Millerocaulis (Erasmus) *ex* Tidwell (Osmundales, Filices) de la Formación Carrizal (Triásico Superior) de Marayes, provincia de San Juan, Argentina

Rafael HERBST

Instituto Superior de Correlación Geológica – Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Las Piedras 201 7º/B, T4000BRE, San Miguel de Tucumán, Argentina. E-mail: rafaherbst@uolsinectis.com.ar

Abstract: *Millerocaulis* (Erasmus) ex Tidwell (Osmundales, Filices) from the Carrrizal Formation (Upper Triassic) from Marayes, San Juan province, Argentina. Based on newly found specimens, «*Marayea lutzi*» Herbst 1994, of the Upper Triassic Carrizal Formation, from Marayes (San Juan province, Argentina) is analyzed. Anatomical characters, specially those from the central cylinder, now defines the species as an ectophloic-dictyoxylic siphonostele (*sensu* Miller) and shows that it must be changed to *Millerocaulis*. Thus, *Marayea* defined as a siphonostelic genus becomes invalid and an emended diagnosis for the type species is given. Also, from the same locality and age other, rather big specimens, are described. They are not well preserved but the available characters allow to incorporate them as *Millerocaulis* sp. These two species and others formerly described of this genus, *M. herbsti* (Archangelsky & de la Sota) Tidwell and *M. stipabonettii* Herbst, from the Laguna Colorada Formation (Santa Cruz province) and Cepeda Formation (San Juan province) respectively from Argentina along with *M. beardmorensis* Schopf and *Ashicaulis woolfei* Rothwell, Taylor, & Taylor, from the Fremouw Formation (Antarctica) and the frond *Osmunda claytoniites* Phipps *et. al.*, as well as some petioles lacking cellular structure but undoubtely belonging to *Millerocaulis*, from the Los Rastros Formation (San Juan province), all from the upper Middle to Upper Triassic, show the diversification of the Osmundales as early as this time span, at least in this part of Gondwana.

Key words: Millerocaulis, Osmundales, Anatomy, Upper Triassic, Argentina.

En esta contribución se establece la real filiación genérica de la planta descripta como Marayea lutzi Herbst (1994) que fuera diagnosticada como un estípite con estructura anatómica sifonostélica pero que, con el hallazgo de nuevos materiales demuestra pertenecer al género Millerocaulis (Erasmus) ex Tidwell. Esta idea ya fue avanzada, aunque con dudas, por Herbst (2001) cuando, al analizar Millerocaulis patagonica (Archangelsky & de la Sota) Tidwell y algunas otras especies, demostró que el cilindro central de estos helechos era variable con la edad y su posición en la planta. Por otra parte, en la misma localidad y los mismos sedimentos se hallaron otros ejemplares, bastante más grandes, también atribuibles a Millerocaulis pero que por su preservación deficiente no pueden ser determinados a nivel de especie, aunque tienen suficientes caracteres para definirlos genéricamente.

Estos hallazgos en el Triásico Superior de Argentina, junto con las también triásicas *M. herbsti* (Archangelsky & de la Sota) Tidwell, de la Formación Laguna Colorada (provincia de Santa Cruz), *M. stipabonettii* Herbst (1995) de la

Formación Cepeda (provincia de San Juan), los de dos especies de Paleosmunda Gould (1970) del Pérmico y Australosmunda (Hill et al., 1989) del Triásico, ambas de Australia, M. beardmorensis (Schopf, 1978) y Ashicaulis woolfei (Rothwell et al., 2002) del Triásico de Antártida, y, finalmente, de Osmunda claytoniites (Phipps et al., 1998), muestran la amplia difusión de este grupo de helechos en el Gondwana temprano. Se puede agregar aún, el hallazgo de restos preservados sin estructura celular, ilustrados por Herbst (1977) (CTES-PB 191) más materiales idénticos, pero inéditos, (en la colección paleobotánica de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, LIL-PB 5303, figuras 5G y H), que pertenecen a pecíolos de Osmundales (sensu lato) del Triásico Superior de la Formación Los Rastros (provincia de San Juan). Estos pecíolos están directamente asociados con restos de Cladophlebis kurtzi Frenguelli.

GEOLOGIA

Las características geológicas así como la estratigrafía, fueron resumidas por Herbst (1994)



Fig. 1. Mapa de ubicación de las localidades fosilíferas.

donde se establece además, que el esquema estratigráfico utilizado es el propuesto por Bossi (1976). En aquel trabajo, la Formación Carrizal representa la unidad media del Grupo Marayes, cuya base es la Fm. Esquina Colorada y cuyo tope es la Fm. Quebrada del Barro (Fig. 1). Litológicamente está compuesta por areniscas finas carbonosas, areniscas más gruesas hasta conglomerádicas y en su parte media se intercalan arcilitas oscuras y algunos mantos de carbón. En la zona de la antigua «Mina Rickard» tiene un espesor del orden de los 350 m. Estos sedimentos se habrían depositado en una llanura con ríos anastomosados (Bossi, 1976). Los mantos de carbón y sedimentos asociados, de donde procede la mayoría de los fósiles aquí descritos, habrían correspondido a ambientes palustres.

Su edad fue definida en base a su megaflora (actualizada en Groeber & Stipanicic, 1953) y palinofloras (Yrigoyen & Stover, 1970) como la base del Triásico Superior, aunque es posible que sea ligeramente más antigua (Bossi, 1976). Actualmente existen estudios paleobotánicos, aún inéditos (Lutz, 2006), que indicarían decididamente una edad triásica superior.

MATERIALES Y METODOS

Los nuevos materiales de *Millerocaulis lutzi* (Herbst) *nov. comb.*, se hallan silicificados aunque la preservación de los tejidos no es óptima. Sin embargo, se distinguen claramente el xilema y el esclerénquima, no así los tejidos de células de paredes delgadas como el parénquima o el floema. Las observaciones se realizaron sobre superficies pulidas y con cortes delgados y en algunos casos con *peels* de papel de acetato, pero éstos dieron resultados pobres.

Los ejemplares de *Millerocaulis sp.* de Marayes, también están silicificados, pero no se preserva estructura celular. Los tejidos llegan a diferenciarse por coloraciones más claras y oscuras, lo que permite distinguir el xilema y el esclerénquima de otros tejidos. En general, la médula y los haces xilemáticos de las trazas y los pecíolos están reemplazados por gránulos silíceos de arena; de ello resulta que cuando se intenta hacer *peels* con papel de acetato, al arrancarlo después de adherido, arrastra estos granos. Por ello la mayoría de las observaciones se realizaron sobre superficies pulidas.

Los materiales se guardan en la colección paleontológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes) bajo el acrónimo CTES-Pb.

Las localidades marcadas en el mapa (Fig. 1) corresponden a: Localidad (1): cercanías de la antigua Mina Rickard, río Marayes, Marayes, prov. San Juan. Localidad (2): km 2, ruta provincial 510 (acceso a Marayes), a unos 400 m al noroeste de la ruta, prov. San Juan (es la localidad del Tipo).

DESCRIPCIONES SISTEMATICAS

Orden Osmundales Familia Osmundaceae Bercht. & J. Presl 1820

Millerocaulis Erasmus ex Tidwell, 1986

Especie tipo. Millerocaulis dunlopii (Kidston & Gwynne-Vaughn) Tidwell

Millerocaulis lutzi (Herbst) *nov. comb.* (Figs. 2A, B y C; 5A y B)

Basónimo. Marayea lutzi Herbst, 1994, Acta Geologica Leopoldensia, 17 (39/1): 95, figuras 2-4, Lám. I

Diagnosis enmendada. Rizomas de Osmundáceas con estípites divididos dicotómicamente. El cilindro central es circular en sección transversal, del orden de 3,5 mm de diámetro, a algo ovoidal de hasta 4 x 2,1 mm de diámetro. La médula es heterogénea y consiste de células parenquimáticas de 20-30 μ m de diámetro y pequeños y aislados grupos (2-3 células) de traqueidas, de 15-22 μ m de diámetro. El cilindro xilemático consiste en una sifonoestela ectofloica dictioxílica; es de 0,4-0.5 mm de ancho, compuesto por 6-8 filas radiales de células hexagonales a poligonales, con engrosamientos escalariformes, de 30-60 μ m de diámetro y hasta 200 μ m de largo. No se ha detectado floema, periciclo ni endodermis.

La estela está rodeada por una corteza poco diferenciada; una angosta «corteza interna» consiste en células parenquimáticas de 30-40 μ m de diámetro. Transicionalmente pasa a la «corteza externa» de células de paredes más gruesas (esclerénguima ?), de 15-20 μ m de diámetro, en la que se hallan pequeños grupos de células parenquimáticas. Las trazas foliares se desprenden del cilindro central a partir del arqueamiento hacia fuera de una porción del haz, que luego se desprende primero de un lado y luego del otro, dejando separado el haz y originando un intersticio foliar. Cuando salen del cilindro xilemático las trazas al principio son ovoide-elípticas, luego reniformes y finalmente con forma de C. En los dos últimos estadíos se observa por lo menos un pequeño grupo de protoxilema en ubicación central y abaxial. En sección longitudinal estas traqueidas muestran típicos engrosamientos espiralados. El número de trazas en la corteza es de unas 20. Los pecíolos densamente empaquetados no tienen expansiones estipulares; están constituidos por haces xilemáticos con forma de C y C-elongada, de 1-3 filas de células de ancho, en una masa de células parenquimáticas en la que se encuentran pequeños grupos de esclerénquima, irregularmente distribuidos. El conjunto está envuelto en un anillo o vaina esclerenguimática de 60-90 μ m de ancho. Estos pecíolos tienen un contorno romboidal a romboidal alargado, con extremos más o menos agudos; miden de 3,2 x 0,9 mm los cercanos al cilindro central y hasta 5,5 x 1,7 mm los más externos. En los pecíolos se observan hasta 3 grupos de protoxilema. Las raíces son típicamente osmundáceas, esto es, diarcas con forma más o menos circular (en sección transversal).

Nota: los caracteres en negrita son los nuevos elementos descriptivos que modifican la diagnosis original.

Emended diagnosis. Osmundaceous rhizome with dichotomously branched stems; stems consisting of a **central cylinder circular in transversal section, about 3,5 mm in diameter to more or less ovoidal 4 x 2,1 in mm diameter**. The pith is mixed, consisting of parenchymatous cells about 20-30 μ m in diameter and isolated or small groups (2-3 cells) of tracheids, about 15-22 μ m in diameter. Xylem cylinder **is an ectophloic dictyoxylic siphonostele** about 0,4-05 mm thick, composed of 6-8 radial rows of hexagonal to polygonal cells, with typical scalariform thickenings, 30-60 μ m in diameter and up to 200 μ m long. Phloem, perycycle and endodermis could not be determined. The stele is

surrounded by a little differenciated cortex; a very narrow «inner cortex» consists of parenchymatous cells about 30-40 μm in diameter. Transitionally, the «outer cortex» is composed of more thickwalled (sclerenchyma ?) cells 15-20 μm in diameter, in which isolated or small groups of parenchymatic cells are found. Leaf traces originate by an arching of a strand, which later separates one side first and then the other, dividing the original strand in two and forming a leaf gap between both. As leaf traces depart they first become ovoid-elliptic then reniform and finally C-shaped. In the last two stages at least one small protoxylem group can be detected in an abaxial and central location. In longitudinal section tracheids show typical spiral thickenings. The number of leaf-traces in a cortical section is about 20. The densely packed petioles lack stipular expansions and are composed of C- to elongated C-shaped xylem strands, about 1-3 cells wide, generally surrounded by a ring of silica, about 20-35 μm wide; this is embedded in a parenchyma mass of cells in which scattered groups of sclerenchymatic cells are found. The whole is enveloped by a ring of 5-6 rows of sclerenchymatic cells, about 60-90 μm in width. This ring has a rhomboidal to elongated-rhomboidal outline, with more or less acute ends, from $3,2 \times 0,9$ mm for those close to the stem up to $5,5 \times 1,7$ mm for those farther away. In a few petioles up to 3 protoxylem groups (?) can be detected. Roots originate from leaf-traces and are typically osmundaceous, i.e. a diarch more or less rounded structure.

Note: characters in bold are the new descriptive elements which change the original diagnosis.

Material estudiado. CTES-PB nº 8816 y 8817 (holotipo y cotipo respectivamente);

Nuevos ejemplares: CTES-PB nº 12436 al 12443; secciones delgadas CTES-PMP 2712 al 2717 de localidad 2 del mapa (Fig. 1); ésta es la localidad del holotipo.

Discusión. Cuando se describió Marayea lutzi se contaba con una cantidad limitada de ejemplares, que mostraban un cilindro central con anillo xilemático continuo, esto es, sin que se observasen intersticios foliares. Algunos cortes transversales de aquellos ejemplares no mostraban siquiera la presencia del cilindro central, lo que se atribuyó a una preservación deficiente. Los materiales disponibles actualmente, de otras porciones del estípite, muestran claramente los haces xilemáticos del cilindro central separados por intersticios foliares, tal como es característico en el género Millerocaulis (Figs. 2A-C; 5A-B). La observación del material original de «Marayea» permite reinterpretarlo efectivamente como correspondiente a las porciones más apicales de un estípite. El sustento de esta interpretación se basa, por analogía, en lo que ocurre en *M. patagonica* (Herbst, 2001) donde en la porción más apical el cilindro central ya no es visible.

La enmienda fundamental que se propone y que resulta en la reubicación de la especie en el género *Millerocaulis* se debe a la presencia en los nuevos ejemplares de la estela o cilindro central de una estructura que Miller (1971) denominó sifonostela ectofloica dictioxílica definida por la presencia de intersticios foliares que solo interrumpen el cilindro xilemático, mientras los demás tejidos que lo circundan tienen continuidad y rodean inmediatamente a las trazas y pecíolos cuando éstos se desprenden. Esta es la condición ahora observada con los nuevos materiales. La otra modificación, a diferencia de la descrita en «*Marayea*», es la forma habitual de desprendimiento de las trazas foliares. Estas siguen el patrón general de las Osmundaceae (Fig. 2C) pero en porciones apicales, sigue siendo válida la descripción original (Fig. 3 en Herbst, 1994) salvo el hecho que aparentemente allí no se forman los intersticios foliares.

Taxón Carácter	M. stipabonettii	M. herbsti	M. lutzi	<i>M</i> . sp.
Médula	parenquimática; 5 mm diam.; células 50 µm	Probablemente homogénea, parenquimática ?	Parenquimática, con grupos de esclerénquima, 1,8-2 mm diámetro	Homogénea ?, 1,8-2 mm diámetro
Cilindro central	0,8-0,9 mm espesor con 12-15 filas células (40 x 65 μm) protoxilema no visible	0,5-1,5 mm espesor, 6-8 filas células; 18 grupos xilemáticos, protoxilema no visible	0,4-0,5 mm espesor, de 6 – 8 filas células de 30-60 μ m	4 a 7 mm espesor, 10 a 14 (?) haces de xilema
Cortezas: interna y externa	no bien diferenciadas. ext.: 6-7 mm espesor ?	int.: 0,7-1,5 mm espesor ext.: 3 mm espesor, esclerenquimática	No bien diferenciadas; int.: parenquimática; Ext.: esclerenquimática con grupos de parénquima	Diferenciadas; aprox. 3-4 en conjunto
Trazas foliares	Traza forma de C; sin protoxilema visible.	xilema de 5 filas de ancho, con 1 protoxilema	C con 1 protoxilema	C más o menos circular (globosa) luego más elongadas
Pecíolos	C elongada hacia fuera; con expansiones estipulares, hasta 1,4-1,8 mm ancho, de 3-5 filas células, luego adelgazadas a 1-2 filas	C elongada, con expansiones estipulares, hasta 1,3 cm; 2-3 filas de células; 3 grupos de esclerenquima en alas estipulares.	C elongadas, 1-3 filas de ancho, con hasta 3 protoxilemas, sin expansiones estipulares	C elongadas, con grupos de esclerénquima adaxial; expansiones estipulares ?
Raíces	Típicas de Osmundales, 0,8- 0,9 mm diámetro	Típicas de Osmundales.	Típicas de Osmundales	Típicas de Osmundales

Cuadro comparativo de las especies triásicas de Millerocaulis de Argentina.



Fig. 2. *Millerocaulis lutzi* (Herbst) *nov. comb.* A y B: cilindro central mostrando los intersticios foliares, propios de *Millerocaulis;* de cortes CTES-PMP nº 2712 y 2713 respectivamente). C: 1 a 4: esquema de la formación de un rastro peciolar y el instersticio respectivo. Escala = 0,5 mm.

La mayoría de las especies de Millerocaulis son muy parecidas entre sí, a lo que hay que sumar el hecho de su variación ontogenética, establecida con certeza para algunas especies (M.patagonica, el «complejo» de especies descriptas por Sharma, etc., en Herbst, 2001) que hace difíciles las comparaciones. De las especies cercanas geográfica y cronológicamente, M. lutzi se parece bastante a M. stipabonettii, pero difiere en algunos caracteres, como por ejemplo la falta de expansiones estipulares, la presencia de un grupo protoxilemático en las trazas foliares (que en *M. stipabonettii* no se observa), el tamaño del cilindro central y la médula mixta, que por el momento justifican la separación de ambos taxones. Las demás especies del Triásico de Argentina tienen otros caracteres que también permiten una clara diferenciación (ver Cuadro comparativo).

En Antártida se han citado al menos dos especies de *Millerocaulis*, *M. beardmorensis* Schopf, y *Ashicaulis woolfei* Rothwell, Taylor & Taylor (esta especie, en opinión del presente autor, corresponde al género *Millerocaulis*, ya que *Ashicaulis* no se diferencia en nada del anterior; véase breve discusión en Herbst, 2001: 42) que en sus caracteres anatómicos son muy cercanos a las especies de Argentina.

Una característica interesante de los nuevos materiales colectados, es la que muestra el ejemplar de la figura 5D. Se trata de una porción de rizoma, aparentemente aplastado, de relativamente gran tamaño en comparación con el del estípite, que en ambas superficies está completamente cubierto por porciones basales (?) de pecíolos. Si se tratase de un ejemplar «aplastado» ello sería prueba de que la planta no era muy rígida; al mismo tiempo demuestra el tamaño que adquirió esta especie, siempre comparado con el del verdadero estípite. Este ejemplar, así como otros pocos con las mismas características pero de menor tamaño, no preservan el cilindro central.

Millerocaulis sp. (Figs. 3, 4, 5C, E y F)

Descripción. Estípites de hábito arborescente, erectos; los dos ejemplares disponibles consisten en varios estípites, probablemente bifurcados a partir de una base. Los dos ejempla-



Fig. 3. *Millerocaulis* sp. Esquema mostrando por lo menos 4 estípites en una sola muestra (id. figura 5E), CTES-Pb nº 12434. Escala = 1 cm.

res contienen respectivamente 4 (Figs. 3 y 5E) y 2 estípites en cada uno (Fig. 5C). El ejemplar más grande (nº 12434) mide unos 13 x 9 cm y fue cortado en 4 rodajas; el más pequeño (nº 12435) mide aproximadamente 5 x 7 cm y fue cortado en 3 rodajas. De este modo se obtuvieron varias superficies pulidas, para observaciones.

Del conjunto de éstas se puede describir: la médula, completamente reemplazada por granos de arena silícea, es circular, de 1.8 a 2 mm de diámetro; el cilindro central es circular de unos 5-6 mm de diámetro; el anillo xilemático es de aproximadamente 1,3-1,4 mm de espesor radial. En por lo menos dos casos, fue posible contar los haces vasculares, distinguidos como aquellos que tienen cierta extensión radial, estén o no conectados con haces adyacentes, y aunque no fue posible distinguir claramente todos los intersticios, ellos están presentes. El número de haces así contados, está entre 13 y 15. Por fuera del cilindro central y por diferencia de colores, se alcanza a discernir un espacio que puede corresponder a una corteza interna, y luego una corteza externa, probablemente esclerenquimática, que en conjunto mide 3-4 mm radialmente; ambas contienen numerosas trazas foliares. Por fuera de las cortezas, aparecen los pecíolos, densamente empaquetados, de los que se logra observar el anillo esclerenquimático exterior, bastante delgado, y el haz xilemático. Nuevamente por diferencia de colores, se distingue que estos haces tienen forma de C, relativamente «globosos» en las trazas interiores y cada vez más abiertos hacia el exterior; siempre están reemplazados por



Fig. 4. *Millerocaulis* sp. Esquema mostrando la forma de los pecíolos, de adentro hacia afuera Escala = 1 mm.

gránulos de cuarzo; dentro de la C en algunos casos se logra observar una pequeña porción algo más oscura, que probablemente represente una masa de esclerénquima. Los anillos esclerenquimáticos son ovalados con el eje mayor tangencial, y algo más romboidales a medida que se alejan del cilindro central (Fig. 4). No se observan claramente las expansiones estipulares, pero por la posición y acomodamiento de los pecíolos es muy probable que estén presentes. Entre los pecíolos se distinguen pequeñas estructuras circulares de color oscuro, con un relleno algo más claro, que se interpretan como raíces.

Material estudiado. Localidad (1) (Fig. 1): CTES-PB nº 12434, 12435

Discusión. La fosilización (silicificación) de estos ejemplares es de tal naturaleza que no ha permitido la preservación de los tejidos, aunque el reemplazo de los mismos ha sido diferencial. Por ello se logra distinguir con bastante claridad lo que fue la médula, el cilindro xilemático central, las zonas que corresponderían a la o las corteza(s), los anillos esclerenquimáticos de los pecíolos y dentro de ellos los haces xilemáticos peciolares, y finalmente las raíces. Todo ello se observa en los cortes pulidos y en los peels, diferenciado con colores más claros y oscuros (Figs. 5E y F). La estructura descrita es muy característica del género Millerocaulis Erasmus ex Tidwell. Las diferencias con géneros afines, como Osmundacaulis Miller se basan en que éste tiene un cilindro central con no menos de 25 filas radiales de traqueidas; estos elementos suelen tener unos $80-140 \,\mu\text{m}$ de diámetro, que en el caso de los presentes ejemplares, con un cilindro del espesor de 1,3-1,4 mm no alcanzaría para más de 10-12 traqueidas radiales. Otras características de Osmundacaulis serían que tiene una corteza interna más ancha que la externa, caso opuesto



Fig. 5. A , B y D. *Millerocaulis lutzi* (Herbst) *nov. comb.*; cilindro central mostrando intersticios foliares y algunas trazas foliares; CTES-PMP n^o 2712 y 2713 respectivamente; C, E y F. *Millerocaulis* sp. C. Ejemplar mostrando las bases de 2 estípites, CTES-Pb n^o 12435; E. Peel mostrando por lo menos 4 estípites en una sola muestra (id. figura 3) CTES-Pb n^o 12434; F. Detalle de uno de los estípites de la figura E rodeado de algunos anillos de trazas y pecíolos; G y H. Pecíolos de Formación Los Rastros, sin estructura celular preservada, LIL-Pb n^o 5303. Escalas: figuras A y B = 0,5 mm; figuras C-H = 1 cm.

al de estos ejemplares, y finalmente caracteres de los haces de esclerénquima en el interior de los pecíolos, que en el presente material no están preservados.

Tidwell (1986) estableció informalmente dos «grupos» dentro de Osmundacaulis, uno con la especie tipo, O. skidegatensis Penhallow, del Cretácico de Canadá y el otro que incluiría las especies cretácicas de Sud Africa, O. natalensis y O. atherstonei y la asutraliana O. hoskingii Gould, del Jurásico. Ninguna de todas estas formas se parece a Millerocaulis sp. En un trabajo posterior (Tidwell, 1994), crea un nuevo género, Ashicaulis, para incorporar las especies que tienen intersticios foliares bien notorios, esto es, con un cilindro central que Miller (1971) definiera como «sifonoestela ectofloica dictioxílica». Este autor dejó incorporadas en Millerocaulis aquellas especies que tienen una estructura sifonostélica con ningún o escasos intersticios foliares. Los demás caracteres son prácticamente iguales entre los dos géneros. Herbst (2001: 42) ya expresó sus dudas con respecto a la propuesta de establecer esta diferencia genérica, ya que Tidwell (1994) basó su argumento en que la especie tipo de Millerocaulis, M. dunlopii sería sifonostélica, cosa que no está efectivamente comprobada. De cualquier manera, aquí se mantiene el nombre genérico original.

Millerocaulis sp. se diferencia de las demás especies del ámbito geográfico cercano (Argentina y Antártida) por los caracteres establecidos en el Cuadro comparativo, particularmente su gran tamaño. Los dos ejemplares disponibles, muestran que esta especie se dicotomizaba con frecuencia, ya que ambos consisten en dos o mas estípites en una misma pieza, que por sus direcciones, son claros indicios de pertenecer a un mismo «tronco» original (Figs. 5C y 5E). Por los relativamente escasos datos anatómicos disponibles, no se ha podido realizar comparaciones más detalladas con otras especies por lo que este material, de momento, queda con nomenclatura abierta.

COMENTARIOS FINALES

El origen geográfico y temporal de las Osmundales no está claro en la actualidad. En las últimas dos o tres décadas se ha descubierto y descripto una gran cantidad de formas que de alguna manera estarían emparentadas con este grupo (Galtier & Taylor, 1994; Millay & Taylor, 1990; Tidwell & Ash, 1994, entre otros); por otra parte, desde hace mucho se han descrito representantes de varias Familias (Anachoropteridaceae, «Catenales» como las Skaaripteridaceae, el género *Grammatopteris*, etc.) en el

Carbonífero y Pérmico del hemisferio norte, que podrían estar en la o las líneas ancestrales pero cuyas relaciones con las Osmundales sensu lato no están nada claras (Galtier & Phillips, 1996). Rössler & Galtier (2002) señalan con acierto que la mayoría de estas formas son características del hemisferio norte; incluso Grammatopteris freitasi que proviene del «hemisferio sur» (sensu estos autores) en rigor está en una cuenca que perteneció al hemisferio norte durante el Pérmico. La riqueza de géneros y especies de las verdaderas y seguras Osmundales en el Pérmico y Triásico en Gondwana (Sud América, Australia y Antártica) contrasta un poco con su aparentemente escasa representación en Laurasia, lo que permite especular sobre el origen de esta familia. No entraremos aquí en una discusión de este tema, que fue tratado con algún detalle por Tidwell & Ash (1994), pero valen unas pocas reflexiones.

Se asume, en general, que las Osmundoideae (una de las subfamilias de las Osmundaceae, *sensu* Miller, 1971) son los descendientes más o menos directos de las Thamnopteridoideae (*sensu* Miller, 1971) lo cual no necesariamente es cierto, aunque desde el punto de vista de la evolución anatómica, parezca una idea atractiva.

Porque ocurre que ya en el Pérmico gondwánico aparecen formas mucho más avanzadas que las «primitivas» del hemisferio norte, representadas éstas por los géneros presentes en Rusia (Zalesskya, Thamnopteris y Bathypteris, entre otros) y en China (Shuishingella) incluidas actualmente en la subfamilia Thamnopteridoideae. En el Pérmico de Australia ya está presente Paleosmunda, un género que se diferencia muy poco de *Millerocaulis* y en Sud América se registra la Familia Guaireaceae, que serían Osmundales de una línea distinta. En el Triásico conviven formas algo primitivas como Australosmunda (Hill et al., 1989) (género éste que Tidwell (1994) sinonimiza a Millerocaulis, opinión que aquí no se comparte) con abundantes representantes de Millerocaulis de Sud América y Antártida. Tidwell & Ash (1994) hacen un breve análisis de los géneros conocidos en base a su anatomía y de las numerosas frondes que estarían incluidas entre las Osmundales (sensu lato) (Phipps et al., 1998), y señalaron que todo este grupo (Orden ?) podría haberse originado en el hemisferio sur. Esta idea es compartida aquí, aún cuando al presente no está claro cuales serían las formas intermedias ni como llegaron formas «primitivas» a Rusia. La riqueza de especies en el Triásico de Sud América y la cercana Antártica condice con estas ideas v Millerocaulis lutzi, aquí descripta, contribuye como una especie más a la gran diversificación de estos helechos durante este período.

Nuevos hallazgos, o nuevos criterios de clasificación respecto a los actualmente vigentes, quizás impliquen modificaciones en los esquemas filogenéticos de estos helechos y permitan más precisiones sobre su origen.

BIBLIOGRAFIA

- Bossi, G. E. 1976. Geología de la Cuenca Marayes-El Carrizal (Sierra de la Huerta, San Juan, Rep. Argentina). Actas VI^o Congreso Geológico Argentino 2: 23-38.
- Galtier, J. & T. L. Phillips. 1996. Structure and evolutionary significance of Paleozoic ferns. En: Camus, J. M., M. Gibby & R. J. Johns, (Eds.): *Pteridology in perspective*, Royal Botanical Gardens (Kew): 417-433.
- Galtier, J. & T. N. Taylor. 1994. The first record of ferns from the Permian of Antarctica. *Review Paleo*botany and Palynology 83: 227-239.
- Gould, R. E. 1970. Paleosmunda a new genus of siphonostelic osmundaceous trunk from the Upper Permian of Queensland. Palaeontology 13: 10-28.
- Groeber, P. & P. N. Stipanicic. 1953. Triásico, en: Groeber, P., P. N. Stipanicic & A. R. G. Mingramm. Mesozoico, *Geografía de la Republica Argentina*, Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA 2 (1):13-141.
- Herbst, R. 1977. Dos nuevas especies de Osmundacaulis (Osmundaceae, Filices) y otros restos de Osmundales de Argentina. Facena 1: 19-40.
- 1994. A new genus of Thamnopteroidoid ferns (Osmundaceae, Filicales) from the Uppper Triassic Carrizal Formation of Marayes, province San Juan, Argentina. Acta Geologica Leopoldensia 17 nº 39/ 1: 93-107.
- 1995. Millerocaulis stipabonettii nov. sp. (Osmundaceae, Filicales) from the Late Triassic Cepeda Formation, province San Juan, Argentina. Mededelingen Rijks-Geologische Dienst 53: 13-19.
- 2001. A revision of the anatomy of Millerocaulis patagonica (Archangelsky and de la Sota) Tidwell (Filices, Osmundaceae), from the Middle Jurassic of Santa Cruz province, Argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial nº 8: 39-48.
- 2004. Osmundacaulis tehuelchense n. sp. (Osmundaceae, Filicales) from the Middle Jurassic of San-

ta Cruz province (Patagonia), Argentina. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 241: 85-95.

- Hill, R. S., S. M. Forsyth & F. Green. 1989. A new genus of Osmundaceous stem from the Upper Triassic of Tasmania. *Palaeontology* 32: 287-296.
- Lutz, A.I. (2006) Estudio de la paleoflora de la Formación Carrizal (Triásico Superior) de la cuenca de Marayes-El Carrizal, provincia de San Juan, Argentina. Tésis Inédita. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste. 171 pp.
- Millay, M. A. & T. N. Taylor. 1990. New fern stems from the Triassic of Antarctica. *Review Paleobotany and Palynology* 62: 41-64.
- Miller, C. N. 1971. Evolution of the fern family Osmundaceae based on anatomical studies. *Contributions* from the Museum of Paleontology, University of Michigan 23: 105-169.
- Phipps, C. J., T. N. Taylor, E. L. Taylor, N. R. Cúneo, L. D. Boucher & X. Yao. 1998. Osmunda (Osmundaceae) from the Triassic of Antartica: an example of evolutionary stasis. American Journal Botany 85: 888-895.
- Rössler, R. & J. Galtier. 2002. First Grammatopteris tree ferns from the Southern Hemisphere – new insights in the evolution of the Osmundaceae from the Permian of Brazil. Review Paleobotany and Palynology 121: 205-230.
- Rothwell, G. W. E. L. Taylor & T. N. Taylor. 2002. Ashicaulis woolfei n.sp.: additional evidence for the antiquity of Osmundaceous ferns from the Triassic of Antarctica. American Journal of Botany 89: 352-361.
- Schopf, J. M. 1978. An unusual osmundaceous specimen from Antarctica. Canadian Journal of Botany 56: 3083-3095.
- Tidwell, W. D. 1986. *Millerocaulis* a new genus with species formerly in *Osmundacaulis* Miller (Fossils: Osmundaceae). *Sida* 11: 401-405.
- 1994, Ashicaulis a new genus for some species of Millerocaulis species (Osmundaceae). Sida 16: 253-261.
- Tidwell, W. D. & S. R. Ash. 1994. A review of selected Triassic to Early Cretaceous ferns. *Journal of Plant Research* 107: 417-442.
- Yrigoyen, M. & L. E. Stover. 1970. La palinología como elemento de correlación del Triásico en la Cuenca Cuyana. Actas 4º Jornadas Geológicas Argentinas, 2: 427-447.

Recibido: 6-VI-2006 Aceptado: 19-X-2006