructuras reproductivas, las cuales habrían germinado o crecido algunos centímetros dentro de este mismo suelo. En todo caso, se trata de un taxón con evidente capacidad de adaptación a un ambiente volcánico, y la gran abundancia de estas estructuras habla de una reproducción o capacidad de regeneración muy altas.
- Se hallaron algunas estructuras elongadas con dos o tres raicillas basales, las cuales podrían ser verdaderas plántulas más probablemente asociadas al árbol de *A. mirabilis*.

5.4.4 Corteza

Se ilustra en la Fig. 5.44 E la impronta de corteza de rama de aproximadamente 5 cm de diámetro (mínimo), incompleta, con fuerte estriado horizontal (posibles bases foliares o lenticelas). La misma pudo ser observada en otras ramas en conexión orgánica con estróbilos tipo *Araucaria mirabilis* (Fig. 5.44 A, B) y tocones *in situ* (Fig. 5.44 C, D). En estos últimos, el espacio dejado entre la parte más exterior del leño y la impronta de corteza no es de más de 2 o 3 cm. Las características de estas cortezas son idénticas a aquellas observadas en los árboles de la Barda Blanca.

Singer y Archangelsky (1958) describieron materiales procedentes de la Ea. Bellavista como hongos en repisa y los asignaron a una nueva especie: *Phellinites degiustoi*. Hibbett *et al.* (1997) realizaron una revisión de dichos materiales y demostraron la verdadera naturaleza de tales restos, tratándose de corteza externa de coníferas, probablemente Araucariáceas. Macroscópicamente, *P. degiustoi* posee forma de pezuña (hoof-shaped), superficialmente se observan áreas convexas de márgenes concéntricos y se hallan separadas por profundos surcos. Las dimensiones del holotipo y otros materiales estudiados son de 50-115 mm de alto x 55 mm de ancho x 30-40 mm de espesor. Microscópicamente, la sección transversal de los ejemplares permite observar bandas alternantes de paquetes celulares de forma lenticular y zonas de aspecto estriado. Las mismas fueron interpretadas respectivamente como regiones de floema y otros tejidos secundarios y series de peridermis (ver detalle en Capítulo 8). El aspecto bandeado de la sección transversal de *P. degiustoi* es similar al observado en las escasas muestras de corteza permineralizada procedentes de la Barda Blanca (LPPB 13776) y, a modo de comparación, en árboles de la localidad de Laguna Manantiales (LPPB 13723): en todos los casos se condice con la conformación típica de las cortezas externas de las actuales coníferas en general (Hibbett *et al.*, 1997).

En cambio, el aspecto exterior de las cortezas del MNBP es distintivo tanto en individuos juveniles como adultos: con un notable estriado horizontal y sin formación de zonas convexas separadas por surcos; su espesor es además mucho menor que el descripto para *P. degiustoi* y el observado por nosotros para Lag. Manantiales. Esto las hace netamente diferentes de las cortezas de Lag. Manantiales y también de *P. degiustoi*, por ello se considera que fueron cortezas producidas por diferentes especies de coníferas.

De la comparación con las cortezas de araucariáceas actuales (Fig. 5.10), las mayores similitudes en cuanto aspecto superficial de la corteza, fueron halladas con los estadios juveniles-adulto joven de *Araucaria araucana*, es decir en los estadios donde aún no hay formación de placas y se mantiene un fuerte estriado longitudinal como consecuencia de la pérdida de las hojas que cubrieron el eje juvenil, las cuales dejan cicatrices foliares. Algo semejante ocurre en *A. angustifolia*, aunque no hay formación de placas en los ejemplares adultos. Las restantes especies comparadas no forman placas en estadio adulto, a semejanza de las improntas aquí estudiadas, pero no resultan tan evidentes las cicatrices dejadas por las hojas.

5.4.5 Otros

Materiales estudiados: LPPB 13804, 13805, 13806, 13807, 13808.

Procedencia: Bosque Principal, Sendero Turístico.

Se hallan en el sector del sendero turístico abundantes improntas de aspecto herbáceo (Fig. 5.45), que alcanzan varios centímetros de longitud y en ocasiones se ramifican. Algunas de ellas poseen pequeños orificios circulares que se hunden en el sedimento, en otros casos se

observa un suave estriado longitudinal. Se considera que las mismas puedan pertenecer a raicillas, fundamentalmente debido a la ramificación irregular o sinuosa y la ausencia de evidencias de hojas u otras estructuras. (Fig. 5.46 A-D).

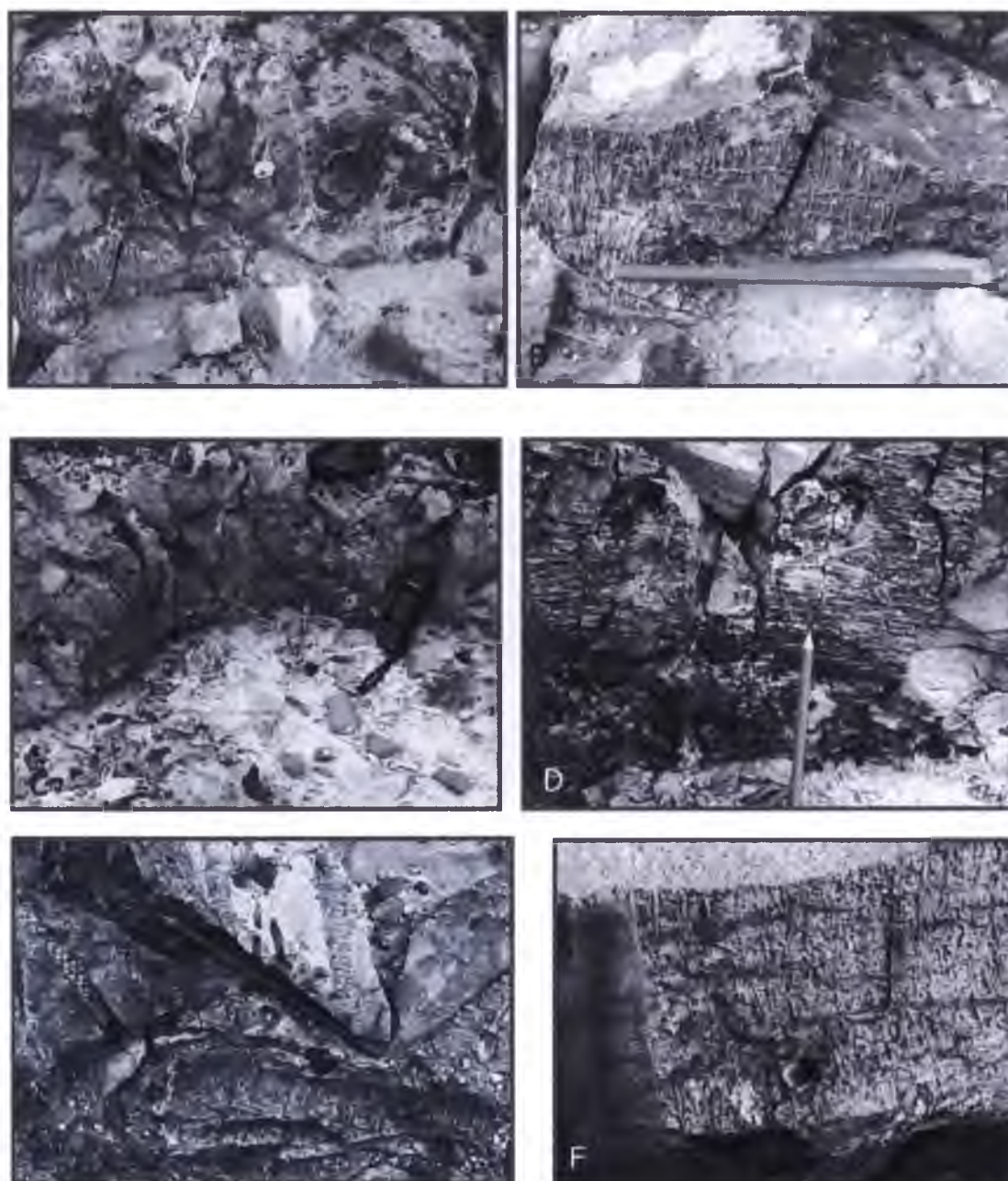


Figura 5.44. A, B: Improntas de corteza en ramas A2 o individuos jóvenes del Bosque Principal, sector Cerro de las Improntas, en asociación con estróbilos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis*. C, D: Impronta de corteza de un individuo adulto en el "mojón" de toba que rodea los restos astillados del tocón. E: Impronta de corteza de una rama A2 o un individuo joven. F: Detalle Impronta de corteza de una rama A2 o un individuo joven con restos de cicatrices foliares. Escala: lápiz= 15 cm, GPS= 17,5 cm.

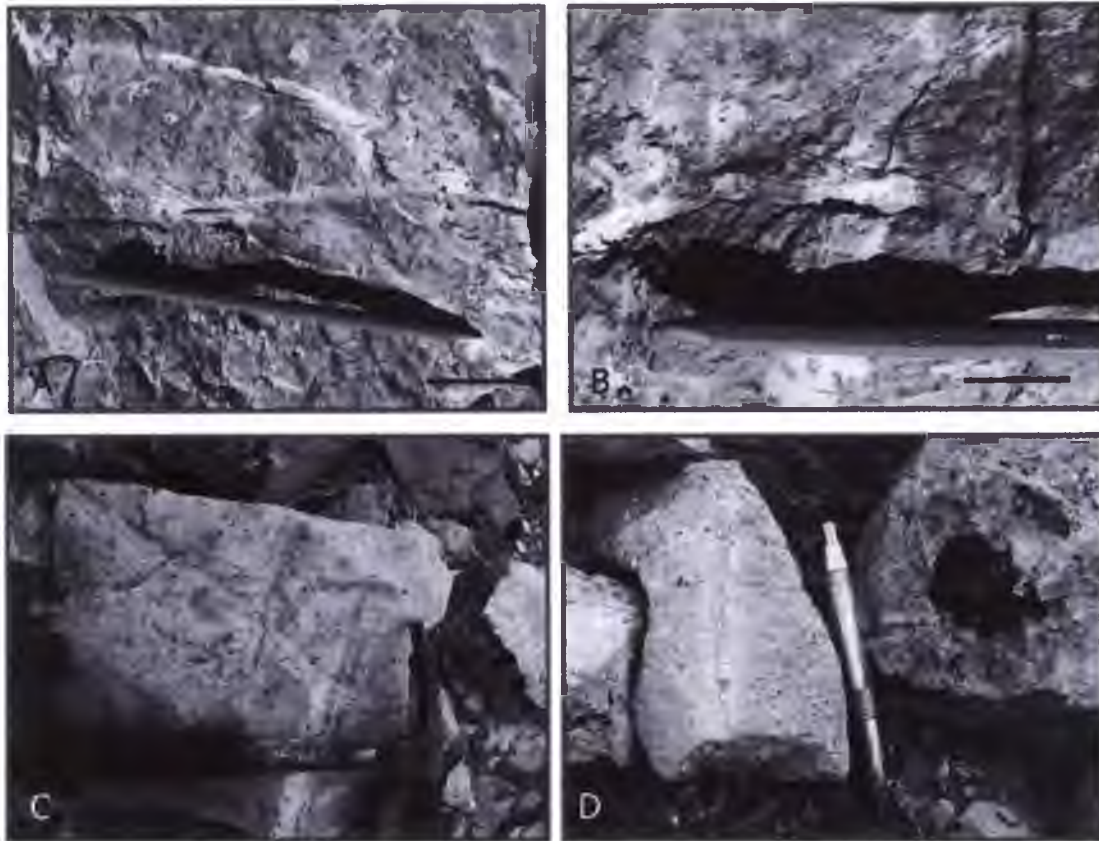


Figura 5.45: Improntas de raicillas? en el Bosque Principal, sector Sendero Turístico. Escala: lápiz/lapicera= 15 cm, mango piqueta= 30 cm.

Otras improntas halladas más raramente, en particular en el Cerro de las Improntas, corresponden a ejes de entre 10 y 14 cm de diámetro, posiblemente algo comprimidas, con tabicación transversal y longitudinal que les confiere un aspecto reticulado, y la presencia de abundantes hoyos de pequeño tamaño. En una de estas improntas se halló la salida de un eje menor, de 1 cm de diámetro, igualmente tabicado y con hoyuelos. Estas improntas han sido identificadas como raíces en base a su comparación con raíces de actual *Araucaria araucana*, donde al desprenderse la corteza se observan fisuras transversales y protuberancias que corresponden posiblemente a lenticelas (Fig. 5.46 E). Una estructura muy similar se observó también en raíces expuestas de un árbol del Parque Nacional Tayrona (Fig. 5.46 F, G), muy probablemente una angiosperma, cuyas raíces carecen sin embargo de corteza gruesa. Se considera por lo tanto que muy probablemente se trata de raíces decorticadas.

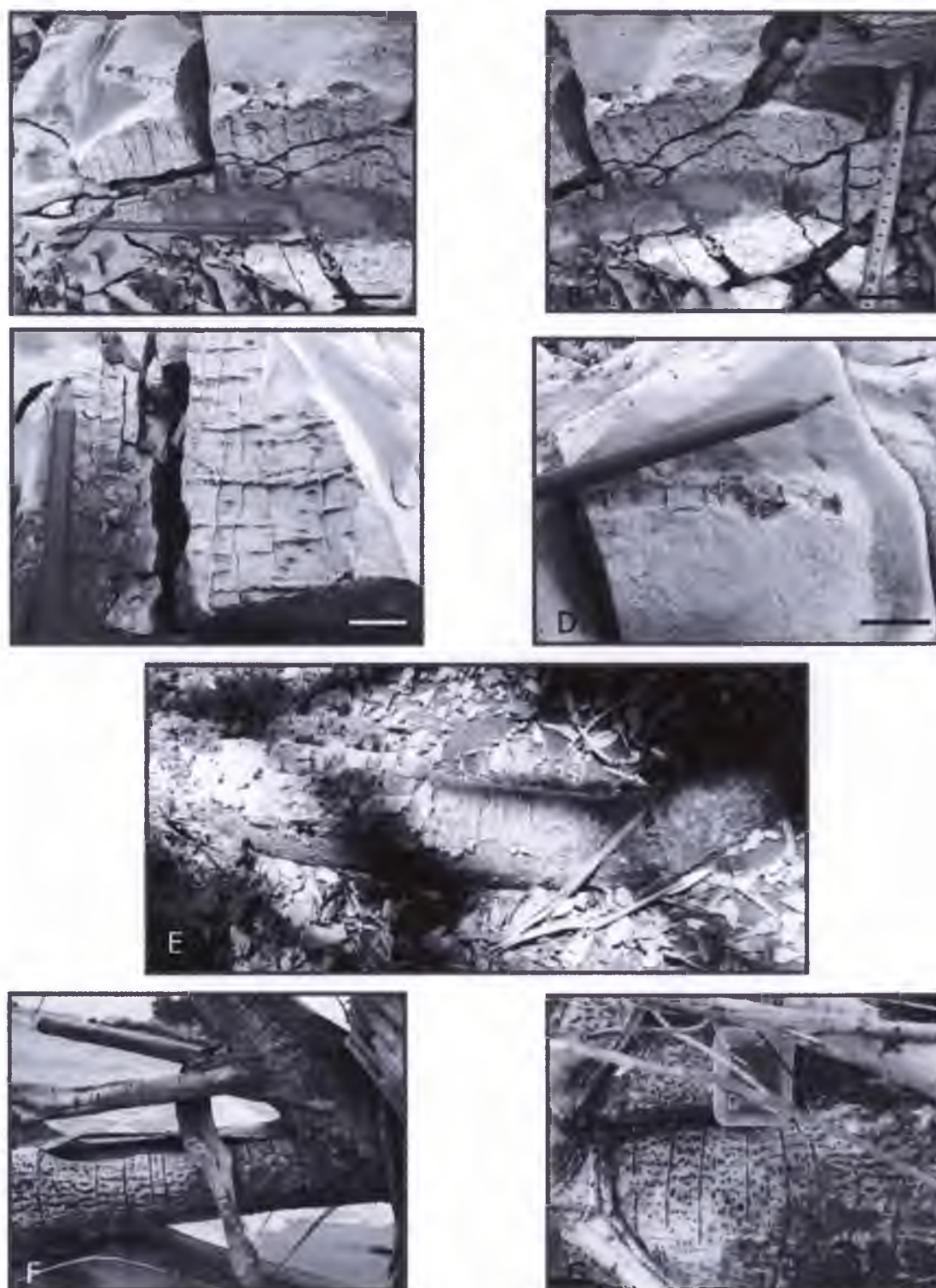


Figura 5.46. A-D: Improntas de raíces? en el Bosque Principal, sector Cerro de las Improntas. **E:** Raíz de *Araucaria araucana*, parcialmente decortizada, Parque Nacional Lanín, Provincia de Neuquén. **F, G:** Raíz expuesta de angiosperma, Parque Nacional Tayrona, Colombia.

5.5 Macroflora de los niveles lagunares

Los temas tratados en esta sección han sido publicados recientemente (Falaschi *et al.*, 2009).

5.5.1 Paleontología Sistemática

Clase SPHENOPSIDA *sensu* Stewart y Rothwell 1993

Orden EQUISETALES *sensu* Boureau 1964

Familia EQUISETACEAE *sensu* Boureau 1964

Género *Equisetites* Sternberg 1833

Especie tipo *Equisetites muensteri* Sternberg 1833

Equisetites minimus n. sp.

Fig. 5.47

Holotipo: LPPB 13678

Materiales adicionales: LPPB 13680, LPPB 13681, LPPB 13682, LPPB 13683, LPPB 13684, LPPB 13685, LPPB 13686.

Diagnosis: Ejes erectos articulados, de hábito grácil y cespitoso, no ramificados. Longitud máxima observada 10 cm. Diámetro de 1,3 (0,5-1,9) mm, sección transversal de forma hexagonal, 6 carenas y valéculas. Superficie granular con protuberancias alineadas transversalmente. Entrenudos de 0,9 (0,55-1,3) cm de largo, posición de los nudos definida por un leve ensanchamiento. Nudo con 6 hojas fusionadas en una vaina foliar, con parte libre lanceolada de 1,6 (1-2,5) mm de longitud, con una vena media que se prolonga hasta el ápice. Márgenes foliares enteros, angostándose hacia el ápice agudo y simétrico. Estróbilos terminales, posiblemente pedunculados, con ápice mucronado. Estróbilos inmaduros de 2,7-4,2 mm de largo x 1,7-1,5 mm de ancho; estróbilos maduros de 6-7,5 mm de largo x 2,8-3,2 mm de ancho, con esporangióforos en verticilos de hasta 6, de forma hexagonal y de 1,3-1,5 mm de diámetro.

Diagnosis: Erect, articulated, unbranched, slender and grass-like stems. Maximum length recorded 10 cm. Diameter 1,3 (0,5-1,9) mm, transversal section hexagonal, 6 carinae and valeculae. Surface granular with transversely aligned protuberances. Internodes 0,9 (0,55-1,3) cm long, position of the nodes defined by a slight swelling; 6 leaves per node fused into a leaf sheath, free part of the leaves 1,6 (1-2,5) mm, lanceolate, a midvein running into the apex. Foliar margins entire, tapering onto the acute, symmetrical tip. Terminal strobili, possibly pedunculate, mucronate apex. Immature strobili 2,7-4,2 mm long x 1,7-1,5 mm wide; mature strobili 6-7,5 mm long x 2,8-3,2 mm wide, with verticillate sporangiophores, hexagonal, diameter 1,3-1,5mm.

Localidad tipo: Monumento Natural Bosques Petrificados, Provincia de Santa Cruz, Argentina.

Nivel estratigráfico y edad: Nivel basal de la Formación La Matilde, Jurásico Medio.

Derivatio nominis: el epíteto específico alude a las pequeñas dimensiones de este taxón.

Descripción: Se trata de tallos articulados; numerosos ejemplares se hallan cortados o doblados a la altura de los nudos, siendo posible observar claramente la división del tallo en nudos y entrenudos con sus respectivas hojas (Figs. 5.47 B-D), así también la presencia de costillas longitudinales (Figs. 5.47 I-K). En todas las impresiones estudiadas se observaron al menos dos o tres costillas, lo que permite estimar que el tallo no comprimido tendría al menos 4 a 6 costillas. Los moldes de estos ejes han verificado una morfología externa hexagonal con la presencia de 6 costillas (Fig. 5.47 G).

Los tallos más largos observados miden alrededor de 10 cm, pero frecuentemente se hallan fragmentados y son de menor longitud (Fig. 5.47 A). Su diámetro promedia 1,3 (0,5-1,9) mm ($n=42$), ensanchándose levemente en la base de los entrenudos unas dos décimas de milímetro. A partir de los moldes se pudo estimar el diámetro real del tallo en ejemplares no deformados: 1,6 mm; 1 x 1,6 mm y 1 x 1,4 mm cuando se hallan algo comprimidos. En ocasiones se pudo observar la médula hueca, rellena por sedimento; la misma mide 0,7 mm para dichos ejemplares (Fig. 5.47 G). Los entrenudos tienen 0,9 (0,55-1,3) cm de largo. No se observaron diafragmas nodales con estructura reconocible ni tallos ramificados. La superficie de los tallos se observa granular bajo microscopía electrónica de barrido (Fig. 5.47 I, K). Estas protuberancias son aproximadamente circulares, tienen un alineamiento transversal y cubren enteramente tallos y hojas; su morfología y patrón son claramente diferentes de la granulometría de la roca y posiblemente se trate de depósitos silíceos. Su presencia se discute en el apartado de Tafonomía y Paleoecología.

Las hojas son acuminadas, su parte libre promedia 1,6 (1-2,5) mm de largo y presentan una vena media, observada en unos pocos ejemplares (Fig. 5.47 J).

Se han rescatado entre numerosos tallos estériles cinco estróbilos, tres de ellos maduros y dos inmaduros, ubicados en forma terminal sobre los ejes (Fig. 5.47 E, F) o cercanamente asociados a los mismos (Fig. 5.47 H). Los estróbilos inmaduros miden 4,2 mm de alto x 1,7 mm de ancho y 2,7 mm de alto x 1,5 mm de ancho. Los estróbilos maduros miden 6-7,5 mm de alto x 2,8-3,2 mm de ancho, con esporangióforos dispuestos en forma verticilada. Sus escudetes miden 1,3-1,5 mm de diámetro respectivamente, son de forma hexagonal y maduraban probablemente en forma acrópeta, como se deduce de la existencia de escudetes inmaduros en el ápice del cono (Fig. 5.47 H). Uno de los ejemplares representa probablemente una fase posterior a la apertura del estróbilo (senil), con esporangióforos de forma irregular, de menores

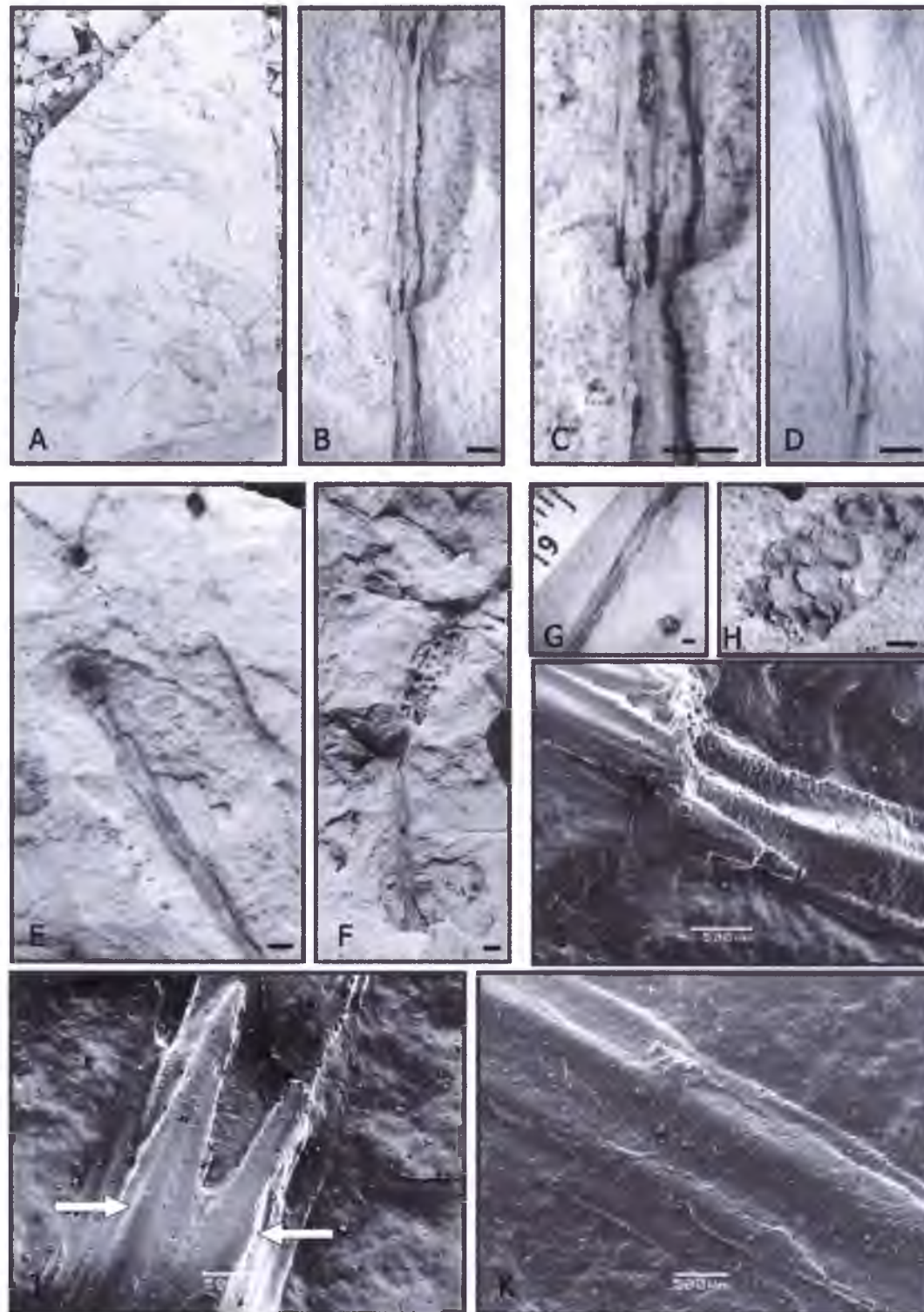


Figura 5.47: *Equisetites minimus* n. sp. A: Aspecto general del nivel fosilífero. Diámetro moneda: 2,2 cm. B-D, Detalle de nudos con 2-3 hojas. Escala: 1 mm. B: LPPB 13680. C: Detalle Fig. B, nótese superficie granular del tallo y hojas. D: LPPB 13681. E: Detalle de estróbilo inmaduro. Escala: 1 mm, LPPB 13678 (holotipo). F: Detalle de estróbilo maduro (senil). Escala: 1 mm, LPPB 13678 (holotipo). G: Detalle molde de entrenudo. Escala milimetrada. LPPB 13682. H: Detalle de estróbilo maduro. Escala 1mm, LPPB 13683. I-K: Detalle de réplica en caucho de LPPB 13682 visto con Microscopía Electrónica de Barrido (MEB). Escala: 500 μ m. I, Superficie granular, una hoja preservada. J, Dos hojas preservadas con una vena media demarcada (flechas). K, Superficie granular, cuatro carenas visibles.

dimensiones (0,6-0,7 mm) y probablemente contraídos (Fig. 5.47 F), por lo que se hallan representadas etapas juveniles, maduras y senescentes de estos conos. El ápice del cono es aguzado o mucronado (Fig. 5.47 H). Sólo en un caso se pudo identificar un posible pedúnculo de 2,5 mm de largo, que se ensancha en la base del cono, mientras que en el nudo inmediatamente inferior se aprecia con claridad la vaina envolvente con dos hojas completas y una posiblemente incompleta (Fig. 5.47 E).

5.5.2 Discusión

Las Equisetales representan el orden más diverso y longevo dentro de la clase Sphenopsida. Prácticamente todas las familias dentro del orden se originan en el Paleozoico, las Archaeocalamitaceae y Calamitaceae tuvieron su acmé durante el Carbonífero y se extinguieron en el Pérmico mientras que las Apocalamitaceae, Schizoneuraceae, Phyllotheceae y Equisetaceae comienzan su radiación evolutiva en el Carbonífero/Pérmico y pasan al Mesozoico (Stewart y Rothwell, 1993). En este momento tienden a tener una distribución casi cosmopolita y se extinguen gradualmente durante el Jurásico/Cretácico excepto las Equisetaceae que continúan su registro hasta la actualidad con una escasa diversidad representada por el género *Equisetum* con aproximadamente 15 especies.

Las Equisetaceae reúnen a plantas de hábito herbáceo o arbustivo, con verticilos de hojas uninervadas, fusionadas formando una vaina que deja un extremo libre corto; con conos terminales de esporangióforos peltados que comúnmente no poseen brácteas y generalmente con ausencia de tejido secundario. Los géneros adscriptos a esta familia son *Equisetites* Sternberg y *Equisetum* L. En líneas generales se observa que las Equisetaceae fueron abundantes en depósitos jurásicos del Hemisferio Sur, tornándose algo más escasas en el Cretácico (Cantrill y Hunter, 2005).

Estudios paleobotánicos y moleculares muestran la presencia del género *Equisetum* desde el Cenozoico Temprano (Brown, 1975; McIver y Basinger, 1989; De Marais *et al.*, 2003). El nombre genérico *Equisetites* es usualmente aplicado a fósiles mesozoicos similares en cuanto a los caracteres de la vaina foliar y esporangióforos al género *Equisetum* pero que no pueden asignarse a una especie moderna (Stewart y Rothwell 1993).

Los ejemplares aquí estudiados pueden ser asignados al género *Equisetites* Sternberg (1833), definido en base a ejemplares del Triásico europeo y preservados como moldes, impresiones y compresiones con morfología similar al género actual *Equisetum*.

Diversas especies pertenecientes a este género fueron descriptas para yacimientos mesozoicos de la Argentina; no obstante en su mayoría son estériles y de dimensiones mucho mayores al material aquí estudiado (Tabla 5.1).

Para la Formación La Matilde, Herbst y Zalazar (1998) describieron una impronta de tallo articulado procedente de la localidad de Cerro Conito, Gran Bajo de San Julián, provincia de

Santa Cruz. La misma tiene 6 cm de largo x 2,3 cm de ancho, con entrenudos de 1,5 cm. El material es fragmentario y no es asignable específicamente, pero resulta claramente distinguible a los tallos aquí estudiados. Otros ejemplares de tallos articulados del Jurásico Medio a Superior proceden de la Formación Cañadón Asfalto en la provincia de Chubut (Escapa *et al.*, 2008), los cuales fueron asignados a *Equisetum* sp. Los mismos corresponden a ejes estériles con vainas foliares extendidas sobre el internado y la parte libre de las hojas siempre más corta que la vaina, diferenciándose en este aspecto y en las dimensiones de los tallos en general. Otras equisetáceas jurásicas de Patagonia extraandina proceden de la Formación Chon-Aike (Jurásico Medio a Superior) de Santa Cruz (Channing *et al.*, 2007). Dichos materiales son estériles y no han sido aún estudiados en detalle, motivo por el cual no han sido incluidos en las comparaciones; pero sus mayores dimensiones y su morfología general los diferencia claramente de *Equisetites minimus* n.sp.

Los materiales estudiados se asemejan en su tamaño a *Equisetites pusillus* Villar de Seoane (2005), pero la nueva especie se diferencia netamente por el bajo número de hojas presentes en los nudos, el menor tamaño de los estróbilos, el ápice mucronado y el aspecto de los esporangióforos que es muy diferente (véase Tabla 5.1).

En Antártida, se ha descrito el género *Equisetum* o *Equisetites*, este último es considerado como sinónimo del primero, debido a que son morfológicamente indistinguibles (Harris, 1961), en yacimientos mesozoicos de Bahía Esperanza y Bahía Botánica (Gee, 1989; Rees y Cleal, 2004), del Grupo Latady próximo a Ellsworth Land (Cantrill y Hunter, 2005), Alexander Island (Jefferson, 1981) y Williams Point (Banerji y Lemoigne, 1987). Sin embargo, sólo el material procedente de Bahía Esperanza y Bahía Botánica se halla debidamente documentado (Cantrill y Hunter, 2005).

Equisetum laterale Phillips *emend.* Gould, 1968, es una especie descrita para el Jurásico de Gran Bretaña, a la cual fueron asignados posteriormente diversos ejemplares del Jurásico de Antártida (Halle, 1913 a *emend.* Gee, 1989; Cantrill y Hunter, 2005) y Chubut (Frenguelli, 1949 *emend.* Gee, 1989). Herbst (1965) señala el gran parecido entre dicha especie y *Equisetites patagonica*, pero prefiere mantenerlas como especies separadas debido a la diferencia de edad, situación geográfica y ausencia de cutículas en el material por él descrito. También Halle (1913 a) señaló que la especie británica es difícilmente distinguible de *Equisetites rajmahalensis* Schimper, del Jurásico de la India.

Respecto de las especies actuales, se observa una gran semejanza con *Equisetum bogotense* Kunth, siendo nuestro material algo menor en sus dimensiones generales, tanto vegetativas como reproductivas. Dicho taxón posee ejes de 26 (10-60) cm de altura, con entrenudos de 2,4 (1,5-4) cm de largo y 1,3 (1-2) mm de diámetro, con 5 (4-6) costillas. La epidermis está cubierta por numerosas protuberancias silíceas con alineamiento transversal. Las vainas son elongadas, de 4,2 (3-6) mm de largo y 2,6 (1,5-3) mm de ancho, con dientes

papiráceos de 1,9 (1-3) mm de largo. Si presentes, las ramas son erectas. Los estróbilos miden 17 (15-24) mm de largo sobre pedúnculos de 14 (10-16) mm (Hauke, 1978) y sus ápices son truncados, a diferencia de nuestro material que posee un pequeño mucrón.

Equisetites minimus n. sp. se diferencia claramente de las especies fósiles y las actuales por su tamaño extremadamente pequeño, tallos delicados de hábito posiblemente cespitoso, el bajo número de hojas por verticilo y la forma hexagonal de los escudetes y el ápice mucronado de los estróbilos. Por estos motivos, consideramos que se trata de un nuevo taxón representante de la flora jurásica.

5.5.3 Tafonomía y paleoecología

Los ejemplares aquí descritos se disponen en forma paralela a los estratos y también atravesándolos, dejando pequeños orificios claramente reconocibles (Fig. 5.47 A). Se hallan en general poco fragmentados, en ocasiones doblados a la altura de los nudos. La abundancia del material, los tallos en posición de vida, la escasa fragmentación observada y el buen estado de preservación que permite la observación clara de las hojas, relieve de la superficie externa y estructuras reproductivas, estarían indicando que estos especímenes fueron preservados *in situ* o con muy escaso transporte y representan una comunidad autóctona creciendo en un paleosuelo recientemente constituido.

La densidad fue estimada en base a los tallos en posición de vida, en dos áreas independientes de 360 cm² y 70 cm², obteniéndose valores de 2000 individuos/m² y 4000 individuos/m² respectivamente, con distancias entre individuos de 0,9 (0,1-2,5) cm.

Los niveles de los cuales proceden estas Equisetaceae se encuentran estratigráficamente intercalados entre los niveles de bosque 1 y 2 (BB y BP). En los mismos, estas Equisetaceae de hábito cespitoso constituyen el único fósil vegetal preservado, conformando una comunidad monotípica. Probablemente, gracias a su porte pequeño y una reproducción esencialmente vegetativa, demostrada por la abundante cantidad de tallos y la escasa presencia de estructuras reproductivas, constituyeron una especie pionera con gran capacidad de colonización de un sustrato volcánico reciente, en las primeras etapas de sucesión que culminaron con la continentalización del medio y la maduración del paleosuelo, que habría de soportar al Bosque Principal. En la actualidad *Equisetum* es una planta altamente invasora, de rápida expansión que conforma comunidades serales o clímax y su presencia está fundamentalmente relacionada a condiciones edáficas más que a otro factor ambiental (Hauke, 1978).

Las Equisetaceae actuales y fósiles son vinculadas a ambientes con disponibilidad de agua (Hauke, *op.cit*), y su presencia en los niveles estudiados es coherente con las evidencias sedimentológicas que indican extensos cuerpos de agua de poca profundidad. Los mismos son

interpretados como lagunares, por lo cual *Equisetites minimus* n.sp puede definirse como una especie hidrófila y probablemente heliófila, considerando la ausencia de otros restos vegetales.

La especie actual *Equisetum bogotense* Kunth se distribuye en la Cordillera de los Andes desde el sur de Argentina y Chile hacia el norte en Perú, Bolivia, Ecuador y Colombia hasta el oeste de Venezuela, Panamá, Costa Rica e Islas Galápagos (Hauke, 1978). Tanto esta especie como la otra presente actualmente en Argentina, *Equisetum giganteum* L., crecen densamente en lugares húmedos o con disponibilidad de agua, como a lo largo de ríos, zanjias, praderas húmedas abiertas y costas de lagos (Ponce, 1996).

Se ha señalado en la descripción la presencia de un micro-granulado que cubre enteramente la superficie de los ejemplares. Estos gránulos podrían constituir biomineralizaciones silíceas, es decir silicofitolitos.

Se ha notado históricamente la capacidad del género *Equisetum* de tomar dióxido de silicio y depositarlo en las partes aéreas del sistema de ejes, menor cantidad en el rizoma y muy poca o nula en la raíz, con una mayor densidad en las células largas de la epidermis, donde forman protuberancias, rosetas y espículas. La sílice ayuda a mantener erguido el cuerpo de la planta, le otorga inmunidad frente a hongos y otras enfermedades y puede disminuir el estrés causado por toxicidad por metales, salinidad, sequía y temperatura (Currie y Perry, 2007).

Las Equisetaceae aquí estudiadas crecieron en suelos volcánicos con alta disponibilidad de sílice, que sumada a la presencia de agua, habría circulado como sílice amorfa hidratada en los poros del sedimento particulado. Por este motivo, es altamente probable que esta especie tuviera una gran capacidad de absorción y biomineralización de sílice. Los silicofitolitos así generados podrían haber contribuido en múltiples maneras en la perpetuación de la especie. La presencia de una superficie externa silicificada y los caracteres adaptativos que ella le confiere a la especie, se tornan verdaderas ventajas competitivas en un suelo recientemente formado, que sumados a la profusa reproducción vegetativa constituyen elementos esenciales en una especie pionera. En el futuro, un análisis fitolítico detallado del sedimento podrá aportar nuevas evidencias al respecto.

5.6 Conclusiones del Capítulo 5

➤ En el estudio de las improntas de ramas foliosas procedentes de ambos niveles de bosque se han podido distinguir varias categorías de ramas en conexión orgánica. Las ramitas menores se disponen en forma alterna o subopuesta sobre las ramas mayores, en ángulos agudos y probablemente en un mismo plano. La ramificación es caracterizada como rítmica por la regularidad de los intervalos entre ramitas. Las hojas son escuamiformes, adpresas al tallo con filotaxis helicoidal, amplias, romboidales y separadas entre sí en los tallos mayores; mientras que en los tallos menores y en los tallitos de los renovales, son romboidales elongadas verticalmente y se disponen en una hélice más apretada. Tres caracteres morfológicos son distintivos de estas hojas: la presencia de un mucrón apical, continuado con una quilla transversal, ubicada en el margen superior de la hoja, y una carena longitudinal que en las hojas mayores puede estar poco o nada desarrollada. Estos tres elementos pueden conferirle a la hoja el aspecto de estar dividida en cuatro cuadrantes. El mucrón constituye la única proyección de la hoja: ésta está mayormente conformada por la base foliar, cuya forma varía de romboidal equidimensional y algo elongada verticalmente en las hojas jóvenes (tipos A-B) a romboidal elongada transversalmente en las hojas adultas a seniles (tipos C-D). Ello significa que existe un marcado polimorfismo foliar según la edad de la rama, el cual se expresa principalmente en forma cuantitativa (dimensiones). Se observó ocasionalmente la presencia de heterofilia dentro de una misma rama, la cual se relaciona con posibles pulsos de crecimiento o con la emisión de ramas menores. Aún existiendo polimorfismo foliar y heterofilia, la presencia de los caracteres distintivos permite unificar los materiales estudiados como pertenecientes a un mismo taxón. Los estomas se distribuyen en forma aleatoria en toda la superficie de la hoja, hundidos individualmente, no en hileras, evidenciando una densidad relativamente baja.

➤ Dichas improntas foliares serían asignadas al morfogénero *Brachyphyllum* Brongniart si se hallaran dispersas y exclusivamente en estado vegetativo, pero su asociación íntima y exclusiva (Barda Blanca) o su conexión orgánica con improntas de estróbilos *cf. Araucaria mirabilis* (Bosque Principal) permite sugerir fuertemente su pertenencia a esta última especie y a la familia Araucariaceae. Presentan notables diferencias respecto de diversos taxones foliares afines del Mesozoico, lo cual justifica su separación como un taxón aparte. Finalmente, no presentan similitud con las hojas de la actual familia Araucariaceae, las cuales poseen un mayor desarrollo del limbo foliar, pero sí hay similitudes si se realiza una defoliación manual de una rama de araucaria actual.

➤ Una única impronta de rama foliosa hallada durante el transcurso de la tesis, procedente del Bosque Principal, es asignada a otro taxón, *Araucarites sanctaecrucis* Calder, cuya diagnosis original se basa en petrificaciones y se halla aquí como improntas. Se caracterizan por ser hojas imbricadas, helicoidales, perennes, adpresas al tallo y envolventes, de forma romboidal elongada en sentido longitudinal y base convexa. El ápice es subagudo y algo incurvado,

mientras que la superficie abaxial presenta costillas y surcos longitudinales. Existen otros ejemplares de improntas de esta especie depositados en la colección del MNB y procedentes de zonas aledañas al Destacamento. Es notable su escasísima presencia, por lo que habría representado un elemento completamente minoritario dentro del Bosque Principal, mientras que no se han hallado este tipo de improntas en la Barda Blanca. Las afinidades de esta especie son dudosas y los análisis cuticulares no han arrojado evidencias conclusivas al respecto (Stockey y Taylor, 1978 b). Sin embargo, el hallazgo de un estróbilo petrificado de *Pararaucaria patagonica* Wieland *emend.* Calder cuyo pedicelo está recubierto por hojitas de idénticas características a *Araucarites sanctaecrucis* permite la asociación de ambas a la misma planta. Este estróbilo procede de zonas cercanas al Cerro Alto, y es posible que exista además una vinculación con los estróbilos masculinos *Masculostrobus altoensis* Menéndez. Esta afirmación se basa en la identidad de tipos foliares y filotaxis de *A. sanctaecrucis* y del pedicelo de *P. patagonica*, cuyas hojas son subagudas, de ápice incurvado, con marcadas costillas longitudinales. Características muy similares presentan los microsporofilos de *M. altoensis* y probablemente también las hojitas que revestían el pedicelo de los conitos, las cuales no se hallan suficientemente preservadas. Wieland (1935), Calder (1953), Stockey (1977) señalaron que *P. patagonica* presenta caracteres intermedios entre las Taxodiaceae y Pinaceae, mientras que Menéndez (1960) aproximó a *M. altoensis* a las Taxodiaceae, en menor medida a las Pinaceae, Araucariaceae y Podocarpaceae. Recientemente, Stockey *et al.* (2005) han propuesto ubicar a *P. patagonica* en una familia propia, la Pararaucariaceae, como parte de un stock mesozoico de coníferas vinculado tanto con las Pinaceae como con las Taxodiaceae.

➤ Todas las improntas, escasas permineralizaciones y carbonizaciones de estróbilos femeninos halladas en ambos niveles de bosque son asignadas a un único taxón: *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen *emend.* Calder. Las improntas son especialmente abundantes en el Bosque Principal (Cerro de las Improntas), son en cambio muy escasas en la Barda Blanca. En el caso de los ejemplares preservados como impronta se prefiere describirlos como *Araucaria* sp. *cf.* *Araucaria mirabilis* debido a la ausencia de información anatómica. Los conos son de dimensiones pequeñas a medianas respecto de aquellos descritos por Calder (1953) y Stockey (1978), aunque no se puede determinar su estado de madurez en ausencia de cortes anatómicos. Se hallan en el extremo de pedicelos insertos sobre ramas A3, a semejanza de numerosas araucariáceas actuales. Los complejos B-E son romboidales, alados transversalmente, con el extremo superior aguzado (lígula) e imbricado con otras escamas, y es probable que poseyeran una lámina triangular decidua en el extremo superior de la lígula. Los estudios de Stockey (1978) y Smith (2008) indican que probablemente los conos habrían caído del árbol aún enteros y se habrían desintegrado en el suelo, probablemente ayudados por la actividad de pequeños animales.

➤ No se han hallado escamas seminíferas sueltas. Gothan (1950) consideró que esto podría indicar que los conos no liberaban sus escamas a la madurez, pero esto fue reinterpretado por Calder (1953) como debido al momento de sepultamiento por ceniza volcánica. Las semillas en los conos aún no habrían sido liberadas, y aquellas del año anterior habrían germinado y se hallarían representadas por los numerosos renovales. La viabilidad de las semillas habría sido probablemente breve (2 meses), por lo cual la recolonización de los sustratos volcánicos de ambos niveles debería haber ocurrido muy rápidamente.

En ambos niveles de bosque se hallan numerosas improntas de estructuras bulbosas descritas tradicionalmente como renovales, con un eje folioso de posición generalmente vertical en la Barda Blanca. Estas estructuras son en general de muy pequeño tamaño, poseen un cuerpo bulboso con estrías longitudinales y raramente preservan una estructura similar a una radícula. Los tallitos se hallan recubiertos de hojitas idénticas a las de las ramitas foliosas de último orden. Los últimos estudios (Stockey, 2002 a, b) indican que tal vez no se trate de estructuras reproductivas de tipo sexual, derivadas de la germinación de semillas, sino de lignotubérculos, es decir órganos de reproducción vegetativa. La evidencia hallada por nosotros es controvertida, sin embargo más allá de la naturaleza sexual o vegetativa de estas estructuras, la abundancia de las mismas señala una reproducción o regeneración muy activas con colonización de sustratos volcánicos recientes. En la Barda Blanca se hallaron además algunos ejemplares petrificados, elongados y con evidencia de raicillas, que podrían corresponder a plántulas de *Araucaria mirabilis* o *Pararaucaria patagonica*, pero no se han realizado cortes anatómicos que permitan confirmarlo.

➤ Las improntas de corteza halladas en ambos niveles de bosque, tanto para troncos como para ramas primarias, son de idénticas características: presentan un fuerte estriado transversal al eje que probablemente corresponda a cicatrices de bases foliares. Las escasas muestras permineralizadas muestran en sección transversal una estructura bandeada típica de las cortezas de coníferas actuales. Dicha estructura fue observada también en ejemplares de la localidad Laguna Manantiales y de *Phellinites degiustoi* Singer y Archangelsky de Ea. Bellavista, reestudiados recientemente; mientras que su aspecto externo es netamente diferente, tratándose probablemente de cortezas pertenecientes a coníferas diferentes. De las araucariáceas actuales, sólo en *A. araucana* se halla una corteza similar en individuos juveniles o adultos jóvenes, en los cuales el desprendimiento de las hojas deja marcadas cicatrices foliares. En *A. angustifolia* existe un tipo de corteza similar, pero no es tan demarcado el estriado horizontal. La corteza habría sido extremadamente delgada, con unos 7 mm de espesor en individuos juveniles y 2-3 cm en individuos adultos.

➤ No se halló ningún otro tipo de macroflora asociada a los troncos en la Barda Blanca, mientras que en el Bosque Principal existen numerosas improntas de aspecto herbáceo,

ramificadas y con pequeños orificios, que excepcionalmente pueden alcanzar mayores dimensiones. Las mismas son interpretadas como raicillas y raíces.

➤ Entre ambos niveles de Bosque, se hallan niveles lagunares que presentan improntas de Equisetaceae y constituyen el primer hallazgo de material fértil perteneciente al género *Equisetites* para el Jurásico Medio de la Formación La Matilde, Provincia de Santa Cruz. El conjunto de caracteres vegetativos y reproductivos permite separarlas netamente de otros representantes de este género que han sido descritos para el Mesozoico de Argentina y Antártida, diagnosticándose una nueva especie con el nombre de *Equisetites minimus* n. sp. Por homología con los representantes actuales del género *Equisetum*, se infiere para el taxón estudiado una vinculación a ambientes con disponibilidad de agua, lo cual se ve corroborado por las evidencias sedimentológicas. Los ejemplares presentan un hábito cespitoso y habrían tenido reproducción esencialmente vegetativa que les habría permitido desarrollarse como especie pionera y colonizar un suelo volcánico recientemente formado, no hallándose otros restos vegetales asociados, por lo que se trataría de comunidades monotípicas.

5.7 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 5

<http://www.arbolesornamentales.com/Araucaria.htm>.

Archangelsky, S., 1963. A new Mesozoic Flora from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology* 8: 45-92.

Archangelsky, S., 1976. Vegetales fósiles de la Formación Springhill, Cretácico en el subsuelo de la Cuenca Magallánica, Chile. *Ameghiniana* 3: 141-158.

Baldoni, A.M., 1977. *Estudio paleobotánico del Jurásico-Cretácico inferior de Patagonia*. Tesis (inédita). Fac. Cs. Nat. y Museo de La Plata. 240 pp.

Baldoni, A.M., 1978. Plantas fósiles jurásicas del subsuelo de Plaza Huincul, provincia de Neuquén. *Asociación Latinoamericana de Paleobotánicos y Palinólogos* 5: 1-12.

Baldoni, A.M., 1979. Nuevos elementos paleoflorísticos de la taoflora de la Formación Springhill. Límite Jurásico-Cretácico, subsuelo de Argentina y Chile Austral. *Ameghiniana* 16: 103-119.

Baldoni, A.M., 1980 a. Taoflora jurásica de la Zona de Picún Leufú, provincia del Neuquén. *Ameghiniana* 17: 243-254.

Baldoni, A.M., 1980 b. Plantas Fósiles Jurásicas de una nueva Localidad en la Provincia del Neuquén. *Ameghiniana* 17: 255-272.

Baldoni, A.M., 1981. *Taofloras Jurásicas y Eocretácicas de América del Sur*. Comité Sud del Jurásico Cretácico. Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur. 2: 359-391.

Banerji, J. y Lemoigne, Y., 1987. Significant additions to the Upper Triassic flora of Williams Point, Livingston Island, South Shetlands (Antarctica). *Geobios* 20: 469-487.

Barchuk, A., Iglesias, M. y Oviedo, C., 2006. Rebrote basal de *Aspidosperma quebracho-blanco* en estado de plántula: mecanismo de persistencia en el Chaco Árido. *Ecología Austral* 16: 197-205.

Boureau, E., 1964. *Traité de Paléobotanique. Sphenophyta Noeggeratiophyta* 3: 1-544. Masson et Cie. Paris.

Brongniart, A., 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles de l'Oolite à fougères de Mamers. *Annales Des Sciences Naturelles*. Paris, IV: 417-423.

Brown, J.T., 1975. *Equisetum clarnoi*, a new species based on petrifications from the Eocene of Oregon. *American Journal of Botany* 62: 410-415.

Burrows, G.E., Boag, T.S. y Stockey, R.A., 1992. A morphological investigation of the unusual cryptogeal germination strategy of Bunya Pine (*Araucaria bidwillii*)— An Australian Rain Forest Conifer. *International Journal of Plant Science* 153: 503-512.

- Burrows, G.E. y Stockey, R.A., 1994. The developmental anatomy of cryptogal germination in bunya pine (*Araucaria bidwillii*). *International Journal of Plant Science*. 155:519-537.
- Calder, M.G., 1953. A Coniferous Petrified Forest in Patagonia. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* 2: 97-137.
- Cantrill, D.J. y Hunter, M.A., 2005. Macrofossil floras from the Latady Basin. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 48: 537-553.
- Chalwell, S.T.S. y Ladd, P.G., 2005. Stem demography and post fire recruitment of *Podocarpus drouynianus*: a resprouting non-serotinous conifer. *Botanical Journal of the Linnean Society* 149: 433-449.
- Channing, A., Zamuner, A.B. y Zúñiga, A., 2007. A new Middle-Late Jurassic flora and hot spring chert deposit from the Deseado Massif, Santa Cruz province, Argentina. *Geological Magazine* 144: 401-411.
- Cortés, J. y Baldoni, A.M., 1984. Dos nuevas localidades con plantas fósiles jurásicas en la Provincia de Chubut. *Noveno Congreso Geológico Argentino* (San Carlos de Bariloche). IV: 432-443.
- Currie, H.A. y Perry, C.C., 2007. Silica in Plants: Biological, Biochemical and Chemical Studies. *Annals of Botany* 100: 1383-1389.
- Dallimore, W. y Jackson, A.B., 1966. *A Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*. Arnold, London, 4th ed. 729 pp.
- De Jussieu, A.L., 1789. *Genera Plantarum*. 413 pp. París.
- De Laubenfels, D.J., 1953. The external morphology of coniferous leaves. *Phytomorphology* 3: 1-20.
- De Laubenfels, D.J., 1972. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances. 4. Gymnospermes*. Muséum National d'Histoire Naturelle. 168 pp.
- Del Fueyo, G.M., 1991. Una nueva Araucariaceae cretácica de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 28: 149-161.
- Del Tredici, P., 1992. Natural regeneration of *Ginkgo biloba* from downward growing cotyledonary buds (basal chichi). *American Journal of Botany* 79: 522 – 530.
- Del Tredici, P., 1998. Lignotubers in *Sequoia sempervirens*: Development and ecological significance. *Madroño* 45: 225 – 260.
- De Marais, D.L., Smith, A.R., Britton, D.M. y Pryer, K.M., 2003. Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast sequence data (rbcL and trnL-F). *International Journal of Plant Science* 164: 737-751.
- Dernbach, U. (Ed.), 1992. *Araucaria. Petrified Cones and Petrified Wood of Araucarias from the Cerro Cuadrado, Argentina*. D'Oro Verlag, 160 pp.

- Dernbach, U. y Jung, W., 2002. The giant cones from Chubut, Argentina. In Dernbach, U. y Tidwell, W.D. (eds.). *Secrets of Petrified Plants*: 173-181. D'Oro Publishers. Heppenheim.
- Douwes, E., 2002. Gene-banking the Natal Grass Cycad - *Stangeria eriopus*. *Biosphere Environmental Newspaper* 1: 10-12. Sudáfrica.
- Escapa, I.H., 2009. *La tafoflora de la Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior de Chubut. Taxonomía, bioestratigrafía y paleofitogeografía*. Tesis Doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue (Inédito). 250 pp.
- Escapa, I. y Cúneo, N.R., 2006. New Middle-Late Jurassic Conifers from Chubut province, Patagonia, Argentina. *Botany 2006. Abstracts*. Auditorium/Bell Memorial Union, California State University, Chico.
En: <http://www.2006.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&id=715>
- Escapa, I., Sterli, J., Pol, D. y Nicoli, L., 2008. Jurassic tetrapods and flora of Cañadón Asfalto Formation in Cerro Cóndor area, Chubut province. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63: 613-624.
- Falaschi, P., Zamuner, A.B. y Foix, N., 2009. Una nueva Equisetaceae fértil de la Formación La Matilde, Jurásico Medio, Argentina. *Ameghiniana* 46: 263-272.
- Feruglio, E., 1951. Piante del Mesozoico Della Patagonia. *Pubblicazioni dell'Istituto Geologico della Università di Torino* 1:35-80.
- Florin, R., 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens, Handlingar* (Ser.5) 10: 1-588.
- Francis, J. F., 1994. *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco. *Norfolk-Island-pine*. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 pp.
- Frenguelli, J., 1944. Contribuciones al conocimiento de la Flora del Gondwana Superior en la Argentina. XXIV. *Equisetites fertilis* n. comb. *Notas Museo de La Plata* 9 (Paleontología): 501-509.
- Frenguelli, J., 1949. Los estratos con "Estheria" en el Chubut (Patagonia). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 4: 11-24.
- Gadek, P.A., Alpers, D.L., Heslewood, M.M. y Quinn, C.J., 2000. Relationships within Cupressaceae sensu lato: a combined morphological and molecular approach. *American Journal of Botany* 87: 1044-1057.
- Gee, C.T., 1989. Revision of the late Jurassic/early Cretaceous flora from Hope Bay, Antarctica. *Palaeontographica B* 213: 149-214.

- Gee, C.T., 2006. A whole-plant *Araucaria* from the Late Jurassic Morrison Formation of the Howe Ranch, Wyoming, USA, and implications for sauropod dinosaur feeding ecology. *Botany 2006. Abstracts*. En: <http://www.2006.botanyconference.org/>
- Gifford, E.M. y Foster, A.S., 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. W.H. Freeman (Ed.). 626 pp.
- Gothan, W., 1925. Sobre restos de plantas fósiles procedentes de la Patagonia. *Boletín de la Academia Ciencias Córdoba* 28: 197-212.
- Gothan, W., 1950. Über die merkwürdigen feigenartigen Kieselknöllchen aus dem versteinerten Wald des Cerro Cuadrado in Patagonia. *Miscellanea Academia Berolinensia* 1: 149-154. Berlin.
- Gould, R.E., 1968. Morphology of *Equisetum laterale* Phillips, 1829, and *E. bryanii* sp. nov. from the Mesozoic of South-Eastern Queensland. *Australian Journal of Botany* 16: 153 – 176.
- Grosfeld, J., 1994. *Arquitectura y dinámica de crecimiento de Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch (Araucariaceae). Tesis de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. 250 pp.
- Halle, T.G., 1913 a. The mesozoic flora of Graham. Island. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar Expedition (1901-1903)* 3: 1-123.
- Halle, T.G., 1913 b. Some Mesozoic plants bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens, Handlingar* 51: 1-58.
- Harris, T.M., 1961. *The Yorkshire Jurassic Flora I Thallophyta-Pteridophyta*. London, British Museum (Natural History). 212 pp.
- Harris, T.M., 1969. Naming a fossil conifer. *Botanical Society of Bengal, J. Sen. Memorial Volume*, 243-252.
- Harris, T.M., 1979. *The Yorkshire Jurassic Flora. V Coniferales*. British Museum of Natural History, London. 166 pp.
- Hauke, R.L., 1978. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum*. *Nova Hedwigia* 30: 385-455.
- Havel, J.J., 1971. The *Araucaria* forests of New Guinea and their regenerative capacity. *Journal of Ecology* 59: 203-214.
- Henkel, J.B. y Hochstetter, W., 1865. *Synopsis der Nadelhölzer, deren charakteristischen Merkmale nebst Andeutungen über ihre Cultur und Ausdauer in Deutschlands Klima*. Stuttgart, 446 pp.
- Herbst, R., 1964. La flora liásica de la zona del Río Atuel, Mendoza, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 19: 108-131.
- Herbst, R., 1965. La Flora Fósil de la Formación Roca Blanca, Prov. de Santa Cruz, Patagonia, con consideraciones geológicas y estratigráficas. *Opera Lilloana* 12: 7-101.

- Herbst, R., 1966 a. La Flora Liásica del Grupo Pampa de Agnia, Chubut, Patagonia. *Ameghiniana* IV: 337-349.
- Herbst, R., 1966 b. Revisión de la Flora Liásica de Piedra Pintada, provincia de Neuquén, Argentina. *Revista del Museo de La Plata* (Paleontología Tomo V): 27-53.
- Herbst, R., 1978. Flórmula Fósil de la Formación Los Patos (Sinemuriano) del Río Los Patos, Provincia de San Juan, República Argentina. *2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas* 1: 175-189. Buenos Aires.
- Herbst, R., Lutz, A.I., Gallego, O.F. y Acevedo, E. 1995. El bosque petrificado del Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 32: 107 (Resumen).
- Herbst, R. y Troncoso, A., 1996. La taoflora de Juan de Morales del Jurásico Medio (Formación Chacarilla), Región de Tarapacá, Chile. *Revista Geológica de Chile* 23: 3-16.
- Herbst, R. y Zalazar, E.B., 1998. Revisión de la flora matildense del Gran Bajo de San Julian, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Facena* 14: 7-24.
- Hernández-Castillo, G.R. y Stockey, R.A., 2002. Palaeobotany of the Bunya Pine. *Queensland Review* 9: 25-30.
- Hibbett, D.S., Donoghue, M.J. y Tomlinson, P.B., 1997. Is *Phellinites digiustoi* the oldest Homobasidiomycete? *American Journal of Botany* 84: 1005-1011.
- Hirmer, M. y Hörhammer, L., 1934. Zur weiteren Kenntnis von *Cheirolepis* Schimper und *Hirmeriella* Hörhammer mit Bemerkungen über deren systematische Stellung. *Palaeontographica* 79B: 67-84.
- Hooker, W.J., 1843. Figure and Description of a New Species of *Araucaria*. *London Journal of Botany* II: 498-506.
- Huth, J., 2002. *The bunya pine, the romantic Araucaria of Queensland. International Araucariaceae Symposium: Auckland*. En: The Conifer Database: <http://www.conifers.org/ar/ar/bidwillii.html>.
- INTA Concordia, 1995. Manual para productores de eucaliptos de la Mesopotamia Argentina. Pp: 3-6.
- James, S., 1984. Lignotubers and burls – Their Structure, Function and Ecological Significance in Mediterranean Ecosystems. *The Botanical Review* 50: 226-261.
- Jefferson, T.H., 1981. *Palaeobotanical contributions to the geology of Alexander Island*. Unpublished PhD thesis, University of Cambridge, UK. 265 pp.
- Jung, W., Selmeier, A. y Dernbach, U., 1992. *Ulrich Derrnbach's Araucaria: Die Versteinerten Araukarien vom Cerro Cuadrado, Argentinien*. D'Oro-Verlag, Lorsch, 160 pp.
- Kendall, M., 1947. On five species of *Brachyphyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Wiltshire. *Annals and Magazine of Natural History* 11: 225-251.

- Kendall, M., 1948. Some conifers of the Jurassic of England. *Annals and Magazine of Natural History* 12: 583-594.
- Kendall, M., 1949. A Jurassic member of the Araucariaceae. *Annals and Magazine of Natural History*: 151-161.
- Kerr, L.R., 1925. The lignotubers of eucalypt seedlings. *Proceedings of the Royal Society* 37: 79-97.
- Kouwenberg, L.L.R., McElwain, J.C., Kürschner, W.M., Wagner, F., Beerling, D.J., Mayle, F.E. y Visscher, H., 2003. Stomatal frequency adjustment of four conifer species to historical changes in atmospheric CO₂. *American Journal of Botany* 90: 610-619.
- Larcher, W., 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Verlag, 513 pp.
- McIver, E.E. y Basinger, J.F., 1989. The morphology and relationships of *Equisetum fluviatoides* sp. nov. from the Paleocene Ravenscrag Formation Saskatchewan, Canada. *Canadian Journal of Botany* 68: 2937-2943.
- Mc Neill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Markhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. y Turland, N.J. (Eds), 2006. *International Code of Botanical Nomenclature* (Vienna Code). Disponible en: <http://ibot.sav.sk/icbn/main.htm>.
- Menéndez, C.A., 1956. Flórmula Jurásica del Bajo de los Baguales en Plaza Huincul, Neuquén. *Acta Geológica Lilloana* 1: 315-338.
- Menéndez, C.A., 1958. *Equisetites quindecimdentata* sp. nov. del Triásico Superior de Hilario, San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13: 5-14.
- Menéndez, C.A., 1960. Cono masculino de una conífera fósil del Bosque Petrificado de Santa Cruz. *Ameghiniana* 2: 11-17.
- Montaldo, P.R., 1974. *La bio-ecología de Araucaria araucana (Mol.) K. Koch*. Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación. Boletín N°46-48: 3-55.
- Orlando, H.A., 1946 a. *Otozamites simonatoi*, n.sp. Una nueva especie del Liásico del Neuquén (Patagonia). *Notas del Museo de La Plata (Paleontología)* 11: 252-257.
- Orlando, H.A., 1946 b. *Equisetites frenguelli* n. sp. del Lias de Piedra Pintada, Neuquén. *Notas del Museo de La Plata (Paleontología)* 11: 269-282.
- Passalía, M.G., 2007. Nuevos registros para la flora cretácica descripta por Halle (1913) en lago San Martín, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 44: 565-595.
- Pilger, R., 1926. *Coniferae*. En: A. Engler (ed.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed., Bd. 13, 121-403. Dunker and Humblot, Berlin, Alemania.
- Ponce, M.M., 1996. *Pteridophyta*. In: *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina*. 1. (Eds. F.O. Zuloaga y O. Morrone). Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden, Vol. 60, 323 pp.

- Quattrocchio, M.E., Martínez, M.A. y Volkheimer, W., 2007. Las floras jurásicas de la Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 11. Ameghiniana 50° aniversario*: 87-100.
- Rees, P.M. y Cleal, C.J., 2004. Lower Jurassic floras from Hope Bay and Botany Bay, Antarctica. *Special Papers in Palaeontology* 72: 1-90.
- Rodríguez, R., Matthei, O. y Quezada, M., 1983. *Flora arbórea de Chile*. Editorial de la Universidad de Concepción, Concepción. 408 pp.
- Rohlf, F.J., 2004. TpsDig 2: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Sahni, B.A., 1928. Revision of Indian fossil plants: Part I – Coniferales (a- Impressions and Incrustations). *Paleontologia Indica* (n.s.) 11: 1-6.
- Schopf, J.M., 1943. The embryology of *Larix*. *Illinois Biological Monographs* 19: 1-97.
- Setoguchi, H., Osawa, T.A., Pintaud, J.P., Jaffrè, T. Y Veillon, J.M., 1998. Phylogenetic Relationships within Araucariaceae based on rbcL gene sequences. *American Journal of Botany* 11: 1507-1516.
- Seward, A.C., 1919. *Fossil Plants. A text-book for students of Botany and Geology. Volume IV. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales*. Cambridge University Press. 543 pp.
- Seward, A.C. y Ford, S.O., 1906. The Araucarieae, Recent and Extinct. *Philosophical Transactions*, London 198 (B): 305-411.
- Silba, J., 1986. An international census of the Coniferae. *Phytologia memoir* no. 8. Corvallis, OR: H.N. Moldenke and A.L. Moldenke.
- Singer, R. y Archangelsky, S., 1958. A petrified Basidiomycete from Patagonia. *American Journal of Botany* 45: 194-198.
- Smith, I.R., 2008. *Paleobotany and the Current Ecology and Growth of the Bunya Pine (Araucaria bidwillii Hook.)*. Tesis Doctoral en preparación. Universidad de Queensland, Australia.
- Spalletti, L.A., Morel, E.M., Franzese, J.R., Artabe, A.E., Ganuza, D.G. y Zúñiga, A., 2007. Contribución al conocimiento sedimentológico y paleobotánico de la Formación El Freno (Jurásico Temprano) en el valle superior del río Atuel, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 44: 367-386.
- Spegazzini, C., 1924. Coniferales fósiles patagónicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, Buenos Aires 98: 125-139.
- Sternberg, K.M von., 1820. *Versuch einer geognostischen-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*. Fasc.I: 1-24.
- Sternberg, K.M von., 1833. *Versuch einer geognostischen-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*. Fasc. II: 1-80.
- Sternberg, K.M von., 1838. *Versuch einer geognostischen-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*. Fasc. II: 81-220.

- Stewart, W.N. y Rothwell, G.W., 1993. *Paleobotany and evolution of plants*. Cambridge University Press. Segunda edición. 521 pp.
- Stockey, R. A., 1975. Seeds and embryos of *Araucaria mirabilis*. *American Journal of Botany* 62: 856-868.
- Stockey, R. A., 1977. Reproductive biology of the Cerro Cuadrado (Jurassic) conifers: *Pararaucaria patagonica*. *American Journal of Botany* 64: 733-744.
- Stockey, R. A., 1978. Reproductive biology of the Cerro Cuadrado fossil conifers: Ontogeny and reproductive strategies in *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen. *Palaeontographica B* 166: 1-15.
- Stockey, R. A., 1980 a. Anatomy and morphology of *Araucaria sphaerocarpa* Carruthers from the Jurassic Inferior Oolite of Bruton, Somerset. *Botanical Gazette* 141: 116-124.
- Stockey, R. A., 1980 b. Jurassic araucarian cone from Southern England. *Palaeontology* 23: 657-666.
- Stockey, R. A., 1994. Mesozoic Araucariaceae: Morphology and Systematic Relationships. *Journal of Plant Research* 107: 493-502.
- Stockey, R. A., 2002 a. Reproductive biology of fossil araucarian conifers. *Botany 2002: Botany in the Curriculum: Integrating Research and Teaching*. Madison, Wisconsin. Abstracts. En: <http://www.botany2002.org/sympos4/abstracts/6.shtml>
- Stockey, R. A., 2002 b. A reinterpretation of the Cerro Cuadrado fossil "seedlings", Argentina. En: *Geheimnisse Versteinerter Pflanzen: Faszination aus Jahrmillionen*. Dernbach, U. y Tidwell, W.D. (Eds.). D'Oro Verlag: 165-171.
- Stockey, R. A.; Nishida, M. y Nishida, H., 1990. Structure and Diversity of the Woody Conifer Seedling-Like Structures from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Botanical Gazette* 151: 252-262.
- Stockey, R. A.; Nishida, M. y Nishida, H., 1992. Upper Cretaceous araucarian cones from Hokkaido and Saghalien: *Araucaria nihongii* sp. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37: 133-154.
- Stockey, R. A. y Taylor, T.N., 1978 a. On the structure and evolutionary relationships of the Cerro Cuadrado fossil conifer seedlings. *Botanical Journal of the Linnean Society* 76: 161-176.
- Stockey, R. A. y Taylor, T.N., 1978 b. Cuticular features and epidermal patterns in the genus *Araucaria* de Jussieu. *Botanical Gazette* 138: 490-498.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. y Schimper, A.F.W., 1970. *Tratado de Botánica de Strasburger*. Quinta Edición Española traducida de la vigesimoséptima edición alemana (Primera Edición Alemana de 1894. Editorial Marín, Barcelona. 605 pp.

- Tidwell, W.D y Medlyn, D.A., 1992. Short shoots from the Upper Jurassic Morrison Formation, Utah, Wyoming and Colorado, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 71: 219-238.
- Tomlinson, P.B., 2008. *Crown structure in Araucariaceae*: pp.50-65. Inédito.
- Traverso, N.E., 1966. *Brachyphyllum tigrense*, nueva conífera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz. *Ameghiniana* 4: 186-194.
- Traverso, N.E., 1968. *Brachyphyllum baqueroense*. Otra nueva Conífera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz. *Ameghiniana* 5: 374-378.
- Van Der Ham, R.W.J.M., Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H., Dortangs, R.W., Herngreen, G.F.W. y Van der Burgh, J., 2003. *Brachyphyllum patens* (Miquel) *comb. nov.* (Cheirolepidiaceae?): remarkable conifer foliage from the Maastrichtian type area (Late Cretaceous, NE Belgium, SE Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology* 127: 77-97.
- Villar de Seoane, L., 2005. *Equisetites pusillus* sp. nov. from the Aptian of Patagonia, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 7: 43-49.
- Vishnu-Mittre, V.N., 1954. *Araucarites bindrabunensis* sp. nov. a petrified megastrobilus from the Jurassic of Rajmahal Hills, Bihar. *The Paleobotanist* 3: 103-108.
- Wehrfeld, X.X., 1935. Patagonia, el gran acervo de fósiles de la Argentina. *Revista Geográfica Americana*, Buenos Aires, 4: 117-130.
- Wieland, G.R., 1929. The world's two greatest petrified forests. *Science*, New York, 69: 60-63.
- Wieland, G.R., 1935. *The Cerro Cuadrado petrified forest*. Washington, Carnegie Museum. 180 pp.
- Wilde, M.H. y Eames, A.J., 1952. The ovule and "seed" of *Araucaria bidwillii* with discussion of the taxonomy of the genus. II. Taxonomy. *Annals of Botany* (N. S.) 16: 27-47.
- Windhausen, A., 1931. *Geología Argentina – Geología histórica y regional del territorio argentino*. Segunda Parte. Editorial Peuser. 645 pp.

CAPÍTULO 6. ARQUITECTURA VEGETAL

6.1 Introducción

Fue definida por primera vez en los trabajos de Hallé y Oldeman (1970), Oldeman (1974) y Hallé *et al.* (1978). La arquitectura de una planta depende de **la naturaleza y la disposición relativa de cada una de sus partes**. Al mismo tiempo, es la expresión de un equilibrio entre los procesos endógenos de crecimiento y las acciones exteriores ejercidas por el medio. El objetivo del análisis arquitectural es identificar estos procesos endógenos por medio de la observación y en ocasiones experimentación (Grosfeld y Barthélémy, 1995).

El conocimiento de la arquitectura arbórea es una herramienta útil en diferentes estudios: (1) autoecológicos, permite conocer y diagnosticar parte de la historia de un árbol y su estado de vitalidad, (2) sinecológicos, permite ayudar a interpretar la dinámica del bosque (3) sistemáticos, permite buscar y establecer relaciones evolutivas y (4) taxonómicos, permite realizar un reconocimiento de especies (Vester, 2002).

6.2 Fundamentos del análisis arquitectural

Existe una serie de caracteres morfológicos principales usados comúnmente en el análisis arquitectural de las plantas (Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978). Barthélémy y Caraglio (2007) resumen dichos caracteres en cuatro grupos:

6.2.1 El proceso de crecimiento

a. Determinado o Indeterminado

* **Determinado:** Cuando el meristema apical sufre una abscisión, deja de funcionar o se transforma en una estructura especializada como flores, inflorescencias, espinas, células parenquimáticas, etc., de modo que el eje no puede continuar elongándose.

* **Indeterminado:** cuando el meristema apical mantiene indefinidamente su potencial de crecimiento.

b. Rítmico o Continuo

* **Rítmico:** cuando el brote tiene una periodicidad endógena marcada que implica una alternancia de períodos de descanso y períodos de extensión activa o pulsos de crecimiento. El límite entre unidades de extensión puede estar demarcado por entrenudos cortos y/o catáfilas que protegen la yema apical, también puede haber disminución del tamaño de las hojas.

* **Continuo:** cuando no existe esta periodicidad y cese de la extensión. Es un fenómeno bastante raro en la naturaleza, ha sido generalmente observado y descrito en climas y ambientes uniformes o ecuatoriales (ej. palmeras y manglares) o en algunas hierbas de climas

templados o tropicales. En ellos, existe una producción más o menos constante de hojas y/o brotes a lo largo de todo el año.

6.2.2 El proceso de ramificación

La ramificación puede estar presente o ausente y se caracteriza según los siguientes ítems principales:

a. Según la posición de las ramificaciones:

* **Terminal:** Cuando el meristema apical o una célula apical inicial se divide directamente y origina dos o más ejes nuevos, lo cual resulta en una dicotomía o politomía, respectivamente. No se halla en gimnospermas (al menos como parte normal del crecimiento).

* **Lateral:** Cuando el proceso de ramificación ocurre en un meristema axilar. Es el proceso más común en angiospermas y gimnospermas.

b. Según el momento de la ramificación:

* **Inmediata o siléptica:** cuando se produce la elongación de un eje lateral inmediatamente luego del inicio de la actividad del meristema axilar y ocurre en forma sincrónica con el crecimiento del eje axial o tronco.

* **Demorada o proléptica:** cuando el eje lateral comienza a elongarse luego de una fase de dormición del meristema lateral, el cual frecuentemente queda protegido en un brote lateral.

c. Según el esquema resultante:

* **Monopodial:** en ejes de crecimiento indeterminado, existe una preeminencia del eje principal.

* **Simpodial:** en ejes de crecimiento determinado, una o más ramas pueden desarrollarse luego de la muerte, abscisión, aborto o transformación del ápice, resultando en un patrón de ramificación simpodial, sin preeminencia de un eje en particular. Implica frecuentemente un arreglo tridimensional.

d. Según el ritmo de ramificación:

* **Rítmica:** cuando los ejes laterales se agrupan en “pisos” definidos con una alternancia regular de nudos ramificados y entrenudos no ramificados en el eje parental.

* **Continua o difusa:** cuando todos los meristemas axilares de un eje dan origen a ejes laterales. En algunos casos, no todos los nudos tienen ejes laterales, pero tampoco existe una distribución regular de ramas en pisos, en este caso el patrón de ramificación se denomina difuso.

6.2.3 La diferenciación morfológica de los ejes

La orientación general de un eje folioso y la disposición espacial de sus hojas son de mayor importancia en la estrategia de crecimiento de una planta. Dentro de una misma planta, algunos de estos ejes son esenciales en la edificación del esqueleto vegetal, algunos son aéreos y otros subterráneos; algunos están involucrados en el uso del espacio aéreo y otros más relacionados a la reproducción o fotosíntesis. Este polimorfismo es frecuente en las plantas y representa una verdadera diferenciación morfológica relacionada a la expresión y actividad de los meristemas (Hallé y Oldeman, 1970).

La orientación de los ejes se clasifica en:

- * **Ortotropía:** cuando los ejes tienen una orientación vertical y simetría radial, con hojas dispuestas espiraladamente, opuestas o verticiladas. Las ramas laterales se disponen en todas direcciones.

- * **Plagiotropía:** cuando los ejes tienen una orientación horizontal o inclinada, con simetría bilateral debido a que las hojas se disponen en forma dística, las ramas laterales se disponen generalmente en un plano.

En algunos casos, un mismo meristema puede originar ejes con características mixtas. A veces un eje puede tener una porción proximal ortotrópica y terminal plagiotrópica, la superposición de ejes mixtos es característica de algunas plantas (modelo arquitectural de Mangenot). Otros ejes mixtos pueden presentar la configuración inversa: proximal plagiotrópica y distal ortotrópica.

6.2.4 La posición de las estructuras reproductivas

Tiene importancia en el análisis arquitectural debido a su incidencia en el crecimiento y ramificación y puede ser:

- * **Terminal:** cuando los órganos reproductivos resultan de la transformación de meristemas terminales.

- * **Lateral:** cuando resultan de la transformación de meristemas laterales.

6.3 Elementos del análisis arquitectural: definiciones

El **modelo arquitectural** es el patrón de crecimiento que determina las fases arquitecturales sucesivas (Hallé y Oldeman, 1970), es decir el plan de crecimiento inherente a la constitución genética del árbol.

La **unidad arquitectural** (o simplemente **arquitectura**) es la expresión específica del modelo arquitectural (Edelin, 1977; Barthélémy *et al.*, 1989) y corresponde a la arquitectura elemental de una especie. Su identificación se realiza mediante una completa diagnosis de las características morfológicas y funcionales de todas las categorías de ejes y con la determinación

de sus posiciones relativas. Mientras que el modelo arquitectural puede ser aplicable a miles de especies distintas, la unidad es algo específico (Hallé, 1999. Fig. 6.1).

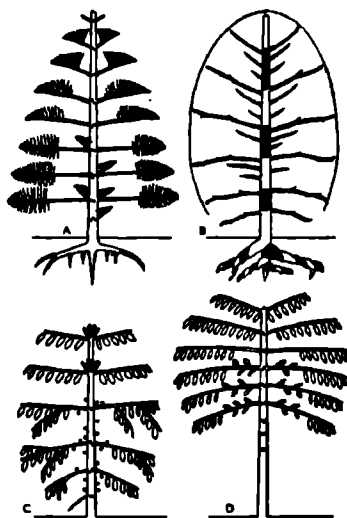


Figura 6.1: Ejemplo de especies con el mismo modelo (Massart) pero distintas unidades arquitecturales. A: *Araucaria columnaris*. B: *Platanus hybrida*. C: *Diospyros matherana*. D: *Pycnanthus angolensis*. (Redibujado de Hallé, 1999).

La reiteración es un proceso morfogenético por el cual el organismo duplica total o parcialmente su arquitectura elemental o unidad arquitectural y cuyo resultado es llamado un complejo reiterado que produce una “disrupción” en el modelo (Oldeman, 1974). Según Hallé *et al.* (1978), el dosel maduro de un árbol puede ser percibido como la suma de dos procesos: la generación del modelo arquitectural y la reiteración.

6.3.1 El modelo arquitectural

Es definido en base a los cuatro grupos de caracteres antes detallados, mediante una combinación particular de dichos caracteres. Existen aparentemente 23 modelos arquitecturales (Hallé y Oldeman 1970; Hallé *et al.*, 1978. Fig.6.2).

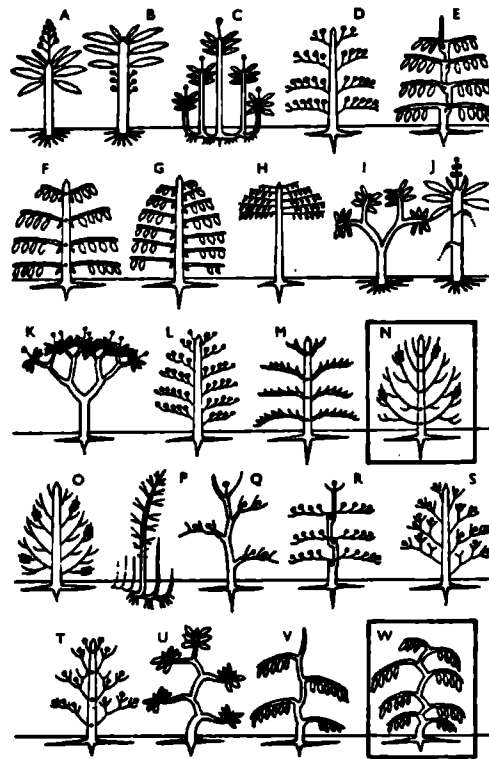


Figura 6.2: 23 Modelos arquitecturales según Hallé *et al.* (1978). A: Holtum. B: Corner. C: Tomlinson. D: Fagerling. E: Nozeran. F: Massart. G: Roux. H: Cook. I: Schoute. J: Chamberlain. K: Leeuwenberg. L: Petit. M: Aubréville. N: Rauh. O: Attims. P: McClure. Q: Koriba. R: Prevost. S: Stone. T: Scarrone. U: Champagnat. V: Mangelot. W: Troll. Los dos modelos con mayor cantidad de especies se hallan recuadrados (N, W).

Los patrones de crecimiento definidos por el modelo arquitectural están **determinados genéticamente**. Su expresión puede verse afectada por el ambiente sólo en condiciones ecológicas extremas, y aún en este caso los cambios observados son sólo **cuantitativos** (Fig. 6.3 a) (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy, 1986; Barthélémy *et al.*, 1995, 1997 b, 1999; Grosfeld *et al.*, 1999; Grosfeld, 2002). Los diferentes modelos pueden estar representados por plantas pertenecientes a especies estrechamente emparentadas (Edelin, 1977; Vester, 1999; Hallé, 2004), pero inversamente, el mismo modelo puede existir en plantas no vinculadas genéticamente (Hallé, 1999).

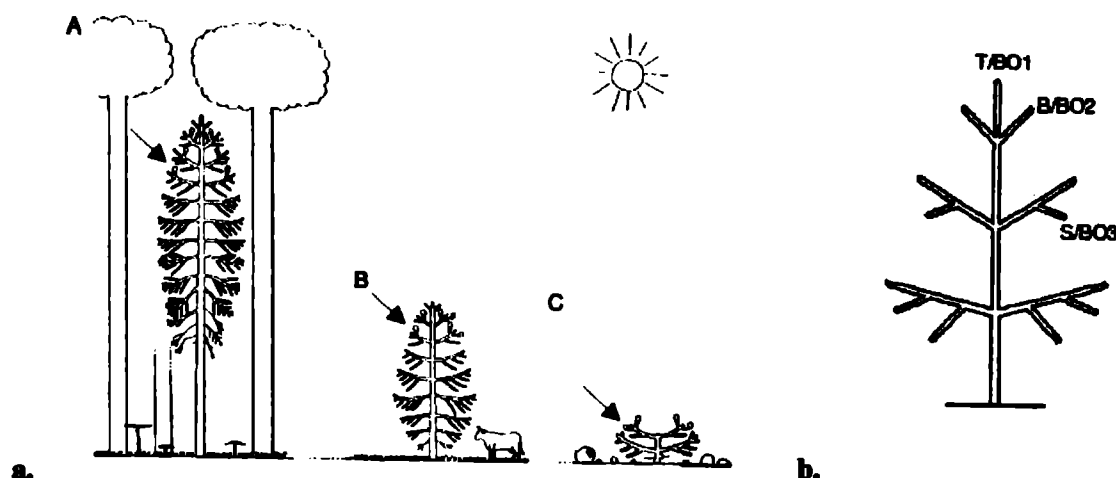


Figura 6.3. a: Variación en la fisionomía y arquitectura de la copa en relación a las condiciones ambientales en el momento que se expresa la unidad arquitectural en *A. araucana*. (A) En un bosque, el árbol maduro tiene 15-20 m de altura y una gran copa cónica con hasta 20 pisos de ramas vivas. (B) En condiciones de luz abundante, suelo y precipitaciones favorables, el árbol tiene una típica copa piramidal. El tronco tiene 6-8 m de altura y la mayoría de las ramas están vivas. (C) En condiciones de luz abundante pero con suelo pobre y precipitaciones escasas, la primer producción de conos puede ocurrir en un árbol de no más de 4 m de altura. La copa tiene una típica forma de “paraguas” y la mayoría de las ramas están vivas (Grosfeld *et al.*, 1999). Las flechas señalan los conos femeninos de posición terminal. **b:** Unidad arquitectural de *A. araucana* con sus categorías de ejes distintivas. O1: eje de orden 1. O2: eje de orden 2. O3: eje de orden 3.

El análisis arquitectural también muestra que algunas plantas exhiben caracteres morfológicos que se relacionan con dos o tres modelos (Edelin, 1977; Veillon, 1980; Grosfeld *et al.*, 1999). Estas formas intermedias indican que no hay una real separación entre modelos. Al contrario, debe considerarse que todas las arquitecturas son teóricamente posibles y que podría existir una transición gradual de una a la otra.

En 1984, Edelin abandonó el uso del modelo arquitectural como elemento básico de construcción y lo reemplazó por la unidad arquitectural, concepto que describe en detalle todos los diferentes ejes presentes en una especie de árbol. Con el concepto de la unidad arquitectural, cada especie es única. No obstante, el concepto de modelo arquitectural (Hallé y Oldeman 1970) es mucho más abstracto y por eso más útil como descriptor general de los patrones de ramificación (Vester, 2002).

Parte del interés en los modelos arquitecturales es su **relación con la ecología** (Hallé *et al.* 1978; Vester y Cleef, 1998). A nivel global se ha notado que la mayor variedad de modelos se encuentra en los trópicos. Hallé y Oldeman (1970) señalaron que la cantidad de modelos probablemente disminuye con el incremento del estrés del ambiente, así que se espera encontrar una riqueza menor en la selva mediana, por la pronunciada época de sequía que la caracteriza, en comparación con la selva amazónica.

6.3.2 La unidad arquitectural

La arquitectura de una planta puede ser vista como un sistema jerárquico de ramas en el cual los ejes se pueden agrupar en categorías de acuerdo a sus características morfológicas, anatómicas o funcionales. Los mismos pueden resumirse en **tablas y diagramas** que describen y definen la arquitectura específica de cada planta, es decir su unidad arquitectural:

La unidad arquitectural de *Araucaria araucana* fue descrita por Grosfeld y Barthélémy (1995) según consta en la Tabla 6.a:

	Tronco (A1)	Ramas (A2)	Ramitas (A3)
Crecimiento	Rítmico e Indeterminado	Rítmico y determinado a largo plazo	Rítmico y determinado a corto plazo
Dirección de crecimiento	Vertical (ortotrópico)	Horizontal a inclinada (plagiotrópicas con tendencia a ortotrópicas)	Horizontal (plagiotrópicas), en un mismo plano con las ramas
Ramificación	Rítmica e inmediata, llevando pisos de 6 a 8 ramas en pisos.	Rítmica e inmediata, llevando ramitas dispuestas de a pares.	Sin ramificación en los individuos masculinos. Con ramificación simpodial después del desarrollo del cono en los individuos femeninos.
Estructuras reproductivas	Ausentes	Ausentes	Sexualidad masculina lateral, femenina terminal o raramente lateral.
Filotaxis	Espiralada	Espiralada	Espiralada

Para cada especie se ha demostrado que el número de categorías de ejes es finito (Grosfeld *et al.*, 1999; entre otros) y generalmente reducido (no más de cinco o seis en algunas cupresáceas). Esto indica que la arquitectura de un sistema de ramas completamente establecido, más allá de su complejidad, puede ser resumido en términos de una secuencia muy simple de ejes que representa su organización fundamental (Fig. 6.3 b).

6.3.3. La reiteración

Oldeman (1974) la definió como un proceso morfogenético a través del cual el organismo duplica su arquitectura elemental o unidad arquitectural y cuyo resultado es llamado complejo reiterado. Ocurre en partes aéreas pero puede ocurrir también en partes subterráneas.

Hallé *et al.* (1978) definieron la reiteración como el proceso de ajuste arquitectural por el cual el árbol dañado se acomoda a su ambiente. Es decir, cualquier modificación en la arquitectura del árbol no inherente en la definición de su modelo y que puede ser ocasionada por daño, estrés ambiental o condiciones supraóptimas; en estos casos hablaremos de reiteración

traumática. En otros casos, la reiteración es el mecanismo por el cual los árboles se ajustan a su ambiente sin que haya un disturbio o daño y se denomina reiteración adaptativa. Por lo que nos remitiremos a la definición original refiriéndonos a reiteración como proceso morfogenético que no implica necesariamente la “reparación” de un sistema orgánico disturbado; se refiere sólo a la génesis o repetición del patrón general de crecimiento de la planta.

Existen diferentes tipos de reiteración (Oldeman, 1974):

- **Total o parcial:** se dice completa cuando la reiteración involucra la expresión de la unidad arquitectural completa, desde el eje 1 a la última categoría. En cambio se dice parcial si hay una duplicación de sólo una parte de la unidad arquitectural.
- **Proléptica o siléptica:** se denomina **proléptica o demorada** (Fig. 6.4) cuando los complejos reiterados se originan de meristemas latentes, en cambio cuando resulta de un cambio en el funcionamiento del meristema apical de un brote en crecimiento se denomina **siléptica, inmediata o por desdiferenciación** (Fig. 6.5). Un ejemplo sería el ápice de una rama que luego de funcionar algún tiempo origina un “tronco supernumerario”.

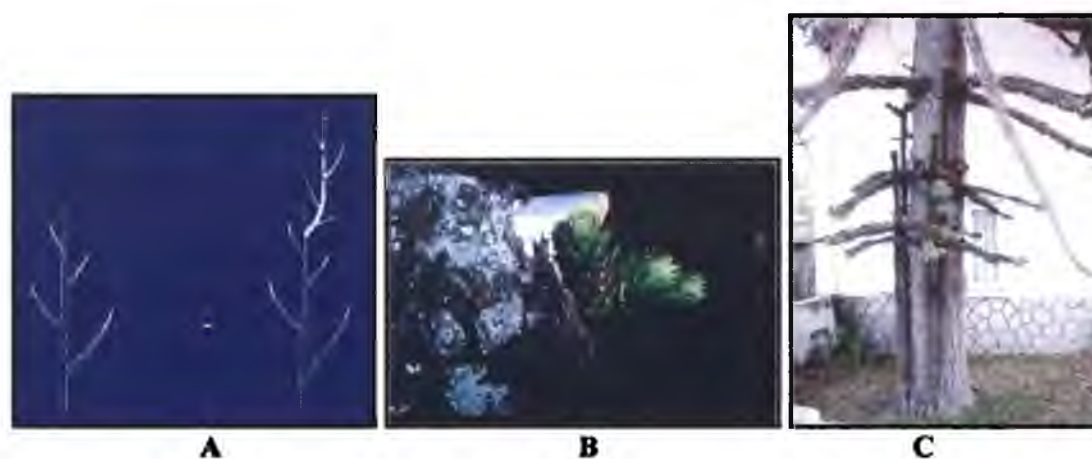


Figura 6.4. A: Representación esquemática de una reiteración demorada. B: Reiteración demorada a partir de yemas axilares de una rama mayor rota. C: Reiteración demorada a partir de yemas latentes en la base del tronco (Imágenes cortesía J. Grosfeld).

La presencia de troncos supernumerarios pueden resultar de la transformación de una rama en crecimiento o de la partición del meristema apical (Fig. 6.5, reiteración inmediata) o bien del desarrollo de una rama a partir de un meristema latente (Fig. 6.4, reiteración demorada), e implica que la planta expresa nuevamente el patrón juvenil de crecimiento que se desarrolla desde la semilla. (Barthélémy y Caraglio, 2007).

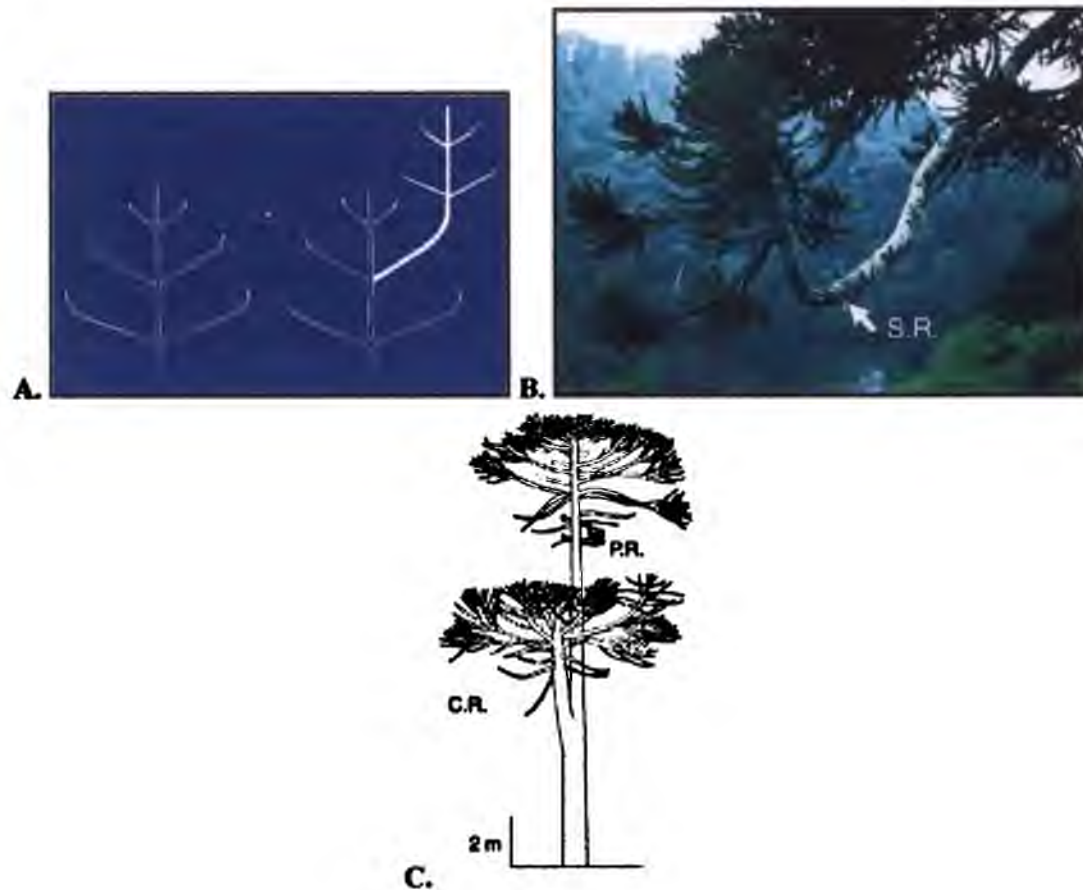


Figura 6.5. A: Representación esquemática de una reiteración inmediata por dediferenciación. B: reiteración inmediata total (S.R.) en la parte distal de una rama de *Araucaria araucana*. C: reiteración inmediata y total en el tronco de un individuo viejo de *Araucaria araucana* (C.R.) y reiteraciones demoradas y parciales a partir de yemas latentes (P.R.) (Imágenes cortesía de J. Grosfeld).

Como resultado de procesos de reiteración, podemos encontrar árboles cuyos troncos poseen articulaciones pronunciadas que recuerdan la junta de una bayoneta al rifle (Fig. 6.6 A), las cuales son comunes en árboles jóvenes y adultos de zonas tropicales. Tales juntas representan niveles donde el meristema apical del tronco original ha sido roto o abortado, siendo sustituido por otro tronco. En modelos arquitecturales no simpodiales, la ocurrencia de este fenómeno indica una interrupción del patrón de crecimiento y, efectivamente, el primer árbol ha sido sustituido por un segundo árbol. Árboles con troncos bifurcados pueden representar el mismo fenómeno, pero con dos troncos sustituyendo en lugar de uno.

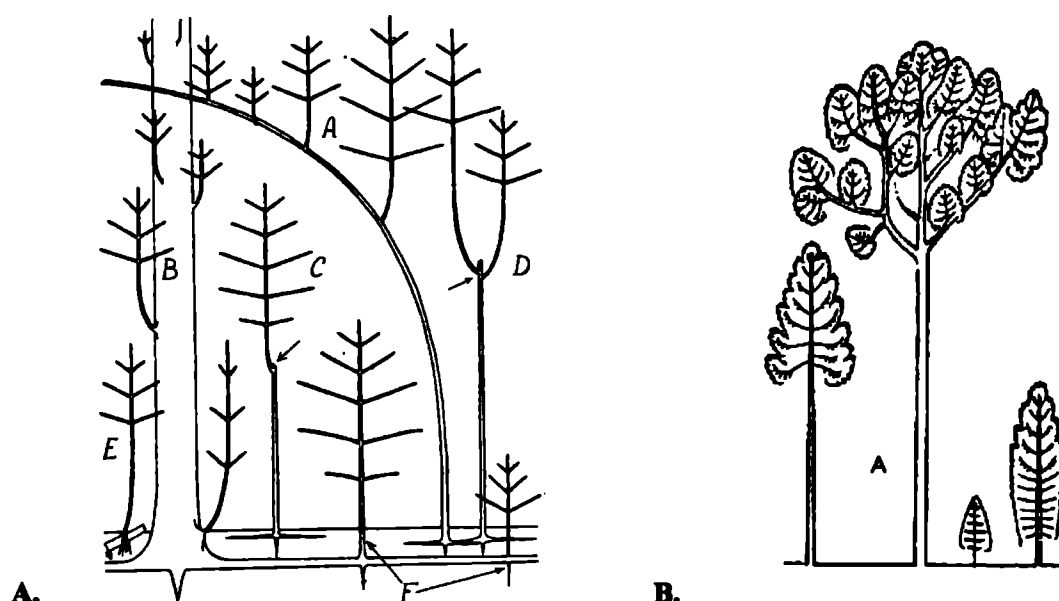


Figura 6.6. A: Reiteración en los estratos inferiores del bosque. A: Reiteración en un tronco arqueado. B: a partir de yemas latentes en un árbol viejo. C: como mecanismo de regeneración en “juntura tipo bayoneta” (flecha). D: ídem anterior, produciendo un tronco bifurcado. E: luego de un corte. F: a partir de raíces. (Adaptado de Hallé *et al.*, 1978). B: “Colonias” de unidades reiteradas en *Agathis dammara* (Araucariaceae), 50 m. (Redibujado de Edelin, 1990).

En cuanto a los factores causantes de la reiteración, la misma fue considerada inicialmente como un proceso oportunístico o no automático (Oldeman, 1974; Hallé *et al.*, 1978), es decir todo tipo de reiteración vinculada a la historia individual de cada árbol y puede tener dos orígenes:

(1) **Adaptativa:** cuando es en respuesta a cierto cambio ambiental (Hallé, 1999). Este tipo de reiteración puede ocurrir por ejemplo, por un incremento en los recursos, como puede ser la luz. Al crecer desde el sotobosque al nivel del dosel, el árbol experimenta un gran incremento de incidencia lumínica y reacciona generando unidades reiteradas*, transformándose en una “colonia” (Fig. 6.6 B). Al producir estas unidades reiteradas, se incrementa la superficie fotosintética y por lo tanto su eficiencia en la captación de la energía solar. (Hallé, 1999).

(2) **Traumática:** cuando es la respuesta de la planta a algún daño o pérdida de la mayor parte de su estructura. Puede ocurrir una poda artificial, fractura del eje principal o inclinación del mismo, y el árbol puede continuar viviendo y recuperarse mediante el proceso de reiteración.

Sin embargo, investigaciones más recientes (Nicolini, 1997; Vester, 2001; Grosfeld, 2002; Stecconi, 2006, entre otros) han demostrado que, además de estos casos de reiteración oportunística, el mismo proceso de repetición puede estar involucrado en el patrón de

* Con Unidades Reiteradas, Hallé (1999) se refiere a cada individuo que, unido a los demás, forma el árbol completo, incluyendo su sistema radicular.

crecimiento inherente de una especie y puede ocurrir **automáticamente** durante el desarrollo de la planta, luego de alcanzado cierto umbral de diferenciación. Esto último es frecuente en el desarrollo del árbol y construcción de la copa, se define como **reiteración automática o secuencial** (Edelin, 1984; Nicolini, 1997). Este tipo de reiteración parece ser muy común y constituir un proceso morfogenético importante en la construcción de las copas de la mayoría de los árboles. En estos estudios, se sugirió que la reiteración automática o secuencial no debe ser interpretada como un retroceso en la secuencia de desarrollo, si no más bien como una parte de esta secuencia. Existe también frecuentemente un marcado parecido entre la unidad reiterada y la fase de plántula de un árbol. En algunas especies, esto puede reflejarse por ejemplo como hojas juveniles.

La capacidad de reiteración de una planta parece correlacionarse con el grado evolutivo. Así, la mayoría de las angiospermas tiene un mayor potencial de reiteración que las coníferas o cícadas. Dentro del género *Araucaria*, diversas especies tienen cierta capacidad de reiteración parcial, como *Araucaria columnaris*, *A. cunninghamii* o *A. hunsteinii*, mientras que en otras especies como *A. araucana* es normal que se produzcan reiteraciones totales durante toda su vida (Hallé, 1999; Edelin, 1984, Fig. 6.7).

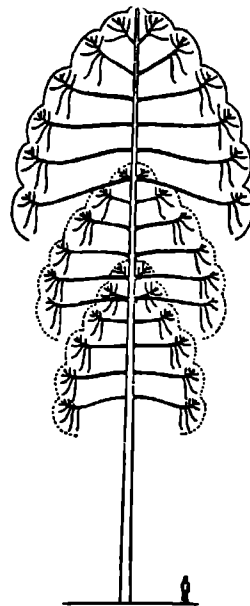


Figura 6.7: Sucesión de copas encajadas en *A. hunsteinii* como resultado del desarrollo regular de reiteraciones parciales demoradas en la base de las ramas viejas de la copa (Edelin, 1984).

Se presentan reiteraciones totales también en *A. angustifolia* y *A. bidwillii* (Obs. personal. Figs. 6.8 y 6.9). Por otro lado, mientras que algunas especies presentan únicamente reiteración traumática (*A. muelleri*), otras presentan distintos tipos de reiteración adaptativa, como *A. araucana*, *A. columnaris*, *A. cunninghamii* y *A. hunsteinii* (Obs. pers.: *A. araucana* esencialmente traumática pero también adaptativa por rebrote a partir de raíces; *A. bidwillii* y *A.*

angustifolia tanto traumática como adaptativa). *A. humboldtensis* presenta reiteraciones totales a partir de rebrotes adventicios luego de daños graves (Hill, 1997). En la Fig. 6.6 A se aprecian distintos tipos de reiteración en los estratos inferiores del bosque.

Como resultado del proceso de reiteración, la mayoría de los árboles pueden ser vistos ya no como individuos, si no que a lo largo de su vida y a través del mecanismo de reiteración, constituyen verdaderas colonias de unidades reiteradas (Fig. 6.6 B). En todo caso, existe una competencia por el espacio, luz y agua entre las unidades reiteradas que forman la corona, y puede que no todas alcancen la misma importancia (Hallé, 1999).

6.4 Arquitectura de la familia Araucariaceae

6.4.1 Generalidades

Hallé *et al.* (1978), Grosfeld y Barthélémy (1995) y otros resumieron los caracteres arquitecturales esenciales de la familia Araucariaceae:



Figura 6.8: Reiteraciones totales en *Araucaria angustifolia* cultivada en La Plata, Argentina. Nótese los altos ángulos de salida de los complejos reiterados, y en D y E, la formación de un “codo” muy similar al fenómeno observado en el tronco fósil n°12 (W163) del nivel del sendero turístico. C: Reiteraciones parciales incipientes a partir de yemas epicórmicas.

Los miembros de la familia Araucariaceae:

* Se asignan al **Modelo de Massart** con un tronco monopodial ortotrópico, con crecimiento rítmico y filotaxis espiralada o decusada (Fig. 6.10, izq.). Llevan pisos de ramas plagiotrópicas llamados pseudovertebrilos[†]. Esta orientación de las ramas otorga a menudo una marcada simetría en el árbol, pero el modelo puede existir sin esta simetría. La posición de la inflorescencia no influye en el modelo. Dentro de las Araucariaceae se halla en: *Agathis lanceolata* Warb., *Agathis ovata* Warb., *Agathis australis* (D. Don) Salisbury, *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco (sin. *A. excelsa*), *A. columnaris* (Forst.) Hook, *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Fig. 6.11).



Figura 6.9: Reiteraciones en *Araucaria bidwillii* cultivada en la ciudad de La Plata. A: Copa de ejemplar adulto con reiteraciones parciales que generan copas encajadas. B: Detalle de pseudovertebrils de ramas. C-F: Ejemplares adultos con pseudodicotomía (tronco supernumerario) generada por reiteración total.

[†] Una disposición verticilada de las ramas, o cladotaxis verticilada, debe originarse a partir de una filotaxis verticilada, lo cual se da en pocos ejemplos de plantas (Equisetales). Por este motivo, se prefiere utilizar el término pseudovertebrils o "pisos de ramas" al referirse a la distribución de las ramas de las Araucariaceae (J. Grosfeld, com. pers.).



Figura 6.9 G: Bipartición del meristema apical de una plántula de *Araucaria araucana*, probable origen de una reiteración total con generación de un tronco bifurcado.

* Se asignan al **Modelo de Rauh** (Fig. 6.10, der.): con un tronco monopodial con crecimiento rítmico, el cual desarrolla pseudoverticilos de ramas morfogénicamente iguales al tronco y de orientación ortotrópica. El crecimiento y la ramificación son rítmicos. Las flores o inflorescencias son siempre laterales y no influyen en el modelo. Dentro de las Araucariaceae se halla en *Araucaria araucana*[†] (Molina) Koch, *A. bidwillii* Hook., *A. cunninghamii* Sweet., *A. hunsteinii*[‡] K. Schum. (Fig. 6.11). Particularmente en el género *Araucaria*, la naturaleza plagiotrópica (disposición horizontal y simetría bilateral) u ortotrópica (disposición vertical con simetría radial) de las ramas, determina que una especie sea asignada respectivamente al modelo de Massart o al modelo de Rauh (*sensu* Hallé y Oldeman, 1970), según se detalló anteriormente. Sin embargo, hay especies como *A. hunsteinii* o *A. araucana*, que muestran un patrón de crecimiento intermedio entre estos dos modelos (Edelin, 1984; Grosfeld y Barthélémy, 1995).

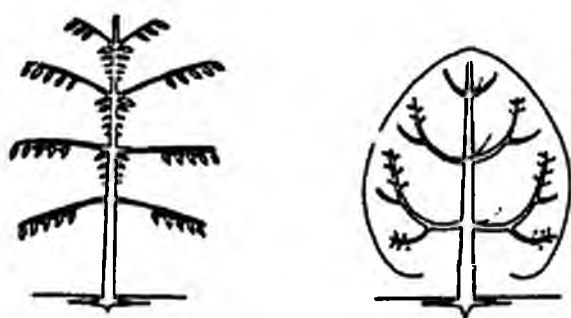


Figura 6.10: El modelo de Massart (izquierda) y el modelo de Rauh (derecha). Adaptado de Hallé y Edelin (1987).

* Se asigna al **Modelo de Cook** (modificado, para *Wollemia nobilis*): su arquitectura es el resultado de un crecimiento continuo de un tronco monopodial, ortotrópico, de crecimiento continuo, con filotaxis espiralada o decusada, las ramas son plagiotrópicas, producidas

[†] Grosfeld, J. y Barthélémy, D. (1995) destacan que *A. araucana* posee características intermedias entre el modelo de Rauh y el de Massart.

[‡] Edelin (1984) determina características intermedias entre estos dos modelos para *A. hunsteinii*.

continuamente y son filiformes, es decir que parecen hojas compuestas, tienen un crecimiento determinado sin formar simpodios.

*** Alto grado de polimorfismo de ejes.** Ejes con distintos órdenes de ramas pueden tener distintas características morfológicas, resultando en un sistema fotosintético altamente eficiente. Todas las especies en la familia tienen una morfología juvenil distintiva, muy diferente a aquella de los ejes adultos. En *Araucaria* hay usualmente sólo 3 categorías de ejes, el tronco principal A1 (ortotrópico, de crecimiento indefinido y con ramificación rítmica, inmediata y pseudovericilada), las ramas A2 (de crecimiento rítmico e indefinido, con ramificación rítmica e inmediata) y ramitas A3 (de crecimiento definido, no ramificadas y portadoras de conos). La excepción la constituye *A. cunninghamii* que posee 4 categorías. *Wollemia* tiene sólo 2, y *Agathis* posee sólo 2 pero repite las ramas de primer orden.

*** Unidades de extensión.** La unidad básica en la construcción de un tronco monopodial en las Araucariaceae puede ser referida como unidad de extensión. Cada unidad está formada por un segmento del tronco y la serie de ramas plagiotrópicas (ax1) que constituye cada piso producido por crecimiento rítmico.

En las plántulas, los pisos son indistintos porque incluyen sólo un ax1, pero el número de ramas por piso se incrementa hasta un valor relativamente constante a medida que la plántula crece, siendo este valor de valor algo diagnóstico para cada especie (Veillon, 1980). Cada unidad refleja la alternancia de un ciclo de extensión con un período de latencia.

En *Araucaria*, el crecimiento rítmico del tronco puede no ser estacional y es frecuentemente irregular, produciendo varios, uno o ningún piso de ramas por año, mientras que las ramas pueden crecer en forma bastante independiente. Esta desconexión entre fases de crecimiento de distintas partes del árbol no es rara en árboles tropicales, pero no ha sido bien cuantificada.

*** La reiteración** se expresa tanto como reemplazo de ejes orto/plagiotrópicos perdidos, junto con una desdiferenciación de ejes plagiotrópicos que se tornan ortotrópicos como de ejes derivados del tronco. Los ejes de reemplazo son desarrollados a partir de meristemas axilares que se originan en la mayoría de las axilas de las hojas y pueden persistir a lo largo de toda la vida del árbol.

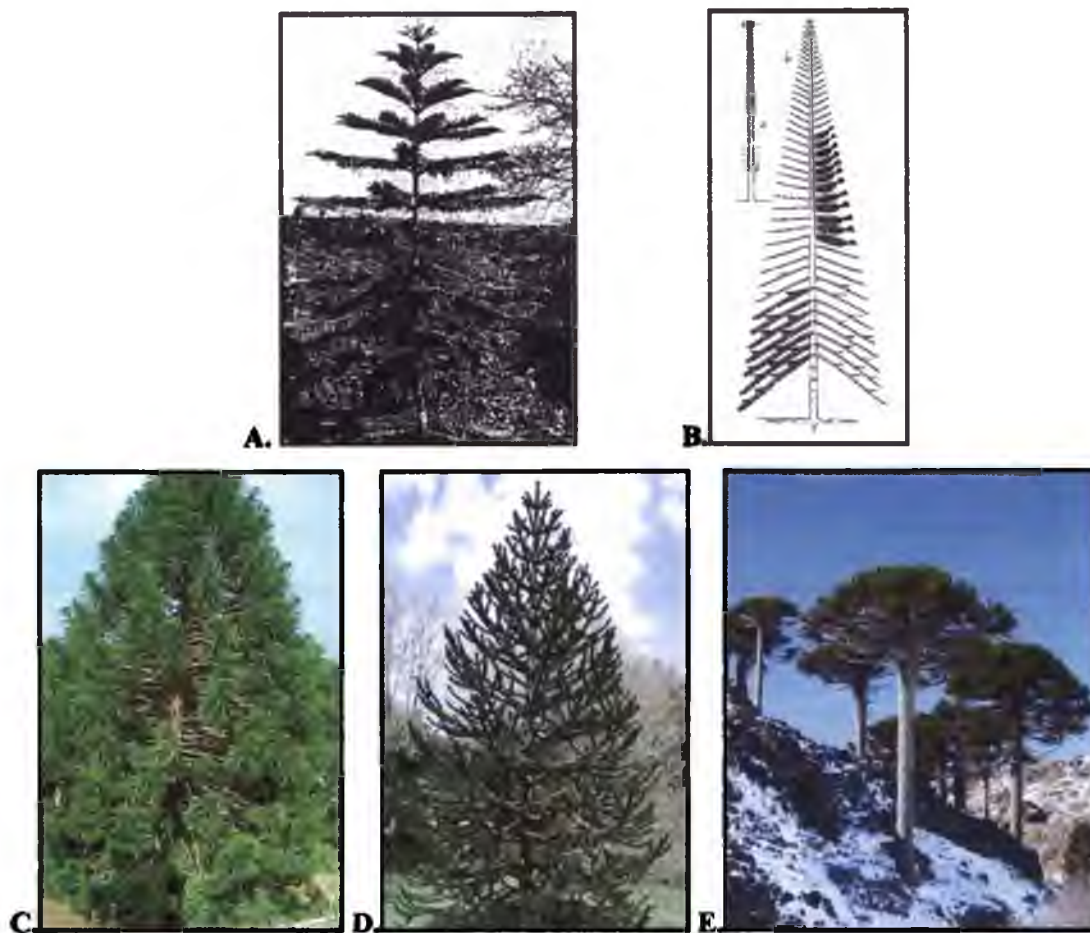


Figura 6.11. A: *A. columnaris* (Forst.) Hook, cultivada en Kenya (modelo de Massart). B: misma especie, árbol joven de 15 m de altura, sin pérdida de ramas (a); (b) árbol adulto de 60 m de altura, con desrame y ramificación adventicia (Adaptado de Hallé *et al.*, 1978). C: *A. angustifolia*, modelo de Massart. D-E: *A. araucana* (D: joven; E: adulta), que representaría el modelo de Rauh (Hallé *et al.*, 1978) o sería un modelo mixto (Grosfeld y Barthélémy, 1995). Imágenes cortesía J. Grosfeld).

6.4.2 Reiteraciones en las Araucariaceae

Las reiteraciones han sido descritas no sólo para diversas especies del género *Araucaria*, sino también para *Agathis dammara* (Hallé, 1999) y *Wollemia nobilis* (Hill, 1997). De observaciones personales, he podido determinar distintos tipos de reiteración para los ejemplares cultivados de las siguientes especies de *Araucaria*:

Araucaria angustifolia

- Reiteración total, inmediata por desdiferenciación de ramas que adquieren una orientación ortotrópica, en ocasiones con formación de un “codo”. Ángulos de divergencia: 11°, 10°, 9°, 15°. (Fig. 6.8 D, E)
- Reiteraciones parciales, demoradas a partir de yemas epicórmicas. (Fig. 6.8 A-C)

Araucaria bidwillii

- Reiteraciones parciales, demoradas a partir de yemas epicórmicas, con formación de copas encajadas. (Fig. 6.9 A)
- Reiteraciones totales, traumáticas? con formación de pseudodicotomías relativamente basales en el tronco principal. El ángulo de divergencia de los dos troncos secundarios es de 12° aproximadamente. (Fig. 6.9 C-F)

Araucaria cunninghamii (Fig. 6.12 C)

- Reiteración total, traumática? con formación de una pseudodicotomía de posición apical. Ángulos de divergencia: 9° y 16° para las principales dicotomías observadas en la foto.

Araucaria heterophylla (Fig. 6.12 A-B)

- Reiteración total, traumática? con formación de una pseudodicotomía de posición apical en el tronco principal. El ángulo de divergencia es de 22° aproximadamente. En la foto de detalle se observa además que cada ápice posee a su vez una segunda reiteración de menor importancia, ya sea por daño del meristema apical o bien por nacimiento de ramas de orientación ortotrópica, siendo los ángulos de divergencia de 24° y 10° en cada una de estas pseudodicotomías.

En todos estos casos, se trata de ejemplares cultivados en espacios públicos, los cuales suelen sufrir traumatismos de diversa índole (podas, fracturas) que podrían explicar las reiteraciones observadas.

Podemos concluir que la reiteración es un fenómeno ampliamente difundido en la familia Araucariaceae.



Figura 6.12: Ejemplos de reiteración en araucarias australásicas cultivadas. A-B: *Araucaria heterophylla*. A: Ápice normal. B: Ápice con pseudodicotomía. C: *Araucaria cunninghamii*, con pseudodicotomías apicales.

6.4.3 Arquitectura y reiteración en *Araucaria araucana*

La arquitectura de *Araucaria araucana* fue estudiada en profundidad por J. Grosfeld, D. Barthélémy y C. Brion (Grosfeld, 1994; Grosfeld y Barthélémy, 1995; Grosfeld *et al.*, 1999). Esta especie es tomada como referencia para el análisis y descripciones arquitecturales de los niveles de la Barda Blanca y Bosque Principal. Para la misma, se pudo determinar los siguientes caracteres fundamentales:

- Tanto los ejemplares masculinos como femeninos de esta especie dioica están caracterizados por una fuerte jerarquía en el orden de ramas. La arquitectura elemental se compone siempre de tres categorías de ejes morfológicamente discernibles, cuya naturaleza y posición relativa no son afectados cualitativamente por factores ambientales, pero sí pueden generar un amplio rango de variación fenotípica expresada como **diferencias cuantitativas** en cuanto a la expresión de la unidad arquitectural y a la aparición de procesos de reiteración.

- La secuencia de desarrollo puede resumirse del siguiente modo:

- 1) En los primeros años de vida el tronco presenta 1 o 2 ramas por piso. (Figs. 6.13 A y B).

- 2) Luego de unos años, la planta alcanza una altura de 30 a 40 cm y tiene en su extremo uno o dos pisos de 3 o 4 ramas vivas que no se ramifican y duran entre 5 y 10 años (Fig. 6.14). El meristema apical del tronco tiene largas fases de descanso. La planta puede quedar con esta fisonomía durante muchos años, sobre todo si hay condiciones de baja intensidad lumínica. En la mayoría de los casos, a partir de una yema situada en la base del tronco, se desarrolla un nuevo brote que repite la secuencia de desarrollo. Esta sucesión de vástagos se puede repetir varias veces, hasta que alguno logre establecerse o hasta que finalmente la planta muera. El período de latencia de la yema apical y la sucesión de rebrotes pueden hacer que la planta viva muchos años en el sotobosque, sin elevarse más que unas decenas de centímetros, pero si se produce un claro, el tronco puede retomar su crecimiento. Algunos individuos de *Araucaria araucana* pueden sobrevivir en esta verdadera “forma de espera” por más de 150 años, aunque según Burns (1991) y Donoso (1993) algunos individuos pueden permanecer suprimidos durante cientos de años.

- 3) Cuando se retoma el crecimiento, lentamente aumenta el número de ramas por piso (4 a 6) y la cantidad de pisos vivos sobre el tronco, mientras que los períodos de descanso del tronco disminuyen. En este estadio, el árbol joven puede alcanzar varios metros de altura (aunque el diámetro del tronco será apenas de 10 a 20 cm) y tiene varios pisos de ramas vivas sólo en su extremo superior (Fig. 6.15).

- 4) Cuando se manifiesta la sexualidad (sólo sobre las ramitas), la ramificación es bien regular con 5 a 8 ramas por piso y el árbol tiene una copa cónica con varios pisos de ramas vivas (Fig. 6.16). La orientación de las ramas depende de su posición en la planta: las ramas en el extremo superior del tronco tienen una disposición oblicua y ascendente, mientras que las

ramas inferiores son horizontales o péndulas con el extremo distal levantado. Las ramitas A3 se ubican de a pares en un mismo plano, dándole a la rama portadora una simetría bilateral y una neta dorsiventralidad, típicas de la condición plagiotrópica.

En este momento se manifiesta la unidad arquitectural de la especie con las tres categorías de ejes. A partir de aquí no hay modificaciones cualitativas en el desarrollo, pero puede haber diferencias cuantitativas, según se especificó anteriormente.

El aspecto del árbol adulto es cónico, con 10 a 15 pisos de ramas vivas en el extremo superior y con las ramas basales muertas o caídas. En esta fase de desarrollo el árbol puede alcanzar una altura de doce metros y tener entre 100 y 250 años. En las fases ulteriores, el tronco continúa su crecimiento rítmico e indefinido. El número de pisos vivos aumenta significativamente, las ramas viejas se vuelven péndulas y finalmente caen, mientras que las nuevas ramas formadas son bien vigorosas.

5) En el árbol viejo, lentamente los entrepisos de vuelven más cortos. El meristema apical presenta largas fases de reposo durante las cuales las ramas pueden continuar con su desarrollo, por lo cual el árbol presenta una forma de “paraguas” (Fig. 6.17). Los ejes de orden tres, insertos de a pares y en un plano al principio del crecimiento de la rama, pasan a disponerse sólo de a uno en el extremo de las ramas más largas y vigorosas. Las ramitas sucesivas de una misma rama, muestran en este caso un ángulo de separación de 90° entre una y otra, lo que le da a la parte distal de la rama una simetría radial, típica de la condición ortotrópica. En los estadios siguientes, el tronco produce sólo ramas intermedias entre la condición plagiotrópica y ortotrópica.

El individuo alcanza su altura definitiva con más de 250 años, un diámetro de copa de unos 4 metros y un porte que puede superar los 25 metros. Puede sobrevivir así durante cientos de años, hasta que finalmente el crecimiento del tronco se detiene.

Reiteración en *Araucaria araucana*

La mayoría de los individuos de *A. araucana* presenta todos los tipos posibles de reiteraciones: total o parcial, traumática o adaptativa, demorada o inmediata por desdiferenciación.

En muchos casos, un eje distinto del tronco repite toda la secuencia de diferenciación desde la primera (A1) hasta la última (A3) categoría de ejes, por lo cual es llamado una reiteración total (Figs. 6.5, 6.18 A). Cuando un traumatismo, como un incendio o la caída del árbol, afecta seriamente al tronco, se pueden desarrollar reiteraciones traumáticas totales. Estas se pueden desarrollar cerca de la zona traumatizada o quemada (Fig. 6.18 B) o en el árbol caído, a partir de yemas ubicadas en los antiguos pseudoverticilos de las ramas (Fig. 6.18 C). También pueden aparecer reiteraciones totales en las raíces de un árbol (Fig. 6.18 D, reiteración

demorada a partir de una yema latente). En algunos casos, luego del traumatismo del tronco, el meristema de una de las ramas en crecimiento puede formar un eje que se endereza y toma las características del crecimiento del tronco (reiteración traumática, inmediata por desdiferenciación (Fig. 6.18 E). Sin embargo, se pueden desarrollar reiteraciones totales sin que haya existido un traumatismo. Ocasionalmente una rama muy vigorosa puede desarrollarse mucho, pasando cierto umbral en el que su meristema se desdiferencia y la rama se transforma en una reiteración adaptativa por desdiferenciación.

En otros casos, sólo una parte de la secuencia de desarrollo se duplica, dando origen a reiteraciones parciales. Éstas pueden presentar una estructura similar a una rama (ejes A2 + A3) o a una ramita (A3) y pueden ser tanto traumáticas (Fig. 6.18 F) como adaptativas.

En todo caso, el desarrollo de los distintos tipos de reiteración es marcadamente oportunista y ocurre como respuesta a las acciones ejercidas por el medio ambiente. En la mayoría de los casos, la reiteración permite a la planta sobrevivir a diferentes traumatismos. En otras ocasiones, ocurre como adaptación al medio, como sucede con el desarrollo de reiteraciones totales en la base de la planta joven en el sotobosque o bien en individuos que crecen en suelos pobres o con escasas precipitaciones, ocurren reiteraciones adaptativas a partir de raíces superficiales, generando rebrotes denominados *suckers*. Los mismos pueden representar una verdadera multiplicación vegetativa, que puede compensar el bajo nivel de germinación en tales ambientes.

A diferencia de otras especies de *Araucaria*, que tienen una real estrategia de reiteración después de alcanzar un determinado estado de desarrollo (Veillon 1978, 1980; Edelin, 1984), en *A. araucana* la aparición del proceso de reiteración parece estar asociada a la historia individual de cada árbol.

En resumen para *A. araucana*:

- ✓ Sólo 3 categorías de ejes.
- ✓ Antes de la producción de los conos, y a pesar de la filotaxis espiralada, las ramas son claramente dorsiventrales y más bien plagiotrópicas. Luego de la aparición de los conos, las ramas tienden a tener sus extremos levantados y las ramitas A3 se desarrollan a 90° de la anterior, de modo que A2 adquiere una simetría radial. La dificultad en la determinación de la naturaleza plagiotrópica u ortotrópica de las ramas, hace que *A. araucana* tenga un patrón de crecimiento intermedio entre el modelo de Massart y el modelo de Rauh.
- ✓ Unidad arquitectural no variable cualitativamente, sí cuantitativamente según los factores ambientales como luz, agua, suelo y densidad de la población. Afectan el crecimiento de las ramas en relación al del tronco, la altura, edad del árbol y el número de pisos de ramas vivas en el momento de la expresión de la unidad arquitectural.

✓ Todos los tipos de reiteración están presentes, pero a diferencia de algunas especies australásicas como *A. hunsteinii*, que tienen una capacidad congénita de reiteración en determinado estadio de su vida, no se observa tal estrategia de reiteración en *A. araucana*, más bien el desarrollo de complejos reiterados resulta marcadamente oportunístico, permitiendo al árbol hacer un intensivo uso de los recursos disponibles.

✓ Es probable que esta plasticidad arquitectural en diferentes ambientes y el amplio espectro de reiteraciones de esta especie hayan contribuido a la supervivencia de la misma durante millones de años de cambios geológicos, climáticos, ecológicos y biológicos.

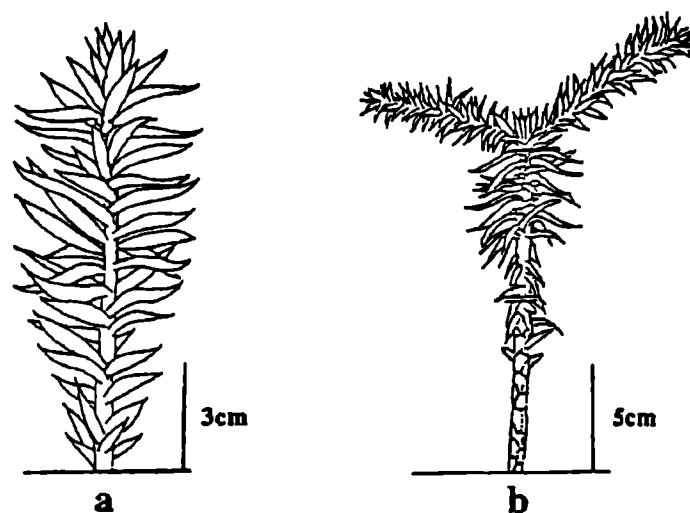


Figura 6.13. a: *Araucaria araucana*, individuo de 1 año de edad. b: Individuo de 3 años con sus primeras ramificaciones (de Grosfeld y Barthélémy, 1995).

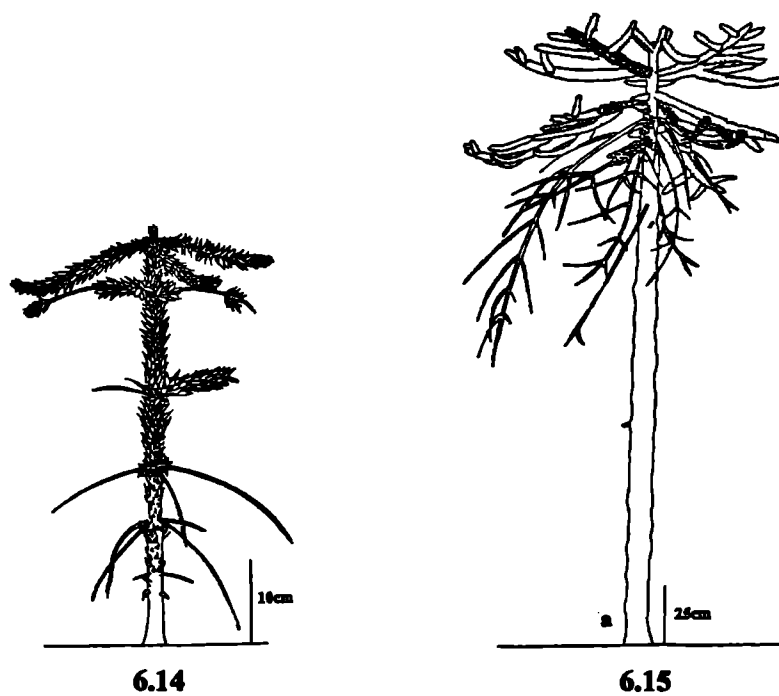


Figura 6.14: *Araucaria araucana*, ejemplar con pisos de 3 o 4 ramas y sólo un piso de ramas vivas sobre el tronco (de Grosfeld y Barthélémy, 1995).

Figura 6.15: *Araucaria araucana*, representación del árbol joven, con varios pisos de ramas vivas (de Grosfeld y Barthélémy, *op. cit.*).

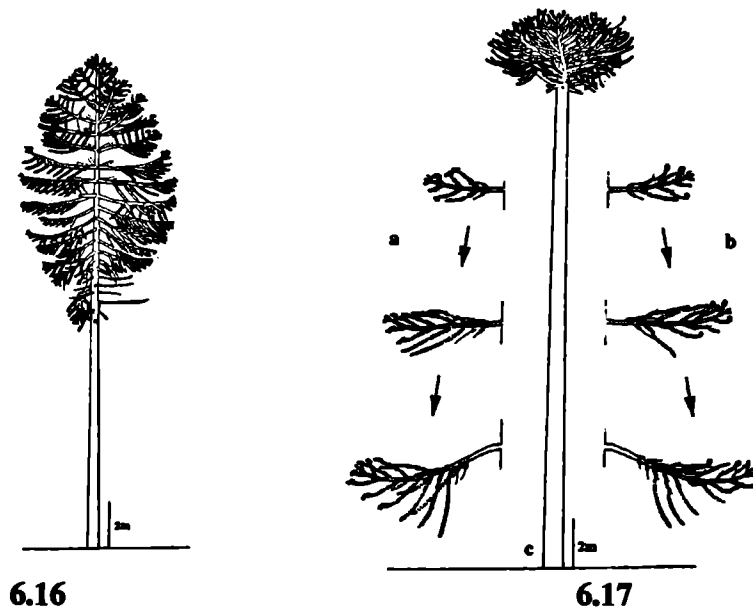


Figura 6.16: *Araucaria araucana*, árbol masculino adulto. La sexualidad aparece sólo en los ejes de orden tres. La copa tiene un aspecto cónico, con 10 a 15 pisos de ramas vivas en el extremo del tronco. (Adaptado de Grosfeld y Barthélémy, *op. cit.*).

Figura 6.17: *Araucaria araucana*, evolución desde una simetría bilateral a una simetría radial, tanto en ramas masculinas (a) como femeninas (b) de un árbol viejo. C) representación del árbol viejo, que presenta una forma de "paraguas" (Adaptado de Grosfeld y Barthélémy, 1995).

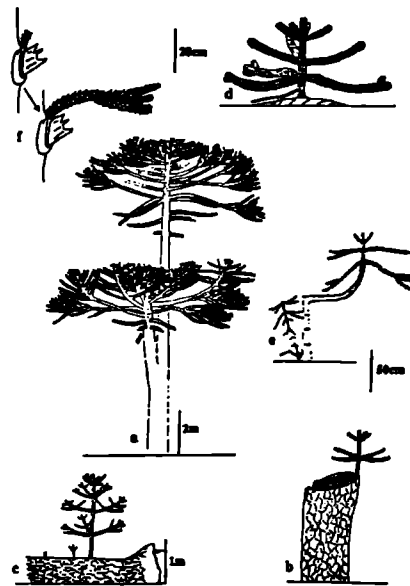


Figura 6.18: Distintos tipos de reiteración en *A. araucana*. (a) Reiteración total en el tronco de un individuo viejo. (b) Reiteración traumática total a partir de un tronco quemado por un incendio (c) Reiteración sobre un tronco caído. (d) Reiteración desde las raíces. (e) Reiteración total y demorada en la base de un árbol joven (izquierda) o reiteración total por desdiferenciación de una rama en crecimiento (derecha). (f) Reiteración parcial, demorada en la base de una rama vieja (Tomado de Grosfeld y Barthélémy, 1995).

6.5 Metodología del análisis arquitectural

La arquitectura de los árboles preservados en los dos niveles fosilíferos estudiados en el MNBP fue definida a partir de los siguientes elementos:

1) Disposición de las cicatrices de ramas y/o muñones de ramas de los troncos. Se determinó a campo las dimensiones de los mismos, así como su disposición en el tronco y ángulos de inserción. Esta metodología fue utilizada en la Barda Blanca y árboles del sector del Sendero Turístico. En los árboles del Sendero Turístico, la identificación del leño de reacción permitió la orientación de los troncos, en los casos en que no se preservó cuello (parte basal ensanchada del tronco, en comunicación con la raíz) o raíz y que tampoco se pudo detectar una disminución del diámetro del tronco. En tales casos, la ubicación de la médula indica el sector superior de la rama y por lo tanto del tronco, mientras que el leño de reacción (compresión) indica el sector inferior de la rama y por lo tanto la dirección en que se hallaría la base y raíz del árbol (Fig. 6.19).

2) Disposición de las improntas de ramas: dimensiones, posibles categorías de ramas, relaciones angulares entre las mismas y filotaxis. En el caso de hallarse estructuras reproductivas preservadas, se analizó su posición en relación a las ramas. Esta metodología fue utilizada en la Barda Blanca y en el Cerro de las Improntas.

3) Sobre la base de los datos obtenidos en el relevamiento de campo, se realizaron reconstrucciones de los ejemplares más completos.

4) Para el análisis de características y modelos arquitecturales, se tomaron los conceptos delineados por Hallé *et al.* (1978) y Barthélémy y Caraglio (2007) descriptos en la sección 6.1.

5) Abreviaturas utilizadas en este capítulo: P: piso de ramas o pseudoverticilo. W184: Waypoint 184. Ramas: se ha utilizado indistintamente para referirse a cicatrices o muñones de ramas, excepto en los casos donde ha sido necesario especificar uno u otro tipo de preservación.

6.6 Arquitectura vegetal de la Barda Blanca

Características generales

Los árboles de la Barda Blanca se preservan en forma de **permineralización** (la parte inferior del tocón: 10-60 cm de altura en los ejemplares de pequeño diámetro y 1,20 m aproximadamente los ejemplares mayores del Bosque en Pie) e **impresión cortical** (la parte superior del tronco, Fig. 6.20 A).

La zona del “Bosque en Pie” presenta los individuos de mayor diámetro hallados en el nivel de la Barda Blanca. Los mismos se hallan permineralizados en forma masiva y no existen impresiones corticales asociadas, dado que se hallan rodados hacia abajo del nivel original. Por

este motivo no se hallan tampoco impresiones de ramas asociadas que permitan estimar el número o disposición de las mismas. Sin embargo, se observaron cicatrices rameales de mediano tamaño (5-10 cm de diámetro mayor), a menudo rellenas de cuarzo (Fig. 6.20 B), en algunos ejemplares rodados de 60 centímetros de diámetro.

Uno de los ejemplares enraizados del “Bosque en Pie”, de 60 cm de diámetro basal, presenta a poca distancia del suelo (80 cm aproximadamente) una bifurcación en el tronco (Fig. 6.20 C), constituida por dos troncos secundarios de 25 x 30 cm y 28 cm de diámetro respectivamente. Este ejemplar representa posiblemente un caso de reiteración, podría tratarse de una reiteración a partir de la reactivación de yemas latentes (demorada) o bien de una reiteración a partir de una rama en crecimiento que repite la unidad estructural de la planta (inmediata), y puede ser tanto traumática como adaptativa.

Respecto de la arquitectura subterránea de estos árboles, se pudo determinar a partir de tocones rodados de este nivel la estructura de las raíces. En uno de estos ejemplares, cuyo diámetro basal es de 45 x 50 cm, se determinó la presencia de unas 6 raíces con un diámetro de 20 a 30 cm, frecuentemente asimétricas, y existe un leve ensanchamiento del tronco (cuello) por encima de las raíces. La salida de las raíces es claramente horizontal (Fig. 6.21 A, B) y no se observa la predominancia de ninguna de ellas (no pivotancia), aunque esto podría deberse a factores tafonómicos. Una disposición muy semejante se halló en un tronco de araucariácea (según cortes anatómicos) de grandes dimensiones que se halla aún arraigado en los niveles superiores de la Formación La Matilde en la Estancia Laguna Manantiales (Fig. 6.21 C). La *Araucaria araucana* o pehuén también presenta raíces con esta disposición (Fig. 6.21 D). Tortorelli (1956) señala que dicha especie tiene raíces superficiales (hasta 2,5 m), extendidas horizontalmente, hallándose individuos de 60 cm de diámetro y hasta 25 m de raíces. La raíz de *Araucarioxylon arizonicum* del Triásico de Arizona (Ash y Creber, 2000) está constituida por una raíz pivotante y cuatro a seis periféricas que pueden tener diámetros entre 27-35 cm y longitudes de más de 5 m para ejemplares de 50 cm de diámetro basal. Sistemas radiculares de dimensiones semejantes y con restos de raíz pivotante fueron descritos también para *Woodworthia arizonica* y *Schilderia adamanica* del mismo bosque que la especie anterior (Creber y Ash, 2004). El sistema radicular tan extendido de *A. arizonicum* fue interpretado como debido al crecimiento de los árboles en suelos relativamente blandos, próximos a un sistema fluvial. Los diámetros de raíces y troncos registrados por estos autores son similares a los observados en la Barda Blanca, por lo que se infiere que las raíces pudieran ser igualmente extendidas en este caso. Raíces superficiales y de gran extensión en las actuales Araucariaceae se adjudican a su crecimiento en suelos poco profundos, de naturaleza esencialmente volcánica, donde un sistema radicular extendido favorece la absorción de agua y nutrientes en los niveles superficiales del suelo (Donoso, 1993).

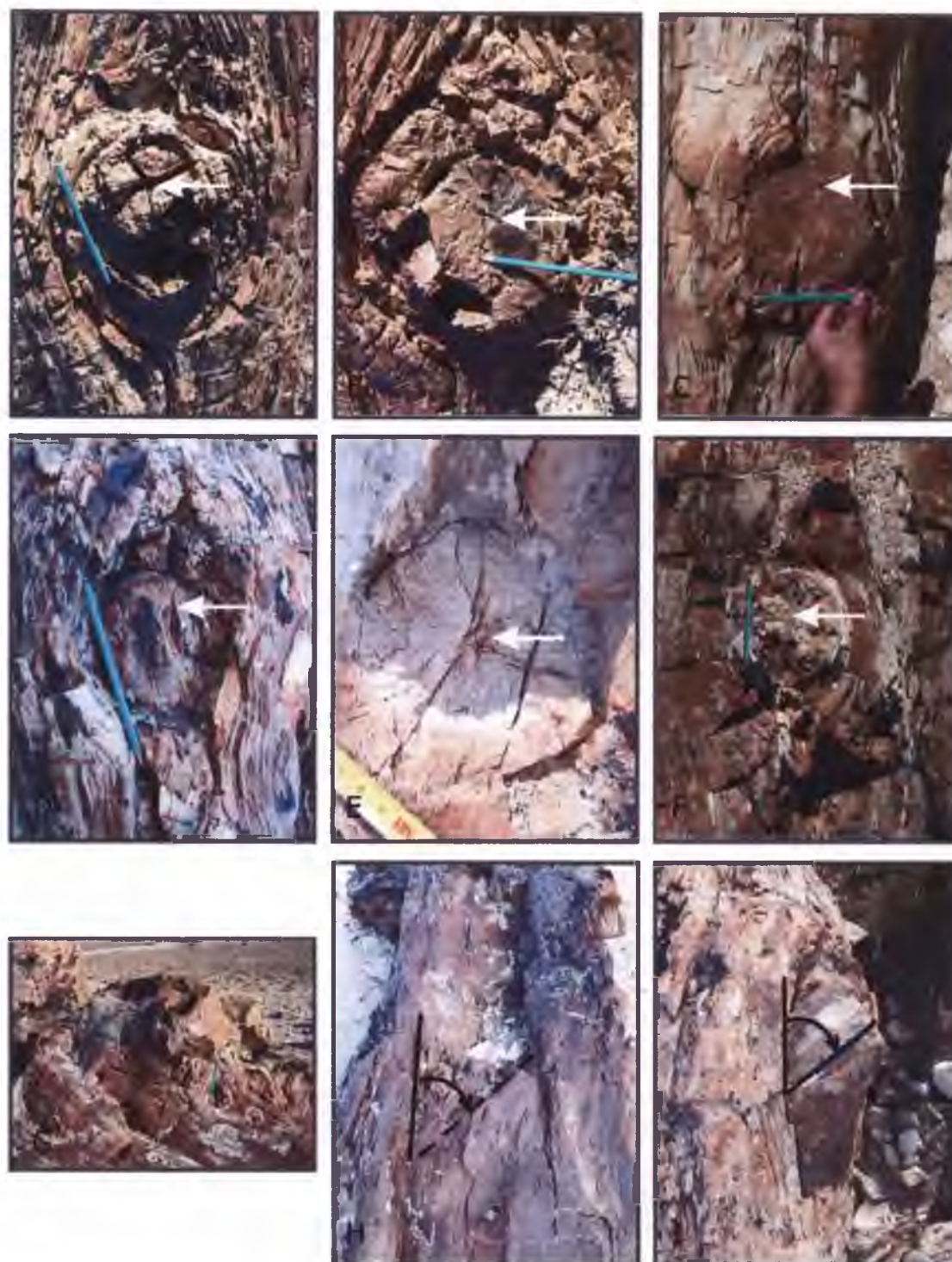


Figura 6.19. A-F: Aspecto de cicatrices de ramas en ejemplares del sendero turístico. Flechas: posición de la médula. En E se observa el aspecto cribado del leño, generado posiblemente por infección fúngica por podredumbre blanca. Longitud lápiz= 15 cm. **G-I:** Ángulos de salida de ramas del sendero turístico medidos desde la vertical superior del tronco hacia la rama, es decir hacia abajo, según se señala con flecha en H e I. Valores angulares obtenidos: 70°, 45°, 42°.

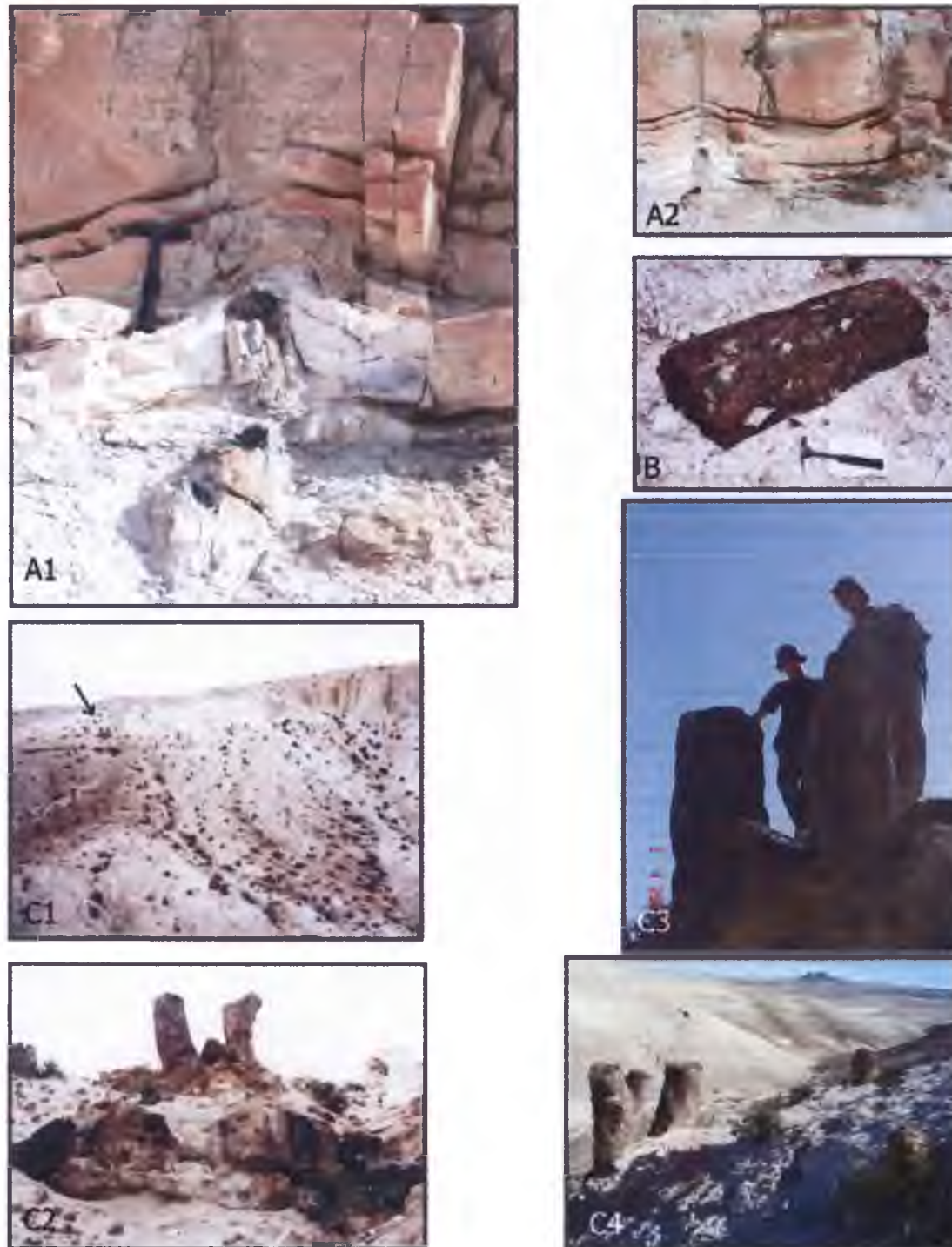


Figura 6.20. A: Aspecto típico de los troncos preservados en la Barda Blanca, nótese la proximidad de los ejemplares en A2. Longitud mango piqueta: 30 cm. **B:** Tronco rodado de la Barda Blanca. Obsérvese los nudos rellenos de cuarzo. **C:** Posible caso de reiteración en un tronco bifurcado de la Barda Blanca, sector Bosque en Pie. C1) Ubicación de los troncos en el Bosque en Pie (Barda Blanca). C2) Detalle del tronco bifurcado. A su izquierda se observan dos tocones más en posición de vida. C3) Mismos árboles. C4) Mismos árboles, tocones 40 a 43.



Figura 6.21. A: Troncos tumbados con raíces expuestas en la Barda Blanca, sector “Bosque en Pie”. Obsérvese en A la posición del nivel original de la Barda Blanca con los troncos de la figura anterior (flecha). C: Tronco en posición de vida con raíces expuestas, sector Laguna Manantiales. D: Raíces expuestas de un individuo adulto o senil de *A. araucana*. Villa Pehuenia, provincia de Neuquén (Foto de la autora).

Respecto del sistema de ejes aéreos, se resumen las siguientes características (Tabla 6.b):

- Los árboles de la Barda Blanca presentan un claro arreglo de sus ejes en tres categorías: TA1 o eje principal, A2 o ramas de primer orden y A3 o ramas de segundo orden (Fig. 6.23 B). Las porciones basales de los tocones parecen presentar pocas ramas o éstas se hallan ausentes.

- Las ramas A2 presentan una disposición horizontal o levemente péndula (plagiotrópicas), al menos en las porciones basales de los troncos, que es la parte preservada en el afloramiento. Sin embargo, se observaron ramas de disposición claramente ortotrópica en el ejemplar de la Fig. 6.22, el cual fue extraído *in situ* del tope de la Barda Blanca, y corresponde probablemente a la parte superior del árbol. El diámetro de los nudos A2 medidos fue de 1,0 - 4,3 cm para tocones de 9-25 cm de diámetro respectivamente. (Figs. 6.23 A y B).

- La disposición de las ramas A2 es pseudoverticilada (en pisos, Figs. 6.22 y 6.24), con lo cual la ramificación principal se califica como rítmica. Se pudo determinar la presencia de 3 ramas por pseudoverticilo (Figs. 6.22 y 6.24). Las mismas se disponen en los formando ángulos de 120° entre sí, en forma alterna respecto las ramas del pseudoverticilo siguiente, de manera que las ramas de uno y otro piso no quedan una encima de la otra sino conformando una hélice. En otros casos no se observó la presencia de pisos o bien se hallaron cicatrices rameales muy próximas entre sí pero con una leve diferencia de altura (Fig. 6.23 A.IV y 6.25). El recorrido de las ramas puede ser sinuoso (Fig. 6.24 y 6.26) e incluso recurvado hacia arriba, pero esto puede deberse a factores tafonómicos.

- La ramificación de A2 es rítmica, dado que las ramitas A3 se disponen a intervalos regulares, en forma horizontal o inclinada y probablemente en un mismo plano, alternas o subopuestas entre sí. Los ángulos de inserción medidos fueron 20°, 38° y 41° sobre A2. (Figs. 6.23 a IV, V y VI; Fig 6.23 b). Las dimensiones de las ramitas A3 son de aproximadamente 4 mm para un tronco de 14 cm de diámetro y de 3 mm para un tronco de 10 cm de diámetro.

- No se observaron estructuras reproductivas en conexión orgánica con las ramas, únicamente una impronta de cono femenino y dos conos femeninos carbonizados, todos hallados en asociación con los troncos en la toba inmediatamente por encima del paleosuelo. Existe un cuarto cono petrificado en colección del MNB, procedente de la Barda Blanca, que se inserta rematando un corto pedicelo sobre una ramita de 1,4 cm de diámetro, valores similares a los valores menores de A2, pero en ausencia de una certera conexión orgánica con el sistema de ramas se prefiere no considerar aquí este dato.

Tabla 6.b: Unidad arquitectural de los árboles de la Barda Blanca.

	Tronco (A1)	Ramas (A2)	Ramitas (A3)
Crecimiento	Rítmico e Indeterminado	Probablemente rítmico y determinado a largo plazo	Probablemente rítmico y determinado a corto plazo
Dirección de crecimiento	Vertical (ortotrópico)	Horizontal a inclinada (plagiotrópicas) las inferiores, ortotrópicas las superiores.	Horizontal a inclinadas (plagiotrópicas), en un mismo plano con las ramas A2, alternas o subopuestas entre sí.
Ramificación	Rítmica e inmediata. Pseudoverticilos de 3 ramas o sin verticilos.	Rítmica, alterna e inmediata.	Sin ramificación al menos en este estadio de desarrollo.
Estructuras reproductivas	Ausentes	Ausentes	No observadas en conexión orgánica con los troncos <i>in situ</i> .
Filotaxis	Espiralada? Según Improntas de corteza	Espiralada	Espiralada

Interpretaciones

Los árboles de la Barda Blanca presentan una arquitectura típica de las *Araucariaceae*, con 3 categorías de ejes bien definidos: TA1 (tronco), A2 (ramas principales) y A3 (ramas secundarias). Muchos troncos presentan pocos o ningún nudo, lo cual se deba posiblemente a que se trata de las porciones basales de troncos con varios metros de altura, siendo normal que no haya ramas vivas o bien las cicatrices viejas resulten incluidas en la madera.

Como se describe en el Capítulo 5 (Improntas), no se han hallado estructuras reproductivas en conexión orgánica con las ramas de estos árboles, pero sí íntimamente asociadas a los troncos y los numerosos renovales. Por este motivo, es probable que los árboles fueran ya maduros sexualmente y en ese caso sería posible tratar de hacer una asignación a nivel de modelo arquitectural. La estructura parece ser bastante estable y coherente con la descrita para *Araucariaceae* actuales, es decir con 3 categorías de ejes y una arquitectura en estado adulto que responde o bien al modelo de Massart, con crecimiento y ramificación rítmicos y con ramas plagiotrópicas; o bien a un modelo mixto, con ramas horizontales en los sectores medios y tal vez verticales en los sectores superiores del tronco (según petrificación de Fig. 6.22) y péndulas en los sectores inferiores.

Los troncos estudiados en esta sección pueden ser comparables con aquellos estudiados por Grosfeld y Barthélémy (1995) en árboles jóvenes de *Araucaria araucana*, los cuales miden varios metros de altura y poseen diámetros de entre 10 y 20 cm. En éstos, la copa del árbol está formada por pseudoverticilos de 4 a 6 ramas vivas de disposición horizontal o con tendencia a vertical, mientras que las ramas inferiores son péndulas o están directamente ausentes en la porción inferior del tronco. En la Barda Blanca los pseudoverticilos poseen aparentemente sólo 3 ramas o bien éstas no tienen una disposición determinada, sin embargo se hallan los 3 órdenes de ramificación con ramas A2 tendiendo a péndulas, lo cual permite asignarlos a un estadio similar al ilustrado por los autores en la Fig. 6.15. La presencia de cicatrices de ramas muy próximas entre sí puede deberse al nacimiento de una rama nueva en un meristema latente adyacente a la salida de una rama seca o caída (reiteración demorada), fenómeno frecuente en las *Araucariaceae* actuales.



Figura 6.22. A-D: LPPB 13742. A: Tronco *in situ* con pseudoverticilos de 3 ramas, tope de la Barda Blanca. Altura del GPS= 16 cm. **B:** Vista lateral del mismo ejemplar. **C:** Sección transversal pulida a la altura del pseudoverticilo, con 3 salidas de ramas. **D:** Detalle de la salida de una rama ortotrópica.

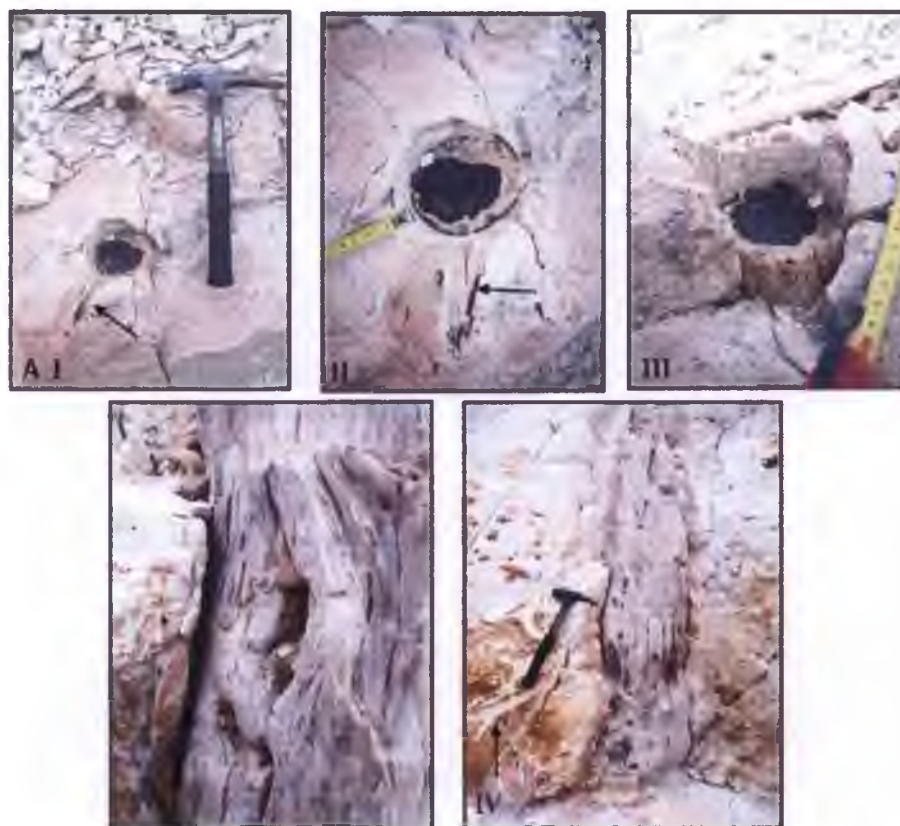


Figura 6.23. A) Disposición de cicatrices e improntas de ramas (flechas) en troncos de la Barda Blanca. Longitud del mango de la piqueta= 30 cm, birome= 15 cm.

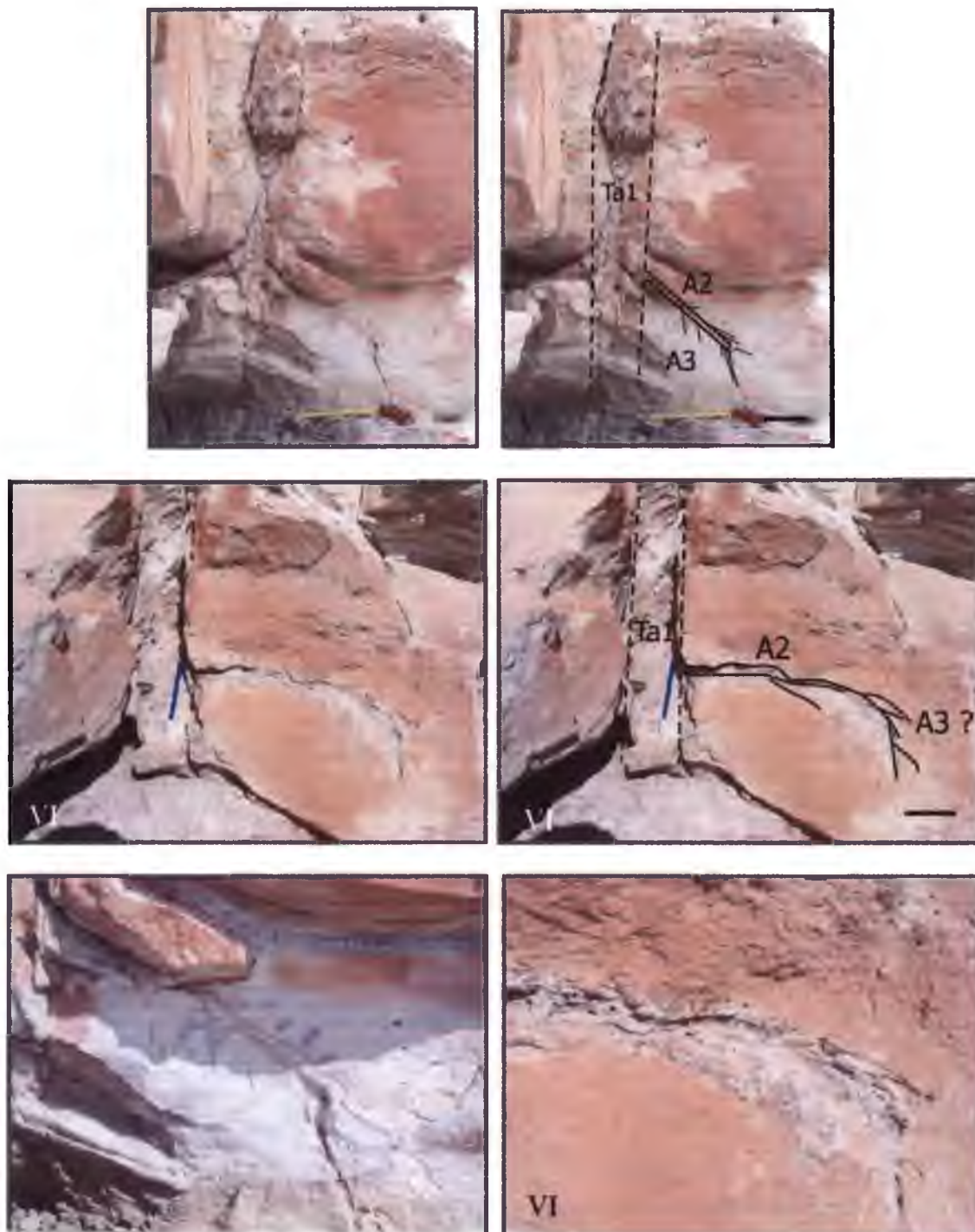


Figura 6.23 B) (Continuación): Reconstrucción y detalle de la disposición de las ramas en V y VI (misma numeración que en 6.23.A). TA1: Tronco principal o eje de orden 1. A2: Ramas principales o ejes de orden 2. A3: Ramas laterales o ejes de orden 3. Escala = 10 cm.



Figura 6.24: Disposición pseudoverticilada de improntas de ramas. Arriba, izquierda: Aspecto *in situ* en el yacimiento. El resto del tronco petrificado se halla en la cavidad de la roca (flecha). Arriba, derecha: Detalle del fragmento del tronco en la cavidad de la roca. Abajo: Reconstrucción del árbol. Se observa la presencia de 2 ramas en el pseudoverticilo inferior y posiblemente 3 en el superior.



Figura 6.25: Disposición de cicatrices de ramas en troncos de la Barda Blanca.



Figura 6.26: Improntas y/o petrificaciones de troncos de la Barda Blanca. Nótese la impresión de corteza y de ramitas de aspecto recurvado. Barra escala= 7 cm.

6.7 Arquitectura vegetal del Bosque Principal

Características generales

Se contabilizó un total de 131 cicatrices de ramas y/o ramas en variable estado de preservación. Diferentes ejemplos de ramas relevados en el sendero turístico se ilustran en las Figs. 6.19, 6.28, 6.29 y 6.30 y sus características se resumen en la Tabla 6.d.

En los ejemplares más completos (W184, W187) se pudo constatar la presencia de un importante segmento basal del tronco, de aproximadamente 15 m, que carece de ramas o cicatrices de ramas. En el caso de W184, cuya altura estimada es cercana a 47 m, el sector sin ramas constituye un 32% del tronco; en el caso de W187 con una altura estimada de 62,6 m, el sector sin ramas constituye un 24% del tronco.

Se observó que las cicatrices de ramas presentan en general un pequeño diámetro (promedio 13,5 cm) en relación al diámetro de los troncos relevados, que oscila entre 0,66 y 2,46 m. Algunos ejemplares presentan en forma combinada, cicatrices de ramas de gran tamaño dispuestas en un mismo piso y cicatrices de ramas extremadamente pequeñas, sin un arreglo aparente sobre el tronco (W184). Del gráfico de ejes de diámetro de ramas vs. diámetro basal del tronco (Fig. 6.27) se observa que no hay correlación evidente entre ellos, lo que hace pensar que un mayor diámetro del tronco no necesariamente implica un mayor diámetro de ramas, observándose algunos troncos de diámetros inferiores a 1 m (W118/119) con ramas de 20 y 30 cm, mientras que otros de diámetro mayor, como el W37 con un diámetro de 1,60 m, posee cicatrices de ramas extremadamente pequeñas de hasta 4 x 2 cm. En todo caso, resulta notable que todos los troncos, inclusive aquellos de diámetro basal mayor, presentan igualmente cicatrices de ramas pequeñas. En el caso de W118/119 podría tratarse de casos de reiteración o bien a un modelo arquitectural diferente, tales ejemplares se incluyen en la descripción de W187 más adelante.

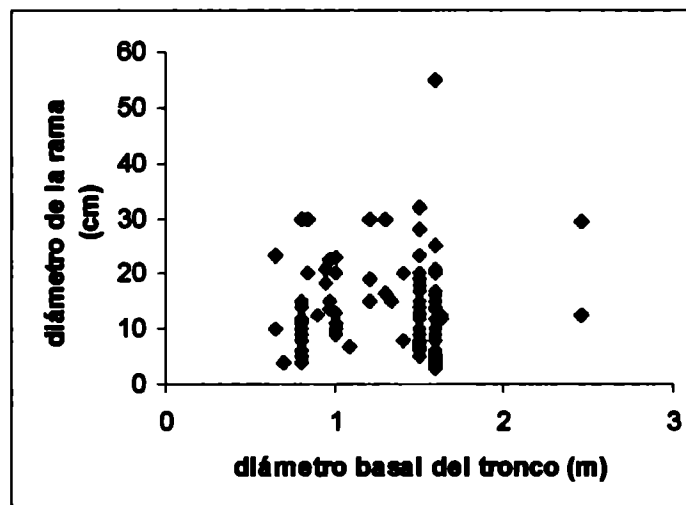


Figura 6.27: Relación entre el diámetro de las ramas y/o sus cicatrices y el diámetro basal de los troncos relevados.

La cantidad de ramas o cicatrices por piso de ramas oscila entre 1 y 4, sin embargo en los casos donde se pudo constatar con total certeza la disposición de varias ramas en un mismo piso, éste contaba con al menos 3 ramas: W37, W101, W118 (troncos d y e), W163, W183, W184, W185. Considerando la parte oculta de la circunferencia de los troncos, dada por su apoyo en el suelo y en ocasiones parcial cobertura por sedimentos, se considera que aproximadamente entre la cuarta parte y la mitad del tronco estarían fuera de la vista del observador, con lo cual el número total de ramas por piso podría haber sido de entre 6 y 7 ramas separadas por ángulos de 60° y 51° respectivamente.

Veillon (1980) señaló que en *Araucariaceae*, el número de ramas por piso se incrementa hasta un número relativamente constante a medida que la plántula crece, siendo éste de valor algo diagnóstico para cada especie. Resulta posible que, según lo observado en los individuos jóvenes de la Barda Blanca y en los adultos del Bosque Principal, el número de ramas por pseudoverticilo fuera de 3 en individuos jóvenes y de 4 o más, posiblemente hasta 6 o 7 en individuos adultos. Árboles adultos en las actuales *Araucariaceae* poseen números similares de ramas por piso: *Araucaria araucana* posee 5-8 ramas (Grosfeld y Barthélémy, 1995); *A. angustifolia* 5-8 ramas y *A. bidwillii* 6-8 ramas (obs. pers.); *A. heterophylla* 4-7 ramas, *A. balansae* 5 ramas; *A. bernieri* 4-6 y *A. biramulata* 4-5 (Gaussen, 1970).

Frecuentemente, las ramas no se hallan exactamente al mismo nivel, por lo que pueden ser denominados con propiedad **pseudoverticilos**. En algunos casos se constató además un importante ensanchamiento del tronco a nivel del pseudoverticilo, que en ocasiones coincide con la rotura del tronco a esa altura (Fig. 6.28)

Las cicatrices de ramas extremadamente pequeñas, en ocasiones creciendo muy próximas, podrían representar ramas abortadas o bien casos de reiteración demorada, fenómeno también observado en las *araucarias* actuales (W37). En dicho ejemplar se pudo constatar la presencia de cicatrices de ramas pequeñas, de unos 4-5 cm de diámetro, que poseen internamente una gran cantidad de ejes (ramitas) de pequeñísimo diámetro (LPPB 13725, Fig. 6.29 B-E), entre 1-5 mm, densidad máxima de 11-13 ejes/cm² y forma circular en corte transversal. Excepcionalmente se hallan algunos ejes mayores, de forma ovalada, con un diámetro mayor de 2 cm. En tal caso, se puede reconocer el desarrollo de al menos un anillo de crecimiento, y la posición ya excéntrica de la médula por desarrollo del leño de reacción. Dichos ejemplares fueron estudiados mediante cortes delgados (LPPm 1858, Fig. 6.29 F-K), confirmandose su naturaleza leñosa, no observándose en general anillos de crecimiento debido a sus pequeñas dimensiones. Algunos de ellos presentan bifurcaciones y constituyen evidencia firme de regeneración (reiteración demorada) a partir de yemas epicórmicas (J. Grosfeld, com. pers.; Creber y Ash, 2004; Creber y Collinson, 2006), la cual ha sido evidentemente muy activa en estos ejemplares, habiéndose hallado incluso estas estructuras en sectores más internos del

tronco, los cuales han quedado incluidos luego por sobrecrecimiento del tejido leñoso del tronco principal.

En otros ejemplares se hallan ramas dispuestas sin un patrón determinado y frecuentemente con altos ángulos de salida (Figs. 6.19 H, I y 6.30 G, H), por lo cual se denominan ortotrópicas.

Respecto de los **ángulos de inserción de las ramas**, fue posible medirlos sólo en 30 de las 131 ramas analizadas, los mismos oscilan entre 10° y 90° , (promedio 46°), por lo que en general las ramas medidas son ortotrópicas (con orientación vertical, Figs. 6.19 H, I y 6.30 G, H), con ángulos de inserción agudos, y sólo en contadas ocasiones se midieron ramas plagiotrópicas (orientación horizontal-perpendicular respecto del tronco principal: Fig. 6.19 A-G). Resulta importante destacar que las ramas mayores dispuestas en pisos parecen tener una orientación plagiotrópica y se conservan sólo como cicatrices mientras que aquellas no verticiladas se preservan frecuentemente como muflones insertos en ángulo agudo y su orientación es ortotrópica. Consideramos que la rotura de una rama plagiotrópica determinaría, por su configuración biomecánica, la formación de un plano de fractura que es paralelo a la superficie del tronco, mientras que las ramas ortotrópicas dejan al romperse frecuentemente un fragmento de la misma, a menos que la misma sea removida mecánicamente (ejemplo actual: podas). Por este motivo se considera que una buena parte de las cicatrices de ramas observadas, que son paralelas a la superficie del tronco, han sido probablemente plagiotrópicas. En todo caso, se ha podido determinar la presencia de dos patrones de ramificación: **pseudoverticilado con ramas de orientación posiblemente plagiotrópica**, y otro **sin pisos de ramas evidentes, con ramas de orientación ortotrópica**.

La **distancia entre pisos de ramas** es muy variable, con un rango de 0,11 m a 3,08 m, existiendo probablemente un importante sesgo tafonómico en estos datos. Sin embargo, el promedio de separación es de 0,60 m, algo similar a lo observado en las porciones inferiores y medias, de mayor edad, en Araucariaceae actuales. A mayor edad del individuo, se observa una disminución en la distancia entre pseudoverticilos, debido a que el meristema apical puede tener fases de latencia más prolongados (Grosfeld y Barthélémy, 1995), por lo cual el período de alargamiento es menor. Este fenómeno de disminución en los entrenudos no fue observado en nuestros ejemplares, probablemente debido a que no se halla preservada la parte terminal de los troncos.

Un fenómeno frecuente en los ejemplares del sendero turístico, es la presencia de troncos **claramente bifurcados** (Fig. 6.30 A-E), en los cuales los dos troncos secundarios son de diámetro casi equivalente. Dicha bifurcación puede aparecer en proximidad de la base y el ángulo entre ambos troncos secundarios es agudo y en los tres casos medidos, entre 15° y 20° . En el ejemplar W163 pudo observarse además la formación de un "codo" de longitud

considerable que conecta el tronco secundario. Estas “bifurcaciones” deberían ser llamadas con más propiedad “falsas dicotomías”, dado que tratándose de árboles de crecimiento monopodial, la aparición de una dicotomía no se debería al patrón normal de ramificación, sino a un evento anómalo, probablemente traumático, que determina una mayor activación meristemática en la parte cercana a un traumatismo ocurrido en la región distal del tronco principal, generando dos troncos secundarios (Grosfeld *et al.*, 1999). Todos estos fenómenos se observan muy frecuentemente en las Araucariaceae actuales, tanto en bosques naturales como cultivados (ver sección 6.2: Fundamentos del análisis arquitectural, Reiteraciones en Araucariaceae).

Se han descrito hasta aquí las características de las ramas de 1º orden. Las características las categorías superiores de ramas son descritas en el Capítulo 5 (Improntas), y se resumen junto con la arquitectura observada en las petrificaciones (Sendero Turístico) en la Tabla 6.c.

Tabla 6.c: Unidad arquitectural de los árboles del Bosque Principal.

	Tronco (A1)	Ramas (A2)	Ramas (A3)	Ramitas (A4)	Ramitas (A5)
Crecimiento	Rítmico e Indeterminado	Probablemente rítmico y determinado a largo plazo	Rítmico y determinado	Rítmico y determinado	Rítmico y determinado
Dirección de crecimiento	Vertical (ortotrópica)	Plagiotrópica u ortotrópica cuando reiteraciones	Posiblemente plagiotrópica	Posiblemente plagiotrópica, alternas y en un plano	Posiblemente plagiotrópica, alternas y en un plano
Ramificación	Posiblemente rítmica e inmediata, también con ramas menores no dispuestas en pisos	Posiblemente rítmica e inmediata. No se han observado Improntas de estas ramas en conexión orgánica con las ramas A3	Rítmica e inmediata, con ramitas A4 dispuestas en forma alterna	Posiblemente rítmica (ver heterofilia-pulsos de crecimiento) e inmediata	No ramificadas
Estructuras reproductivas	Ausentes	Ausentes	Pedúnculos equivalentes a A4, Insertos en ángulo agudo sobre A3	Terminales sobre ejes cortos equivalentes a A4, pero de disposición lateral respecto de A3	Ausentes
Filotaxis	Espiralada? según Improntas de corteza	Espiralada? según Improntas de corteza. Probablemente, gran parte de la rama principal habría perdido sus hojas y la superficie posee sólo cicatrices foliares muy desgastadas	Espiralada	Espiralada	Espiralada

Tomlinson (2008) señaló que en *Araucaria* actual hay usualmente sólo 3 órdenes morfológicos de ejes (tronco + dos categorías de ramas), con excepción de *A. cunninghamii* que posee 4 órdenes (3 órdenes de ramas). *Wollemia* tiene sólo 2 y *Agathis* también, pero repite las ramas de primer orden. Respecto de la cantidad de órdenes de ramas, los individuos adultos y seniles del Bosque Principal parecen, a diferencia de aquellos juveniles de la Barda Blanca, haber alcanzado un grado mayor de diferenciación de ejes, con un correspondiente

polimorfismo foliar, con hasta 5 categorías de ejes: tronco principal (A1) y cuatro categorías de ramas, es decir una más que en la actual *Araucaria cunninghamii*. A nivel de familia, es característico el alto grado de polimorfismo de ejes, que pueden tener distintas características morfológicas, resultando en un sistema fotosintético altamente eficiente. Todas las especies en la familia tienen una morfología juvenil distintiva, muy diferente a aquella de los ejes adultos (Tomlinson, 2008). Por otro lado, es llamativa la disposición alterna de las ramitas sobre los ejes de mayor tamaño, patrón observado también en los individuos de la Borda Blanca, no habiéndose hallado en ningún caso ramitas dispuestas de a pares (pinnadas). En *Araucaria heterophylla*, las ramas de 1ª categoría llevan ramas de 2ª categoría conformando dos ortósticas laterales, generalmente opuestas, pero también subopuestas o alternas (Tomlinson, *op.cit.*). En *Araucaria araucana*, las ramitas se disponen de a pares y en un plano al principio del crecimiento de la rama, pasan a disponerse sólo de a uno en el extremo de las ramas más largas y vigorosas. En este último caso, muestran un ángulo de separación de 90° entre una y otra, lo que le da a la parte distal de la rama una simetría radial típica de la condición ortotrópica (Grosfeld y Barthélémy, 1995). *A. bidwillii* presente generalmente ramitas dispuestas de a pares, aunque en ocasiones es posible observar ramitas subopuestas o netamente alternas, incluso en ocasiones se emiten a un solo lado de la rama portadora (obs.pers.). De todo esto se deduce que la disposición alterna de las ramitas estudiadas en ambos niveles fosilíferos; existe en las actuales Araucariaceae, pero en éstas es netamente dominante la condición opuesta o pareada de las ramitas.

Los dos patrones de ramificación descriptos (ramas en pseudoverticilos y ramas sin un patrón evidente) parecen existir únicamente en troncos de tamaño generalmente mediano que, decorticados, tienen una superficie lisa. No se observó ni bifurcaciones ni claros pseudoverticilos en otros ejemplares de mayor tamaño que, decorticados, presentan un fuerte hendimiento del leño conformando costillas y surcos longitudinales (Fig. 6.31), alcanzando los surcos una profundidad de 10-15 cm. Dichas costillas se observan como lóbulos cuando el ejemplar se halla seccionado transversalmente. Los ejemplares en los cuales se pudo identificar esta morfología son los siguientes:

- W187 (tronco 19, sendero turístico). Diám. basal: 2,46 m; Cuello: 3,10 m.
- W116 (tronco 15, sendero turístico). Diám. basal: 1,80 m; Cuello: 2,20 m. (Fig. 6.32 A-D)
- W66 y 67? (dos troncos en cada WPT, sector inferior al destacamento).
Diám. basal: 0,96 y 1,48 m; 1,38 m y 1,09 m respectivamente.
- Fragmentos: W118, W119.

Estos ejemplares parecen ser menos frecuentes respecto de los ejemplares antes descriptos, sin embargo, son los que alcanzan las mayores dimensiones.

Se describe a continuación la arquitectura detallada del ejemplar W187, cuya reconstrucción se esquematiza en la Fig. 6.33:

- **Raíz (cuello) preservado**, diámetro 3,10 m. Existe posiblemente una raíz central de pequeño tamaño (50 cm) y numerosas raíces laterales de diámetro similar y salida subhorizontal, muy recubiertas de sedimento fuertemente silicificado, por lo cual la distinción es dificultosa.
- **Tronco**: diámetro basal 2,46 m. Existe un primer tramo muy largo (14,4 m) donde no se observaron cicatrices ni ramas, sólo perturbaciones del leño similares a tumoraciones (Fig. 6.31 G, con dimensiones de unos 47 x 70 cm aproximadamente. Este tipo de “tumoraciones” se observaron también en fragmentos de otros troncos del sendero turístico (Fig. 6.32 E-G)
- **Ramas o cicatrices de ramas**, con un diámetro promedio de 13 cm (3-36), insertas en ángulo de 29° (15°-50°).

En general podemos señalar para W187 las siguientes características:

- Patrón de crecimiento monopodial, pero con frecuentes ramificaciones que se disponen en ángulos agudos respecto de la línea vertical superior del tronco. Estas ramas presentan largos tramos “adpresos” al tronco.
- Sin evidencia de pseudovercillos. La ramificación parece ser más bien continua, no rítmica.
- Costillas y surcos longitudinales de 10-15 cm de profundidad.

Existen fragmentos de troncos de características similares a W187 en el sendero turístico, los cuales presentan diámetros menores a W187 (1 m aproximadamente), por lo que podemos estimar que este “morfortipo arquitectural” sea tal vez más frecuente de lo que pensamos y que las lobulaciones sean evidentes sólo en individuos adultos.

Creber y Ash (2004) describieron para ejemplares triásicos de *Schilderia adamanica*, (conífera de afinidad incierta) que en los segmentos de troncos tanto basales como apicales, y también en áreas próximas a las ramas, desarrollan costillas verticales de unos 10-13 cm de ancho muy similares a las aquí descritas. La anatomía de esta especie es muy particular, muchos troncos muestran masas xilemáticas separadas, originadas a partir de diferentes zonas cambiales y con radios distorsionados, produciendo un patrón complejo de cuñas xilemáticas semejantes a las de *Rhexoxylon Bancroft emend.* Archangelsky y Brett. Creber y Ash (*op. cit.*) consideran que la actividad anómala del cambium parece estar relacionada con la formación de bolsillos o hendiduras irregulares que pueden hallarse rodeadas completamente por dos masas

xilemáticas, las cuales constituyen las costillas antes mencionadas. En algunos casos, el cambium puede haber continuado su desarrollo hacia fuera, de modo que queda más desdibujado el diseño de las costillas y los bolsillos quedan completamente englobados por leño. Lo llamativo del hallazgo es, en casi todos los casos, la presencia de coprolitos dentro de los bolsillos, los cuales fueron adjudicados a artrópodos xilófagos, y se considera que los bolsillos y las disrupciones en los radios de *S. adamanica* fueran causados inicialmente por artrópodos que atacaron los troncos, existiendo luego también un ataque fúngico. En ciertos casos las masas de xilema rodean completamente los bolsillos a modo de cicatrización y los árboles habrían sobrevivido por un período de tiempo. Algunas especies de coníferas actuales presentan una conformación de costillas longitudinales debido a regiones de actividad e inactividad del cambium. En el caso de *S. adamanica*, la formación de las mismas fue adjudicada a la actividad de artrópodos, por su asociación con coprolitos y material vegetal degradado, pero algunos troncos que presentan costillas no están asociados a dichos restos y aparentemente se deben al comportamiento del cambium observado en especies actuales. Estas costillas en los troncos son probablemente los caracteres que Daugherty (1934) comparó con el acanalamiento en los troncos del ciprés calvo (*Taxodium distichum*), el cual crece en suelos pantanosos anegados. Las secuías (*Metasequoia* sp., *Sequoia sempervirens*) también presentan costillas semejantes en su base (Jagels *et al.*, 2003), especialmente cuando crecen en *stands* abiertos o en los márgenes de los mismos, donde se hallan más expuestas al viento. De este modo, al aumentar la superficie de la sección transversal del tronco, obtienen ventajas mecánicas que les otorgan un mejor soporte.

En los ejemplares que presentan costillas del MNBP, las mismas son más pronunciadas en ejemplares grandes, y particularmente en la región basal de los troncos (W187, Fig. 6.31). Si bien no se realizaron secciones anatómicas que permitan la determinación de particularidades anatómicas o la presencia de coprolitos, se considera por la regularidad y la extensión de las costillas, que las mismas responden a la actividad e inactividad del cambium (Creber y Ash, 2004). Dichos costillas podrían haber contribuido al soporte de los ejemplares mayores, dado que un cuello lobulado claramente ofrece una mayor superficie de contacto con el suelo que un cuello liso, a semejanza de lo que se observa en las gigantescas secuías y en el ciprés calvo.

RECONSTRUCCIONES

Para 6 ejemplares del sendero turístico (W101, W133, W163, W183, W184, W187) se pudo hacer una **reconstrucción estimativa** del porte general del árbol (Figs. 6.33-6.38), disposición de ramas y/o bifurcaciones presentes. La reconstrucción de la copa es hipotética y se basa en los trabajos de Grosfeld y Barthélémy (1995) y Grosfeld *et al.* (1999). Se intentó realizar una estimación de la longitud de las ramas según las fórmulas de Niklas (1994), tanto la específica para ramas como la combinada para troncos y ramas. Los resultados obtenidos

resultaron sin embargo incoherentes con el cálculo de longitud de los troncos correspondientes (por ejemplo para W184, con un diámetro basal de 1,6 m y ramas con diámetro de 15 cm tendrían una longitud según fórmula de 46,8 m). Previa discusión con el autor, se descartó la posibilidad de usar estos valores por cuanto las ecuaciones elaboradas corresponden a un set de datos alométricos reducidos (Niklas, 1994) y, evidentemente, no resulten adecuadas para el cálculo de longitud del material bajo estudio, tal vez debido a poseer características arquitecturales muy diferentes.

Una reconstrucción artística de los detalles arquitecturales observados en la mayoría de los ejemplares, incluyendo tipo de ramificación, categorías de ramas y reiteraciones, se ofrece en la Fig. 6.39.



Figura 6.28: Pisos de ramas (pseudoverticilos) en ejemplares del Sendero Turístico. A, B: fragmentos de troncos. C: W101 (tronco 3). D: W183 (tronco 4). E: W163 (tronco 12). F-H: W184 (tronco 9). Diámetro= 1,6 m. H: diámetro de cada bifurcación= 1m.



Figura 6.29. A-F: Cicatrices de ramas del ejemplar W37 del sendero turístico, sector topográficamente hacia abajo (norte) del destacamento de guardaparques. **A-B:** ramas de salida horizontal o péndula (plagiotrópicas). **C-F:** Mismo ejemplar, con evidencias de reiteración demorada a partir de yemas epicórmicas. **I-K:** Cortes delgados petrográficos del mismo ejemplar, con evidencia de reiteración a partir de yemas epicórmicas. Escala: C-F= 1 cm; G= 5 cm, H= 1 cm, I, K= 1 mm; J= 0,5 mm.

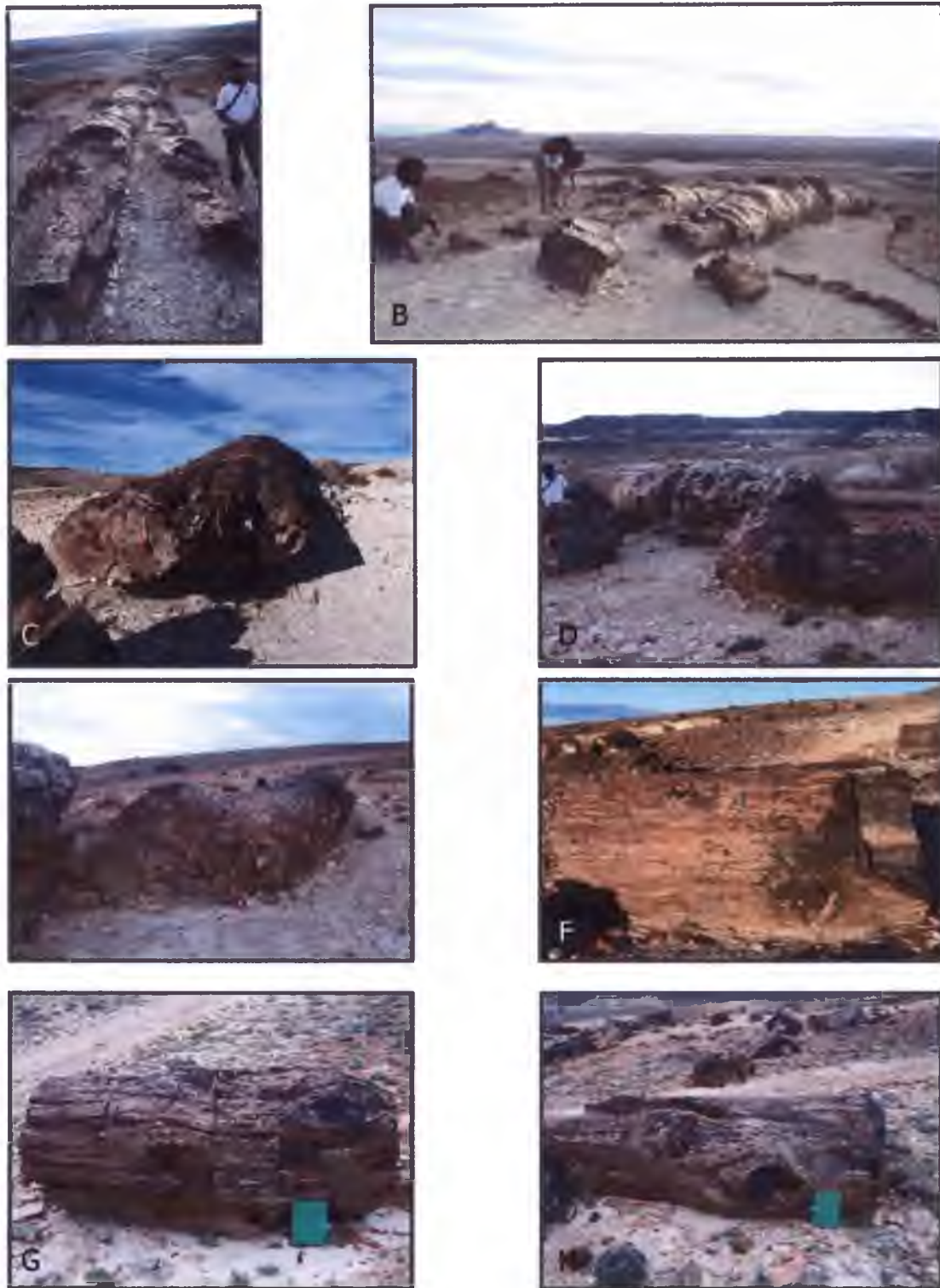


Figura 6.30. A-E: Evidencias de troncos bifurcados, probables casos de reiteración. **A-B:** Tronco 9 (W184). **C:** Tronco 4 (W183). **D-E:** Tronco 12 (W163), probable reiteración con formación de una juntura en forma de codo. **F:** Cicatrices de ramas de diferente diámetro. **G-H:** Troncos del Sendero Turístico con salidas de ramas en ángulo agudo (ortotrópicas).



Figura 6.31: W187 (tronco 13). **A-D, F:** Aspecto de las costillas longitudinales (profundidad de los surcos= 10-15 cm). **E:** salida de rama de 38 x 35 cm de diámetro en ángulo de 25°. **G:** Aspecto de las "tumorraciones" (flecha).

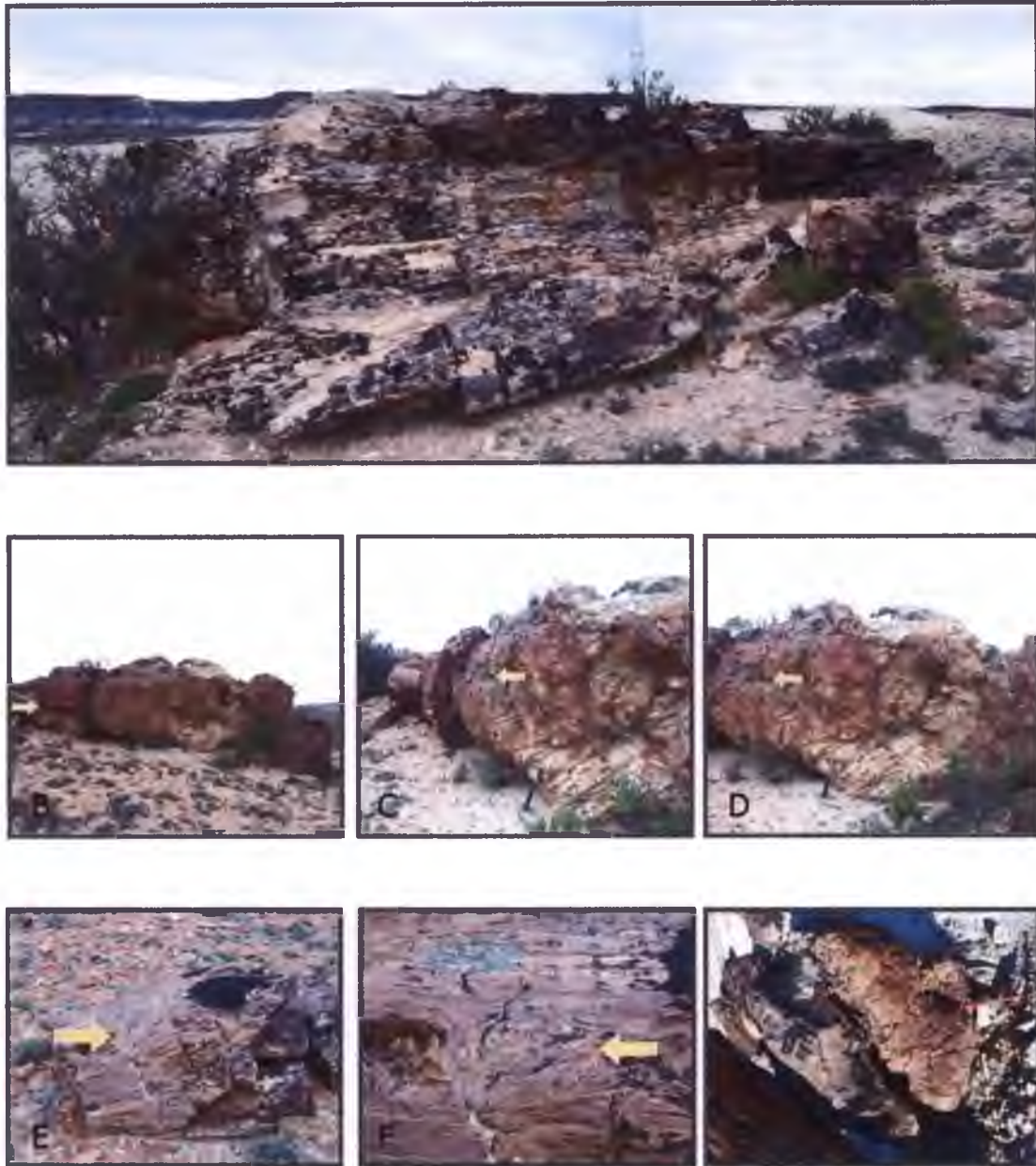
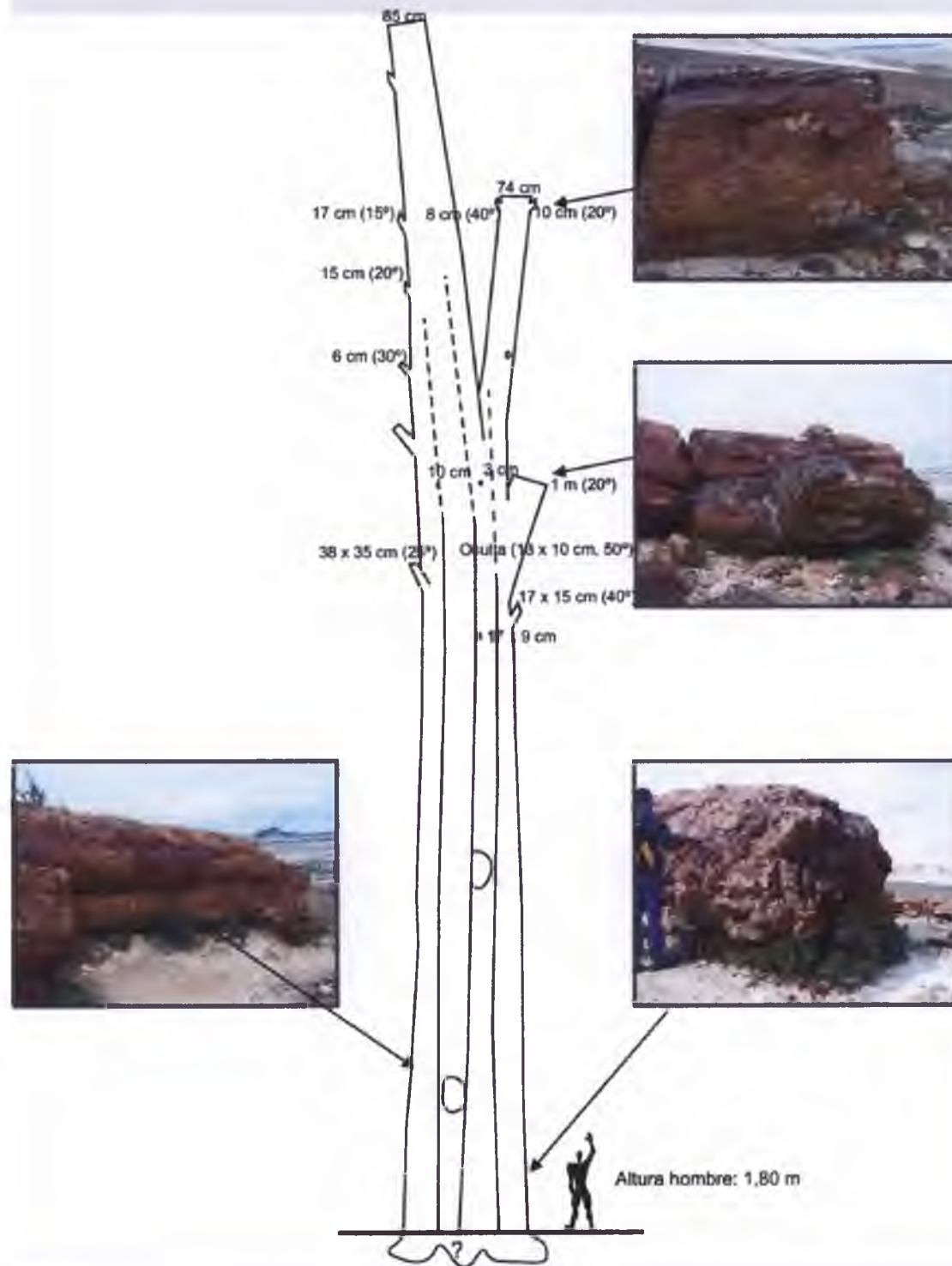


Figura 6.32. A-D: Aspecto de las costillas longitudinales en W116 (tronco 15). **A:** Vista sur, con mayor grado de meteorización y sin evidencia de costillas longitudinales. **B-D:** Vista norte, con lóbulos evidentes. **E-G:** "Tumoraciones" en fragmentos de troncos del sendero turístico.

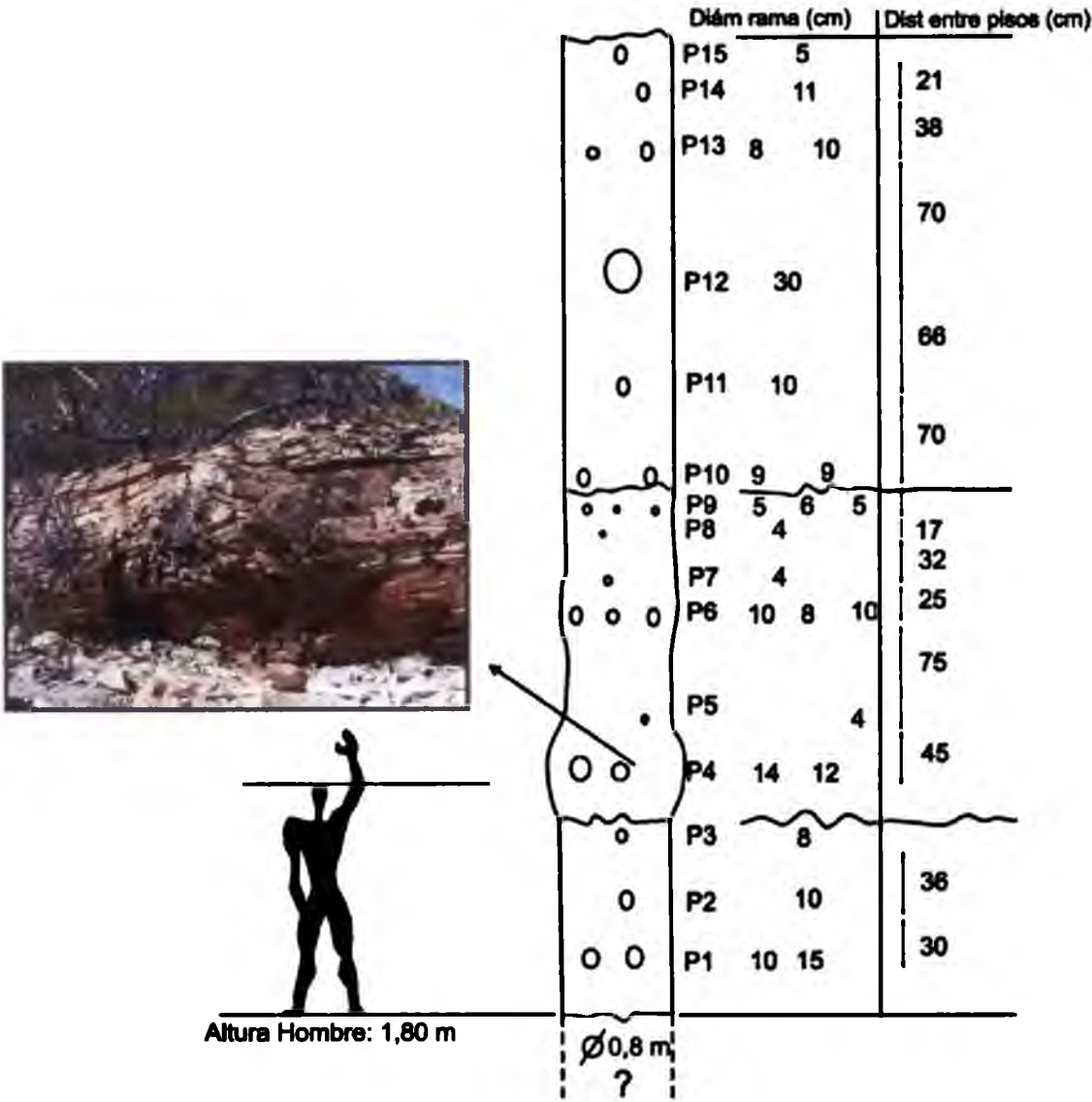
Figura 6.33: Reconstrucción del árbol W187 (tronco 19) del Bosque Principal.



Diám. Cuello: 3,1 m
 Diám. Basal: 2,46 m
 Diám "bifurcaciones"
 superiores: 85 cm, 74 cm
 Long. Pres: 24,47 m
 Altura est.: 62,6 m

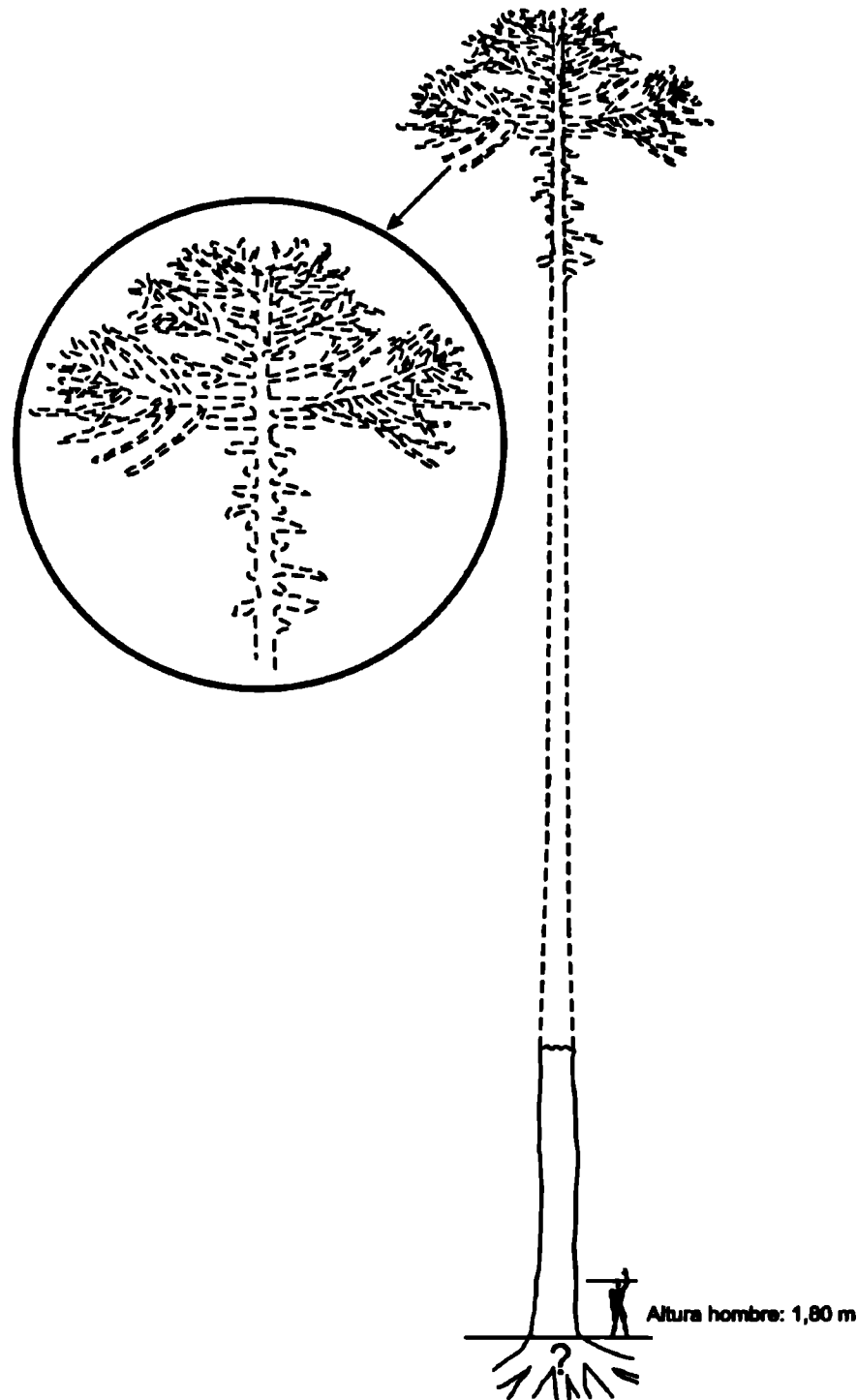
Con cuello preservado e
 importantes ramificaciones
 de distinto orden y ángulos agudos.
 Diám. Ramas: promedio 13 cm (3-36)
 Pseudoverticilos: no
 Bifurcaciones: (sí, son grandes ramifi-
 caciones más que bifurcaciones).

Figura 6.34: Reconstrucción del árbol W101 (tronco 3) del Bosque Principal.



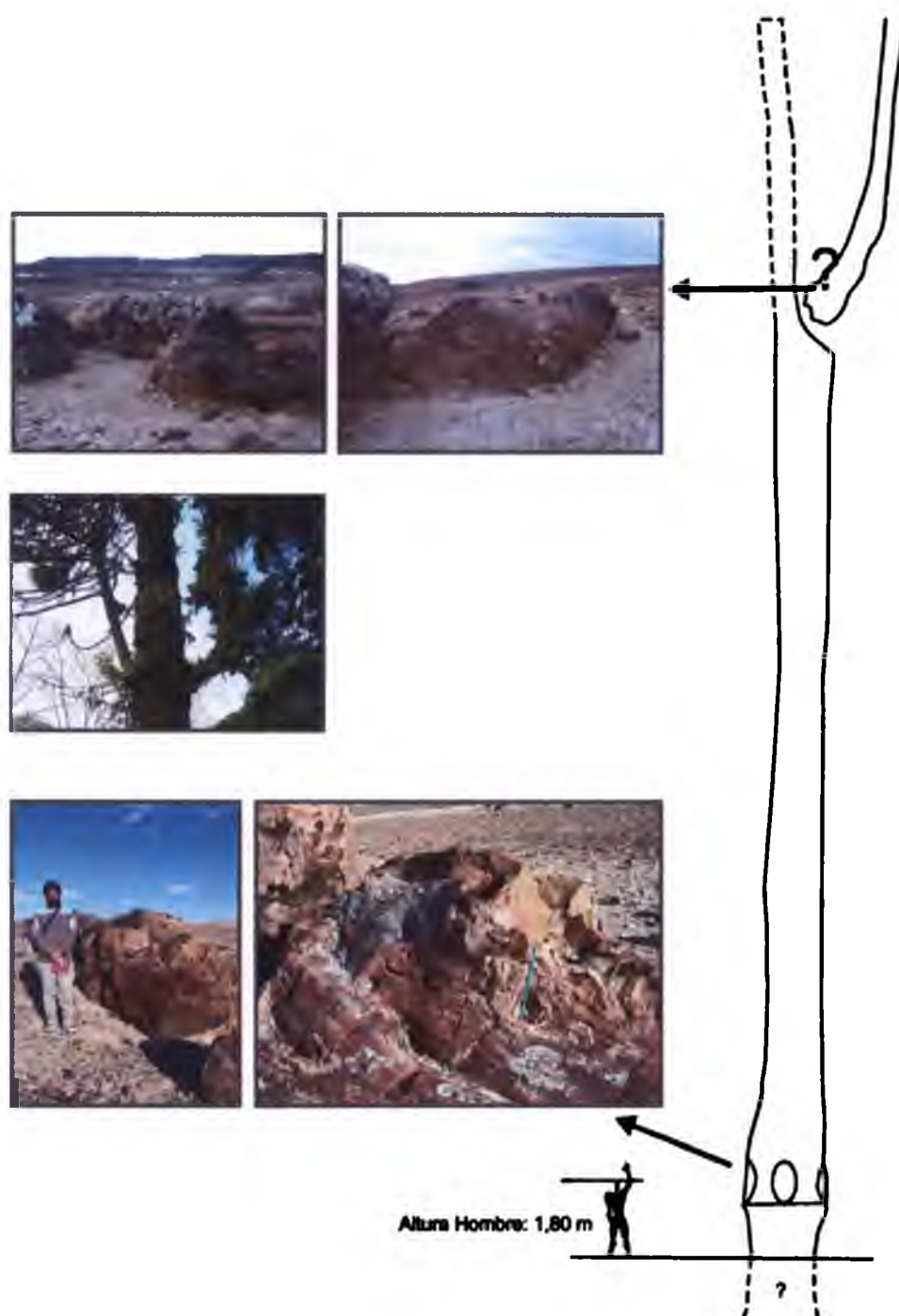
Diám. Basal: 0,8 m Pseudoverticilos: sí, Sin cuello preservado
Long. Pres.: 7,4 m separados por 43,7 cm (17-75)
Altura est.: 29,4 m Bifurcaciones: No
Diám. Ramas: 9,4 cm (4-30)

Figura 6.35: Reconstrucción del árbol W133 (tronco 21) del Bosque Principal.



Diám. Cuello: 1,55 m.	Con cuello preservado.
Diám. Basal: 1,3 m	Diámetro ramas: ?
Long. Pres.: 10,2 m.	Pseudoverticilos: no
Altura est.: 40,8 m.	Bifurcaciones: no

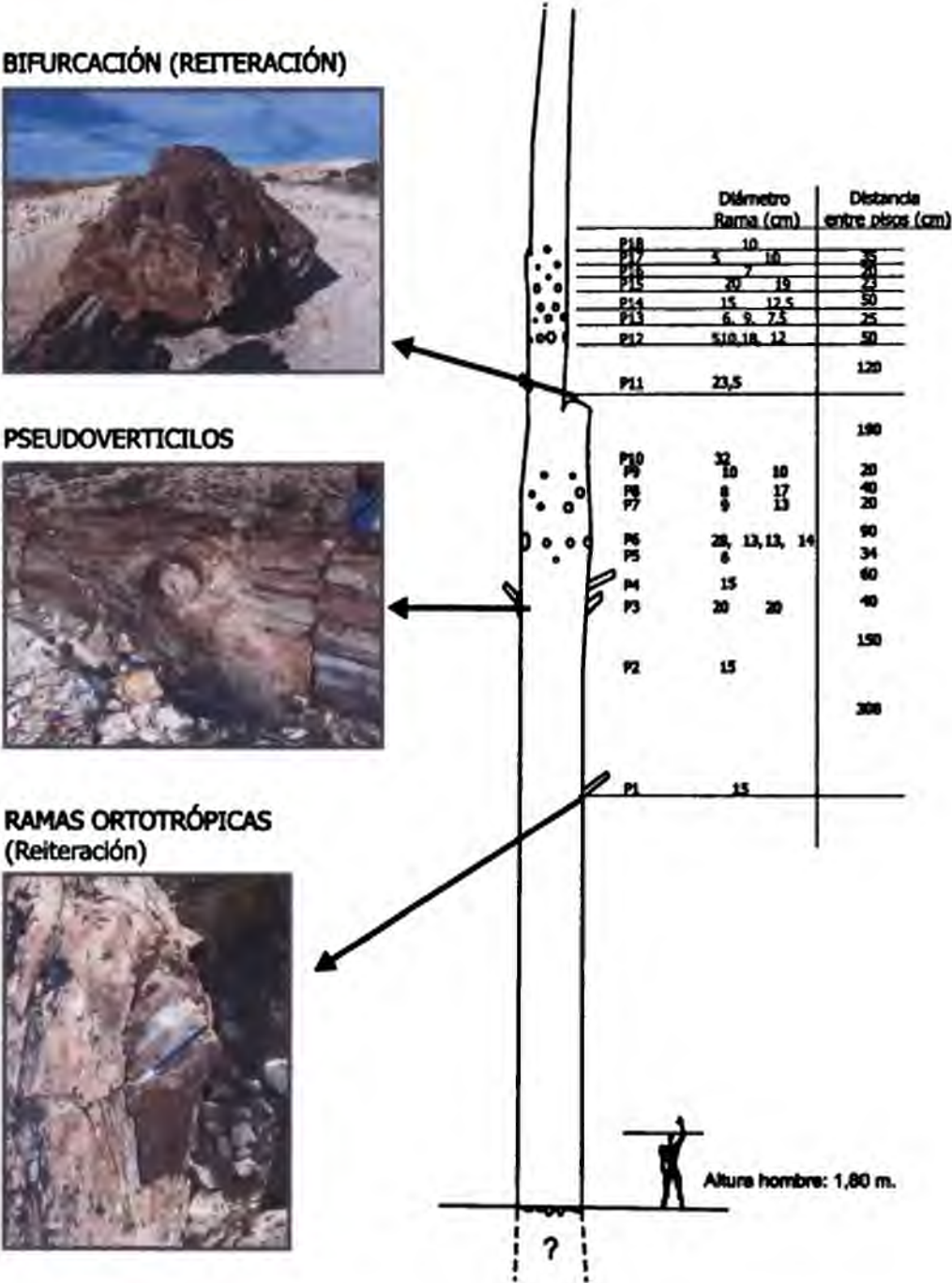
Figura 6.36: Reconstrucción del árbol W163 (tronco 12) del Bosque Principal.



Diám. Basal: 1,5 m.
 Diám. Bifurcaciones: 70 cm, 80 cm
 Long. Pres.: 29,9 m.
 Altura est.: 45 m.
 Sin cuello preservado.

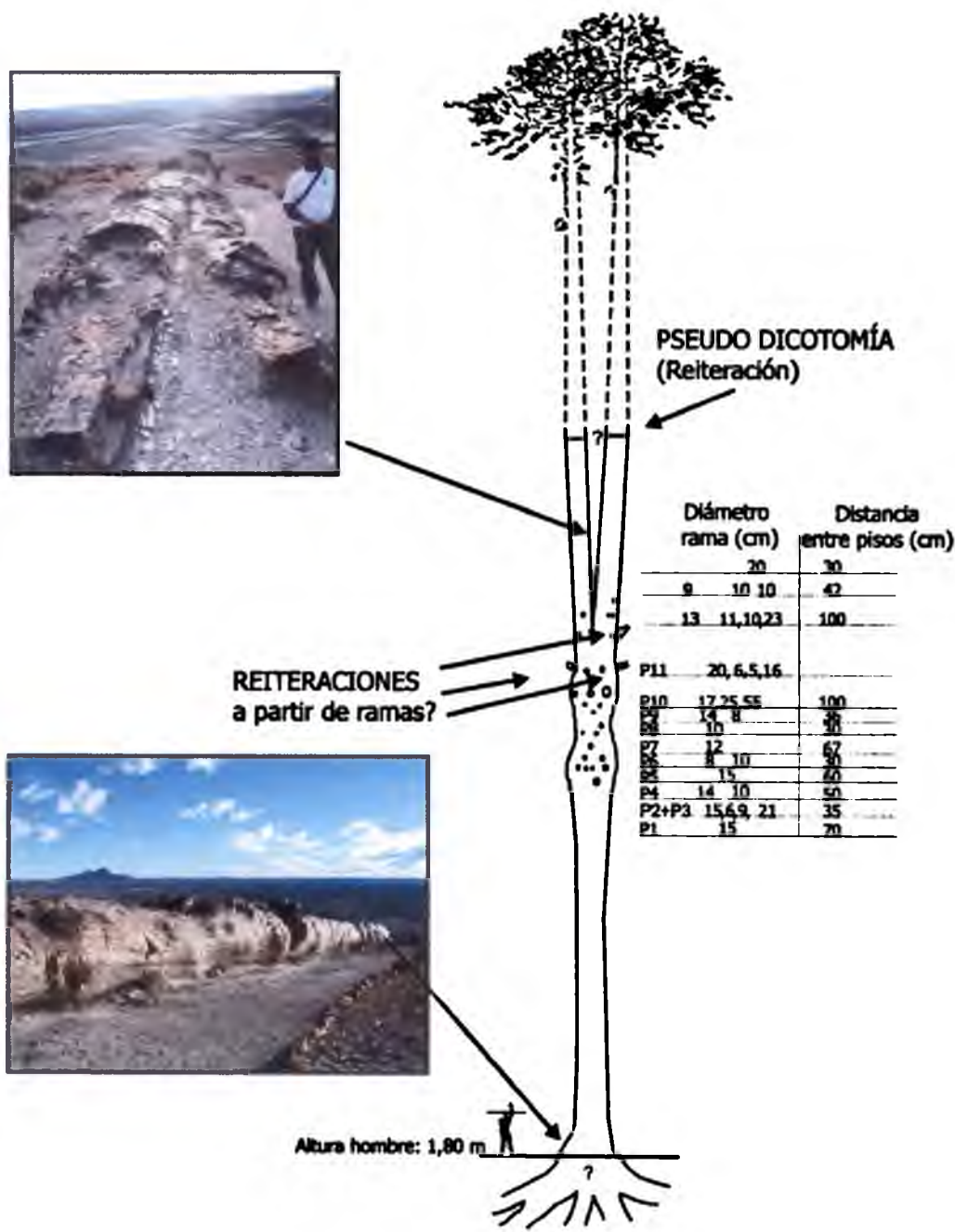
Bifurcación presente (reiteración?)
 Ángulo en la bifurcación: no se puede medir
 debido a la formación del "codo".
 Diámetro ramas: 20 cm
 Pseudoverticilos: sí
 Ramas por pseudoverticilo: 3?

Figura 6.37: Reconstrucción del árbol W183 (tronco 4) del Bosque Principal.



Diám. Basal: 1,5 m. Diám Bifurc.: 1 m y 60 cm
Long. Pres.: 29,5 m. Ángulo en la bifurcación: 15-20°
Altura est.: 44,9 m. Diámetro ramas: 13 cm (6-28)
Sin cuello preservado. Pseudoverticilos: sí
Con bifurcación presente. Ramas por pseudoverticilo: 1-4

Figura 6.38: Reconstrucción del árbol W184 (tronco 9) del Bosque Principal.



Diám. Cuello: 2,1 m.
Diám. Basal: 1,6 m.
Bifurcación presente, diám
Bifurc.: 90 cm, 85 cm.
Long. Pres.: 28,8 m.
Altura es.: 46,9 m.

Con cuello preservado.
Ángulo en la bifurcación: 20°
Diámetro ramas: 20 cm (5-55)
Pseudoverticilos: sí
Ramas por pseudoverticilo: 1 a 4,
generalmente 1 o 2



Figura 6.39: Reconstrucción de la arquitectura típica del morfotipo arquitectural A (morfotipo "araucarioide"), detalle de tres pseudoverdicios de ramas A2. Ramas A2 plagiotrópicas, ramitas A3 a A5 plagiotrópicas, alternas, en un plano. Estróbilos femeninos terminales sobre pediceles de categoría equivalente a A4; laterales respecto de las ramas principales. Presencia de reiteraciones parciales y demoradas en el pseudoverdicio del centro (A; reiteración muy incipiente) y en el pseudoverdicio superior (B; dos ramas gemelas). Escala= 20 cm. (Ilustró: J. Rouaux).

INTERPRETACIONES Y COMPARACIONES

Se han podido reconocer dos patrones o “morfotipos” arquitecturales para el BOSQUE PRINCIPAL:

A) “MORFOTIPO “A” o ARAUCARIOIDE” (Fig. 6.39)

Presencia de pisos (pseudoverticilos) con cicatrices de ramas grandes (promedio 10-30 cm de diámetro) probablemente plagiotrópicas. Los pisos poseen un número relativamente bajo de ramas preservadas (1-4, promedio 3), aunque podrían haber totalizado 6 o 7 y no cubren la totalidad del tronco, existiendo un sector basal de longitud aproximada de un 32% del tronco sin ramas ni cicatrices. Este sector sin ramas habría otorgado al árbol adulto y senil una copa de forma aparasolada.

Presencia de cicatrices de ramas pequeñas (menos de 10 cm de diámetro), no dispuestas en pisos y sin arreglo aparente, a menudo en los mismos ejemplares que presentan pseudoverticilos con cicatrices de ramas de gran tamaño.

Presencia de fragmentos o “muñones” de ramas dispuestos no en pisos, de gran diámetro y disposición ortotrópica.

Sobre la base de las improntas estudiadas, se considera que existieron probablemente 4 categorías de ramas.

En cuanto al modelo arquitectural de estos ejemplares, la mayoría de los ejemplares estudiados en el Bosque Principal se adscriben aparentemente al modelo de Massart, caracterizado por troncos de crecimiento monopodial y orientación ortotrópica, con ramificación rítmica y ramas dispuestas en pisos, de crecimiento determinado a largo plazo y plagiotrópicas.

Sin embargo, la presencia de cicatrices de ramas menores, no dispuestas en pisos, hace pensar que no representan dicho modelo en todos sus caracteres, siendo pertinente buscar una explicación. Hallé *et al.* (1978) señalaron que “el árbol crece de acuerdo al modelo en el caso de plántulas con crecimiento óptimo, pero la reiteración se hace más importante a medida que el árbol aumenta su edad, porque vuelve al plan de desarrollo más adaptable a las circunstancias cambiantes”.

A diferencia de muchas familias de coníferas, las Araucariaceae poseen una estructura de yemas axilares aparentemente única, que consiste en meristemas axilares indiferenciados que carecen inicialmente de primordios foliares y conexión vascular (Fink, 1983; Burrows, 1999). Estos meristemas son formados inicialmente en posición exógena pero se transfieren a una posición endógena por actividad de un felógeno localizado, y consecuentemente no sufren abscisión cuando ocurre la formación de la corteza (Burrows, 1990). La conexión vascular con el eje principal se da posteriormente, al establecerse una conexión vascular por desdiferenciación de tejidos corticales (Burrows, 1989). En *Araucaria cunninghamii*, estos

meristemas se mantienen en un estado indiferenciado y pueden permanecer bajo la corteza indefinidamente, permitiendo el incremento en diámetro del tronco por inusuales divisiones celulares anticlinales. Los meristemas pueden entonces desarrollar brotes cuando se da un estímulo hormonal apropiado (Fink, 1983; Burrows, 1989). En *A. angustifolia*, *A. bidwillii* y *A. cunninghamii* y *Agathis robusta*, los meristemas axilares permanecen indefinidamente en un estado indiferenciado, a menos que el árbol sea dañado (Burrows *et al.*, 2003).

Hill (1997) señaló que en *Wollemia nobilis*, los brotes epicórmicos aparecen irregularmente en el tronco, a diferencia de los pseudoverticilos de las ramas de reemplazo que crean las sucesivas copas encajadas de numerosas especies de *Araucaria* (Veillon 1978, 1980). Esta disposición irregular de las yemas origina una ramificación secundaria irregular o no rítmica, que reemplaza a las ramas primarias que se pierden en forma natural. Hill (*op. cit.*) observó también en *Wollemia* que muchas de las yemas eran asimétricas, más anchas que altas, presumiblemente porque se desarrollan a partir de meristemas con esta misma forma. Burrows (1990) hipotetizó que cuando el meristema axilar tiene varios miles de micrones de extensión tangencial, puede iniciar varias yemas; ésto puede explicar por qué se pueden desarrollar numerosos brotes en proximidad de la base de ejemplares decapitados de *A. cunninghamii*.

Resulta posible entonces que el taxón bajo estudio poseyera ramificación rítmica, característica del modelo de Massart y presente en la gran mayoría de las especies de *Araucaria*, pero también la potencialidad de desarrollar reiteraciones parciales, demoradas, no sólo a partir de yemas axilares junto a ramas viejas, si no tal vez a partir de yemas latentes con una distribución más irregular en el tronco, a semejanza de *W. nobilis*. Esto explicaría no sólo la presencia de cicatrices de ramas extremadamente pequeñas en proximidad a pseudoverticilos de ramas de gran tamaño, sino también el hallazgo de “cúmulos” de ejecillos de pequeño tamaño en los sectores externos e internos de un tocón adulto (W37, Fig. 6.29 G-H). En tal caso, tendríamos registrada la presencia de yemas latentes longevas, que son incluidas en el tronco por el crecimiento natural del leño secundario, y que probablemente desarrollaran gran cantidad de brotes epicórmicos frente a un estímulo hormonal adecuado, como la rotura de ramas principales o del mismo ápice del tronco principal.

Creber y Ash (2004) así como Creber y Collinson (2006) describieron la presencia de trazas vasculares horizontales en troncos y bases de ramas laterales de *Woodworthia arizonica*. Las mismas poseen un diámetro medio de 3 mm, se hallan en una densidad de 4-47 trazas en 25 cm² (=0,16-1,9 trazas/cm²), atraviesan numerosos anillos de crecimiento y se hallan íntimamente relacionadas con las traqueidas axiales del xilema secundario del tronco. Los autores señalaron que en las gimnospermas y angiospermas actuales, este tipo de trazas constituye la vascularización de yemas denominadas “preventicias” (*preventitious*), las cuales se forman regularmente en la axila de los primordios foliares. Dichas yemas pueden desarrollar brotes epicórmicos luego de una defoliación importante por fuego u otro tipo de daño, en caso que no

se desarrollen, quedan profundamente incluidas en la corteza. En nuestro caso no se observaron dichas trazas vasculares horizontales. En cambio, y a diferencia de los ejemplares de *W. arizonica*, sí se hallaron ejecillos con un desarrollo de al menos 1 anillo de crecimiento, lo que indicaría que sí hubo un desarrollo de las yemas latentes. El diámetro promedio hallado por nosotros (3 mm) es muy similar al descrito por los mencionados autores, mientras que la densidad que calculamos es mucho más alta (11-13 trazas/cm²). Finalmente, la presencia de trazas vasculares que atraviesan las bases de ramas laterales (Creber y Ash, 2004: Lám. 3, Fig. 4) es muy similar a la base de rama ilustrada en la Fig. 6.29 E, lo cual corrobora su identificación con la brotación de ejecillos epicórmicos a partir de yemas latentes.

Presencia de dos tipos de reiteración:

- **Total, con formación de pseudo-dicotomías (troncos bifurcados), en ocasiones conformando “codos”.**
- **Parcial y demorada a partir de yemas epicórmicas próximas a cicatrices de ramas viejas, probablemente caídas.**

Los factores causantes de las reiteraciones observadas son difíciles de determinar, sin embargo y por comparación con las araucarias actuales, en el primer tipo de reiteración descrito, la causa es probablemente traumática, mientras que en el segundo tipo descrito, puede tratarse de reiteraciones traumáticas o adaptativas. Si en efecto se tratara de reiteraciones adaptativas, fenómeno muy frecuente en las Araucariaceae actuales, que permite un “rejuvenecimiento” del aparato fotosintético del árbol, sería esperable observar una rama más pequeña creciendo muy próxima a una rama más grande, no necesariamente caída; o bien dos o más ramas creciendo muy próximas (ver sección 6.2). Éste podría ser el caso de las pequeñas cicatrices de ramas creciendo muy juntas observadas en W37 (Fig. 6.29 C). Sin embargo, el hallazgo de cicatrices de ramas con evidente acción de hongos saprófitos generadores de podredumbre blanca (Fig. 6.19 E), permite sugerir que existía un desrame natural o traumático, pudiendo ser reemplazadas por la generación de numerosas ramitas nuevas, como fue observado en los “ejes múltiples” de W37.

Hanson y North (2006) destacaron que el mecanismo de ramificación epicórmica es importante para mantener o reestablecer follaje con fotosíntesis activa, ya sea por senescencia del mismo o por algún tipo de daño de la copa. En general, la reiteración por ramificación epicórmica ha sido clasificada en tres tipos: oportunística (como respuesta a un incremento en la intensidad lumínica ya sea por poda o volteo por viento); adaptativa (ocurre a partir de un determinado umbral de diferenciación, permitiendo un rejuvenecimiento del follaje de la copa); y finalmente traumática: como respuesta directa a una seria pérdida del follaje de la copa, ya sea por vientos huracanados, incendios, plagas o rotura del eje o ramas principales. En estos casos,

el árbol regenera su copa por la reactivación de yemas latentes o desdiferenciación de ramas en crecimiento (Bégin y Filion, 1999).

La reiteración traumática es un proceso ampliamente difundido en las Araucariaceae, pero también presente en las Pinaceae: *Picea mariana* (Bégin y Filion, 1999), *Abies balsamea* (Caroll *et al.*, 1993), *Picea glauca* (Piene y Eveleigh, 1996), *Pinus rigida* (Stone y Stone, 1943) y Cupressaceae: *Chamaecyparis nootkatensis* (Shaw, 1985), *Austrocedrus chilensis* (Grosfeld y Barthélémy, 2005) y *Cupressus* sp. (Barthélémy *et al.*, 1999).

Las reiteraciones observadas en el Bosque Principal son fenómenos frecuentes en las Araucariaceae actuales (ver sección 6.2), tanto cultivadas como naturales, por lo que es de suponer que tal plasticidad adaptativa tenga una importante base genética.

Por otro lado, la presencia de reiteraciones en araucarias jurásicas, puede tener relación con la predación por parte de grandes herbívoros como los dinosaurios saurópodos. Hummel *et al.* (2008) realizaron experimentos de fermentación con brotes y hojas de plantas actuales con representantes mesozoicos (licofitas, equisetales, helechos, helechos arborescentes, cycadales, coníferas), concluyendo que las actuales Araucarias tienen un contenido energético relativamente alto y constituirían una buena fuente de alimento para herbívoros ramoneadores. Gee (2006) estudió un yacimiento mixto de la Formación Morrison (Jurásico, USA), con restos de araucarias altamente comparables a *A. bidwillii*, asociados a huesos de dinosaurios saurópodos. El único vegetal preservado en los depósitos, *Araucaria*, habría tenido un rol principal, sino exclusivo, en la dieta de los gigantes saurópodos de ese sitio. El ramoneo de los gigantes herbívoros podría haber inducido en las araucarias jurásicas una respuesta adaptativa que garantizara la regeneración en las partes aéreas dañadas.

B) “MORFOTIPO B” (W187, W116? W118? W119? W66? W67?)

Presencia de ramas (muñones) de tamaño muy variable, frecuentemente grandes a muy grandes, insertos en ángulo agudo (ortotrópicas) y con un amplio segmento adpreso al tronco.

Sin evidencias de pseudoverticilos.

El tipo de ramas observadas (no en pisos, ortotrópicas), podrían representar casos de reiteraciones por desdiferenciación de ramas, que retoman un crecimiento vertical y adquieren las características de un tronco secundario. Pero al no observarse en dichos troncos otro tipo de ramas, debemos considerar la posibilidad que se trate realmente de un modelo arquitectural diferente al descrito como “morfotipo araucarioide”. Para identificar el “morfotipo arquitectural” de estos ejemplares, contamos con las siguientes evidencias para guiarnos por la clave dicotómica de Hallé *et al.* (1978): troncos ramificados, con ejes vegetativos diferenciados

en tronco y ramas no equivalentes, ejes vegetativos homogéneos, todos ortotrópicos. En este punto, tendríamos en consideración cuatro modelos: Scarrone, Stone, Rauh y Attims.

A esta altura de la clave dicotómica es necesario precisar la ubicación de las estructuras reproductivas y si el crecimiento es continuo o rítmico. No se han hallado estructuras reproductivas asociadas, sin embargo el crecimiento parece ser más bien continuo, por lo cual estaríamos optando entre los modelos de Stone (si las estructuras reproductivas fueran terminales sobre ramas simpodiales) o de Attims (si las mismas fueran laterales sobre ramas monopodiales). En todo caso, como no hay evidencia de ramas simpodiales, podría tratarse del modelo de Attims.

Sin evidencias de reiteración (según las observaciones del párrafo anterior).

Con surcos y costillas longitudinales.

Comparaciones con coníferales fósiles

a) El proceso de reiteración

La arquitectura de *Araucarioxylon arizonicum* del Triásico de Arizona fue descrita por Ash y Creber (2000), quienes señalaron que los ejemplares por ellos estudiados carecen de bifurcaciones. Sin embargo, S. Ash y J. Francis (com. pers.) comentaron y documentaron la existencia, aunque muy poco frecuente, de algunos ejemplares bifurcados (Fig. 6.40, izq.).

Para la Formación Purbeck (Isla Portland, Jurásico de Gran Bretaña), Fitton (1836) ilustró un tronco con una clara reiteración que conforma un tronco bifurcado (Fig. 6.40, der.). Dicho yacimiento fue descrito por Francis (1983, 1984, 1986), determinándose la presencia predominante de cheirolepidiáceas, pero se halló follaje también perteneciente a araucariáceas, con gran similitud con *A. heterophylla*.

Los procesos de reiteración estarían presentes, por lo tanto, cuanto menos desde comienzos del Mesozoico, no habiendo evidencias del mismo en el Paleozoico (G. Hernández-Castillo, com. pers.).



Figura 6.40: Izq: Árbol bifurcado del bosque petrificado del Triásico de Arizona (Foto gentileza J. Francis). Der: Árbol ilustrado por Fitton (1836). Escala: 1 m.

b) El modelo arquitectural

El desarrollo de muchas coníferas actuales con crecimiento rítmico se explica según el modelo de Rauh o de Massart, según las ramas sean ortotrópicas o plagiotrópicas, respectivamente. El modelo de Massart es típico de muchas especies de Araucariaceae, Taxaceae y Pinaceae (Hallé *et al.*, 1978).

En el registro fósil, este modelo ha sido descrito para coníferas de mayor antigüedad a las que aquí se estudian, como *Thucydia mahoningensis* Hernández-Castillo, Rothwell y Mapes (Walchiaceae, Voltziales) del Carbonífero Superior de Ohio, pero también para otras Walchiaceae paleozoicas como *Culmitzschia laxifolia* y *Hermitia germanica* Lausberg (Rotliegendes, Alemania), *Utrechtia floriniformis* Mapes y Rothwell y *Otovicia (Lebachia) hypnoides* (Florin) Kerp. *et al.* (Hernández-Castillo *et al.*, 2003). En todas ellas se pudo documentar inequívocamente la presencia de ejes principales ortotrópicos con un sistema de ramificación lateral plagiotrópico y pinnado. También el morfógeno *Tylodendron* Weiss, de edad paleozoica, consiste en moldes secundarios o permineralizaciones de ejes que también poseen pseudoverticilos con cicatrices rameales de ejes laterales. Los especímenes de este morfógeno están ampliamente distribuidos en Europa y Norteamérica, sugiriendo que los ejes ortotrópicos eran producidos por muchas especies de coníferas de la familia Walchiaceae (Rothwell *et al.* 1997).

Todas estas Walchiaceae poseen ejes principales ortotrópicos con varias ramas laterales plagiotrópicas que se asemejan a los árboles juveniles de las actuales araucarias (Hallé *et al.*, 1978, Veillon, 1978; Hallé, 1999; Grosfeld *et al.*, 1999), reforzando las interpretaciones iniciales de Florin respecto de la forma básica de crecimiento de las coníferas de mayor antigüedad (1927, 1938-1945, 1951), quien ya había reconocido esta similitud entre juveniles de diversas araucarias y las Walchiaceae (Florin, 1927), similitud hallada también por Hernández-Castillo *et al.* (2003) para *T. mahoningensis*.

T. mahoningensis fue comparada específicamente con los juveniles de *Araucaria heterophylla*, con la cual se hallaron semejanzas no sólo respecto del modelo arquitectural, sino también variaciones en la morfología y tamaño de las ramas. Por comparación con dichos ejemplares juveniles, se pudo arribar a la conclusión de que distintas morfologías y tamaños de ramas de *T. mahoningensis* pueden ser atribuibles a variaciones durante el desarrollo. Asimismo, los autores destacaron que otros miembros juveniles de la sección *Eutacta*, como *Araucaria columnaris* (Forster) Hooker, comparten la misma arquitectura y forma, tamaño y distribución del sistema lateral de ramas plagiotrópicas.

Un aspecto muy interesante de la comparación realizada por Hernández-Castillo *et al.* (2003) reside en la invocación de ciertos aspectos evolutivos para explicar la transición arquitectural de un árbol de *Thucydia mahoningensis* y otras Walchiaceae a la arquitectura de cualquier Araucariaceae actual. La especie descrita, que habría alcanzado la madurez sexual

con tan sólo 2 metros altura, precisaría dos cambios importantes en el desarrollo para ser estrictamente comparable con una Araucariaceae actual: 1. una demora en la aparición de la sexualidad y 2. un cambio en la morfología foliar asociada con un período de crecimiento extendido. Ambos cambios podrían ser comprendidos como resultado de cambios en los tiempos y tasas relativas de crecimiento de distintas partes de un organismo, según el concepto de heterocronía (Gould, 1977).

Para el Mesozoico, Ash y Creber (2000) describieron la arquitectura de *Araucarioxylon arizonicum* del Triásico de Arizona. Notablemente, la mayoría de las ramas medidas conforman ángulos de 30°-40° con el eje del tronco, valores similares a los ángulos obtenidos por nosotros en las ramas ortotrópicas. En algunos casos, señalaron que dos o tres cicatrices de ramas pueden estar muy próximas entre sí o directamente en contacto, algo también observado por nosotros y atribuido aquí a reiteraciones demoradas. Los autores señalaron que las cicatrices de ramas no están dispuestas en verticilos y que están frecuentemente separadas entre sí por varios cientos de milímetros, tanto en sentido horizontal como vertical. De igual modo, Creber y Ash (2004) describieron troncos de *Schilderia adamanica* y *Woodworthia arizonica*, procedentes del mismo yacimiento, cuyos troncos poseen ramas distribuidas irregularmente de un modo desordenado. La reconstrucción resultante muestra árboles de *Araucarioxylon arizonicum* con ramas ubicadas desde casi la base del tronco, inicialmente horizontales y luego péndulas, no dispuestas en pisos (Ash y Creber, 2000), mientras que las reconstrucciones de *S. adamanica* y *W. arizonica* muestran árboles con copas formadas por unas pocas ramas grandes, de orientación ortotrópica a levemente horizontal, otorgándole a la copa una forma de domo, existiendo ramas basales únicamente en *S. adamanica* (Creber y Ash, 2004). En ninguna de las tres especies triásicas de la Formación Chinle de Arizona las ramas están dispuestas en pisos, y por ello no pueden ser adjudicadas al modelo de Massart, caracterizado por el crecimiento y ramificación rítmicos del tronco principal. Los ejemplares reconstruidos para el MNBP se diferencian por tener el sector basal del tronco sin cicatrices de ramas, y una copa conformada por al menos algunos pisos de ramas de gran porte, aproximándose al modelo de Massart.

De aquí se concluye que el modelo de Massart estuvo presente en plantas de porte mediano (arbustivo) a grande (árboles) cuanto menos desde el Paleozoico superior, con mayor o menor grado de modificación del modelo, como se comprueba según las Walchiaceae paleozoicas o las Araucariaceae mesozoicas aquí descritas. Por otro lado, la familia Araucariaceae parece haber tenido en el pasado una mayor variabilidad arquitectural, cuanto menos sin conformar estrictamente los modelos de Massart, Rauh o una combinación de ambos, a los cuales son referidas las especies actuales.

En los ejemplares bajo estudio del Bosque Principal, se observa la presencia de troncos principales ortotrópicos con pseudoverticilos de ramas plagiotrópicas, al menos en los sectores medios y superiores del tronco, combinadas con ramas menores no verticiladas. Esto sugiere una aproximación al modelo de Massart.

Junto con las ilustraciones de Fitton (1836) y las observaciones de Francis (com. pers.), se certificaría aquí la presencia del proceso de reiteración en coníferas jurásicas.

Se ha señalado que la noción de Modelo arquitectural no implica directamente relaciones evolutivas o sistemáticas entre los grupos de plantas (Hallé, 2004); aunque en nuestro caso las evidencias arquitecturales (modelo arquitectural, reiteraciones) se suma a las evidencias anatómicas y de morfología foliar y reproductiva, indicando una clara afinidad de dichos ejemplares con la familia Araucariaceae.

Una mención especial se hace aquí respecto de los ejemplares W187, W163, W116, y posiblemente W118, W119, W66 y W67 y de numerosos fragmentos hallados en el sendero turístico. Los mismos presentan costillas longitudinales más o menos desarrolladas, ramificación continua sin pisos de ramas y las ramas se disponen en ángulos agudos respecto del tronco. Los mismos corresponden a un "morfotipo arquitectural" diferente al descrito anteriormente y son asignados, con dudas, al modelo de Attimis.****

**** Un hallazgo que permite sospechar las vinculaciones de este morfotipo arquitectural es una rama encontrada en colección de la Ea. Bellavista, procedente del Cerro Alto cercano a la estancia. Dicha localidad se halla a 35 km del MNBP, presenta afloramientos de la Formación La Matilde, y es conocida por sus estróbilos petrificados asignados tanto a *Pararaucaria patagonica* como *Araucaria mirabilis*. El ejemplar es una rama de aproximadamente 4 cm de diámetro y unos 15 cm de longitud, decortizada, la cual posee dos ramificaciones de diámetro algo menor, insertas en ángulos de 45° (Fig. 6.41). Las mismas tienen llamativamente un patrón de ramificación muy similar al observado en W187. La rama principal posee tres estróbilos de *Pararaucaria patagonica* adheridos, de los cuales uno se encuentra en conexión orgánica y nace en ángulo agudo sobre un corto pedicelo. Hallazgos frecuentes en esta zona son además, ramitas petrificadas de *Araucarites sanctaecrucis* de diferente calibre, estróbilos masculinos asignados a *Masculostrobus altoensis* y estróbilos femeninos tanto de *P. patagonica* como de *Araucaria mirabilis*.



Figura 6.41: Rama principal con dos ramas menores y estróbilos de *P. patagonica* procedente de Estancia Bellavista.

En la zona del MNBP hay una notable homogeneidad, sino monotonía, respecto de la xilología y las improntas vegetativas y reproductivas halladas. No resulta sorprendente que el análisis arquitectural tenga un resultado similar, donde la predominancia es de un patrón arquitectural similar al de las araucarias actuales. Sin embargo, existe otro patrón arquitectural claramente diferente, y con similitud con la rama hallada en Estancia Bellavista, a 35 km del MNBP. Si bien no existe evidencia clara y directa, resulta imposible soslayar que el hallazgo de un ejemplar de *P. patagonica*, cuyo pedicelo se halla revestido por hojas de *A. sanctaecrucis* y tal vez con vinculación a *M. altoensis* (ver Capítulo 5), parece tener vinculación además con el segundo morfotipo arquitectural descrito, por lo observado en la rama de Estancia Bellavista. Mientras que el árbol de *A. mirabilis* tuvo una presencia indiscutible y sobre todo, una clara predominancia en el bosque del MNBP, los únicos elementos que vinculan al árbol de *P. patagonica* al MNBP, son el hallazgo de una impronta de *A. sanctaecrucis* próxima a W67 y tal vez la arquitectura atípica de W187 y su plan leñoso algo diferente al observado en la mayoría de los ejemplares de este nivel. No se han hallado, en cambio, improntas de *A. sanctaecrucis* en el Cerro de las Improntas, lo cual no puede ser adjudicado a una falla de preservación, dado la gran abundancia del tipo foliar en conexión a *A. mirabilis*. Por todo esto, se considera que el árbol que portaba follaje tipo *A. sanctaecrucis* y con estróbilos femeninos tipo *P. patagonica*, ha sido un elemento absolutamente minoritario en el MNBP, mientras que, probablemente, se halló mucho más representado a 35 km de distancia, en la zona del Cerro Alto. Investigaciones futuras podrán arrojar más luz sobre estos interrogantes.

Tabla 6.d. Diámetro de cicatrices y/o ramas, ángulo de salida de los mismos, distancia entre pisos de ramas y cantidad de ramas por piso (medidas realizadas desde la base del tronco en la dirección de angostamiento del mismo).

WPT árbol/ diámetro tronco (m)	Ramas por piso	Diámetro (cm)	Ángulo salida (°)	Distancia entre pisos (cm)
W98/1,30		30	75	
P1	1	13x20	65	
P2	1			
W101/0,80				
P1	2	15		
		10		P1-->P2= 30
P2	1	10		P2-->P3= 36
P3	1	8		P3-->P4= 11
P4	2	14		P4-->P5= 75
		12		
P5	1	4		
P6	3	10		P4-->P6= 120
		8		
		10		
P7	1	4		P6-->P7= 25
P8	1	4		P7-->P8= 32
P9	3	5		P8-->P9= 17
		6		
		5		
P10	2	9		
		9		
P11	1	10		P10-->P11= 70
P12	1	30		P11-->P12= 66
P13	2	8		P12-->P13= 70
		10		P13-->P14= 38
P14	1	11		P14-->P15= 21
P15	1	5		
W103/1,20				
P1	1	30		
P2	1	19		P1-->P2= 40
P3	1	15		P2-->P3= 26
W107/1,40				
P1	1	20	40	s/d
P2	1	20		s/d
P3	1	8		s/d

Tabla 6.d (Continuación 1).

WPT árbol/ diámetro tronco (m)	Ramas por piso	Diámetro (cm)	Ángulo salida (°)	Distancia entre pisos (cm)
W183/1,50				
P1	1	15	50	a 10,42 m de la base
P2	1	15	40	P1-->P2= 308
P3	2	20	50	P2-->P3= 150
		20	42	
P4	1	15	60	P3-->P4= 40
P5	1	6		P4-->P5= 60
P6	4	28		P5-->P6= 34
		13		
		13		
		14		
P7	2	9		P6-->P7= 90
		13		
P8	2	8		P7-->P8= 20
		17		
P9	2	10	10	P8-->P9= 39
		10		
P10	1	32 (bifurcación)		P9-->P10= 20
P11	1	23,5		P10-->P11= 190
P12	4	5		P11-->P12= 120
		10		
		18		
		12		
P13	3	6		P12-->P13= 50
		9		
		7,5		
P14	2	15		P13-->P14= 25
		12,5		
P15	2	20		P14-->P15= 50
		19		
P16	1	7		P15-->P16= 23
P17	2	5		P16-->P17= 20
		10		
P18	1	10		P17-->P18= 35

Tabla 6.d (Continuación 2).

WPT árbol/ diámetro tronco (m)	Ramas por piso	Diámetro (cm)	Ángulo salida (°)	Distancia entre pisos (cm)
W184/1,60				
P1	1	15		
P2	3	6		P1-->P2= 70
		9		
		21		
P3	1	15		P2-->P3= 130
P4	2	14		P3-->P4= 35
		10		
P5	1	15		P4-->P5= 50
P6	2	8		P5-->P6= 60
		10		
P7	1	12		P6-->P7= 30
P8	1	10		P7-->P8= 67
P9	2	14		P8-->P9= 30
		8		
P10	3	25		P9-->P10= 36
		55		
		17		
P11	4	20	70	P10-->P11= 100
		6	40	
		5		
		16		
Rama 1/1,00				P11--> bifurcación= 50
P1	3	23		
		11		
		10		
P2	2	10		P1-->P2= 42
		10		
P3	1	20		P2-->P3= 30
Rama 2/1,00				
P1	1	9		
P2	1	13		s/d
W108/1,20	1	15	60	
W163/1,50				
P1	3	20	10	
		20	40	
		20	30	
W185/1,60				
P1	3	10	50	
		10		
		10x17		
P2	1	20	50	P1-->P2= 180
P3	1	15		
P1	1	16x9		

Tabla 6.d (Continuación 3).

WPT árbol/ diámetro tronco (m)	Ramas por piso	Diámetro (cm)	Ángulo salida (°)	Distancia entre pisos (cm)
W115/1,63				
P2	1	15x9		P1-->P2= 14
W116/1,80	1	6		
W118/119 (troncos fragmentados)				
Tronco a= 0,66				
Tronco b= 0,8				
Tronco c= 0,84	2	30		
		30		
Tronco d= 0,84	3	20	30	
		20	40	
		20	50	
Tronco e= 0,97				
P1	1	15x12		
P2	3	25x20		P1-->P2= 60
		15x15		
		19x8		
Trozo f= 0,95				
P1	1	19x18	40	
P2	1	22x20	30	P1-->P2= 20
W192/0,90				
P1		15x10	40	
W187/2,46				
P1	1	15x10	50	
P2	1	29x30 (ramificación)	15	
W134/1,33				
P1	1	17x13	60	
W37/1,60				
P1	2	4x3		
		5x4		
P2	1	7x5		P1-->P2= 13
P3	1	8x4		P2-->P3= 30
P4	1	7x5		P3-->P4= 63
P5	3	6x5		P4-->P5= 15
		4x2		
		3x5		
W190/0,70	1	5x3	90	
W69/0,65	1	10	30	
W67/1,09	1	7x7	65	
W66/1,48	1	27x20	60	
PROMEDIOS (total 131 cicatrices y/o ramas)	Ramas por piso 3 (1-4)	Diámetro 13,5 (3-55) cm	Ángulos salida 46° (10°-90°)	Distancia entre pisos 58,2 (11-308) cm

6.8 Conclusiones del Capítulo 6

➤ Los árboles de la **Barda Blanca** presentan 3 categorías de ejes: TA1 (tronco), A2 (ramas principales) y A3 (ramas secundarias), respondiendo a la arquitectura típica de las *Araucariaceae* actuales.

➤ El tronco principal habría tenido un crecimiento rítmico e indeterminado, con ramificación rítmica y formación de pseudoverticilos posiblemente con 3 ramas cada uno. El sector inferior de los troncos no muestra evidencias de ramas, lo cual puede deberse a una natural abscisión de ramas viejas.

➤ El eje principal TA1 es de orientación ortotrópica. Las ramas A2 se orientaban en forma plagiotrópica en las porciones inferiores del tronco y ortotrópica en las porciones superiores del mismo, ajustándose al modelo de Massart o bien a un modelo mixto entre Massart y Rauh. Las ramitas A3 se insertaban en forma plagiotrópica sobre las A2, en un mismo plano con las ramas y en forma alterna entre sí. El sistema radicular estaba conformado por hasta 6 raíces laterales de salida horizontal, sin detectarse una raíz pivotante, debido tal vez a factores tafonómicos.

➤ No se hallaron estructuras reproductivas en conexión orgánica con los troncos y ramas, pero sí en asociación íntima y es posible que estos individuos jóvenes fueran ya maduros sexualmente a la edad de 15-20 años, a semejanza de las *Araucariaceae* actuales. Restan dudas respecto de la posición de las estructuras reproductivas en estos ejemplares, dada la ausencia de estróbilos en conexión orgánica.

➤ Los árboles del nivel de **Bosque Principal** presentan un tronco principal A1 y un mínimo de 4 categorías de ramas (A2-A5), totalizando 5 categorías de ejes. Resulta imposible determinar esto último con certeza debido a la ausencia de improntas con todas las categorías de ejes en conexión orgánica y a la alta probabilidad de fenómenos de reiteración, lo cual genera un gran polimorfismo de ejes que pueden corresponder a la misma categoría. En el caso que poseyeran 5 categorías de ramas, se trataría de una categoría más que en la actual *Araucaria cunninghamii*.

➤ A semejanza de la **Barda Blanca**, los pseudoverticilos habrían tenido al menos 3 ramas, y considerando la superficie no visible de los troncos, el número total de ramas por pseudoverticilo podría haber totalizado 6 o 7. En ocasiones se hallan cicatrices de ramas a diferente altura, o bien combinaciones de pseudoverticilos y cicatrices de ramas menores sin una ubicación particular, que pueden corresponder a reiteraciones parciales. El sector inferior de los troncos carece de cicatrices de ramas, respondiendo a la típica abscisión rameal de las actuales *Araucariaceae*. Las ramitas de menor diámetro (A4-A5) se disponían en forma alterna sobre las ramas mayores, en un plano y conformando dos ortósticas.

➤ Los estróbilos femeninos se insertaban en forma terminal sobre pedúnculos equivalentes a ramas A4, pero en posición lateral respecto de las ramas portadoras A3.

➤ No se observó sistema radicular preservado, con excepción del ejemplar W187 y en forma muy deficiente.

➤ Se reconocieron dos patrones o “morfotipos” arquitecturales para el Bosque Principal: Uno que denominamos aquí “araucarioide”, al cual pertenece la mayoría de los ejemplares, presenta pseudovercillos de ramas y evidencia de reiteraciones. El mismo responde probablemente al modelo de Massart con ciertas modificaciones. Este modelo se halla presente en plantas de porte arbustivo a arborescente, cuanto menos desde el Paleozoico Superior, en coníferas de la familia Walchiaceae. El segundo morfotipo se observó en troncos de mayor tamaño, con ramas no dispuestas en pseudovercillos y orientación claramente ortotrópica, adpresas al tronco principal, y sin evidencias de reiteración. El mismo resulta más difícil de adjudicar a un modelo arquitectural, pero podría tratarse del modelo de Attimis.

➤ Se certifica aquí la presencia de procesos de reiteración parcial y total en coníferas mesozoicas gondwánicas, tanto en el bosque de la Barda Blanca como en el Bosque Principal, en concordancia con observaciones realizadas para coníferas del Triásico de Arizona y el Jurásico de Gran Bretaña.

➤ Los ejemplares de la Barda Blanca corresponden con toda probabilidad (según similitudes xilológicas, macroflorísticas y arquitecturales) a los ejemplares adultos del Bosque Principal asignados al modelo de Massart. En tal caso podemos afirmar que los individuos juveniles o adultos jóvenes se ajustan más fielmente a dicho modelo, con pseudovercillos de 3 ramas y sólo excepcionalmente con fenómenos de reiteración. En el estadio adulto, los pseudovercillos pueden presentar 3 o 4 ramas preservadas, habiendo totalizado probablemente 6 o 7, en ocasiones no se hallan claramente delimitados. El modelo arquitectural en los árboles adultos se ve modificado por la frecuente aparición de fenómenos de reiteración total (troncos bifurcados) y parcial (brotes y ramas epicórmicas).

6.9 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 6

- Ash, S.R. y Creber, G.T., 2000. The late Triassic *Araucarioxylon arizonicum* trees of the Petrified Forest National Park, Arizona, USA. *Palaeontology* 43: 15-28.
- Barthélémy, D., 1986. Establishment of modular growth in a tropical tree: *Iserba coccinea* Vahl. (Rubiaceae). En: Harper, J.L., Rosen, B.R., White, J. (Eds.) The growth and form of modular organisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, ser. B: 89-94.
- Barthélémy, D., Edelin, C. y Hallé, F., 1989. Architectural Concepts for tropical trees. En: Holm-Nielsen, L.B., Balslev, H. (Eds.). *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. London: Academic Press: 89-100.
- Barthélémy, D., Sabatier, S. y Pascal, O., 1995. Le développement architectural du Noyer commun *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Forêt Entreprise* 103: 61-68.
- Barthélémy, D., Sabatier, S. y Pascal, O., 1997. Le développement architectural du Noyer noir *Juglans nigra* L. (Juglandaceae). *Forêt Entreprise* 115 : 40-47.
- Barthélémy, D., Grosfeld, J., Bouroulet-Hallard, F. y Ducatillon, C., 1999. Biology, growth and development. En: Teissier du Cros, E., Ducrey M., Barthélémy, D., Pichot, C., Giannini, R., Raddi, P., Roques, A., Sales, L.J., Thibaut, B. (Eds.). *Le cyprès: guide pratique*. Florence : Studio Leonardo, p. 27-34.
- Barthélémy, D. y Caraglio, Y., 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- Bégin C. y Filion, L., 1999. Black spruce (*Picea mariana*) architecture. *Canadian Journal of Botany* 77: 664-672.
- Burns, B., 1991. The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. PhD Thesis. Department of Geography. University of Colorado, EEUU. 211 pp.
- Burrows, G.E., 1989. Developmental anatomy of axillary meristems of *Araucaria cunninghamii* released from apical dominance following shoot apex decapitation *in vitro* and *in vivo*. *Botanical Gazette* 150: 369-377.
- Burrows, G.E., 1990. The role of axillary meristems in coppice and epicormic bud initiation in *Araucaria cunninghamii*. *Botanical Gazette* 151: 293-301.
- Burrows, G.E., 1999. Wollemi pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae) possesses the same unusual leaf axil anatomy as the other investigated members of the family. *Australian Journal of Botany* 47: 61-68.
- Burrows, G.E., Offord, C.A., Meagher, P.F. y Ashton, K., 2003. Axillary meristems and the development of epicormic buds in wollemi pine (*Wollemia nobilis*). *Annals of Botany* 92: 835-844.

- Carroll, A.L., Lawlor, M.F., Quiring, D.T., 1993. Influence of feeding by *Zeiraphera canadensis*, the spruce bud moth, on stem-wood growth of young white spruce. *Forest Ecology and Management* 58: 41–49.
- Creber, G.T. y Ash, S.R., 2004. The late Triassic *Schilderia adamanica* and *Woodworthia arizonica* trees of the petrified Forest National Park, Arizona, USA. *Palaeontology* 47: 21–38.
- Creber, G.T. y Collinson, M.E., 2006. Epicormic shoot traces in the secondary xylem of the triassic and permian fossil conifer species *Woodworthia arizonica* – Short Communications. *IAWA Journal* 27: 237–241.
- Daugherty, L.H., 1934. *Schilderia adamanica* – a new fossil wood from the petrified forests of Arizona. *Botanical Gazette* 96: 363–366.
- Donoso, C., 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Ecología Forestal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 484 pp.
- Edelin, C., 1977. *Images de l'architecture végétative des Conifères*. PhD thesis, University Montpellier 2.
- Edelin, C., 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale*. Thesis Doct. D'Etat, University Montpellier 2.
- Edelin, C., 1990. The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. *Forest Research Institute of Malaysia, Kepong. Research Pamphlet* N° 105.
- Fink, S., 1983. The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. *American Journal of Botany* 70: 532–542.
- Fitton, W.H., 1836. Observations on some of the strata between the Chalk and the Oxford Oolite in the South-East of England. *Transactions of the Geological Society*. Ser. 2, iv, p. 103.
- Florin, R., 1927. Preliminary descriptions of some Palaeozoic genera of Coniferae. *Arkiv für Botanik* 21A:1–7.
- Florin, R., 1938–1945. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms I–VII. *Palaeontographica* B 85: 1–729.
- Florin, R., 1951. Evolution in cordaites and conifers. *Acta Horti Bergiani* 15: 286–388.
- Francis, J.E., 1983. The dominant conifer of the Jurassic Purbeck Formation, England. *Palaeontology* 26: 277–294.
- Francis, J.E., 1984. The seasonal environment of the Purbeck (Upper Jurassic) fossil forests. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 48: 285–307.
- Francis, J.E., 1986. Growth rings in Cretaceous and Tertiary wood from Antarctica and their palaeoclimatic implications. *Palaeontology* 29: 665–684.
- Gaussen, H., 1970. *Les gymnospermes actuelles et fossiles*. Fascicule XI, Chapitre XIV: Les Araucariacées, Faculté des Sciences de Toulouse. Pp. 1–131.

- Gee, C.T., 2006. A whole-plant *Araucaria* from the Late Jurassic Morrison Formation of the Howe Ranch, Wyoming, USA, and implications for sauropod dinosaur feeding ecology. *Botany 2006: Abstracts*.
- Gould, S.J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 501 pp.
- Grosfeld, J., 1994. *Arquitectura y dinámica de crecimiento de Araucaria araucana (Mol.) K. Koch (Araucariaceae)*. Tesis de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. 250 pp.
- Grosfeld, J., 2002. *Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de Austrocedrus chilensis (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri, Fitzroya cupressoides (Molina) I. M. Johnst., Pilgerodendron uviferum (D. Don) Florin y Cupressus sempervirens L. (Cupressaceae)*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Argentina. 298 pp.
- Grosfeld, J. y Barthélémy, D., 1995. Arquitectura y secuencia de desarrollo de *Araucaria araucana* en los bosques nativos de Argentina. *II Jornadas Forestales Patagónicas. Actas I*: 12-31.
- Grosfeld, J., Barthélémy, D. y Brion, C., 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. En: M.H. Kurmann and A.R. Hemsley (Eds). *The Evolution of Plant Architecture*: pp. 109-122. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Grosfeld, J. y Barthélémy, D., 2005. Variación arquitectural de *Austrocedrus chilensis* en función de sus principales tipos forestales en Argentina. En: *I Reunión sobre ecología, conservación y uso de los bosques de ciprés de la cordillera*. Esquel, Chubut (Argentina). CIEFAP. pp 89-95.
- Hallé, F., 1999. Ecology of reiteration in tropical trees. En: M.H. Kurmann and A.R. Hemsley (Eds). *The Evolution of Plant Architecture*: pp. 93-107. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Hallé, F., 2004. *Eloge de la Plante*. Editions du Seuil, Collection Points Sciences. 347 pp.
- Hallé, F. y Oldeman, R.A.A., 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris: Masson. 178 pp.
- Hallé, F.; Oldeman, R.A.A. y Tomlinson, P.B., 1978. *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, 441 pp.
- Hallé, F. y Edelin, C., 1987. L'analyse architecturale des arbres. En: *6° Colloque sur les Recherches Fruitières*, Bordeaux, pp 5-19. Pont de la Maye.
- Hanson, C.T. y North, M.P., 2006. Post-fire epicormic branching in Sierra Nevada *Abies concolor* (white fir). *International Journal of Wildland Fire* 15: 31-35.

- Hernández-Castillo, G.R., Rothwell, G.W., Stockey, R. y Mapes, G., 2003. Growth architecture of *Thuydia mahoningensis*, a model for primitive walchian conifer plants. *International Journal of Plant Sciences* 164: 443-452.
- Hill, K.D., 1997. Architecture of the Wollemi Pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae), a Unique Combination of Model and Reiteration. *Australian Journal of Botany* 45: 817-826.
- Hummel, J., Gee, C.T., Südekum, K-H., Sander, P.M., Nogge, G. y Clauss, M., 2008. *In vitro* digestibility of fern and gymnosperm foliage: implications for sauropod feeding ecology and diet selection. *Proceedings of the Royal Society (B)* 275: 1015-1021.
- Jagels, R., Visscher, G.E., Lucas, J. y Goodell, B., 2003. Palaeo-adaptive properties of the xylem of *Metasequoia*: mechanical/hydraulic compromises. *Annals of Botany* 92: 79-88.
- Nicolini, E., 1997. *Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.)*. PhD thesis, University Montpellier 2. 185 pp.
- Niklas, K.J., 1994. Predicting the height of Fossil Plant remains: an allometric approach to an old problem. *American Journal of Botany* 81: 1235-1242.
- Oldeman, R.A.A., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire n° 73*. Paris: O.R.S.T.O.M.
- Piene, H. y Eveleigh, E.S., 1996. Spruce budworm defoliation in young balsam fir: the 'green' tree phenomenon. *The Canadian Entomologist* 128: 1101-1107.
- Rothwell, G.W., Mapes, G. y Mapes, R.H., 1997. Late Paleozoic conifers of North America: structure, diversity and occurrences. *Review of Palaeobotany and Palynology* 95: 95-113.
- Shaw, C.G., 1985. Decline and mortality of *Chamaecyparis nootkatensis* in southeastern Alaska, a problem of long duration but unknown cause. *Plant Disease* 69: 13-17.
- Steconci, M., 2006. *Variabilidad arquitectural de especies nativas de Nothofagus de la Patagonia (N. antarctica, N. pumilio, N. dombeyi)*. PhD thesis in Biology, Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue, Argentina. 162 pp.
- Stone E.L., Jr y Stone, M.H., 1943. Dormant buds in certain species of *Pinus*. *American Journal of Botany* 30: 346-351.
- Tomlinson, P.B., 2008. Crown structure in Araucariaceae. *International Araucariaceae Symposium in Auckland, New Zealand*. pp. 50-65. Disponible en: http://harvardforest.fas.harvard.edu/publications/pdfs/Tomlinson_unpublished_2008.pdf
- Tortorelli, L., 1956. *Maderas y Bosques Argentinos*. Ed. Acme, Buenos Aires. 910 pp.

- Veillon, J-M., 1978. Architecture of the New Caledonian species of *Araucaria*. En: Tomlinson, P.B., Zimmermann, M.H. (Eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press. 233-245.
- Veillon, J-M., 1980. Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*. *Candollea* 35: 609-640.
- Vester, H.F.M., 1999. Architectural diversification within the genus *Vismia* (Clusiaceae) in the Amazonian rain forest (Araracuara, Colombia). En: Kurmann M.H. y Hemsley, A.R. (Eds.). *The evolution of plant architecture*. Kew Royal Botanical Gardens, 147-158.
- Vester, H.F.M., 2001. Tree Temperaments. En: Labrecque, M., Director. *L'arbre 2000, The Tree*. Canada: IQ Collectif, Institut de Recherche en Biologie Végétale: 25-30.
- Vester, H.F.M., 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 45-57.
- Vester, H.F.M. y Cleef, A.M., 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development: a case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora* 193: 75-97.

CAPÍTULO 7. PALEOECOLOGÍA, TAFONOMÍA Y PALEOCLIMA

7.1 Metodología

El estudio tafonómico de ambos niveles de bosque *in situ* fue realizado esencialmente a campo. Allí se observó la posición de yacencia de los troncos, el tipo y calidad de preservación, grado de fragmentación, se analizaron los anillos bajo lupa de mano y se documentó la macroflora asociada. Se seleccionaron los leños mejor preservados, de los cuales se obtuvieron cortes delgados que fueron observados con microscopía óptica. Se utilizaron astillas de los mismos ejemplares para su observación bajo MEB. De ambos análisis se determinó la calidad de preservación microscópica y ultramicroscópica, niveles de degradación de la pared celular, punteaduras radiales y campos de cruzamiento. Los diferentes estados de preservación fueron descriptos, analizados y comparados con aquellos descriptos esencialmente por Jefferson (1987).

El estudio paleoclimático involucró dos etapas principales: por un lado, la recopilación bibliográfica de evidencia paleoclimática, paleogeográfica y paleobiogeográfica, y por otro lado, la determinación de los caracteres esenciales morfológico-anatómicos del leño y la macroflora asociada para la interpretación paleoambiental. Respecto de los caracteres del leño en particular, se tomaron los criterios sugeridos por Chapman (1994), según consta:

- ◆ Caracteres observados *in situ* en el yacimiento para facilitar la interpretación:
 - Parte del árbol
 - Preservación (tipo de sedimento, yacencia, evidencias de interacciones)
 - Anillos juveniles (internos, con mayor grado de curvatura) o maduros (externos, con curvatura mínima o nula).
- ◆ Caracteres morfológico-anatómicos de los leños estudiados:
 - Ancho promedio de anillos y parámetros dendroclimáticos (SM, SA)
 - Número promedio de células por anillo
 - Ancho del leño tardío, número de células y tipos de anillo
 - Abundancia de anillos falsos, posición e intensidad
 - Parénquima traumático
 - Diámetro promedio de traqueidas del leño temprano
 - Grosor de corteza

Para la obtención de los parámetros dendroclimáticos se seleccionaron 12 muestras (3 de la Barda Blanca, 9 del Bosque Principal), las cuales poseen secuencias de anillos más completas, con buen estado de preservación macroscópico, sin evidencias de deformación

(compactación, cizalla) de ningún tipo, anillos excéntricos ni leño de reacción. De las 12 muestras, 3 pares constituyen pseudoréplicas de mediciones, dado que son muestras procedentes de un mismo ejemplar. Las mismas se señalizan como Muestra 1 y Muestra 2 o simplemente M1 y M2. Los leños fueron cortados y pulidos en el taller de petrotomía del Museo de Ciencias Naturales de La Plata, midiéndose luego las secuencias en máquina medidora Velmex Unislide de la cátedra de Ecología Forestal (Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP). Para las mediciones se utilizó el programa *Measure J2X (Tree Ring Measuring Program)* con precisión de 0,01 mm, trazándose entre 2 y 6 radios por muestra, obteniéndose la amplitud del anillo y reflejando los resultados de ancho del mismo en **gráficos cartesianos**. En los mismos, el número de anillos por secuencia se señala como $n=x$ en el extremo superior derecho de cada gráfico, bajo el número de muestra.

Las secuencias de anillos utilizadas totalizan 30 series y oscilan entre 7 y 57 anillos, promediando 25. En algunos casos se midieron secuencias aún más breves (2-4 anillos), pero sólo a efectos de obtener más valores de grosor de anillos, sin calcular índices. No se realizaron amalgamas de series debido a la incompletud de las mismas. Se realizó un primer cofechado visual mediante la rutina *BAR (Bar Plot Routine)* del paquete de software *DPL (Dendrochronology Program Library)* para detectar irregularidades, como anillos no registrados en ciertos radios. Corregidas las irregularidades, se utilizaron los archivos generados para obtener los parámetros dendroclimáticos. Para obtener la **Sensibilidad Media (SM)** de cada ejemplar se utilizó el programa *COFECHA* (Holmes, 1983) y se realizó el cofechado de: A. Cada radio consigo mismo, como estimador de la máxima sensibilidad media teórica obtenible si el cofechado fuera perfecto ("autocofechado", sensibilidad media obtenida para un mismo radio). B. Los diferentes radios medidos en un mismo ejemplar (sensibilidad media obtenida para un mismo ejemplar). Esta metodología se basa en la imposibilidad de obtener un cofechado entre diferentes árboles de un yacimiento fósil. Un método similar fue utilizado por Lieubeau *et al.* (2007), utilizando 10 radios equidistantes de un mismo disco leñoso en ejemplares de *Agathis* y *Araucaria* actuales de Nueva Caledonia. Los autores consideran que los distintos perfiles correspondientes a distintos radios pueden ser promediados sólo en una zona estrecha alrededor de cada anillo maestro y en la medida que no se observen anillos incompletos, criterios que hemos considerado en este estudio. Se calculó también la **Sensibilidad Anual (SA)** de los leños, y se la graficó en forma de histogramas de frecuencia relativa.

Los cortes delgados petrográficos fueron fotografiados bajo Microscopio Estereoscópico Episcópico Iroscope Modelo YZ6 y se fotografiaron con sistema Leica DC 150 y Cámara digital Canon Powershot S40 incorporada al microscopio. Todo el equipo pertenece a la División Paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Las fotografías fueron analizadas y medidas con el programa *TpsDig2*, lo cual permitió establecer: número de células por anillo, ancho total de anillo y diámetro de las traqueidas a lo largo del anillo. La proporción relativa de

leño temprano y tardío se calculó en base a los gráficos de caducidad foliar utilizados en el método de Falcon-Lang (2000 a, b) de longevidad foliar, el cual trabaja esencialmente con el diámetro de las traqueidas y se explica en detalle en la sección correspondiente. Los tipos de anillo fueron determinados según la clasificación de Creber y Chaloner (1984).

La presencia de anillos falsos y parénquima traumático fue estudiada bajo microscopio óptico en la cátedra de Dendrología de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales.

La corteza fue estudiada *in situ* en el yacimiento, midiéndose su espesor en relación al diámetro del tronco, en el caso que se hallara preservada (Barda Blanca) o midiendo el espacio remanente entre la impronta de corteza que rodea el límite más externo del tocón petrificado (Cerro de las Improntas).

Dentro de los estudios paleoecológicos, se incluyó la estimación de longevidad foliar según el método de Falcon-Lang (2000 a, b). El mismo se basa en la relación entre la disminución del diámetro radial de las traqueidas a lo largo de los anillos de crecimiento de una misma serie y la longevidad foliar de la especie, permitiendo diferenciar coníferas perennes de caducas, y por analogía con las coníferas actuales, realizar una estimación de la longevidad foliar. Debido a la particularidad del método, se optó por explicarlo detalladamente en la sección 7.6.2.

7.2 Tafonomía de los niveles de bosque

El material bajo estudio es considerado esencialmente autóctono: los tocones preservados en la Barda Blanca se hallan enteramente en posición de vida, en ocasiones arraigados, mientras que los grandes troncos del Bosque Principal se hallan generalmente tumbados, probablemente con poco o nulo transporte (hipoautóctono) debido a sus grandes dimensiones aunque en pocas ocasiones en posición de vida. La excelente calidad de las improntas de ramas foliosas, renovales y estróbilos, de delicada estructura, constituye un argumento a favor de la hipótesis de autoctonía. Cúneo (1991) propuso que este bosque fue cubierto por ceniza volcánica; señalando que los caracteres sedimentológicos indican que no hubo ningún tipo de transporte. El análisis sedimentológico de la secuencia estudiada en esta tesis (N. Foix, en preparación) indica que si bien existen estructuras sedimentológicas de transporte en las sedimentitas que cubren inmediatamente ambos niveles de bosque *in situ*, en especial en la Barda Blanca, el mismo no habría sido suficiente para removilizar los troncos y en todo caso, no hay evidencias de re-transporte o removilización secundaria de los sedimentos.

En la Barda Blanca, los tocones se hallan preservados como permineralizaciones silíceas de colores blanquecinos u ocre claros y están rodeados por la impronta del tronco y/o ramas en la toba de color blanco que los contiene, continuándose la impronta por encima de la parte preservada como petrificación. Macroscópicamente presentan anillos de crecimiento

reconocibles bajo lupa, con excepción de los troncos de mayor tamaño. Estos últimos son de colores rojizos, marrones y negros, no presentando estructura reconocible, en ocasiones se observan cristales megascópicos de cuarzo, sugiriendo un estadio avanzado de silicificación. Las diferencias de coloración se deben probablemente a la permineralización por soluciones de composición química algo diferente, o bien a la cristalización de fluidos de similar composición bajo diferentes condiciones de pH, presión y temperatura (Creber y Ash, 1990).

Los tocones se hallan ubicados en el paleosuelo en que crecieron, sin embargo sus raíces no se hallaron excepto en uno o dos ejemplares. Este paleosuelo conforma un nivel horizontal de gran extensión, fácilmente reconocible y de estructura homogénea. La toba que lo cubre presenta un primer nivel laminado de poco espesor (1 m aproximadamente) y con chalazolitas (Fig. 7.1 A, B), el cual ha sido interpretado como un posible *surge* piroclástico (Ver Capítulo 2), mientras que el espesor restante de toba es completamente masivo y corresponde a depósitos de caída de cenizas. En el nivel laminado se hallan las improntas de troncos, ramas y renovales. Las improntas de ramas inferiores se observan en posición horizontal o levemente péndula (Ver Capítulo 6 Arquitectura), correlacionable con el patrón desarrollado por las Araucariaceae, y se considera que corresponde a la posición original de estas ramas, no habiendo influido la ceniza significativamente en la posición de sepultamiento final. Los “renovales” (independientemente de su naturaleza) se hallan igualmente en posición de vida, en su mayoría con el eje folioso creciendo en ángulo recto respecto de la laminación del sedimento, y sólo en ocasiones tumbados; en este caso no se puede determinar que ésto corresponda a un cierto desplazamiento del cuerpo bulboso debido a viento o agua. Frecuentemente la semilla de las actuales Araucariaceae queda enterrada en el suelo según cómo cayó y las irregularidades del mismo, y allí germina. En todo caso, es altamente probable que estas estructuras germinaran en las cenizas que sepultaron al bosque progenitor, hasta ser rápidamente sepultadas por un nuevo evento volcánico de mayor magnitud, que dio origen al depósito llamado informalmente “Barda Blanca”.

En algunos sectores localizados de este nivel fosilífero, se observa un depósito más caótico de troncos de pequeño diámetro dispuestos en forma horizontal, posibles raíces o ramas de simetría bilateral, improntas y petrificaciones de ramitas foliosas y “renovales” (Fig. 7.1 F-J). Los troncos y/o ramas generan además la combadura de los estratos por encima de ellos (Fig. 7.1 C-E). En tales sectores, el sedimento posee pátinas de óxido y por la disposición de los elementos, no se puede descartar que haya existido un cierto transporte subácueo, no demasiado importante, dado que renovales y ramas foliosas se hallan bien preservados. Pero como se dijo, ésto se observa sólo en sectores muy localizados.

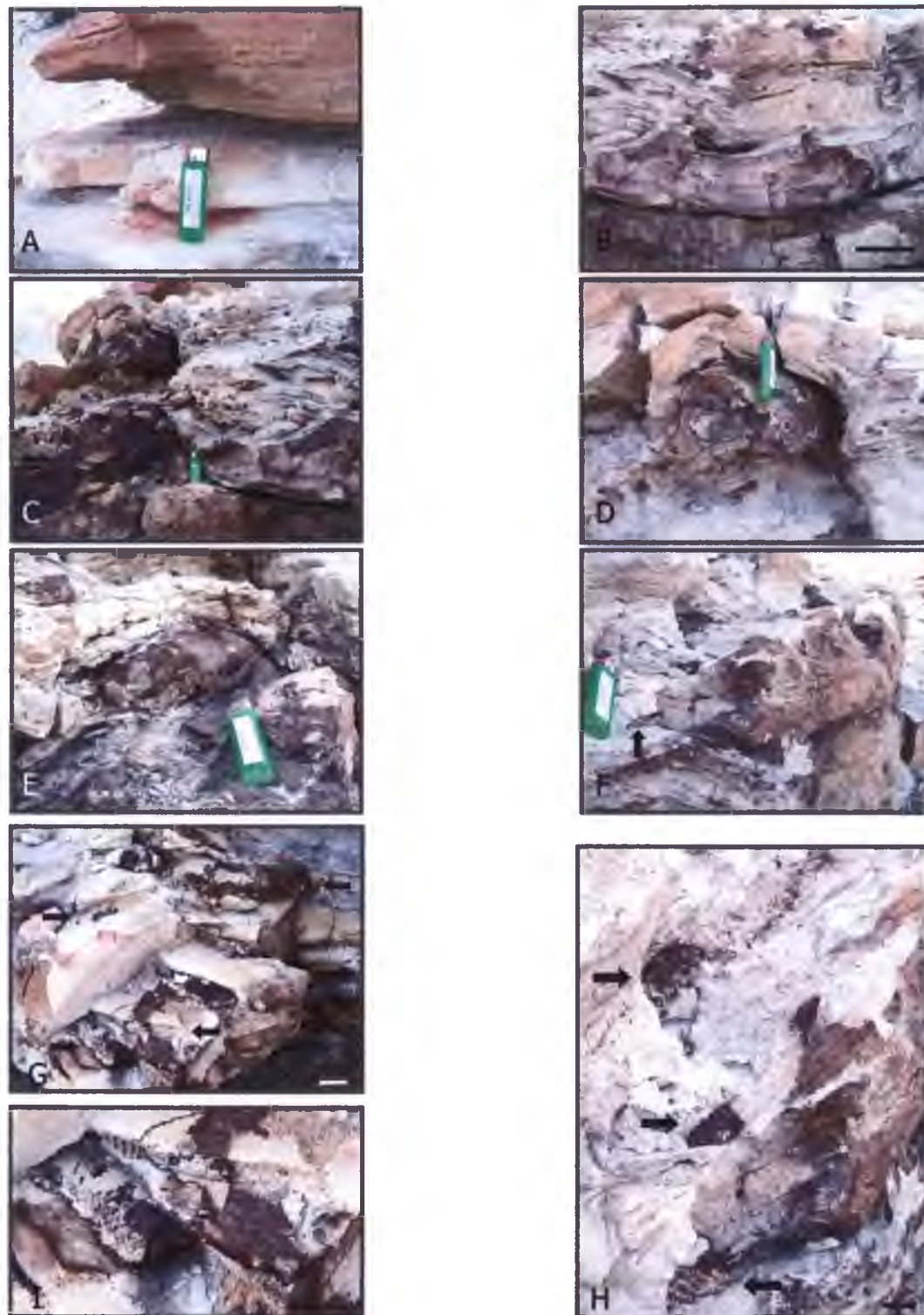


Figura 7.1. A, B: Detalle nivel laminado y con chalazolitas que suprayace al bosque in situ de la Barda Blanca. C-E: Detalle de troncos tumbados, con combadura de estratos y chalazolitas. F-H: Detalle de ramas tumbadas, preservadas como impronta y/o petrificación (flechas). I: Detalle de improntas y petrificaciones de G. Escala: A, C-f= longitud encendedor 8 cm; B= 10 cm; G-I= 1 cm.

En el **Bosque Principal**, los troncos se hallan mayormente tumbados y silicificados en colores mayormente oscuros, rojizos y negros, en menor proporción ocre, hallándose incluso una coloración irregular dentro de un mismo individuo. La estructura anatómica se reconoce bajo lupa sólo en ciertas ocasiones, y no es rara la presencia de cristales megascópicos de cuarzo rellenando cicatrices de ramas, oquedades de los troncos o bien otorgando una cubierta vidriosa al leño. En menores ocasiones, se los halla en posición de vida y con una mejor preservación de caracteres anatómicos, en tales casos la coloración macroscópica suele ser gris u ocre.

El nivel de detalle observado en las improntas procedentes del **Bosque Principal** es muy bueno, no hallándose petrificaciones excepto en el caso de escasos fragmentos de estróbilos de regular calidad. No existen, en este nivel ni en la **Barda Blanca**, cutículas asociadas a los restos foliosos.

7.3 Tafonomía de los niveles lagunares

Se describe en la sección 5.5 de Improntas de los niveles lagunares.

7.4 Preservación de los leños

La tafonomía incluye el estudio de todos los procesos que ocurren desde la muerte de un organismo o desprendimiento de sus partes hasta que éste es hallado como fósil: fragmentación, transporte, degradación biótica o abiótica, deformación, mineralización, etc. En conjunto, constituyen un verdadero filtro tafonómico que frecuentemente quita información anatómica, y que en ocasiones adiciona falsos caracteres que pueden ser erróneamente interpretados como de la anatomía original; inversamente, puede aportar importante información paleoecológica y/o relativa a los procesos bioestratigráficos.

El estudio de los leños fósiles se ha centrado históricamente en un análisis minucioso de los caracteres anatómicos, pero pocas veces se han considerado los efectos propios del proceso de permineralización. La permineralización puede producirse con una amplia variedad de minerales, siendo los principales la sílice, carbonatos y sulfuros (Leo y Barghoorn, 1976; Stein, 1982).

La silicificación es mejor comprendida actualmente luego de cuantiosa observación y experimentación, y es considerada como un proceso de infiltración e impregnación de la pared celular y relleno del lumen (Schopf, 1975; Leo y Barghoorn, 1976; Stein, 1982; Jefferson, 1987). El agente más frecuente involucrado en la permineralización es el ácido silícico molecular (H_4SiO_4) que es la única forma natural común de sílice soluble, y es la forma liberada por desvitrificación del vidrio volcánico y diagénesis de minerales de arcilla. Leo y Barghoorn (1976) sugirieron que el potencial de formar puentes de hidrógeno entre el ácido silícico y los complejos holocelulósicos de la pared celular permite una réplica exacta de las estructuras celulares, según consta:

1. El ácido silícico diluido se infiltra en la pared celular y forma puentes de hidrógeno con los componentes de la pared celular.
2. Los monómeros de ácido silícico se arman en la pared celular y comienzan a interactuar y polimerizarse, eliminando agua.
3. Se forma una película de sílice sobre las microfibrillas y haces microfibrilares, y a lo largo de la superficie de la pared y espacios interfibrilares.
4. La película se convierte a un estado opalino en lapsos de decenas a cientos de años o a cristobalita desordenada (ópalo CT) como fase intermedia.
5. El ópalo se transforma en calcedonia y cuarzo entre 10^7 y 10^8 años. En general, la calcedonia y el cuarzo microcristalino son las formas más comunes de permineralización silícea en leños más antiguos que el Eoceno (Stein, 1982).

La degradación temprana favorece la primer parte de este proceso, al incrementar la permeabilidad de la célula y área superficial. El estado final en la silicificación de estos leños es el relleno de las cavidades, con la sílice relleno el lumen. En algunos ejemplares, ésta es la única forma de mineralización y no ha habido impregnación de la pared. En estas áreas, la estructura celular está pobremente preservada debido al crecimiento disruptivo de la calcedonia o cuarzo, y las paredes están marcadas sólo por inclusiones de material orgánico. Stein (1982) y Jefferson (1987) realizaron experiencias de silicificación artificial de leños, demostrando que existen diversos grados de silicificación, y consecuentemente, de posibilidades de preservación de las estructuras anatómicas. Jefferson (*op.cit.*) ofreció un interesante resumen de las posibilidades de preservación para las punteaduras radiales y de los campos de cruce, mencionando también la generación de estructuras helicoidales en la pared como producto de degradación previa a la mineralización. Se analizaron aquí caracteres generales de ambos tipos de punteaduras y de los espiralamientos según las observaciones hechas en los leños del yacimiento:

Espiralamientos

Según Jefferson (*op.cit.*) son varias las causas que pueden originar “estructuras helicoidales” en las paredes celulares del leño:

- a. Fisuras propias del leño de reacción.
- b. Fisuras generadas por secado del leño.
- c. Separación de las microfibrillas de las diferentes capas de la pared celular, particularmente favorecida por la acción fúngica y/o microbiana.
- d. Verdaderos engrosamientos espiralados, formados por una prolongación de S3.

En nuestros ejemplares se identificaron, tanto en microscopio óptico como electrónico, dos tipos de estructuras helicoidales:

1. Muy finas y delgadas, preservadas en ocasiones, de aspecto a veces transparente en microscopio óptico, con un grosor de 1-2 μm y con ángulos de 31°-42°.
2. Más gruesas, que parecen tener un patrón más regular, de grosor de 2 μm en la parte más delgada, próxima a la pared de la traqueida, unos 3-4 μm en la parte media del sigmoide y alcanzan 7,8 μm en la parte central, donde se halla el poro de la punteadura. Los ángulos son de 28°-38°.

Podemos señalar que:

- a. Los ejemplares colectados proceden en su mayoría de la parte externa de troncos adultos y no presentan señales de desarrollo de leño de reacción.
- b. Las fisuras generadas por secado son mayormente irregulares y tienen terminaciones irregulares, esto no se condice con nuestras observaciones.
- c. La separación de las microfibrillas por acción fúngica puede muy bien estar presente en nuestro material, dado que son frecuentes las hifas observadas dentro de los lúmenes e incluso atravesándolo. Una degradación temprana lleva a la separación de las microfibrillas y la depositación de sílice sobre ellas y en los espacios interfibrilares, copiando la orientación angular de las microfibrillas. Los ángulos medidos (promedio 34°) coinciden con los ángulos de orientación de las microfibrillas de S2. En general, la depositación de sílice en las distintas capas de la pared celular leñosa sigue, probablemente, igual secuencia observada para la degradación de la misma: la depositación de sílice ocurre ampliamente en la capa S2; mientras que las otras capas, que son menores en cuanto a su volumen pero más resistentes debido a su mayor concentración de lignina y menor de celulosa y hemicelulosa permanecen intactas mucho más tiempo. Sin embargo, ambos tipos de materiales, lignina y holocelulosas, así como sus productos de degradación, contienen abundantes grupos funcionales, particularmente el grupo hidroxilo, que son capaces de formar uniones puente de hidrógeno. La cantidad de grupos funcionales se incrementa a mayor degradación (Leo y Barghoorn, 1976).
- d. En las observaciones del MEB, se pudo comprobar que la depositación de láminas de sílice se dispone en ángulos agudos no sólo sobre la pared, siguiendo probablemente los intersticios dejados por la separación de las microfibrillas de S2, sino que sigue la misma orientación rellenando también la cámara de la punteadura (Fig 7.2 G). En otros sectores, donde no se observan estas hélices, la cámara de la punteadura se halla igualmente rellena, mientras que el carácter araucarioide del punteado es idéntico al de otros ejemplares que no presentan estructuras helicoidales o sólo en forma muy

localizada (Fig 7.2 H). Es importante señalar que los ejemplares que presentan estas estructuras, son aquellos que tienen una peor preservación de caracteres anatómicos.

En otros sectores del mismo ejemplar, se observa el molde interno del lumen celular, con delgadísimas láminas de sílice, que se depositaron probablemente copiando la orientación de las microfibrillas de S2 (Fig 7.2 A).

Se considera que las hélices observadas son producto de degradación, y no verdaderos engrosamientos helicoidales de S3.

Punteaduras intervasculares

Se observaron diferentes tipos de preservación de las punteaduras intervasculares radiales, las cuales se ilustran en la Fig. 7.2 y se detallan en la Tabla 7.a.

Página siguiente: **Tabla 7.a:** Tipos de preservación de punteaduras radiales observados en leños del Bosque Principal, comparación con aquellos tipos descritos por Jefferson (1987) y su posible interpretación.

Tipo de preservación	Molde interno de lumen celular	Molde interno de cámara de punteadura (con laminillas)	Molde interno de poro de punteadura y formación de espiralamientos	Impregnación de la pared	Molde interno de cámara de punteadura (con cristales)	Superficie externa convexa de la punteadura y torus colapsado	Superficie interna cóncava de la punteadura y poro
Características Interpretación (según Stejn, 1982 y Jefferson, 1987)	Relleno con disposición de las laminillas silíceas paralelas a S2.	Relleno con disposición de las laminillas silíceas paralelas a S2 o en forma más o menos concéntrica alrededor del poro.	Idem anterior.	Impregnación de la pared en forma de gel síliceo.	Relleno con formación de cristales.	Relleno de la cámara de la punteadura sin formación de cristales.	Posible relleno de la cámara de la punteadura. Réplica de la superficie interna cóncava de la cámara.
	Estadio avanzado de mineralización, posterior a la impregnación de la pared	Estadio intermedio de mineralización, con relleno de la cámara de la punteadura luego de una cierta degradación de la pared, que permitió la separación de las microfibrillas de S2. Hay relleno parcial del lumen y de la cámara (moldes internos convexos), con probable fractura entre las paredes de ambas células.	Idem anterior, ubicación del corte en la sección más interna de la traqueida, junto al lumen celular.	Estadio inicial de mineralización, previo a la formación de cristales.	Estadio intermedio de mineralización, con relleno de la cámara de la punteadura (molde interno convexo) con formación de cristales. Probable superficie de fractura entre la pared y lumen celular pero alrededor de la cámara de la punteadura.	Estadio intermedio de mineralización, con relleno de la cámara (molde interno convexo) y posible colapso del torus. Probable superficie de fractura entre la pared y lumen celular.	Estadio intermedio de mineralización, puede haber relleno de la cámara o no, la fractura entre la pared de ambas células expone la superficie interna cóncava de la cámara y el poro, colapsado.
Ilustraciones	Fig. 7.2 A, B	Figs. 7.2 B, D, F, G, H Fig. 7.3 f	Figs. 7.2 C-F	Fig. 7.2 J	Fig. 7.2 J Fig. 7.3 g	Fig. 7.2 K Fig. 7.3 h	Fig. 7.2 E Fig. 7.3 d o f

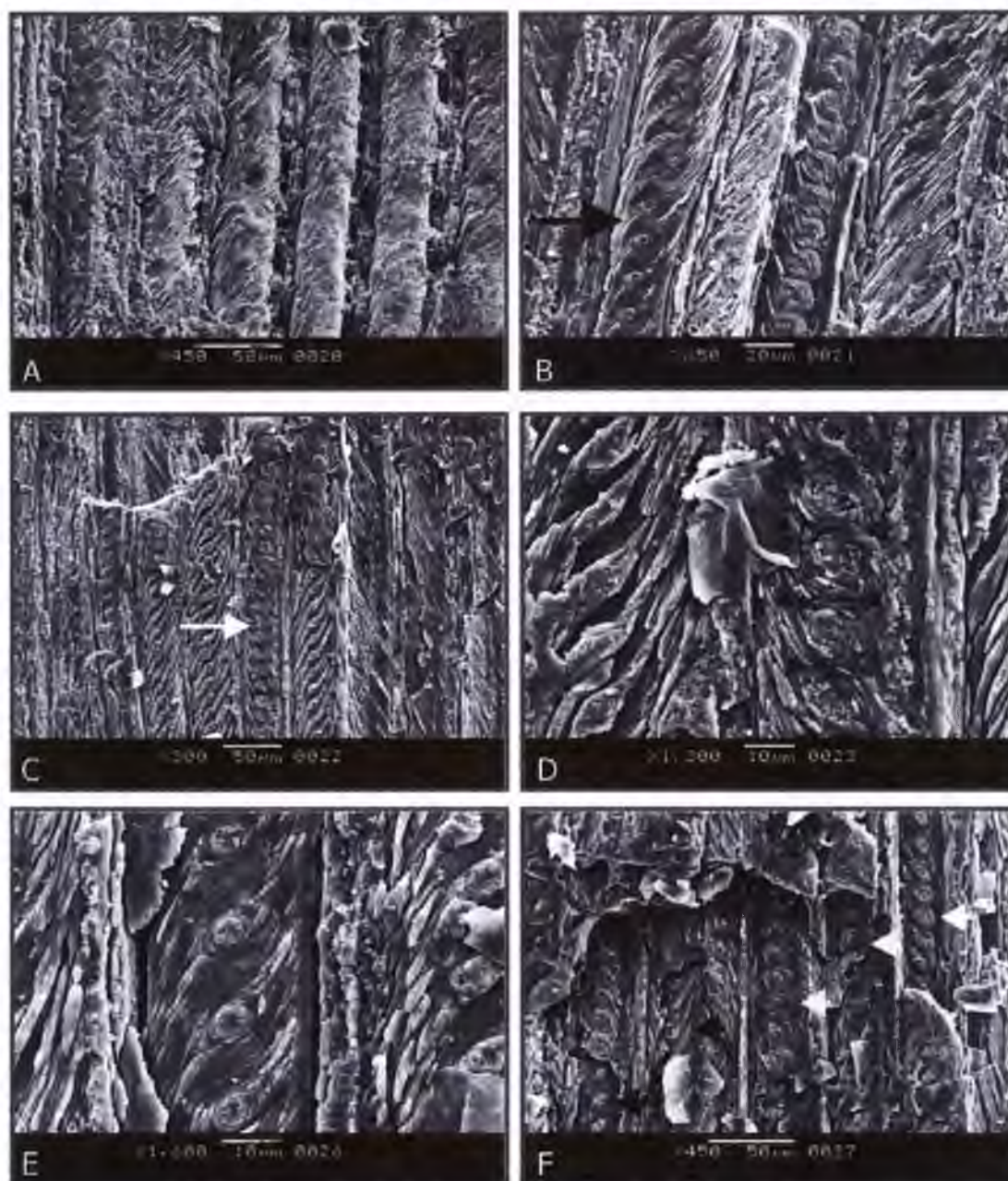


Figura 7.2: Diferentes estados de preservación de punteaduras radiales. Imágenes bajo MEB de leños del Bosque Principal. **A-I: LPPB 13695.**

A: Molde interno del lumen celular, constituido por laminillas de sílice de entre 1-2 μm y con ángulos de 31°-42°. Ocupan el lumen celular completo.

B: de derecha a izquierda: molde interno del lumen celular, mismas características antes descritas. Molde interno de las cámaras de las punteaduras, formado por laminillas de sílice de grosor y ángulo similar al descrito en la primera foto. Se continúan en una breve prolongación más allá de la cámara, siguiendo probablemente la orientación original de las microfibrillas de S2. Molde interno del lumen celular. Molde interno del poro de las punteaduras y disposición de laminillas síliceas formando "espiralamientos" por encima y por debajo de los poros, semejando engrosamientos espiralados (flecha). Nótese la orientación dextrógira o levógira de las laminillas, probablemente coplando la orientación original de las microfibrillas de S2, dirigida en ambos sentidos.

Continúa en página siguiente.

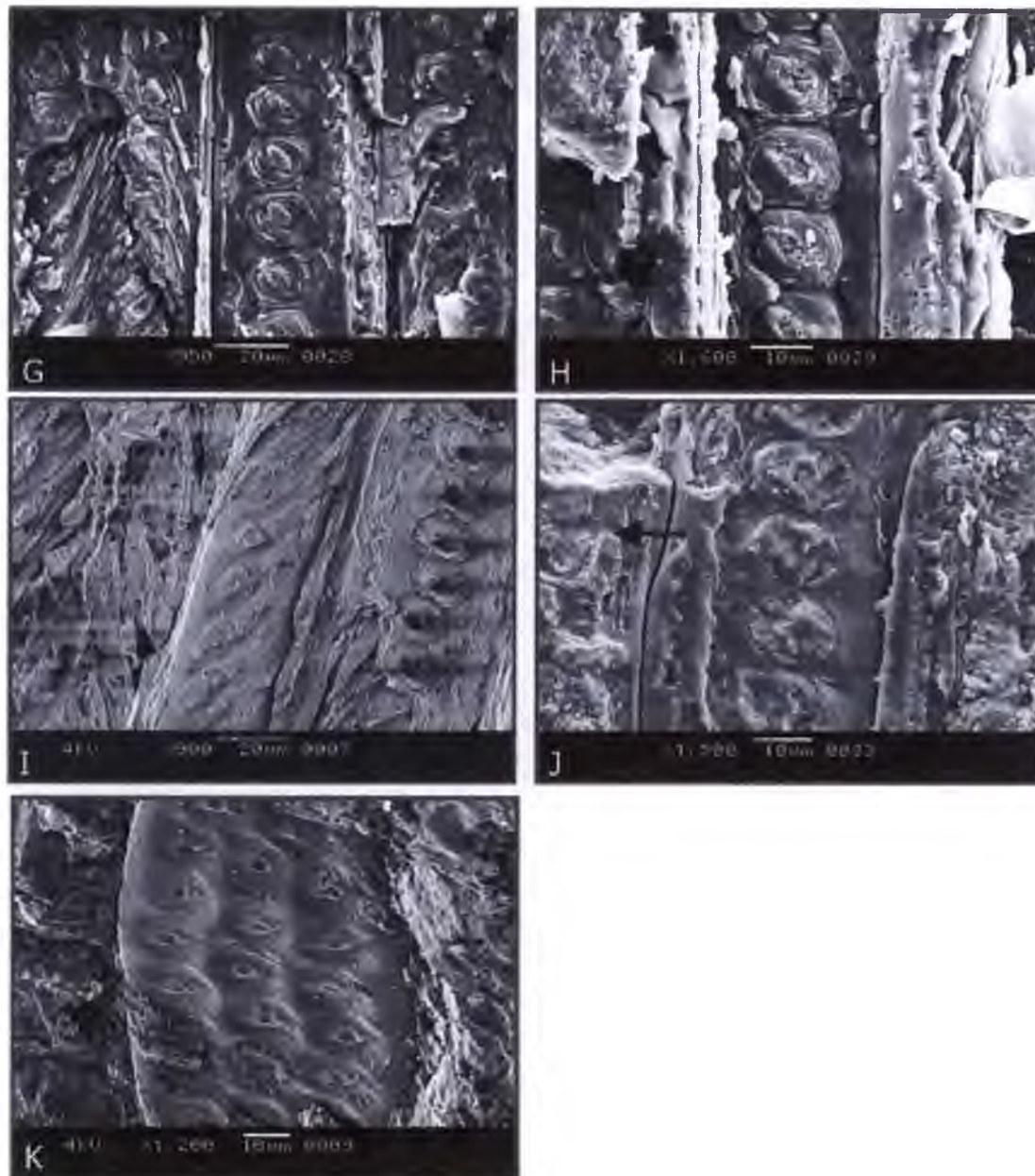


Figura 7.2 (Continuación) **C:** En la traqueida central (flecha blanca) se observan punteaduras "normales" uniseriadas, moderadamente comprimidas, de características araucarioides. Las mismas presentan una incipiente formación de estructuras helicoidales. A ambos lados, se observan traqueidas con relleno del poro de la punteadura, que se continúa en bandas espiraladas siguiendo la orientación de S2. **D:** Detalle anterior.

E: Relleno del poro de la punteadura y bandas espiraladas, similar a los observado en la Figura B.

F: Traqueidas del centro y derecha (flechas blancas): relleno del poro y cámara de la punteadura en forma de laminillas concéntricas u oblicuas. Punteaduras normales araucarioides, moderadamente comprimidas. Traqueidas de la izquierda (flechas negras): se observa en primer plano características similares a las anteriores, en segundo plano en cambio se distingue el relleno del poro y laminillas dispuestas en forma espiralada, correspondiendo probablemente a la parte más interna de la pared, junto al lumen. **G, H:** Detalle anterior con varios planos de corte.

I: Derecha: Superficie cóncava de la punteadura y apertura interna (posible fractura entre las paredes de ambas células). Centro: Depositación de laminillas de sílice formando bandas espiraladas a ambos lados de los poros de las punteaduras.

J: LPPB 13697. Centro: Impregnación de la pared en forma de superficie lisa y molde interno de la cámara de la punteadura, nótese la textura marcadamente diferente de ambos tipos de mineralización, así como la suave demarcación del poro de la punteadura. Izquierda (flecha): molde convexo de la cámara de la punteadura; con formación de cristales.

K: LPPB 13698. Superficie externa convexa de las punteaduras, posiblemente torus colapsado.

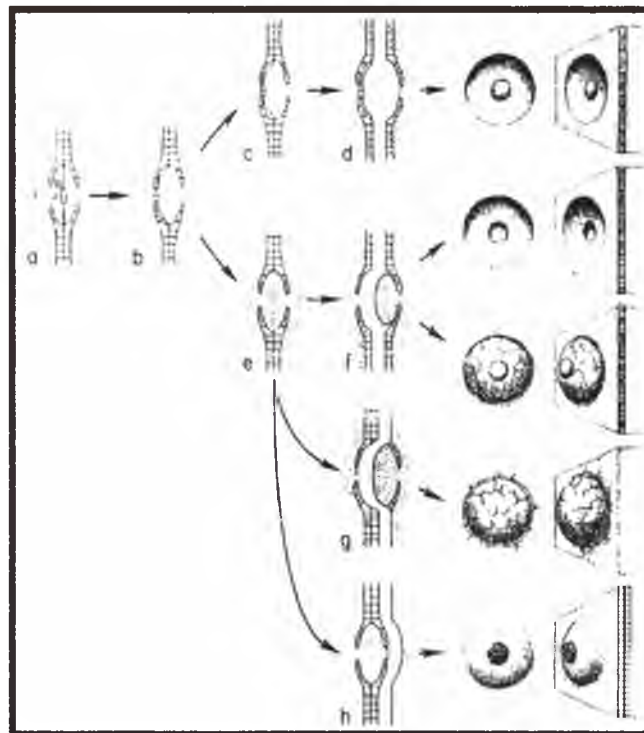


Figura 7.3: Preservación y forma de las punteaduras areoladas. Redibujado de Jefferson (1987). **a:** Leño previo a la permineralización, con dos paredes celulares adyacentes y su conexión mediante un par de punteaduras areoladas. El torus (t) y margo (m) forman la membrana de la punteadura. **b:** Pared celular permineralizada y revestida de sílice (punteado). **c-d:** Lúmenes celulares rellenos por sílice; cámara de la punteadura no rellena. **d:** Fractura a lo largo de la pared celular a través de la cámara. **e-h:** Lúmenes celulares rellenos por sílice, cámara de la punteadura rellena. **f:** Fractura a lo largo de la pared celular, a través de la cámara de la punteadura, alrededor del relleno de la cámara. **g:** Fractura entre la pared celular y el relleno del lumen, a través de la cámara de la punteadura. **h:** Fractura entre la pared celular y el relleno del lumen.

Punteaduras de los campos de cruce

Las mismas no pudieron ser observadas satisfactoriamente al MEB, sin embargo bajo microscopio óptico se constató la presencia de diferentes tipos de preservación. Las punteaduras de los leños estudiados son mayormente taxodioides o cupresoides, es decir en ambos casos de forma más o menos elíptica y areoladas, pero con apertura incluída y areola más gruesa en el caso de las cupresoides, en cambio la apertura es mayor y la areola más estrecha en el caso de las taxodioides.

En ocasiones, lo único que permanece de las punteaduras son verdaderos agujeros elípticos o más o menos circulares, sin ningún rastro de areola, que podrían ser consideradas como pinoides si no se pone atención. Se considera aquí que este tipo de preservación corresponde posiblemente al molde interno de la cámara de la punteadura, observado por degradación de la pared y la areola, lo cual debe corroborarse por observaciones al MEB. De este modo, el verdadero carácter de la punteaduras de los campos es cupresoiide o taxodioides, y

bajo ningún punto debe considerarse en el análisis anatómico y sistemático de estos leños la presencia de punteaduras pinoides.

7.5 Conclusiones preliminares: Preservación de los leños

1. Para los leños provenientes del Bosque Principal se ha observado, incluso dentro de una astilla procedente de un mismo ejemplar, considerable variación en cuanto al tipo (molde interno convexo o cóncavo, impregnación) e intensidad de la silicificación. Esto genera distintos tipos de preservación incluso dentro del mismo. Este crecimiento no uniforme del cuarzo, lógicamente no necesariamente es una función del tiempo transcurrido, sino que más probablemente responde a heterogeneidades como: inclusiones de materia orgánica, heterogeneidades en la porosidad o mezcla de fases de sílice como cuarzo y calcedonia (Stein, 1982).

2. Estos diferentes tipos de preservación pueden adicionar información paleoecológica y/o bioestratigráfica, pero indudablemente restan información anatómica, dado que sin las observaciones al MEB, podrían interpretarse ciertos caracteres como de importancia sistemática y así separar erróneamente el material en más de un taxón. Particularmente, la formación de “bandas espiraladas” por depositación de sílice entre las microfibrillas de S₂, puede inducir a pensar que se trate de fisuras de leño de reacción, o más aún, verdaderos engrosamientos espiralados como los que caracterizan al Orden Taxales.

3. En general, los caracteres de preservación apuntan a un aporte abundante de soluciones silíceas y un tiempo geológicamente considerable, que permitiera no sólo la impregnación de las paredes celulares, si no también el relleno del lumen celular.

7.6 Análisis de anillos de crecimiento y longevidad foliar

7.6.1 Introducción

Los anillos de crecimiento han sido considerados históricamente herramientas de interpretación climática y paleoclimática en relación a diversos parámetros: presencia de anillos demarcados, anchura de anillos, sensibilidad media, anillos falsos o de congelamiento, porcentaje de leño tardío; los cuales se relacionan en general con el tipo de clima y la intensidad de la estacionalidad climática, condiciones de crecimiento, etc (Fritts, 1976).

Sin embargo, diversos autores demostraron empíricamente la coexistencia de diferentes tipos de anillos en árboles creciendo en el mismo sitio y por lo tanto bajo el mismo tipo de clima, apuntando a que existen otros factores en la demarcación de anillos, que no responden necesariamente a factores climáticos (Falcon-Lang, 2000 b).

Falcon-Lang (1999) sugirió una vinculación estrecha entre el estilo de desarrollo de anillos de crecimiento en coníferas y la longevidad foliar, cuanto más longevas las hojas, más débilmente definidos se hallarían los anillos. Las primeras interpretaciones respecto de la

predominancia de árboles perennes o caducifolios en un determinado ambiente, habían enfatizado la **presión de selección impuesta por el clima** (Axelrod 1966). En cambio, trabajos más recientes (Chabot y Hicks, 1982; Reich, 1993; Reich y Aerts, 1995) señalan la importancia fundamental de una **serie de factores ambientales, no sólo climáticos**, en la longevidad de las hojas:

La predominancia de árboles deciduos o perennes en un determinado ambiente, depende esencialmente de **qué estrategia resulte en la mayor ganancia de carbono** (Chabot y Hicks, 1982). Las hojas perennes requieren generalmente un **mayor gasto de carbono** comparadas con aquellas deciduas, debido a que necesitan adaptarse a ciertos factores de estrés como la **sequía** (xeromorfia) y **predación de herbívoros** (esclerofilia) además de sobrevivir una mayor exposición a un posible daño ambiental (Falcon-Lang, 2000 a), pero compensan este gasto adicional permitiendo una mayor duración de la fotosíntesis. Por otro lado, Chabot y Hicks (*op.cit.*) señalaron que en general, **el hábito perenne usualmente predomina en condiciones térmicas extremas**, como en selvas tropicales, donde las condiciones para la fotosíntesis son favorables todo el año, o en sitios alpinos y boreales, donde la estación de crecimiento es corta y resulta ventajoso comenzar la fotosíntesis tan pronto las condiciones lo permitan. Algo similar ocurre en sitios **mésicos** (menos de cuatro meses de sequía al año) o **semiáridos** (entre 9 y 10), donde predominan las plantas perennes.

Trabajos más recientes (Chabot y Hicks, *op.cit.*; Reich, 1993 y Aerts, 1995) han sugerido que la longevidad de las hojas tiene un **rol central en la adaptación de las plantas a la disponibilidad de recursos**. **Altos rangos de longevidad foliar** son comunes en plantas que habitan sitios con **baja disponibilidad de recursos** (por ejemplo suelos poco fértiles), lo cual limita severamente la obtención de carbono y el crecimiento, amortizando de este modo los “costos” de producción en un **hábitat poco productivo**, resultando favorecidas aquellas hojas de mayor longevidad (Chabot y Hicks, *op. cit.*). Como la caída de hojas suele ser la principal vía de pérdida de nutrientes en las perennifolias (Eckstein y Karlsson 1997), un lento reemplazo del follaje es probablemente el mecanismo más efectivo de conservación de nutrientes (Escudero *et al.*, 1992).

Una mayor longevidad foliar requiere que la hoja posea una construcción robusta (alto contenido de fibras, alta tasa de peso seco/área) y se torne poco palatable a los herbívoros a través de una mayor dureza, bajo valor nutritivo y/o repelentes químicos (Coley *et al.*, 1985; Reich, 1993). Sin embargo, este tipo de construcción implica una “**dilución de la maquinaria fotosintética**” en los componentes estructurales de la hoja (sobre todo de refuerzo y sostén), y una baja tasa de retorno fotosintético por unidad de biomasa invertida en tejido foliar. Por ello la evolución de la estructura y función foliares está limitada por una compensación entre la **performance** y la persistencia de la hoja (Berendse y Aerts, 1987; Reich, 1993). En hábitats donde es importante un rápido crecimiento para el **fitness** de las plantas (por ejemplo, con agua,

nutrientes y luz abundante), debería haber entonces una selección indirecta de rangos de longevidad menores.

En el caso de las coníferas, éstas retienen sus hojas por períodos generalmente mayores que las angiospermas, pero sus rangos varían desde 6 meses a más de 40 años (Reich *et al.*, 1995). Lusk (2001) estudió las diferencias interespecíficas en longevidad foliar de tres especies arbóreas de coníferas siempreverdes de los bosques templados de Sudamérica: *Araucaria araucana*, *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua*. Calculó la longevidad foliar y otros rasgos foliares como peso seco por unidad de área (*Leaf mass per unit area* o *LMA*) y contenido de nitrógeno, los cuales tienen directa relación con la durabilidad y la palatabilidad. Se había anticipado que las diferencias interespecíficas en longevidad foliar estarían negativamente correlacionadas con la disponibilidad de nutrientes en los hábitats ocupados por estas especies, predicción que fue apoyada por los datos: *Araucaria araucana* posee el mayor promedio de longevidad (24 años), asociado a una construcción muy robusta (*LMA* alta) y muy bajo contenido de nitrógeno. Estos aspectos de su ecología podrían incidir en su adecuación al ambiente de dos maneras: por un lado, el lentísimo recambio de su follaje reduciría sus requerimientos anuales de nutrientes, un rasgo que puede ser clave para su supervivencia en sitios muy infértiles o al menos con una disponibilidad inicial muy baja de ciertos nutrientes, especialmente nitrógeno (Del Moral y Bliss, 1993), como son las cenizas y flujos volcánicos recientes (Veblen, 1982). En segundo lugar, la lenta descomposición de su hojarasca daría lugar a una inmovilización de los nutrientes, posiblemente permitiendo que la especie retenga ciertos sitios, frente a la competencia de especies potencialmente más vigorosas pero con mayores requerimientos nutricionales (Lusk, 2001).

Por otro lado, en este estudio se halló también que la longevidad foliar es mayor en árboles que crecen en sitios más densamente poblados y con un sombreado mayor. El fenómeno de abscisión rameal, por el cual se pierden ramas con hojas jóvenes y viejas, puede causar una sobreestimación de la longevidad foliar, Lusk (*op.cit.*) consideró la muerte individual de las hojas, pero señala que no se puede calcular la magnitud de este error. En todo caso, la respuesta en longevidad foliar respecto de la disponibilidad de luz, podría indicar un ajuste fenotípico a bajas tasas de obtención de carbono, y por lo tanto tiempos más largos de amortización, en ambientes sombreados.

En las hojas de *Araucaria araucana*, los caracteres estructurales y bioquímicos que prolongan su vida útil, incrementando su resistencia física y reduciendo la palatabilidad (alta *LMA* y bajo contenido de nitrógeno), posiblemente influyen también la descomposición y reciclaje de nutrientes, lo que puede tener consecuencias sobre las interacciones competitivas con otras especies (Berendse, 1994). A pesar que no hay datos disponibles sobre descomposición en esta especie, las tasas de descomposición de hojarasca generalmente se correlacionan positivamente con el contenido de nitrógeno y negativamente con el *LMA*

(Lambers *et al.*, 1998). Allí donde *Araucaria araucana* convive con otras especies de crecimiento más rápido pero más demandantes de nutrientes, la lenta descomposición de su hojarasca podría reducir la disponibilidad de nutrientes en el suelo a través de su inmovilización, posiblemente reduciendo el vigor y supervivencia de sus competidores e incrementando su probabilidad de retención de sitio a largo plazo (*cf.* Berendse, 1994).

7.6.2 Descripción del método Falcon-Lang (2000 a, b) para determinación de longevidad foliar

En su estudio, el autor encontró una correlación negativa altamente significativa entre la longevidad foliar y ciertos parámetros derivados de la medición del diámetro radial de las traqueidas a lo largo de un anillo de crecimiento. La figura fundamental que describe dicha medición es una curva tendiente a cero, denominada curva CSDM (*sensu* Creber y Chaloner, 1984). La misma representa la suma algebraica acumulativa de los desvíos del diámetro radial de cada célula respecto del diámetro radial celular medio (Fig. 7.4 B). De esta figura fundamental, derivan ciertos parámetros fundamentales que son: porcentaje de “desplazamiento” (skew), porcentaje de disminución, porcentaje de leño tardío e índice de demarcación de anillo (RMI), los cuales son explicados en detalle en la sección 7.6.3.

Falcon-Lang (*op.cit.*) trabajó con leño maduro perteneciente a diversas especies actuales de Pinaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae, y *Taxodium distichum*, *Ginkgo biloba* y *Araucaria araucana* creciendo en condiciones de cultivo en sitios muy similares. Esto permite considerar que los factores ambientales no son la principal fuente de variación. En general, toma como premisa que la variación intraespecífica en el estilo de anillo de crecimiento y el porcentaje de leño tardío atribuida a factores ambientales y ontogénicos es siempre pequeña en relación a aquella atribuida por él a variaciones en la longevidad foliar.

Los mecanismos fisiológicos que justifiquen tal relación entre la longevidad foliar y la demarcación de anillos de crecimiento no son del todo comprendidos, sin embargo es muy posible que la longevidad foliar tenga influencia directa sobre la actividad cambial y por lo tanto sobre el tipo de anillo de crecimiento formado a través de un ciclo endógeno dominado por fitohormonas (Oribe y Kubu, 1997). Estas hormonas son producidas por las hojas, siendo su crecimiento rítmico y senescencia quienes ejercen un control sobre el ritmo fitohormonal y por lo tanto sobre la formación de los anillos de crecimiento (Savidge, 1996). Entre ellas, particularmente el AIA (ácido 3-indolacético) es requerido en niveles altos para mantener la división y expansión radial de las traqueidas (Savidge y Wareing, 1984). Experimentos realizados en coníferas deciduas y perennes sugieren que en las coníferas perennes, la presencia de varias cohortes de hojas vivas mantiene niveles suficientemente altos de AIA como para permitir la producción de leño durante más tiempo si las condiciones ambientales de temperatura y humedad son favorables (Oribe y Kubu, 1997), de modo que las traqueidas

recientemente formadas pueden expandirse hasta el final de la estación de crecimiento inclusive, resultando en anillos sólo suavemente definidos. Por el contrario, en las coníferas deciduas, el decaimiento de los niveles de AIA limitaría la expansión de las traqueidas, resultando en un diseño de anillo con una declinación gradual en el diámetro celular y un límite de anillos más marcados. Se ha hallado que los anillos de crecimiento son más definidos en las Taxodiaceae, y son progresivamente más sutiles en las Pinaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae y las Araucariaceae finalmente poseen los anillos demarcados más suavemente (LaMarche, 1982).

Posteriormente, Falcon-Lang (2005 b) señaló la importancia de utilizar su método con precaución debido al pequeño tamaño de la muestra por él utilizada y la **gran variabilidad hallada en los valores de CSDM dentro de un mismo individuo**. Sin embargo, señala que es posible obtener estimaciones de longevidad foliar a partir de datos de CSDM si se utiliza un set de datos suficientemente grande. Tan sólo **mediciones de cinco anillos de crecimiento** pueden ser necesarias para distinguir taxa deciduos de perennes.

7.6.3 Metodología utilizada

Se utilizó el método de Falcon-Lang (2000 a, b) para estimar la longevidad foliar de 10 muestras de leños procedentes del Bosque Principal, todas ellas extraídas de la parte externa de troncos de grandes dimensiones. Finalmente, se utilizaron sólo 5, que fueron las que arrojaron resultados más coherentes.

Se trabajó sobre fotografías del preparado microscópico y se le adjuntó una escala determinada por la reglilla incorporada al ocular. Se midió mediante el programa TpsDig 2 (Rohlf, 2004) el diámetro radial de las traqueidas a lo largo de 5 hileras adyacentes en diez anillos de crecimiento del mismo preparado, seleccionando los sectores mejor preservados y descartándose aquellos con un grosor menor a 30 células o con evidencias de crecimiento irregular (anillos falsos, anillos de congelamiento o con aumentos irregulares en el diámetro producen gráficas con picos múltiples). Los valores fueron registrados, promediados y luego reflejados en gráficos cartesianos mediante el programa Excel. En dichos gráficos, el eje “x” representa el número de células, el eje principal “y” representa el Diámetro Radial de las traqueidas a lo largo de un anillo de crecimiento y el eje secundario “y” representa la curva CSDM. Ambos ejes “y” presentan valores expresados en micrones (μm). La curva CSDM representa la suma algebraica acumulativa de los desvíos de cada célula respecto del diámetro radial celular medio (Fig. 7.4 B). La posición del límite entre leño temprano/leño tardío se sitúa en el punto donde la curva CSDM tiende a cero por última vez (Fig. 7.4 A. Creber y Chaloner, 1984).

Para cada curva se calcularon luego los siguientes parámetros:

- **% Skew**

Desplazamiento del cénit de la curva respecto del centro (media) de la curva.

- **% Leño tardío (Y)= (D/C)*100**

Proporción de leño tardío, considerado a partir del punto en la curva a partir del cual ésta tiende definitivamente hacia cero, sobre el total del anillo. (Fig. 7.4 B)

- **% De disminución (X)= (B/A)*100**

(Valor máximo de diámetro radial – valor mínimo de diámetro radial) / valor máximo de diámetro radial (Fig. 7.4 A)

- **RMI (Índice de demarcación de anillo)= X*Y/100**

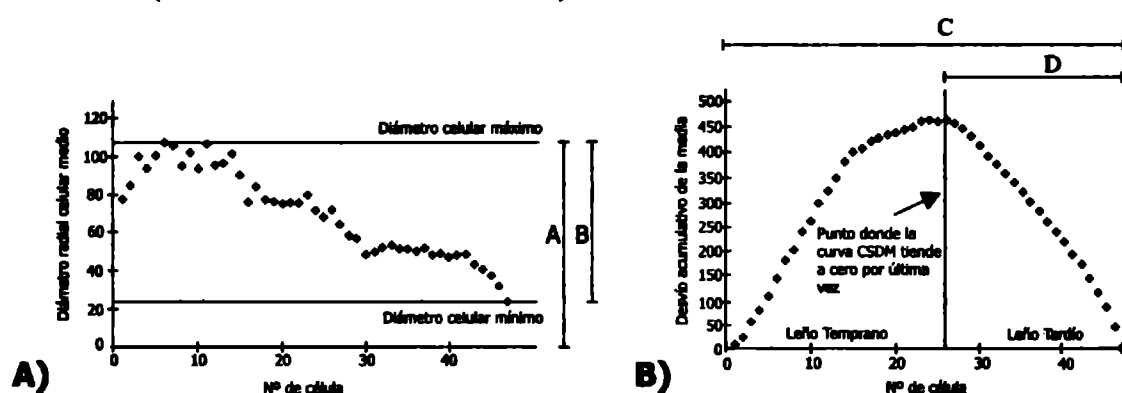


Figura 7.4: Diagramas que ilustran el modo de calcular los parámetros de demarcación de anillos. A) Ploteo del diámetro radial de las traqueidas a lo largo del anillo de crecimiento y cálculo del porcentaje de disminución. B) Ploteo de la curva CSDM y cálculo del porcentaje de leño tardío (Redibujado de Falcon-Lang, 2000 b).

Según el estudio de Falcon-Lang (2000 a, b) las coníferas deciduas dan curvas con un desplazamiento del cénit (*skew*) esencialmente hacia la izquierda o son simétricas, mientras que aquellas perennes dan curvas desplazadas hacia la derecha, hallándose además una fuerte correlación entre la magnitud del desplazamiento y la mayor longevidad foliar, habiendo encontrado los mayores valores de desplazamiento (55-80%) en *Araucaria araucana*, con una longevidad foliar de entre 3 y 15 años (Falcon-Lang, 2000 a, b) o bien con un promedio de 24 años (Lusk, 2001). Para tal especie se determinó además que las curvas pueden ser inicialmente negativas y luego tornarse positivas.

La sigla LPPB y el número que le sigue hacen referencia al ejemplar macroscópico de leño de donde se extrajo la muestra. Se ejemplifica las referencias utilizadas:

Gráfico 222 =Única medición efectuada sobre el anillo de la foto n° 222.

Gráfico 222 a = Medición efectuada sobre el anillo de la foto n° 222, habiéndose efectuado una repetición de la medición en varias posiciones del mismo anillo, que se denominan con las letras a, b, c, etc.

7.6.4 Resultados

Figura 7.5: curvas CSDM y diámetro radial para LPPB 13695

Se realizó un total de 9 mediciones, de las cuales 4 presentaron curvas de CSDM con cénit positivo, 2 levemente negativo y 3 con más de un cénit. Se descartaron aquellos gráficos que mostraban irregularidades o cénits múltiples, considerando que la aparición de dos máximos puede representar distorsión tafonómica y/o errores de medición. Se consideraron los siguientes 5 gráficos:

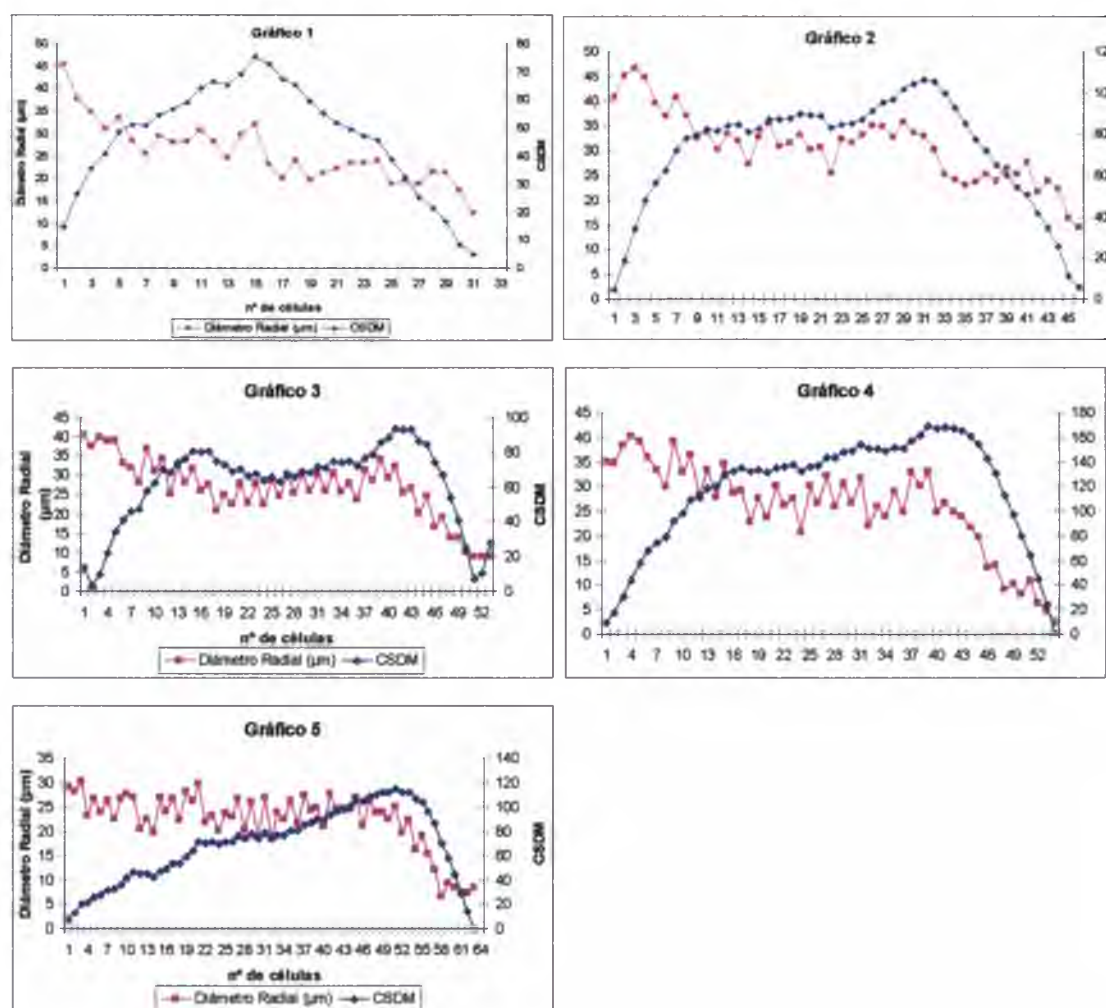


Figura 7.6: curvas CSDM y diámetro radial para LPPB 13697

En total se efectuaron 11 mediciones (4 con curvas CSDM de cénit negativo y 7 positivo), de las cuales se utilizaron los gráficos 265 a, 266 b, 266 c, 266 e, 266 f y 266 g, descartándose los restantes por irregularidades (una primer medición positiva y otra negativa; cénits múltiples).

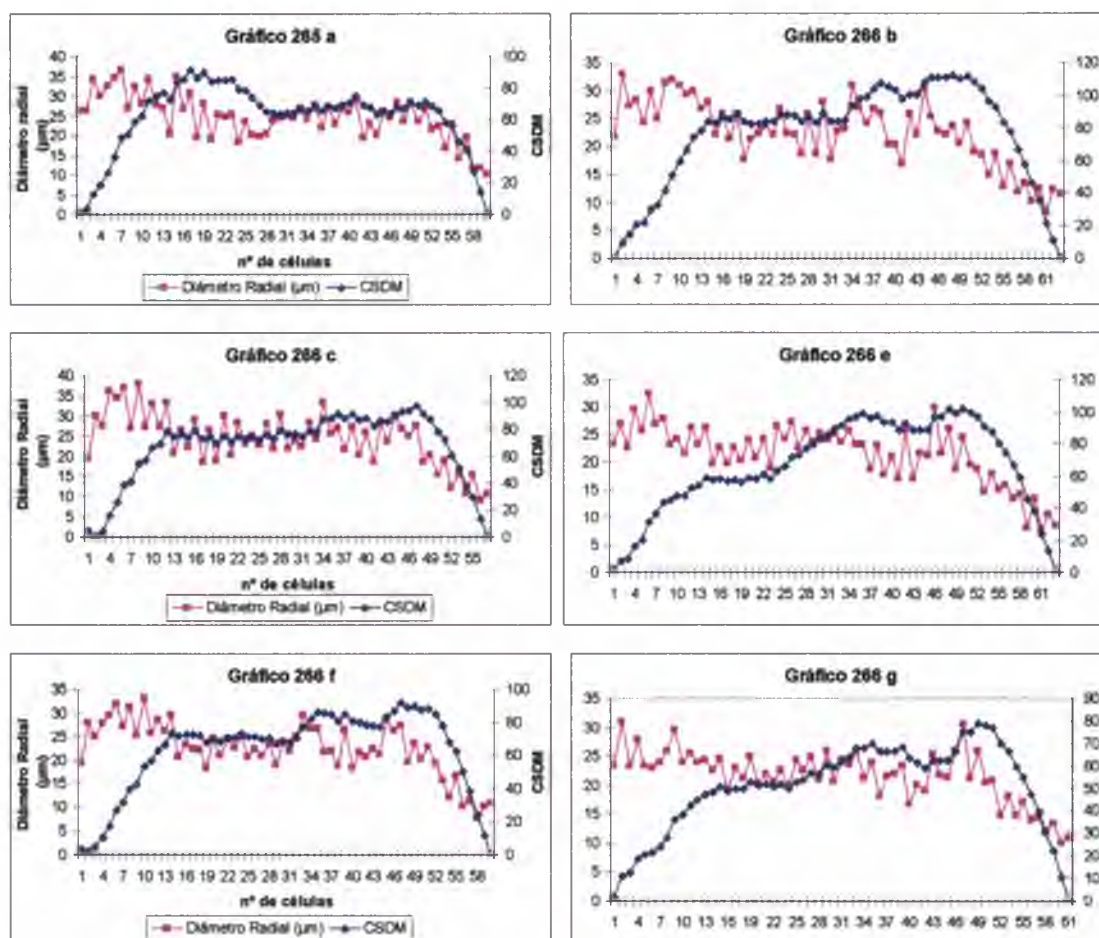


Figura 7.7: curvas CSDM y diámetro radial para LPPB 13698

En total se efectuaron 12 mediciones (4 con curvas CSDM con cénit negativo, 2 simétrico y 6 positivo), de las cuales se utilizaron los 7 gráficos que siguen a continuación, descartándose las restantes por presentar irregularidades o por no alcanzar el anillo el espesor mínimo de 30 células (29).

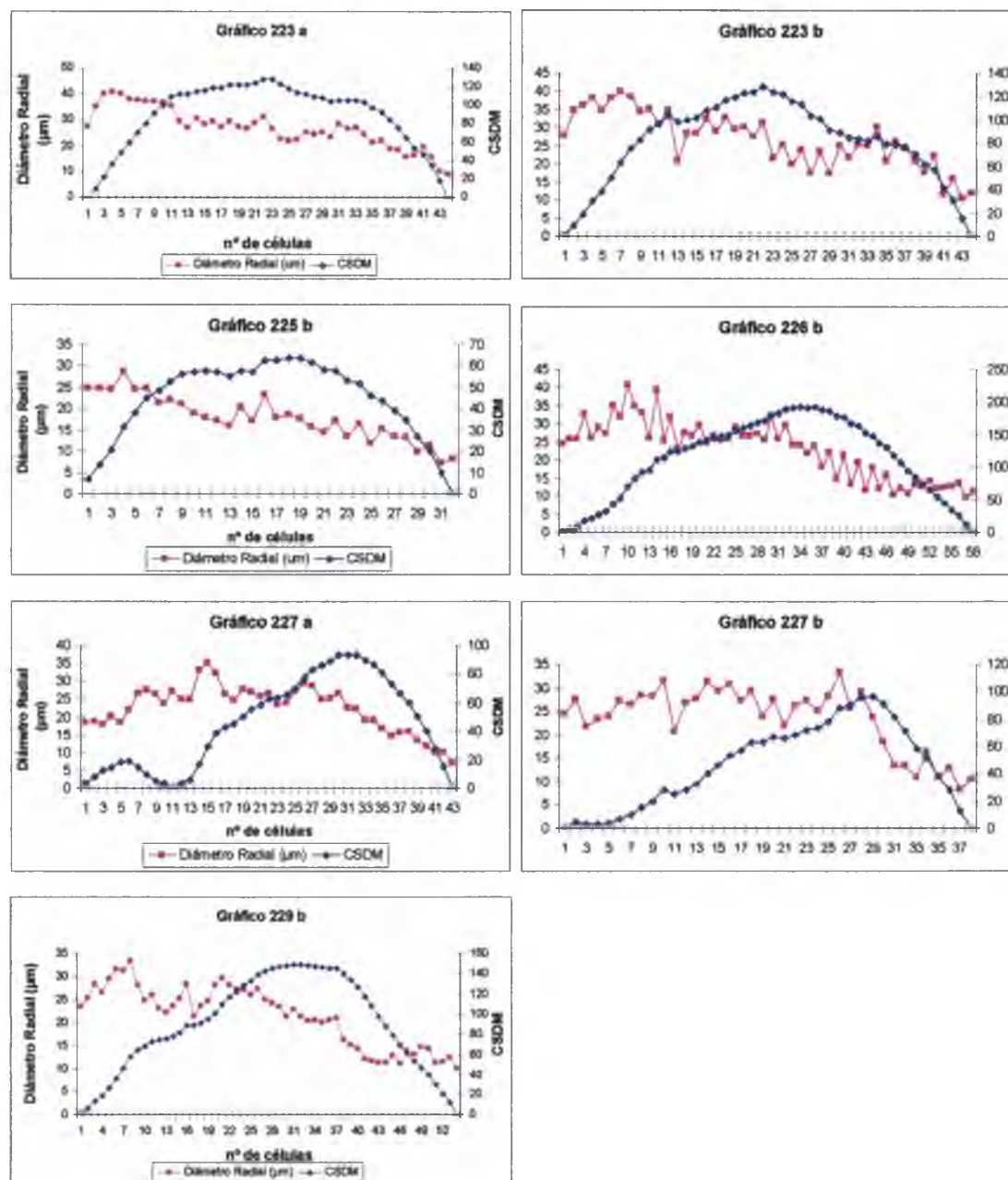
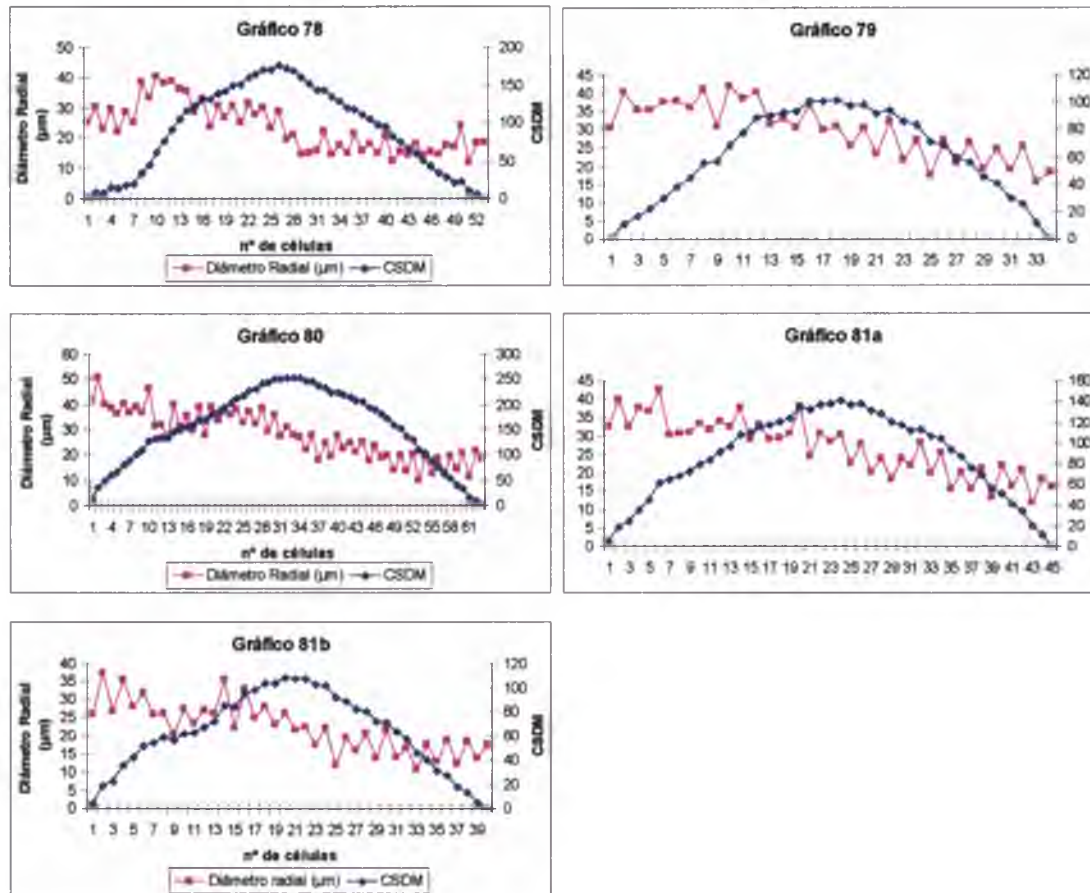


Figura 7.8: curvas CSDM y diámetro radial para LPPB 13708

Se realizaron 5 mediciones y se consideraron todos los gráficos.

**Figura 7.9: curvas CSDM y diámetro radial para LPPB 13732**

Se consideraron 5 mediciones y se consideraron todos los gráficos.

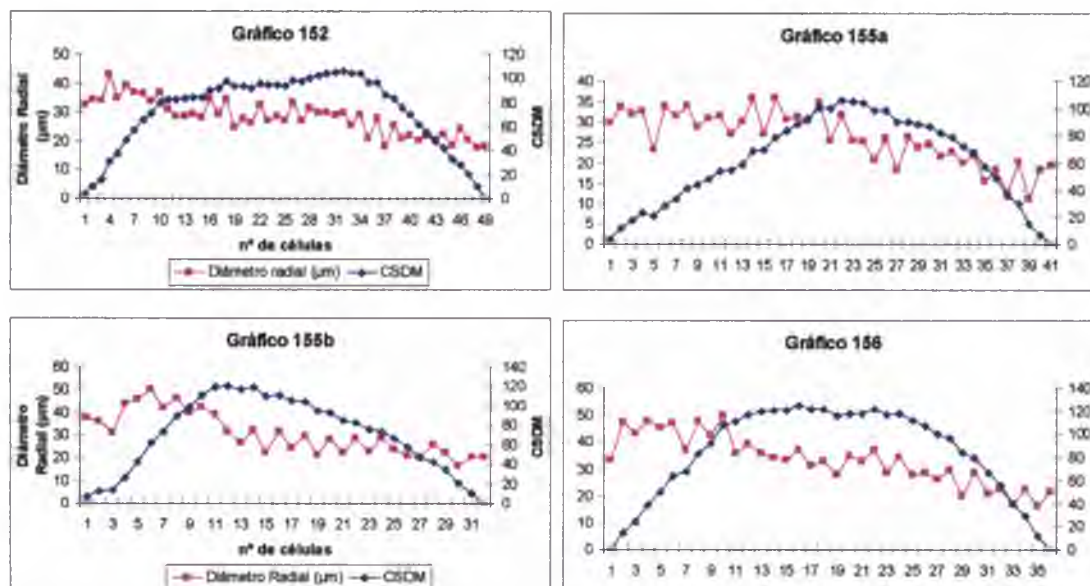




Tabla 7.b: Resultado del análisis de anillos de crecimiento en leños del Bosque Principal y Barda Blanca.

	Gráfico	% skew	% LW	% disminución	RMI
LPPB 13698					
	223 a	0	50	78,4	39,2
	223 b	0	50	74	37
	225 b	13	44	74	33
	226 b	24	38	77	29
	227 a	44,2	27,9	80	22,3
	227 b	53	24	76	18
	229 b	18,5	40,7	70,1	28,6
LPPB 13697					
	265 b	39	20	68	14
	266 b	72	24	75	18
	266 c	65	18	76	13
	266 e	59	21	77	16
	266 f	59	22	76	17
	266 g	56	20	76	15
LPPB 13708					
	78	-2	6	40	28
	79	6	35	63	22
	80	5	43	81	34,8
	81 a	7	29	72	20,8
	81 b	0	45	72	32,4
LPPB 13732					
	152	31	31	29	18,2
	155 a	7	32	69	22
	155 b	-25	50	68	34
	156	-11	33	68	22,4
	157	33	30	68	20,3
LPPB 13695					
	1	-3	52	73	38
	2	35	33	69	22
	3	66	17	77	13
	4	52	24	19	5
	5	62	19	78	15
	Promedio	27,3	31,4	68,7	23,1
	Máx	72	52	81	39,2
	Mín	-25	6	19	5

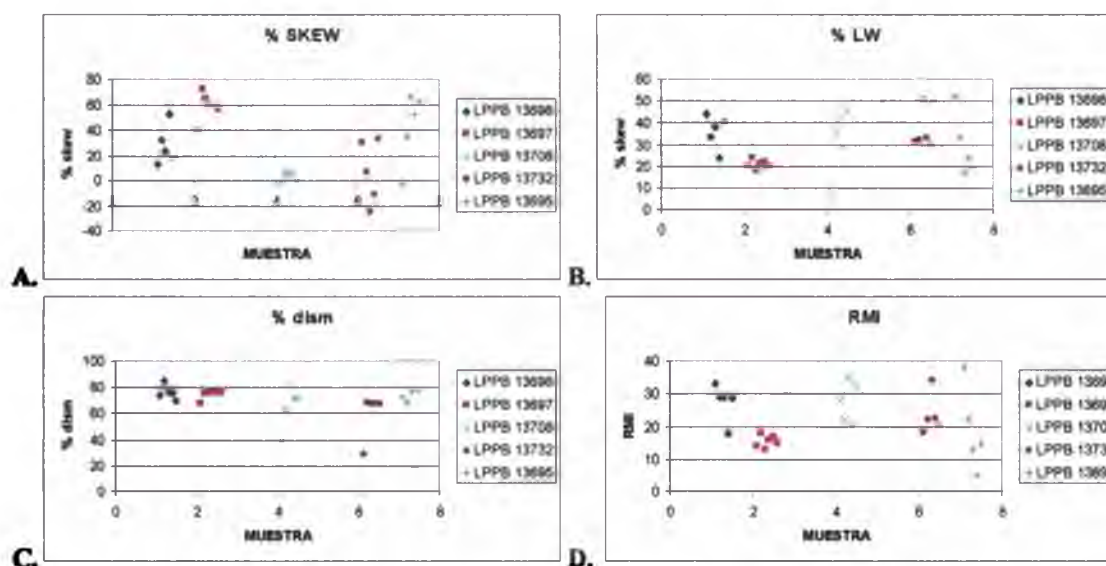


Figura 7.10: resumen de los parámetros derivados de la curva CSDM para leños del Bosque Principal y Barba Blanca.

% Skew (% desplazamiento, Fig. 7.10 A)

El % de desplazamiento de los cénits de las curvas CSDM de las muestras oscila entre -25% y 72% (promedio 27,3%). La mayoría muestran valores de cénit positivos (24 valores positivos sobre un total de 28). Los valores negativos son interpretados como defectos en las mediciones debido a procesos de deformación, cuando estos valores son muy bajos; o bien como valores correctos y posibles dentro del rango de variabilidad obtenible para coníferas perennes como *Pinus sylvestris* (Falcon-Lang, 2000 a, b), cuando son negativos pero cercanos a cero.

La mayoría de los valores obtenidos son semejantes a aquellos obtenidos por Falcon-Lang para ejemplares de *Picea abies* de diferente procedencia, estimándose una longevidad foliar de entre 3-5 años. Es importante señalar que los valores máximos de % de desplazamiento observados (promedio 72%), son similares a los valores máximos que presenta *Araucaria araucana* (55-80%), especie que demuestra las mayores longevidades foliares.

% Leño tardío (Fig. 7.10 B)

Se observa dispersión en los datos de todas las muestras, pero con una mayor concentración de datos entre 20%-40%, valores semejantes a aquellos que presentan *Picea abies* (25,93-44,19%) y *Cedrus libani* (28,57-35,84%).

% Disminución (Fig. 7.10 C)

Existe una relativa homogeneidad de datos, con un % de disminución en el diámetro radial de entre 60%-80%, valores comparables a aquellos obtenidos para *Picea abies* (74,02-

84,03%), *Cedrus libani* (62,33-72,06) y *Pinus sylvestris* (70,53-76,92) y marcadamente diferente a los valores de *Araucaria araucana* (28,67-51,79%).

% RMI (Índice de Demarcación de Anillos, Fig. 7.10 D)

Al igual que en el índice anterior, los índices obtenidos se asemejan a aquellos de especies de coníferas con una baja longevidad foliar, marcadamente diferentes a los índices de *Araucaria araucana*.

7.6.5 Conclusiones preliminares: anillos de crecimiento y longevidad foliar

Los índices obtenidos muestran que los ejemplares bajo estudio habrían sido coníferas perennes, con una longevidad foliar de aproximadamente 3-5 años. El hábito escuamiforme y la construcción robusta de las hojas mayores corrobora, en efecto, un hábito perenne.

Existe cierta similitud entre los valores hallados y aquellos de longevidad foliar estimados por Lusk (2001) para coníferas patagónicas que crecen en ambientes de mucha humedad: *Podocarpus nubigena* (7,3 años), *Saxegothaea conspicua* (4,2 años) y *Podocarpus saligna* (3,2 años). En cambio, *Araucaria araucana* presenta una longevidad foliar de 3-15 hasta un máximo de 24 años y crece en ambientes de menor humedad y suelos más pobres.

En general, las mayores longevidades foliares se asocian a condiciones ambientales con bajas tasas de retorno fotosintético, ya sea por bajas temperaturas, sequía, baja disposición de nutrientes o sombreado (Chabot y Hicks, 1982).

No tenemos evidencias sedimentológicas o de la anatomía del leño que hagan pensar en la temperatura o condiciones hídricas como factores limitantes del crecimiento. Sin embargo, las araucariáceas de La Matilde crecieron en suelos volcánicos, con una baja disponibilidad inicial de ciertos nutrientes (nitrógeno), por lo cual un hábito perenne pudo presentar una ventaja competitiva en el momento de colonizar suelos recientemente constituidos (Lusk, 2001). Este hecho se ve reflejado también en la composición monotípica de los bosques estudiados.

Por otro lado, el dosel de las coníferas contiene varias cohortes de hojas, multiplicando el área foliar total a través del incremento y recambio continuo a lo largo de los años, compensando así las bajas tasas fotosintéticas propias de las hojas perennes debido a la inversión que presentan en la construcción de la hoja (Chabot y Hicks, *op. cit.*). Las tasas de fotosíntesis decrecen también con la edad de la hoja, en las coníferas perennes, las tasas máximas de fotosíntesis declinan entre 30-50% por año; así, la copa de una especie perenne compensa la disminución de la actividad fotosintética de hojas más viejas con la producción regular de hojas nuevas.

El auto-sombreado no parece haber sido un factor de importancia en la longevidad de estas hojas. Los resultados de los análisis arquitecturales indicarían una estructura muy similar a

las de las actuales araucarias, donde la disposición de las ramas en pisos, y dentro de estas, las ramitas dispuestas en un plano y alternas, optimizaría la captación de energía solar. Por otro lado, el bosque maduro en este sitio (Bosque Principal) parece haber tenido una densidad lo suficientemente baja como para permitir un asoleado suficiente de los individuos.

Debemos tener en cuenta un último factor que puede influir en las tasas fotosintéticas de un árbol y de este modo también en su longevidad foliar: la herbivoría. A juzgar por la morfología foliar, podemos pensar que las hojas de estos árboles pudieron representar una buena fuente alimenticia para los grandes herbívoros del período (dinosaurios saurópodos), dado que son hojas pequeñas y en ningún modo punzantes ni coriáceas en relación a de las actuales araucarias. Al no presentar, aparentemente, defensas estructurales (las químicas no pueden ser demostradas en la medida que no contamos con hojas permineralizadas), fueron con toda probabilidad objeto frecuente del ramoneo de los saurópodos, con lo cual las importantes bajas producidas por herbivoría deberían ser compensadas con una alta tasa de reemplazo de ramas y hojas, con lo cual la longevidad foliar habría sido probablemente menor a la esperable en condiciones de menor estrés biótico.

En conclusión, las hojas aquí estudiadas habrían sido perennes, permitiendo una retención de nutrientes esenciales como nitrógeno; pero con una tasa de recambio menor a la observada actualmente en *Araucaria araucana*, tal vez debido al efecto de herbivoría y a condiciones ambientales sin temperaturas o sequías extremas.

Si bien sería de interés obtener datos de longevidad foliar de araucarias de zonas subtropicales o tropicales (*A. angustifolia* y especies de Oceanía); no se encontraron datos publicados para efectuar comparaciones dentro de esta tesis.

7.7 Indicadores paleoclimáticos

7.7.1 Introducción

El desarrollo del tejido leñoso es influenciado por el ambiente en el cual crece el árbol. El leño más viejo queda incluido dentro del árbol y, excepto que se pudra mientras el árbol aún está en pie, tiene el potencial de ser preservado por fosilización y así registrar las condiciones de crecimiento: paleoclima, suelo, relaciones inter e intraespecíficas, etc.

En dendroclimatología de especies actuales se ha considerado: 1. La presencia de anillos demarcados como indicativa de estacionalidad climática (Creber, 1977) 2. La (mayor) anchura de los anillos como indicador de condiciones de crecimiento favorables (Fritts, 1976) 3. La sensibilidad media como indicador de variabilidad interanual en las condiciones de crecimiento (Fritts, 1976; Creber y Chaloner, 1984) 4. La presencia de irregularidades en el crecimiento (ej. anillos falsos o de congelamiento) como indicadores de sequías o heladas excepcionales durante la estación de crecimiento (Creber y Chaloner, 1984) 5. La definición de los anillos y el porcentaje de leño tardío como indicadores de la intensidad de estacionalidad climática o como

medida de la favorabilidad de las condiciones hacia el final de la estación de crecimiento (Creber y Chaloner, 1984; Parrish y Spicer, 1988). Otros caracteres, como las dimensiones de los radios, grosor de la corteza y tamaño de traqueidas o vasos, son también probablemente útiles pero no son del todo comprendidos, y varían en un mismo árbol dependiendo de la posición.

En particular, la simplicidad del leño gimnospérmico y la claridad con que demarca anillos, lo constituye un indicador climático ideal (Chapman, 1994). Por otro lado, la mayoría de los fragmentos de leño fósil registran más de 10 años de crecimiento, y algunos más de 100 años. Tales registros detallados de muchos años de crecimiento dan un panorama mucho más preciso de la variación de la *performance* de las plantas, y por lo tanto de variaciones del clima, que asociaciones de hojas, dado que es difícil asegurar si una tafoflora compuesta por hojas creció durante períodos de clima normal o bien durante períodos de clima inusual.

Para que la señal climática sea fidedigna, es necesario contar con asociaciones de leños preservados en forma autóctona y con una buena identificación de la ubicación de la muestra dentro del árbol (Chapman, *op.cit.*). Las ramas y ramitas tienen múltiples factores que dificultan el análisis paleoclimático: anillos falsos, de congelamiento, leño de reacción, traqueidas de menor diámetro. El tocón, por su parte, a pesar de hallarse muchas veces *in situ* puede presentar irregularidades producto de su conexión con las raíces (*buttressing*), por lo que no resulta del todo fiable para interpretaciones paleoclimáticas. Incluso las edades de bosques *in situ* pueden ser muy diferentes si los árboles han sufrido re-exposiciones y el suelo ha sido recolonizado por un nuevo bosque, algo probable por ejemplo en cercanía de un volcán con repetidas erupciones en lapsos de cientos de años. El efecto del *buttressing* debe ser tenido en cuenta al estudiar un bosque *in situ*, en tales casos es recomendable el uso de "amalgamas" de varios anillos medidos a lo largo de varios radios, si se colectó sólo un fragmento del tronco. Las raíces poseen traqueidas muy anchas y largas, con paredes celulares delgadas incluso en el leño tardío, dificultando la demarcación de los anillos. Por este motivo, son probablemente las de menor valor en interpretación paleoclimática.

Se puede sintetizar diciendo que el crecimiento más regular se da en el tronco, con ciertas variaciones, pero nunca como en las ramas, de modo que el tronco puede ser el mejor lugar para registrar secuencias de anillos largas. En general, para comparar ancho de anillos es importante saber la edad aproximada de los anillos estudiados, evitando así las diferencias debidas a factores ontogenéticos. El mayor decrecimiento en el ancho de anillos ocurre usualmente en los 50 más internos, momento a partir del cual mantienen su espesor relativamente constante, de modo que si no hay curvatura evidente en un espécimen fósil, estamos seguros de estar observando la parte más externa y de anillos estrechos. (Chapman, *op. cit.*).

La importancia de identificar la ubicación de un fragmento de leño fósil dentro del árbol que lo produjo no puede ser subestimada. Tanto el significado taxonómico como la interpretación climática de las estructuras dependen de saber si el fragmento descrito es una ramita, rama, tronco, tocón o raíz (Chapman, 1994).

Recientemente, la validez del uso de anillos de crecimiento en leños fósiles como registros cuantitativos para paleoclimas, ha sido criticada desde dos perspectivas: Primero, se considera que los factores genéticos y taxonómicos influyen en forma significativa el crecimiento de los anillos; algo implícito en el uso de caracteres de anillos de crecimiento en la taxonomía de leños actuales. Segundo, se ha enfatizado que la variabilidad natural en las características cuantitativas de los anillos dentro de un mismo árbol, o entre diferentes *stands* es con frecuencia igual o mayor a la magnitud de la señal climática buscada (Chapman, 1994; Falcon-Lang, 2005 a, b). Este autor realizó un análisis cuantitativo de los parámetros de los anillos de crecimiento de árboles actuales para dilucidar si se puede obtener información paleoclimática fidedigna a partir de anillos de crecimiento en leños fósiles, y concluyó que series de 50 anillos fósiles o más pueden ser utilizadas para calcular parámetros cuantitativos que tengan significado paleoclimático, superando el ruido introducido por factores intrínsecos del crecimiento. Además, los caracteres cualitativos como la presencia o ausencia de anillos de crecimiento; la presencia de anillos falsos o de congelamiento puede tener información paleoclimática importante.

7.7.2 Análisis dendroclimático

➤ Ancho promedio de anillos y parámetros dendroclimáticos (SM, SA)

Al trabajar en dendrocronología actual, se utilizan secuencias de anillos pertenecientes a varios árboles para establecer cronologías, obteniéndose estadísticos como la media, varianza, desvío estándar e índices como el coeficiente de correlación, sensibilidad media, sensibilidad anual (Fritts, 1976).

La **sensibilidad media** es una medida de la variación en ancho entre anillos adyacentes, promediada para la secuencia de anillos completa. La variación entre anillos de año a año registrada en este índice, depende de la especie, hábitat, clima, posición del órgano, caracteres biológicos y momento reproductivo, aunque en general se ha considerado que un 80% de la variación puede deberse a variaciones en la disponibilidad de agua (Creber y Chaloner, 1984). En un sentido más amplio, la sensibilidad media ha sido considerada como **indicador de variabilidad interanual en las condiciones de crecimiento, y es una medida de variaciones de alta frecuencia como podrían ser producidas por ciclos climáticos de corto plazo** (Fritts, 1976; Creber y Chaloner, 1984). Es un índice muy apreciado en dendrocronología y

dendroclimatología de especies actuales, pero en el caso de los leños fósiles, pocas veces es posible la realización de un cofechado (el cofechado o *cross-dating* consiste en comparar los patrones de variación de los anchos de los anillos de muestras de diferentes árboles, lo cual permite identificar el año exacto en el cual cada anillo de crecimiento fue formado y comparar las secuencias de anillos para la obtención de parámetros dendroclimáticos (Fritts, 1976).

La **sensibilidad media (SM)** se expresa como:

$$SM_x = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{n-1} \left| \frac{2(X_{t+1} - X_t)}{X_{t+1} + X_t} \right|$$

Donde X es el espesor del anillo medido, X_{t+1} es el anillo siguiente, X_{t-1} es el anillo anterior, t es el número de año de anillo y n es el número total de anillos. El rango de SM es de 0 (sin diferencia interanual) a 2, aunque valores tan altos son extremadamente raros, generalmente varía entre 0 y 0,6 (Creber y Francis, 1999).

SM<0,3 corresponde a árboles complacientes, es decir especies no sensibles a los cambios ambientales o bien creciendo bajo condiciones climáticas relativamente constantes a lo largo de los años; mientras que una SM>0,3 corresponde a especies sensitivas a los cambios ambientales con fluctuaciones interanuales, con un crecimiento estacional, no constante.

La **sensibilidad anual (SA)** representa en cambio la variación en anchura entre un anillo y el anillo siguiente y se expresa como:

$$SA = \left| \frac{2(X_{t+1} - X_t)}{(X_{t+1} + X_t)} \right|$$

Es decir que la SA no es indicativa de la variabilidad total, que podría ser considerable a medida que el árbol envejece, si no que indica la diferencia en crecimiento entre años sucesivos (Parrish y Spicer, 1988). La SA se puede graficar como histogramas de frecuencia y proveer una indicación de patrones de crecimiento. En general, histogramas más extendidos hacia valores altos de SA corresponden a leños sensitivos, mientras que histogramas con valores bajos de SA corresponden a leños complacientes (Creber y Francis, 1999).

Resultados

Los resultados se expresan en la Tabla 7.c y Figs. 7.5-7.15.

Página siguiente: **Tabla 7.c:** Cantidad de anillos medidos, espesores (mm), Sensibilidad Media por autocofechado y por cofechado entre radios (total) y presencia de anillos falsos en ejemplares del Bosque Principal y la Barda Blanca.

EJEMPLAR	CANT. ANILLOS	ESPESOR MÍNIMO (mm)	ESPESOR MÁXIMO (mm)	ESPESOR PROMEDIO (mm)	DESVÍO ESTÁNDAR	SM (autocof.)	SM (total)	Anillos falsos
LPPB 13698 (externo, radio A)	40	0,32	6,90	2,00	1,242	0,580	0,655	4
LPPB 13698 (externo, radio B)	40	0,25	4,50	1,70	1,012	0,710		6
LPPB 13698 (interno, radio A)	46	0,35	3,50	1,40	0,724	0,630	0,650	3
LPPB 13698 (interno, radio B)	32	0,14	3,20	1,20	0,718	0,670		6
LPPB 13697 (muestra 1, radio A)	57	0,22	3,40	1,40	0,773	0,670	0,708	6
LPPB 13697 (muestra 1, radio B)	54	0,20	3,80	1,20	0,766	0,710		7
LPPB 13697 (muestra 1, radio C)	46	0,21	3,60	1,30	0,752	0,740		7
LPPB 13697 (muestra 2, radio A)	7	0,42	1,73	1,06	0,489	0,400	0,400	2
LPPB 13697 (muestra 2, radio B)	11	1,07	3,35	1,95	0,661	0,410		No obs
LPPB 13697 (muestra 2, radio C)	27	0,55	5,10	1,83	0,949	0,400		1?
LPPB 13697 (muestra 2, radio D)	21	0,50	4,00	2,00	0,831	0,400		2?
LPPB 13734 (muestra 1, radio A)	13	0,92	4,23	2,06	0,973	0,515	0,499	No obs
LPPB 13734 (muestra 1, radio B)	14	0,91	3,33	1,85	0,740	0,486		No obs
LPPB 13734 (muestra 2, radio A)	31	0,85	3,03	1,46	0,447	0,312	0,334	Escasos
LPPB 13734 (muestra 2, radio B)	31	0,89	3,16	1,47	0,485	0,357		Escasos
LPPB 13726 (un radio)	21	1,02	3,57	2,20	0,750	0,310	0,310	Escasos
LPPB 13710 (radio A)	17	0,14	2,18	0,96	0,579	0,783	0,565	Frecuentes
LPPB 13710 (radio B)	39	0,24	2,48	0,90	0,544	0,470		Frecuentes
LPPB 13733 (radio A)	36	0,30	6,56	1,66	1,473	0,540	0,564	Presentes
LPPB 13733 (radio B)	36	0,25	6,61	1,67	1,497	0,588		Presentes
LPPB 13711 (radio A)	8	1,10	2,50	1,80	0,520	0,365	0,282	No obs
LPPB 13711 (radio B)	14	1,40	5,90	2,60	1,065	0,234		No obs
LPPB 13744 (radio A)	7	1,37	4,64	3,61	1,118	0,412	—	No obs
LPPB 13744 (radio B)	2	3,59	8,35	—	—	—	—	No obs
LPPB 13715 (radio A)	22	0,47	2,87	1,10	0,519	0,293	0,350	Frecuentes
LPPB 13715 (radio B)	13	0,73	1,23	0,98	0,159	0,172		Frecuentes
LPPB 13715 (radio C)	4	0,75	1,21	0,99	0,227	—		Frecuentes
LPPB 13715 (radio D)	7	0,74	1,13	0,92	0,139	0,254		Frecuentes
LPPB 13715 (radio E)	36	0,22	2,55	1,03	0,580	0,453		Frecuentes
LPPB 13715 (radio F)	34	0,39	2,07	0,99	0,445	0,368		Frecuentes

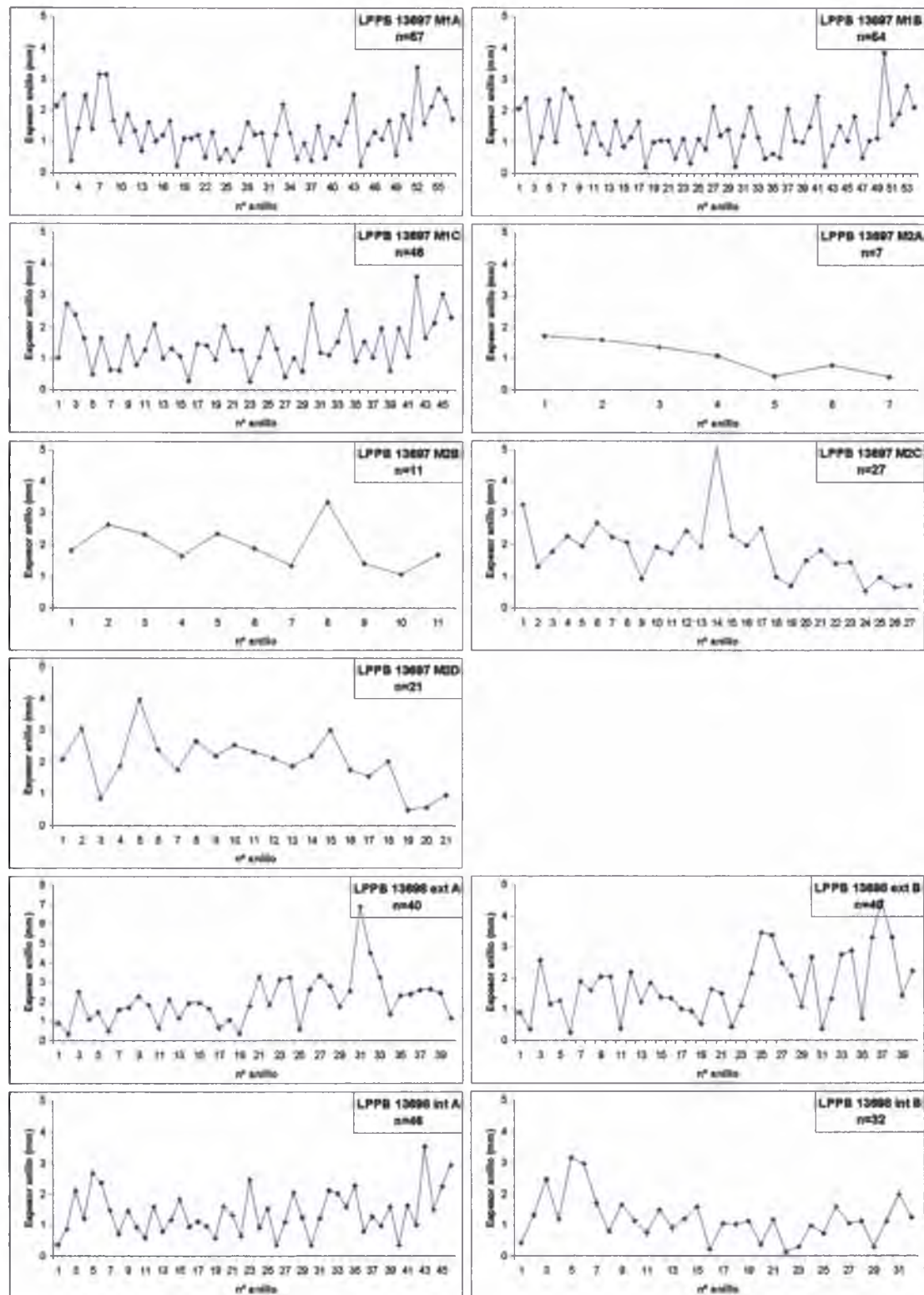


Figura 7.11: Gráficos de espesor de anillo (mm) en función del nº de anillo para ejemplares del Bosque Principal: LPPB 13697 y LPPB 13698.

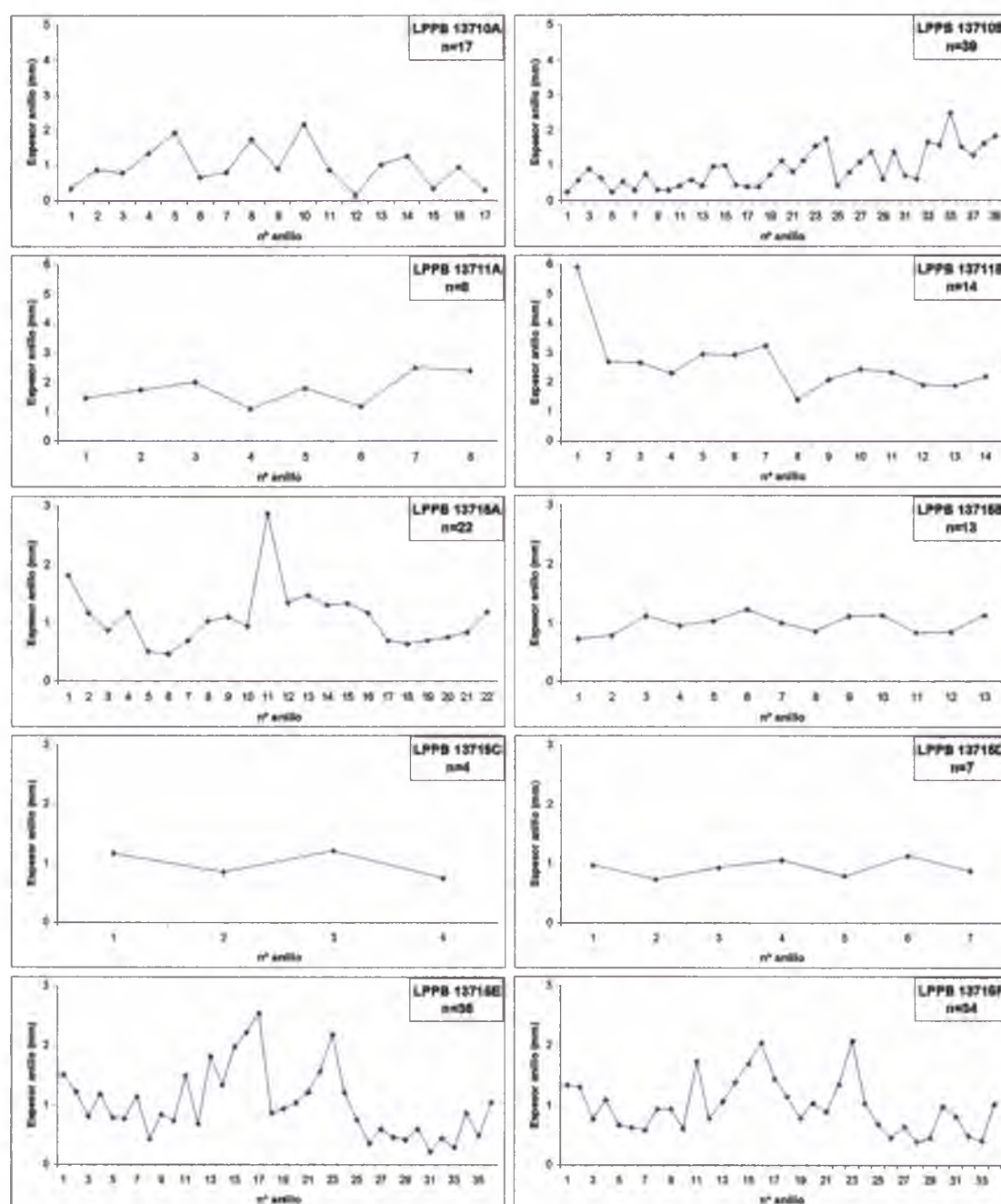


Figura 7.12: Gráficos de espesor de anillo (mm) en función del nº de anillo para ejemplares del Bosque Principal: LPPB 13710 y la Barda Blanca: LPPB 13711 y 13715.

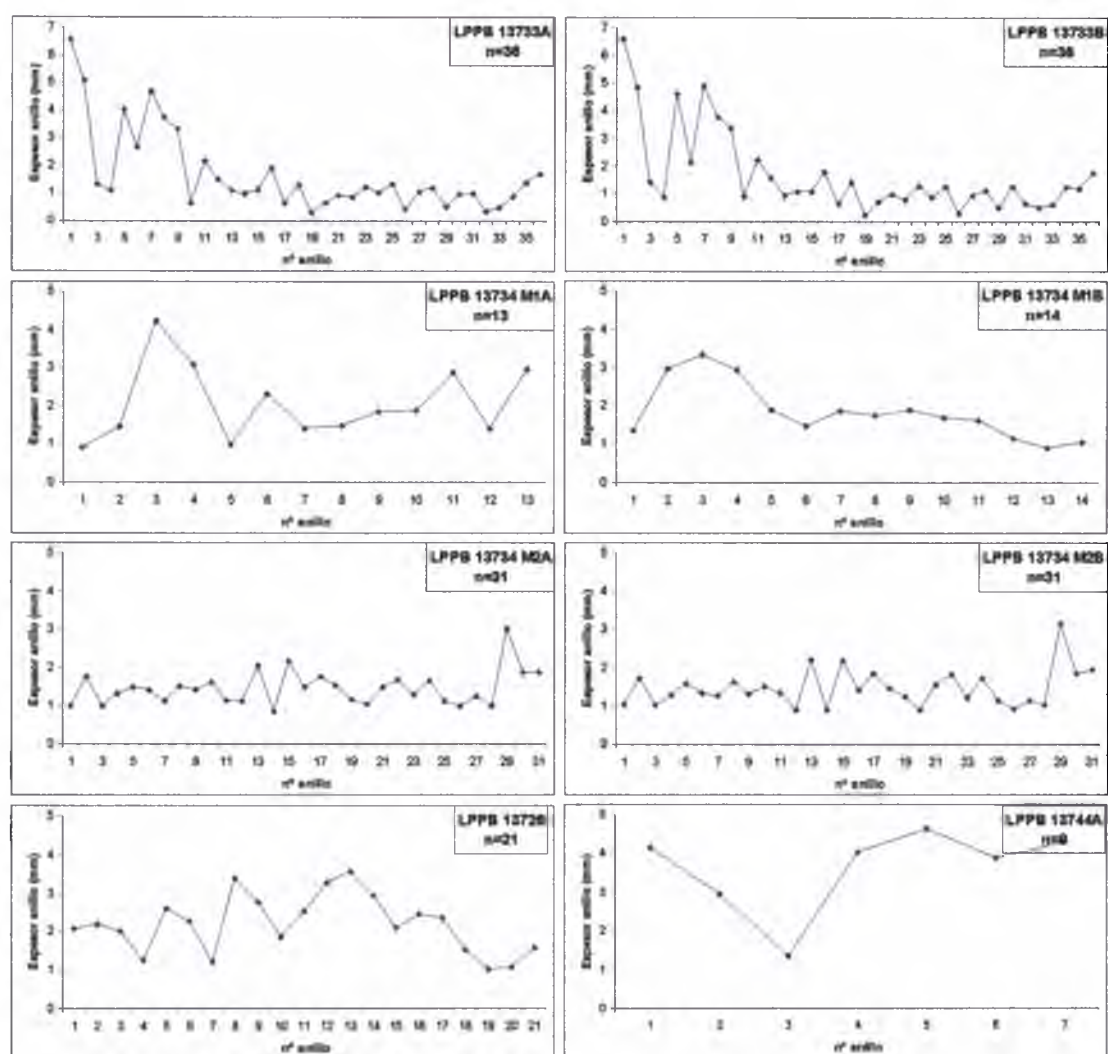


Figura 7.13: Gráficos de espesor de anillo (mm) en función del nº de anillo para ejemplares del Bosque Principal: LPPB 13733, 13734, 13726 y de la Barda Blanca: LPPB 13744.

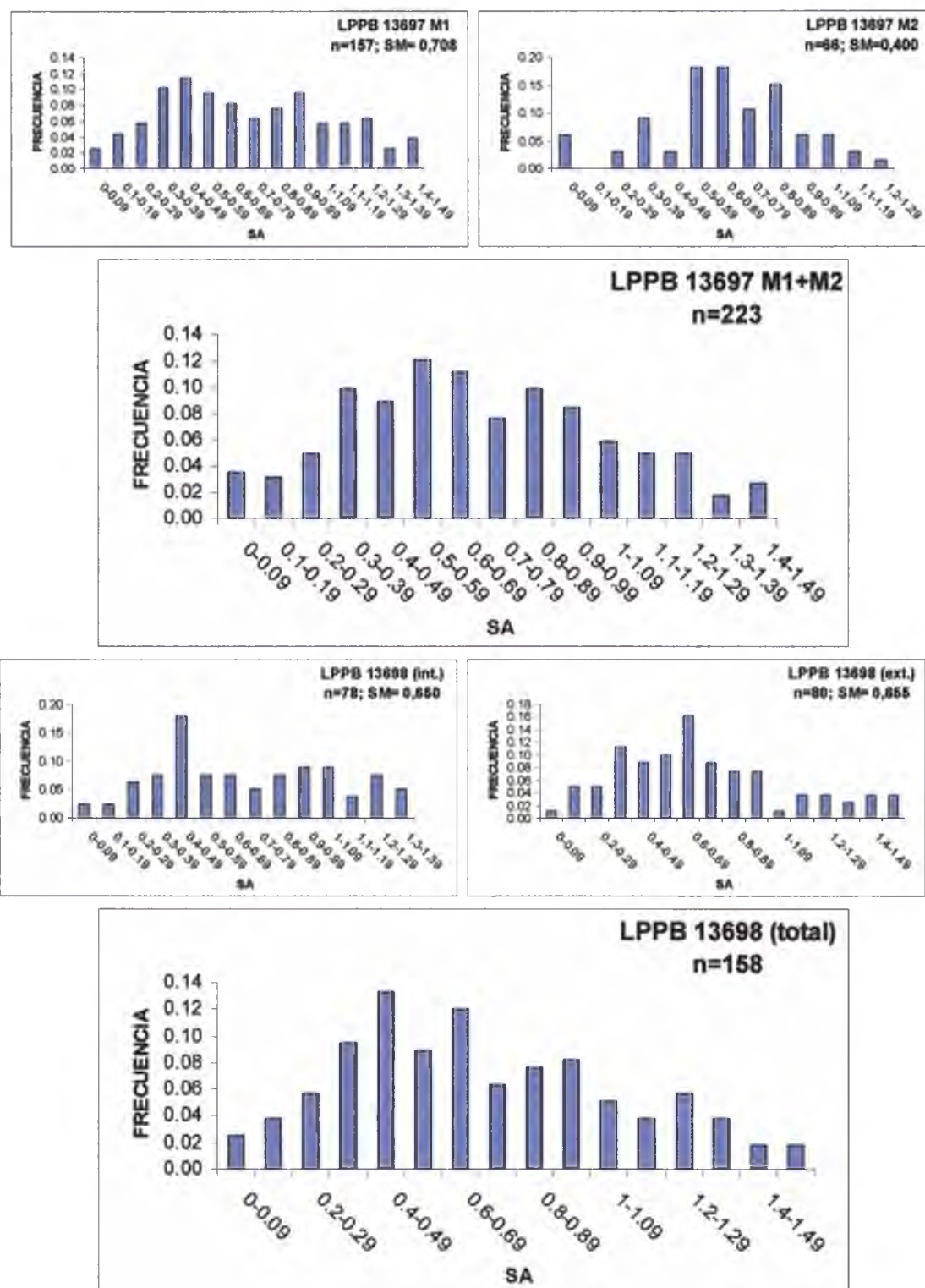


Figura 7.14: Histogramas de frecuencia relativa de Sensibilidad Anual (SA) para ejemplares del Bosque Principal: LPPB 13697 y 13698.

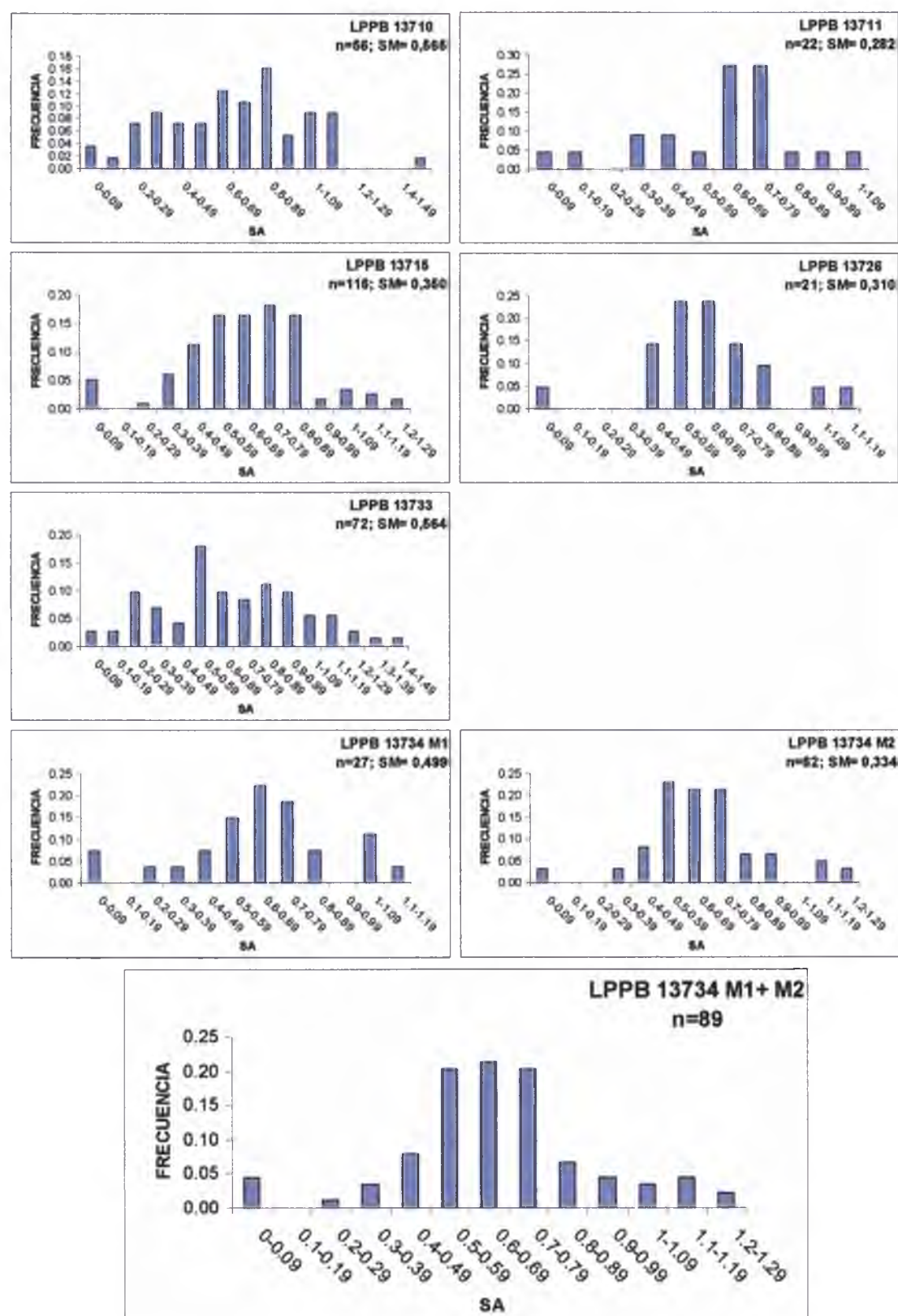


Figura 7.15: Histogramas de frecuencia de Sensibilidad Anual (SA) para ejemplares del Bosque Principal: LPPB 13710, 13726, 13733 y 13734 y de la Barda Blanca: LPPB 13711 y 13715. No se realizó el de LPPB 13744 por ser una serie excesivamente corta.

Tabla 7.d: Tabla resumen de valores de Sensibilidad Media SM y grosor de anillos obtenidos para ejemplares del Bosque Principal (●) y la Barda Blanca (⊙), presencia de anillos falsos, datos de paleolatitud. Comparaciones realizadas con coníferas fósiles y actuales de diversas paleo/latitudes.

EJEMPLAR	EDAD	PROVENIENCIA	FUENTE	PALEOLATITUD	GROSOR MEDIO	GROSOR MÁX	SM	ANILLOS FALSOS
LPPB 13698 (sector externo)●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,90	6,90	0,644	Frecuentes
LPPB 13698 (sector interno)●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,30	3,50	0,650	Frecuentes
LPPB 13697(radio A)●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,40	3,80	0,700	Frecuentes
LPPB 13697(radio B)●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,80	5,10	0,400	Escasos
LPPB 13734(radio A)●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,90	4,23	0,499	No obs
LPPB 13734(radio B)●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,46	3,16	0,334	Escasos
LPPB 13726●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	2,20	3,57	0,310	Escasos
LPPB 13710●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	0,92	2,50	0,565	Frecuentes
LPPB 13733●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,67	6,60	0,564	Presentes
LPPB 13711●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	2,20	5,90	0,282	No obs
LPPB 13744●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	3,61	8,35	0,412	No obs
LPPB 13715●	Jurásico Medio	Prov de Santa Cruz	esta tesis	42°-50°S	1,00	2,87	0,350	Frecuentes
<i>Araucarioxylon protoaraucana</i>	Triásico	Prov de Mendoza	Brea, 1995		0,13-2,92	0,28-4,44	0,122-0,385	No obs
<i>Araucarioxylon termieri</i>	Jurásico Medio	Gran Bajo de San Julián, Sta Cruz	Gnaedinger, 2003		1,00-2,40		0,150	Presentes
<i>Prototaxoxylon intertrappeum</i>	Jurásico Medio	Gran Bajo de San Julián, Sta Cruz	Gnaedinger, 2003		1,00-3,00		0,130	Presentes
<i>Prototaxoxylon acevedoe</i>	Jurásico Medio	Gran Bajo de San Julián, Sta Cruz	Gnaedinger, 2003		1,50-3,30		0,171	Presentes
<i>Taxodioxylon rajmahalense</i>	Jurásico Medio	Gran Bajo de San Julián, Sta Cruz	Gnaedinger, 2003		1,00-4,10		0,130-0,160	Presentes
<i>Araucarioxylon arnuparensense</i>	Jurásico Medio	Gran Bajo de San Julián, Sta Cruz	Gnaedinger, 2003		1,50-3,20		0,150	Presentes
<i>Agathoxylon</i> sp.	Jurásico Medio	Nueva Zelanda	Thorn, 2005	Círculo Polar	0,03-4,91	8,17-9,67	0,09-0,58 (0,28)	Ausentes

Tabla 7.d (Continuación).

EJEMPLAR	EDAD	PROVENIENCIA	FUENTE	PALEOLATITUD	GROSOR MEDIO	GROSOR MÁX	SM	ANILLOS FALSOS
<i>Protocupressinoxylon purbeckensis</i>	Jurásico Superior	Gran Bretaña	Frands, 1984	36°N	0,52-2,28 (1,13)	4,44	0290-0,788 (0,527)	Frecuentes
<i>Gimnosp indet.</i>	Cretácico Inferior	Alexander Island, Península Antártica	Jefferson, 1982	65°-75° S	0,56-3,58	1,81-6,85	0,326-0,492	Presentes
Id (ramita)	Id	Id	Jefferson, 1982; Chapman, 1994	69°S	0,30	0,5	0,580	Presentes
Id (tocón)	Id	Id	Jefferson, 1982; Chapman, 1994	69°S	1,70	3,9	0,500	Presentes
Id (tocón)	Id	Id	Jefferson, 1982; Chapman, 1994	69°S	1,20	3	0,610	Presentes
Id (tocón)	Id	Id	Jefferson, 1982; Chapman, 1994	69°S	0,70	4,7	0,410	Presentes
Id (tronco?)	Id	Id	Jefferson, 1982; Chapman, 1994	69°S	1,00	2,3	0,330	Presentes
<i>Xenoxylon latiporosum</i>	Cretácico "Medio"	Alaska	Parrish y Spicer, 1988	Igual que actual	1,10-4,60	12,9	0,28-0,76	Escasos
Coníferas	Cretácico Sup, Terciario Inf.	Península antártica	Francis y Poole, 2002	59S-62°S	0,57-2,72	0,5-8,4	0,150-0,267 (0,424)	Frecuentes
Coníferas araucarioides y podocarpoides	Cretácico Sup, Terciario Inf.	Antártida	Frands, 1986		0,61-5,57	1,4-7,8	0,184 (93%<0,3; 7%>0,3)	Ausentes

Tabla 7.d (Continuación 2).

EJEMPLAR	EDAD	PROVENIENCIA	FUENTE	PALEOLATITUD	GROSOR MEDIO	GROSOR MÁX	SM	ANILLOS FALSOS
<i>Cupressinoxylon seymourense</i>	Eoceno-Oligoceno	Isla Seymour, Antártida	Brea, 1998	59S-62°S	0,45	0,95	0,317	No obs
<i>Podocarpoxylon</i> sp.	Eoceno-Oligoceno	Isla Seymour, Antártida	Brea, 1998	59S-62°S	0,80-0,95	2,31-2,6	0,319-0,626	No obs
<i>Araucaria araucana</i>	Actual	Andes patagónico-fueguinos, Arg.	Boninsegna y Holmes, 1978	37°-43°S	0,40-1,75	3,33	0,13-0,21	
<i>Agathis robusta</i>	Actual	Queensland, Australia	Ash, 1983	17°S	1,20	3		Presentes (anillos intraanuales)
<i>Agathis vitiensis</i>	Actual	Fiji	Ash, 1985	16-19°S	2,70			
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Actual	Andes patagónico-fueguinos, Arg.	Boninsegna y Holmes, 1978	40°-42°S			0,17-0,23	
<i>Pinus halepensis</i>	Actual	NE España	Francis, 1984		1,86		0,423	
<i>Juniperus oxycedrus</i>	Actual	Marruecos	Francis, 1984		1,23		0,380	
<i>Actinostrobus pyramidalis</i>	Actual	W Australia	Francis, 1984		0,33		0,429	

Interpretación de resultados

Los anillos de crecimiento se hallan en general bien demarcados, señalando la presencia de estacionalidad climática.

En los gráficos de espesor de anillo en función del número de anillo (Figs. 7.11-7.13) se observa una variabilidad importante en el espesor del anillo, pero sin una importante disminución del grosor hacia el final de la serie, lo cual probablemente responde a que no se trata de series completas. En el caso de contar con series de anillos que incluyen desde los sectores juveniles a adultos del leño, resultaría posible evidenciar disminuciones del espesor resultantes del descenso ontogenético del crecimiento. Sí se observa una disminución notable del espesor en las muestras LPPB 13697 M2; LPPB 13711 y LPPB 13733.

El espesor promedio de los anillos es de 0,92 a 3,61 mm; y los espesores máximos hallados son de entre 2,87 a 8,35 mm. Estos valores son similares a los hallados por Gnaedinger (2003) para leños de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián. Son también similares a aquellos valores hallados por Thorn (2005) para araucariáceas del Jurásico Medio de Nueva Zelanda, por Pole (1999) para posibles podocarpáceas y araucariáceas también del Jurásico Medio de Nueva Zelanda y por Jefferson (1982) para gimnospermas indeterminadas del Cretácico Inferior de Antártida, entre otros (Tabla 7.d). Pero todos estos bosques se desarrollaron a paleolatitudes más altas, entrando incluso dentro del círculo polar. El ejemplar más grande del Bosque Principal, de 3 metros de diámetro a la altura de la sección hallada, tiene anillos que registran los valores máximos: de 5 a 8 mm. Estos espesores son comparables a los hallados para coníferas del Cretácico Inferior y Superior y Paleoceno de Alaska y Antártida (Tabla 7.d). Respecto de las especies actuales, se halló similitud en los valores de espesor de anillo con aquellos de *Araucaria araucana*.

Se expresan a continuación los parámetros dendroclimáticos obtenidos para los ejemplares estudiados. La cantidad de anillos por serie aquí obtenida (7-57), se asemeja a las utilizadas por otros autores (7-60 anillos en Francis (1986); 6-36 anillos por serie en Brea (1995); 13-58 anillos en Brea (1998); 5-21 anillos en Gnaedinger (2003); 6-25 anillos en Brea *et al.* (2005); pero no todas las series alcanzan el valor mínimo ideal de 50 señalado por Falcon-Lang (2005 b) como necesario para obtener información paleoclimática fidedigna. Sólo el ejemplar LPPB 13697 M1 cumple con esta condición, con series de 54-57 anillos de crecimiento. Sin embargo fueron las únicas series de anillos disponibles y susceptibles de ser medidas, por ello, los índices dendroclimáticos aquí señalados son considerados sólo a modo indicativo.

La sensibilidad media (SM) medida en los ejemplares es de 0,282 a 0,7; tratándose en todos los casos de leños sensitivos, con excepción del valor 0,282 que corresponde al límite entre leños complacientes y sensitivos. Los valores más altos de SM corresponden en general a aquellos ejemplares con una alta frecuencia de anillos falsos, pero también a las secuencias más

largas (LPPB 13697 y LPPB 13698). Como la SM es una medida de la variación interanual en el espesor de los anillos promediada para toda la serie, la presencia de anillos falsos produce ruido en el cálculo de dicho índice, y en general es preferible descartar ejemplares que los presenten en abundancia. No siendo esto posible debido a que se hallan en la mayoría de los ejemplares, se optó por realizar igualmente el cálculo del índice y observar los resultados, que son coherentes con lo que cabe esperar de este tipo de secuencias. Por ello, se enfatiza la alta dificultad para interpretar secuencias de anillos con anillos falsos. Creber y Chaloner (1984) consideraron que los valores más altos de SM corresponden esencialmente a estacionalidad hídrica, sin embargo, no hallando evidencias sedimentológicas ni paleontológicas que argumenten a favor de esto último, preferimos considerar la existencia de variabilidad interanual en sentido amplio. La ausencia de evaporitas y la presencia de equisetáceas en el MNBP y de anuros de gran porte (*Notobatrachus degiustoi* en la localidad de Laguna Manantiales, a 25 km del MNBP) señalan que el agua no habría sido una limitante hídrica. Se considera altamente probable que los altos valores de SM se deban exclusivamente a la presencia de anillos falsos, los mismos son discutidos en el inciso correspondiente.

Para la Formación La Matilde, Gnaedinger (2003) describió leños complacientes con presencia variable de anillos falsos, procedentes de las localidades de Cerro Conito y Bardas Blancas en el Bajo de San Julián. Sin embargo, para la localidad de Puesto Raspuzzi, los valores no se han calculado aún pero serían muy diferentes (S. Gnaedinger, com. pers.). A juzgar por la gran diversidad de especies descripta para el Bajo de San Julián, no sólo de coníferas si no también de vegetales típicos de zonas húmedas (equisetales, pteridofitas -algunas arborescentes como *Millerocaulis* sp. y *Osmundacaulis* sp.-); hongos, crustáceos filópodos, ostrácodos, insectos, bivalvos, gastrópodos y anuros (Herbst *et al.*, 1995; Herbst y Zalazar, 1998; Gnaedinger 2000, 2001, 2003); es posible que haya habido diferencias (micro)climáticas entre ambas regiones, considerando los 200 km de separación entre el MNBP y el Gran Bajo de San Julián. Efectivamente, Mazzoni *et al.* (1981) señalaron que las tobas matildenses del Gran Bajo de San Julián se habrían depositado por lluvia de ceniza en áreas de tierra firme, donde imperaban probablemente condiciones húmedas que favorecían el desarrollo de una abundante vegetación arbórea.

Por otro lado, sería igualmente posible que los árboles del MNBP estuvieran creciendo en los límites de distribución geográfica. Fritts *et al.* (1965) señalaron que los árboles creciendo bajo cierto estrés en los límites de su distribución geográfica, presentan valores de sensibilidad más altos (sensitivos) respecto de aquellos ejemplares creciendo en el interior del bosque (complacientes), esto ocurre por ejemplo para coníferas actuales creciendo en ambientes semiáridos. Se ha señalado también que muchos árboles creciendo en áreas con extremos climáticos, como en los límites de una zona árida, producen muchos anillos falsos (Yadav y Battacharyya, 1996).

Es posible que las condiciones climáticas en el área del MNBP hayan sido algo más rigurosas que en otras localidades de la Formación La Matilde, determinando la composición monoespecífica del bosque y a su vez, con limitantes al crecimiento de los árboles, lo cual se tradujo en una importante variación interanual del grosor de anillos y en la producción de anillos falsos.

La sensibilidad anual (SA) presentó valores en un rango de 0-1,59, representando respectivamente pares de años en los cuales no hubo variación y otros en los cuales ésta fue importante. En los histogramas de frecuencia (Figs. 7.14 y 7.15) todas las clases de SA están representadas, con una clara predominancia de gráficos con frecuencias expandidas hacia los valores medios y altos de SA, resultados coherentes con la alta SM. Estos resultados representan árboles que probablemente crecieron bajo condiciones que variaron en forma importante de año a año (Creber y Francis, 1999). Francis (1984) obtuvo para coníferas del Jurásico Superior de Dorset, Reino Unido histogramas muy similares, en los cuales están bien representadas casi todas las clases de SA y son expandidos hacia los valores más altos de SA, mostrando que el crecimiento de los árboles fue afectado sustancialmente por uno o más aspectos climáticos y también que estos factores climáticos no tenían una ocurrencia periódica, sino que eran irregulares. Por otro lado, esta autora señaló que aunque algunos ejemplares pueden tener una SM “sensitiva”, pueden presentar un histograma de SA con un mayor porcentaje de valores de SA “complacientes” (Fig. 7.16) y viceversa. El primer caso es interpretado como debido a un crecimiento relativamente uniforme la mayor parte del tiempo, pero con intervalos de clima adverso al crecimiento que causaron irregularidades en el crecimiento. A diferencia de esto, en nuestros histogramas se observa una gran coherencia con valores altos de SM y SA, donde todos los ejemplares medidos poseen entre un 90% y 97% de valores altos y sensitivos de sensibilidad anual, señalando que las condiciones climáticas eran generalmente variables de año a año.

➤ Número promedio de células por anillo

Los ejemplares estudiados poseen anillos de 48 (28-70) células, posiblemente se encuentren anillos con más cantidad de células (por ejemplo en el ejemplar de 3 m de diámetro), mientras que los anillos falsos miden de 1-2 a 10-15 células, lo cual los hace claramente distinguibles.

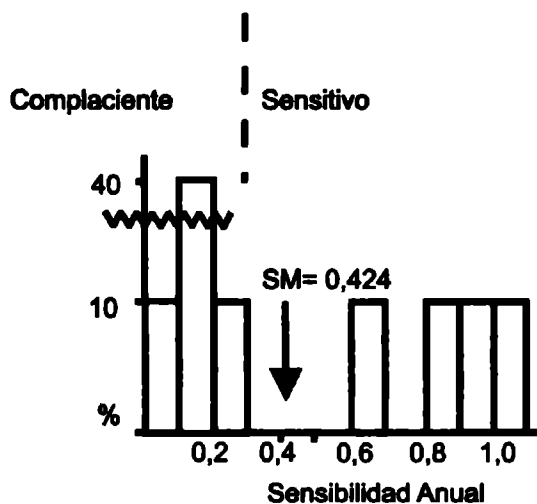


Figura 7.16: Ejemplo de histograma de leño con valor de Sensibilidad Media “sensitivo” e histograma de SA con un gran porcentaje de valores de SA complacientes (redibujado de Francis, 1984).

➤ **Ancho del leño tardío, número de células y tipos de anillo**

Los gráficos de diámetro radial en función del n° de célula (Figs. 7.5-7.9) permitieron establecer la proporción relativa de leño temprano y tardío. La capa de leño tardío constituye entre el 10%-30% del espesor de los anillos, formado por lo general por 3-7 células en los anillos más estrechos, y 10-15 células en los anillos más anchos. La transición entre leño temprano y tardío es gradual, tendiendo las células del leño tardío a comprimirse sólo suavemente en sentido radial. El grosor de la doble pared es de 4,8-9,3 μm en el leño temprano y de 8,1-11,4 μm en el leño tardío. El leño tardío tiene un desarrollo relativamente importante, denotando un suave advenimiento del período de descanso.

Zamuner y Falaschi (2005) señalaron la presencia de leños tardíos estrechos para el holotipo de *Agathoxylon matildense*. Sin embargo, al tratarse de una rama, es esperable que el leño tardío sea escaso; mientras que en el tronco principal los anillos son más estrechos, especialmente los externos, con un alto porcentaje de leño tardío (Creber y Chaloner, 1984). Por este motivo, se cree que el desarrollo del leño tardío era relativamente importante y que las condiciones adversas para el crecimiento llegaban paulatinamente, lo cual quedó reflejado en un buen desarrollo de leños tardíos en troncos y tocones. Creber y Chaloner (*op.cit*) señalaron que en general, en las familias Araucariaceae y Podocarpaceae, el porcentaje de leño tardío no se ve influenciado significativamente por factores ambientales, por lo que las interpretaciones paleoclimáticas deberían hacerse fundamentalmente en base a los espesores de los anillos.

Creber y Chaloner (*op.cit*) desarrollaron una clasificación que divide seis categorías de leño según la proporción de Leño Temprano y Leño Tardío y la transición entre ambos:

Anillos tipo A: son aquellos en los cuales la transición entre los límites del leño temprano y tardío es marcada y tienen poco leño temprano. Este tipo de anillos se da cuando hay una abrupta escasez de agua durante la estación de crecimiento. Estos anillos necesitan un buen suministro de agua para su formación.

Anillos Tipo B: la transición hacia el leño tardío es más gradual y tiene una amplia banda de leño tardío. Esto indica una larga estación de crecimiento con un adecuado suministro de agua.

Anillos Tipo C: son encontrados en menor medida. Indican un crecimiento en un ambiente con un cambio muy gradual durante la estación de crecimiento.

Anillo Tipo D y E: son esencialmente similares. Ambos indican estaciones de crecimiento relativamente uniformes, pero cada uno tiene un evento terminal representando un cese o retardo de la actividad cambial. En D el límite del anillo es más marcado, mientras que en E es tan débil que algunas veces no se percibe.

Anillos Tipo O: resultan de una situación en la cual todos los requerimientos para el crecimiento están presentes.

Según esta clasificación, los leños del MNBP pertenecen principalmente al Tipo E y en menor proporción al Tipo D (Tabla 7.e). Excepcionalmente, algunos anillos parecen pertenecer al Tipo C (LPPB 13692, LPPB 13698, LPPB 13726), pero esto se observó en anillos con importante curvatura o bien con preservación regular, lo que puede introducir cierto error. Los porcentajes aproximados de cada tipo son: E (56%), D (24%) y C (con dudas, 21%). Brison *et al.* (2001) denominaron a los tipos B, C y E como tipos leñosos **progresivos**, los cuales presentan una transición gradual entre leño temprano y tardío y están presentes a latitudes medias de ambos hemisferios, pero con mayor representación en el Hemisferio Sur.

Tabla 7.e: Tipo de anillo determinado según la clasificación de Creber y Chaloner (1984) para leños del Bosque Principal y la Barda Blanca, observados en Corte Transversal.

LPPB	Tipo de anillo	LPPB	Tipo de anillo
224 (holotipo)	E	13710	D-E
13693	E	13711	C o E?
13694	E	13712	C?
13695	E?	13713	C?
13696	E?	13715	E
13697	E-D?	13718	E?
13704	E	13724	D, E
13705	E	13725	E y C?
13706	D-E	13727	E y C
13707	D-E	13731	D
13708	E, C?	13732	E
13709	D, E	13733	E
		13734	D

➤ **Abundancia de anillos falsos, posición e intensidad**

Se ha observado en numerosos ejemplares del yacimiento, en particular del Bosque Principal, la presencia de anillos falsos frecuentes, siendo infrecuentes o ausentes en los ejemplares de la Barda Blanca. Los mismos presentan un patrón variable: se hallan dentro del leño temprano normal, pero sin una ubicación precisa: pueden encontrarse a comienzo, mitad o hacia el final de la estación de crecimiento, próximos al leño tardío (Fig. 7.17). Están conformados por células algo más comprimidas radialmente y de paredes ligeramente engrosadas, lo cual les confiere aspecto de leño tardío; continuándose luego con células de diámetro y aspecto normal del leño temprano. Pueden estar formados por 1 o 2 células o frecuentemente, por 10 a 15 células.

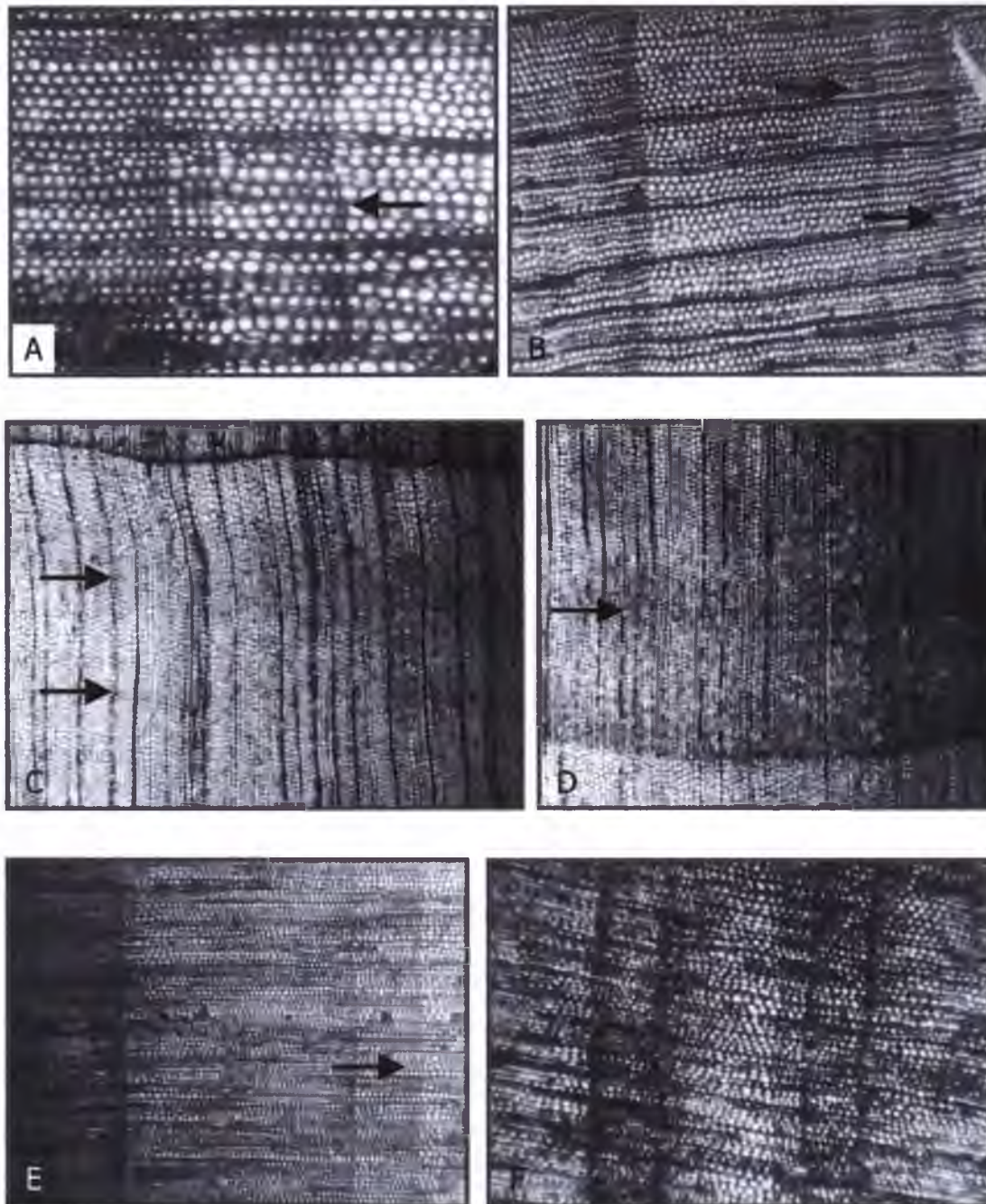


Figura 7.17: Anillos falsos en leños del Bosque Principal. **A:** LPPm 1862, **B:** LPPm 1808, **C, D:** LPPm 1784, **E:** LPPm 1778 **F:** LPPm 1855. Se presentan como filas delgadas (A, B, E) o como bandas anchas de traqueidas similares a las del leño tardío dentro del leño temprano (C, D). En F resulta prácticamente imposible distinguir el leño tardío verdadero del anillo falso. Aumento: A= 10x, B-F: 2,5x.

Los anillos falsos se asocian con el cese temporario del crecimiento apical y la consecuente caída en la producción de auxinas (Fritts, 1976). Sin embargo, un anillo falso se formará sólo si el intervalo entre períodos de crecimiento apical es lo suficientemente largo como para que el nivel de auxinas decaiga mucho y se forme leño similar al tardío, sumado a que el siguiente período de crecimiento apical sea suficientemente vigoroso para aumentar las auxinas y producir nuevamente leño temprano normal. Entre los factores causantes de la generación de anillos falsos hallamos: **heladas o sequías inusuales** (fuera de estación); **defoliación por plagas** u otros factores que produzcan un descenso en la producción de fitohormonas y en consecuencia del crecimiento del leño (Fritts, 1976; Creber, 1977; Creber y Chaloner, 1984; Chapman, 1994). Se ha señalado también que los efectos de las **erupciones volcánicas** pueden alterar considerablemente la temperatura y la luminosidad, produciendo un importante descenso de la actividad fotosintética (LaMarche y Hirschboeck, 1984) y la formación de anillos traumáticos descritos como anillos de congelamiento (*frost rings*).

Anillos de congelamiento: Las ramas y ramitas son las partes más expuestas de un árbol a cualquier efecto o cambio climático, incluido el congelamiento que puede producir un severo daño en el cambium. La evidencia de daño cambial consiste en general en una zona oscura de células completamente compactadas rodeando la rama en el lugar donde debería haberse formado el leño temprano. Esto se continúa con una zona de grandes células parenquimáticas, que gradualmente se reorganiza en traqueidas normales. Todo el conjunto constituye un anillo de congelamiento o *frost ring*. Las ramas son las más propensas a formar este tipo de anillos, muy raramente el tronco o tocón. La presencia de un dosel cerrado en un bosque protege de extremos climáticos, por ello incluso los renovales se ven protegidos si crecieron en el sotobosque. Del mismo modo, también la defoliación por insectos o los efectos de erupciones volcánicas constituyen shocks severos para el árbol, que puede generar la formación de parénquima traumático similar al tejido de congelamiento.

No se han detectado anillos de congelamiento, por lo que se infieren temperaturas siempre superiores a los 0°C, libres de heladas, durante la estación de crecimiento.

➤ **Parénquima traumático**

No se ha observado este tipo histológico.

➤ **Diámetro promedio de traqueidas del leño temprano**

El diámetro de las traqueidas es un parámetro muy importante para determinar la tasa de conducción de agua a las partes aéreas. En el Bosque Principal los ejemplares poseen un diámetro radial promedio de 32,6 μm (rango 24,1-41 μm ; máximo 50 μm) para el leño temprano y 17,5 μm (rango 13,3-26,3 μm) para el leño tardío.

Chapman (1994) señaló el caso de dos ejemplares de una misma especie de conífera cretácica, con valores de diámetro medio de traqueidas (54 y 75 μm) similares a los obtenidos en el Bosque Principal. Estos valores serían inusualmente altos y no se observan en coníferas actuales, aunque Ilic (1995) señaló que *A. cunninghamii* y *A. bidwillii* tienen traqueidas de 25-55 μm hasta 65 μm . Los árboles con traqueidas muy anchas tienen que haber sido muy eficientes y capaces de mantener una tasa de transpiración bastante alta. Sin embargo, estas traqueidas anchas habrían sido susceptibles a procesos de embolia en periodos de estrés hídrico. Esto sugiere que las especies habrían sobrevivido únicamente en lugares con aporte de agua abundante durante la mayor parte de la estación de crecimiento. Estudios hechos en ejemplares de *Pinus radiata*, *P. caribaea*, *P. sylvestris* y *P. resinosa* han demostrado igualmente una correlación positiva del diámetro de las traqueidas con la disponibilidad de agua en el suelo durante la estación de crecimiento (Yadav y Bhattacharyya, 1996).

La anchura de las traqueidas de nuestros ejemplares estaría indicando, por lo tanto, que habrían crecido en un ambiente con disponibilidad de agua importante durante la mayor parte de la estación de crecimiento.

➤ Grosor de corteza

La corteza fósil puede preservarse bien, a veces adherida a una secuencia de anillos y a veces sola. Actualmente, el grosor de las cortezas varía mucho entre especies. Algunas cortezas gruesas y fibrosas sirven para proteger del fuego; en cambio, cortezas con abundantes resinas y poca fibra, no servirían para proteger del fuego, por el contrario lo reavivaría (Chapman, 1994).

Los ejemplares jóvenes de la Barda Blanca poseen cortezas delgadas (7 mm aproximadamente), las cuales se hallaron preservadas sólo ocasionalmente en forma de petrificación (LPPB 13776). En tanto, algunos tocones del Bosque Principal, en el sector del Cerro de las improntas, conservan la impronta de la corteza en la toba que rodea la circunferencia del tocón o restos de éste (Figs. 5.9 A-D; 5.45 C, D y 7.18). En los mismos, se pudo comprobar que la corteza se hallaba muy próxima al leño y que por lo tanto habría tenido un grosor de unos pocos cm, tal vez no más de 2 o 3 cm.



Figura 7.18: Disposición de los tocones o restos de ellos en posición de vida en el sector del Cerro de las Improntas. Se los distingue fácilmente por hallarse rodeados de toba silicificada que conforma “mojones” que sobresalen del resto de la planicie (señalados por flechas). En ellos se preserva la impronta de la corteza de cada árbol. En la foto inferior, el GPS está apoyado sobre la impronta de corteza, al pie del mismo se hallan restos y astillas del tocón original.

La corteza de *Araucaria araucana* es muy rugosa y gruesa, con un espesor de 10 a 15 cm en los individuos adultos, llegando a constituir hasta un 25% del diámetro del fuste. Incluso las plantas jóvenes de 1-2 m de altura pueden tener cortezas de 1-2 cm. Este tipo de corteza densa es de difícil inflamabilidad, desarrollada como adaptación a una intensa actividad volcánica en la región donde crece en forma natural (Donoso, 1993). Los individuos con DAP mayor a 30 cm resisten el fuego debido a su gruesa corteza, el rebrote de las yemas terminales y el rebrote de yemas epicórmicas, esto se traduce en una estrategia de colonización-recolonización en ambientes con relativa frecuencia de incendios (Burns 1991). En *A. angustifolia*, los árboles con diámetros iguales o mayores a 40 cm pueden sobrevivir el fuego, probablemente gracias a su corteza, que frecuentemente tiene más de 15 cm de espesor (Veblen *et al.*, 1995).

Los ejemplares aquí estudiados habitaron en una zona sin duda con un activo vulcanismo, y sin embargo, poseían una corteza delgada. No se hallaron evidencias de leños con posible daño por fuego y posterior cicatrización, por lo que tal vez la corteza delgada haya sido suficiente para sobrevivir en un ambiente volcánico, en la medida que no hubiera un aumento de la temperatura suficiente como para generar incendios. Sí se han hallado algunos ejemplares de estróbilos o restos vegetales de pequeño porte carbonizados dentro de las tobas de la Barda Blanca, pero sin llegar a constituir niveles carbonosos.

7.7.3 Argumentos paleontológicos

Las grandes dimensiones alcanzadas por los troncos registrados en las diferentes localidades de la Formación La Matilde (hasta 3 m de diámetro), numerosos renovales (Stockey y Taylor, 1978), equisetaceae (Falaschi *et al.*, 2009) y hongos imperfectos (Ibáñez y Zamuner, 1996) estarían indicando para la Formación La Matilde condiciones de alta humedad ambiental. Para localidades más australes nucleadas en el Gran Bajo de San Julián se observa la presencia de abundantes restos de vegetales típicos de zonas húmedas (equisetales, filicales), crustáceos filópodos, ostrácodos, insectos, pelecípodos, gastrópodos y anuros (Herbst *et al.*, 1995). Herbst *et al.* (1995), Herbst y Salazar (1998), Gnaedinger (2000, 2001, 2003, 2007 a, 2007 b) y Gnaedinger y Herbst (2006) citaron una variada vegetación representada por maderas petrificadas de coníferas y ginkgoales; tallos de *Equisetites*, estípites petrificados de Osmundales arborescentes: *Osmundacaulis* y *Millerocaulis*, frondes de Filicales: *Cladophlebis*, *Gleichenites*, *Hausmannia* y *Sphenopteris* y diferentes hojas de Bennettitales *Otozamites*, *Zamites*, y Coníferas *Brachyphyllum* y *Elatocladus*.

Los tipos foliares asociados a los troncos del MNBP (tanto en el tipo *Brachyphyllum* asociado a *Araucaria* cf. *A. mirabilis* como en *Araucarites sanctaecrucis*), son escuamiformes y adpresos al tallo, y se clasifican dentro de la categoría morfológica de las coníferas micrófilas (Vakhrameev, 1991). Las mismas presentan un mínimo desarrollo de la lámina foliar y frecuentemente cutículas gruesas, adaptadas a ambientes cálidos y secos. En las ramas de *Araucaria* cf. *A. mirabilis*, los estomas tienen una distribución anfiestomática y se hunden individualmente, con una densidad estomática relativamente baja. La inexistencia de cutículas preservadas impide mayores datos detallados de la epidermis, pero la existencia de cámaras estomáticas asociadas a una baja densidad estaría indicando cierto grado de estrés hídrico.

Del Fueyo (1991) señaló que en las Araucariaceae mesozoicas, el hábito foliar escuamiforme predominaba durante el Jurásico y Cretácico Inferior. Escapa *et al.* (2008) describieron para el Jurásico Medio-Superior de Chubut conos femeninos de *Araucaria* sp. en conexión con ramas foliosas tipo *Brachyphyllum* sp., cuyas hojas son cuneiformes y estrechamente adpresas al tallo, en forma muy similar a los materiales de esta tesis. La macroflora a la cual pertenecen dichos restos (Formación Cañadón Asfalto) comprende un 90% de restos de coníferas (ramas, conos femeninos y masculinos y semillas aisladas) y un 10% formado por equisetales, helechos y posibles pteridospermas. La paleofauna incluye abundantes restos de dinosaurios, anuros, tortugas, mamíferos e invertebrados de agua dulce. Para aquella Formación, Volkheimer *et al.* (2001) señalaron sobre la base de abundante evidencia mega- y microflorística, su depositación en un clima cálido y relativamente húmedo por la predominancia de las termófilas Cheirolepidiaceae y su asociación con Araucariaceae que requieren condiciones relativamente húmedas.

Por otra parte, todas las especies actuales de *Araucaria* están asociadas frecuentemente a pendientes pronunciadas y sitios expuestos, y varios autores han notado la capacidad de estos emergentes de interceptar el agua de las nubes (Enright, 1995. En: Enright y Hill, 1995). Mientras que el hábito emergente de las araucarias expone el follaje una alta radiación y bajas condiciones de humedad (que podría explicar parcialmente la esclerofilia), la interceptación del agua de las nubes puede ser una fuente importante de humedad en adición a la lluvia.

De todo lo aquí expuesto se deduce que el hábito escumiforme de las hojas aquí descritas puede constituir un carácter evolutivo y/o en parte adaptativo; otorgarle un significado exclusivamente paleoclimático a dicho hábito escumiforme debe ser considerado con suma precaución.

Por otra parte, otras evidencias paleontológicas (buen desarrollo de los anillos de crecimiento, traqueidas de gran diámetro en los tocones, individuos con diámetros de hasta 3 m, leños con actividad fúngica) y las evidencias sedimentológicas (ausencia de evaporitas o grietas de desecación en los niveles de bosque) estarían indicando que el estrés hídrico no habría sido severo, es decir que no se trataría de sequías pronunciadas si no de una estación relativamente seca. Los niveles lagunares con equisetáceas intercalados entre ambos niveles de bosque indican buena disponibilidad de agua para esta región, al menos para los intervalos de depositación de dichos niveles.

7.7.4 Paleogeografía y Paleoclima

Durante el Jurásico Medio la región comprendida desde el Cerro Madre e Hija hasta el Gran Bajo de San Julián se localizaba a paleolatitudes medias, aproximadamente de entre 42°S (Iglesia Llanos *et al.*, 2006) y 50°S (Scotese, 2003). Scotese (*op. cit.*) interpretó esta zona como perteneciente a la franja climática templado-cálida (Fig. 7.19). Rees *et al.* (2000), a través de un análisis estadístico que combina la morfología foliar y los registros litológicos sensibles al clima (en particular evaporitas y carbón), reconocieron cinco biomas o zonas climáticas en el Jurásico a nivel mundial: subtropical o húmedas en verano, desérticas, húmedas en invierno, templado-cálidas y templado-frías. De las mismas, el Jurásico Medio de La Matilde se hallaría dentro de la franja con inviernos húmedos (*winter wet*) y estacionalidad hídrica. Esta zona incluye el sur de Sudamérica, sur de África excepto costas sur y este, centro de Madagascar y oeste de India.

Volkheimer (1970), Quattrocchio *et al.* (2007) y Volkheimer *et al.* (2008) realizaron una síntesis de la evolución paleoclimática para el Jurásico de Argentina en las regiones de Neuquén, Mendoza y Patagonia Argentina en base a evidencias microflorísticas, las cuales se ven corroboradas con la información macroflorística, paleozoológica e indicadores litológicos. El Jurásico Medio habría presentado un clima cálido y árido con condiciones locales de humedad en Patagonia. En la Cuenca Neuquina se registró un cambio microflorístico importante con la aparición de un complejo polínico denominado *Callialasporites*

(Araucariaceae) presente en estratos del Toarciano tardío (Jurásico Inferior más alto), en ocasiones asociado con especies de *Araucariacites*. La llegada del grupo de las Araucariaceae, representada por *Callialasporites* spp. en el Toarciano, podría indicar para la Cuenca Neuquina un clima más cálido y húmedo que el Jurásico Inferior. Para la provincia de Chubut, la abundante macro- y microflora preservadas en la Formación Cañadón Asfalto, dominadas por Cheirolepidiaceae en asociación con Araucariaceae, indican condiciones de clima cálido y relativamente húmedo, lo cual es confirmado por los diversos restos de vertebrados: dinosaurios, anuros, tortugas y mamíferos. Escapa y Cúneo (2006), en base a estudios de coníferas del Jurásico Medio y Superior de Chubut, enfatizaron que extensos bosques de coníferas o *woodlands*, con un sotobosque dominado por helechos, cubrió la Patagonia durante el Jurásico Medio y Superior, sugiriendo condiciones climáticas homogéneas a lo largo de un gradiente latitudinal extendido.

En particular para la Formación La Matilde (Calloviano – Jurásico Medio más alto) Volkheimer (1969) señaló que se habría depositado durante un lapso de tiempo considerable, y por lo tanto estaría reflejando diferentes condiciones climáticas. Inicialmente habría transcurrido un corto tiempo de clima subhúmedo, luego semiárido y por último condiciones áridas en el Jurásico Medio-Superior. Las condiciones de humedad están representadas, en la macroflora, por helechos arborescentes (*Osmundacaulis* sp., *Millerocaulis* sp.); el clima subhúmedo con estaciones secas por la presencia de grandes troncos de araucariáceas con anillos demarcados, y ciertas condiciones de aridez, determinadas por la presencia de huellas de reptiles (Casamiquela, 1964). También De Giusto (1955) y Mazzoni *et al.* (1981), por la presencia de grandes troncos, briznas, restos de hojas y anuros, concluyeron que la región estaba sujeta a condiciones de clima húmedo. La posición basal del MNBP dentro de la Formación La Matilde correspondería al período subhúmedo de Volkheimer (*op.cit.*).

7.7.5 Paleobiogeografía

Philippe *et al.* (2004) señalaron que *Agathoxylon* fue un género omnipresente en Gondwana y estuvo además ampliamente distribuido en el Hemisferio Norte. El amplio rango temporal y distribución cosmopolita de este tipo plesiomórfico de leño, implica que las plantas parentales colonizaron gran parte de Pangea antes de su fragmentación. Aún más, el género fue capaz de sobrevivir en todas las zonas climáticas entre el Jurásico Inferior y Cretácico Inferior. En cambio, otros tipos de leños coetáneos y aún más jóvenes, parecen haber estado muy controlados por el clima. Entre las coníferas actuales, sólo las Araucariaceae tienen leño del tipo *Agathoxylon*, pero en el período mencionado, otros grupos pueden haberlo tenido, como Pteridospermales y Cheirolepidiaceae.

La zona de inviernos húmedos (*winter wet*) posee una xiloflora gondwánica relativamente diversa (Philippe *et al.*, *op.cit.*). No hay géneros endémicos distintivos, sin embargo se han

hallado los géneros *Protelicoxylon* y *Prototaxoxylon* como presentes únicamente en esta zona del Gondwana, pero también en Laurasia. Ya en el Cretácico Inferior, esta zona fue dominada por *Podocarpoxylon*, en contraste a la mayoría de otras regiones y épocas que fueron dominadas por *Agathoxylon*. *Podocarpoxylon* está presente también en la adyacente zona templado-cálida pero no domina las asociaciones, y su distribución fósil se corresponde fuertemente con la de las actuales *Podocarpaceae*, cuya distribución está controlada principalmente por el clima.

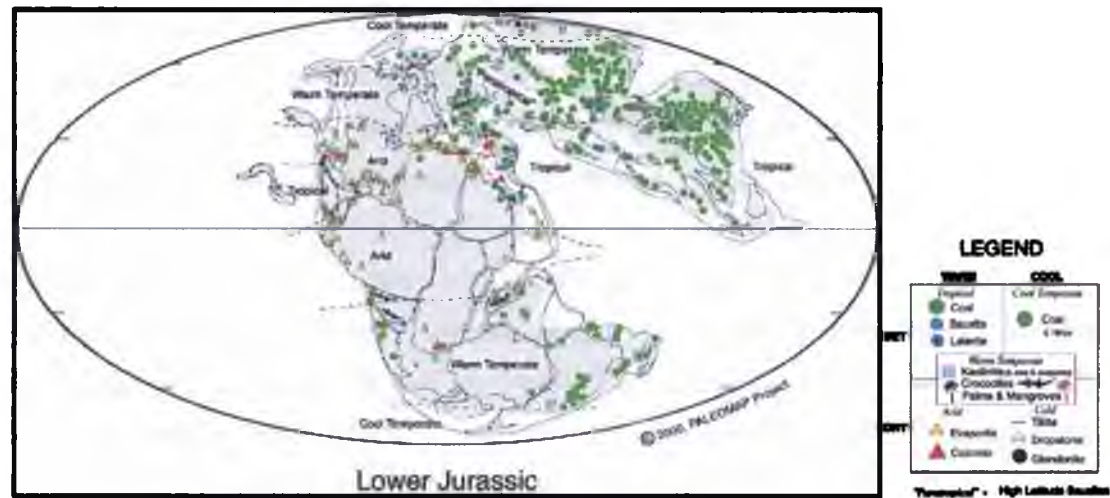


Figura 7.19: Paleogeografía y paleoclimas globales durante el Jurásico Inferior y Medio (Scotese, 2000-2003. En: Paleomap Project). El área del MNP se halla dentro de la zona templado-cálida, con registros de carbón.

7.8 Conclusiones del Capítulo 7

Evidencias paleoclimáticas del MNBP:

- Anillos de crecimiento demarcados, con grosor medio-grande. Leños sensitivos y con histogramas de SA extendidos hacia valores altos.
- Buen número promedio de células por anillo.
- Buen desarrollo del leño tardío con transición gradual de leño temprano a tardío.
- Abundancia de anillos falsos, posición e intensidad variables. Ausencia de anillos de congelamiento.
- Parénquima traumático ausente.
- Importante diámetro promedio de traqueidas.
- Corteza delgada.
- Hojas escuamiformes, anfistomáticas. Baja densidad estomática, estomas hundidos.
- Ejemplares de troncos adultos con diámetros de hasta 3 m.
- Presencia de equisetáceas en los niveles lagunares intercalados entre ambos niveles de bosque *in situ*. Anuros en localidad próxima (Laguna Manantiales) y anuros e invertebrados de agua dulce y paleoflora de zonas húmedas en localidades del Bajo de San Julián, misma Formación La Matilde.
- Presencia de diferentes tipos de hongos en los leños (Capítulo 8).
- Paleolatitud media, 42°-50°S. Localidad perteneciente a la zona templado-cálida (Scotese, 2003) o de inviernos húmedos (Rees *et al.*, 2000). La parte basal de la Formación La Matilde se habría depositado en condiciones de clima subhúmedo con estación seca.
- Sedimentología sin evidencias de sequías severas ni incendios.

La amplitud de los anillos estaría indicando buenas condiciones de crecimiento, probablemente climas templado-cálidos, sin temperaturas bajo cero durante la época de crecimiento, lo cual se infiere por la ausencia de anillos de congelamiento. El leño temprano tiene traqueidas muy anchas, cuyo diámetro radial disminuye gradualmente hacia el leño tardío, el cual posee un espesor moderado y posee paredes celulares sólo ligeramente engrosadas. Esto indicaría una llegada paulatina de condiciones adversas para el crecimiento. A su vez, el diámetro de las traqueidas indicaría buena disponibilidad de agua o condiciones de humedad relativamente alta durante la estación de crecimiento, lo cual se ve corroborado por la presencia de diferentes tipos de hongos en los leños estudiados. Los hongos además indicarían un crecimiento a temperaturas normales superiores a 0°C.

Los leños estudiados son sensitivos, lo cual se corresponde con histogramas de sensibilidad anual expandidos. Esto señala variación interanual en las condiciones de crecimiento en sentido amplio: hídricas, térmicas, lumínicas, etc. Las series de anillos utilizadas

poseen en general menos de 50 anillos, umbral de confiabilidad utilizado por Falcon-Lang (2005 b), sin embargo, la presencia de un carácter cualitativo, como son los anillos falsos, es de relevancia. La gran frecuencia de anillos falsos es probablemente la causa de los altos valores de sensibilidad media registrados, fenómeno visto también en Jefferson (1982); Francis (1984); Chapman (1994) y Brea *et al.* (2005).

Las hojas estudiadas son escuamiformes y con estomas hundidos, lo cual sugiere cierto grado de estrés hídrico, probablemente no severo, considerando los restantes argumentos paleontológicos, sedimentológicos y paleogeográficos.

No existiendo evidencias de restricciones hídricas (aridez) o térmicas (heladas) severas que justifiquen la presencia de anillos falsos, se debe pensar en la posibilidad de defoliaciones por plagas o variaciones importantes en la luminosidad, alterando la tasa de fotosíntesis. La existencia de plagas en bosques fósiles no ha sido aún probada, y no puede por lo tanto ser descartada. Sin embargo, la asociación de estos bosques a ambientes con un vulcanismo muy activo, sugiere como posibilidad el hecho que aún durante el establecimiento, crecimiento y clímax de un bosque, los fenómenos volcánicos hubieran intervenido en forma relativamente frecuente, produciendo ascensos de temperatura y nubosidad durante períodos considerables (¿meses?) que quedaran registrados como anillos falsos.

El escaso grosor de la corteza estaría indicando que estos bosques no debían sufrir incendios como fenómeno usual.

La anatomía de los leños estudiados junto con las evidencias de la paleobiota asociada, la paleogeografía y paleoclimatología, permiten sugerir para esta región la presencia de climas templado-cálidos y subhúmedos, posiblemente con una estación seca que permitiera la demarcación de los anillos de crecimiento, libres de heladas acentuadas durante la estación de crecimiento y con una importante influencia de procesos volcánicos en el crecimiento de los bosques.

7.9 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 7

- Aerts, R., 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 402-407.
- Ash, J., 1983. Growth Rings in *Agathis robusta* and *Araucaria cunninghamii* from Tropical Australia. *Australian Journal of Botany* 31: 269-275.
- Ash, J., 1985. Growth Rings and Longevity of *Agathis vitiensis* (Seeman) Benth. & Hook. F. ex Drake in Fiji. *Australian Journal of Botany* 33: 81-88.
- Axelrod, D., 1966. Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution* 20: 1-15.
- Berendse, F., 1994. Litter decomposability –a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology* 82: 187-190.
- Berendse, F. y Aerts, R., 1987. Nitrogen-use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* 1: 293-296.
- Boninsegna, J.A. y Holmes, R.L., 1978. Estudios dendrocronológicos en los Andes centrales y Patagónico-fueguinos. *Anales del Ianigla*: 75-91.
- Brea, M., 1995. *Estudio de la Paleoflora de la secuencia triásica de Agua de la Zorra, Provincia de Mendoza*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 202 pp.
- Brea, M., 1998. Análisis de los anillos de crecimiento en leños fósiles de coníferas de la Formación La Meseta, Isla Seymour (Marambio), Antártida. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 163-175.
- Brea, M., Matheos, S., Zamuner, A. y Ganuza, D., 2005. Análisis de los anillos de crecimiento del bosque fósil de Víctor Szlápelis, Terciario inferior del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 42: 407-418.
- Brison, A-L., Philippe, M. y Thevenard, F., 2001. Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? *Paleobiology* 27: 531-538.
- Burns, B., 1991. The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. PhD Thesis. Department of Geography. University of Colorado, EEUU. 211 pp.
- Casamiquela, R. M., 1964. *Estudios Icnológicos*. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Plata: 1-230.
- Chabot, B.F y Hicks, D.J., 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chapman, J.L., 1994. Distinguishing internal developmental characteristics from external palaeoenvironmental effects in fossil wood. *Review of Palaeobotany and Palynology* 81: 19-32.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. y Chapin, F.S., 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.

- Creber, G.T., 1977. Tree rings: a natural data storage system. *Botanical Review* 50: 349-383.
- Creber, G.T. y Chaloner, W.G., 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Botanical Review* 50: 357-448.
- Creber, G.T. y Francis, J.E., 1999. Fossil tree-ring analysis: palaeodendrology. En: Jones, T.P. y Rowe, N.P. (Eds). *Fossil Plants and Spores: modern techniques*. Geological Society, London: 245-250.
- Creber, G.T. y Ash, S.R., 1990. Evidence of widespread fungal attack on Upper Triassic trees in Southwestern U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology* 63: 189-195.
- Cúneo, N.R., 1991. Structural and paleoenvironmental analysis of the Jurassic *Araucaria* petrified forest from Patagonia, Argentina. *American Journal of Botany* 78. Supplement: 111.
- De Giusto, J. M., 1955, Informe geológico preliminar, zona San Julián.- *Yacimientos Petrolíferos Fiscales*. (Informe inédito). 15 pp, Buenos Aires.
- Del Fueyo, G.M., 1991. Una nueva Araucariaceae cretácica de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 28: 149-161.
- Del Moral, R. y Bliss, L.C., 1993. Mechanisms of primary succession: insights resulting from the eruption of Mt. St. Helens. *Advances in Ecological Research* 24: 1-66.
- Donoso, C., 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. Editorial Universitaria. 483 pp.
- Eckstein, R.L. y Karlsson, P.S., 1997. Above-ground growth and nutrient use by plants in a subarctic environment: effect of habitat, life-form and species. *Oikos* 79: 311-324.
- Enright, N.J. y Hill, R.S., 1995. *Ecology of the southern conifers*. Melbourne University Press, Melbourne. 342 pp.
- Escapa, I. y Cúneo, N.R., 2006. *New Middle-Late Jurassic Conifers from Chubut Province, Patagonia, Argentina*. Botany 2006, Abstracts. Disponible en: <http://www.2006.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aId=715>
- Escapa, I., Sterli, J., Pol, D. y Nicoli, L., 2008. Jurassic tetrapods and flora of Cañadón Asfalto Formation in Cerro Cóndor area, Chubut province. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63: 613-624.
- Escudero, A., Del Arco, J.M., Sanz, I.C. y Garrido, M.V., 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- Falaschi, P., Zamuner, A.B. y Foix, N., 2009. Una nueva Equisetaceae fértil de la Formación La Matilde, Jurásico Medio, Argentina. *Ameghiniana* 46: 263-272.
- Falcon-Lang, H., 1999. The Early Carboniferous (Courceyan-Arundian) monsoonal climate of the British Isles. *Geological Magazine* 136: 177-187.
- Falcon-Lang, H., 2000 a. A method to distinguish between woods produced by evergreen and deciduous coniferopsids on the basis of growth ring anatomy: a new palaeoecological tool. *Palaeontology* 43: 785-793.

- Falcon-Lang, H., 2000 b. The relationship between leaf longevity and growth rings markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 317-328.
- Falcon-Lang, H., 2005 a. Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. *Paleobiology* 31: 434-444.
- Falcon-Lang, H., 2005 b. Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for fossil wood systematics and palaeoclimatic studies. *Palaeontology* 48: 171-183.
- Francis, J.E., 1984. The seasonal environment of the Purbeck (Upper Jurassic) fossil forests. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 48: 285-307.
- Francis, J.E., 1986. Growth rings in Cretaceous and Tertiary wood from Antarctica and their palaeoclimatic implications. *Palaeontology* 29: 665-684.
- Francis, J.E. y Poole, I., 2002. Cretaceous and early Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil wood. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 182: 47-64.
- Fritts, H.C., 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London. 567 pp.
- Fritts, H.C., Smith, D.G., Cardis, J.W. y Budelsky, C.A., 1965. Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in northern Arizona. *Ecology* 46: 393-401.
- Gnaedinger, S.C., 2000. Lefios gimnospermi de la Formación La Matilde, Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *11º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (S. M. de Tucumán) *Resúmenes*: 38.
- Gnaedinger, S.C., 2001. Especies de *Araucarioxylon* Kraus de la Formación La Matilde, Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 38. Suplemento: 34 R.
- Gnaedinger, S.C., 2003. *Paleoxiloflora Jurásica de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián, Provincia de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral. Fac. de Cs. Exactas, Físicas y Naturales. UNCOR. 222 pp.
- Gnaedinger, S.C., 2007 a. Podocarpaceae woods (Coniferales) from middle Jurassic La Matilde formation, Santa Cruz province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 147: 44-93.
- Gnaedinger, S.C., 2007 b. *Planoxylon* Stopes, *Protelicoxylon* Philippe y *Herbstiloxylon* nov. gen. (Coniferales) de la Formación La Matilde (JurásicoMedio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 44: 321-336.
- Gnaedinger, S.C. y Herbst, R., 2006. El género *Prototaxoxylon* Kräusel y *Dolianiti* (Taxales) de la Formación La Matilde (Jurásico Medio), Gran Bajo de San Julián, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 43: 123-138.
- Herbst, R., Lutz, A. I., Gallego, O.F. y Acevedo, E.B., 1995. El bosque petrificado del Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Resúmenes de la Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina 1994* (Addenda). *Ameghiniana* 32: 107.

- Herbst, R. y Zalazar, E.B., 1998. Revisión de la flora matildense del Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Facena* 14: 7-24.
- Holmes, R., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin* 43: 69-75.
- Ibáñez, C. y Zamuner, A.B., 1996 Presence of Hyphomycetes (Deuteromycetes) in cones of *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen, Middle Jurassic of Patagonia. *Mycotaxon* 59: 137-143.
- Iglesia Llanos, M.P., Riccardi, A.C. y Singer, S.E., 2006. Palaeomagnetic study of Lower Jurassic marine strata from the Neuquén Basin, Argentina: A new Jurassic apparent polar wander path for South America. *Earth and Planetary Science Letters* 252: 379-397.
- Ilic, J., 1995. Distinguishing the woods of *Araucaria cunninghamii* (Hoop pine) and *Araucaria bidwillii* (Bunya pine). *LAWA Journal* 16: 255-260.
- Jefferson, T.H., 1982. Fossil forests from the Lower Cretaceous of Alexander Island, Antarctica. *Palaeontology* 25: 681-708.
- Jefferson, T.H., 1987. The preservation of conifer wood: examples from the Lower Cretaceous of Antarctica. *Palaeontology* 30: 233-249.
- LaMarche, V.C., 1982. *Sampling strategies*. En: Hughes, M.K., Kelly, P.M., Pilcher, J.R., LaMarche, V.C. (eds.). *Climate from Tree Rings*. Cambridge University Press, p.4.
- LaMarche, V.C. y Hirschboeck, K.K., 1984. Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions. *Nature* 307: 121-126.
- Lambers, H., Chapin, F.S., y Pons, T.L., 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York. 540 pp.
- Leo, R.F. y Barghoorn, E.S., 1976. Silicification of wood. *Botanical Museum Leaflets* 25: 47 pp.
- Lieubeau, V., Genthon, P., Stievenard, M., Nasi, R. y Masson-Delmotte, V., 2007. Tree-rings and the climate of New Caledonia (SW Pacific). Preliminary results from Araucariaceae. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 253: 477-489.
- Lusk, C.H., 2001. Longevidad foliar de algunas coníferas de los bosques templados de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 711-718.
- Mazzoni, M.M., Spalletti, L.A., Ifigüez Rodríguez, A.M. y Teruggi, M., 1981. El Grupo Bahía Laura en el Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz. *8º Congreso Geológico Argentino, Actas* 3: 485-507.
- Oribe, Y. y Kubu, T., 1997. Effect of heat on cambial reactivation Turing winter dormancy in Evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology* 17: 81-87.
- Parrish, J.T. y Spicer, R.A., 1988. Middle Cretaceous wood from the Nanushuk Group, Central North Slope, Alaska. *Palaeontology* 31: 19-34.
- Philippe, M., Bamford, M., McLoughlin, S., Alves, L.S.R., Falcon-lang, H.J., Gnaedinger, S., Ottone, E.G., Pole, M., Rajanikanth, A., Shoemaker, R.E., Torres, T. y Zamuner, A.,

2004. Biogeographic análisis of Jurassic-Early Cretaceous wood assemblages from Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 141-173.
- Pole, M., 1999. Structure of a near-polar latitude forest from the New Zealand Jurassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 121-139.
- Quattrocchio, M.E., Martínez, M.A. y Volkheimer, W., 2007. Las floras jurásicas de la Argentina. Asociación Paleontológica Argentina. *Ameghiniana 50° Aniversario, Publicación Especial* 11: 87-100.
- Rees, P. M., Ziegler, A.M. y Valdes, P. J., 2000. Jurassic Phytogeography and Climates: new data and model comparisons. En: Huber *et al.* (Eds.). *Warm climates in Earth History*. 297-318. En: <http://geo.arizona.edu/~rees/index.html>
- Reich, P.B., 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life-span, structure and function of leaves in contrasting life-forms and climates: "the blind men and the elephant retold". *Functional Ecology* 7: 721-725.
- Reich, P.B., Koike, T., Gower, S.T. y Schoettle, A.W., 1995. Causes and consequences of variation in conifer leaf life span. En: Smith, W.K. y Hinkley, T.M. (Eds.). *Ecophysiology of coniferous forests*: 225-253. Academic Press, San Diego, California.
- Rohlf, F.J., 2004. Tps Dig 2. Disponible en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Savidge, R.A., 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation: a review. *LAWA Journal* 17: 269-310.
- Savidge, R.A. y Wareing, P.F., 1984. Seasonal cambial activity and xylem development in *Pinus contorta* Dougl. in relation to endogenous indol-3-ylacetic and (S)-abscisic acid levels. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 676-682.
- Schopf, J.M., 1975. Modes of fossil preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 20: 27-53.
- Scotese, C.R., 2003. Early and Middle Jurassic Climate. En: *Paleomap Project. World Wide Web*: <http://www.scotese.com/ejurclim.htm>
- Stein, C.L., 1982. Silica recrystallization in petrified wood. *Journal of Sedimentary Petrology* 52: 1277-1282.
- Stockey, R.A. y Taylor, T.N., 1978. On the structure and evolutionary relationships of the Cerro Cuadrado fossil conifer seedlings. *Botanical Journal of the Linnean Society* 76: 161-176.
- Thorn, V., 2005. A middle Jurassic fossil forest from New Zealand. *Palaeontology* 48: 1021-1039.
- Vakhrameev, V.A., 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the earth. Cambridge University Press, 318 pp.
- Veblen, T.T., 1982. Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9: 11-28.
- Veblen, T.T., Burns, B.R., Kitzberger, T., Lara, A. y Villalba R., 1995. The ecology of the conifers of southern South America. En: N. Enright & R. Hill (Eds.) *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Parkville, Australia. 342 pp.

- Volkheimer, W., 1969. Palaeoclimatic Evolution in Argentina and Relations with other Regions of Gondwana. En: *Gondwana Stratigraphy*, Earth Sciences 2, IUGS-UNESCO Symposium (Buenos Aires, 1967), Actas 551-587, París.
- Volkheimer, W. 1970. Jurassic Microfloras and Paleoclimates in Argentina. *II Internacional Gondwana Symposium. International Union of Geological Sciences, Proceedings and Papers*: 543-549. Pretoria.
- Volkheimer, W., Quattrocchio, M.E. y Cabaleri, N.G., 2001. Palynology and paleoenvironment of the lacustrine Cañadón Asfalto Formation, Jurassic of Central Patagonia, Argentina. *34th Annual Meeting of the American Association of Stratigraphic Palynologists, Abstracts*. Volume 43: San Antonio.
- Volkheimer, W., Rauhut, O.W.M., Quattrocchio, M.E. y Martínez, M.A., 2008. Jurassic palaeoclimates in Argentina, a review. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63: 549-556.
- Yadav, R.R. y Bhattacharyya, A., 1996. Climatic significance of growth rings in the Mesozoic woods from India. *The Palaeobotanist* 45: 57-63.
- Zamuner, A.B. y Falaschi, P., 2005. *Agathoxylon matildense* n. sp., leño araucariáceo del Bosque Petrificado del cerro Madre e Hija, Formación La Matilde (Jurásico medio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 42: 339-346.

CAPÍTULO 8. EVIDENCIAS DE INTERACCIONES CON OTROS ORGANISMOS

8.1 Introducción

De las interacciones entre los diferentes niveles tróficos de los ecosistemas fósiles, probablemente las más conocidas son aquellas entre plantas y artrópodos (especialmente insectos), y pueden ser clasificadas en alimentación, refugio, transporte y reproducción (Scott *et al.*, 1992). Frecuentemente se hallan evidencias de dicha interacción asociadas también a hongos y bacterias, dado que por lo común la colonización inicial de la planta posibilita el posterior ingreso de otros organismos, constituyendo una verdadera sucesión.

En los ecosistemas fósiles, las evidencias de interacciones pueden ser rastreadas ya desde el Período Devónico, momento en que las plantas colonizaron la Tierra. En el conocido Chert de *Rhynie* (Devónico Inferior-Medio) se hallan evidencias de daños generados por insectos y cavidades acelulares asociadas al crecimiento de hifas fúngicas y sus estructuras reproductivas (Taylor *et al.*, 2003).

Se describen a continuación las evidencias de interacciones entre las plantas (árboles) y otros tipos de organismos en el MNBP: hongos y artrópodos.

8.2 Hongos causantes de tumores

Se ha encontrado, dentro del nivel de Bosque Principal, un cuerpo globoso de naturaleza evidentemente leñosa, con numerosas circunvoluciones que le otorgan aspecto de tumor (Figs. 8.1 G, H). El mismo mide 60 cm de largo x 30 cm de ancho máximo, y se encuentra en conexión a un gran fragmento leñoso que perteneció a un tronco adulto. Asimismo, se han observado cuerpos tumorales de aspecto similar en otros troncos, pero de dimensiones mucho menores y pocas veces sobresalen mucho de la superficie del tronco (Figs. 6.31 G y 6.32 E-G). No se han hallado trabajos científicos de tumoraciones de este tipo en *Araucariaceae* fósiles o actuales, tan sólo se han encontrado en internet fotos turísticas de tumores gigantescos (*burls*) en *Araucaria bidwillii* de las Montañas Bunya (Queensland, Australia) y en *A. araucana*, de aspecto muy semejante al fósil observado (Fig. 8.1 I, J). El aspecto externo es muy similar al de los tumores generados por diversos grupos fúngicos y posiblemente bacterianos (Beaulieu, 2009) en actuales gimnospermas y angiospermas, y al hallarse una reacción del hospedador, la interacción se describe como parasitismo. Esta interacción se presenta a modo de novedad, su estudio detallado excede los límites del presente trabajo y será objeto de análisis en un futuro próximo.

8.3 Hongos causantes de podredumbres

Se halló también dentro del Bosque Principal, un tronco de 35 cm de diámetro aproximadamente, el cual presenta en sección transversal un aspecto completamente cribado, con oquedades (bolsillos acelulares) ovales o semicirculares con un relleno mineral translúcido, muy diferente a la coloración del resto del tronco (Fig. 8.1 C-E). Idénticas características se han hallado en cicatrices de ramas de diferente diámetro en los ejemplares del sendero turístico. (Fig. 6.19 E).

De este tronco procede el ejemplar LPPB 13727, que es asignado por su anatomía a *Agathoxylon matildense* y presenta anillos falsos al igual que otros ejemplares del Bosque Principal. Se analizaron las tres secciones usuales mediante cortes delgados: LPPm 1862, 1863 y 1864 (Figs. 4.14, 4.15). En corte transversal, las oquedades miden de 0,5-3 (1,2) mm de largo x 0,2-1 (0,6) mm de ancho, siendo algo elongadas en el sentido radial del leño. En los cortes longitudinales, alcanzan entre 3 y 10 (6) mm de longitud aproximadamente. Las oquedades presentan un relleno acelular, completamente translúcido, con un aspecto fibroso de disposición radial a modo de abanico. El mismo fue estudiado bajo microscopio petrográfico y presenta extinción ondulante y aspecto colorido, tratándose probablemente de acículas de calcedonia, a diferencia de las paredes celulares que son de color negro, tratándose probablemente de ópalo. El análisis bajo MEB permitió observar una mineralización diferencial de algunas oquedades, con un sector externo de aspecto liso o suavemente radiado; y un sector central con importante desarrollo de cristales a modo de geoda (Fig. 8.2 A).

En proximidad de las oquedades, las paredes se presentan muy adelgazadas y aparecen corpúsculos de forma esférica, color rojizo o marrón oscuro y aspecto rugoso, de 4-15 μm de diámetro, mayormente 9-15 μm , solitarios o frecuentemente en grupos. Los mismos ocupan el lumen celular, las oquedades o ambos, más raramente las células radiales. Bajo MEB se pudo observar dichos corpúsculos, los cuales corresponden probablemente a formaciones de piritita framboidal (Figs. 8.2 B-E).

Se observaron hifas filamentosas atravesando los lúmenes de las traqueidas en el corte transversal, con menor frecuencia a lo largo de las células radiales. Bajo MEB, se observa cómo las hifas atraviesan espacios intercelulares desde un lumen celular a otro, característica detectada en este ejemplar y también en algunos del nivel de la Barda Blanca (LPPB 13719 y LPPB 13720, Fig. 8.2 F-H). Las mismas miden 1,5-3 μm de ancho y son simples o poco ramificadas. En pocos casos se detectaron protuberancias en las hifas (posibles *clamp connections*). En los cortes longitudinales, las hifas atraviesan los lúmenes celulares en forma transversal a las paredes celulares o se extienden a lo largo del lumen celular, en cuyo caso pueden estar ramificadas. Se evidenció una importante degradación de las paredes radiales y tangenciales, pudiendo presentar fisuras helicoidales de forma sigmoidal (Fig. 4.14, 4.15).

En proximidad al ejemplar anterior, se hallaron también otros que presentan una superficie externa de aspecto reticulado (Fig. 8.1 A), debido a la división del leño en fragmentos rectangulares o cúbicos de aproximadamente 1 cm de lado. El mismo presenta similitudes con los leños afectados por podredumbre castaña o podredumbre blanda (Fig. 8.1 B), pero no se realizaron aún secciones del material que aporten evidencia anatómica al respecto.

Comparación y discusión

Los hongos que provocan pudrición de la madera producen enzimas extracelulares que descomponen la pared de la célula leñosa. Las características de crecimiento del hongo y el tipo de sistema degradativo, producen patrones de decaimiento diferentes y reconocibles. Dependiendo del tipo de pudrición, distintos cambios físicos, químicos y morfológicos ocurren en la madera, generando patrones que han sido clasificados en tres categorías distintivas, cuyos nombres se basan en características visuales de la descomposición avanzada y se denominan podredumbre blanca, castaña y blanda. Dos grupos mayores de hongos producen la descomposición de la madera, agrupados dentro de la Subdivisión Basidiomycota, son los hongos causantes de podredumbre blanca y castaña.

El patrón degradativo descrito para LPPB 13727 y las cicatrices de ramas, es distintivo y puede ser asignado a los hongos generadores de podredumbre blanca en bolsillos o *white pocket rot fungi*. El hallazgo de ramas afectadas concuerda con las observaciones actuales, en las cuales el ingreso del hongo al tronco principal desuele darse a través de la rotura de ramas. Existen muchas especies que pueden causarla: algunas degradan preferentemente la lignina, dejando bolsillos con un relleno blanco de células desintegradas, formado enteramente por celulosa, mientras que otros degradan lignina y celulosa simultáneamente (Blanchette, 1984; Eriksson *et al.*, 1990).

Un ejemplo del primero es *Phellinus pini* (Thore:Fr.) Amez, el cual afecta numerosas especies de coníferas actuales. Los cuerpos fructíferos del hongo son duros, leñosos y perennes, y crecen sobre árboles vivos, frecuentemente adyacentes a cicatrices de ramas rotas, y en casos de infección extensiva, pueden formar más cuerpos a lo largo del tronco (Blanchette, 1980). Liberan sus esporas en períodos de clima frío y húmedo. Las esporas reingresan al árbol o a otros árboles a través de heridas de ramas rotas por viento o el peso de la nieve, en menor frecuencia por heridas en la corteza por fuego o daño de insectos. En otros casos, las raíces del árbol pueden ser penetradas por rizomorfos que crecen a partir del suelo, procedentes de árboles cercanos infectados (Creber y Ash, 1990). La podredumbre progresa desde los tejidos vivos y avanza a través del duramen, compuesto mayor o enteramente por tejido muerto. La infección sólo mata al árbol si es muy severa y generalizada, si el árbol muere, el hongo puede continuar nutriéndose de los tejidos muertos (Blanchette, *op.cit.*).

En el leño, los síntomas incluyen en sección longitudinal, la presencia de bolsillos acelulares elongados, con un relleno blanco, que constituyen zonas donde el hongo degradó la lignina pero no la celulosa. En sección transversal veremos claramente los bolsillos de forma circular o irregular, rodeados de células con signos de delignificación: estas células carecen de laminilla media, que es donde se concentra mayormente la lignina, mientras que permanecen las paredes celulósicas, y se produce en consecuencia una separación de las células. La degradación suele localizarse en las células colonizadas por hifas fúngicas, y suelen quedar cantidades importantes de leño no degradado incluso hasta estadios avanzados de podredumbre, recién en este momento la madera pierde resistencia.

Dado que la infección comienza por la albura cuando el árbol aún está vivo, este tipo de hongos puede ser clasificado como parásito, criterio seguido por Blanchette (1980) y por Creber y Ash (1990). Por otro lado, como el hongo se nutre esencialmente de tejidos muertos, puede ser también considerado un saprófito, criterio seguido por autores como Stubblefield y Taylor (1986) y Taylor *et al.* (2008). En los leños estudiados, no existen evidencias de reacción a un organismo parásito (ej. hinchamientos o aposición en la superficie interna de las células como mecanismo de aislamiento del hongo de células no infectadas, también la producción de gran cantidad de resinas). Sin una clara evidencia de algún tipo de respuesta del hospedador a la infección, el parasitismo puede aparecer muy similar al saprofitismo y mutualismo (Taylor *et al.*, *op.cit.*). Por estos motivos, se considera más probable que el modo de acción de estos hongos fuera esencialmente saprófito, sugiriéndose como posibilidad su eventual acción parásita al ingresar a través de ramas rotas.

Este tipo de podredumbre ha sido descripto para especímenes de *Callixylon* del Devónico Superior, (Stubblefield *et al.*, 1985), para *Vertebraria* del Pérmico de Antártida, *Araucarioxylon* del Triásico de Antártida (Stubblefield y Taylor, 1986) y formas similares de podredumbre también para *Araucarioxylon arizonicum* del Triásico de Arizona (Creber y Ash, 1990). Para localidades de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián, Gnaedinger (2003) describió ejemplares con podredumbre blanca en bolsillos muy similares a los que aquí se describen. Para el MNPB, Singer y Archangelsky (1958) describieron un tipo de Basidiomycetes, *Phellinites degiustoi* Singer y Archangelsky; mientras que Ibáñez y Zamuner (1996) describieron un hongo imperfecto asignado a *Paleopericonia fritzschii* Ibáñez y Zamuner. El holotipo de *P. degiustoi* fue descripto inicialmente como un cuerpo fructífero de origen fúngico, sin que se observaran esporas, basidios o *clamp connections*. Como fue hallado separado de otros restos vegetales, no se pudo determinar si la especie era parásita o saprófita ni tampoco de qué especie (*A. mirabilis*, *P. patagonica* o *A. sanctaecrucis*) en particular (Singer y Archangelsky, 1958). Hibbett *et al.* (1997) reestudiaron el holotipo y materiales adicionales de la misma localidad tipo, describiendo la anatomía de todos los ejemplares en corte transversal formada por dos tipos de capas: existen áreas de forma lenticular, constituidas por células de

paredes delgadas y más o menos redondeadas, con espacios dispersos en el interior de dichas áreas, que podrían ser canales o restos de células. Separando estas áreas lenticulares se hallan bandas de aspecto estriado, formadas por capas alternantes de células oscuras, de paredes engrosadas y dispuestas en filas, y células claras, de paredes finas. La estructura celular de *Phellinites* indica que es de origen biológico, pero no hay evidencia de hifas u otras estructuras fúngicas, mientras que concuerda muy bien con la estructura de la corteza externa (ritidoma) de numerosas coníferas actuales, incluyendo *Araucaria angustifolia* y *A. cunninghamii* estudiadas por los autores. En efecto, las regiones estriadas son interpretadas como series de peridermis, y las áreas lenticulares como regiones de floema secundario y otros tejidos secundarios. Los espacios abiertos dispersos en las áreas lenticulares podrían ser canales resiníferos o restos de grupos de esclereidas. Los ejemplares de *Phellinites* hallados en la colección del MNBP (LPPB 6098 a 6103) son de morfología muy similar a los ejemplares de corteza colectados en esta tesis procedentes del MNBP (LPPB 13776) y especialmente aquél de Laguna Manantiales (LPPB 13723) y en corte transversal se observa el aspecto bandeado antes mencionado, reforzando la hipótesis de Hibbett *et al.* (1997). Por este motivo, se acepta la reinterpretación de *Phellinites degiustoi* como la corteza externa de una conífera, posiblemente relacionada con las Araucariaceae.

Respecto de la presencia de pirita framboidal en las oquedades acelulares, lúmenes y raramente células radiales de este mismo ejemplar (LPPB 13727), se puede señalar que la mayoría de los estudios realizados sobre el origen de la pirita framboidal indican como condición esencial la existencia de un ambiente reductor, rico en materia orgánica, en el cual actúan bacterias reductoras de sulfatos que originan pirita (Osterrieth, 1992). Pons (1965) describió tres tipos de piritas framboidales, dentro de las cuales las aquí halladas se clasificarían como pirita secundaria: aquella que se origina en suelos poco evolucionados pedogenéticamente y siempre asociada a restos de tejidos vegetales.

El ejemplar de aspecto reticulado (Fig. 8.1 A) es similar al patrón característico de podredumbre castaña (*brown rot*) o podredumbre blanda (*soft rot*). En la podredumbre castaña, los hongos producen una despolimerización de la celulosa durante estadios incipientes de colonización del leño, la madera residual es marrón y suele romperse en piezas cúbicas cuando está seca. Los hongos generadores de podredumbre blanda degradan también la celulosa y pueden generar igualmente la rotura cúbica del ejemplar, resultando a veces difícil de distinguir de la podredumbre castaña. No disponiendo de cortes delgados del ejemplar, se lo asigna tentativamente a este tipo de podredumbre.

La descomposición de la madera es de naturaleza esencialmente biológica, ocurre principalmente por hongos, particularmente los Basidiomycetes, que utilizan las holocelulosas y ligninas para sus procesos metabólicos. La fosilización, con preservación de detalles

histológicos, se limita a ciertas situaciones geológicas y depende de parámetros particulares (humedad, temperatura, oxígeno, pH, ubicación sedimentaria) que detengan o limiten la actividad microbiana, especialmente la de los hongos degradadores de lignina (Leo y Barghoorn, 1976). El hallazgo de ejemplares completos y de cicatrices de ramas con evidencia de un avanzado grado de podredumbre indica que: 1. **la humedad ambiental habría sido relativamente alta, pero no excesiva.** La actividad microbiana se detiene en leños con un contenido de humedad de menos del 20% del punto de saturación de las fibras, mientras que el crecimiento fúngico cesa cuando el espacio celular se llena completamente de agua, eliminando el oxígeno. 2. **La temperatura ambiente probablemente no era inferior a 0°C.** La temperatura óptima para el crecimiento de la mayoría de los hongos lignófagos es de entre 2-30°C, por debajo de 4 y por encima de 40°C cesa prácticamente por completo su actividad. 3. **La permineralización de los troncos ocurrió con posterioridad a la degradación del leño por acción fúngica,** dado que la misma debió ocurrir en condiciones de oxigenación. La exclusión del oxígeno es tal vez la condición más esencial para la preservación del leño, dado que la mayoría de los organismos que la degradan requieren oxígeno para su respiración. 4. **Respecto del pH,** los hongos lignófagos pueden tolerar un rango bastante amplio de pH, entre 4-9, pero son más activos entre 4,5-7.

8.4 Invertebrados patógenos

A) Material estudiado: LPPB 13724 y LPPm 1855, 1856 y 1857 (Fig. 8.3.A-J)

Los ejemplares leñosos fueron extraídos del ejemplar W5, ubicado en el Bosque Principal, que se asigna a *Agathoxylon matildense*. Se detectaron dos tipos de galerías:

- **Galerías transversales al eje del tronco:** en sección transversal se observan dos galerías mayores de 4 cm de largo x 0,5 y 0,6 cm de ancho, no ramificadas, con relleno mineral blancuzco y sin estructuras observables a simple vista; o más raramente translúcido y de aspecto granulado. No se ramifican y terminan en extremos redondeados. En sección longitudinal radial se observan éstas y otras galerías, numerosas, de forma ovalada o semiesférica y miden 0,4 a 0,6 cm de ancho x 0,6-0,7 cm de alto. Algunas se presentan superpuestas.
- **Galerías esencialmente paralelas al eje del tronco, en parte transversales al mismo:** en sección transversal se observan tres galerías de 7, 8 y 15 mm de largo x 0,5-2 mm de ancho, dos de ellas parecen tener bifurcaciones terminales. El relleno es blancuzco o rojizo, y se presenta sin estructuras internas o bien con una cierta rugosidad. En sección longitudinal radial se observa que en realidad se trata de dos galerías, una de ellas bifurcada, que corren principalmente en forma paralela al eje del tronco y miden entre 3 y 5 mm de ancho. Los bordes de las galerías son de color más oscuro.

Los cortes delgados incluyeron el sector de galerías de mayor tamaño (transversales), las cuales se encuentran rellenas de coprolitos de forma ovoide o semiesférica y escaso material vascular desagregado, sin una disposición o arreglo particular (Fig. 8.3 E, F). Los bordes de las galerías están formados por traqueidas cortadas en bisel, a menudo con un cierto efecto de cizalla que produce el amontonamiento de los extremos y puede tener además un color oscuro. Las galerías no parecen generar disturbios en el ordenamiento de los elementos vasculares, que rodean las galerías en forma intacta, excepto por el borde cortado. Los coprolitos son de tamaño mediano: entre 100-200 μm de diámetro, frecuentemente entre 150-200 μm ; internamente parecen estar compuestos de material vascular desintegrado, no pudiéndose identificar caracteres anatómicos (Fig. 8.3 G).

En ciertos sectores de las galerías se observan hifas fúngicas tabicadas (conidióforos) y ramificadas, de 2-3 μm de ancho, terminadas en manojos de cuerpos esféricos de 4,5 μm de ancho máximo (conidios, Fig. 8.3 H), frecuentemente asociadas a los coprolitos (Fig. 8.3 I) o incluso partiendo de ellos (Fig. 8.3 J). Los conidios parecen disponerse en cadena.

El segundo grupo de galerías descriptas (paralelas al eje) presentan bordes oscuros, a semejanza del tejido necrótico que se produce en leños y hojas como respuesta a un patógeno, mientras la planta aún vive. Genise y Hazeldine (1995) lo adjudican a la entrada de agua y acción de hongos). Las mismas no fueron aún estudiadas en corte delgado, lo cual será analizado en próximas investigaciones.

B) Material estudiado: LPPB 13732, LPPm 1873, 1874, 1875 (Figs. 4.24, 4.25, 8.3 K-L)

El ejemplar leñoso fue extraído del árbol identificado como W187 del sendero turístico, un individuo adulto de aproximadamente 2,5 m de diámetro. En muestra de mano, se observan en la sección transversal tres galerías de 15 a 30 mm de longitud y 1-1,5 mm de ancho, aparentemente conectadas entre sí en un origen común y terminando en extremos levemente ensanchados. Las mismas corren en forma perpendicular al eje del tronco y no poseen relleno mineral, sino que tienen un aspecto esponjoso, con diminutos espacios huecos (Fig. 8.3 K). Tienen cierta similitud en su aspecto superficial con las galerías de menor tamaño descriptas para LPPB 13724, pero tienen una disposición transversal al eje, sin observarse un desarrollo longitudinal importante.

En los cortes delgados, no se observó ningún tipo de relleno en las galerías, pero sí anomalías anatómicas, esencialmente en corte longitudinal tangencial. Allí se evidencia traumatismo con producción de radios excepcionalmente grandes y completamente biseriados (Figs. 4.25 E, F y 8.3 L): un radio normal de 8 células de altura mide 123 μm de altura, con células de 20,7 μm de alto x 19 μm de ancho. Los radios anormales miden entre hasta 334 μm de alto, con células de 50 μm de alto x 54 μm de ancho. Además de la biseriación, se observa

una gran irregularidad en la disposición de sus células y frecuentemente, contenidos oscuros, probablemente resinas. En Corte Transversal se aprecian igualmente los radios ensanchados y con contenidos oscuros (Fig. 4.24 C).

Comparaciones y discusión

En general, las perforaciones en el leño o tejidos del tallo contienen coprolitos, pero si éstos están ausentes, adjudicar las perforaciones a artrópodos puede resultar problemática debido a ciertos procesos de preservación, como ser determinados tipos de mineralización (crecimiento de calcita esferulítica o sílice) o degradación fúngica (Scott *et al.*, 1992), pero en general suelen presentar algún patrón o distribución determinadas (Genise y Hazeldine, 1995; Scott *et al.*, *op.cit.*).

LPPB 13724 presenta dos tipos de galerías claramente diferenciables: unas de mayor tamaño, orientadas en forma transversal al eje, y otras de menor tamaño, orientadas en forma paralela al eje.

Las primeras se hallan rellenas de coprolitos, por lo cual se las puede asignar a la actividad de artrópodos. Scott y Taylor (1983) consideraron que los coprolitos de las dimensiones aquí halladas (entre 150 μm y 1 mm) corresponderían a la Clase 2 de coprolitos, producidos por colémbolos o miriápodos. Los coprolitos tipo 2 son típicamente redondos en sección, pero se han descrito formas irregulares. Pueden ser homogéneos, formados por una costra externa de material vegetal no identificable, y aparecen con frecuencia en ejes podridos. Los coprolitos pueden provenir de animales que se alimentaban de vegetales vivos en el dosel arbóreo o el suelo del bosque, en otros casos provienen de animales que consumían materia vegetal muerta en variados estados de decaimiento, o bien pueden derivar de animales que habitaban el suelo o pantanos. Las perforaciones de leños han sido asignadas a larvas de escarabajos coleópteros (Cichan y Taylor, 1982), ácaros oribátidos y miriápodos. En general, los ácaros se alimentan de material leñoso parcialmente descompuesto, aunque se desconoce si se alimentan de los tejidos vegetales propiamente dichos o de los hongos presentes por el mismo proceso de decaimiento. Respecto de los coleópteros, existen diversas familias de escarabajos xilófagos, como los curculiónidos, anóbidos, lictidos, escolítidos y platipódidos, aunque probablemente los más conocidos por su acción destructora de la madera son los cerambícidos, debido a su gran tamaño.

Existen por un lado, evidencias que podrían sugerir que las galerías transversales aquí descritas correspondieran a larvas de cerambícidos. Las larvas poseen una longitud de 10 a 50 mm, y los insectos adultos de 30 a 100 mm (Remacha-Gete, 2003). En esta familia, sólo las larvas excavan galerías que son sinuosas, de diámetro variable a lo largo de su longitud, de sección ovalada y gran tamaño; pero su dirección es generalmente paralela al eje y se hallan rellenas con aserrín fino, características no halladas en nuestro material.

Entre los escolítidos y platipódidos, las larvas y los adultos son de menor tamaño, alcanzando longitudes de 2 a 9 mm. Tanto larvas como adultos excavan galerías en la madera húmeda, taladrando la corteza de los árboles debilitados o muertos. Los platipódidos pueden perforar hasta el duramen, mientras que los escolítidos suelen limitarse a la albura. Las galerías son de sección circular y poseen un diámetro de entre 1-3,2 mm; las maternas suelen ser perpendiculares al tronco o un par de pulgadas perpendiculares y luego se ramifican; mientras que las galerías larvales suelen ser paralelas al tronco. En algunos casos, la hembra penetra abriendo una galería perpendicular que se ensancha después, y las larvas roen la madera de esta misma zona, es decir que no excavan galerías independientes (galería familiar). Las galerías suelen carecer de aserrín (éste se produce sólo cuando el insecto adulto penetra en el interior de la madera para depositar los huevos) y sus bordes se vuelven negruzcos, a causa de haberse secado los hongos de ambrosía que cohabitan con estos insectos. Estas dos familias de escarabajos se alimentan más que de la madera, de ciertos hongos microscópicos (Ambrosía), cuyas esporas son introducidas por las hembras en las galerías.

En efecto, la presencia del hongo hallado en el ejemplar LPPB 13724, muy probablemente un miembro de las Dematiaceae (Hyphomycetes), asociado a los coprolitos y creciendo frecuentemente sobre los mismos, constituye un argumento importante para considerar una relación simbiótica entre los hongos y los insectos xilófagos. Los actuales "hongos de ambrosía" tienen una relación simbiótica con escarabajos escolítidos (ej. *Trypodendron* sp.) y platipódidos (ej. *Platypus* sp.). Las estructuras fúngicas observadas pueden ser asignadas a hongos imperfectos (Fungi, Fungi imperfecti, Hyphomycetes, familia Dematiaceae). Las actuales Araucariaceae son atacadas por miembros de 4 grupos de hongos: Oomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes y Deuteromycetes, entre estos últimos se encuentran los Hyphomycetes. Ibáñez y Zamuner (1996) describieron un género asignado a la familia Dematiaceae (Hyphomycetes) que fue descrito como nuevo género y especie *Paleopericonia fritzschei*, el cual se encontraba afectando tejidos parenquimáticos de ápices o alrededor del tejido vascular de conos de *Araucaria mirabilis* de la Formación La Matilde. El mismo fue considerado un probable miembro de la familia Dematiaceae, con una estrecha afinidad con el género actual *Periconia*: un género mayormente saprófito, frecuente en suelos y en madera en descomposición, hojas y tallos de angiospermas. *Paleopericonia fritzschei* sería el registro más antiguo de la familia Dematiaceae.

En síntesis, las galerías transversales aquí descriptas se asemejan por sus dimensiones y sección ovoide a semiesférica a aquellas producidas por escarabajos cerambícidos; aunque por su orientación perpendicular al tronco, ausencia de aserrín y su asociación con posibles hongos simbiotes sugiere fuertemente que se tratara de escarabajos escolítidos o platipódidos.

Comparaciones con trazas fósiles similares

Por la forma y las dimensiones de las galerías y de los coprolitos y el tipo de deposición (coprolitos o material desagregado), se halla cierta similitud con el Icnofósil 3 descrito por Gnaedinger (2003), sin embargo la orientación de las galerías es la opuesta.

Presentan en cambio semejanzas en dimensiones y tamaño respecto de *Dekosichmus meniscatus* Genise y Hazeldine, aunque no se reconoce en nuestro ejemplar la presencia de meniscos. Genise y Hazeldine (1995) describen un leño procedente de este bosque, y realizan la primera descripción detallada de trazas, las cuales consisten en perforaciones mayormente longitudinales, conectadas por otras tangenciales y túneles radiales de diverso tamaño que conectan el sistema con el exterior. Las galerías se desarrollan en el xilema de una rama de conífera parcialmente degradada. Algunas poseen una cubierta externa oscura como probable resultado de la entrada de agua en los túneles y subsecuente ataque fúngico. Aparecen en general rellenas con detritos, a veces empaquetados por retromeniscos, compuestos mayormente por traqueidas fragmentadas de diversos tamaños. La madera presenta además un área central con un color diferente al del resto, en dicha área los anillos de crecimiento no se preservan, probablemente por ataque fúngico. Las perforaciones halladas han sido asignadas a larvas de escarabajos cerambícidos.

Otros autores han mencionado la evidencia de actividad de insectos en leños procedentes del MNBP (Wieland, 1935; Fossa-Mancini, 1941; Jung *et al.*, 1992), aunque no se brindan descripciones, las imágenes provistas revelan diferencias considerables respecto de nuestro material, pero en conjunto resulta evidente la presencia de diferentes grupos de insectos xilófagos en los leños jurásicos de La Matilde.

El segundo tipo de galerías de LPPB 13724, de ubicación esencialmente paralela al eje, ramificadas y de menor tamaño, parece corresponder a otro tipo de organismos o bien a estadios larvales diferentes, pero resulta improbable confirmarlo al no haber podido observar las galerías en cortes delgados.

LPPB 13732 presenta un tipo de galería particular, si bien con ciertas semejanzas con las galerías menores de LPPB 13724, no se observó ningún tipo de relleno.

Por la presencia de tejido de reacción, probablemente fueron hechas mientras el árbol aún vivía, y se considera posible que se trate de agallas entomógenas, es decir producidas por insectos. A lo largo de la historia de la vida, las plantas y los insectos han evolucionado estrechamente, y entre estos dos tipos de organismos existen múltiples relaciones de todo tipo: tróficas, reproductoras, protectoras, etc., pero pocas como las agallas vegetales, representan una interacción tan elaborada y compleja desde el punto de vista evolutivo.

Las agallas pueden ser definidas como “estructuras anormales de partes de los tejidos u órganos de las plantas que se desarrollan por la reacción específica a la presencia o actividad de un organismo inductor” (planta o animal, frecuentemente un insecto) (Meyer, 1987; Shorthouse y Rohfritsch, 1992). Bajo la acción, ya sea nutricia, o bien de puesta de huevos del agente gallicola, se produce una reacción de la planta que incluye básicamente el desarrollo anormal o patológico de sus células, tejidos u órganos. El organismo inductor utiliza la agalla como un medio de procurarse nutrición especializada y cobijo frente al medio ambiente y enemigos naturales. Aunque en la naturaleza existen gran variedad de estructuras anormales de las plantas que son producidas por diversos animales y plantas, para ser consideradas agallas, deben ser producidas activamente por las plantas como resultado de una actividad anormal de crecimiento. **El carácter fundamental de una agalla, que lo distingue de otras numerosas anomalías que usualmente presentan las plantas, es que la reacción de la planta ante el ataque del organismo extraño incluye sin excepción fenómenos de hipertrofia (crecimiento anormal de las células) e hiperplasia (multiplicación anormal de las células), asociados al proceso de crecimiento anormal (Nieves-Aldrey, 1998).**

Se conocen unas 13.000 especies de insectos gallicolas, un 98% están asociados a angiospermas, un pequeño porcentaje a gimnospermas y muy pocos a criptógamas. Entre las gimnospermas, los géneros más comunes son *Pinus*., *Picea*, *Juniperus*, *Pseudotsuga*, *Abies*, *Thuja* y *Tsuga*. Aunque en menor frecuencia, se han hallado también en los tres géneros de las actuales Araucariaceae. Los insectos gallicolas se agrupan en realidad en dos grandes grupos, uno que comprende los insectos picadores (Órdenes Thysanoptera, Hemiptera y sobre todo Homoptera especialmente las familias Psyllidae, Eriosomatidae, Adelgidae y Phylloxeridae) y otro, los representantes de los órdenes superiores de insectos (Órdenes Coleoptera, Lepidoptera y sobre todo Diptera e Hymenoptera). Para los insectos picadores, la formación de una agalla está esencialmente en relación con la alimentación; para los insectos del otro conjunto, la agalla es consecutiva a la puesta y al desarrollo de las larvas. Un rasgo característico de los insectos gallicolas es su especificidad frente al género o especie de planta hospedante y la parte atacada de la planta, de modo que una determinada especie gallicola está asociada únicamente con una especie o grupo relacionado de especies botánicas e induce sus agallas de manera constante y exclusiva sobre un único órgano de la planta. Cualquier órgano y sus partes de la planta son susceptibles a la acción del insecto incluyendo raíces, tallos, yemas, hojas, flores y frutos (Nieves-Aldrey, *op. cit.*).

Leney y Moore (1977) describieron la presencia de radios biseriados o uniseriados con células anormalmente ensanchadas en ejemplares de *Tsuga heterophylla* con evidencia de traumatismos mecánicos. En dichos ejemplares, no se observó la presencia de canales resiníferos traumáticos, en cambio si de radios ensanchados, algunos hasta un 80% biseriados y uno triseriado. Las células del radio poseen abundantes contenidos oscuros, y el radio se halla

próximo a una zona de parénquima traumático con espacios intercelulares rellenos de contenidos oscuros, probablemente resinas.

Doerksen y Mitchell (1965) describieron el ensanchamiento de radios leñosos en *Abies* sp. asociados a la acción de áfidos lanosos (pulgones pertenecientes al Orden Homoptera, familia Eriosomatidae). Los mismos se alimentan insertando partes bucales aciculares dentro del tejido vegetal y succionando la savia. Se alimentan de hojas, brotes, ramitas y corteza, pero también pueden hacerlo de las raíces y troncos. Los síntomas patológicos incluyen hojas retorcidas y enroscadas, follaje amarillento, escaso crecimiento de la planta o debilidad y muerte de las ramas. El daño físico puede resultar de la acción de gran cantidad de áfidos lanosos alimentándose de un árbol joven o de árboles enfermos o en condiciones de estrés. Otros áfidos y adélgidos producen patologías similares al alimentarse directamente de tejidos del tronco (Kyhl y Hahn, 2002).

Los primeros registros fósiles asignados a afidoideos datan del Triásico Medio a Superior y se ha propuesto que estos insectos, antecesores de áfidos y adélgidos, experimentaron una radiación adaptativa durante el Mesozoico Temprano como respuesta a la radiación experimentada por las gimnospermas hospedantes, que junto con las plantas con esporas, habrían sido los únicos hospedantes antes del Cretácico (Von Dohlen y Moran, 2000).

Es probable que el ejemplar LPPB 13732 del Bosque Principal sufriera algún tipo de ataque por insectos gallicólas, ya sea relacionado con su alimentación o su reproducción. Los caracteres anatómicos del leño traumático responden con precisión a la definición de agalla brindada por Nieves-Aldrey (1998) respecto de la hipertrofia y la multiplicación celular anormal y son idénticos a aquellos observados por Leney y Moore (1977), los cuales son comparados a aquellos señalados por Doerksen y Mitchell (1965) como respuesta a la acción de áfidos lanosos. La ausencia de coprolitos o de restos de los organismos generadores impide una asignación a nivel taxonómico del insecto productor de estas galerías, aunque dado que existen registros fósiles tanto de áfidos como adélgidos para el período Jurásico, es posible que se tratara de alguno de estos grupos.

8.5 Conclusiones del Capítulo 8

➤ Existen en el MNBP leños con evidencias de interacciones con hongos y con artrópodos.

➤ Las interacciones con hongos están registradas en leños de los dos niveles estudiados: Bosque Principal y Barda Blanca; y corresponden a dos subtipos de interacciones: **hongos (?) causantes de tumores y hongos causantes de podredumbres**.

➤ Evidencias de **hongos causantes de tumores** podrían estar constituidas por tumores en el leño con aspecto de cuerpos globosos o apenas sobresalientes de la superficie del tronco, con numerosas circunvoluciones visibles a ojo desnudo, las cuales evidentemente fueron producidas cuando la planta aún vivía. Se carece de evidencia anatómica concluyente, pero el aspecto externo es muy similar al de los tumores generados por diversos grupos fúngicos y también bacterias en actuales gimnospermas y angiospermas. Al existir una reacción del hospedador, se trataría de hongos o bacterias parásitas.

➤ El segundo grupo corresponde a **hongos causantes de podredumbres**. Existen por un lado evidencias de la acción de hongos generadores de podredumbre blanca en bolsillos o *white pocket rot*, la cual se manifiesta en el leño como oquedades acelulares visibles en sección transversal, que se observan algo elongadas en sentido vertical en las secciones longitudinales, otorgándole al tronco o rama un aspecto cribado. En los cortes delgados, las oquedades se hallan rodeadas por traqueidas con paredes sumamente adelgazadas y en ocasiones con degradación helicoidal. Alrededor de las zonas afectadas, existe gran cantidad de tejido normal no degradado. A mayor aumento se observan hifas fúngicas que atraviesan el lumen celular, espacios intercelulares entre lúmenes y más raramente radios medulares. Bajo MEB se pudo determinar también la mineralización diferencial de las paredes celulares, con cristales dispuestos en forma radial; mientras que el lumen celular puede presentar un relleno más o menos homogéneo de acículas de calcedonia dispuestas en forma radial o bien una parte externa con acículas de calcedonia y una parte interna con un relleno cristalino tipo geoda. En algunos sectores muy próximos a las oquedades se observó la presencia de piritita framboidal, la cual puede estar relacionada con la actividad de bacterias en un ambiente reductor.

Por otro lado, se hallaron algunos ejemplares con aspecto macroscópico reticulado y aspecto muy similar al de los leños actuales afectados por podredumbre castaña o podredumbre blanda, pero se carece de evidencia anatómica concluyente.

Los tipos de podredumbre mencionada son producidos especialmente por el grupo de los Basidiomycetes, que utilizan las holocelulosas y ligninas para sus procesos metabólicos. Se descarta cualquier tipo de vinculación entre los hongos aquí descritos y *Phellinites degiustoi* Singer y Archangelsky de Ea. Bellavista, cuya asignación inicial fue a un tipo de Basidiomycete, mientras que estudios posteriores demostraron que se trata de cortezas de coníferas.

La presencia de estos hongos indicaría que: 1. la humedad ambiental habría sido relativamente alta, pero no excesiva. La descomposición de los troncos habría ocurrido en el suelo del bosque, con suficiente humedad pero sin agua en condiciones de anegamiento, lo cual inhibiría la acción de los hongos. 2. La temperatura ambiente probablemente no era inferior a 0°C. 3. La permineralización de los troncos ocurrió con posterioridad a la degradación del leño por acción fúngica. 4. El pH habría sido probablemente de entre 4,5-7.

➤ Las interacciones con artrópodos se hallan registradas como galerías en los ejemplares leñosos procedentes del Bosque Principal. Se observaron tres tipos de galerías: a) Transversales al eje del tronco, de 0,6 cm de diámetro y hasta 4 cm de largo, rellenas por coprolitos ovoides o subsféricos asociados a micelios fúngicos del tipo de los Hyphomycetes. b) Paralelas al eje, en parte transversal, de 0,5-5 mm de ancho y 7-15 mm de largo, con bordes oscuros necróticos. No se pudieron observar estas galerías en corte delgado. c) Transversales al eje, de 1-1,5 mm de ancho y 15 a 30 mm de longitud, sin ningún tipo de relleno. En los cortes delgados se observa hipertrofia y multiplicación anormal de las células radiales. Las galerías de a) son asignadas tentativamente a larvas de escarabajos escolítidos o platipódidos, posiblemente asociados a hongos simbiotes similares a los actuales hongos de Ambrosía. Las de b) corresponden posiblemente a organismos similares, aunque no pudieron ser observadas en corte. Finalmente las galerías de c) presentan las características típicas de las agallas producidas por artrópodos, por ejemplo pulgones de las familias Eriosomatidae y Adelgidae. Estas familias atacan actualmente especialmente a las angiospermas pero también algunas gimnospermas, alimentándose del leño y produciendo tejido traumático como respuesta a una acción mecánica. No se observaron coprolitos en los cortes delgados, por lo que su asignación a estos grupos de artrópodos es tentativa.

Resumiendo, hallamos registradas en el MNBP interacciones entre plantas y hongos (parásitos? causantes de tumoraciones y saprófitos o parásitos causantes de podredumbre del leño) y plantas y artrópodos xilófagos (causantes de galerías y agallas).

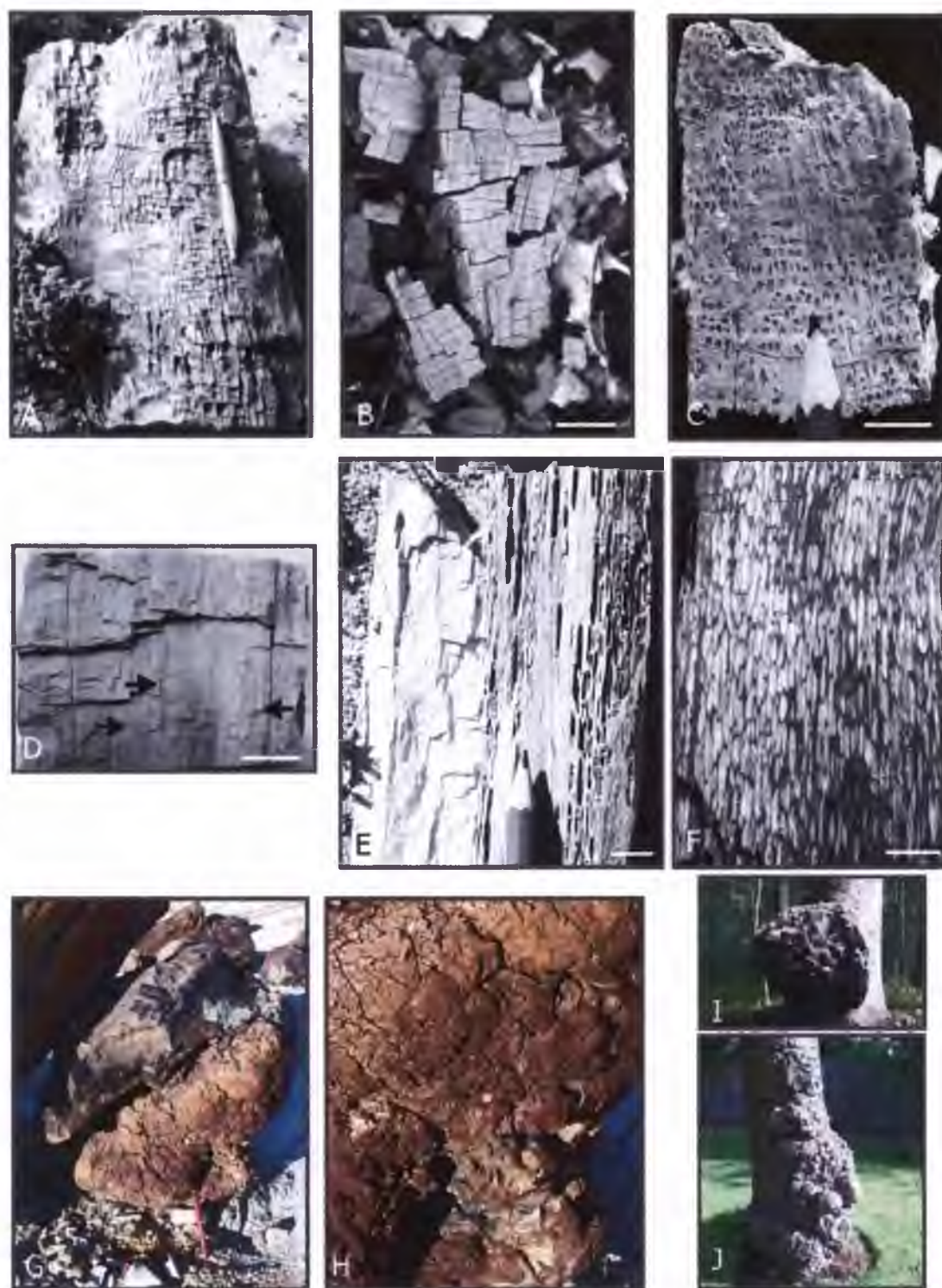


Figura 8.1. A-F: Aspecto macroscópico de leños actuales y fósiles afectados por podredumbre fúngica. **A:** Ejemplar del Bosque Principal afectado probablemente por podredumbre castaña. **B:** Leño actual afectado por podredumbre castaña. **C-E:** LPPB 13727. Leño del Bosque principal con evidencias de podredumbre blanca. **C:** Sección transversal, donde se observan oquedades ovales con mineralización diferente al resto del leño. **D-E:** Sección longitudinal. Se observan las oquedades elongadas en sentido vertical (flechas). **F:** Madera de *Pinus* sp. Afectada por podredumbre blanca de la especie *Phellinus pinii*, se observan las oquedades longitudinales con relleno de material acelular blanco. **G, H:** Aspecto de una estructura leñosa similar a un tumor en un fragmento de tronco del Bosque Principal, sendero turístico. **I:** Nudo en ejemplar adulto de *Araucaria bidwillii* en el parque nacional Bunya Mountains, Australia (Tomado de <http://flickr.com/photos/41188800@N00/1354322633/in/pool-72019238@N00>). **J:** Nudos en ejemplar de *Araucaria araucana*. Escala: A= longitud lapicera 15 cm, B-F= 1 cm, G: longitud lapicera 15 cm.

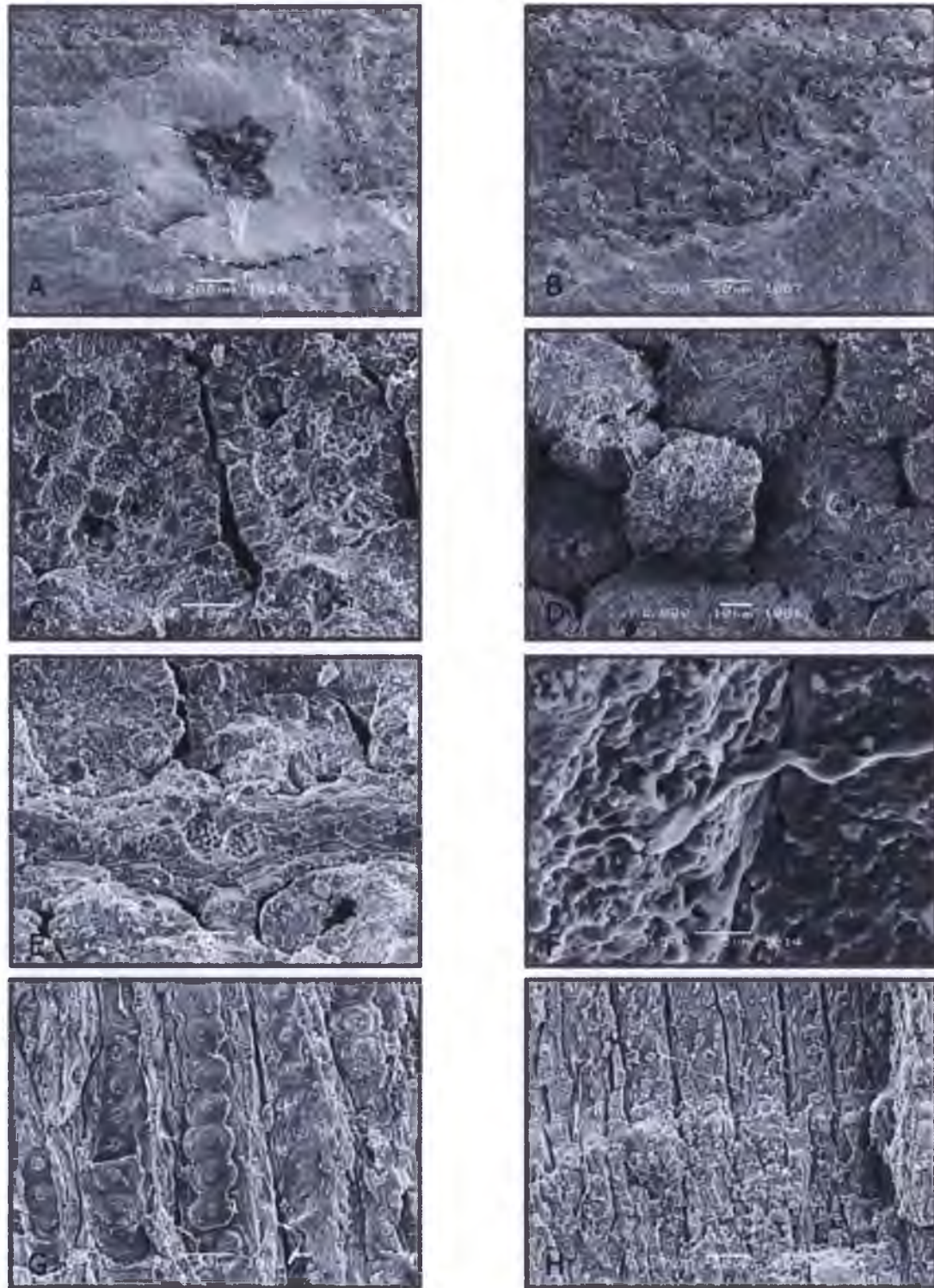


Figura 8.2. A-F: LPPB 13727. Aspecto ultramicroscópico de un ejemplar leñoso del Bosque Principal afectado por podredumbre blanca visto bajo MEB. **A:** Aspecto de una oquedad vista en sección transversal, con mineralización diferencial: sector externo con relleno mineral liso o suavemente radiado; sector interno con relleno cristalino tipo geoda. **B:** Sección transversal. Se observa el relleno de una oquedad (sector inferior de la imagen), dos radios medulares y la presencia de piritas framboidales o las oquedades dejadas por estas dentro del lumen celular (centro de la imagen). **C, D:** Detalle de la sección transversal. Se distingue el sector de pared celular, reemplazada por cristales dispuestos en sentido radial; y el sector del lumen, ocupado por relleno mineral indiferenciado o con piritas framboidales. **E:** Piritas framboidales ocupando un sector del radio medular, vistas en sección transversal. **F:** Hifa fúngica atravesando espacios intercelulares, parte del molde interno de un lumen, de forma polidrica, hacia aquél de la célula vecina. Escala al pie de cada imagen. **G, H:** LPPB 13719 y LPPB 13720 (Barda Blanca). Hifas fúngicas atravesando espacios intercelulares. Escala al pie de cada imagen.

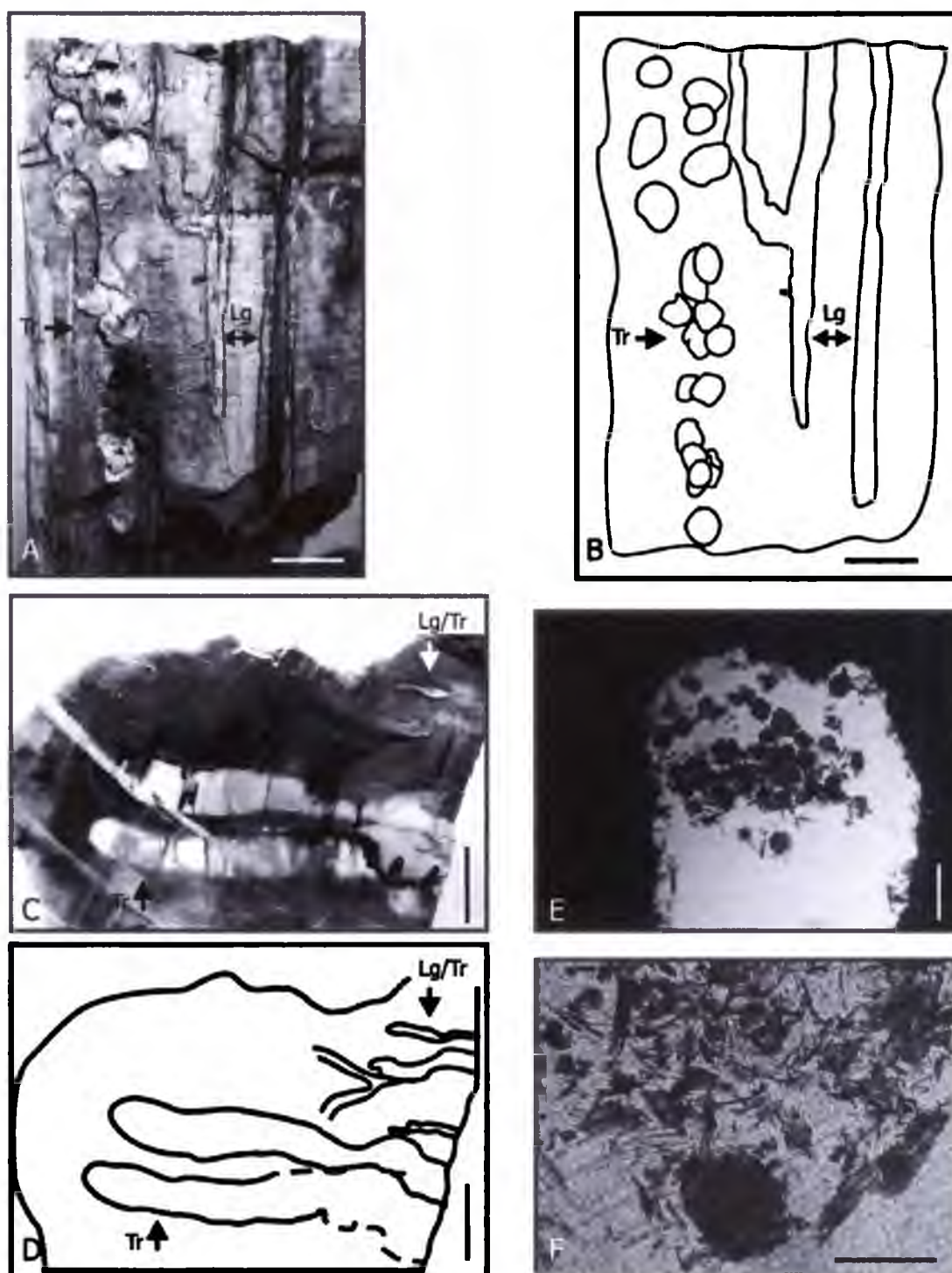


Figura 8.3. A-J: LPPB 13724 y preparados microscópicos. Ejemplar del Bosque Principal con galerías de artrópodos con relleno de coprolitos asociados a hongos. **A:** Sección longitudinal radial, se aprecian dos galerías longitudinales (Lg), una de ellas ramificada, y numerosas galerías transversales al eje (Tr). **B:** Dibujo esquemático de A. **C:** Sección transversal del ejemplar, donde se aprecian dos galerías mayores transversales al tronco (Tr) y varias menores de recorrido esencialmente longitudinal y sólo en parte transversal (Lg/Tr). **D:** Dibujo esquemático de C. **E:** LPPm 1856, Corte Longitudinal Radial del mismo ejemplar. Se observa una galería transversal al eje, de sección aproximadamente ovalada, rellena de coprolitos esféricos u ovoides. **F:** LPPm 1856, detalle del anterior. Coprolito esférico y material celular desagregado, relleno de una galería. Escala: A-D= 1 cm, E= 500 μ m, F= 100 μ m.

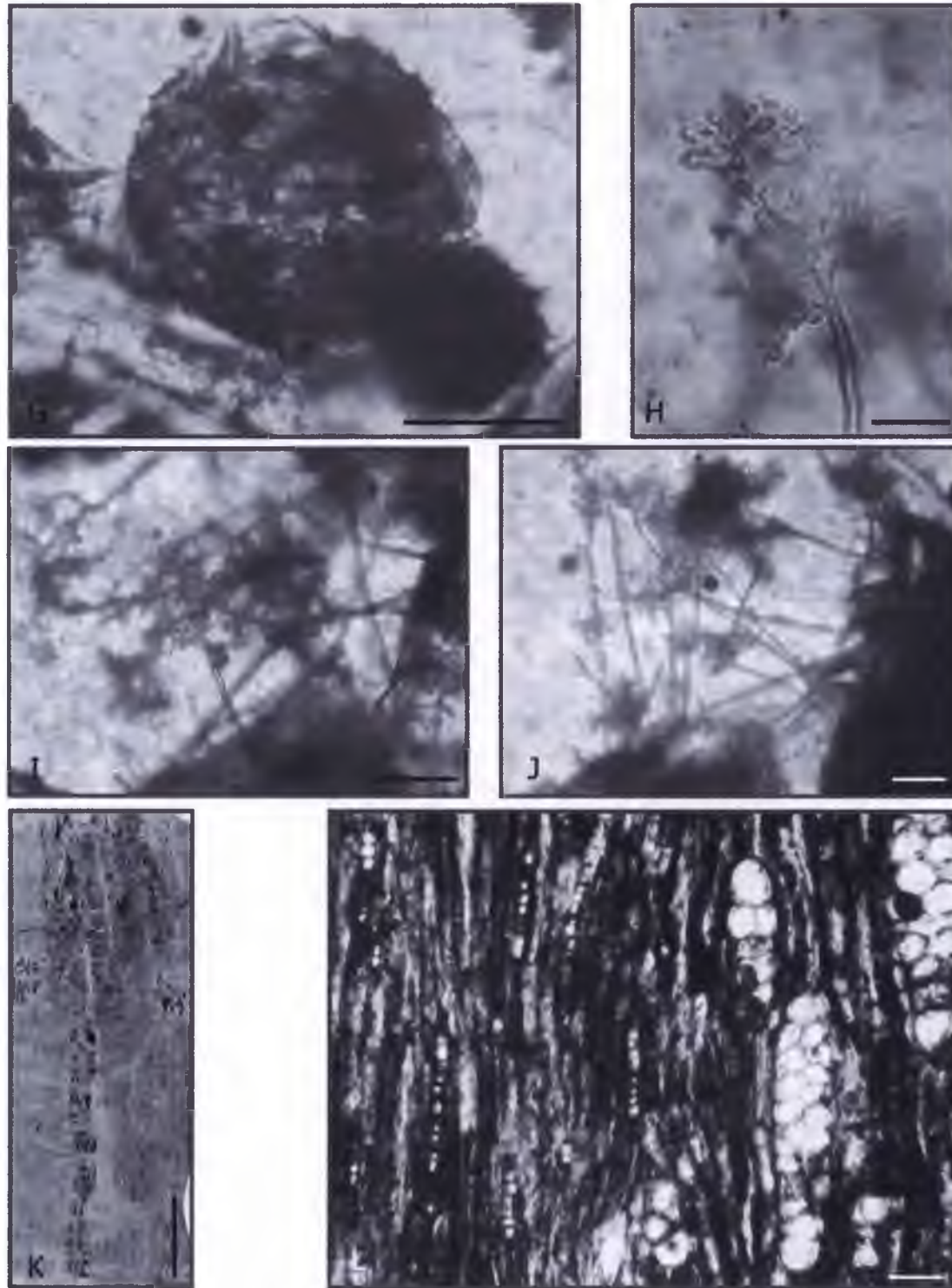


Figura 8.3 (continuación). G-J: LPPm 1856. G: Coprolito esférico, detalle. **H:** Conidióforo ramificado con conidios dispuestos probablemente en cadena. **I:** Micelio fúngico asociado a los coprolitos. **J:** Micelio fúngico asociado a los coprolitos, se diferencian grupos de hifas creciendo a partir de un mismo coprolito. **K: LPPB 13732.** Aspecto reticulado de la galería en sección transversal. **L: LPPm 1875.** Sección Longitudinal Tangencial de la figura anterior. Hipertrofia y multiplicación anormal de las células radiales con producción de radios biseriados en la mitad derecha de la imagen, proxima a la galería. Compárese con los radios normales de la mitad izquierda de la imagen. Escala: G= 100 μ m, H-J= 20 μ m, K= 5 mm, L=100 μ m.

8.6 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 8

- Beaulieu, D., 2009. *Wood burls*. En:
http://landscaping.about.com/od/landscapingdictionary/g/wood_burls.htm.
- Blanchette, R.A., 1980. Decay and canker formation by *Phellinus pini* in white and balsam fir *Abies concolor*, *Abies balsamea*. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 538-544.
- Blanchette, R.A., 1984. Screening Wood Decayed by White Rot Fungi for Preferential Lignin Degradation. *Applied and Environmental Microbiology* 48: 647-653.
- Cichan, M.A. y Taylor, T.N., 1982. Wood-borings in *Premnoxylon*: Plant-animal interactions in the Carboniferous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 39: 123-127.
- Creber, G.T. y Ash, S.R., 1990. Evidence of widespread fungal attack on Upper Triassic trees in Southwestern U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology* 63: 189-195.
- Doerksen, A.H. y Mitchell, R.G., 1965. Effects of the balsam woolly aphid upon wood anatomy of some western firs. *Forest Science* 11: 181-188.
- Eriksson, K.E.L., Blanchette, R.A. y Ander, P., 1990. *Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components*. Springer-Verlag. Berlin, New York. 407 pp.
- Fossa-Mancini, E., 1941. Los bosques petrificados de la Argentina según E. Riggs y G. Wieland. *Notas del Museo de La Plata (Geología)* 6: 59-92.
- Genise, J.F. y Hazeldine, P.L., 1995. A new insect trace fossil in Jurassic wood from Patagonia, Argentina. *Ichnos* 4: 1-5.
- Gnaedinger, S.C., 2003. *Paleoxiloflora Jurásica de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián, Provincia de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral. Fac. de Cs. Exactas, Físicas y Naturales. UNCOR. 222 pp.
<http://flickr.com/photos/41188800@N00/1354322633/in/pool-72019238@N00>
<http://forestpathology.coafes.umn.edu/microbes.htm>
- Hibbett, D.S., Donoghue, M.J. y Tomlinson, P.B., 1997. Is *Phellinites digiustoi* the oldest Homobasidiomycete? *American Journal of Botany* 84: 1005-1011.
- Ibáñez, C. y Zamuner, A.B., 1996. Presence of Hyphomycetes (Deuteromycetes) in cones of *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen, Middle Jurassic of Patagonia. *Mycotaxon* 59: 137-143.
- Jung, W., Selmeier, A. y Dernbach, U., 1992. *Ulrich Derrnback's Araucaria: Die Versteinerten Araukarien vom Cerro Cuadrado, Argentinien*. D'Oro-Verlag, Lorsch, 160 pp.
- Kyhl, J.F. y Hahn, J., 2002. *Woolly aphids on trees and shrubs*. En:
<http://www.extension.umn.edu/yardandgarden/ygbriefs/e453woollyaphid.html>.
- Leney, L. y Moore, L.D., 1977. Traumatic resin canals in western hemlock, *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. *LAWA Bulletin* 2: 23-24.
- Leo, R.F. y Barghoorn, E.S., 1976. Silicification of wood. *Botanical Museum Leaflets* 25: 47 pp.
- Meyer, J., 1987. *Plant galls and gall inducers*. Gebrüder Bornträger. Berlin, Stuttgart. 291 pp.

- Nieves-Aldrey, J.L., 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 23: 3-12.
- Osterrieth, M., 1992. Pírita framboidal en secuencias sedimentarias del Holoceno tardío en Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina. *Actas IV Reunión Argentina de Sedimentología*. Vol. II: 73-80. La Plata.
- Pons, L.J., 1965. Pyrite as a factor controlling chemical ripening and formation of cat clay, with special reference to the coastal plain of Suriname. *Landbouw Proefstation Suriname, Bulletin* 82: 141-162.
- Remacha Gete, A., 2003. Agentes bióticos del reino animal que atacan a la madera. En: http://www.infomadera.net/uploads/articulos/archivo_1375_17244.pdf
- Scott, A.C. y Taylor, T.N., 1983. Plant/Animal Interactions during the Upper Carboniferous. *The Botanical Review* 49: 259-307.
- Scott, A.C., Stephenson, J. y Chaloner, W.G., 1992. Interaction and coevolution of plants and arthropods during the Palaeozoic and Mesozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 335: 129-165.
- Shorthouse, J. D. y Rohfritsch, O. (Eds). 1992. *Biology of Insect-induced galls*. Oxford University Press, New York, Oxford. 285 pp.
- Singer, R. y Archangelsky, S., 1958. A petrified Basidiomycete from Patagonia. *American Journal of Botany* 45: 194-198.
- Stubblefield, S.P., Taylor, T.N. y Beck, C.B., 1985. Studies of Paleozoic Fungi. IV. Wood-Decaying Fungi in *Callixylon newberryi* from the Upper Devonian. *American Journal of Botany* 72: 1765-1774.
- Stubblefield, S.P. y Taylor, T.N., 1986. Wood decay in Silicified Gymnosperms from Antarctica. *Botanical Gazette* 147: 116-125.
- Taylor T.N., Klavins, D.S., Krings, M., Taylor, E.L., Kerp, H. y Hass, H., 2003. Fungi from the Rhynie chert: a view from the dark side. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 94: 457-473.
- Taylor, T.N., Taylor, E. y Krings, M., 2008. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2ª Edición. Editorial Elsevier. 1252 pp.
- Von Dohlen, C.D. y Moran, N.A., 2000. Molecular data support a rapid radiation of aphids in the Cretaceous and multiple origins of host alternation. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 689-717.
- Wieland, G.R., 1935. The Cerro Cuadrado Petrified Forest. *Carnegie Institute of Washington Publications* 449: 1-180.

CAPÍTULO 9. COMPARACIÓN CON FLORAS DE EDAD SIMILAR

9.1 Introducción

En la Cuenca Neuquina, luego de las condiciones geocráticas del Triásico, una amplia transgresión marina durante el Jurásico determinó la depositación de sedimentitas continentales en forma mucho más restringida (Quattrocchio *et al.*, 2007). En cambio, en la Patagonia extraandina se hallan numerosos niveles plantíferos del Período Jurásico que representan, entre otros, bosques de coníferas y la vegetación perilacustre relacionada con los sistemas de lagos y ríos jurásicos. La composición de las megaflores jurásicas en la Argentina no muestra variaciones muy marcadas en el espacio y tiempo, abarcando desde el sur de Mendoza (35°S) hasta la Antártida (75°S) e indicando una gran uniformidad florística en todo ese rango paleolatitudinal (Menéndez, 1969). El sur de Sudamérica está localizado, durante el Período Jurásico, en la zona climática de inviernos húmedos o *winter wet* (ver Capítulo 7).

9.2 Metodología

Se realizó una comparación de la tafoflora del MNBP con otras paleoflores de edad similar de la Patagonia extraandina, las cuales se resumen en las Tablas 9.a y 9.b. Por conveniencia, la bibliografía correspondiente a las citas consideradas se lista en forma numerada al final de este capítulo.

Tabla 9.a: Localidades con paleofloras del Jurásico Medio a Superior y Cretácico Inferior de las provincias de Chubut, Río Negro y Santa Cruz.

Nº	Formación	Localidad	Provincia	Edad	Citas
1	La Matilde	MNBP	Sta. Cruz	J Medio alto	Esta tesis, 15, 36
2	La Matilde	Ea. Bellavista	Ídem	J Medio alto	Esta tesis, 6, 25, 26, 27, 30, 33 a-d, 34
3	La Matilde	Bajo de San Julián	Ídem	J Medio alto	1, 2, 16, 18 a-e, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 31, 32
4	La Matilde	Ea. La Matilde	Ídem	J Medio alto	32
5	La Matilde	Bajo del Tordillo	Ídem	J Medio alto	32
6	Chon Aike	Ea. Bajo Pellegrini	Ídem	J Medio a Superior	9
7	Chon Aike	Ea. Flecha Negra	Ídem	J Medio a Superior	7
8	Springhill?	Lago Argentino	Ídem	J Medio a Superior	5
9	Cañadón Calcáreo	Ea. Fernández, Ea. Vilán	Chubut	J Superior a K	11, 12
10	Cañadón Asfalto	Sitio Frenguelli, (Cerro Cóndor)	Ídem	J Medio a Superior	11, 14, 17
11	Cañadón Asfalto	Cerro Bayo	Ídem	J Medio a Superior (podría ser J Inf)	11, 13
12	Taquetrén?	Sa. de Taquetrén	Ídem	J Superior a K?	3
13	Lonco Trapal	Sa. de Taquetrén	Ídem	J Inferior? o Medio	8, 11
14	Los Molles o Lajas	Bajo de los Baguales (subsuelo)	Neuquén	J Medio a Superior	3, 4
15	Los Molles o Lajas	Plaza Huincul (subsuelo)	Ídem	J Medio a Superior	3, 4
16	Lajas	Picún Leufú	Ídem	J Medio a Superior	3, 4
17	Lotena	Mina La Perla	Ídem	J Medio a Superior	3, 4

Página siguiente:

Tabla 9.b: Lista megaflorística comparativa entre el MNBP y diversas localidades del Jurásico Medio a Superior y Cretácico de las provincias de Chubut, Neuquén y Santa Cruz. Se señalan en **negrita** los taxones presentes en el MNBP. Los números de las localidades son los mismos que en la Tabla 9.a.

TAXÓN / Localidad nº	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ORDEN EQUISETALES																	
<i>Equisetites minimus</i> Falschl, Zamuner y Folz	x																
<i>Equisetites</i> sp.			x		x							x	x				
<i>Equisetum laterale</i> Phillips emend. Gould										x							
<i>Equisetum</i> sp.										x	x	x	x				
<i>Esfenofitas</i> indet.							x		x								
ORDEN FILICALES																	
<i>Cladophlebis denticulata</i> (Bgt.) Fontaine emend. Harris												x	x	x		x	
<i>Cladophlebis grahami</i> Frenguelli										x							
<i>Cladophlebis oblonga</i> Halle													x				
<i>Cladophlebis patagonica</i> (Frenguelli) Herbst			x														
<i>Cladophlebis</i> cf. <i>antarctica</i> (Nathorst) Halle			x														
<i>Cladophlebis</i> sp.				x	x					x	x	x					
<i>Clathropteris obovata</i> Oishi													x				
<i>Clathropteris</i> sp.												x	x				
<i>Coniopteris hymenophylloides</i> (Bgt.) Seward								x									
<i>Coniopteris</i> cf. <i>hymenophylloides</i>								x									
<i>Dictyophyllum</i> sp.											x					x	
<i>Gleichenites jullensis</i> Herbst			x														
<i>Gleichenites taquetensis</i> Herbst												x					
<i>Gleichenites</i> cf. <i>taquetensis</i> Herbst y Arzótegui													x				
<i>Goeppertella</i> sp.											x		x				
<i>Hausmannia deferrantisii</i> Feruglio			x	x	x												
<i>Matonidium goepperti</i> (Ett.) Schenk								x									
<i>Microphyliopteris</i> sp.													x				
<i>Millerocaulis patagonica</i> (Arch. y de la Sota) Tidwell			x														
<i>Osmundacaulis tehuelchense</i> Herbst			x														
<i>Osmundites patagonica</i> Archangelsky y de la Sota			x														
? <i>Osmundopsis</i> sp.											x						
<i>Rurfordia goepperti</i> (Dunker) Seward			x														
<i>Thaumatopteris</i> sp.												x					
<i>Todites williamsonii</i> (Bgt.) Seward								x						x		x	
<i>Todites</i> sp.											x						
Dipteridaceae indet.														x			
Osmundaceae indet.																	
CYCADOPSIDA (CYCADALES + BENNETTITALES)																	
<i>Cycadites</i> sp.																x	
<i>Dictyozamites</i> sp.						x											
<i>Otozamites linearis</i> Halle															x		
<i>Otozamites sanctae-crucis</i> Feruglio			x									x					

<i>Ptilophyllum</i> sp.									x		x	
<i>Weltrichia</i> sp.									x			
<i>Williamsonia</i> sp.									x			
<i>Zamites gigas</i> Lindley y Hutton									x	x		
<i>Zamites pusillus</i> Halle										x		
<i>Zamites</i> cf. <i>antarcticus</i> Halle			x									
<i>Zamites</i> sp.												x
Frondes de cycadophytas Indet.				x								
<i>Taeniopteris</i> sp.												x
PTERIDOSPERMOPSIDA												
<i>Archangeliskya furcata</i> (Halle) Herbst emend. Rees y Cleal										x		
<i>Caytonanthus</i> sp.										x		
<i>Feruglia</i> sp.										x		
<i>Pachypteris</i> sp.						x						
<i>Sagenopteris nilssoniana</i> (Bgt.) Ward										x	x	
<i>Sagenopteris phillipsi</i> (Bgt.) Seward				x								
<i>Sagenopteris rhoifolia</i> Presl.										x		
<i>Sagenopteris</i> sp.											x	x
<i>Scleropteris furcata</i> Halle										x		
<i>Scleropteris lotenaense</i> Baldoni												x
<i>Scleropteris</i> cf. <i>furcata</i> Halle									x			
<i>Scleropteris</i> cf. <i>vincae</i> Herbst			x									
<i>Scleropteris</i> sp. A			x									
<i>Scleropteris</i> sp.												x
<i>Sphenopteris bagualensis</i> Menéndez											x	
<i>Sphenopteris halleti</i> Frenguelli									x			
<i>Sphenopteris herbstii</i> Baldoni												x
<i>Sphenopteris nordenskiöldii</i> Halle emend. Rees y Cleal										x		
<i>Sphenopteris patagonica</i> Halle									x			
<i>Sphenopteris permira</i> Frenguelli											x	
<i>Sphenopteris picunleufensis</i> Baldoni												x
<i>Sphenopteris sanjulianensis</i> Feruglio			x									
<i>Sphenopteris</i> cf. <i>delicatula</i> Feruglio			x									
<i>Sphenopteris</i> spp.						x		x		x		x
Estructura reproductiva de pteridosperma Indet.					x							
Fructificación <i>incertae sedis</i> "tipo <i>Umkomasia</i> o <i>Caytonia</i> "												x
ORDEN CONIFERALES												
<i>Agathoxylon matildense</i> Zamuner y Falschl		x										
<i>Agathoxylon</i> sp.		x										
<i>Araucarioxylon amraparense</i> (Sah y Jain) Bose y Maheshwari			x									
<i>A. agathioides</i> (Kräusel y Jain) Bose y Maheshwari			x									
<i>A. santalense</i> (Sah y Jain) Bose y Maheshwari			x									
<i>A. termieri</i> (Attimis) Gnaedinger			x									
<i>Araucaria mirabilis</i> (Speg.) Windhausen		x	x									
<i>Araucaria</i> sp.										x		
<i>Araucarites cutchensis</i> Feistmantel						x		x				
<i>Araucarites sanctaecrucis</i> Calder		x	x									
<i>Araucarites</i> sp.						x		x		x		x

[illegible]

9.3 Comparaciones

Del análisis macroflorístico comparativo se deduce lo siguiente:

- * La tafoflora del MNBp presenta una bajísima diversidad macroflorística, representada por dos órdenes: Coniferales y Equisetales, con 2 (dos) y 1 (una) familia respectivamente, sin contar los taxones fúngicos.
- * Dentro de las localidades de la Formación La Matilde, la única que posee ciertas similitudes con el MNBp es el área de Ea. Bellavista (Cerro Alto)-Cerro Cuadrado, presentando elementos coniferofíticos en común: estróbilos femeninos de *A. mirabilis* y *P. patagonica*, ramas foliosas de *A. sanctaecrucis* y estructuras bulbosas (renovales? de coníferas). Estas dos localidades se hallan a una distancia aproximada de 25-30 km y pertenecen probablemente a las mismas formaciones boscosas, aunque en Ea. Bellavista-Cerro Cuadrado parece haber una co-dominancia de las plantas de *A. mirabilis* y *P. patagonica*, mientras que en el MNBp hay una neta dominancia de la planta de *A. mirabilis*.
- * En cambio, no existen elementos en común con otras localidades de la Formación La Matilde (Ea. La Matilde, Bajo del Tordillo, Gran Bajo de San Julián) excepto a nivel de morfogéneros: *Brachyphyllum* sp. y *Equisetites* sp. Éstos no brindan ninguna información bioestratigráfica, dado que son elementos comunes a la mayoría de las localidades comparadas y según se demostró en el capítulo 5 (Improntas), los taxones del MNBp presentan características particulares que permiten su diferenciación de todos los taxones similares descriptos anteriormente. En las localidades reunidas en el Gran Bajo de San Julián se halla además una gran diversidad de leños de coníferas, encontrándose representadas las familias Podocarpaceae, (?)Cupressaceae, Protopinaceae, Taxaceae, Ginkgoaceae, siendo la familia Araucariaceae la única en común con el MNBp.
- * En el MNBp están completamente ausentes los órdenes Filicales, Cycadales, Bennettitales y las pteridospermas en sentido amplio, elementos comunes en casi todas las restantes localidades comparadas.
- * Respecto de las demás localidades consideradas, se encontraron ciertas similitudes únicamente con la flora descripta por Escapa y Cúneo (2006) y Escapa (2009) para la localidades de la Formación Cañadón Calcáreo del Jurásico Medio a Tardío de la provincia de Chubut. Dicha Formación preserva restos de al menos tres familias de coníferas: conos femeninos, leño y renovales de Araucariaceae; ejes foliosos, conos femeninos y masculinos de Cheirolepidiaceae y conos de una probable nueva especie de *Pararaucaria*; hallándose también ejes foliosos de *Pagiophyllum* sp., *Elatocladus* sp. y *Brachyphyllum* sp. En particular, la localidad de Ea. Vilán

posee fósiles de excepcional preservación pero con bajísima diversidad, y está compuesta exclusivamente por los géneros *Araucaria* y *Pararaucaria*, tratándose de estróbilos similares pero con diferencias a nivel específico respecto de *A. mirabilis* y *P. patagonica*. Escapa y Cúneo (2006) y Escapa (2009) señalaron la coincidencia de la asociación genérica de *Araucaria/Pararaucaria* entre estas localidades y aquellas del Jurásico de los bosques petrificados de La Matilde.

9.4 Discusión

En primer lugar, se consideró la existencia de factores tafonómicos que explicaran la baja diversidad observada en el MNBP. La taoflora de ambos niveles de bosque *in situ* del MNBP está compuesta por partes vegetales con un alto potencial de preservación (ramas, estróbilos, renovales (?)), lo que podría indicar un sesgo tafonómico que impidiera la preservación de otros grupos vegetales de menor potencial de preservación (ej. helechos). Sin embargo, el conjunto de evidencias que indican hipo/autoctonía, sumado a la fina granulometría de las sedimentitas, hablaría más bien a favor de la estructura original de la comunidad, tratándose por lo tanto de bosques o *stands* de bosques mono- o biespecíficos sin sotobosque. Si consideramos la ausencia de angiospermas, algo muy similar se observa en los bosques de araucaria de la zona de Villa Pehuenia, provincia de Neuquén, donde los ejemplares de *A. araucana* crecen en las laderas del Volcán Batea Mahuida formando bosques abiertos con un sotobosque de *Nothofagus pumilio* de forma achaparrada y escasas plantas herbáceas, a mayor altura araucaria crece prácticamente sin sotobosque (Obs. pers.).

De ser cierta esta hipótesis, estaríamos considerando la existencia de un ecosistema particular y muy diferente respecto de otras localidades de la misma Formación, en particular aquellas del Gran Bajo de San Julián, donde a la gran diversidad de coníferas, se suma la presencia de otros elementos florísticos característicos de las floras jurásicas (helechos, cycadophytas y pteridospermas). Según se señaló en el Capítulo 7, la Formación La Matilde se habría depositado durante un lapso de tiempo considerable, y por lo tanto bajo diferentes condiciones ambientales. La taoflora del MNBP (y de la Ea. Bellavista-Cerro Cuadrado) parece reflejar diferencias considerables en las condiciones climáticas, habiéndose desarrollado en climas no áridos, pero sí más secos que las floras del Bajo de San Julián. El tipo de paleosuelo del MNBP (tobáceo) puede haber representado también una restricción a la colonización por otro tipo de floras.

El conjunto de diferencias observadas entre la taoflora del MNBP y aquellas del Gran Bajo de San Julián estaría reflejando variaciones laterales o verticales (temporales) dentro de la Formación La Matilde, y todo apunta a que se trató de ecosistemas netamente diferentes, establecidos en lapsos temporales también diferentes (no sincrónicos). En este sentido, el MNBP refleja condiciones regionales, tanto paleoclimáticas como paleoecológicas, particulares

y distinguibles de otras floras del Jurásico Medio y Tardío de la Patagonia extraandina, constituyendo una excepción a la gran uniformidad de megaflores jurásicas de la Argentina señalada por Quattrocchio *et al.* (2007) y siendo posible considerar la presencia de una flora regional endémica.

9.4 BIBLIOGRAFÍA CAPÍTULO 9

1. Archangelsky, S. y Archangelsky, A., 2002. Paleobotánica y palinología del Mesozoico. En: *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz* (Ed. M.H. Haller): 407-420. *Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino II-3*.
2. Archangelsky, S. y De la Sota, E., 1962. Estudio anatómico de un estípite petrificado de "Osmundites" de edad Jurásica, procedente del Gran Bajo de San Julián, Provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 2: 153-174.
3. Baldoni, A. M., 1981. *Tafofloras Jurásicas y Eocretácicas de América del Sur*. Comité Sudamericano del Jurásico Cretácico. Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur. 2: 359-391.
4. Baldoni, A. M., 1990. *Tafofloras del Jurásico Medio de la Patagonia Extraandina*. Comité Sudamericano del Jurásico Cretácico. Bioestratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico del Sur. (Ed. W. Volkheimer.) 2: 313-354.
5. Bonetti, M.I.R., 1974. Flórula jurásica del Lago Argentino (Santa Cruz). *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán), Resúmenes*. P. 9.
6. Calder, M.G., 1953. A Coniferous Petrified Forest in Patagonia. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* 2: 97-137.
7. Channing, A., Zamuner, A.B. y Zúñiga, A., 2007. A new Middle-Late Jurassic flora and hot spring chert deposit from the Descado Massif, Santa Cruz province, Argentina. *Geological Magazine* 144: 401-411.
8. Cortés, J. y Baldoni, A.M., 1984. Dos nuevas localidades con plantas fósiles jurásicas en la Provincia de Chubut. *Noveno Congreso Geológico Argentino* (San Carlos de Bariloche). 4: 432-443.
9. De Barrio, R.E., Arrondo, O., Artabe, A. y Petriella, B., 1982. Estudio geológico y paleontológico de los alrededores de la estancia Bajo Pellegrini, Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 37: 285-299.
10. Dernbach, U. y Jung, W., 2002. The giant cones from Chubut, Argentina. In Dernbach, U. y Tidwell, W.D. (Eds.). *Secrets of Petrified Plants*: 173-181. D'Oro Publishers. Heppenheim.
11. Escapa, I.H., 2009. *La tafoflora de la Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio-Superior de Chubut. Taxonomía, bioestratigrafía y paleofitogeografía*. Tesis Doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue (Inédito). 250 pp.
12. Escapa, I. y Cúneo, N.R., 2006. New Middle-Late Jurassic Conifers from Chubut province, Patagonia, Argentina. *Botany 2006. Abstracts*. California State University, Chico. En:

<http://www.2006.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=715>

13. Escapa, I., Cúneo, R. y Axsmith, B., 2008. A new genus of the Cupressaceae (*sensu lato*) from the Jurassic of Patagonia: implications for conifer megasporangiate cone homologues. *Review of Palaeobotany and Palynology* 151: 110-122.
14. Escapa, I., Sterli, J., Pol, D. y Nicoli, L., 2008. Jurassic tetrapods and flora of Cañadón Asfalto Formation in Cerro Cóndor area, Chubut province. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63: 613-624.
15. Falaschi, P., Zamuner, A.B. y Foix, N., 2009. Una nueva Equisetaceae fértil de la Formación La Matilde, Jurásico Medio, Argentina. *Ameghiniana* 46: 263-272.
16. Feruglio, E., 1951. Pianta del Mesozoico Della Patagonia. *Pubblicazioni dell'Istituto Geologico della Università di Torino* 1:35-80.
17. Frenguelli, J., 1949. Los estratos con "Estheria" en el Chubut (Patagonia). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 4: 11-24.
- 18.a Gnaedinger, S.C., 2000. Leños gimnospermi­cos de la Formación La Matilde, Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *11º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (S. M. de Tucumán) *Resúmenes*: 38.
- 18.b Gnaedinger, S.C., 2001. Especies de *Araucarioxylon* Kraus de la Formación La Matilde, Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 38. Suplemento: 34 R.
- 18.c Gnaedinger, S.C., 2003. *Paleoxiloflora Jurásica de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián, Provincia de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 222 pp.
- 18.d Gnaedinger, S.C., 2007. *Planoxylon* Stopes, *Protelicoxylon* Philippe y *Herbstiloxylon* nov. gen. (Coniferales) de la Formación La Matilde (Jurásico Medio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 44: 321-336.
- 18.e Gnaedinger, S.C. y Herbst, R., 2006. El género *Prototaxoxylon* Kräusel y *Dolianiti* (Taxales) de la Formación La Matilde (Jurásico Medio), Gran Bajo de San Julián, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 43: 123-138.
19. Herbst, R., 1962. *Gleichenites juliensis* n. sp. del Jurásico Medio de Santa Cruz, Patagonia. *Ameghiniana* 2: 187-191.
20. Herbst, R., 1977. Dos nuevas especies de *Osmundacaulis* (Osmundaceae, Filices) y otros restos de Osmundales de Argentina. *Facena* 1: 19-40.
21. Herbst, R., 2001. A revision of the anatomy of *Millerocaulis patagonica* (Archangelsky y de la Sota) Tidwell, (Filices, Osmundaceae) from the Middle Jurassic of Santa Cruz

- province, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial n° 8, XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*: 39-48.
22. Herbst, R., 2003. *Osmundacaulis tehuelchense* nov. sp. (Osmundaceae, Filices) from the Middle Jurassic of Santa Cruz province (Patagonia, Argentina). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 241: 85-95.
 23. Herbst, R., Lutz, A.I., Gallego, O.F. y Acevedo, E. 1995. El bosque petrificado del Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 32: 107 (Resumen).
 24. Herbst, R. y Zalazar, E.B., 1998. Revisión de la flora matildense del Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Facena* 14: 7-24.
 25. Hibbett, D.S., Donoghue, M.J. y Tomlinson, P.B., 1997. Is *Phellinites digiustoi* the oldest Homobasidiomycete? *American Journal of Botany* 84: 1005-1011.
 26. Ibáñez, C. y Zamuner, A.B., 1996. Presence of Hyphomycetes (Deuteromycetes) in cones of *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen, Middle Jurassic of Patagonia. *Mycotaxon* 59: 137-143.
 27. Menéndez, C.A., 1960. Cono masculino de una conífera fósil del Bosque Petrificado de Santa Cruz. *Ameghiniana* 2: 11-17.
 28. Menéndez, C.A., 1969. Die fossilen Floren Südamerikas. En: E.J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G.H. Schwabe y H. Sioli, *Biogeography and Ecology in South America*. Dr. Junk N.V., Publishers The Hague.
 29. Quattrocchio, M.E., Martínez, M.A. y Volkheimer, W., 2007. Las floras jurásicas de la Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11*. *Ameghiniana* 50° aniversario: 87-100.
 30. Singer, R. y Archangelsky, S. 1958. A petrified Basidiomycete from Patagonia. *American Journal of Botany* 45: 194-198.
 31. Stipanovic, P.N. y Reig, O., 1955. Breve noticia sobre el hallazgo de amuros en el denominado "Complejo Porfirico de la Patagonia extraandina" con consideraciones acerca de la composición geológica del mismo. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 10: 215-233.
 32. Stipanovic, P.N. y Reig, O., 1956. El "Complejo Porfirico de la Patagonia Extraandina" y su fauna de amuros. *Acta Geológica Lilloana* 1: 185-297.
 - 33.a Stockey, R. A., 1975. Seeds and embryos of *Araucaria mirabilis*. *American Journal of Botany* 62: 856-868.
 - 33.b Stockey, R.A., 1977. Reproductive biology of the Cerro Cuadrado (Jurassic) conifers: *Pararaucaria patagonica*. *American Journal of Botany* 64: 733-744.
 - 33.c Stockey, R.A., 1978. Reproductive biology of the Cerro Cuadrado fossil conifers: Ontogeny and reproductive strategies in *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen. *Palaeontographica B* 166: 1-15.

- 33.d Stockey, R.A. y Taylor, T.N., 1978. On the structure and evolutionary relationships of the Cerro Cuadrado fossil conifer seedlings. *Botanical Journal of the Linnean Society* 76: 161-176.
34. Wieland, G.R., 1935. The Cerro Cuadrado petrified forest. Washington, Carnegie Museum. 180 pp.
35. Windhausen, A., 1931. *Geología Argentina*. Segunda Parte: Geología Histórica y regional del territorio argentino. Ed. Peuser, Buenos Aires.
36. Zamuner, A.B. y Falaschi, P., 2005. *Agathoxylon matildense* n. sp., leño araucariáceo del Bosque Petrificado del Cerro Madre e Hija, Formación La Matilde (Jurásico medio), Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 42: 339-346.

CAPÍTULO 10. CONCLUSIONES GENERALES

La localidad estudiada (MNBP) se halla en el NE de la provincia de Santa Cruz, pertenece a la Formación La Matilde de edad Jurásico Medio más alto. El intervalo estratigráfico considerado se caracteriza por un fuerte predominio de depósitos piroclásticos de caída (tobas) que constituyeron niveles de paleosuelos y también sepultaron varios bosques *in situ*. Dicho sepultamiento habría ocurrido en eventos geológicamente instantáneos.

Se estudiaron dos niveles de bosque preservado *in situ*: Barda Blanca y Bosque Principal. El primero posee troncos en posición de vida de pequeño diámetro (promedio 17,5 cm) y densidad intermedia (625 ind/Ha) y corresponde probablemente a las primeras etapas de colonización del sustrato volcánico. El segundo posee troncos mayormente no enraizados (hipoautóctonos) de gran diámetro (promedio 1 m hasta 3 m) y densidad extremadamente baja (máximo 17,7 ind/Ha) y corresponde probablemente a una comunidad clímax.

Los leños estudiados en ambos niveles presentan una gran homogeneidad anatómica, caracterizada por punteado radial araucarioide uniseriado, uni-biseriado o triseriado en los ejemplares de mayor edad, campos de cruzamiento con 4-6 punteaduras taxodioides o cupresoides, dispuestas en pisos, irregularmente o en roseta. Los radios leñosos son homocelulares, uniseriados o localmente biseriados, de 4-15 células de altura. Existe cierto rango de variabilidad cuantitativa entre los ejemplares estudiados provenientes de ambos niveles y también algunas combinaciones de caracteres cualitativos, se considera que dicha variabilidad entra dentro del rango natural de variabilidad intraespecífica, ecológica y ontogenética. Todos los leños estudiados son asignados a *Agathoxylon matildense* Zamuner y Falaschi, leño de afinidad araucarioide y se propone una enmienda de la diagnosis original. La única excepción a esta asignación es el ejemplar LPPm 1873-75 (LPPB 13732), que presenta ciertos caracteres particulares y se prefiere su asignación a nivel genérico de *Agathoxylon* sp.

La macroflora asociada a los troncos de ambos niveles está conformada mayormente por improntas y en menor medida por permineralizaciones y carbonizaciones. Entre las improntas se hallan diferentes categorías de ramas foliosas de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* en asociación íntima y/o en conexión orgánica con estróbilos femeninos tipo *Araucaria mirabilis* (Speg.) Windhausen emend. Calder y estructuras reproductivas (¿renovales? ¿lignotubérculos?) con el mismo tipo foliar de *Araucaria* cf. *A. mirabilis*. Se hallaron además escasas improntas de ramas foliosas de *Araucarites sanctaerucis* Calder en asociación a los troncos del Bosque Principal pero no en conexión orgánica. Entre las permineralizaciones se hallaron un estróbilo de *A. mirabilis* en el MNBP, un estróbilo de *Pararaucaria patagonica* (Wieland) Calder en la Estancia Bellavista con pedicelo con hojas de *A. sanctaerucis* y escasas ramitas petrificadas de *A. cf. A. mirabilis*. Finalmente, se hallaron escasos estróbilos de *A. mirabilis* carbonizados. Se comprobó la correspondencia de los estróbilos de *Araucaria* cf. *A. mirabilis* con follaje de tipo

Brachyphyllum y de los estróbilos de *P. patagonica* con el follaje de *A. sanctaecrucis*. Otros restos macroflorísticos son escasos y corresponden a improntas de corteza de los mismos troncos y de probables raíces y raicillas. La gran homogeneidad de improntas indica que se habría tratado de bosques dominados por árboles de *A. mirabilis* con escasa representación de ejemplares de *P. patagonica*. Entre ambos niveles de bosque existen niveles lagunares con improntas de equisetáceas fértiles de muy pequeñas dimensiones, asignadas a una nueva especie: *Equisetites minimus* nov. sp.

La arquitectura de los árboles juveniles de la Barda Blanca presenta 3 categorías de ejes, al igual que las Araucariaceae actuales, mientras que los individuos adultos del Bosque Principal presentan en total 5 categorías de ejes: tronco principal y 4 categorías de ramas. El tronco principal de los individuos adultos habría tenido crecimiento indeterminado y rítmico con pseudoverticilos de 6-7 ramas plagiotrópicas en las porciones inferior y media del tronco y ortotrópicas en la porción superior. Las ramas habrían tenido crecimiento también rítmico, pero las ramitas se disponen en forma alterna sobre las ramas mayores. Los estróbilos femeninos son pedunculados y laterales respecto de las ramas portadoras. Se reconocieron dos “morfotipos” arquitecturales para los individuos adultos del Bosque Principal. El morfotipo predominante corresponde probablemente al modelo de Massart con algunas modificaciones, caracterizado por la presencia de pseudoverticilos de ramas plagiotrópicas. Dichos ejemplares poseen además evidencias de reiteraciones totales y parciales. El segundo morfotipo posee todas sus ramas ortotrópicas y no dispuestas en pseudoverticilos, es asignado con dudas al modelo de Attimis.

Los indicadores paleoclimáticos analizados incluyen: parámetros dendrométricos (anillos de crecimiento demarcados, con transición gradual hacia el leño tardío, buen grosor de anillos, anillos falsos frecuentes, traqueidas anchas y de paredes poco engrosadas en el leño tardío, ausencia de parénquima traumático, troncos con diámetros hasta 3 m, cortezas muy delgadas), dendroclimáticos (leños sensitivos y con histogramas de sensibilidad anual extendidos hacia valores altos), de la macroflora asociada (hojas escuamiformes, anfiestomáticas; hongos xilófagos y posibles simbiontes de artrópodos, equisetáceas en los niveles lagunares), de la paleogeografía (localidad a paleolatitudes medias en la zona templado-cálida y de inviernos húmedos) y sedimentológicos (sin evidencias de sequías severas ni incendios, ondulitas en los niveles lagunares). El conjunto de evidencias permite sugerir para esta región la presencia de climas templado-cálidos y subhúmedos, posiblemente con una estación seca que permitiera la demarcación de los anillos de crecimiento, libres de heladas acentuadas durante la estación de crecimiento y con una importante influencia de procesos volcánicos en el crecimiento de los bosques.

Se hallaron evidencias de dos tipos principales de interacciones entre los árboles del MNB, hongos y artrópodos: saprofitismo y/o parasitismo por hongos (causantes de podredumbre blanca y podredumbre castaña o blanda y posibles causantes de tumoraciones) y

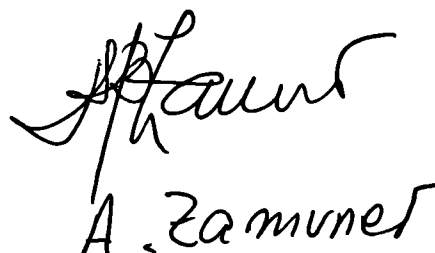
parasitismo por artrópodos xilófagos productores de galerías y agallas, evidenciado por la presencia de perforaciones con coprolitos y tejidos de reacción en el leño).

De las comparaciones realizadas con otras localidades del Jurásico Medio y Superior de Neuquén, Chubut y Santa Cruz (incluidas aquellas de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián) se deduce que la tafoflora del MNBP está vinculada a aquella de Ea. Bellavista-Cerro Cuadrado por la presencia de *A. mirabilis* y *P. patagonica*, mientras que presenta muy pocos elementos en común con las restantes localidades comparadas y sólo a nivel de morfógenos (*Brachyphyllum* sp., *Equisetites* sp.) que no brindan información estratigráfica. Es probable que el MNBP represente niveles estratigráficos diferentes a aquellos del Gran Bajo de San Julián, y que sus bosques se hayan desarrollado en un clima algo más seco que aquéllos, dada la completa ausencia de helechos, pteridospermas y cycadales o bennettitales. Existe en cambio cierta similitud respecto de la presencia compartida del par genérico *Araucaria/Pararaucaria* en localidades de la Formación Cañadón Calcáreo (Jurásico Superior a Cretácico de Chubut), pero con diferencias a nivel específico. Por la baja diversidad y la singularidad de su flora, es posible que los bosques del MNBP-Ea. Bellavista-Cerro Cuadrado hayan sido endémicos.

Se concluye que el Monumento Natural Bosques Petrificados está constituido por Coniferales pertenecientes esencialmente a la familia Araucariaceae con una mínima representación de otra familia (Pararaucariaceae) y la presencia de Equisetales (Equisetaceae) de hábito cespitoso en niveles lagunares intercalados. La xilotaflora presenta similitudes con algunos elementos preservados en la misma Formación en el Gran Bajo de San Julián, pero es mucho menos diversa respecto de aquella. La macroflora asociada a los elementos arbóreos del MNBP es abundante en ciertos sectores de la localidad (Barda Blanca, Cerro de las Improntas), homogénea y con escasos elementos en común con el Gran Bajo de San Julián.



PAULA FALASCHI



A. Zamuner