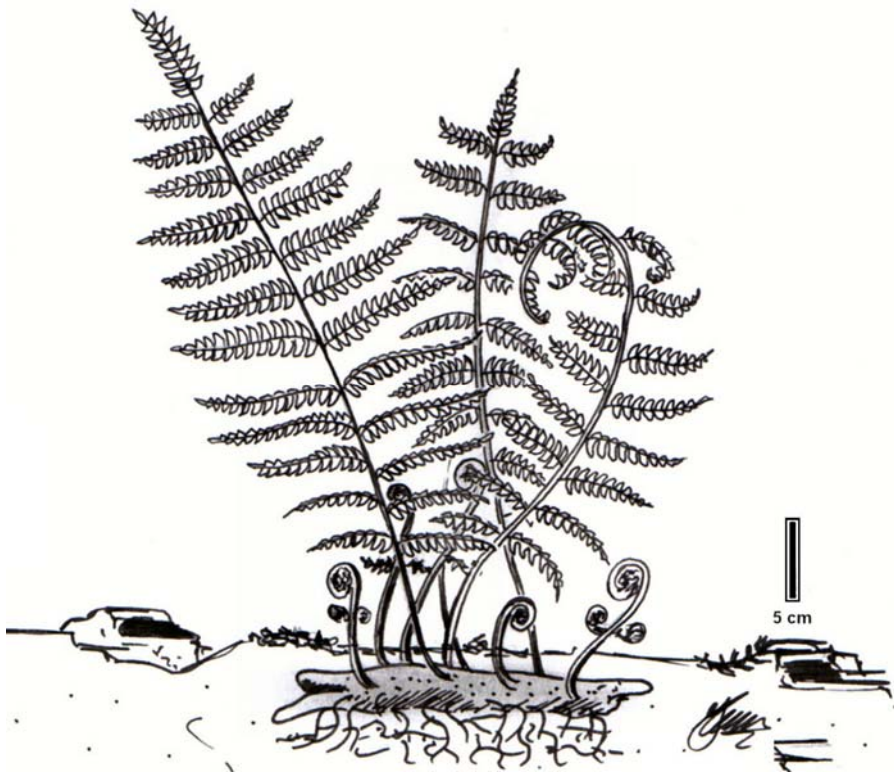


UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**ESTUDIO Y RECONSTRUCCIÓN DE UNA  
PTERIDOPHYTA DEL CRETÁCICO INFERIOR  
DE LA PROVINCIA  
DE SANTA CRUZ, ARGENTINA**

Trabajo Final de Licenciatura



**Autor:** Carrizo, Martín Alejandro

**Directores:** Del Fueyo, Georgina Marisa

Ottone, Eduardo Guillermo

Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (M.A.C.N.)

Buenos Aires

Abril 2009

Resumen.....	2
CAPÍTULO 1	
1. Introducción.....	4
1.1 Marco geológico.....	7
CAPÍTULO 2	
2. Materiales y métodos.....	10
2.1 Materiales.....	10
2.2 Métodos.....	11
CAPÍTULO 3	
3. Sistemática.....	14
<i>Descripción.....</i>	14
3.1 Comparaciones.....	19
CAPÍTULO 4	
4. Discusión y Conclusiones.....	23
Agradecimientos.....	29
Bibliografía.....	31
Anexo.....	38

## Resumen

El presente trabajo de Tesis se centra en el estudio y reconstrucción de un esporofito perteneciente a una pteridophyta, para lo cual se realizó una descripción detallada de todos los órganos constitutivos de la planta, correspondientes a rizomas (estos en conexión orgánica a pecíolos), raíces adventicias, frondes y pinnas.

El material estudiado fue recolectado en la Formación Anfiteatro de Ticó, en el nivel fosilífero denominado Bajo Tigre *Cladophlebis* (BTC), en la localidad Estancia Bajo Tigre de la provincia de Santa Cruz por S. Archangelsky, R. Cúneo y T. Taylor, durante la campaña de febrero de 1985, y se encuentra preservado como improntas, y compresiones en litofacies compuestas principalmente por material tobáceo.

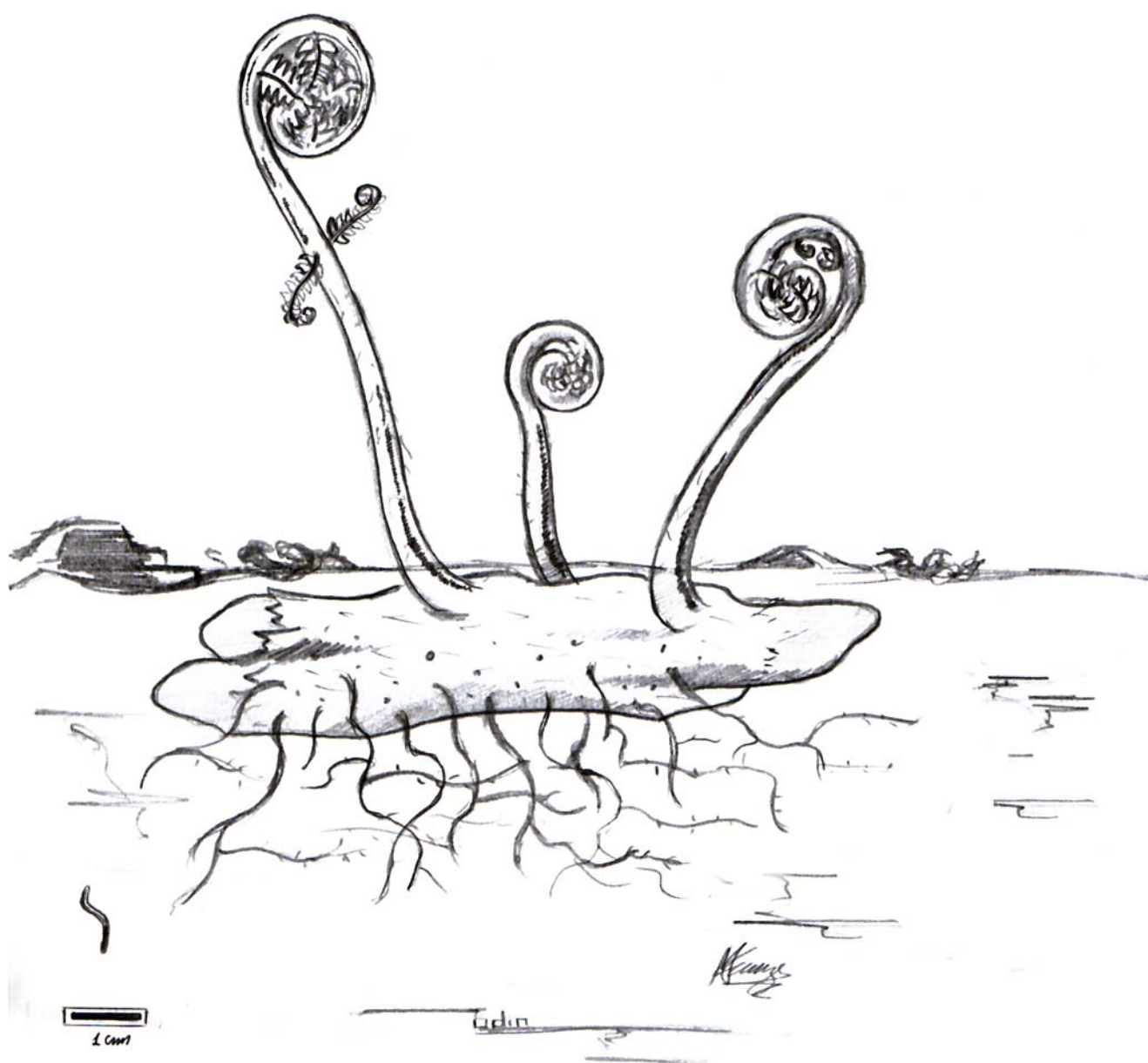
Se tomaron las medidas correspondientes al largo y ancho de los ráquices, pecíolos, pinnas, pinnulas, rizomas, raíces adventicias y ejes dispersos; como así también el ángulo de inserción de las pinnas, en los casos en que fue posible. Con los datos obtenidos se calcularon los promedios y se extrajeron los valores máximos y mínimos para cada variable. Como parte del estudio se realizaron observaciones con el microscopio electrónico de barrido (MEB) que revelaron la presencia de elementos del xilema, protoxilema y metaxilema, así como células de parénquima y fibras.

De acuerdo a las características observadas el helecho aquí estudiado se lo incluye en el morfogénero *Cladophlebis* Brongniart y se lo asigna a una nueva especie que por el momento queda en nomenclatura abierta. De las catorce especies de *Cladophlebis* citadas para la Argentina, sólo siete se hallan representadas en el Cretácico Inferior y corresponden a *Cladophlebis antarctica* Nathorst, *C. australis* (Morris) Seward, *C. patagonica* Frenguelli, *C. browniana* (Dunker) Seward, *C. kurtzii* Frenguelli, *C. haiburnensis* var. *rectimarginata* Herbst y *C. tripinnata* Archangelsky. El material aquí estudiado comparte algunas de sus características morfológicas y dimensionales que lo asemeja a algunas de ellas. Sin embargo, la presencia de aurículas pronunciadas, que se observan en algunas de las pinnulas, y la del rizoma con anatomía preservada, no se ha observado hasta el momento en ninguna de las especies conocidas para el morfogénero.

Sobre la base de los resultados obtenidos, se sugiere para el material descripto la siguiente reconstrucción hipotética; el helecho habría presentado un hábito herbáceo, sujeto al sustrato por medio de un rizoma robusto que correría enterrado, paralelo a la

superficie y del cual emergerían frondes aéreas, bipinnadas e imparipinnadas y raíces adventicias con geotropismo positivo, probablemente con función de fijación y/o absorción de nutrientes. También se deduce que este helecho habría crecido bajo condiciones húmedas proporcionadas por el ambiente fluvial - lacustre de la Formación Anfiteatro de Ticó y en continuas condiciones de estrés debido a la abundante caída de cenizas provocadas por el vulcanismo explosivo andino durante el Cretácico Inferior.

# CAPÍTULO 1



## 1. Introducción

En el registro fósil, las Pteridophytas han demostrado ser importantes constituyentes de las comunidades vegetales desde el Devónico (Archangelsky, 1970; Taylor *et al.* 2009).

El Grupo Baqueró, de edad aptiana y que aflora en la provincia de Santa Cruz, posee numerosos restos vegetales preservados como improntas, compresiones y /o carbonizaciones, principalmente en las litofacies arenosas, pelíticas y tobáceas. Esta paleoflora está compuesta por estructuras vegetativas, como frondes, pinnas, raquis, hojas, etc., como así también por estructuras reproductivas tales como conos megasporangiados y microsporangiados en conexión orgánica, o no, a ramas; pudiéndose en ciertos casos preservarse las membranas cuticulares de algunos de los órganos mencionados (Archangelsky, 1963a; Villar de Seoane, 2001).

Se han hallado representantes fósiles correspondientes a hongos (Fungi) y a los principales grupos de plantas referidos a las divisiones Chlorophyta, Hepatophyta, Anthocerotophyta, Lycophyta, Sphenophyta, Pteridophyta, Pteridospermophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta, Coniferophyta y Magnoliophyta (Archangelsky, 2003).

Dentro de las Pteridophytas, o comúnmente llamadas helechos, se hallan representadas las siguientes familias: Osmundaceae, Schizaceae, Gleicheniaceae, Hymenophyllaceae, Dicksoniaceae, Dipteridaceae, Lophosoriaceae, Cyatheaceae, Pteridaceae, Dennstaedtiaceae, Dryopteridaceae y una serie de numerosos morfogéneros, macro y microscópicos, entre los que se puede encontrar, por ejemplo, varias especies de *Cladophlebis* Brongniart (Archangelsky, 2003; Del Fueyo *et al.*, 2007). La mayoría de los géneros y especies de helechos del Grupo Baqueró son conocidos principalmente por descripciones de fragmentos de frondes, como por ejemplo *Cladophlebis haiburnensis* var. *rectimarginata* Herbst, *C. australis* (Morris) Seward, entre otros (Archangelsky, 2003), mientras que en otros pocos casos los helechos han sido descritos con esporangios hallados *in situ*, como *Cyathea cyathifolia* y *Cladophlebis cyathifolia* Villar de Seoane (Villar de Seoane, 1996, 1999 y 2001).

En esta Tesis de Licenciatura se estudian pecíolos de helechos en conexión orgánica a rizomas y en estrecha asociación a frondes, coleccionados en la Formación Anfiteatro de Ticó, Cretácico Inferior, provincia de Santa Cruz (Fig. 1).

El objetivo del trabajo consiste en la descripción detallada de la morfología y la anatomía de las frondes, pinnas y pinnulas como así también de los raquis, rizomas y raíces adventicias. A partir de los datos obtenidos se tratará de reconstruir el hábito y aportar nuevos datos sobre el hábitat del helecho en estudio, suponiendo que, tanto fragmentos del rizoma, como las frondes, pertenecen a la misma planta. También se intentará determinar su afinidad botánica comparándola con otros géneros y especies ya descriptos para la misma formación y para otras formaciones coetáneas, principalmente de Patagonia.

Las Pteridophytas actuales tienen una distribución cosmopolita y abarcan una amplia variedad de hábitats, ocupando desde tierras bajas hasta montañosas, zonas boscosas a semidesérticas, manglares, pantanos, estanques o ríos (Wee, 1998). Aún así prefieren climas húmedos y de temperatura moderada, por lo que se cree que el 65% de los helechos actuales se encuentran en los bosques húmedos del trópico. Presentan hábitos terrestres, epífitos, xeromórficos, saxícolas, acuáticos, y suelen ser de talla reducida y umbrófilos, aunque hay también de porte arborescente (Archangelsky, 1970; Tryon y Tryon, 1982; Wee, 1998).

La mayoría de los helechos presentan una estructura general que consiste de un rizoma, el cual puede ser delgado y largo o grueso y corto, que puede crecer a lo largo de la superficie del suelo o bajo tierra (Wee, 1998). A partir de estos rizomas se emiten raíces adventicias que sufren geotropismo positivo y hojas pinnadas que sufren geotropismo negativo, conocidas como frondes. Las frondes cumplen con la función de fotosíntesis; están compuestas de pinnas de distintos órdenes, de forma y tamaño variables y venación simple hasta muy compleja (Tryon y Tryon, 1982). Una característica de las frondes es que nacen enrolladas en estructuras denominadas circinios los cuales, a medida que van madurando, se desenrollan hasta adquirir su forma definitiva (Wee, 1998).

El sistema de conducción en los helechos está organizado en diferentes tipos de estelas de acuerdo a los distintos grupos taxonómicos, pasando comúnmente de protostela, en estadios juveniles, a dictiostela en los adultos. Los elementos constitutivos del sistema de conducción son principalmente el xilema, cuya función es

el transporte del agua, almacenamiento y sostén mecánico de la planta; el floema, el cual se encuentra junto al xilema y se encarga de la conducción y almacenamiento del alimento; las fibras, que también actúan de sostén y las células de parénquima con funciones de reserva (Evert, 2006; Gifford y Foster, 1989).

El xilema y floema recorren el total del cuerpo de la planta y la relación entre ellos varía en cada grupo vegetal, en helechos es común hallarlos concéntricos anficribales, en donde el floema se encuentra rodeando al xilema (Esau, 1982).

Si bien en la mayoría de los helechos el xilema está compuesto principalmente por traqueidas, existen varios grupos que presentan también vasos como por ejemplo helechos de las familias Blechnaceae, Cyatheaceae, Dicksoniaceae, entre otros (Archangelsky, 1970; Carlquist *et al.*, 1997, Carlquist *et al* 2000; Carlquist y Schneider, 2000; Gifford y Foster, 1989, entre otros). Las variaciones en el largo de las traqueidas dependen de su ubicación en la planta (ya sea que estén en el rizoma, en el pecíolo, o en otra parte, siendo, por ejemplo, más largas en el segundo caso), el hábitat, el estado de maduración del órgano, el tamaño del esporofito, etc. (White, 1963a; 1963b).

El floema es un tejido complejo compuesto de varios tipos de células. En helechos y gimnospermas está compuesto principalmente por células cribosas, células albuminíferas y células acompañantes (Esau, 1982; Evert, 2006).

Por otro lado, las fibras, al igual que el xilema y el floema, ayudan en el sostén de las partes más maduras de las plantas. Son células largas, de poco espesor, elásticas, generalmente con paredes secundarias lignificadas y se encuentran distribuidas en diversas partes de la planta, aunque por lo general están asociadas al tejido vascular (Esau, 1982; Valla, 1983).

La presencia de lignina impregnada en las paredes de los elementos del xilema, fibras y células parenquimáticas hace que éstas sean resistentes al paso del tiempo geológico, permitiendo su preservación en el registro fósil. El floema, sin embargo, se encuentra menos lignificado por lo que este tejido en líneas generales no se encuentra preservado (Esau 1982; Sporne, 1965).

## 1.1 Marco geológico

La Formación Baqueró, unidad litoestratigráfica que aflora al sur del Río Deseado, provincia de Santa Cruz, Argentina, fue en principio propuesta y luego formalmente definida por Archangelsky (1963b, 1967). Cladera, *et al.* (1999, 2002) consideraron luego a esta unidad como de rango mayor por lo que pasó a llamarse Grupo Baqueró.

El Grupo Baqueró representa entonces una sucesión sedimentaria integrada de base a techo por la Formación Anfiteatro de Ticó, Formación Bajo Tigre y Formación Punta del Barco (Cladera *et al.*, 2002), donde la primera equivale al miembro inferior de la Formación Baqueró definida inicialmente por Archangelsky (1967), mientras que las dos siguientes equivalen, a grandes rasgos, al miembro superior propuesto por este mismo autor.

Sobre la base de estudios palinológicos y paleobotánicos se considera, a toda la unidad, de edad cretácica temprana, abarcando específicamente el lapso Barremiano-Aptiano, y alcanzando incluso términos basales del Albiano (Archangelsky, 1967; Archangelsky, 2003; Llorens, 2005). La antigüedad de esta unidad fue confirmada a su vez por dos dataciones isotópicas, tomadas en la Formación Anfiteatro de Ticó, que brindaron edades cercanas a los 120 millones de años, refiriendo entonces los niveles analizados al Aptiano (Corbella, 2001).

Edad	Cladera <i>et al.</i> 2002	
Aptiano	Grupo Baqueró	Fm. Punta del Barco
		Fm. Bajo Tigre
Barremiano		Fm. Anfiteatro de Ticó
		Fm. Bajo Grande

**Cuadro 1:** Cuadro estratigráfico del Grupo Baqueró. Modificado de Cladera *et al.* 2002.

La Formación Anfiteatro de Ticó, es mayoritariamente de naturaleza epiclástica y se sitúa en discordancia angular sobre los estratos de la Formación Bajo Grande (Caranza, 1988). Recibe su nombre de la localidad Tipo Anfiteatro de Ticó (Figs. 2 y 3) situada al noroeste de la Estancia La Magdalena, y sus afloramientos se extienden desde Estancia Aguada del Cuero, al norte, donde apoyan también sobre sedimentitas de la Formación La Matilde, hasta la Estancia La Generosa, al sur.

Dada la irregularidad del relieve al cual recubren, el espesor de la unidad varía dependiendo de su situación geográfica, alcanzando los 22 metros en el estratotipo, ubicado en el sector oriental del Anfiteatro. Esta unidad está compuesta principalmente por litofacies silicoclásticas y volcaniclásticas, incluyendo conglomerados clasto-soportado macizos y con estratificación entrecruzada en artesa; areniscas gruesas a sabulíticas con estratificación entrecruzada en artesa y en menor medida areniscas finas con óndulas asimétricas de corriente; arcilitas y limolitas principalmente macizas, de composición caolinítica; también son abundantes las tobas finas. La ciclicidad de los bancos, al igual que las características generales de la estratificación, son bien identificables tanto en los estratos gruesos como en los finos (Cladera *et al*, 2002).

Las litofacies de areniscas finas, pelitas y tobas contienen el principal reservorio fosilífero, que incluye fragmentos vegetales correspondientes a frondes, hojas, pinnas y ráquices, preservados como improntas, compresiones y algunas carbonizaciones (Cladera *et al*, 2002); también se han hallado restos de cutículas (Archangelsky 1963a; Villar de Seoane, 2001, entre otros). Entre los restos fósiles se encuentran representados integrantes de los siguientes grupos taxonómicos vegetales: Lycophyta, Filicales, Pteridospermales, Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales, Coniferales, varios morfógenos y hongos (Archangelsky 2001a) y corresponde a la formación en donde fue recolectado el material aquí en estudio.

En esta unidad fueron encontrados también restos de invertebrados, entre ellos el representante más antiguo de la familia Petaluridae (Insecta: Odonata) (Petrulevičius y Nel, 2003).

En general, la Formación Anfiteatro de Ticó se depositó bajo condiciones fluviales y lacustres; dado el arreglo granulométrico, la tabularidad de los bancos y el desplazamiento lateral, entre otros elementos, se sugiere que el sistema fluvial dominante fue meandriforme (Cladera *et al.*, 2007). Todo el sistema correría sobre un paleorelieve preexistente, el cual habría sido rellenado por las continuas caídas de

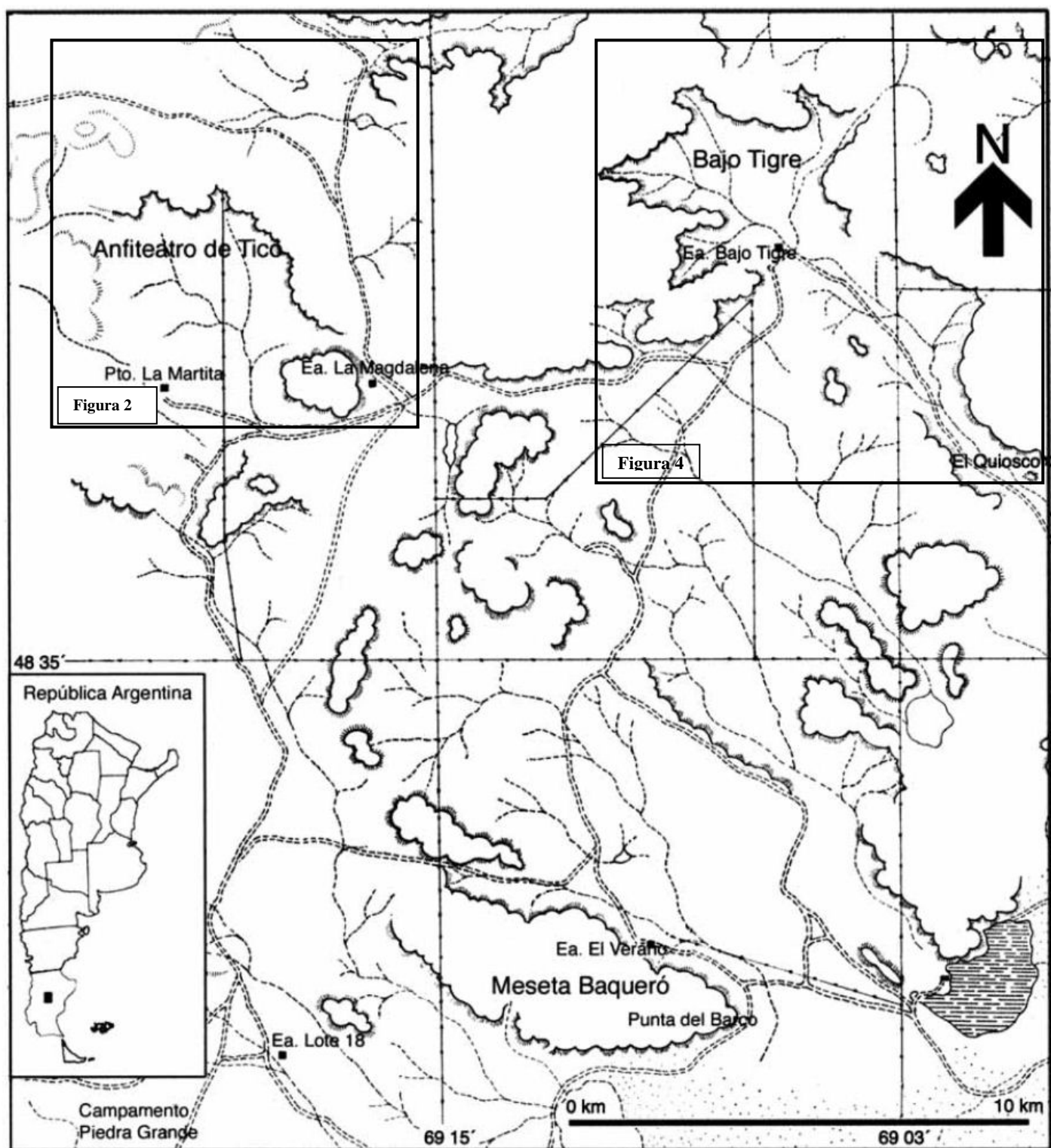
cenizas, produciendo a su vez la desaparición de los cuerpos de agua y dando lugar a la formación de extensas llanuras y ríos efímeros correspondientes a la Formación Bajo Tigre (Cladera, *et al.*, 2002).

La Formación Bajo Tigre se apoya paraconcordantemente sobre la Formación Anfiteatro de Ticó aunque en algunas áreas se encuentra en discordancia angular. Es de composición exclusivamente volcaniclástica e incluye tufo-psefitas, tufo-psamitas, y en menor proporción piroarenitas, estas últimas producto de lluvias de cenizas provocadas por el vulcanismo explosivo andino de actividad intermitente (Cladera *et al.*, 2002). La continua caída de cenizas produjo cambios climáticos importantes causantes de la esterilidad en la mayoría de los niveles de esta formación y también cambios en la composición y distribución de las asociaciones vegetales de la Flora de Ticó (Archangelsky, 2001b).

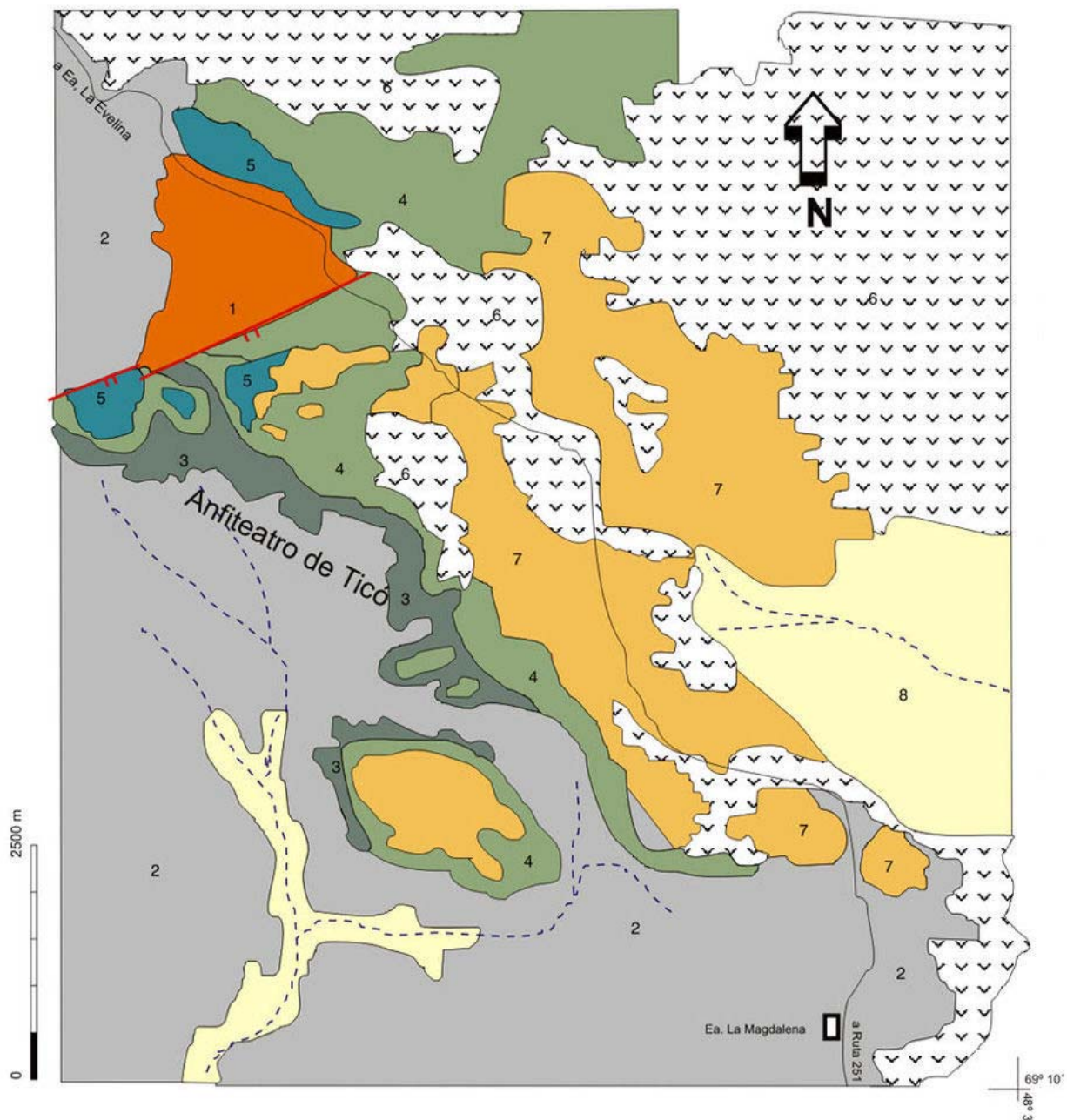
Si bien los registros fósiles vegetales son escasos en casi todos los estratos de esta unidad, se encontraron improntas de hojas mal preservadas y tallos decorticados asociados a tufo-psamitas (Cladera *et al.*, 2002); entre los restos hallados hay representantes de los siguientes grupos taxonómicos: Equisetales, Cycadales y Coniferales (Archangelsky, 2001a).

Por último la Formación Punta del Barco, de composición volcaniclástica, en particular piroclástica y epiclástica, suprayace en discordancia erosiva los estratos de la Formación Bajo Tigre; esta discordancia se atribuye a la reactivación de las áreas fuente. Los depósitos de esta formación corresponden a un sistema fluvial entrelazado distal el cual con el tiempo habría perdido parte de su energía transformándose en un río de carácter entrelazado distal y efímero. Los depósitos volcánicos se redistribuyeron por acción de estos ríos y si bien la actividad volcánica habría sido importante, produciendo grandes volúmenes de cenizas, la presencia de vegetación indicaría períodos de detención de las lluvias de cenizas (Cladera *et al.*, 2002).

En cuanto al registro fósil, se encuentran frecuentes troncos silicificados en las facies volcaniclásticas, psefíticas o arenosas, en tanto que en las tobas arenosas retrabajadas hay abundantes restos vegetales bien preservados (Archangelsky *et al.*, 1995; Cladera *et al.*, 2002), con representación de los órdenes Filicales, Pteridospermales, Cycadales y Coniferales, junto a varios morfogéneros (Archangelsky, 2001a).



**Figura 1:** Mapa mostrando la ubicación del área de estudio: Estancia Bajo Tigre. (Modificado de Archangelsky, 1967).



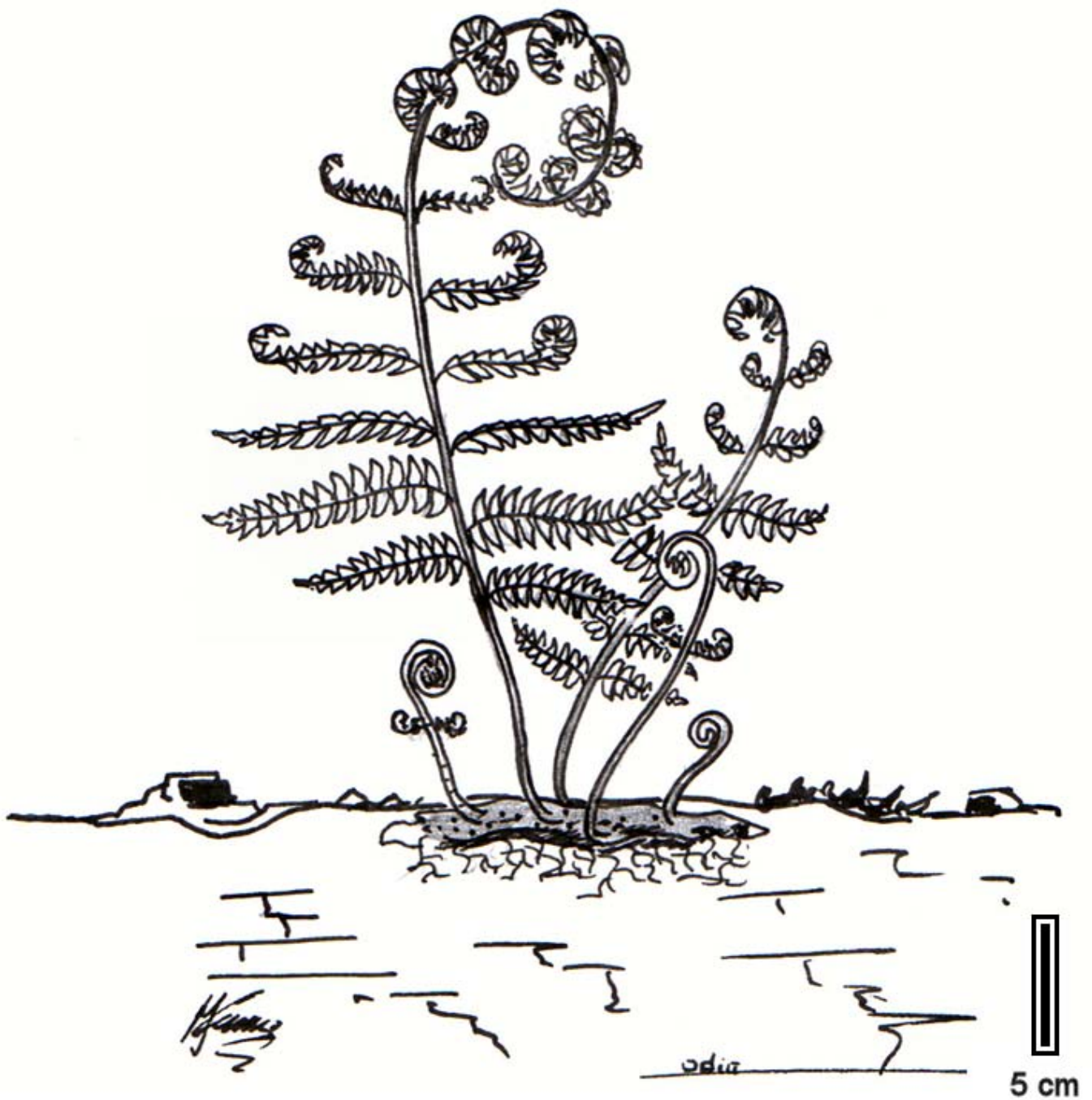
Referencias Geológicas	Edad	Referencias cartográficas
8 Depósitos aluviales	Cuaternario	Estancia
7 Fm. Monte León	Terciario (Oligoceno superior)	Huellas
6 Fm. Del Doce	Terciario (Eoceno)	Arroyos efímeros
5 Fm. Punta del Barco	Cretácico (Barremiano- Aptiano)	<b>Símbolos geológicos</b>
4 Fm. Bajo Tigre	Cretácico (Kimeridgiano-Huateriviano)	a) Falla a) labio hundido
3 Fm. Anfitheater de Tico	Jurásico (Bathoniano- Calloviano)	
2 Fm. Bajo Grande		
1 Fm. Chon Aike		

**Figura 2:** Mapa geológico de la Localidad Tipo Anfitheater de Tico donde aflora la formación homónima. (Modificado de Archangelsky, 2003).



**Figura 3:** Localidad Tipo Anfiteatro de Ticó donde afloran en sentido estratigráfico las formaciones Bajo Grande (BG), Anfiteatro de Tico (AT) y Bajo Tigre (BT). (Foto de G.M. Del Fueyo).

## CAPÍTULO 2



## 2. Materiales y métodos

### 2.1 Materiales

Los materiales estudiados provienen de la sección cuspidal de la Formación Anfiteatro de Ticó y en transición con la Formación Bajo Tigre, Cretácico Inferior, en la localidad Estancia Bajo Tigre de la provincia de Santa Cruz (Figs. 4 y 5). Los fósiles fueron colectados en el nivel fosilífero denominado Bajo Tigre *Cladophlebis* (BTC) (Figs. 6 y 7) por S. Archangelsky, R. Cúneo y T. Taylor, durante la campaña de febrero de 1985.

Los fósiles recolectados se encuentran depositados en la Colección de Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” bajo el acrónimo BAPb.

Se estudiaron un total de 19 piezas correspondientes a tobas blancas a amarillentas, de naturaleza friable, en las que el material fósil aparece preservado como impresiones incompletas de frondes y pinnas tanto dispersas como en asociación a rizomas con raíces adventicias. A su vez, se encuentran compresiones de rizomas en conexión orgánica a pecíolos, hallándose en algunos casos preservados tridimensionalmente. Estas compresiones presentan un aspecto ondulado con relieves en positivos y negativos que representarían el trayecto del pecíolo y el lugar donde el mismo sufrió el geotropismo negativo (Figs. 8, 9). Este tipo de crecimiento puede observarse también tanto en vista lateral (Fig. 10-A) como en vista frontal del rizoma (Fig. 10-B). En algunos ejemplares como BAPb 11597 y BAPb 11598, entre otros, se observan estructuras semicirculares con aspecto de “C” (Fig. 11) que representan lo más probable a cortes transversales de los pecíolos nacientes del rizoma, separadas entre sí por el material tobáceo.

Los frondes halladas corresponden a los géneros *Cladophlebis* Brongniart y *Sphenopteris* (Brongniart) Sternberg, éste último presente en muy baja proporción (2,50 %) y de material muy fragmentario, por lo que éste trabajo se concentrará en la descripción del primero de estos morfogéneros.

## 2.2 Métodos

El estudio y caracterización de los fósiles se efectuó en varias etapas. En una primera instancia y con la ayuda de un microscopio estereoscópico, Leica MZ 12<sup>5</sup>, y una lupa de mano, se comenzaron a dibujar a mano alzada todas las improntas y compresiones encontradas en las distintas piezas, estos dibujos ayudaron a discriminar con mayor exactitud detalles como el patrón de venación, márgenes de las pinnulas, entre otros, y fueron útiles para realizar comparaciones preliminares entre las distintas piezas con mayor facilidad. En los casos en que fue necesario se utilizaron agujas de disección y un pincel grueso número ocho para la limpieza del material para la extracción de aquellos fragmentos de roca que obstruían la visión completa de los fósiles.

Al mismo tiempo que se fuera dibujando, se identificaron los caracteres que podrían resultar importantes para la posterior descripción del material, se analizaron y diferenciaron también los distintos patrones de venación de las pinnulas y las relaciones entre los distintos fragmentos de frondes, pinnas y rizomas.

A su vez se tomaron las medidas correspondientes al largo y ancho de los rizomas, raíces adventicias, pecíolos, frondes, pinnas, pinnulas, y ejes dispersos; el ángulo de inserción de las pinnas al raquis primario, la separación entre pinnas ubicadas en un mismo lado del eje y el número de pecíolos emergentes de los rizomas. Para las mediciones se utilizó un transportador y una regla de papel de 15 cm de largo, dado que ésta otorga mayor flexibilidad y manejo que la versión de plástico.

Dado que no se encontraron frondes completas, el valor del ancho máximo de las mismas fue tomado del único ejemplar (BAPb 11609) que presentaba el raquis primario con 4 pinnas a ambos lados del mismo.

Para las pinnulas, se consideraron el largo y ancho sólo de aquellas completas ubicadas en la base y/o ápice de cada pinna y se diferenciaron de aquellas tomadas en pinnas dispersas incompletas en donde no se pudo asignar la posición basal o apical de la pinnula. Por otro lado a los raquis, pecíolos y ejes dispersos se les midió el ancho en ambos extremos, tomando en cuenta solo un valor en caso de que éste no varíe.

Todas las mediciones fueron ingresadas a modo de tablas dentro de una hoja de cálculo de Excel; con los datos obtenidos se calcularon los promedios, máximos y

mínimos de cada una de las variables y para cada elemento analizado. Los valores de las pinnulas fueron separados y analizados en cuatro tablas distintas, y en tres de ellas se representaron los valores obtenidos para aquellas mediciones tomadas en el ápice de las pinnas, en la base de las pinnas, y en fragmentos de pinnas aisladas a las cuales no se pudo determinar una de estas dos ubicaciones; la cuarta tabla incluye los valores en conjunto de las anteriores. Las medidas se presentan en el Anexo I (pág. 38).

Con el fin de comprobar si existe una relación entre el ancho de los pecíolos en conexión orgánica a rizomas con el ancho del raquis primario y ejes dispersos, que permita afianzar el supuesto de que todas las piezas pertenecen a una misma planta, se corrieron los datos correspondientes al ancho bajo el software estadístico Infostat, con el cual se realizó un test “t” de Student para dos muestras independientes (Sokal y Rohlf, 1995).

Luego de realizar las mediciones, se procedió a fotografiar los fósiles para lo cual se sujetó una cámara fotográfica digital *Nikon coolpix 990* a un soporte; se utilizó luz natural o dos equipos de iluminación puntual de tungsteno *Leica CLS 150X*, con el objetivo de obtener distintos contrastes que ayudasen a resaltar aquellas características difíciles de apreciar en el material, como pueden ser la venación o el margen de las frondes. Para un mejor análisis e interpretación de los fósiles, los mismos fueron comparados con helechos actuales que mostraran hábito herbáceo y características de frondes similares a las observadas en las preservaciones. El material fresco fue también fotografiado e ilustrado.

Las fotos correspondientes al material fósil fueron descargadas a una computadora en la cual, con ayuda del programa de diseño y dibujo Paint Shop Pro 9.01, se trazó el contorno de las improntas y compresiones de las pinnas, rizomas y venaciones mejor preservadas y de aquellas que mostrasen características importantes y diagnósticas que ayudasen en la descripción y la reconstrucción de la planta completa. De esta manera, y con ayuda de las observaciones morfológicas de helechos actuales, se pudo reconstruir el aspecto del esporofito, con un tamaño cercano al que podría haber tenido en vida.

Así mismo, se realizaron observaciones con el MEB JEOL-T 100 a 15.1 Kw del Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de La Plata, y el MEB Philips XL30 TMP del Servicio de Microscopía Electrónica del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, para

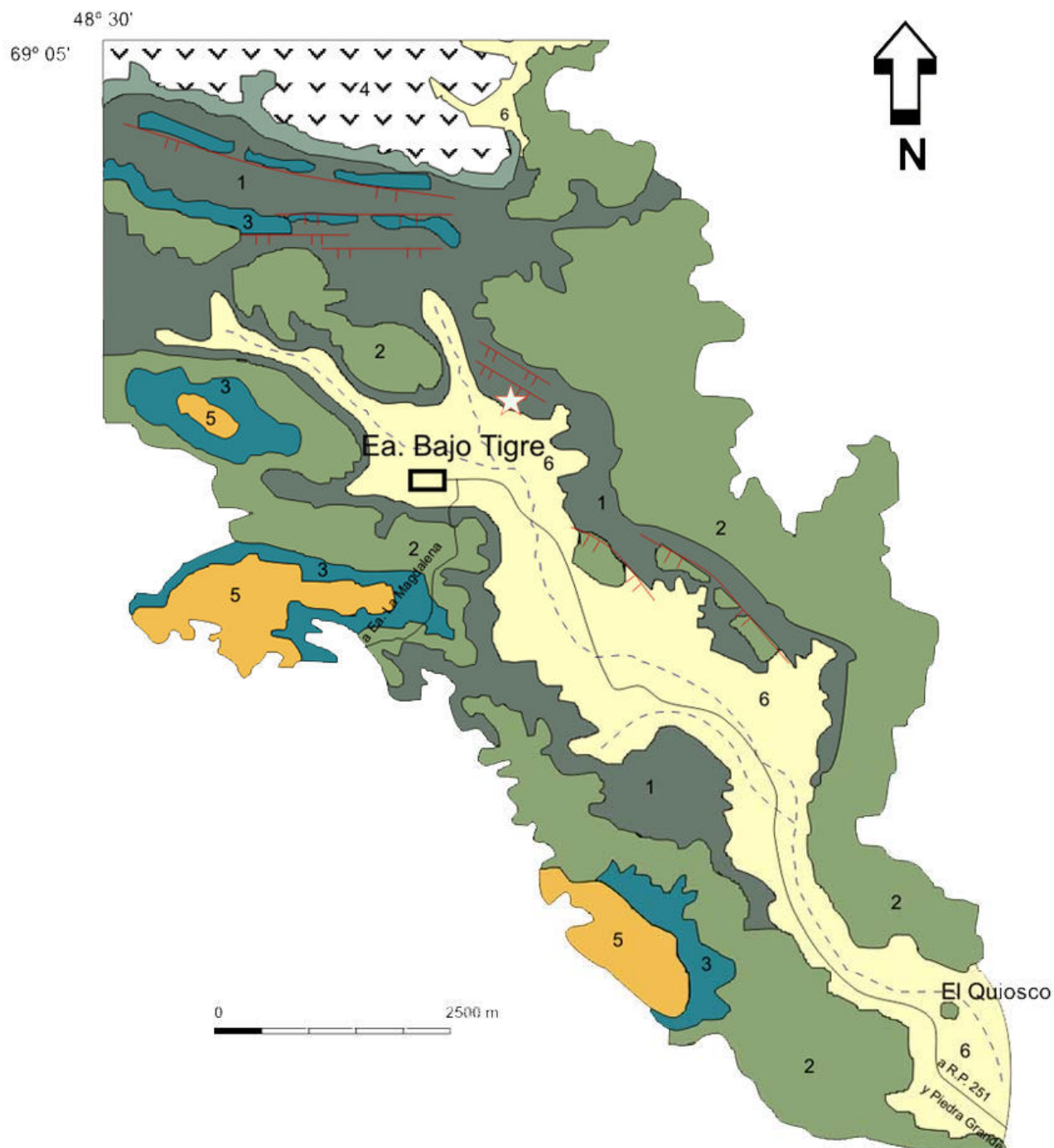
lo cual se procedió de la siguiente manera: se tomó con cuidado un fragmento de raquis y de rizoma con ayuda de un pincel de punta fina humedecido y agujas de disección. Los fragmentos se montaron primero sobre un portaobjetos, con unas gotas de agua destilada para evitar la pérdida del material y para lavar las impurezas, entre ellas fragmentos de minerales. Y, con la ayuda del microscopio estereoscópico, se disgregó y dispersó el material utilizando agujas muy finas sobre la superficie de una fina placa de aluminio a la que previamente se adhirió una cinta doble faz. Finalmente, esta placa se adhirió también con cinta doble faz al porta espécimen y se dejó secar el material dentro de cajas protegiéndolo del polvo ambiente.

Mediante este procedimiento se prepararon tres porta especímenes con material proveniente de dos ejemplares distintos (BAPb 11598 y BAPb 11613) y fueron bañados con una aleación de oro-paladio en una proporción de 60 y 40% respectivamente dejando toda la superficie eléctricamente conductora, necesario para su posterior observación bajo el MEB (D'Ambrogio de Argüeso, 1986).

Se realizaron también cortes transversales de dos pecíolos, uno de ellos en conexión orgánica a un rizoma. Para ello el material fue impregnado en resina Epoxy. Puesto a secar y luego pegados con resina a portaobjetos y pulidos con carburo de silicio hasta aproximadamente 30  $\mu\text{m}$  de espesor (Taylor *et al.*, 2009). Finalmente se los montó con resina, se los observó con un microscopio Leitz Diaplan y se los fotografió con una cámara digital *Leica DM 180*.

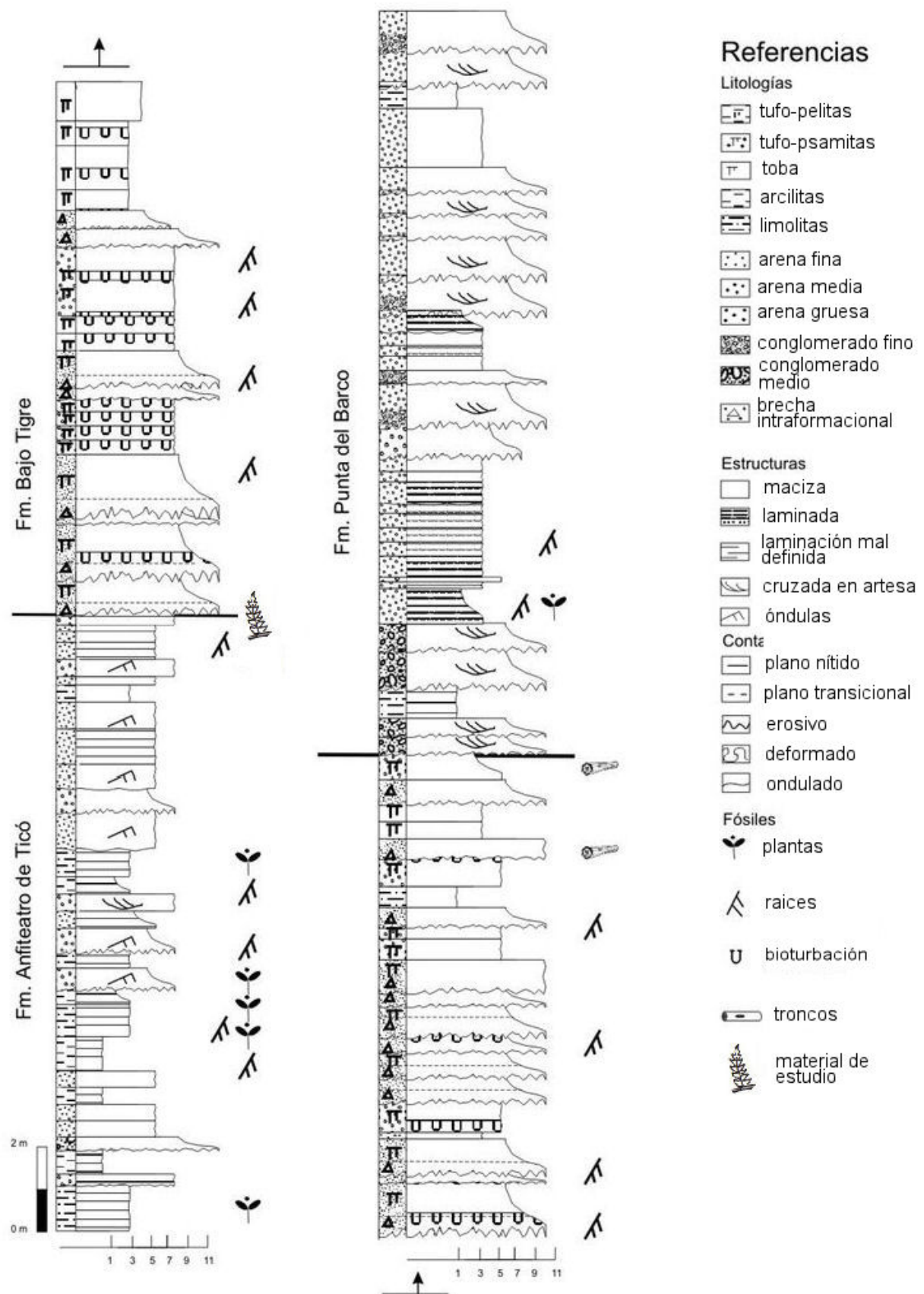
Por último se describió la morfología y anatomía del material fósil empleando la terminología utilizada en Esau (1982), Evert (2006), Font Quer (1953) y Lindley (1951). El tratamiento sistemático sigue a Tryon y Tryon (1982). Se realizó una búsqueda bibliográfica de todos los antecedentes del género *Cladophlebis* especialmente para la República Argentina y Antártida haciendo énfasis principalmente a aquellos mencionados para el Cretácico, y se prosiguió con la comparación de estos con el material fósil en estudio con el fin de intentar determinar la especie.

Este trabajo fue realizado en la División Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" con fondos provenientes del Proyecto de Investigación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, PIP 5093, "Estudios Paleobotánicos y Palinológicos en el Cretácico Inferior de la Cuenca Austral, Santa Cruz" otorgado a G. M. Del Fueyo.

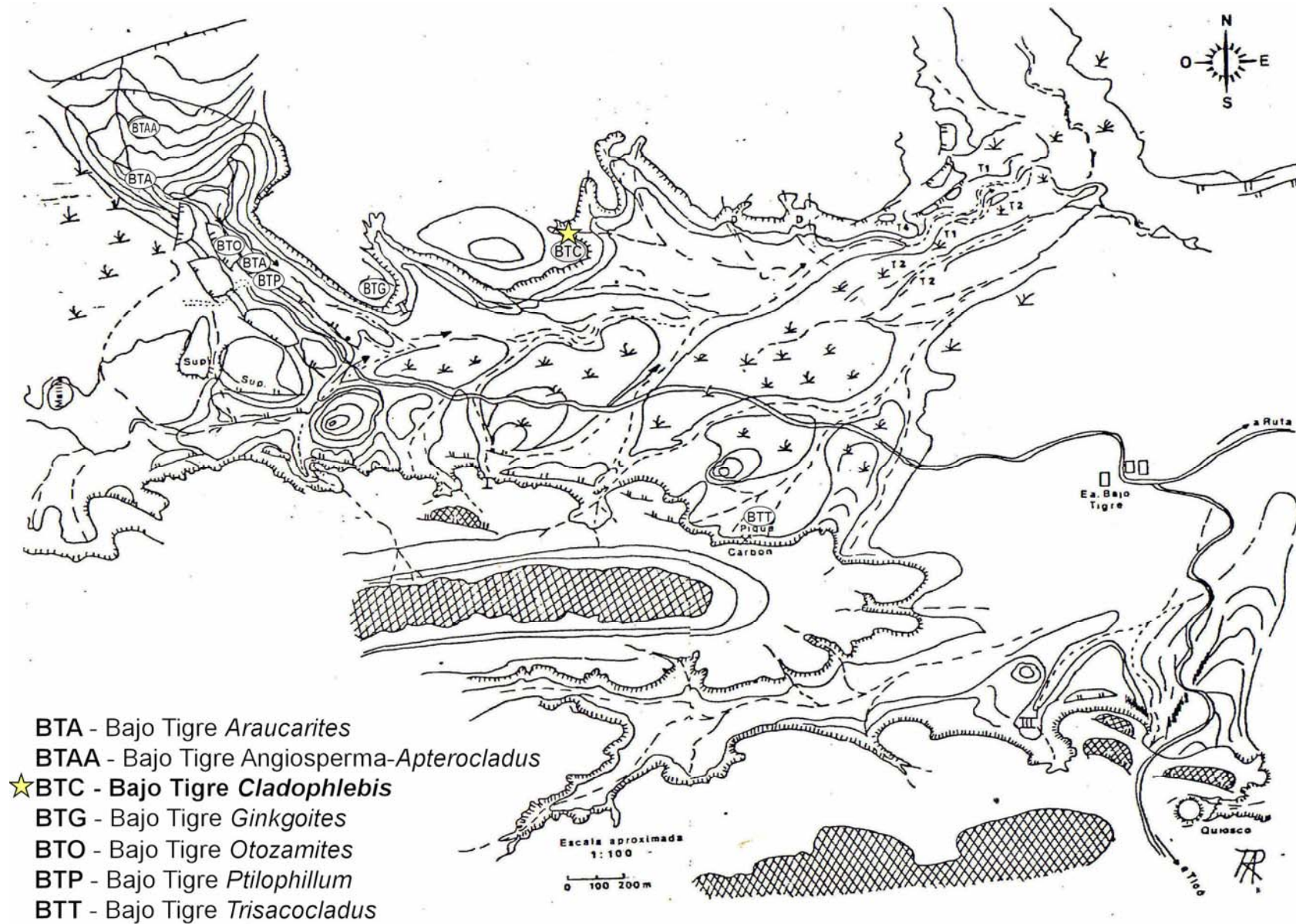


Referencias Geológicas		Edad	Referencias cartográficas	
6	Depósitos aluviales	Cuaternario	Estancia	
5	Fm. Patagonia	Terciario (Oligoceno Sup)	Huella	
4	Fm. Del Doce	Terciario (Eoceno)	Arroyos efímeros	
3	Fm. Punta del Barco	Cretácico (Barremiano - Aptiano)	<b>Símbolos geológicos</b>	
2	Fm. Bajo Tigre		a) Falla	a) labio hundido
1	Fm. Anfiteatro de Ticó			

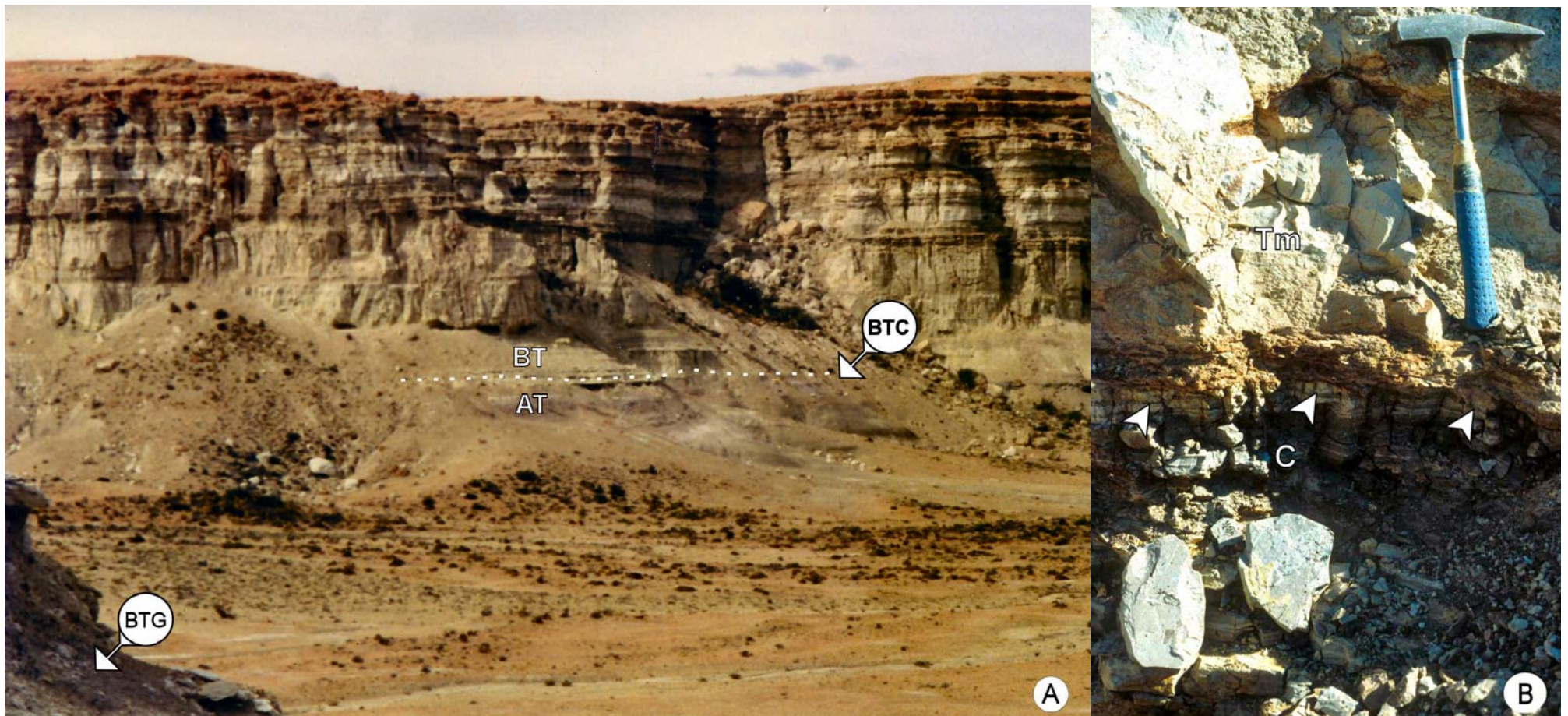
**Figura 4:** Mapa geológico de la localidad Estancia Bajo Tigre. Estrella indica ubicación donde fue recolectado el material (Tomado de Archangelsky, 2003).



**Figura 5:** Perfil estratigráfico de la Formación Anfiteatro de Ticó en la Localidad de Bajo Tigre mostrando el nivel fosilífero de donde proviene el material estudiado. (Modificado de Cladera *et al.*, 2002).

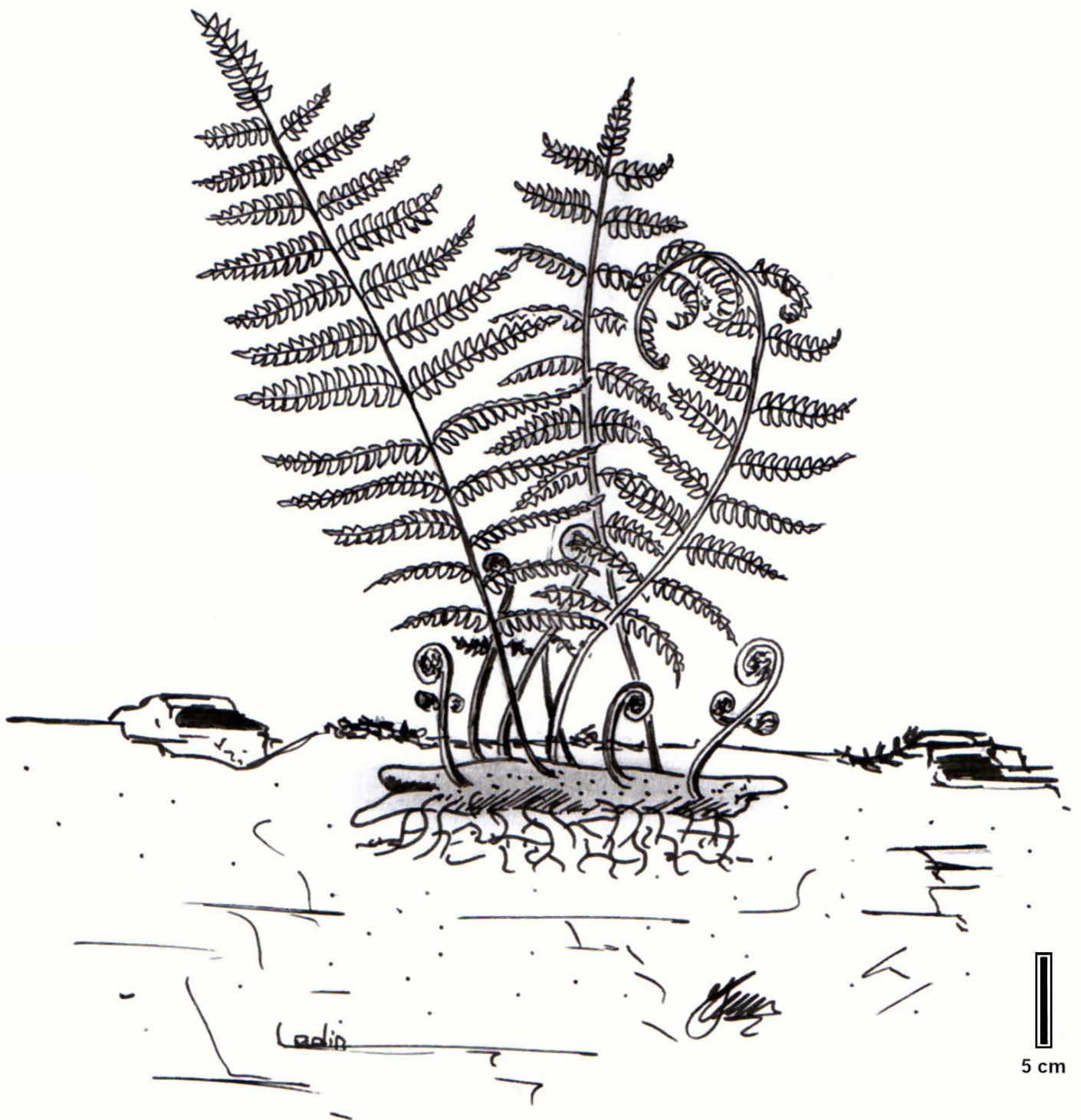


**Figura 6:** Esquema de ubicación de los distintos niveles fosilíferos en la Localidad de Estancia Bajo Tigre, Santa Cruz, indicando el nivel BTC de donde proviene *Cladophlebis* sp.. (Tomado y modificado de Renato Andreis, inédito).



**Figura 7:** **A.** Localidad Estancia Bajo Tigre mostrando la ubicación de los niveles fosilíferos BTG y BTC. Este último de donde proviene el material de *Cladophlebis* sp. AT: Formación Anfiteatro de Tico, BT: Formación Bajo Tigre. (Foto de G.M. Del Fueyo). **B.** Detalle del nivel donde fue colectado *Cladophlebis* sp. (flechas blancas). Tm. Tobas macizas. C. nivel de plantas con cutícula. (Foto de S. Archangelsky).

## CAPÍTULO 3



### 3. Sistemática

División PTERIDOPHYTA Tryon y Tryon, 1982

Clase Filicopsida *Insertae Sedis*

Género *Cladophlebis* Brongniart 1849

**Especie tipo:** *Cladophlebis albertsii* (Dunker) Brongniart

***Cladophlebis* sp.**

**Material estudiado:** BAPb 11596, 11596, 11598, 11599, 11600, 11601, 11602, 11603, 11604, 11605, 11606, 11607, 11608, 11609, 11610, 11611, 11612, 11613a, 11613b, 11614 a y 11614 b; BAPb Pm 566, 567, 568; BAPb MEB 355, 356 y 357.

#### Descripción

El material fósil aquí estudiado consta de rizomas con raíces adventicias y pecíolos en conexión orgánica (Fig. 8-A), en estrecha asociación a frondes bipinnadas, cuya morfología y anatomía son descriptas a continuación.

Los rizomas son cilíndricos, de aspecto robusto, de largo y ancho máximo observados de aproximadamente 15,2 y 9,8 cm, respectivamente. En el material BAPb 11601, los rizomas alcanzan hasta 0,6 cm de espesor sin embargo, en rizomas extremadamente comprimidos el espesor no supera 1 mm (BAPb 11598) (Fig. 10-B). Fragmentos de rizoma observados con MEB revelaron la presencia de tejidos de conducción del xilema primario, correspondientes a metaxilema y protoxilema (Fig. 13-A). Las traquiedas del metaxilema presentan aproximadamente un ancho de 45  $\mu\text{m}$  y un largo incompleto de 176  $\mu\text{m}$ , mientras que las traqueidas del protoxilema tienen un ancho y largo incompleto de aproximadamente 14  $\mu\text{m}$  y 68  $\mu\text{m}$ , respectivamente. En asociación al xilema, se pudo observar un paquete de fibras las cuales tienen hasta 60  $\mu\text{m}$  de largo por 15  $\mu\text{m}$  de ancho.

Algunos de los rizomas se hallan preservados con raíces adventicias en conexión orgánica. Las mismas son en líneas generales ramificadas, de aspecto filamentoso, de

largo variable entre 0,2 a 10 cm de longitud y delgadas, sin superar el milímetro de ancho (Fig. 12).

Por otro lado, también se han encontrado rizomas con pecíolos en conexión orgánica, los cuales no han sufrido una gran compresión de sus ejes verticales lo que le otorga al conjunto rizoma-pecíolos un aspecto “tridimensional” (Fig. 8-B). En estos casos, el número máximo de pecíolos observados es de 30 (BAPb 11598) naciendo del rizoma con una separación mínima de 0,3 cm entre sí. Estos pecíolos presentan un largo de hasta 7,5 cm y un ancho variable de 0,2 a 0,6 cm. En algunos casos, se observa también un recorrido de 4 mm del pecíolo paralelo a la superficie del rizoma antes de que el mismo sufra geotropismo negativo (Fig. 9-A). En corte transversal puede observarse la forma semicircular a modo de “C” característica de los pecíolos de helechos (Fig. 11).

Las frondes son bipinnadas, probablemente imparipinnadas, de 15,8 cm de largo incompleto y ancho máximo de 10,9 cm (Figs. 17 y 17a). Los raquis primarios son rígidos y hacia el ápice de la fronde el ancho de los mismos disminuye paulatinamente, siendo el promedio de 0,4 cm en la porción más proximal y alcanzando entre 0,2 a 0,3 cm en la más apical.

El pecíolo del ejemplar BAPb 11598 visto en corte transeversal reveló que los tejidos vasculares y fundamentales no están preservados. Mientras que en el corte del raquis primario de BAPb 11613a, se observan restos de lo que fuera la estela sin detalle anatómico alguno y lo que probablemente fueran fibras hipodérmicas o células epidérmicas de paredes muy engrosadas (Fig. 11-D y E).

Sin embargo, estudios con MEB de parte del haz vascular de algunos raquis primarios revelaron la presencia de elementos de conducción del xilema: protoxilema y metaxilema (este último en mayor cantidad), de largo incompleto y ancho variables, siendo el largo mayor medido de 1065  $\mu\text{m}$  por 40,4  $\mu\text{m}$  de ancho para el metaxilema y 550  $\mu\text{m}$  de largo por 20  $\mu\text{m}$  de ancho para el protoxilema (Fig. 14). Ambos elementos de conducción poseen engrosamientos de lignina en la pared secundaria que pueden ser anulares y helicoidales en el caso del protoxilema y escalariforme a reticulada en el metaxilema (Fig. 15). En estrecha asociación al xilema, se encuentran fibras y células de parénquima. Las primeras (Fig. 16) son elementos alargados y delgados de largo incompleto de 250  $\mu\text{m}$  por 0,6 a 10  $\mu\text{m}$  de ancho, de paredes gruesas y lisas en su mayoría y de extremos ahusados mientras que las segundas (Fig. 13-B) son células

rectangulares (45 a 53,3  $\mu\text{m}$  de largo por 20,5 a 32  $\mu\text{m}$  de ancho), con paredes anticlinales lisas de 2  $\mu\text{m}$  de espesor, probablemente lignificadas.

Las pinnas presentan una forma lanceolada, levemente falcada y son imparipinnadas. El largo máximo observado es de 11,7 cm, con un ancho promedio de 1,80 cm (Fig. 18) Las pinnas surgen en filotaxis alterna a sub-opuestas a partir del raquis primario en ángulos variables, de 65° a 90°, con una media de 82,1° con respecto al eje y con separaciones de aproximadamente 1,7 a 2,2 cm entre sí. Al igual que el raquis primario, el raquis secundario es rígido y disminuye su grosor hacia el ápice de la misma desde 0,1 hasta 0,05 cm.

La morfología de las pinnulas es variable a lo largo de la pinna, son principalmente falcadas, carácter que se hace más marcado hacia la región apical de la pinna, mientras que las más basales son por lo general un poco más lanceoladas. Todas las pinnulas tienen márgenes enteros y son de ápice agudo a levemente redondeado (Fig. 18). Las bases de las pinnulas se encuentran soldadas al raquis en toda su extensión, sin embargo existen casos en que pinnulas vecinas se hallan unidas entre sí por expansión acroscópica y basiscópica de sus respectivas bases. Al igual que las pinnas, las pinnulas presentan filotaxis alterna a sub-opuesta, la primera en los sectores más basales de la pinna y la segunda en los apicales.

Las pinnulas basales presentan un largo de 1,2 a 1,4 cm por 0,4 cm de ancho, mientras que las apicales alcanzan largos de 0,25 a 0,9 cm por 0,1 a 0,45 de ancho. En todos los casos el párametro que menos varía es el ancho de las pinnulas siendo de 0,4 cm en las basales y de 0,32 cm en las distales. La pinnula terminal, la que le otorga el carácter imparipinnado a las pinnas, es la de menor tamaño alcanzando 0,25 cm de largo por 0,1 de ancho (Fig. 19).

En algunos ejemplares se observa en la base de la pinnula la presencia de una aurícula en el lado acroscópico de la misma y de una constricción en el lado basiscópico. Si bien las aurículas son muy poco pronunciadas, en las pinnulas de los especímenes BAPb 11600, 11606 se encontraron aurículas de 0,2 cm de largo por 0,15 de ancho (Fig. 20).

La venación de las pinnulas es de tipo “cladofleboide” o también “pecopterídea”, es decir la vena media nace a un tercio del ancho proximal de la pinnula, de forma decurrente, siendo mucho más prominente en este extremo de la pinnula, disminuyendo su grosor hacia el ápice donde se resuelve en varias dicotomías.

A partir de la vena media nacen, de forma decurrente, nervios secundarios, siempre dicotómicos (Fig. 21).



**Figura 21:** Morfología más común y patrón de venación básico presente en las pinnulas de *Cladophlebis* sp. Vena media fuertemente marcada en el extremo proximal y disminuyendo en grosor hacia el extremo distal en el que se resuelve en venas secundarias dicotómicas. Notar que la vena media nace a un tercio del ancho de la pinnula. Las venas secundarias se dicotomizan una vez y muy próximas a la vena media. Observar en la base de la pinnula la pequeña aurícula y hendidura en el sector acroscópico y basiscópico, respectivamente. Escala 5 mm.

En la mayoría de los casos, las venas secundarias en la porción proximal de las pinnulas se dicotomizan una sola vez y lo hacen próximas a la vena media, mientras que, en la porción apical, cada una de esas dicotomías vuelven a dividirse. En todos los casos las venas secundarias llegan hasta el borde de la lámina (Fig. 21).

Existen algunas variaciones con respecto a este patrón de venación (Figs. 22 y 23). Se han encontrado pinnulas (BAPb 11613a) en las cuales algunas de las venas secundarias proximales de una hemi-lámina se vuelven a dicotomizar (Fig. 22a). Mientras que, en pinnulas del ejemplar BAPb 11614b, una sola de las dicotomías de una hemi-lámina vuelve a dicotomizarse (Fig. 22b). Por otro lado, en BAPb 11614b también se observan pinnulas que presentan en toda la lámina las dos variaciones

anteriormente mencionadas, es decir una sola de las dicotomías bifurcada y ambas dicotomías divididas (Fig. 22c). Estas variaciones pueden presentarse en distintas pinnulas de una misma pinna.



**Figura 22:** Variaciones en el patrón general de venación de las pinnulas en *Cladophlebis* sp. **a:** algunas venas secundarias se dividen por segunda vez, en ambas ramas de la primera dicotomía, cerca del margen de la pinnula (flechas). **b:** una de las dicotomías vuelve a dividirse, mientras que la otra permanece simple (flechas). **c:** aquí la variación es mixta, en ambos lados de la lámina puede producirse cualquiera de los dos casos anteriores. Escala 5 mm.

Si bien el patrón de venación en todos los casos es dicotómico, en la figura 20 puede observarse que aquellas pinnulas con aurículas de gran tamaño presentan venaciones simples inervando únicamente a la aurícula mientras que el resto de la lámina mantiene un patrón de venación dicotómico normal.

### 3.1 Comparaciones

Las características observadas en los fósiles aquí estudiados, provenientes de la Formación Anfiteatro de Ticó, Cretácico Inferior de Santa Cruz, permiten incluirlos dentro de *Cladophlebis*, morfogénero ampliamente distribuido en sedimentos mesozoicos de Europa, Norte América, Asia y Gondwana (Frenguelli, 1947). *Cladophlebis* fue creado por Brongniart en el año 1849 para designar a un grupo de frondes estériles del Jurásico de Europa. Dado que los caracteres diagnósticos de *Cladophlebis* no fueron claramente definidos por su autor, es que en este morfogénero se incluyeron numerosos restos de fósiles estériles de aspecto filiciforme que tenían pocos rasgos en común. Así es el caso de *Cladophlebis rotundiloba* Fontaine 1883, del Triásico de Estados Unidos de Norteamérica, que comparte características tanto con *Goniopteris* como con *Asterocarpus* pero, que finalmente es asignada a *Cladophlebis* por tratarse de material muy fragmentario. Esto llevó a numerosas enmiendas de la definición del morfogénero por parte de distintos autores siendo Frenguelli (1947) y luego Herbst (1971), quienes finalmente se encargaron de revisar, criticar, comparar, y establecer los límites que serían, luego, considerados los caracteres que definiesen a *Cladophlebis* y a sus especies, tanto válidas como no para la Argentina. Desde entonces no se ha vuelto a publicar una revisión exhaustiva de este morfogénero.

En esta tesis se utilizará la redefinición y revisión del morfogénero *Cladophlebis* por parte de Frenguelli (1947), en conjunto con las aclaraciones que realizó Herbst (1971) sobre la misma. Con ello se establecieron las principales características que permitieron determinar y diferenciar al material aquí descripto, entre ellas se pueden mencionar las siguientes:

La presencia de frondes bipinnadas con pinnulas levemente falcadas, siempre contiguas, poco separadas entre sí, de márgenes enteros y de ápice por lo general agudo, aunque en ocasiones romo. Las pinnulas son de base ancha (0,4 cm por lo general), a veces restringida, formándose en algunos casos una pequeña aurícula en el lado acroscópico de la lámina. La vena media de las pinnulas es siempre bien marcada en el sector proximal y nunca llega totalmente al ápice, resolviéndose antes en numerosas dicotomías. En la base de la pinnula la vena media es siempre decurrente. Los nervios secundarios se disponen de manera oblicua y alternos, dividiéndose siempre en

dicotomías regulares, como máximo hasta tres veces, la primera siempre cercana a la vena media, las siguientes más cercanas al margen de la lámina.

*Cladophlebis* está presente en casi todo el Mesozoico de Gondwana Occidental. En la Península Antártica su registro data desde el Jurásico con *C. oblonga* y *C. antarctica*, entre otras (Gee, 1989). En particular para el Cretácico Inferior de esta zona, se han mencionado varias especies de *Cladophlebis* dejadas en nomenclatura abierta debido a lo fragmentario de los restos (Cantrill, 2001; Césari *et al.* 1999; Césari *et al.* 2001), por lo tanto no se tomarán en cuenta para la comparación con el fósil aquí estudiado.

En Patagonia, Argentina, este morfogénero presenta un amplio rango estratigráfico que abarca desde el Triásico Medio al Cretácico Inferior, e incluye, hasta el momento, a numerosas especies claramente definidas, de las cuales Herbst (1971), y Herbst y Lutz (1981) consideran válidas aparecen en el cuadro 2.

ESPECIE	FORMACIÓN	LOCALIDAD	EDAD
<i>C. tripinnata</i> (Archangelsky) Villar de Seoane	Anfiteatro de Ticó	Anfiteatro de Ticó	Cretácico Inferior
<i>C. haiburnensis</i> var. <i>rectimarginata</i> Herbst	Anfiteatro de Ticó	Estancia Vega Grande	Cretácico Inferior
<i>C. patagonica</i> (Frenguelli) Herbst	Anfiteatro de Ticó	Estancia Vega Grande	Cretácico Inferior
<i>C. antarctica</i> (Nathorst) Halle	Anfiteatro de Ticó	Estancia Bajo Grande	Cretácico Inferior
		Bahía Esperanza	Jurásico Superior
<i>C. oblonga</i> Halle		Piedra Pintada	Jurásico Superior
<i>C. grahami</i> Frenguelli		Piedra Pintada	Jurásico Superior
<i>C. ugartei</i> Halle	El Cholo	Cerro La Brea	Jurásico Inferior
<i>C. pintadensis</i> Herbst		Piedra Pintada	Jurásico Inferior
<i>C. denticulata</i> (Brongniart) Fontaine		Cañadon del Zaino	Jurásico Medio
		Estratos de Chiuu de Llantenes	Triásico Superior
<i>C. kurtzii</i> Frenguelli	Kachaike	Lago San Martín	Cretácico Inferior
	Potrerillos	Cacheuta	Triásico Superior
<i>C. indica</i> (Oldham y Morris) Frenguelli,	Paso Flores		Triásico Superior
<i>C. mendozaensis</i> (Geinitz) Frenguelli	Potrerillos	Challao	Triásico Superior
<i>C. mesozoica</i> Frenguelli	Potrerillos	Cacheuta	Triásico Superior
<i>Cladophlebis copiosa</i> Frenguelli	Potrerillos	Cacheuta	Triásico Superior

**Cuadro 2:** Especies válidas del morfogénero *Cladophlebis* para la Argentina, mostrando las principales localidades y unidades formacionales.

Con el fin de aumentar la confiabilidad en la comparación realizada, se tomaron en cuenta solo las especies citadas para el Cretácico Inferior dejando de lado a las especies exclusivamente triásicas y jurásicas, a su vez, se excluyó también a las especies mencionadas en la bibliografía simplemente como *Cladophlebis* sp., ya que en estos casos el material es muy fragmentario o porque las características de los fósiles son poco visibles.

*Cladophlebis patagonica* (Frenguelli) Herbst 1966 fue colectada en la Formación Kachaike, Aptiano superior-Albiano inferior, en las localidades de La Florida y Bajo Comisión (Longobucco, 1985; Passalia, 2007a y 2007b), y en la Formación Anfiteatro de Ticó, en las localidades de zona Meseta Baqueró y Estancia Vega Grande (Archangelsky, 1967; Herbst, 1966). Si bien este taxon se asemeja morfológicamente a *Cladophlebis* sp. se diferencia de ésta por presentar un raquis secundario más ancho (1,5 mm), pinnulas más largas (1,4 a 2 cm) y vena media bien marcada hasta muy cerca del ápice.

De las formaciones Anfiteatro de Ticó y Punta del Barco, en la localidad Estancia Vega Grande fue descripta *C. haiburnensis* var. *rectimarginata* Herbst 1966, la cual es distinta de *Cladophlebis* sp. por la presencia de pinnulas mas grandes (2 a 2,4 cm de largo por 0,8 a 1 cm de ancho) con ápices marcadamente redondeados (Herbst, 1966).

*Cladophlebis antarctica* (Nathorst) Halle 1913, hallada en la Formación Kachaike, Localidad Arroyo Caballo Muerto (material muy fragmentario) (Rebasa, 1982) y en la Formación Anfiteatro de Ticó (Archangelsky, 1967), posee pinnulas con márgenes dentados, en especial en su sector más distal, característica no observada en los fósiles aquí estudiados.

Por otro lado, *C. tripinnata* Archangelsky 1963b enmendada por Villar de Seoane (1996), presente en la Formación Anfiteatro de Ticó en la localidad homónima, se diferencia del fósil aquí descripto por la presencia del carácter tripinnado de las frondes, porque las pinnulas alcanzan como máximo un centímetro de largo y porque sus márgenes son enteros a suavemente crenados (Archangelsky, 1963b).

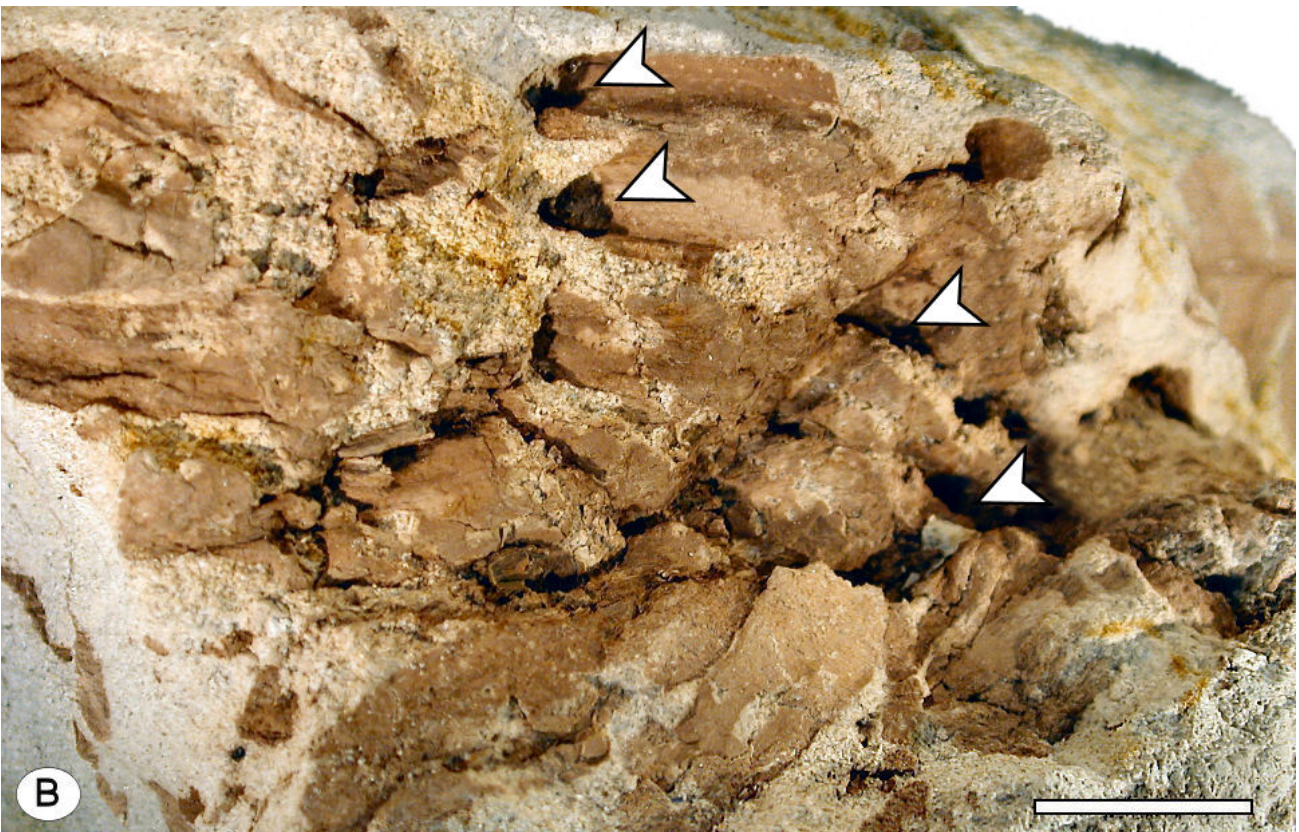
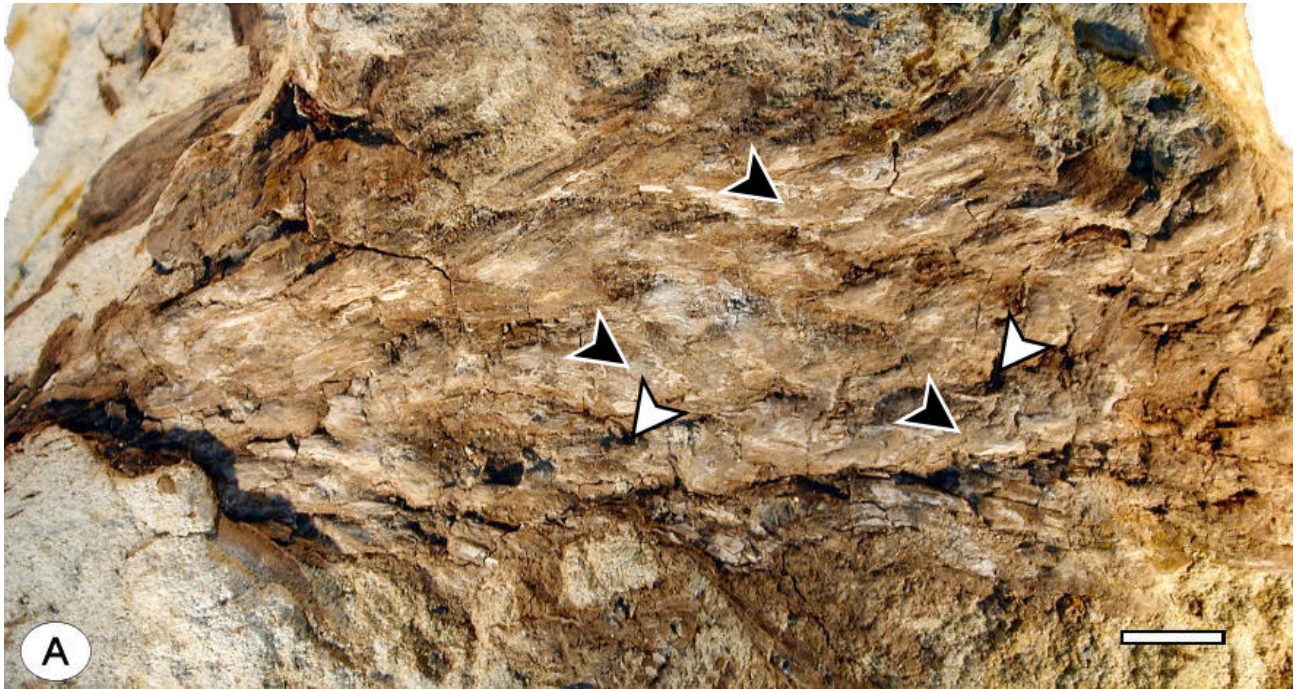
*C. kurtzii* Frenguelli, recolectada en la Formación Kachaike, localidad Arroyo Caballo Muerto (Rebasa, 1982), aunque de material escaso y fragmentario, presenta pinnulas más largas y anchas (1,6-1,7 cm por 0,5-0,55 cm) mientras que la vena media

se prolonga hasta más cerca del ápice, características que la distingue de *Cladophlebis* sp.

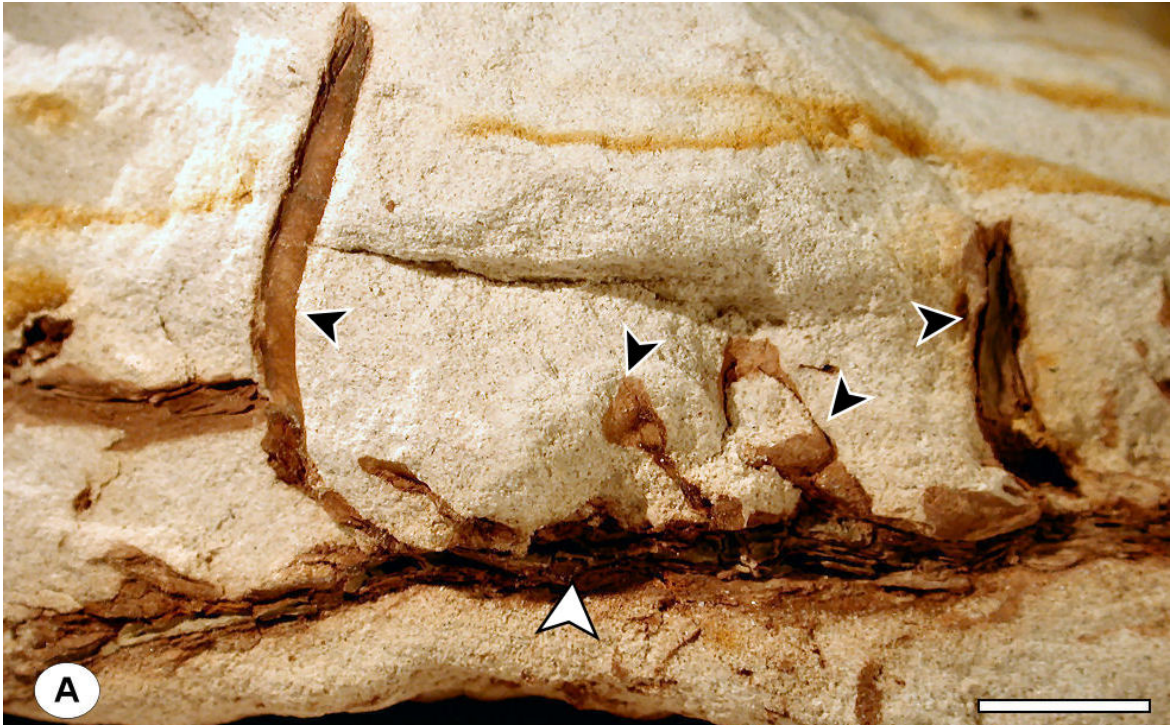
Por último *C. australis* (Morris) Seward de la Formación Kachaike, localidad Lago San Martín (Halle, 1913) y *C. browniana* (Dunker) Seward de la Formación Anfiteatro de Ticó, localidad Estancia Bajo Grande Archangelsky (1967), se diferencian de *Cladophlebis* sp. en la morfología de las pinnulas, siendo estas de márgenes paralelos, lineales, no falcadas o muy levemente falcadas. Sin embargo, estas dos últimas especies son consideradas no válidas para la Argentina por Herbst (1971) y Herbst y Lutz (1981), debido a que las descripciones están basadas en material muy fragmentario y sus características son difíciles de determinar.



**Figura 8:** *Cladophlebis* sp. **A.** Aspecto general de los rizomas (flechas blancas) en estrecha asociación a raquis primarios (flechas negras) y pinnas (barra). **B.** Detalle de rizoma (flecha blanca) mostrando pecíolos (flechas negras) en conexión orgánica. Notar pecíolos en corte transversal (flechas azules) y pinnas asociadas (barra). (Foto de campo de S.Archangelsky).

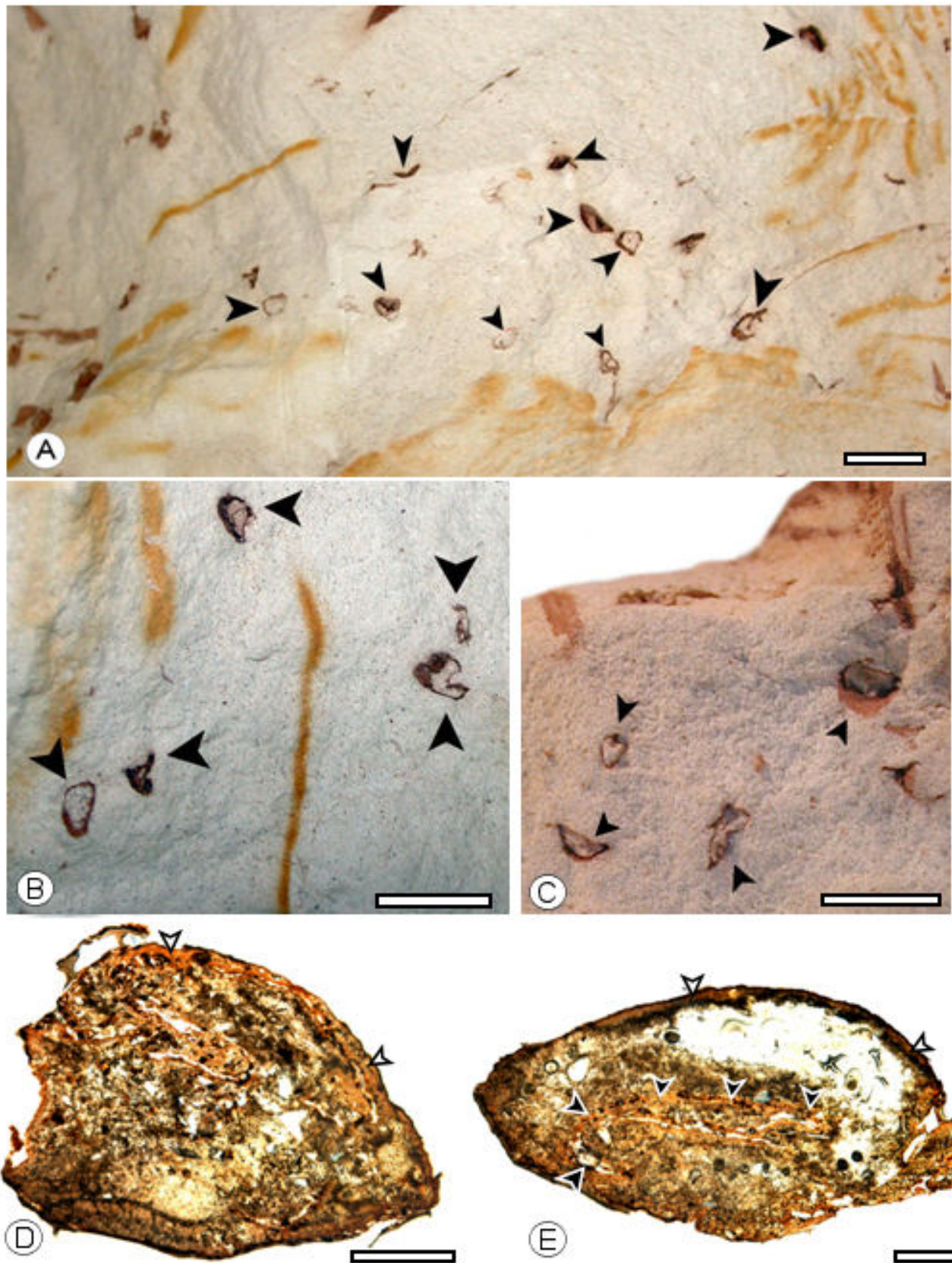


**Figura 9:** *Cladophlebis* sp. Detalle de fragmentos de rizomas. Las flechas blancas indican el lugar de emergencia de los numerosos pecíolos. Las flechas negras indican el trayecto del pecíolo antes de sufrir geotropismo negativo. **A.** BAPb 11598; **B.** BAPb 11606. Escalas 1 cm.

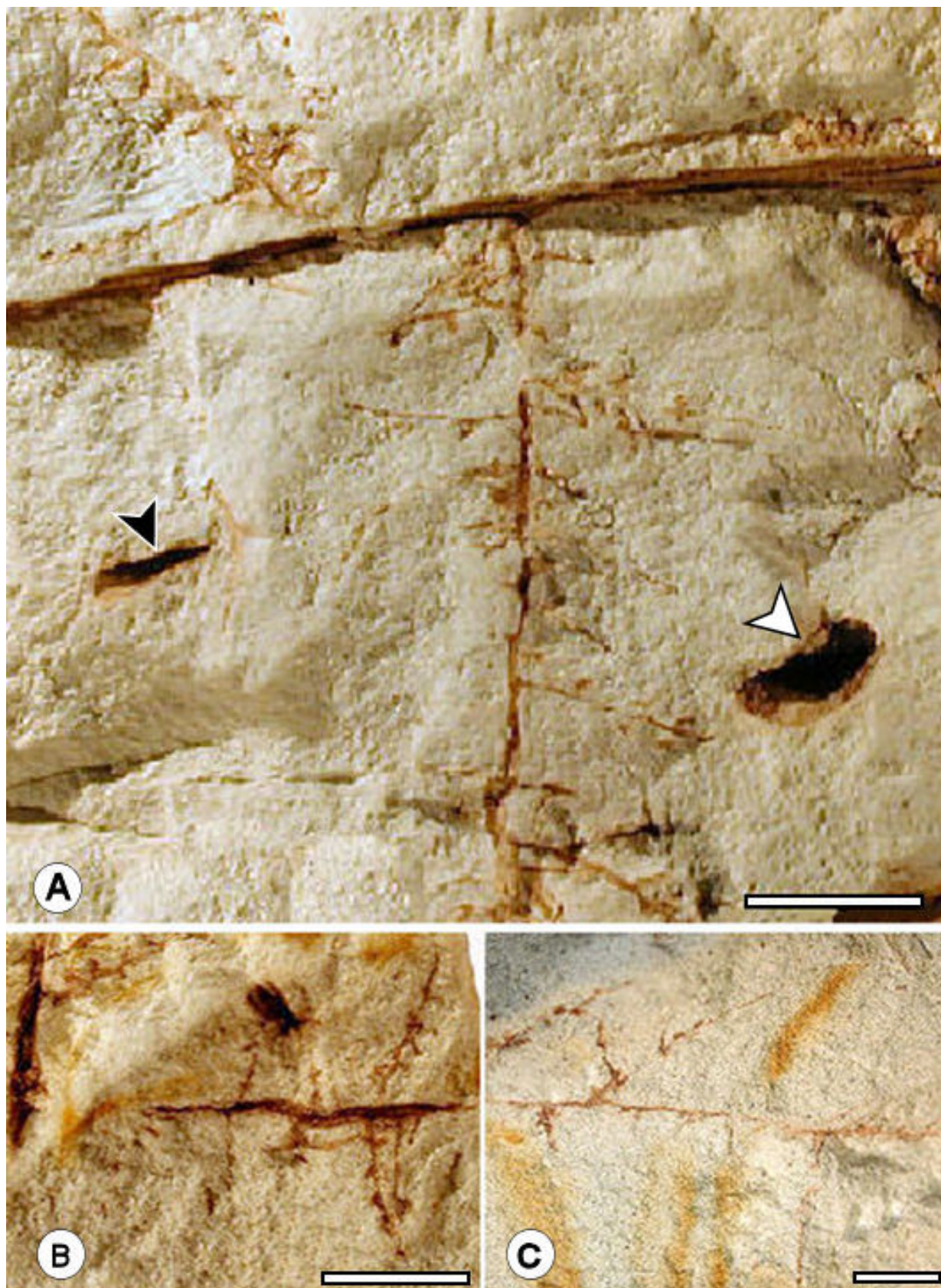




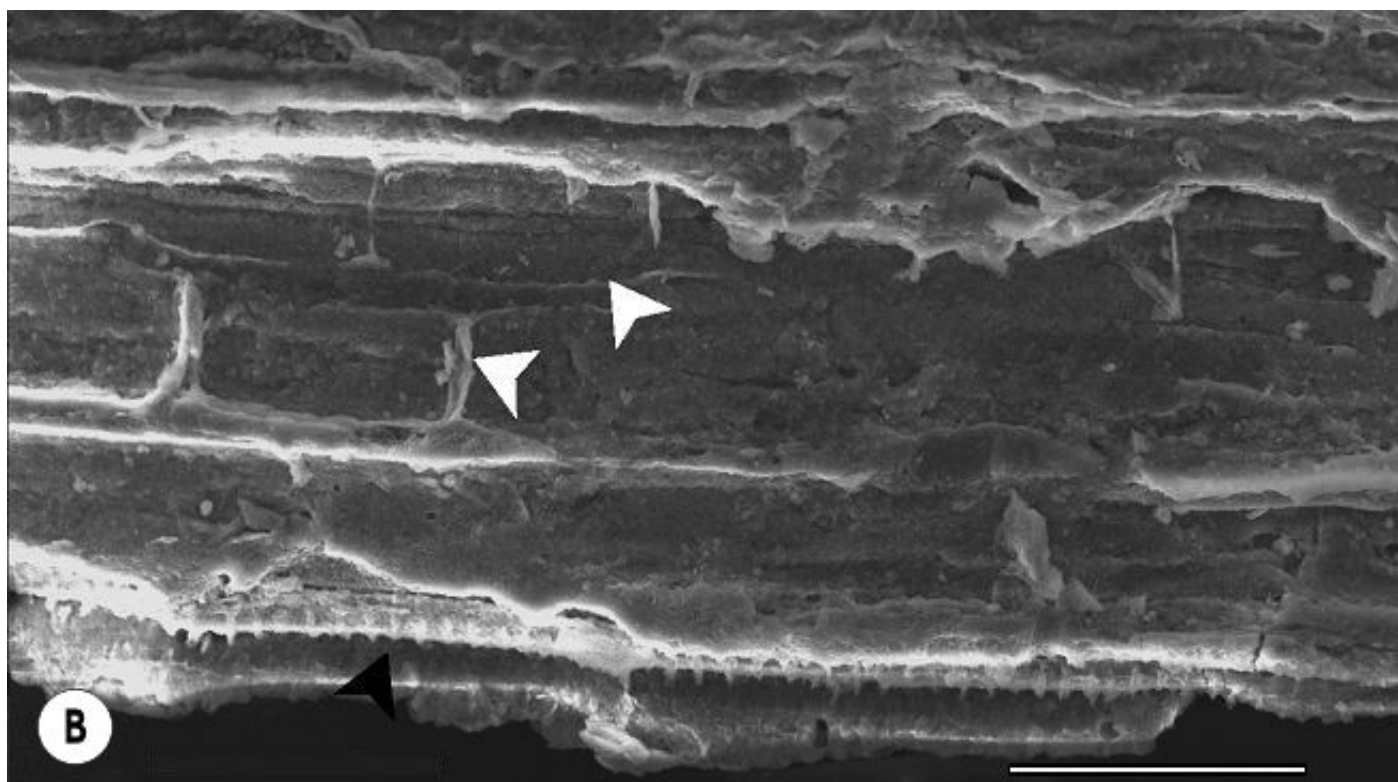
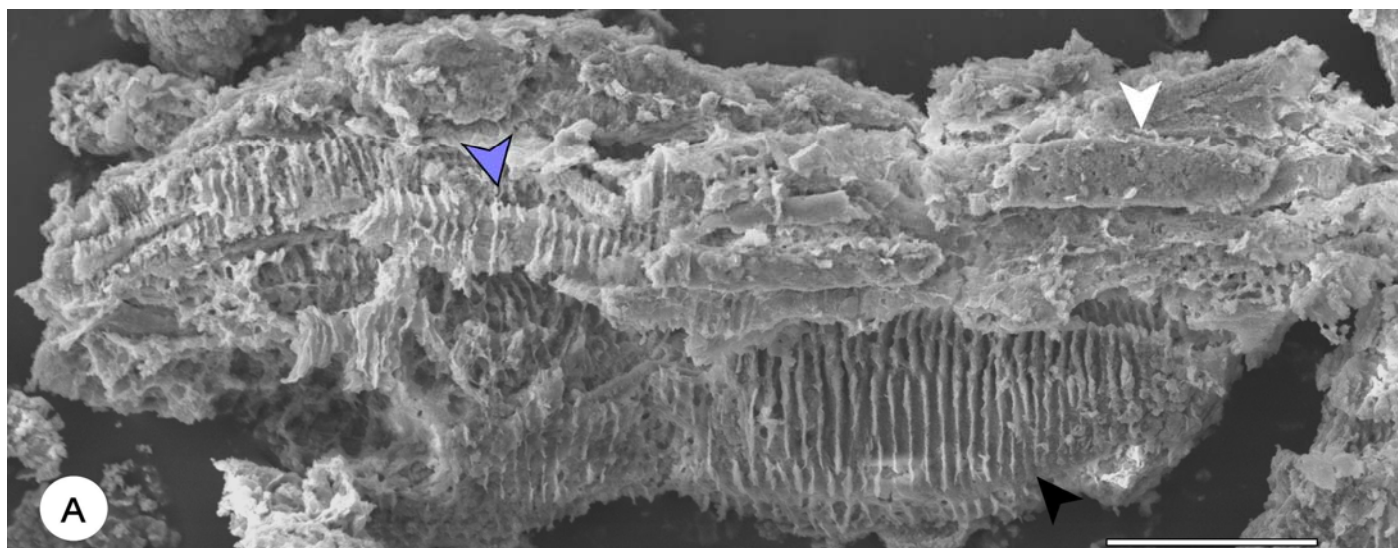
**Figura 10:** *Cladophlebis* sp. **A.** Fragmento de rizoma (flecha blanca) en vista lateral en donde puede observarse el grosor del mismo y el nacimiento de los pecíolos (flechas negras), BAPb 11601. **B.** Porción del rizoma en vista frontal mostrando el trayecto de tres pecíolos (flechas negras). Notar la curvatura “codo” por el getropismo negativo sufrido por los pecíolos (flecha blanca). BAPb 11598. Escalas 1 cm.



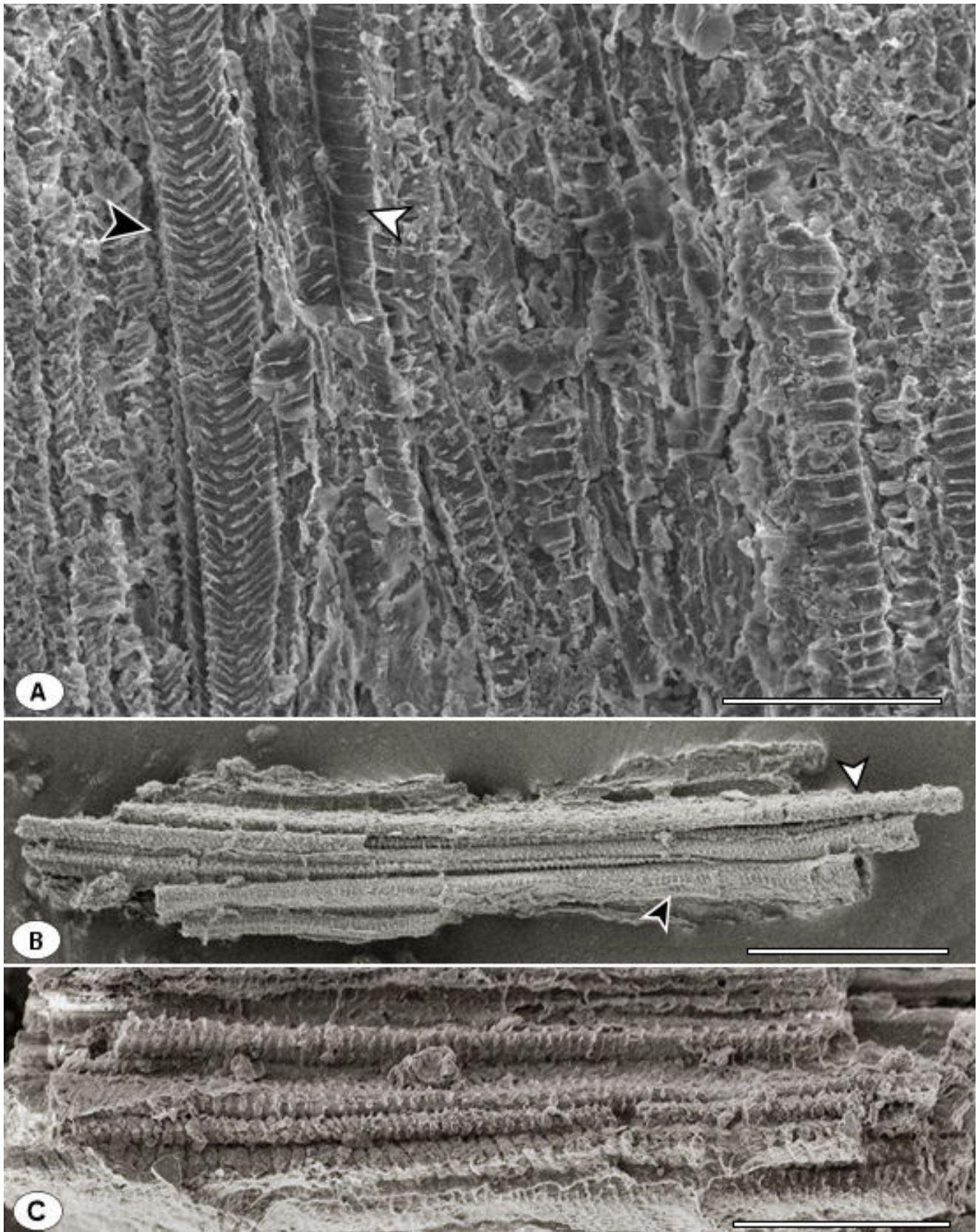
**Figura 11:** *Cladophlebis* sp. Pecíolos en corte transversal. Notar la forma en “C” característica (flechas). **A** y **B**. BAPb 11598, **C**. BAPb 11597. Escalas 1 cm. **D** y **E**. Raquis primarios en corte transversal. Notar que no hay tejidos internos preservados. Flechas blancas indican probables fibras hipodérmicas. Flechas negras indican probable estela desplazada. A: BAPb Pm 568. B: APb Pm. 567. Escalas 0.5 mm.



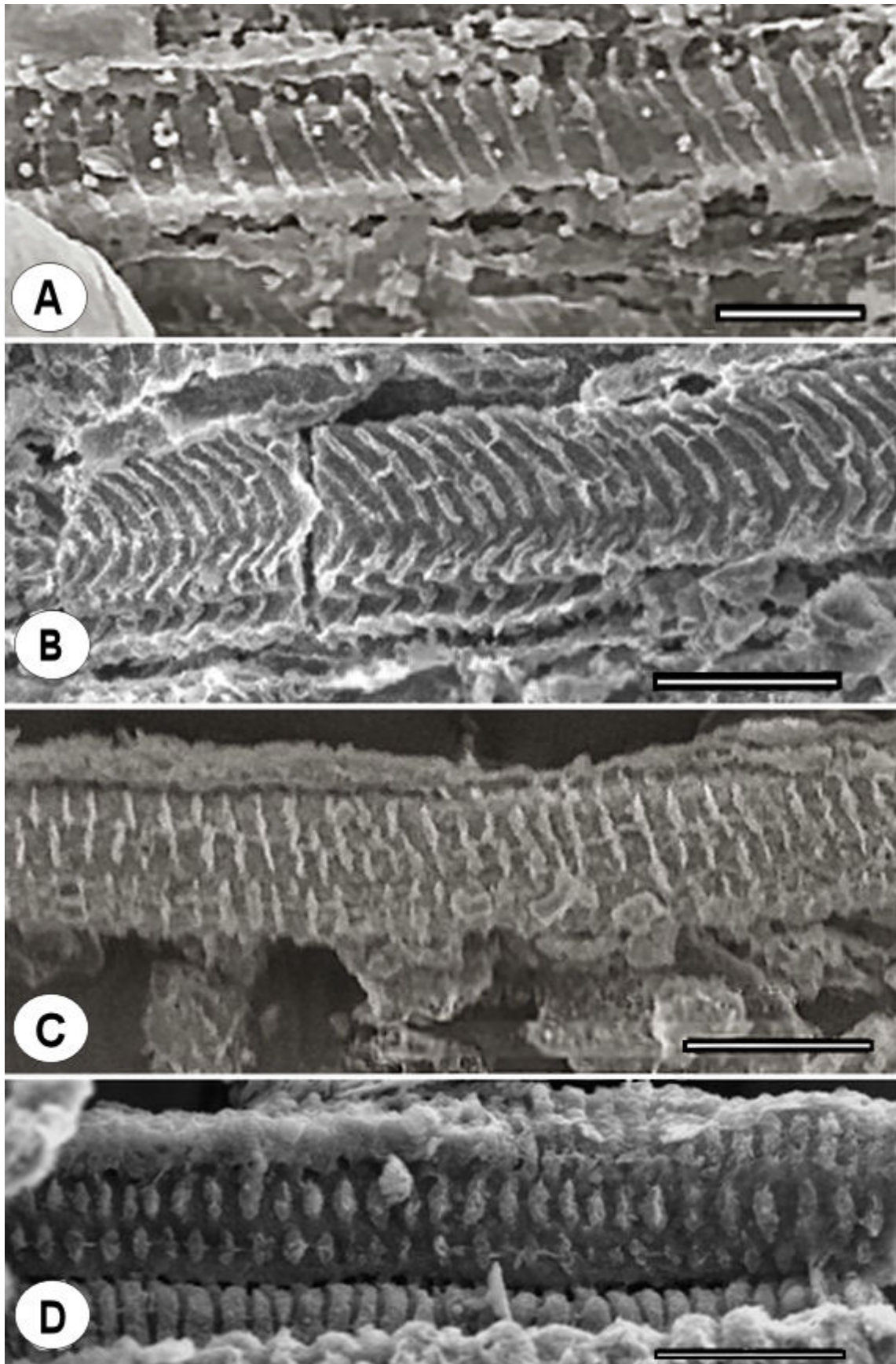
**Figura 12:** *Cladophlebis* sp. Raíces adventicias ramificadas en conexión orgánica al rizoma (**A** y **B**) y dispersas (**C**). Notar pecíolos en corte transversal (flechas), uno de ellos mostrando la típica forma en “C” (flecha blanca). **A.** BAPb 11613b, **B.** BAPb 11610, **C.** BAPb 11606. Escalas 1 cm.



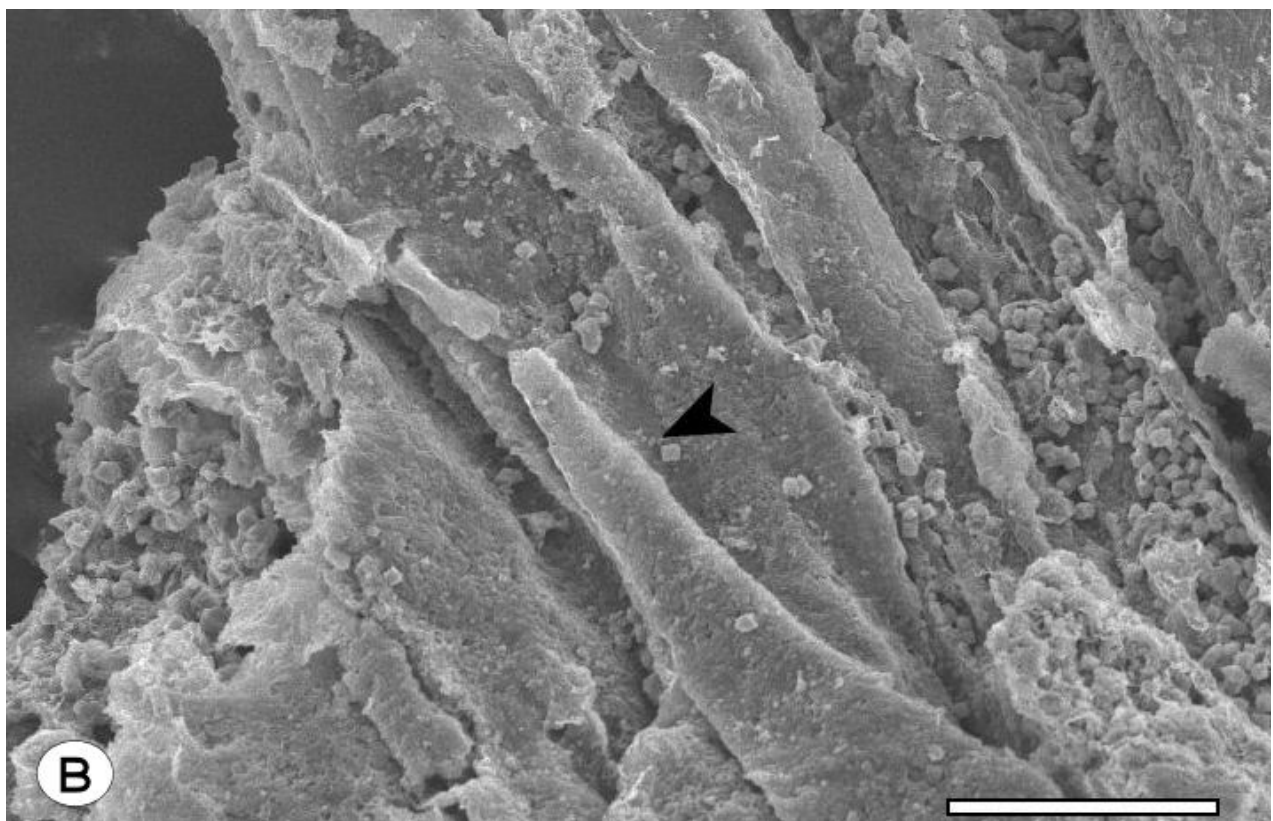
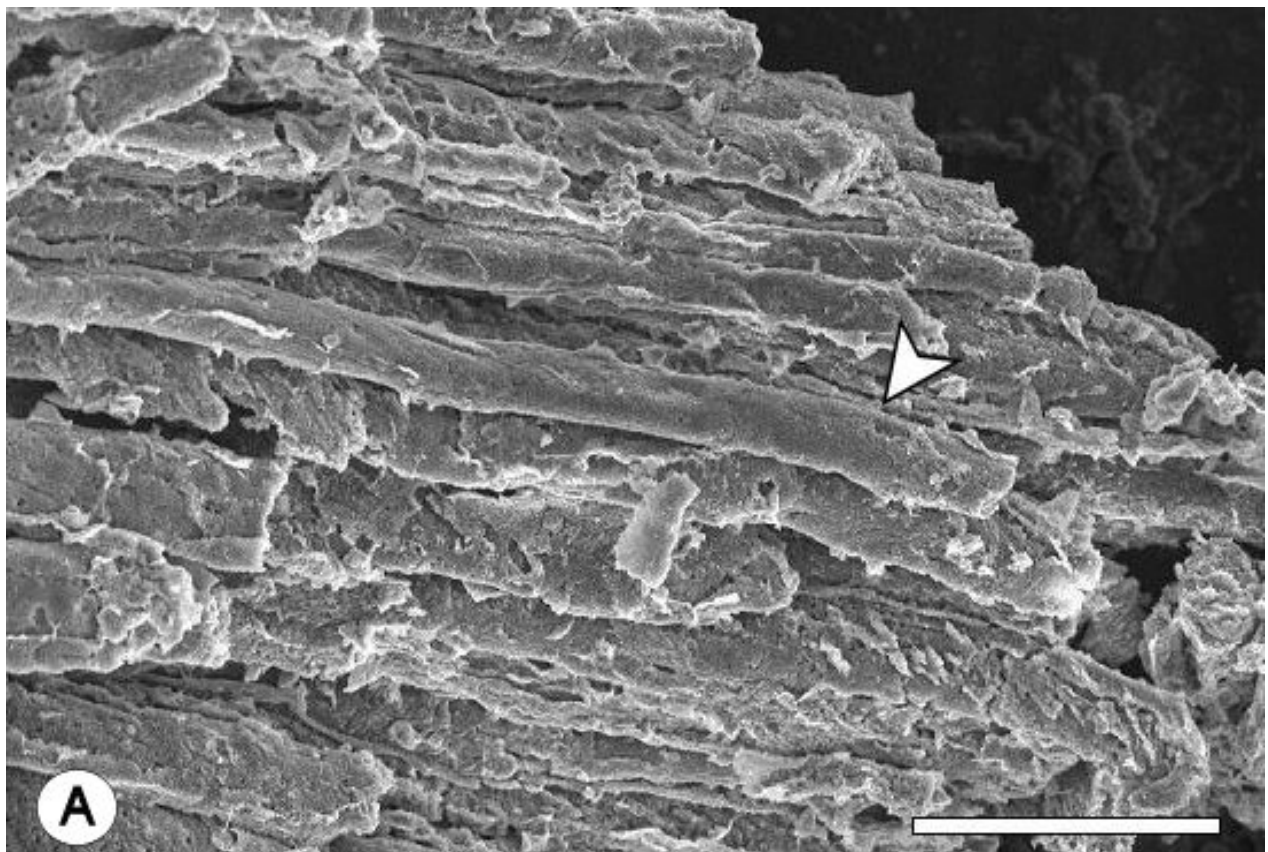
**Figura 13:** *Cladophlebis* sp. Elementos del xilema vistos con MEB. **A.** Rizoma, protoxilema (flecha celeste), metaxilema (flecha negra) y fibra (flecha blanca), BAPb MEB 356. **B.** Raquis, células rectangulares del parénquima (flechas blancas). La flecha negra indica las traqueidas, BAPb MEB 355. Escalas 50  $\mu$ m.



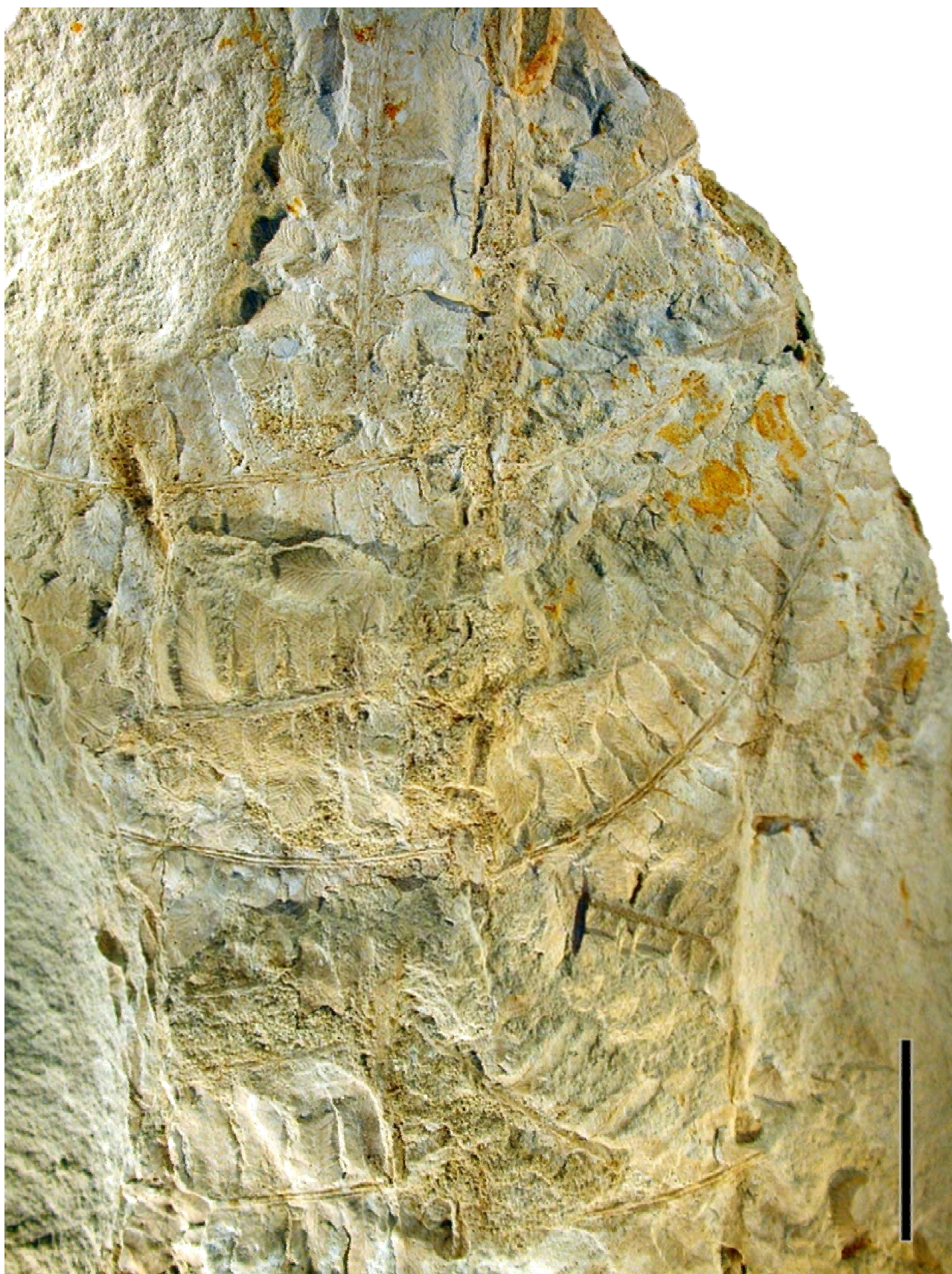
**Figura 14:** *Cladophlebis* sp. Fragmentos del raquis primario observado con MEB. **A.** Aspecto general de elementos del xilema: protoxilema (flecha blanca), metaxilema (flecha negra). BAPb MEB 356. Escala 50  $\mu$ m. **B.** Aspecto general de las traqueidas. Protoxilema (flecha blanca), metaxilema (flecha negra). BAPb MEB 355. Escala 100  $\mu$ m. **C.** Detalle de elementos de metaxilema BAPb MEB 355. Escala 50  $\mu$ m.



**Figura 15:** *Cladophlebis* sp. Observaciones de fragmentos de raquis con MEB donde se observa elementos de protoxilema (A y B) y metaxilema (C y D) y detalle de los engrosamientos de la pared secundaria de cada uno: **A.** anular; **B.** helicoidal; **C.** escalariforme y **D.** reticulado. BAPb MEB 356 (A y B), BAPb MEB 355 (Cy D). Escalas 20 µm.



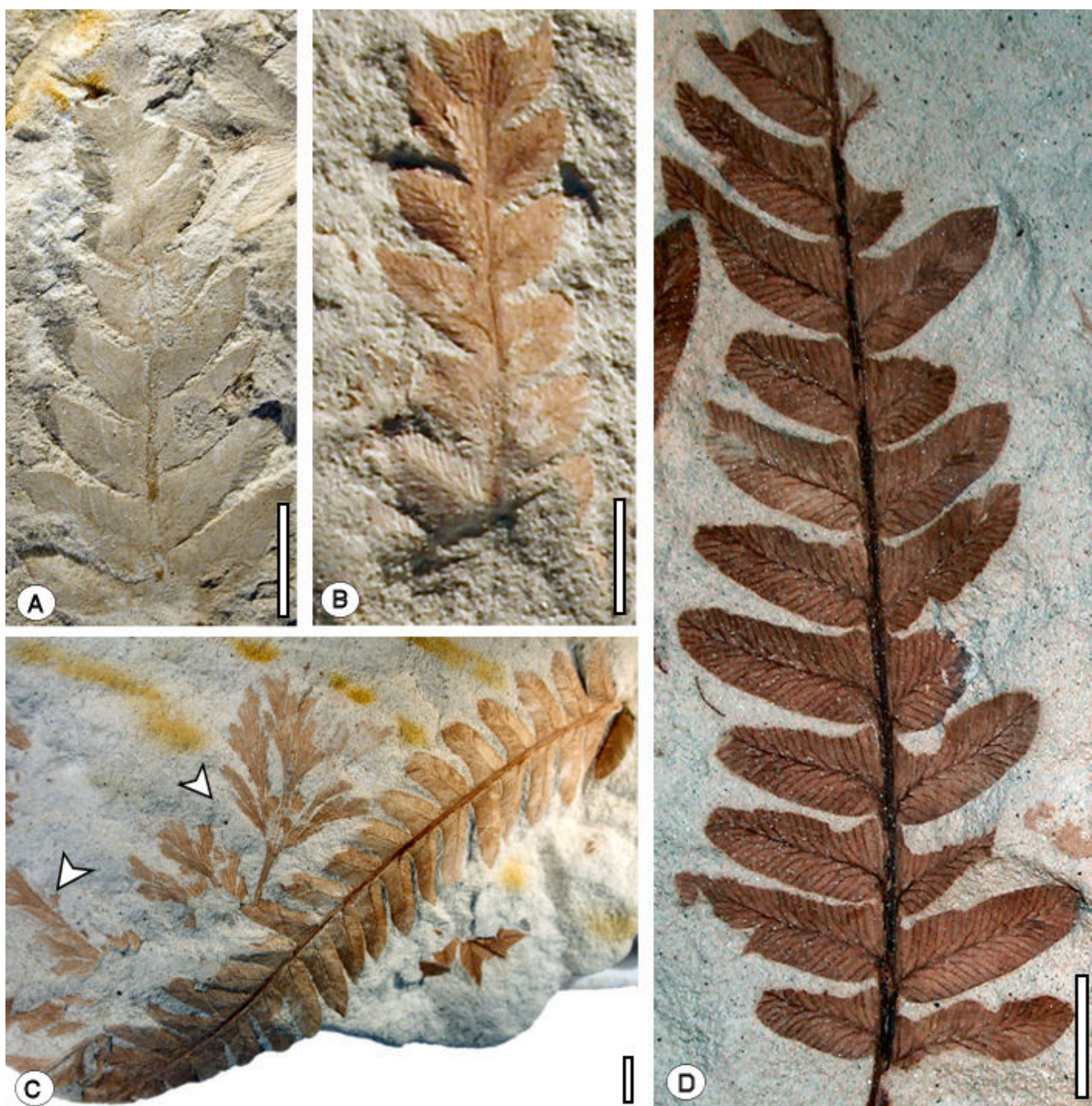
**Figura 16:** *Cladophlebis* sp. **A.** aspecto general de las fibras vistas con MEB (flecha blanca). Escala 50  $\mu$ m. **B.** Detalle de extremo ahusado de una fibra (flecha negra). Escala 20  $\mu$ m. BAPb MEB 357.



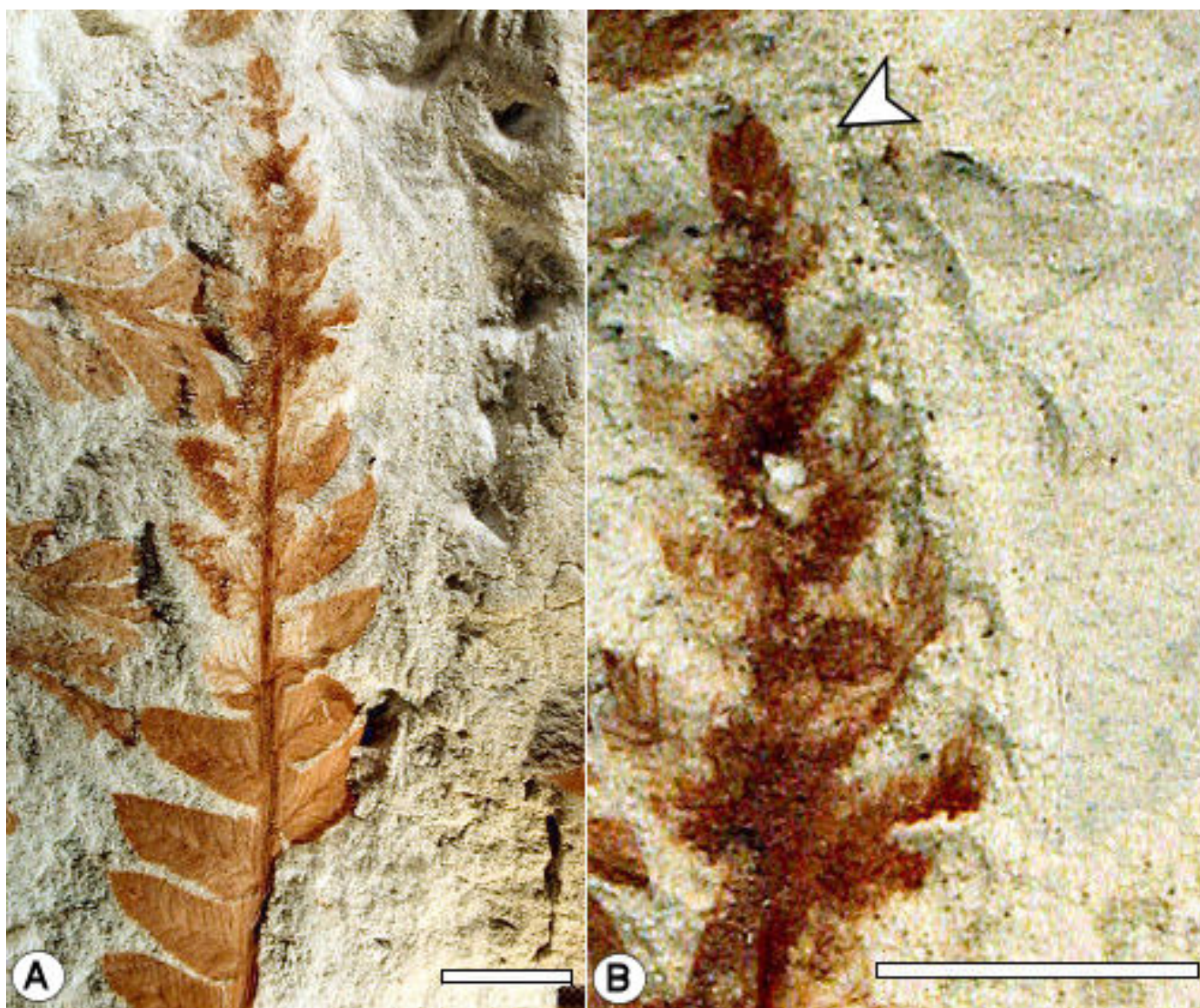
**Figura 17:** *Cladophlebis* sp. Aspecto general de un fragmento de fronde. BAPb 11609 Escala 2 cm.



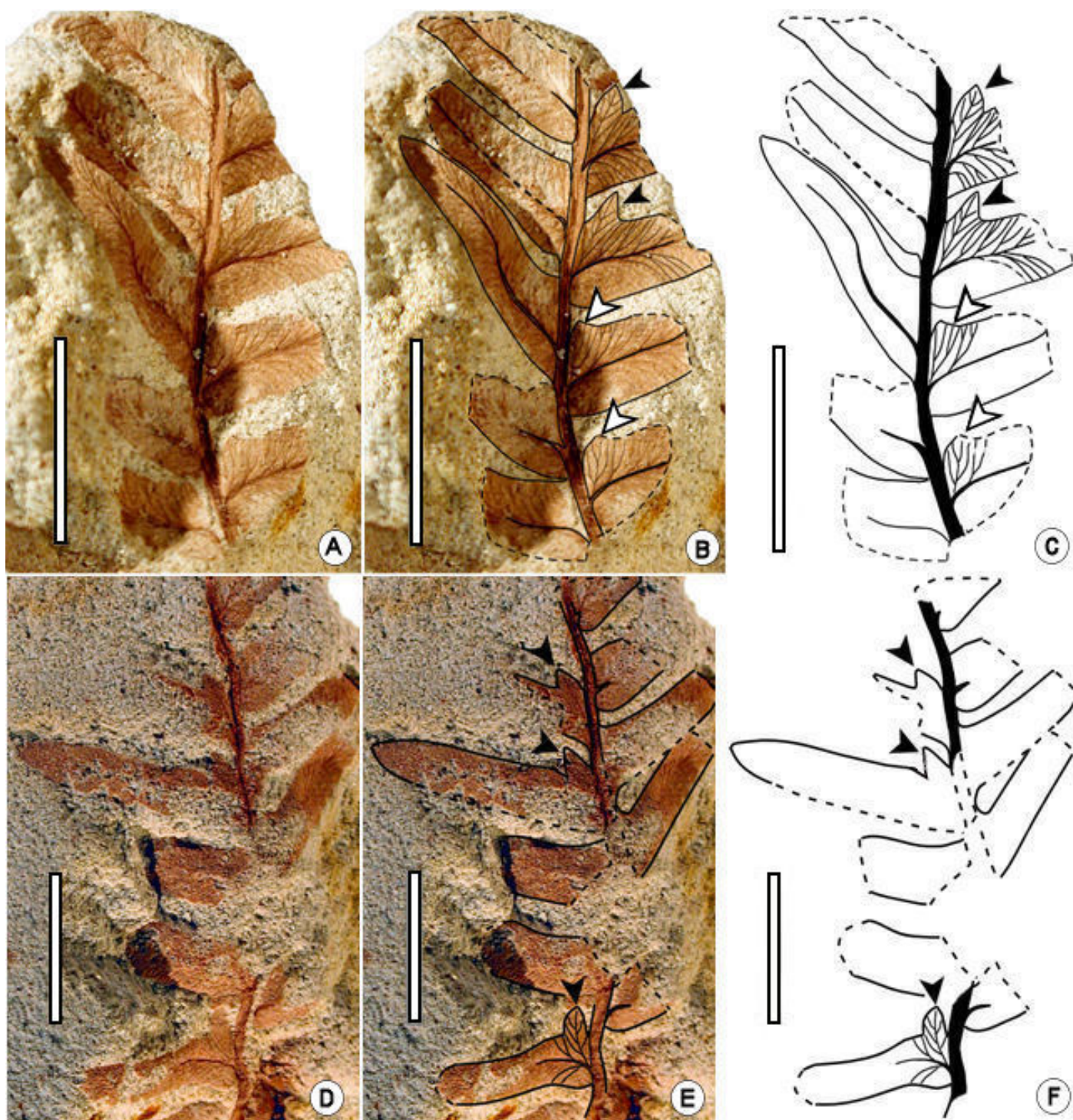
**Figura 17a:** *Cladophlebis* sp. Aspecto general de la fronde de Figura 17, sobre la que se ha resaltado mediante trazo a mano alzada la forma del raquis primario, la forma de las pinnas (notar disposición alterna a sub-opuestas de las mismas) y la forma y disposición de las pinnulas sobre el raquis secundario. Línea de puntos señalan partes incompletas de la fronde. BAPb 11609. Escala 2 cm.



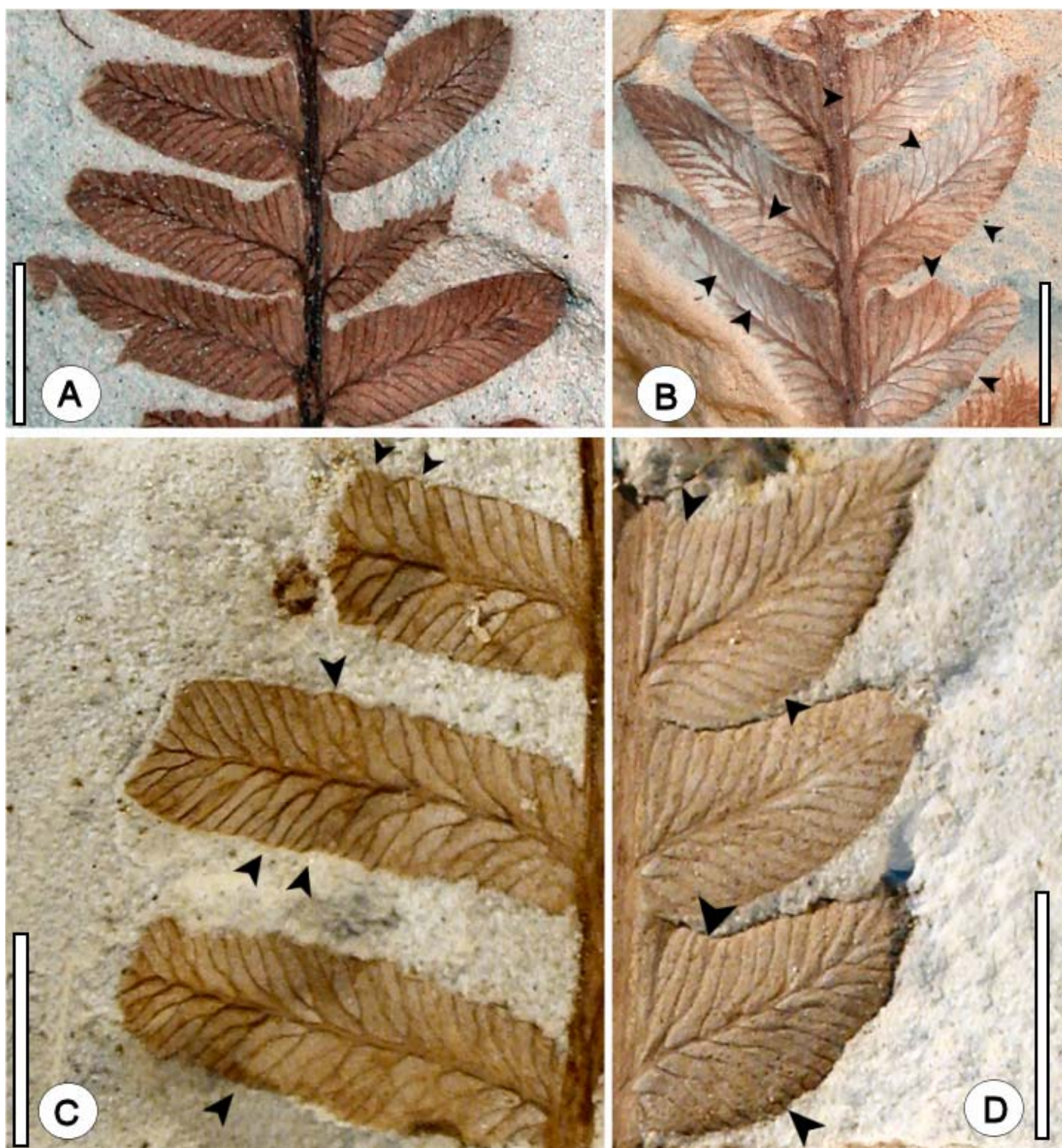
**Figura 18:** *Cladophlebis* sp. Aspectos generales de fragmentos de pinnas. **A** y **B**, porciones distales de las frondes. **A**. BAPb 11605; **B**. BAPb 11600. **C** y **D**. porciones proximales BAPb 11605. Notar raquis secundario bien conspicuo, pinnulas de margen entero y ápice agudo a levemente redondeado. Flechas indican restos fragmentarios de *Sphenopteris*. Escalas de 5 mm.



**Figura 19:** *Cladophlebis* sp. Pinna imparipinnada. **A.** aspecto general. Notar la variación en la morfología de las pinnulas, **B.** detalle del ápice. La flecha blanca indica la última pinnula. BAPb 11608. Escalas 5 mm.



**Figura 20:** *Cladophlebis* sp. Detalle y representación esquemática de las pinnulas con aurículas. **A, B, D y E.** Detalle de pinnulas con aurículas bien desarrolladas (flechas negras) y con aurículas poco desarrolladas (flechas blancas). **C y F.** esquemas mostrando la venación simple en las aurículas. Notar morfología alargada y lanceolada, poco falcada de las pinnulas. **A-C** BAPb 11606, **D-F** BAPb 11600. Escalas 1 cm.



**Figura 23:** *Cladophlebis* sp. Detalle de venación secundaria y su variación en las pinnulas. **A.** Patrón de venación básico, BAPb 11605. **B-D.** Variaciones en el patrón de venación a lo largo de una pinnula, como entre pinnulas de una misma pinna. **B:** BAPb 11614b; **C** y **D:** BAPb 11613a. Escalas de 5 mm.



## 4. Discusión y Conclusiones

Los ejemplares fósiles aquí estudiados presentan caracteres únicos que los distinguen del resto de las especies cretácicas pertenecientes a *Cladophlebis*, hecho que permite asignar a este material de Bajo Tigre a una nueva especie del género y que, a los efectos nomenclaturales, se la nominará por el momento como *Cladophlebis* sp.

Una de las características distintivas de este helecho cretácico es la presencia de pecíolos encontrados en conexión orgánica a rizomas, y en estrecha asociación a frondes y pinnas dispersas mostrando, tanto los raquis como los rizomas, elementos de conducción comunes en las Pteridophytas.

Tomando en cuenta las características presentes en los ejemplares aquí estudiados, y su comparación con helechos actuales (Fig. 24 y 25), se sugiere la siguiente reconstrucción hipotética del esporofito completo:

*Cladophlebis* sp. coleccionada en la Formación Anfiteatro de Ticó de edad aptiana y que afloran en la localidad de Bajo Tigre de la provincia de Santa Cruz, consistiría en una planta de hábito herbáceo, con un porte, probablemente, de más de 50 cm de alto. Se encontraría sujeta al sustrato por medio de un rizoma robusto enterrado que correría paralelo a la superficie, del cual emergerían raíces adventicias y rizoides con geotropismo positivo, probablemente con función de fijación y/o absorción de nutrientes. Opuestas a las raíces adventicias nacerían frondes fotosintetizadoras en número de por lo menos 30, las cuales serían bipinnadas, imparipinnadas y lanceoladas a ovoides. Los pecíolos de estas frondes tendrían 0,44 cm de ancho y al menos 7,5 cm de largo, el cual formaría un raquis primario rígido, pero flexible. A partir de éste, nacerían pinnas de al menos 12 cm de largo por 2,9 cm de ancho máximo en filotaxis alterna a sub-opuestas, insertas en ángulos de 65° a 90°, con respecto al eje. Las pinnulas, con igual filotaxis que las pinnas, presentarían láminas de márgenes enteros y ápice agudo a levemente redondeado, alcanzarían un largo máximo de 1,4 cm, con base ancha (promedio 0,37 cm) soldadas al raquis secundario en toda su extensión. La morfología de las pinnulas habría sido principalmente falcada a levemente lanceolada y con venación hasta dos veces bifurcadas. En la figura 26 se ilustra la reconstrucción hipotética sugerida para la planta de *Cladophlebis* sp.

Se establece como válido el supuesto de que los fragmentos de rizomas con pecíolos y frondes pertenecen en su conjunto a la misma planta, este hecho es confirmado utilizando el análisis estadístico “t” de Student, a través del cual se obtuvo un valor de  $p$  de 0,0879 que, al ser mayor a 0,05 indica que no existe diferencia significativa entre la media del ancho de los pecíolos en conexión a rizomas con respecto a la media del ancho del conjunto raquis-ejes dispersos. Por lo tanto, ambas medias se corresponden a la misma media global, es decir en este caso, a la misma planta. Este supuesto se refuerza también, debido a la presencia de rizomas, frondes y pinnas en estrecha asociación y poco desarticuladas, lo que permiten inferir que fueron soterradas aproximadamente *in situ*, es decir, con poco transporte, y, que a su vez todos estos órganos eran parte constituyente del mismo esporofito. Se suma además el hecho de que las improntas de *Cladophlebis* sp. son los únicos fósiles que se encuentran en el nivel fosilífero, con la excepción del morfogénero *Sphenopteris*. Este helecho, que se halla en muy baja proporción (2,5%), no puede ser vinculado a los pecíolos en conexión a los rizomas de *Cladophlebis* sp. dado que los grosores de sus pecíolos no alcanzan a superar el milímetro de ancho.

En el registro fósil mundial no es muy usual encontrar restos de rizomas en conexión (o en estrecha asociación) a frondes enteras de Pteridophytas que permitan realizar reconstrucciones de plantas completas. Uno de esos pocos ejemplos lo constituye *Macroneuropteris scheuchzeri* del Carbonífero de Francia cuya descripción está basada en fragmentos de frondes dispersas y sobre la que Laveine y Belhis (2007) realiza una reconstrucción especulativa y la representa como una planta monoaxial de 6 a 7 metros de altura, con frondes en filotaxis espiralada.

En especial para Patagonia y Antártida, no se han hallado hasta el momento rizomas en conexión, o en asociación, a frondes pertenecientes a *Cladophlebis*. Sólo para materiales extra-gondwanicos Deng (2002) menciona para el Cretácico Inferior del noreste de China, sin incluir una descripción detallada, la presencia de rizomas erectos en conexión orgánica a frondes correspondientes a *Cladophlebis neimongensis* Deng, por lo que este taxón nos muestra un hábito distinto al del helecho aquí estudiado.

Otra característica inusual hallada en los helechos de Bajo Tigre y que no ha sido registrada en ninguna de las especies de *Cladophlebis* descriptas previamente consiste en la presencia de aurículas muy desarrolladas en el sector acroscópico de algunas de las pinnulas.

La variabilidad observada en el patrón de venación dicotómico de las pinnulas de *Cladophlebis* sp. hace que sea difícil, si no imposible, utilizarla como elemento taxonómico importante para diferenciar este taxon de las otras especies del morfogénero, aspecto que ya hubiera de notar Frenguelli (1947). Asimismo la variabilidad encontrada en la morfología de las pinnas y pinnulas de la especie de Bajo Tigre es consistente con las observadas en los helechos actuales, en donde ambos tipos foliares situados en los sectores proximales presentan un tamaño y forma relativamente distintos con respecto a aquellos más distales.

La comparación realizada especialmente con los helechos actuales demuestra que el carácter imparipinnado hallado en las pinnas de *Cladophlebis* sp. se correspondería al sugerido para las frondes, que fueron encontradas incompletas (Gifford y Foster, 1989; Taylor *et al.*, 2009).

Desde el punto de vista anatómico los raquis de *Cladophlebis* sp. presentan traqueidas con engrosamientos anulares y mayormente traqueidas con engrosamientos helicoidales, escalariformes y reticulados. De ellas, solo las primeras están presentes en el protoxilema o metaxilema joven, las cuales se desarrollan antes de que los ejes de la planta se enlonguen. Las traqueidas con engrosamientos escalariformes y reticulados se encuentran en metaxilema ya desarrollado casi sin sufrir ningún estiramiento (Esau, 1982; Evert, 2006). De acuerdo con esto, y tomando en cuenta que el ancho en la mayoría de los raquis medidos en *Cladophlebis* sp. alcanzan los 0,4 cm, se puede sugerir que la mayoría de ellos estarían en su etapa de máxima madurez al momento del soterramiento. La presencia de traqueidas con engrosamientos helicoidales a escalariformes es mencionada también en carbonizaciones pertenecientes a *Gleichenia chaloneri*, una Gleicheniaceae del Cretácico Inferior de Inglaterra (Herendeen y Skog, 1998). Por otro lado, traqueidas del metaxilema de 40 a 100 µm de diámetro asociadas a parénquima fueron también descritas en meristelas de estípites permineralizados de *Alienopteris livingstonensis* (Cyatheales) del Cretácico Inferior de Antártida (Vera, 2009).

El tejido xilemático de *Cladophlebis* sp. mostró estar conformado, además de fibras y parenquima, solo por traqueidas del protoxilema y metaxilema. Sin embargo, la presencia de elementos de vasos con placas de perforación escalariforme en helechos actuales es mencionada en géneros como *Alsophila* (Cyatheaceae), *Dicksonia*

(Dicksoniaceae) y *Callistopteris* (Hymenophyllaceae), entre otros, (Carlquist *et al.*, 1997; Carlquist y Schneider, 2000; Carlquist *et al.*, 2000).

La presencia de lignina impregnando las paredes del xilema, fibras y células parenquimáticas hace que estos elementos mantengan erectas a las frondes de *Cladophlebis* sp. a través de la rigidez que le confieren dichos elementos a los raquis primarios y secundarios del esporofito. A su vez, las traqueidas de mayor longitud (mayor a 1,065 mm) fueron halladas en el raquis primario de *Cladophlebis* sp., esto se correspondería con el carácter alargado del mismo. Esto es consistente con las variaciones establecidas por White (1963a y 1963b), donde el largo de las traqueidas se ve influenciado en orden de importancia por su ubicación en la planta, la distancia entre nudos en el rizoma, el estado de maduración de la planta, la constitución genética del esporofito y el hábitat.

La preservación diferencial que muestran las láminas foliares (improntas) con respecto a la mayoría de los raquis y pecíolos (ambos compresiones) de *Cladophlebis* sp. se debe a que estos dos últimos poseen mayor cantidad de tejido de conducción y sostén impregnados en lignina lo que les otorga que sean más resistentes al paso geológico. En los fósiles de Bajo Tigre no se ha encontrado rastros de floema debido a que la constitución de sus elementos es más lábil al paso del tiempo (Esau 1982; Sporne, 1965).

De acuerdo al registro fósil *Cladophlebis* es relacionado con varias familias de Pteridophytas dado que sus frondes han sido halladas en conexión orgánica a distintos tipos de esporangios. Lo más común es asociar al morfogénero *Cladophlebis* a la familia Osmundaceae debido a la morfología falcada de las pinnas y pinnulas presente en las especies vivientes del grupo.

Para el Triásico de Antártida, Formación Lashly, pinnas de *Cladophlebis* (con pinnulas de 1,6 cm de largo por 0,5 cm de ancho y márgenes levemente dentados) fueron encontradas en estrecha asociación con pinnas fértiles conteniendo esporangios con caracteres similares a los de la especie actual *Osmunda claytoniana*, Osmundaceae (Phipps *et al.* 1998). También para el Jurásico Medio de India, Surange (1966) describió fragmentos de frondes de *Cladophlebis indica* Shani et Rao con soros de forma y disposición a los vistos en las osmundaceas actuales.

Por otro lado, este morfogénero es incluido también dentro de la familia Dennstaedtiaceae; es el caso de otras familias como es el caso de *Cladophlebis tripinnata*

Archangelsky que fue hallada en la Formación Anfiteatro de Ticó, localidad Estancia Bajo Grande, en conexión orgánica a esporangios, con esporas afines a los representantes vivientes de dicha familia (Villar de Seoane, 1996).

Otro ejemplo corresponde a *Cladophlebis cyathifolia*, también de la misma Formación Anfiteatro de Ticó y localidad Estancia Bajo Grande, que fuera incluida en la familia Cyatheaceae por Villar de Seoane (1996), debido a que sus frondes fueron encontradas con esporangios aislados de anillo completo con esporas trilete de exina lisa a micropunteada característica de *Cyathidites*. Luego estudios posteriores ubicaron dicha especie en *Cyathea cyathifolia* (Villar de Seoane, 1999).

Dado que estas tres familias (Osmundaceae, Dennstaedtiaceae y Cyatheaceae) se hallan representadas por numerosos géneros, tanto micro como megascópicos, en la flora de Baqueró (Archangelsky, 2003, Del Fueyo *et al.*, 2007) el fósil aquí estudiado bien podría pertenecer a cualquiera de ellas. Pero para esto, se necesitaría hallar más material de *Cladophlebis* sp. en asociación a frondes fértiles para precisar su correcta ubicación sistemática.

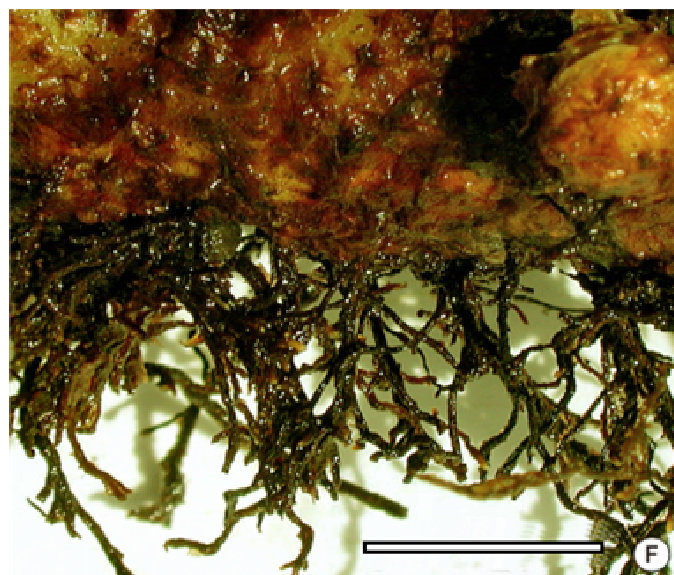
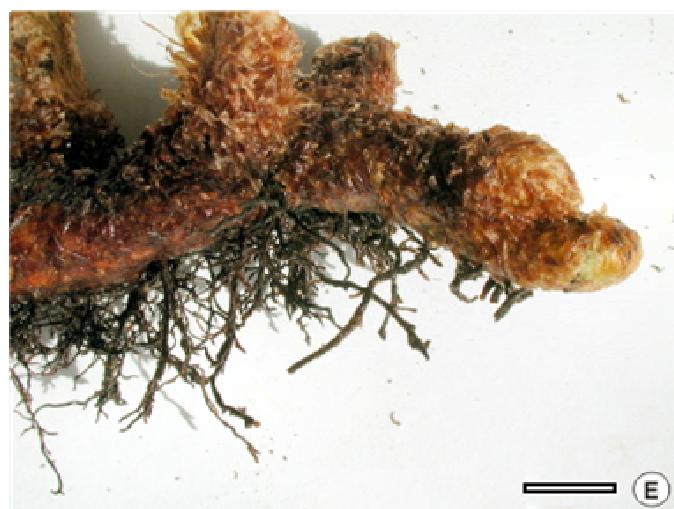
Los helechos actuales en general presentan una distribución cosmopolita abarcando todo tipo de climas, aún así, prefieren climas húmedos, protegidos del sol y de temperatura moderada (Wee, 1998). De acuerdo a Cladera *et al.* (2002), el ambiente dominante durante la depositación de la Formación Anfiteatro de Ticó era lacustre-fluvial, lo que habría proporcionado un hábitat húmedo propicio para el crecimiento de *Cladophlebis* sp.. A su vez la presencia en la Formación Anfiteatro de Ticó de un estrato arboreo conformado por ginkgos y coníferas, entre otros (Archangelsky, 2003), indicaría que los mismos le proporcionarían a *Cladophlebis* sp. las condiciones umbrófilas necesarias para su buen desarrollo. Este ambiente particular es sustentado por Cravero *et al.* (1991) quienes estudiaron valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta\text{D}$  en caolinitas de Chubut y Santa Cruz, obteniendo como resultado la presencia de un clima húmedo y templado para la Patagonia durante el Jurásico Superior y Cretácico Inferior, siendo un poco más frío en Santa Cruz. Por otro lado, los estudios de  $p\text{CO}_2$  para el Aptiano Medio y el Albiano tardío - Cenomaniano temprano de Patagonia indicarían también condiciones ambientales favorables, de clima cálido para el desarrollo florístico durante el Cretácico Inferior (Passalia, 2009).

La sedimentación del Grupo Baqueró, Santa Cruz, fue influenciada, en parte, por las continuas caídas de cenizas provocadas por el vulcanismo explosivo andino, durante

el Cretácico Inferior (Archangelsky, 1967; Cladera *et al.*, 2002). Esta intensa caída de cenizas habría rellenado el paleorelieve preexistente produciendo la desaparición de los cuerpos de agua, y permitiendo la preservación de la mayoría de los ejemplares de *Cladophlebis* sp., especialmente de rizomas y pecíolos, mediante el sepultamiento rápido y la limitación del transporte, favoreciendo la preservación prácticamente *in situ* y “tridimensional” de las plantas (Archangelsky, 2001a; Cladera *et al.*, 2002). Al encontrarse enterrados, los rizomas de los helechos se habrían mantenido con vida durante los primeros soterramientos, mientras que sus frondes sucumbían al peso de las cenizas. De esta forma durante los momentos de estabilidad, cuando la caída de cenizas disminuía, los rizomas generarían nuevas frondes. Por lo tanto habrían sobrevivido durante más tiempo a estas condiciones de estrés a diferencia de otros grupos de plantas tales como Lycophytas, Equisetales, Pteridospermales, Bennettitales, Ginkgoales, entre otros (Archangelsky, 2001a y 2001b). Aún así, las continuas condiciones de estrés detectadas en la flora del Aptiano del Grupo Baqueró habrían provocado la eventual extinción de la mayoría de las plantas, evidenciado en los pobres registros hallados en la SsS Formación Bajo Tigre, en donde integrantes de distintos grupos taxonómicos arriba mencionados y comunes para la Formación Anfiteatro de Ticó, dejan de estar representados (Archangelsky, 2001a).



**Figura 24:** Helechos actuales utilizados para la reconstrucción del esporofito fósil estudiado. **A** y **B**. aspecto general; **C** y **D**. nacimiento y disposición de las frondes; **E**. ejemplo de fronde con prefoliación circinada. Escalas A-D: 5 cm; E: 2 cm.



**Figura 25:** Rizoma del género actual *Rumohra*, utilizado para la reconstrucción del esporofito fósil estudiado. **A, B y C.** vistas superficial, lateral y frontal respectivamente; **D.** circinio; **E y F.** Detalle de raíces adventicias. Escalas 1 cm.



**Lamina 26:** Reconstrucción hipotética del esporofito de *Cladophlebis* sp., detrás se ven los volcanes emitiendo cenizas y el estrato arborescente compuesto de Araucarias, entre otros. No se han dibujado la totalidad de las frondes con el fin de mantener una mejor legibilidad de la planta.

## Agradecimientos

En primer lugar quería agradecer a mis viejos y hermanos, siempre me alentaron sin cuestionar ninguna de mis acciones, dejando que hiciera todo a mi manera y estando siempre disponibles cuando los necesitaba y cuando no, y por muchas otras innumerables razones más.

A Sergio Archangelsky y Georgina del Fueyo, que me confiaron este trabajo, me ayudaron en todo lo que pudieron, con bibliografía, conocimiento y motivación. A Luis Lezama quien me oriento dentro del área de paleobotánica del museo de ciencias naturales en los primeros años, donde conocí a toda esa gente genial que me alentó y me ayudó en todo este tiempo, pese a que no hablo mientras como jeje; a Orlando quien se ocupó de hacerme los cortes del pecíolo y raquis!!; a Liliana, a Carolina y a Leandro por todas las consultas que les hice. En fin, a todos ellos por todas las cosas que les pedí y por estar ahí, siempre dispuestos a ayudar y a hacer la estadía en el museo más placentera.

A mis amigos, todos ellos, los antiguos y nuevos compañeros de clase, mis amigos de barrio, la gente del RO, a la manada de paleo, por bancarme como soy, por las horas de ocio y diversión. A Nico, por las traducciones de latín y por la exploración fotográfica del mundo de los helechos del fondo del jardín de mi madre. A Leti, que nunca perdió la fe en mí, por acumular el estrés y la preocupación de las cosas por las cuales yo debería preocuparme =P y por organizar mi desorganizada vida.

A Susana Adamonis y Andrea Concheyro, mis segundas madres de la facu, siempre me alentaron y confiaron en mi capacidad. Gracias =)

A toda la gente del área de paleo y geo que nos ayudó, orientó y peleó por nosotros durante toda nuestra carrera, así como también a todos los profesores esa área y de otras, que nos ayudaron, nos respetaron y se preocuparon de que entiendiéramos todo por más veces que les preguntáramos o a pesar de ver las interminables listas de preguntas que les llevábamos.

A la gente de vasculares, tanto docentes como compañeros de clase, y a bichote, que quién sabe qué habrá sido de su vida... que hicieron que mi última materia cursada sea la mejor y más placentera.

Al Sarmiento y al 28, si, el tren y el colectivo, que me curtieron (especialmente el tren) como para poder soportar cualquier presión, testearon mi fuerza de voluntad y me demostraron que si uno persevera puede triunfar.

Por último a todos aquellos que me esté olvidando, a todos ellos que me ayudaron desde otros puntos de vista aparte del académico, a todos aquellos que ya no veo, o que me ayudaron sin siquiera conocernos.

**Gracias a todos!!!!**

## Bibliografía

- Archangelsky, S., 1963a. A new Mesozoic flora from Ticó, Santa Cruz province, Argentina. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 8: 45-92.
- Archangelsky, S., 1963b. Notas sobre la flora fósil de la Zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 3: 57-63.
- Archangelsky, S., 1967. Estudio de la Formación Baqueró, Cretácico Inferior de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo de la Plata (Nueva Serie)* 5: 63-171.
- Archangelsky, S., 1970. Fundamentos de Paleobotánica. La Plata, República Argentina. 347 pp.
- Archangelsky, A., Andreis, R. R., Archangelsky, S., Artabe, A., 1995. Cuticular characters adapted to volcanic stress in a new Cretaceous cycad leaf from Patagonia, Argentina. Considerations on the stratigraphy and depositional history of the Baqueró Formation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 89: 213-233.
- Archangelsky, S., 2001a. Evidences of an Early Cretaceous floristic change in Patagonia, Argentina. *VII Internacional Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina 7: 15-19.
- Archangelsky, S., 2001b. The Ticó Flora (Patagonia) and the Apitan Extinction Event. *Acta Paleobotanica* 41: 115-122.
- Archangelsky, S., 2003. *La flora cretácica del Grupo Baqueró, Santa Cruz, Argentina*. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 4. Buenos Aires, 14 pp. +CD.

- Brongniart, A., 1849. Tableau des genres de vegetaux fossiles considerés sous le point de vue de leur classification botanique et leur distribution géologique: *Dictionnaire Universal d'Histoire Naturelle* 13: 1-127.
- Cantrill, D. J., 2001. Cretaceous high-latitude terrestrial ecosystems: an example from Alexander Island, Antarctica. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina. *VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems* 7: 39-44.
- Césari, S. N., Remesal, M. y Salani, F., 1999. Paleoflora del Cretácico Inferior de península Byers, islas Shetland del Sur, Antártida. *Ameghiniana* 36: 3-22.
- Césari, S. N., Remesal, M. y Parica, C., 2001. Ferns: a paleoclimatic significant component of the Cretaceous flora from Livingstone Island, Antarctica. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina. *VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems* 7: 45-50.
- Caranza, H. F., 1988. [Estudio estratigráfico y paleoambiental de la Formación Baqueró (Cretácico Inferior), en el sector Norte del Anfiteatro de Ticó, Departamento de Magallanes, Provincia de Santa Cruz. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Buenos Aires. 74 pp. Inédita].
- Carlquist, S., Schneider, E. L. y Yatskievych, G., 1997. SEM studies on vessels in ferns. 1. *Woodsia obtusa*. *American Fern Journal* 87: 1-8.
- Carlquist, S. y Schneider, E. L., 2000. SEM studies on vessels in ferns. 16. Pacific Tree Ferns (Blechnaceae, Cyatheaceae, Dicksoniaceae). *Pacific Science* 54: 75-86.
- Carlquist, S., Schneider, E. L. y Lamoureux, C. H., 2000. SEM studies on vessels in ferns. 20. Hawaiian Hymenophyllaceae. *Pacific Science* 54: 365-375.
- Cladera, G., Andreis, R. y Archangelsky, S. 1999. Baqueró Group. A new stratigraphic proposal for the Cretaceous of Santa Cruz Province, Argentine Republic. 7º

*Internacional Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems* (Buenos Aires),  
*Abstracts*: 17.

Cladera, G., Andreis, R., Archangelsky, S. y Cúneo, R. 2002. Estratigrafía del Grupo Baqueró, Patagonia (provincia de Santa Cruz, Argentina). *Ameghiniana* 39: 3-20.

Cladera, G., Del Fueyo, G. M., Villar de Seoane, L. y Archangelsky, S., 2007. Early Cretaceous riparian vegetation in Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* (nueva serie). 9: 49-58.

Corbella, H., 2001. Tuffs of the Baqueró Group and the mid-Cretaceous frame, Extra Andean Patagonia, Argentina. *11 Congreso Latinoamericano de Geología y 3 Congreso Uruguayo de Geología, Paper 190-7*, 6 pp. (CD).

Cravero, F., Domínguez, E. y Murray, H. H., 1991. Valores  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta\text{D}$  en caolinitas indicadoras de un clima templado-húmedo para el Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* XLVI: 20-25.

D'Ambrogio de Argüeso, A., 1986. Manual de Técnicas en Histología Vegetal. Hemisferio Sur S. A., Buenos Aires. 83 pp.

Del Fueyo, G. M., Villar de Seoane, L., Archangelsky, A., Guler, V., Llorens, M., Archangelsky, S., Gamero, J. C., Musacchio, E. A., Passalia, M. G. y Barreda, V. D., 2007. Biodiversidad de las paleofloras de Patagonia durante el Cretácico Inferior. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina *Ameghiniana* 50º aniversario. 11: 101-122.

Deng, S., 2002. Ecology of the Early Cretaceous ferns of Northeast China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 93-112.

Esau, K., 1982. Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires. 512 pp.

Evert, R. F., 2006. *Esau's Plant Anatomy*. Wiley & Sons, Inc. New Jersey. 601 pp.

Fontaine, W. M., 1883. *Contributions to the knowledge of the older Mesozoic flora of Virginia*. Monografía del Servicio Geológico, 6. Washington, DC Government Printing Office. 144. pp.

Font Quer, P., 1953. *Diccionario de Botánica*. Labor, S. A., Barcelona. 1244 pp.

Frenguelli, J., 1947. El género *Cladophlebis* y sus representantes en la Argentina. *Anales del Museo de La Plata (nueva serie) Paleontología*. Sección B, 2. 74pp.

Gee, C. T., 1989. Revision of the Late Jurassic/Early Cretaceous flora from the Hope Bay, Antarctica. *Palaeontographica* 213 B: 149-214.

Gifford, E. M. y Foster, A. S., 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. Third Edition. W. H. Freeman and Company, New York. 626 pp.

Halle, T.G. 1913. Some Mesozoic plant-bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* Bandt 51: 1-57.

Herbst, R., 1966. Nuevos elementos de la flora fósil de la Formación Baqueró, Santa Cruz, Patagonia. *Acta Geológica Lilloana* 8: 75–86.

Herbst, R., 1971. Revisión de las especies argentinas del género *Cladophlebis*. *Ameghiniana* 8: 265-281.

Herbst, R. y Lutz, A. I., 1981. Listado actualizado de las filices fósiles citadas en la Argentina entre 1876 y 1981. *D'orbignyana* 1: 1-44.

- Herendeen, P. S. y Skog, J. E., 1998. *Gleichenia chaloneri* – A new fossil fern from the Lower Cretaceous (Albian) of England. *International Journal of Plant Science* 159: 870-879.
- Laveine, J. –P. y Belhis, A. 2007. Frond architecture of the seed-fern *Macroneuropteris scheuchzeri*, based on Pennsylvanian specimens from the Northern France coal field. *Palaeontographica* 277 B: 1-41.
- Lindley, J., 1951. Glosología o de los Términos usados en Botánica. Fundación Miguel Lillo, Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán. Miscelánea 15: 1-123.
- Llorens, M., 2005. [*Palinología de la Formación Punta del Barco, Cretácico Inferior de Santa Cruz*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, 208 pp. Inédita.].
- Longobucco, M. I., Azcuy, C. L. y Aguirre-Urreta, B., 1985. Plantas de la Formación Kachaike, Cretácico de la Provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 21: 305-315.
- Passalia, M. G., 2007a. Nuevos registros para la flora cretácica descrita por Halle (1913) en el Lago San Martín, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 44: 565-695.
- Passalia, M. G., 2007b. A mid-Cretaceous flora from the Kachaike Formation, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28: 830-840.
- Passalia, M. G., 2009. Cretaceous  $p\text{CO}_2$  estimation from stomatal frequency analysis of gymnosperm leaves of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 273: 17–24
- Petrulevičius, J. P. y Nel, A., 2003. Oldest Petalurid dragonfly (Insecta: Odonata): a Lower Cretaceous specimen from south Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 24: 31-34.

- Phipps, C. J., Taylor, T. N., Taylor, E. L., Cúneo, N. R., Boucher, L. D. y Lao, X., 1998. *Osmunda* (Osmundaceae) from the Triassic of Antarctica: an example of evolutionary stasis. *American Journal of Botany* 85: 888-895.
- Rebasa, M. 1982. [Análisis estratigráfico y paleoambiental de la Formación Kachaiké, aflorante en la barranca epónima, provincia de Santa Cruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 60 pp. Inédita.].
- Sporne, K. R., 1965. The morphology of Pteridophytes. The structure of ferns and allied plants. Hutchinson University Library. London. 192 pp.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J., 1995. Biometry. W. H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- Surange, K. R. 1966. Indian Fossil Pteridophytes. Botanical Monograph 4. Council of Scientific & Industrial Research, New Delhi. 209 pp.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L. y Krings, M., 2009. The biology and evolution of fossil plants. Academic Press. 1230 pp.
- Tryon, R. M. y Tryon, A. F., 1982. Ferns and Allied Plants. Springer-Verlag New York Heidelberg Berlin. 857 pp.
- Valla, J. J., 1983. Botánica. Morfología de las plantas superiores. Editorial Hemisferio Sur. 332 pp.
- Vera, E. I., 2009. *Alienopteris livingstonensis* gen. et sp. nov., enigmatic petrified tree fern stem (Cyatheales) from the Aptian Cerro Negro Formation, Antarctica. *Cretaceous Research* 30: 401–410.

- Villar de Seoane, L., 1996. Estudio morfológico de helechos fértiles hallados en la Formación Vaquero (Cretácico Inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 11: 83-90.
- Villar de Seoane, L., 1999. Estudio comparado de *Cyathea cyathifolia* comb. nov. del Cretácico Inferior de Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 14: 157-163.
- Villar de Seoane, L. 2001. Estudio cuticular de restos carbonizados del Cretácico Inferior de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. *XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina 8: 53-58.
- Wee, Y. C, 1998. *Ferns of the Tropics*. Timber Press, Portland Oregon. 190 pp.
- White, R. A., 1963a. Tracheary elements of the ferns. I. Factors which influence tracheid length; correlation of length with evolutionary divergente. *American Journal of Botany*. 50: 447-456.
- White, R. A., 1963b. Tracheary elements of the ferns. II. Morphology of tracheary elements; conclusions. *American Journal of Botany*. 50: 514-522.

## ANEXO I

A continuación presentan, a modo de cuadros, todas las mediciones obtenidas para los rizomas, raíces adventicias, pecíolos, raquis, ejes dispersos, frondes, pinnas, pinnulas y aurículas. A su vez se incluyen las tablas con los valores máximos, mínimos y medios de cada variable, y el resultado alcanzado mediante la prueba estadística “t” de Student.

Cabe aclarar que los valores incluidos en cada columna son independientes de las columnas vecinas, salvo en las excepciones que se mencionan en la nota al pie de cada tabla.

### Medidas de los rizomas

A pesar de que se ha podido apreciar, parcialmente, el ancho y largo de los rizomas hallados, no se ha logrado estimar el espesor real de los mismos, siendo el máximo observado de 0,6 cm. Si bien es de esperar que presenten mayor longitud que espesor, la falta de ejemplares y los procesos tafonómicos que pudieron afectar a los fósiles podrían llevar a subestimar el grosor real, así como el largo y ancho del rizoma.

Rizoma	Largo (cm)	Ancho (cm)	Alto (cm)	nº pecíolos visibles (aprox.)
	3,9	0,7	0,6	4
	4,7	2		7
	5,2	2,3		16
	6	2,6		17
	8,4	4		30
	11,5	4,5		
	11,5	6		
	15,2	9,8		

Promedio, máximo y mínimo del largo, alto y ancho de los rizomas estudiados, así como el número aproximado de pecíolos en conexión a los mismos.

Rizoma	Largo (cm)	Ancho (cm)	Alto (cm)	nº pecíolos visibles (aprox.)
Máximo	15,2	9,8		30
Mínimo	3,9	0,7	0,6	4
Media	8,3	3,98		14,8

### Medidas de las raíces adventicias

Raíces adventicias	Largo (cm)	Ancho (cm)
	0,2	<0,1
	0,3	<0,1
	0,4	<0,1
	0,4	<0,1
	0,5	<0,1
	0,6	<0,1
	0,7	<0,1
	0,7	<0,1
	0,75	<0,1
	0,9	<0,1
	0,9	<0,1
	0,9	<0,1
	0,9	<0,1
	0,9	<0,1
	1	<0,1
	1,2	<0,1
	1,2	<0,1
	1,2	<0,1
	1,4	<0,1
	1,4	0,1
	1,7	0,1
	2,2	0,1
	2,85	0,1
	3,3	0,1
	10	0,17

Valores máximos, mínimos y promedio del largo y ancho medidos en raíces adventicias tanto dispersas como en conexión a rizomas.

Raíces adventicias	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	10	0,17
Mínimo	0,2	<0,1
Media	1,48	0,1

**Nota:** los valores inferiores al milímetro fueron representados por <0,1 cm.

## Medidas de pecíolos

Pecíolos en conexión orgánica al rizoma		
	Largo (cm)	Ancho (cm)
	1	0,2
	1,1	0,3
	1,4	0,3
	1,5	0,3
	2	0,35
	2	0,4
	2,2	0,4
	2,4	0,4
	4	0,4
	5	0,4
	5	0,4
	5	0,4
	5	0,4
	6,2	0,4
	7,5	0,4
		0,4
		0,45
		0,5
		0,5
		0,5
		0,55
		0,6
		0,6
		0,6
		0,6
		0,6
		0,6

Largo y ancho máximos, mínimos y medios de los pecíolos hallados en conexión orgánica al rizoma

Pecíolos	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	7,5	0,6
Mínimo	1	0,2
Media	3,42	0,44

## Medidas de raquis y ejes dispersos

Ejes sin conexión con otros órganos, pero en estrecha asociación a las frondes y pinnas, presentan características idénticas a la de los raquis primarios y pecíolos, por lo que se los interpreta como parte de ellos.

Raquis primario	Largo (cm)	Ancho (cm)
	5,3	0,3
	12,7	0,4
	18,5	0,4
Ejes dispersos	Largo (cm)	Ancho (cm)
	1,2	0,25
	2,2	0,25
	2,35	0,25
	2,4	0,3
	2,6	0,3
	2,6	0,3
	2,7	0,3
	3	0,3
	3	0,3
	3	0,35
	3,5	0,35
	3,5	0,35
	4	0,4
	4,1	0,4
	4,2	0,4
	4,4	0,4
	4,7	0,4
	4,7	0,4
	5	0,4
	5,2	0,4
	5,3	0,4
	5,7	0,4
	6,2	0,4
	6,8	0,4
	7	0,4
	7,6	0,4
	8,2	0,4
		0,4
		0,4
		0,45
		0,5

		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5

Largos y anchos de los ejes hallados sin ningún tipo de conexión con otros órganos.

Ejes dispersos	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	8,2	0,5
Mínimo	1,2	0,25
Media	4.3	0,39

### Medidas de las frondes

Dada la fragmentariedad de los fósiles la forma de las frondes y las pinnas, así como su largo y ancho, son desconocidos.

Fronde	Largo (cm)	Ancho (cm)
	5,3	10,9
	12,7	
	15,8	

Valores obtenidas para el largo y ancho de las frondes.

Fronde	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	15,8	
Mínimo	5,3	10,9
Media	12,17	

## Medidas de separación entre pinnas

Separación entre pinnas	
	1,7
	1,8
	1,8
	1,9
	2
	2,1

Separación media entre pinnas de una fronde (cm).

Máximo	2,1
Mínimo	1,7
Media	1,88

## Medidas de las pinnas

Pinnas	Largo (cm)	Ancho (cm)	Ángulo (°)
	1,5	0,4	65
	1,8	0,8	65
	2,1	0,9	71
	2,1	0,9	83
	2,2	0,9	87
	2,4	1,2	90
	2,5	1,3	90
	2,8	1,6	90
	2,8	1,7	90
	2,8	1,2	90
	2,9	1,25	
	3	1,4	
	3	1,4	
	3,1	1,5	
	3,2	1,7	
	3,3	1,7	
	3,4	1,7	
	3,4	1,8	
	4,2	1,9	
	4,2	1,9	

	4,5	1,9	
	4,5	2	
	4,6	2	
	4,7	2	
	4,7	2	
	4,7	2	
	4,7	2,1	
	4,8	2,2	
	4,9	2,2	
	5	2,3	
	5	2,3	
	5	2,4	
	5	2,4	
	5,3	2,5	
	5,3	2,6	
	6,1	2,6	
	7,7	2,8	
	8,1	2,9	
	9,2		
	11,7		
	6,4	3	
	2,3	1,6	

Medidas correspondientes al largo, ancho y ángulo de inserción al raquis primario, de las pinnas.

Pinnas	Largo (cm)	Ancho (cm)	Ángulo (°)
Máximo	11,7	2,9	90
Mínimo	1,5	0,4	65
Media	4,31	1,80	82,1

**Nota:** Los primeros valores resaltados en gris corresponden a mediciones tomadas en porciones distales de las pinnas, mientras que los últimos dos representan las pinnas donde se hallaron las aurículas de gran tamaño y se relacionan lateralmente.

### Medidas de las pinnulas

Se encontraron numerosos tipos morfológicos de pinnulas. Estas variaciones, que abarcan desde el largo y ancho, hasta la forma e inervación, se presentan distribuidas, ya sea, a lo largo de una misma pinna, como en pinnas dispersas; por lo tanto, pueden ser atribuidas a la propia variación intra-específica, en donde, por

ejemplo, pinnulas proximales presentan variaciones en su tamaño y forma que las diferencian levemente de las más distales dentro de la misma pinna y, a su vez, de otras pinnas de la fronde.

Pinnulas	Largo (cm)	Ancho (cm)
	0,25	0,1
	0,3	0,2
	0,5	0,35
	0,5	0,35
	0,6	0,4
	0,7	0,4
	0,3	0,25
	0,3	0,25
	0,35	0,25
	0,4	0,3
	0,4	0,3
	0,4	0,3
	0,4	0,3
	0,4	0,3
	0,4	0,3
	0,5	0,3
	0,5	0,3
	0,6	0,3
	0,6	0,3
	0,6	0,3
	0,6	0,3
	0,6	0,3
	0,6	0,3
	0,65	0,3
	0,65	0,35
	0,7	0,35
	0,7	0,35
	0,7	0,35
	0,7	0,35
	0,8	0,35
	0,9	0,35
	0,8	0,4
	0,8	0,4
	0,8	0,45
	0,8	0,3
	0,9	0,3
	0,9	0,3
	0,9	0,3
	0,9	0,3

0,9	0,3
0,9	0,3
0,9	0,3
0,9	0,3
0,9	0,3
0,9	0,3
0,9	0,3
0,9	0,3
0,9	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,35
1	0,4
1	0,4
1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,1	0,4
1,2	0,4
1,2	0,4
1,2	0,4
1,2	0,4

	1,2	0,4
	1,2	0,4
	1,2	0,4
	1,25	0,4
	1,3	0,4
	1,3	0,4
	1,3	0,4
	1,3	0,4
	1,4	0,4
	1,4	0,4
	1,4	0,4
	1,4	0,4
		0,4
		0,4
		0,4
		0,4
		0,4
		0,4
		0,4
		0,4
		0,45
		0,45
		0,45
		0,45
		0,45
		0,45
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
		0,5
	1,2	0,6
	1,3	0,4
	1,4	0,4
	1,4	0,4
	1,3	0,35
		0,4
	1,6	0,4
		0,4

**Nota:** El primer valor de largo y ancho corresponden a la última pinnula de la única pinna con ápice que se halló. Los valores que le siguen, en un gris más oscuro representan las pinnulas apicales, mientras que los valores resaltados casi al final de la tabla fueron tomados en las pinnulas basales. Los dos últimos valores de largo y cuatro últimos de ancho corresponden a las pinnulas que presentan aurículas.

Valores correspondientes al largo y ancho de las pinnulas discriminando su ubicación dentro de la pinna.

Pinnulas en ápice de la pinna	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	0.9	0,45
Mínimo	0,25	0,1
Media	0,54	0,32

Pinnulas en pinnas incompletas	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	1,4	0,6
Mínimo	0,8	0,3
Media	1,06	0,39

Pinnulas en base de la pinna	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	1,4	0,4
Mínimo	1,2	0,4
Media	1,33	0,4

Valores de largo y ancho para todas las pinnulas independientemente de su ubicación en la pinna.

Pinnulas	Largo (cm)	Ancho (cm)
Máximo	1,4	0,6
Mínimo	0,25	0,1
Media	0,91	0,37

### Medidas de las aurículas

Valores correspondientes únicamente al largo y ancho de cada aurícula.

Aurículas	Largo (cm)	Ancho (cm)
	0,2	0,15
	0,2	0,15
	0,2	0,15
	0,14	0,15

**Nota:** De las cinco aurículas pronunciadas observadas, sólo se tomaron valores de cuatro debido a que una de ellas se encontró incompleta. Salvo una excepción, en donde el largo medido de la aurícula fue de 0,14 centímetros, probablemente debido a la mala preservación de la misma, todas presentaron las mismas dimensiones.

### Prueba “t” de Student

La prueba estadística “t” de Student compara la media de dos muestras, con el fin de comprobar si ambas medias corresponden a una misma media global (Sokal y Rohlf, 1995). Es decir, es útil para poder comprobar si los raquis y ejes dispersos formarían parte de los pecíolos hallados en conexión orgánica a los rizomas y, por lo tanto, de una misma planta. Para que el supuesto de que estas estructuras corresponden a un mismo esporofito, el valor de  $p$  obtenido mediante la prueba debe ser mayor a 0,05, indicando que la diferencia entre las medias no es significativa.

Valores obtenidos del test estadístico “t” de Student, mediante el programa Infostat.

Variables	N	Media	P
Ancho pecíolos	26	0,44	0,0879
Ancho raquis-ejes dispersos	43	0,39	