

Frondes rhacopterídeas del Neopaleozoico de América del Sur: taxonomía y evolución morfológica

Azcuy, Carlos L.^{1*}; Hugo A. Carrizo^{2*}; Roberto Iannuzzi^{3*}

¹ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón 2, 1^a Piso. (1428) Capital Federal, Argentina. azcuy@gmail.com

² Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (T4000JFE) San Miguel de Tucumán, Argentina. hugocarrizo5@yahoo.com.ar

³ Instituto de Geociências, Universidade Federal Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500. CEP 91.509-900. Porto Alegre, RS, Brasil. roberto.iannuzzi@ufrgs.br

* El orden de los autores es alfabético.

► **Resumen** — El estudio de frondes monopinnadas provenientes de Cuencas del Paleozoico Superior de América del Sur, ha permitido distinguir especies características de rhacopterídeas de áreas gondwánicas y de regiones ecotonales. En estas áreas, los autores han realizado trabajos de campo, recolectaron material y revisaron colecciones de diferentes países de América del Sur. Esto los condujo a la identificación de frondes rhacopterídeas en formaciones del Carbonífero y del Pérmico Inferior en las penínsulas de Paracas (Perú) y de Copacabana (Bolivia) correspondientes a la Cuenca Madre de Dios, y en áreas gondwánicas tales como las cuencas Paganzo, Uspallata-Iglesia, San Rafael y Tepuel-Genoa (Argentina). En las frondes eocarboníferas coleccionadas en la Península de Copacabana, se ha podido observar la particular arquitectura de las pinnulas. Estos hallazgos llevaron a reinterpretar rasgos fundamentales del mesófilo tales como un limbo foliar grueso dividido en segmentos limitados por fibras y venas que se distribuyen en cada segmento sin pasar al adyacente. El análisis de la arquitectura de la porción media de las pinnulas de *Nothorhacopteris* de América del Sur permite reconocer tres tipos de rasgos: genéricos permanentes, variables en un mismo espécimen y específicos variables en el tiempo. El reconocimiento de estos rasgos lleva a la agrupación de las especies en tres morfotipos o grupos, los cuales se corresponden con las especies que aquí se conservan dentro de dicho género. Aplicando estos criterios, se observa una clara relación entre los grupos morfológicos y tres de las especies de *Nothorhacopteris*: los ejemplares incluidos en el grupo A corresponden a *N. kellybelenensis* (Mississippiano Tardío), los del grupo B a *N. argentinica* (Pennsylvaniano) y los del grupo C a *N. chubutiana* (Cisuraliano). Se reconocen las tendencias evolutivas en las frondes rhacopterídeas de América del Sur en un lapso de 60 millones de años y se enmiendan la diagnosis genérica así como también las diagnosis específicas.

Palabras clave: *Nothorhacopteris*, evolución morfológica, taxonomía, Neopaleozoico, América del Sur.

► **Abstract** — “Neopaleozoic rhacopterid fronds of South America: taxonomy and morphologic evolution”. The study of monopinnate fronds from the Upper Paleozoic basins of South America allows us to distinguish characteristic rhacopterid species in Gondwanan regions and ecotonal areas. In these areas, the authors have conducted fieldwork, have collected material from the field and have reviewed material from different collections of South America. Rhacopterid fronds have been identified in Carboniferous and Lower Permian formations in the Paracas (Perú) and Copacabana (Bolivia) peninsulas corresponding to the Madre de Dios Basin, and Gondwanan areas such as Paganzo, Uspallata-Iglesia, San Rafael and Tepuel-Genoa basins (Argentina). Eocarboniferous fronds collected at the Copacabana peninsula allowed the identification of a particular architecture of the pinnules. These findings lead a reinterpretation of fundamental traits of the mesophyll such as the leaf blade thickness, divided in segments limited by fibers and veins that are spread out without going to the adjacent segment. The analysis of the architecture of the middle portion of the pinnules of *Nothorhacopteris* of South America enables the recognition of three characteristics: permanent ge-

neric features, variable attributes in the same specimen and variable at specific level through time. Recognition of these features leads to group the species into three morphotypes or groups, which correspond to the species that are retained in the genus. Applying these criteria, a clear correspondence between morphological groups and three species of «*Nothorhacopteris*» is observed: the specimens included in the group A corresponds to *N. kellybelesensis* (Late Mississippian), group B corresponds to *N. argentinica* (Pennsylvanian) and group C corresponds to *N. chubutiana* (Cisuralian). Evolutionary trends are recognized in rhacopterid fronds of South America in a period of 60 million years. Generic and specific diagnosis are emended.

Keywords: «*Nothorhacopteris*», morphologic evolution, taxonomy, Late Paleozoic, South America.

INTRODUCCIÓN

Desde hace más de medio siglo numerosos especímenes de rhacopterídeas han sido coleccionados en distintas unidades litoestratigráficas del oeste de Argentina, Bolivia, Perú y Brasil, correspondientes al Carbonífero Inferior, Carbonífero Superior y al Pérmico Inferior.

El estudio de frondes monopinnadas neopaleozoicas provenientes de diversas cuencas de América del Sur ha permitido por un lado, distinguir especies de rhacopterídeas características de áreas gondwánicas (Frenguelli, 1943, 1944; Archangelsky y Arrondo, 1966; Archangelsky, 1983; Archangelsky y Azcuy, 1985; García, 1990, 1996; Cúneo, 1990; Carrizo, 1992; Gutiérrez *et al.*, 1995; Vega y Archangelsky, 1996, Carrizo *et al.*, 2008), mientras que por el otro, se han aportado datos de frondes rhacopterídeas de regiones ecotonales (Berry, 1922a,b; Seward, 1922; Gothan, 1928; Steinmann, 1929; Jongmans, 1954; Read, 1938; Dolianiti, 1980; Doubinger y Álvarez-Ramis, 1980; Azcuy y Suárez Soruco, 1993; Iannuzzi *et al.*, 1998, 1999, 2003). Los principales aportes de material fósil provienen de yacimientos fosilíferos del oeste de América del Sur, distribuidos de norte a sur en las penínsulas de Paracas (Perú) y de Copacabana (Bolivia) correspondientes a la Cuenca Madre de Dios, y en áreas netamente gondwánicas tales como las cuencas Paganzo, Uspallata-Iglesia, San Rafael y Tepuel-Genoa (Argentina) (Figura 1).

Si bien aún no contamos con especímenes anatómicamente preservados, nuevas colecciones de material en muy buen estado

de preservación efectuadas en la Península de Copacabana, Bolivia (Azcuy y Suárez Soruco, 1993; Iannuzzi *et al.*, 1999), han proporcionado una interesante y complementaria información de la arquitectura foliar de las pínulas de frondes eocarboníferas. Estos hallazgos han permitido reinterpretar rasgos fundamentales del mesófilo tales como un limbo foliar grueso dividido en segmentos limitados por fibras, y venas que se distribuyen en cada segmento sin pasar al adyacente. La reinterpretación de los caracteres de la arquitectura de las pínulas observados en las especies sudamericanas, permitió identificar rasgos diagnósticos a nivel genérico de las especies en estudio. Por otra parte, se analizó la posición bioestratigráfica de las especies y se establecieron correlaciones temporales con otras rhacopterídeas del Carbonífero de Australia (Rigby, 1973; Morris, 1975, 1980; White, 1990) y del Carbonífero del norte de África (Lejal-Nicol, 1987).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales utilizados en este trabajo son numerosos y variados incluyendo ejemplares de Argentina, Bolivia, Perú y Brasil. Los autores realizaron varios trabajos de campo en los mencionados países, coleccionando material que fue estudiado bajo lupa y fotografiado digitalmente. Las colecciones paleobotánicas consultadas fueron aquéllas de la Universidad Ricardo Palma (Perú); Museo de Historia Natural de Cochabamba (Bolivia); Universidad de Buenos Aires (Argentina); Fundación Miguel Lillo (Argentina); Universidad Nacional de La Plata y Museo (Argentina); Museo Argentino de

Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (Argentina); Universidad Nacional de Córdoba (Argentina); Universidad de San Pablo (Brasil) y Universidad Federal de Río Grande do Sul (Brasil).

A continuación se detallan las siglas y números de las citadas colecciones:

Colección Paleobotánica Universidad Nacional de Córdoba (CORD Pb), Colección Kurtz, Córdoba: CORD Pb 869(a,b) (Holoti-

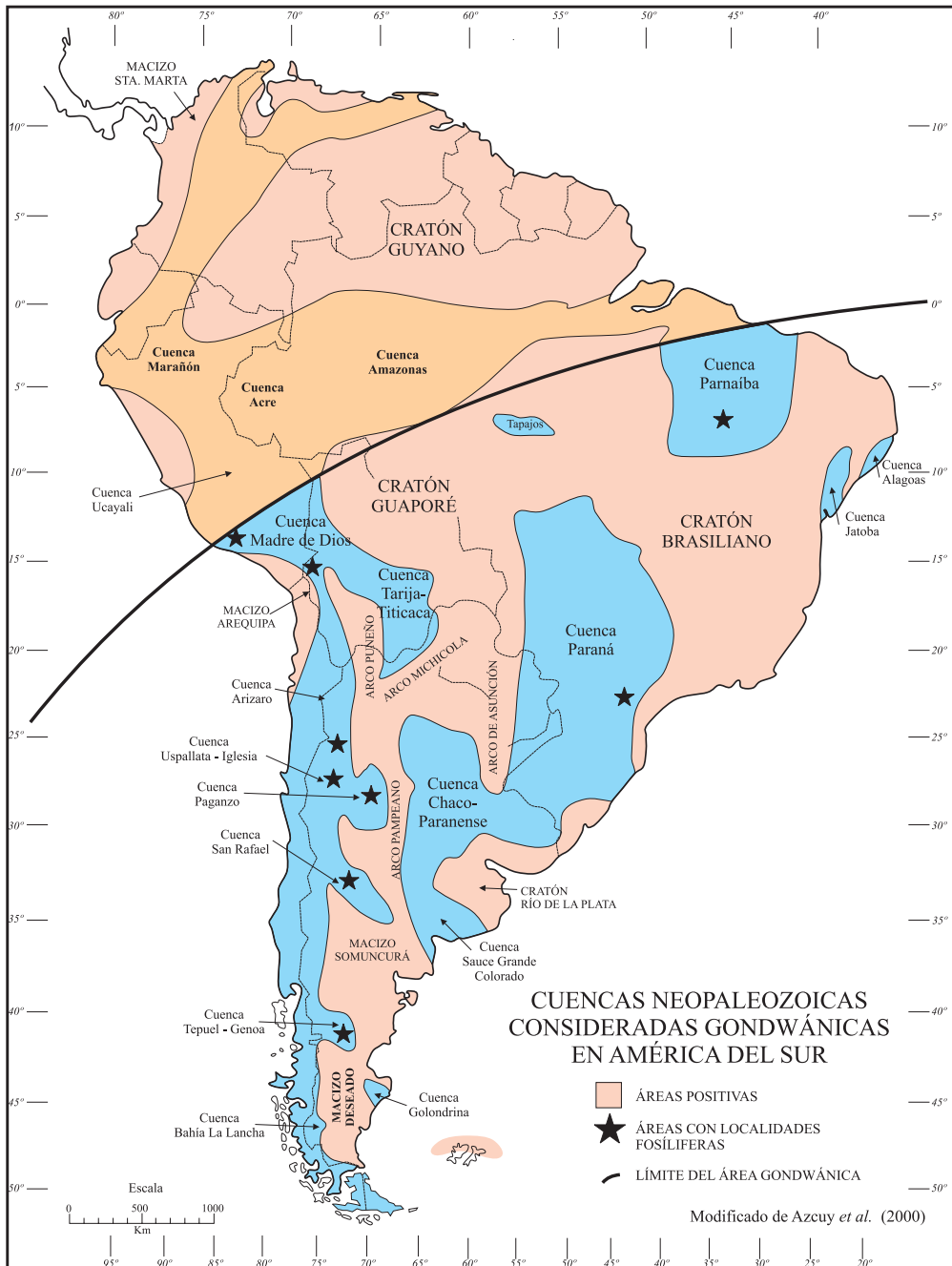


Figura 1. Ubicación de las localidades con «*Nothorhacopteris*» en el área gondwánica de América del Sur.

po) y 867 («*Nothorhacopteris*» *argentinica*);
CORD Pb 415 (Holotipo) y 398 («*Rhacopteris*»
szajnochai).

Colección Paleobotánica Universidad de Buenos Aires (BAFC Pb), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires: BAFC Pb 15976, 15977 y 15978 («*Nothorhacopteris*» *kellaybelenensis*); BAFC Pb 13059, 13137, 14296, 14298a, 14301, 14304, 14614, 14620, 14622, 14623, 14606(a,b) y 14619(a,b) («*Nothorhacopteris*» *argentinica*).

Colección Paleobotánica, Fundación M. Lillo (LIL Pb), Tucumán: LIL Pb 6003; 6010 y 6149(1,2) («*Nothorhacopteris*» *argentinica*).

Colección Paleobotánica, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (BAPb), Buenos Aires: BAPb 119 (Holotipo), 124-125 (Paratipos), 120, 121, 126(a,b) y 127 («*Nothorhacopteris*» *major*).

Colección Paleobotánica, Museo de La Plata (LP Pb), La Plata: LP Pb 3061 (Holotipo), 3047, 3652, 3701 y 3709 («*Nothorhacopteris*» *chubutiana*).

Colección Paleobotánica Museo de Paleontología, Universidad Federal de Rio Grande do Sul (MP-Pb), Departamento de Paleontología y Estratigrafía, Porto Alegre: MP-Pb 3332, 3337, 3341, 3342, 3345, 3347, 3349, 3350, 3352, 3357, 3358, 3383, 3385, 4517, 4518, 4519, 4520 y 4521 («*Nothorhacopteris*» *kellaybelenensis*).

Colección de Paleontología, Universidad de São Paulo (GP/3T), Departamento de Geología Ambiental, São Paulo: GP/3T 1834, 2218, 2219, 2220, 2221 («*Nothorhacopteris*» *kellaybelenensis*).

Colección Paleobotánica, Museo de Cochabamba (MHNC), Cochabamba: MHNC 093, 8000, 8026 («*Nothorhacopteris*» *kellaybelenensis*).

Colección Museo de Historia Natural, Universidad Ricardo Palma (RPT), Lima: RTP 89-94A, 90-287B, 91-316B («*Nothorhacopteris*» *kellaybelenensis*).

FRONDES RHACOPTERÍDEAS

Inicialmente, la mayoría de las frondes monopinnadas reconocidas en diversas formaciones del Carbonífero de América del

Sur, han sido tradicionalmente asignadas a varios géneros por diversos autores: *Rhacopteris* Schimper (1869), *Otopteris* Mc Coy (1847), *Aneimites* Dawson (1860), *Anisopteris* Oberste-Brink (1914) y *Pseudorhacopteris* Rigby (1973). Posteriormente, Archangelsky (1983) propuso el género «*Nothorhacopteris*» para reunir un conjunto de frondes estériles de distribución gondwánica, semejantes a especies de *Rhacopteris* y *Anisopteris* reconocidas en la franja ecuatorial. Desde entonces, distintas especies han sido reiteradamente mencionadas en numerosas formaciones del Carbonífero Inferior y Superior así como también del Pérmico Inferior de América del Sur (Cuadro 1). La afinidad botánica del género «*Nothorhacopteris*» ha sido motivo de especulación, hasta que Vega y Archangelsky (1996) identificaron cuerpos ovulíferos en conexión orgánica con frondes monopinnadas similares a «*Nothorhacopteris*» *argentinica* (Geinitz) Archangelsky. Este descubrimiento ha conducido a dichos autores a sugerir una afinidad pteridospermal conservando el epíteto «*Nothorhacopteris*» para designar a las frondes estériles.

ANÁLISIS MORFOLÓGICO COMPARADO DE LAS FRONDES RHACOPTERÍDEAS

RASGOS MORFOLÓGICOS

El estudio de las rhacopterídeas de América del Sur aquí realizado se ha basado en un exhaustivo análisis de los distintos rasgos atribuidos con frecuencia a las rhacopterídeas para su determinación sistemática. Asimismo, el análisis de los ejemplares ha permitido identificar otros elementos presentes en la arquitectura pinnular no mencionados con anterioridad. El más importante ha consistido en reconocer segmentos en el mesófilo grueso de las pinnulas. Los caracteres abajo detallados brindan precisiones acerca de los siguientes rasgos diagnósticos de «*Nothorhacopteris*»:

- Existencia de un mesófilo grueso.
- Haces de fibras que limitan segmentos angostos y triangulares que hacia la base se tornan difusos antes de la inserción de la pinnula en el raquis.

Cuadro 1. Distribución estratigráfica de las frondes rhacopterideas identificadas en América del Sur.

Especies	Mississippiano	Pennsylvaniano	Cisuraliano
<i>N. chubutiana</i> ⁽⁵⁾			—
<i>N. major</i> ⁽⁴⁾		—	
<i>N. argentina</i> ⁽³⁾		—————	
<i>R. szajnochai</i> ⁽²⁾		—	
<i>N. kellybelenensis</i> ⁽¹⁾	—		

(1) Cuenca Madre de Dios: Formación Ambo (Península de Paracas, Perú), Formación Siripaca (Península de Copacabana, Bolivia).

Cuenca Parnaíba: Formación Poti (Piauí, Brasil).

(2) Cuenca Paganzo: Formación Jejenes (Provincia de San Juan, Argentina).

(3) Cuenca Uspallata-Iglesia: Formación Tramojo; Formación El Retamo; Formación Ansilta; Formación Cerro Agua Negra; Formación Quebrada Larga; Formación Cortaderas (Provincia de San Juan); Formación Santa Máxima y Formación Alto Tupungato (Provincia de Mendoza); Formación Río del Peñón (Provincia de La Rioja).

Cuenca Paganzo: Formación Guandacol; Formación Tupe (provincias de San Juan y La Rioja); Formación Jejenes (Provincia de San Juan); Formación Lagares; Formación Agua Colorada (Provincia de La Rioja).

Cuenca San Rafael: Formación El Imperial (Provincia de Mendoza).

Cuenca Paraná: Grupo Itararé (San Pablo, Brasil).

(4) Cuenca Tepuel-Genoa: Formación Mojón de Hierro (Provincia de Chubut).

(5) Cuenca Tepuel-Genoa: Formación Río Genoa (Provincia de Chubut).

– Una única vena ingresa a la pínula desde el raquis, ésta se dicotomiza hasta cinco veces en el tercio basal.

– Desde la sección basal superior (donde se diferencian los segmentos) de la pínula, la venación de cada segmento no invade los contiguos.

– Segmentos totalmente fusionados o libres en sus bordes apicales.

El reconocimiento de los rasgos arriba citados en las distintas especies de «*Nothorhacopteris*» de América del Sur y su valorización según su respectiva ubicación estratigráfica, ha permitido comprobar la existencia de tres tipos de rasgos: A) genéricos permanentes, B) variables en un mismo espécimen y C) específicos variables en el tiempo. Los primeros permiten una vinculación de las distintas frondes a nivel genérico, los segundos no tienen valor diagnóstico y los últimos permiten distinguir las distintas especies.

A) Rasgos genéricos permanentes.—

1) Estructura de las frondes:

a) monopinnadas. Todas las especies atribuidas a «*Nothorhacopteris*» deben ser monopinnadas (Archangelsky, 1983).

2) Arquitectura de las pínulas:

a) Mesófilos gruesos, fibrosos y segmentados. Según los distintos grados de compresión del mesófilo ocasionados por los procesos de fosilización y en razón de la arquitectura segmentada de las pínulas, éstas pueden mostrar ligeras variaciones en el espesor del limbo. Normalmente las porciones más espesas de cada segmento son aquéllas que contienen los haces vasculares (Figuras 2.A y 2.B y Láminas 1, 2 y 3).

b) Venación de igual calibre varias veces dicotomizada. Debido al pequeño calibre de las venas y a su inserción en un mesófilo grueso y segmentado, suele ocurrir que la mayoría de las veces es difícil observarlas, salvo en los casos en los cuales el plano horizontal de partición de la muestra pasa

por el interior del mesófilo y éstas quedan expuestas (Figura 3.A-C; Lámina 1.1 y 1.3; Lámina 2.3 y 2.4). Por esta razón, en los ejemplares es frecuente reconocer más fácilmente los segmentos del limbo que los haces vasculares (Figuras 3.A y 3.B, 4.A y 5.A y Láminas 1, 2 y 3). Sin embargo, cuando se distinguen, las venas son de igual calibre, dicotómicas y delicadas. El patrón de venación muestra que a partir de una única vena que penetra a la pínula desde el raquis se producen generalmente desde la base de la pínula hasta cinco dicotomías isotómicas sucesivas, las cuales penetran en los segmentos (Figuras 4.B y 5.B). Hacia el final del tercio inferior la última dicotomía origina dos venas que recorren longitudinalmente el resto de los segmentos paralelos a sus bordes. En las pínulas más desarrolladas ocurre una quinta dicotomía entre los tercios medio a superior y una sexta, más próxima al margen distal, todas isotómicas (Figuras 4.B y 5.B). Las venas que corren dentro de un segmento nunca cruzan al segmento adyacente.

B) Rasgos variables en un mismo espécimen.—

1) Pínulas:

a) Cortamente pecioladas o sésiles. Es frecuente que pínulas basales y medias muestren un corto peciolo, carácter menos acentuado en las pínulas de la zona apical.

b) Disposición respecto del raquis. Pueden ser opuestas, subopuestas o alternas.

c) Aisladas o imbricadas. Las pínulas basales pueden estar separadas mientras que aquéllas de las partes media y distal del raquis suelen presentar diferentes grados de imbricación. Las más apicales pueden volver a ser aisladas.

d) Forma. La relación largo/ancho varía a lo largo de la fronde con la morfología pinnular, desde cuneiformes hasta flabeliformes o subcirculares.

2) Venación:

a) Calibre. El calibre de la venación puede aparecer más o menos nítido según el plano de partición de la muestra (Figuras 2.B y 2.C, Lámina 1.4 y Lámina 2.3 y 2.4).

Por tal razón, las pínulas de un mismo ejemplar pueden presentar venación de aspecto delicado hasta marcado.

b) Compacidad de venas. Según el grado de desarrollo de las pínulas, el número de venas medido en sus partes medias, puede variar junto con el número de segmentos en bajos porcentajes.

C) Rasgos específicos variables en el tiempo.—

1) Arquitectura segmentada de las pínulas: la especie más antigua (*N. kellyabelebensis*, Cuadro 1) muestra segmentos triangulares libres en su margen distal. La variación en el tiempo muestra que la fusión de las porciones distales aumenta en las especies más modernas (Figuras 4.A, 5.A y 6.A).

2) Margen distal: lobulado, crenulado, entero. Las porciones distales libres de los segmentos en la especie más antigua conforman un margen lobulado (Figuras 4.A y 6.A; Lámina 1.2 y 1.3). En las especies más modernas, donde las porciones distales de los segmentos están fusionados, los márgenes pinnulares son crenulados o enteros (Figuras 5.A y 6.A, Láminas 2 y 3).

3) Ángulo diedro variable entre pínulas dispuestas a ambos lados del raquis: el rango de variación de los ángulos diedros entre planos que contienen al raquis varía desde agudo, en las formas más antiguas, hasta llano, en las más modernas (Lámina 1.1, 1.2 y 1.4 y Lámina 3.1, 3.3 y 3.4).

MORFOTIPOS

La observación y estudio detallado de los caracteres morfológicos de las frondes rhaconterídeas arriba descritos, derivó en el reconocimiento de tres morfotipos los cuales se corresponden con las especies que aquí se retienen en el género y permitió reconocer la pertenencia de ejemplares a cada unidad taxonómica. Por lo tanto, el análisis de la arquitectura de la porción media de las pínulas permite agrupar las especies de «*Nothorhaconteris*» en tres morfotipos o grupos.

Grupo A.— Pínulas cuneiformes, ocasionalmente flabeliformes, simétricas hasta le-

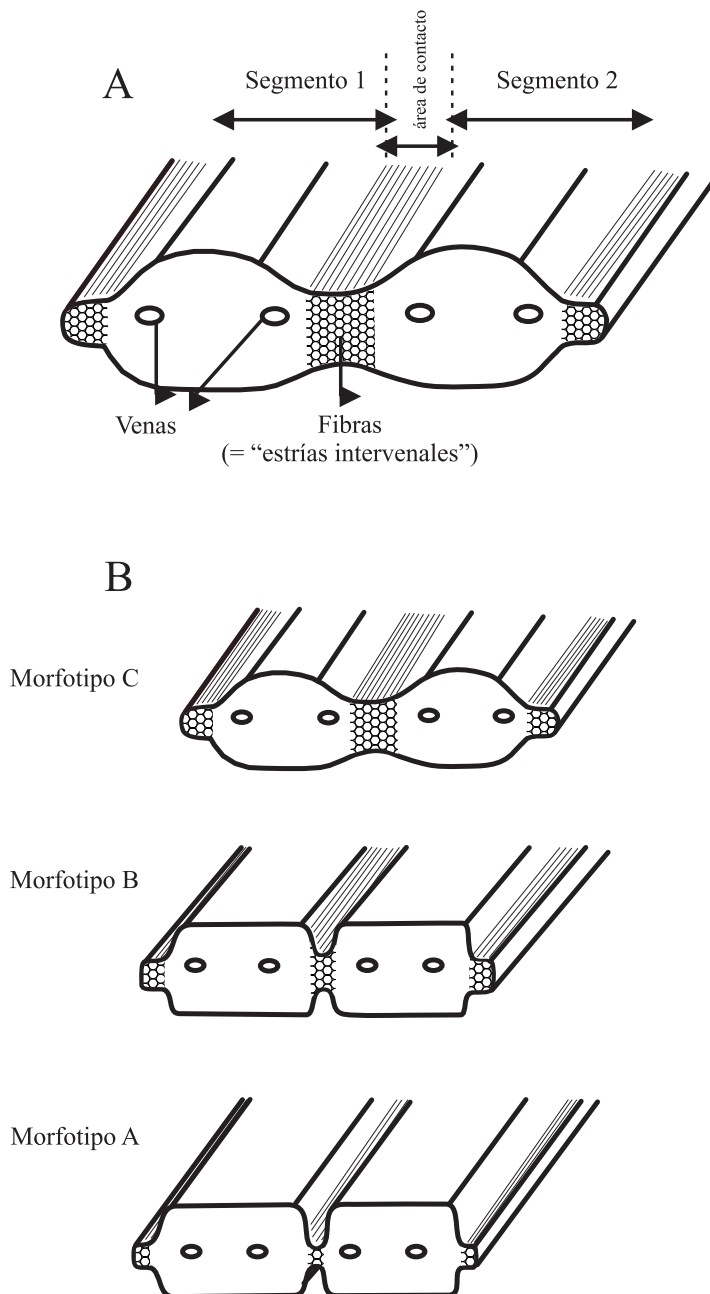


Figura 2. A. Esquema de un corte transversal en la sección media del mesófilo de una rhaconterídea de América del Sur. Obsérvense los segmentos limitados por áreas fibrosas correspondientes a las estrías intervenales mencionadas en la diagnosis original del género «*Nothorhacopteris*». Las venas se disponen siempre dentro de los segmentos sin invadir el tejido fibroso limitante (flecha). B. Esquemas de cortes similares, mostrando la sección media del mesófilo en los morfotipos A, B y C.

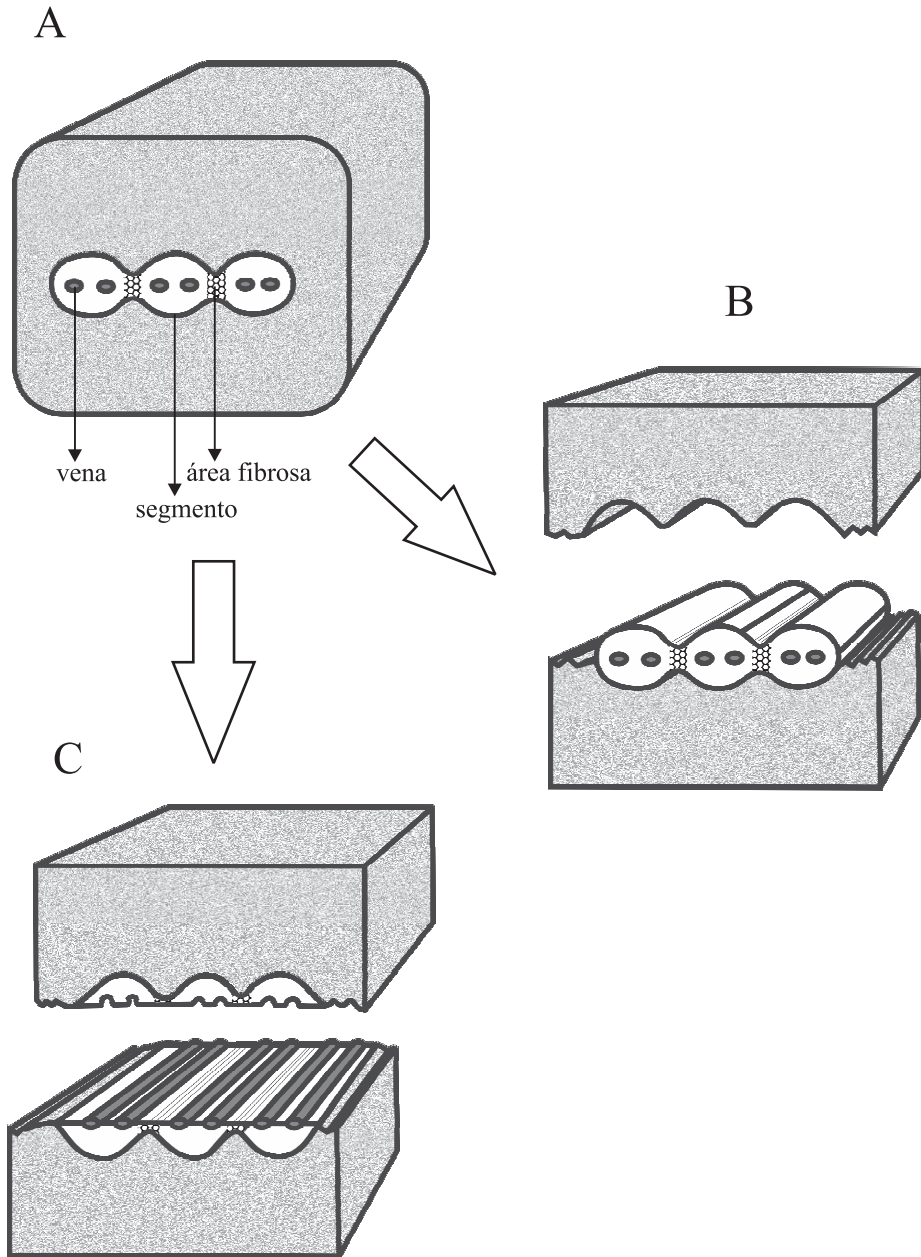


Figura 3. Esquemas de planos de partición de la sección media del mesófilo de rhaopterídeas gondwánicas sudamericanas. **A)** Corte transversal de una compresión del mesófilo mostrando segmentos, venación y áreas fibrosas. **B)** Plano de partición en la superficie de la pínula mostrando el relieve diferencial de los segmentos en relación a las áreas fibrosas. Este es el tipo de relieve más comúnmente encontrado en el registro fósil. **C)** Plano de partición del mesófilo a nivel de la venación. Este es el tipo de relieve menos frecuente de encontrar en el registro fósil.

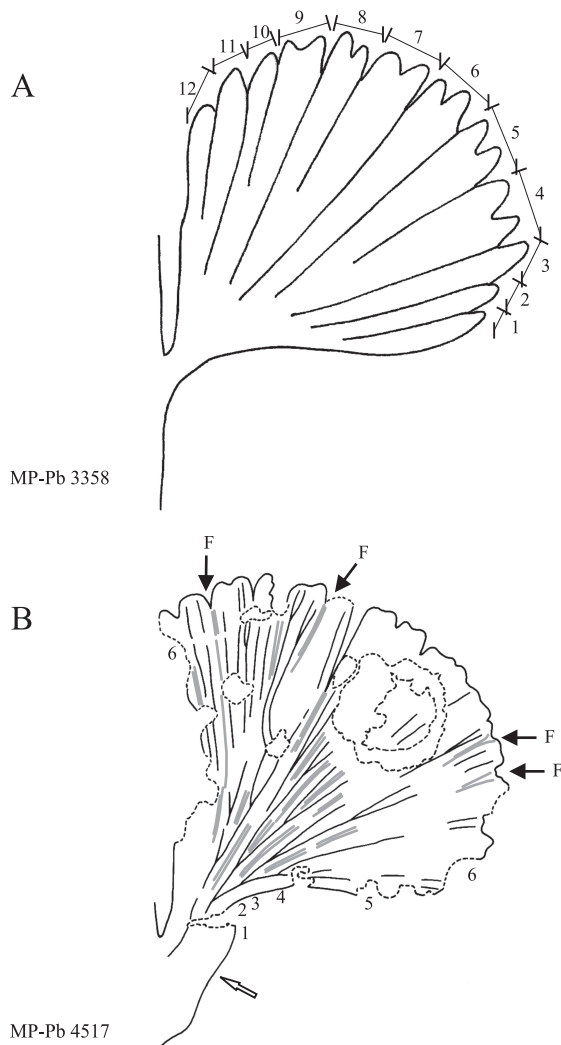


Figura 4. Patrón de segmentación (A) y venación (B) en dos pínulas de la porción media de una fronde de «*Nothorhacopteris*» *kellybelenensis*. **A)** El espécimen MP-Pb 3358 muestra la superficie del mesófilo correspondiente al modo de partición de la Figura 3B. Se observan nítidos los segmentos limitados por muy angostos haces fibrosos indicados numéricamente (del 1 al 12). En este caso no se distingue la venación que queda incluida en cada segmento. **B)** El espécimen MP-Pb 4517 muestra el patrón de venación de acuerdo con una partición como la indicada en 3C. La flecha blanca indica el ingreso de una única vena en la base de la pínula y sus sucesivas dicotomías (1 a 6) a lo largo del mesófilo. Las trazas grises (señaladas con flechas negras y la letra F) indican los haces fibrosos.

vemente asimétricas con sus bordes ana y catadrómicos normalmente rectos, formando diedros entre planos que contienen al raquis, siendo los diedros mayores de 90° y menores de 180° . Las pínulas que se hallan unidas al raquis por un corto pecíolo, están

constituidas por notorios segmentos fusionados a lo largo de casi toda su extensión excepto por sus extremos distales que permanecen libres. La morfología de los segmentos es la de triángulo isósceles con laterales muy largos y bases pequeñas, hendidas y pronun-

ciadas a lo largo del margen distal dando origen a dos sublóbulos por segmento. De esta manera, el margen distal de la pinnula es lobulado e irregularmente inciso. Este grupo incluye una única especie, «*Nothorhacopteris*» *kellaybelenensis*, del Mississippiano (Figuras 4.A, 6.A y 7.A y Lámina 1).

Grupo B.— Las pinnulas de las especies que componen este grupo son cuneiformes, flabeliformes, levemente asimétricas hasta mayoritariamente subcirculares y se disponen en el raquis formando entre sí diedros de gran ángulo hasta llanos. Se unen al raquis a través de un pecíolo muy corto o son sésiles. Las pinnulas están compuestas por segmentos estrechos, fusionados en todo su recorrido, presentando así un margen distal suavemente crenulado o casi entero. Los tipos pinnulares incluidos en este grupo presentan un mayor número de segmentos por pinnula que los tipos pinnulares de los grupos A y C (Figuras 5.A y 6.B y Lámina 2). Este grupo incluye la especie «*Nothorhacopteris*» *argentina* del Pennsylvaniano.

Grupo C.— Las pinnulas de las especies que componen este grupo son subcirculares, simétricas a levemente asimétricas, insertas mayoritariamente de forma sésil sobre el raquis y en posición casi planar y ligeramente torsionadas. Las pinnulas están compuestas por segmentos totalmente fusionados presentando un margen distal entero y levemente sinuoso. Los segmentos son más difusos que aquéllos observados en las frondes comprendidas en los grupos A y B, con anchas áreas de separación (= fibrosas) y son menos numerosos que en los otros dos grupos. Este grupo incluye la especie «*Nothorhacopteris*» *chubutiana* (Figura 6.B y Lámina 3) del Pérmico.

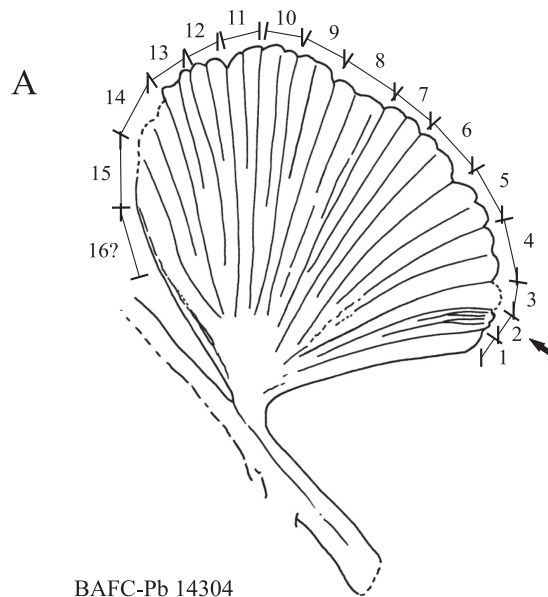
REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS FRONDES RHACOPTERÍDEAS

Las consideraciones precedentes sobre la morfología de las frondes rhacopterídeas impulsaron la necesidad de realizar una revisión de la taxonomía del grupo de las rha-

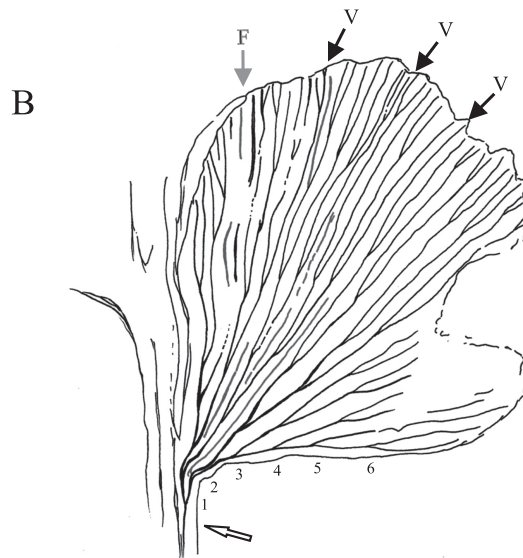
copterídeas de América del Sur a fin de clarificar el reconocimiento de las especies del Carbonífero-Pérmico.

Por más de veinticinco años un aparente acuerdo había sido alcanzado para reunir en «*Nothorhacopteris*» Archangelsky (1983), a un grupo de frondes monopinnadas carboníferas y pérmicas. Históricamente, la asignación específica se había basado en la morfología, disposición, inserción e imbricación de las pinnulas, patrón de venación y número de venas. Estos criterios han impedido la correcta descripción, asignación y comparación de las formas rhacopterídeas del Gondwana occidental (Frenguelli, 1943, 1944; Archangelsky y Arrondo, 1966; Arrondo, 1971; Archangelsky y Azcuy, 1985; García, 1990, 1996; Cúneo, 1990; Carrizo, 1992; Gutiérrez *et al.*, 1995) debido a que los mencionados rasgos son muy generales y simples en relación a los caracteres que reflejan las pinnulas y frondes rhacopterídeas.

El análisis exhaustivo de numerosos especímenes de América del Sur ha revelado un mesófilo grueso, fibroso y segmentado y una delicada venación dicotómica circumscripita en cada segmento. La interpretación de la arquitectura de la pinnula, asociada al carácter monopinnado de las frondes, confirma que los tres morfotipos o grupos tratados pertenecen a un mismo género. De esta manera, se ha podido comprobar que las venas de las pinnulas han sido confundidas con los límites (= bordes) de contacto entre los segmentos y que los otros caracteres utilizados como diagnósticos no son tales para diferenciar especies pues son variables en una misma fronde (ítem Rasgos variables en un mismo espécimen B: 1). Esta problemática podemos observarla en Archangelsky y Arrondo (1966) donde en la comparación de *Rhacopteris ovata* y *R. chubutiana* se establecen dos diferencias específicas centradas en la morfología de la pinnula: la compacidad de venas y la relación largo/ancho. Con respecto a la primera se ha demostrado que este carácter es variable en un mismo individuo (ítem Rasgos variables en un mismo espécimen B: 2b). En cuanto a la segunda, la relación largo/ancho también es variable en un mismo ejemplar (ítem Rasgos



BAFC-Pb 14304



LIL-Pb 6149(2)

Figura 5. Patrón de segmentación (A) y venación (B) en dos pínulas de la porción media de una fronde de «*Nothorhacopteris*» *argentinica*. **A)** El espécimen BAFC-Pb 14304 muestra la superficie del mesófilo correspondiente al modo de partición de la Figura 3B. Se observan nítidos los segmentos limitados por angostos haces fibrosos indicados numéricamente (del 1 al 16?). En este caso no se distingue la venación que queda incluida en cada segmento. Sólo en el área indicada por la flecha ha sido posible observar la venación. **B)** El espécimen LIL Pb 6149(2) muestra el patrón de venación de acuerdo con una partición como la indicada en la Figura 3.C. La flecha blanca indica el ingreso de una única vena en la base de la pínula y sus sucesivas dicotomías (1-6) a lo largo del mesófilo. Las trazas negras (flechas V) indican la venación y la flecha gris (con la letra F) señala uno de los haces fibrosos (traza gris).

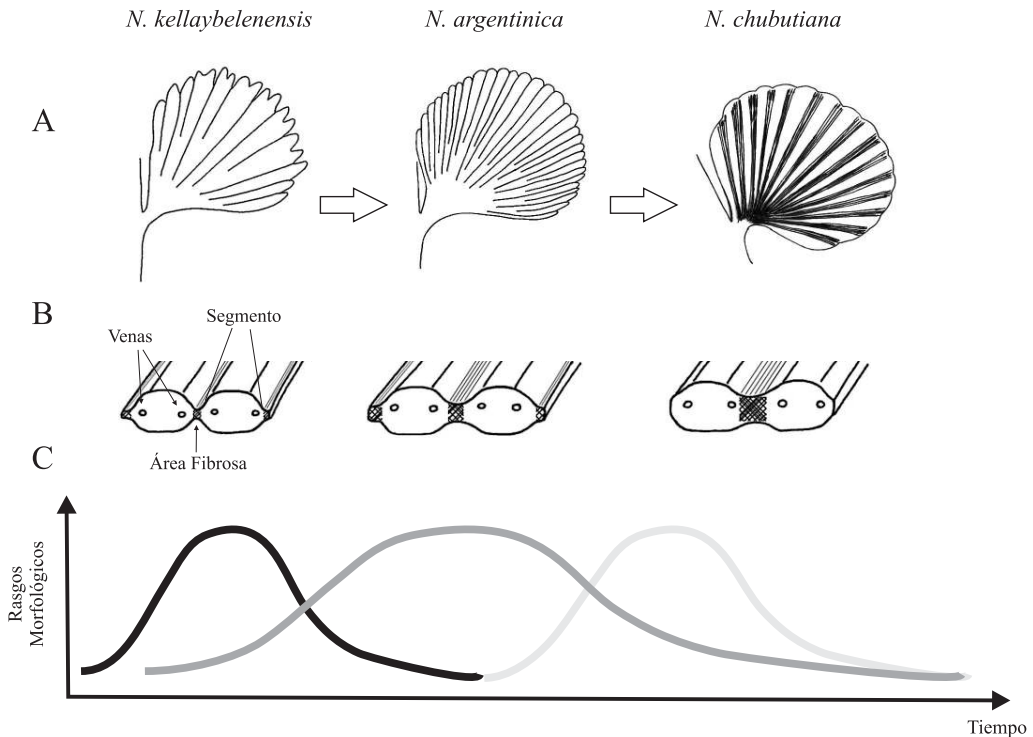


Figura 6. Esquema evolutivo de la morfología y variación del mesófilo en pínulas de las porciones medias de las frondes de las rhacopterídeas del Gondwana sudamericano. **A)** Dibujos comparativos de *N. kellybelenensis*, *N. argentinica* y *N. chubutiana* mostrando la forma y disposición de los segmentos y detalles de su margen distal. *N. kellybelenensis* es cuneiforme, con segmentos nítidos y margen distal lobulado e inciso. *N. argentinica* es flabeliforme con segmentos delicados en mayor número y margen distal suavemente ondulado. *N. chubutiana* es subcircular con anchas áreas fibrosas (más oscuras) entre segmentos y margen distal casi entero. **B)** Cortes transversales idealizados del mesófilo destacando el paulatino crecimiento en el tiempo de las áreas fibrosas. **C)** Representación del disímil desarrollo de los rasgos morfológicos en las distintas especies de «*Nothorhacopteris*» mostrando las pequeñas superposiciones o transiciones de los caracteres vistos en la naturaleza.

variables en un mismo espécimen B: 1d). Por lo tanto, consideramos que las diferencias citadas más arriba entre ambas especies son reconocibles en un mismo ejemplar. Desde este punto de vista, tales rasgos no son válidos para mantener dos entidades separadas (Cuadro 2).

El estudio de ejemplares muy bien preservados de *N. kellybelenensis* del Mississippiano de Bolivia (Azcuy y Suárez Soruco, 1993; Iannuzzi *et al.*, 1999), ha permitido el reconocimiento de la arquitectura de las pínulas rhacopterídeas. Esto ha conducido a una reevaluación de las otras especies de «*Nothorhacopteris*» identificadas hasta el mo-

mento en Argentina (*N. argentinica*, *N. chubutiana* y *N. major*) con una antigüedad comprendida entre el Pennsylvaniano y el Cisuraliano Temprano, según la especie en cuestión (Cuadros 1 y 2).

De las especies nombradas, aquélla que ha sido frecuentemente identificada en la mayoría de las unidades litoestratigráficas pennsylvanianas es *N. argentinica*. No obstante, la especie que posee rasgos distintivos que permiten separarla claramente de las demás es *N. kellybelenensis*. Sin embargo, las diferencias entre *N. argentinica* y *N. chubutiana* no son tan acentuadas. Existen diferencias en la arquitectura foliar que han sido aquí dis-

cutidas (ítem Rasgos genéricos permanentes A: 2) y no fueron consideradas previamente por otros autores, tales como: patrón de fibras y segmentos y caracteres marginales. En el primer caso, *N. argentina* presenta pinnulas con haces de fibras y segmentos estrechos y más numerosos que en *N. chubutiana*, en tanto que *N. chubutiana* muestra áreas fibrosas más amplias y en consecuencia menor número de segmentos en comparación con *N. argentina* (Figuras 6.A y 6.B).

FRONDES RHACOPTERÍDEAS INCLUIDAS
EN EL GÉNERO «*NOTHORHACOPTERIS*»
ARCHANGELSKY 1983

PTERIDOS PERMOPSIDA
Familia Austrocalyxaceae Vega y
Archangelsky (2001)
Notorhacopteris Archangelsky (1983)
emend.

Especie tipo: *Notorhacopteris argentina*
(Geinitz) Archangelsky

Derivatio nominis emend.— El autor del género, Archangelsky (1983), propuso incorporar el prefijo *nothos* para distinguir las frondes rhacopterídeas australes. Sin embargo, el significado de este prefijo (*nothos-* del griego: falso, bastardo) no se corresponde con el objetivo buscado por lo cual se propone en este trabajo, en acuerdo con la intención del autor, reemplazarlo por *notos-* (*notos-* del griego: del sur).

Diagnosis emendada.— Fronde monopinnada. Pinnulas cortamente pecioladas hasta sésiles, insertas sobre el raquis formando entre ellas diedros desde casi rectos hasta llanos, las adyacentes pueden tener distintos grados de imbricación. Pinnulas con mesófilo grueso, cuneiformes, flabeliformes o sub-

Cuadro 2. Características morfológicas comparadas de las especies de *Notorhacopteris* reconocidas en América del Sur previas a este trabajo (tomadas en secciones medias de las pinnulas).

Especie	Forma de la pinnula	Largo/Ancho	Margen distal	Peciolo	Venación	Mesófilo
<i>N. major</i>	Reniforme	< 1	Entero y algo sinuoso	Corto a muy corto	Abierta; 4-5 veces dicotomizada. 16-24 x cm	Fino – no coriáceo
<i>N. chubutiana</i>	Suborbicular	[0,7- 1]	Entero y algo crenulado	Ausente	Abierta; 4-5? veces dicotomizada. 16 o más x pinnula	Grueso – coriáceo
<i>N. argentina</i>	Cuneiforme a suborbicular	[0,8-1,3]	Entero y crenulado	Muy corto	Abierta; 5-6 veces dicotomizada. 32 o más x pinnula	Grueso – coriáceo
<i>N. szajnochai</i>	Flabeliforme a cuneiforme	1	Inciso	Muy corto	Abierta?	Grueso – coriáceo
<i>N. kellybelenensis</i>	Cuneiforme a flabeliforme	[0,95] \cong 1	Levemente inciso y lobulado	Corto	Abierta; 5-6 veces dicotomizada. 32 o más x pinnula	Grueso – coriáceo; células elongadas longitudinalmente

circulares de base contraída, divididas en angostos segmentos triangulares limitados por estrechas áreas fibrosas. Segmentos parcial hasta totalmente fusionados. Márgenes ana y catadrómicos enteros, rectos hasta curvos. Margen distal lobado, crenulado hasta entero. Venación delicada, isotómica, originada a partir de una vena en la base de la pínula, varias veces dicotomizada. Desde el tercio basal hacia el margen distal las venas que recorren cada segmento del limbo no pasan al segmento adyacente. Ocasionales impresiones cuticulares muestran células elongadas y alineadas longitudinalmente.

Comentarios.— La diagnosis genérica es emendada en este trabajo debido a que algunos de los rasgos fundamentales presentes en estos grupos no fueron explicitados en la diagnosis original de «*Nothorhacopteris*» (Archangelsky, 1983). Las estrías intervenales citadas por Archangelsky (1983) en la diagnosis del género «*Nothorhacopteris*» son reinterpretadas en esta contribución como fibras, resultado del análisis de numeroso material de las distintas especies incluidas en el género. Estas fibras cumplen la función de limitar segmentos, el lugar por donde discurren las venas.

Por otra parte, el nombre genérico aquí enmendado forma parte de tres Fitozonas del Carbonífero de América del Sur: la Fitozona («*Nothorhacopteris*»)-*Botrychiopsis-Ginkgo-phyllum* Archangelsky y Azcuy (1985), la Fitozona («*Nothorhacopteris*») *kellaybelenensis-Triphyllopteris boliviana* Iannuzzi *et al.* (2003) y la Fitozona *Frenguella eximia* («*Nothorhacopteris*») *kellaybelenensis-Cordaicarpus cesarii* Balseiro *et al.* (2009). Según la enmienda propuesta, las fitozonas son formalmente renombradas en este trabajo como *Nothorhacopteris-Botrychiopsis-Ginkgo-phyllum*, *Nothorhacopteris kellaybelenensis-Triphyllopteris boliviana* y *Frenguella eximia-Nothorhacopteris kellaybelenensis-Cordaicarpus cesarii* de acuerdo con el nuevo epíteto.

Nothorhacopteris kellaybelenensis
Azcuy y Suárez Soruco (1993) emend.
Lámina 1.

Sinonimia.— in Azcuy y Suárez Soruco (1993) y Iannuzzi *et al.* (1999).

Diagnosis emendada.— Frondes monopinnadas de raquis robusto portando pínulas insertas en ángulo agudo, opuestas a subopuestas entre sí, frecuentemente formando entre ellas diedros casi rectos en relación al raquis. Pínulas cuneiformes, raramente flabeliformes, cortamente pecioladas, con o sin imbricación. Limbo foliar grueso con nítidos segmentos limitados por conjuntos fibrosos angostos. Márgenes ana y catadrómicos lisos y rectos, estos últimos decurrentes y hasta levemente cóncavos o sigmoides; margen distal semicircular con los segmentos claramente lobulados, separados por cortas y pequeñas incisiones distales de la lámina; los lóbulos suelen presentar en su ápice una muesca obtusa y poco profunda. Venación isotómica con una temprana división al penetrar una única vena en la base de la pínula, hasta seis veces dicotomizada, con su última dicotomía en el tercio superior de cada segmento.

Comentarios.— Esta especie se distingue de las restantes del género por presentar en general pínulas cuneiformes, cortamente pecioladas, con segmentos notorios y margen distal lobulado e inciso. Además, las pínulas de ambos lados del raquis siempre forman diedros menores que 180°. Basados en estos criterios, Iannuzzi *et al.* (1999) propusieron la transferencia hacia la especie *N. kellaybelenensis* de aquellos especímenes de formas rhacopterídeas australianas descritas e ilustradas por Rigby (1973), Morris (1980) y White (1990), de los depósitos carboníferos de New South Wales (formaciones Mount Johnstone, Italia Road y McInnes, Cuenca Sydney), previamente ubicadas por Archangelsky (1983) en *N. argentinica*. Asimismo, los autores citados en primer término, propusieron la sinonimia de otras formas rhacopterídeas mencionadas por Høeg *et al.*

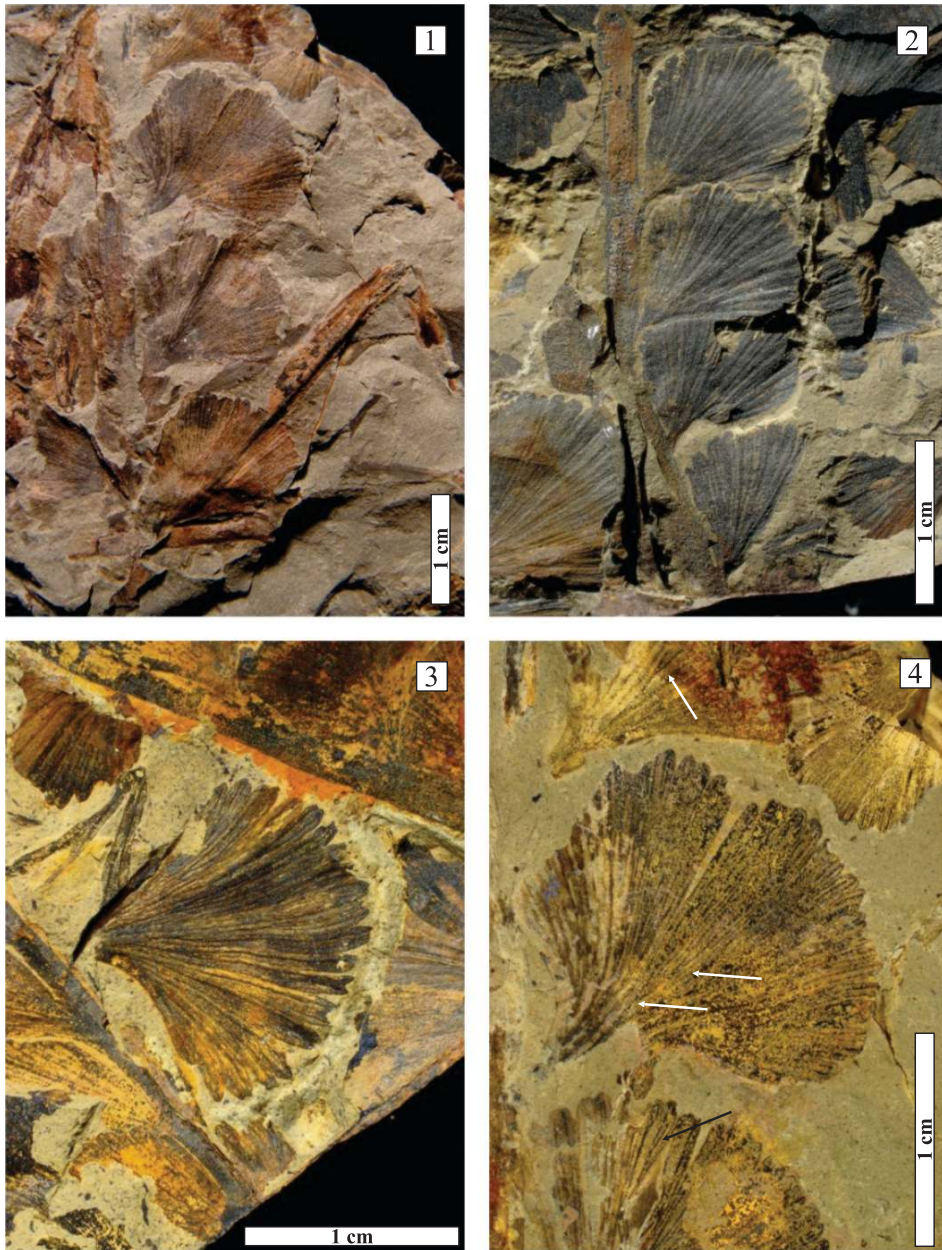


Lámina 1. *Notorhacopteris kellybelenensis* Azcuy, Carrizo y Iannuzzi emend. 1. MP-Pb 3357. Pinnulas mostrando su morfología interna con el patrón de venación. El plano de partición coincide con el esquema de la Figura 3C. 2. BAFC-Pb 15977. Fragmento de fronde mostrando la morfología externa de las pinnulas. Éstas son cuneiformes, cortamente pecioladas y con márgenes distales lobulados. El patrón de segmentación se destaca en la superficie del mesófilo. 3. BAFC-Pb 15976. Pinnula mostrando el patrón de segmentación con margen distal lobulado y hendido. 4. MP-Pb 3357. Detalle de pinnulas de la Figura 1 mostrando el patrón de venación isotómica con sucesivas dicotomías desde la parte media inferior hacia la porción distal. Las flechas blancas señalan algunas de las dicotomías en la venación de la sección basal a media. La flecha negra señala entre otras, una dicotomía de la venación en la sección distal.

(1955), Singh *et al.* (1982) y Pant y Srivastava (1995) para el noroeste de la India (Serie Po y Formación Fenestella Shale, Panjab-Kashmir), y por Lejal-Nicol (1987) para Egipto (Península del Sinaí) con *N. kellybelenensis* extendiendo el posible registro de esta especie a otras partes de Gondwana. Estas sinonimias son aceptadas aquí.

Notorhacopteris argentina (Geinitz)
Archangelsky (1983) emend.
Lámina 2.

Sinonimia.— in Archangelsky (1983), excepto los taxones reubicados por Iannuzzi *et al.* (1999) en la especie *N. kellybelenensis*.

Diagnosis emendada.— Fronde monopinnada con raquis robusto. Pínnulas basales y medias flabeliformes o subcirculares, cortamente pecioladas, aisladas a levemente imbricadas. Inserción al raquis de las pínnulas basales y medias desde perpendiculares hasta en ángulo agudo, formando diedros casi llanos entre ellas. Pínnulas apicales cuneadas, decurrentes. Limbo foliar grueso con numerosos segmentos estrechos, visibles, limitados por conjuntos fibrosos relativamente angostos. Margen distal o apical crenulado hasta levemente serrado sin incisiones entre los segmentos. Venación isotómica con una temprana división al penetrar una única vena en la base de la pínnula, hasta seis veces dicotomizada y con su última dicotomía en el tercio superior del limbo.

Comentarios.— La especie se caracteriza por presentar pínnulas mayoritariamente flabeliformes y más cortamente pecioladas, con limbo compuesto por numerosos segmentos menos notorios y más estrechos que los de *N. kellybelenensis*. El margen distal crenulado o serrado sin incisiones es otro rasgo distintivo. Los ángulos diedros que forman las pínnulas de ambos laterales del raquis son, en su mayoría, próximos a 180°.

Notorhacopteris chubutiana (Archangelsky y Arrondo) Archangelsky (1983) emend.
Lámina 3.

Sinonimia.— in Archangelsky y Arrondo (1966).

Diagnosis emendada.— Fronde monopinnada con raquis robusto. Pínnulas sésiles a cortamente pecioladas, suborbiculares, de márgenes enteros, opuestas a subopuestas. Pínnulas basales separadas e insertas subperpendicularmente, en el sector medio y distal juntas a imbricadas, insertas con ángulo agudo a recto y formando diedros llanos entre sí. Limbo foliar grueso con segmentos de límites no claramente delineados, separados por áreas fibrosas relativamente anchas. Margen distal entero, levemente crenulado a sinuoso, sin incisiones entre los segmentos. Venación isotómica con una única vena que ingresa desde el raquis en la base de la pínnula, y se dicotomiza hasta cinco veces.

Comentarios.— Esta especie se distingue de *N. argentina* (la especie más próxima) por sus segmentos de límites no tan bien marcados, separados normalmente por anchas áreas fibrosas, pínnulas suborbiculares casi sésiles, con margen distal entero y sinuoso. En relación con *N. argentina*, los segmentos de *N. chubutiana* suelen ser menos numerosos. Los ángulos diedros que forman las pínnulas de ambos laterales del raquis tienen ca. 180°. En el material tipo de *N. chubutiana* sólo se puede inferir que una vena ingresa desde el raquis manteniendo el patrón dicotómico de venación que comparte con las otras especies.

OTRAS RHACOPTERÍDEAS DEL NEOPALEOZOICO DE AMÉRICA DEL SUR

En Argentina, además de las especies arriba analizadas, han sido propuestas otras dos especies con frondes rhacopterídeas. Una de ellas aún no ha sido transferida al género «*Nothorhacopteris*» mientras que la otra ha sido asignada a este género. Estas especies son «*Rhacopteris*» *szajnochai* Arrondo (1971)

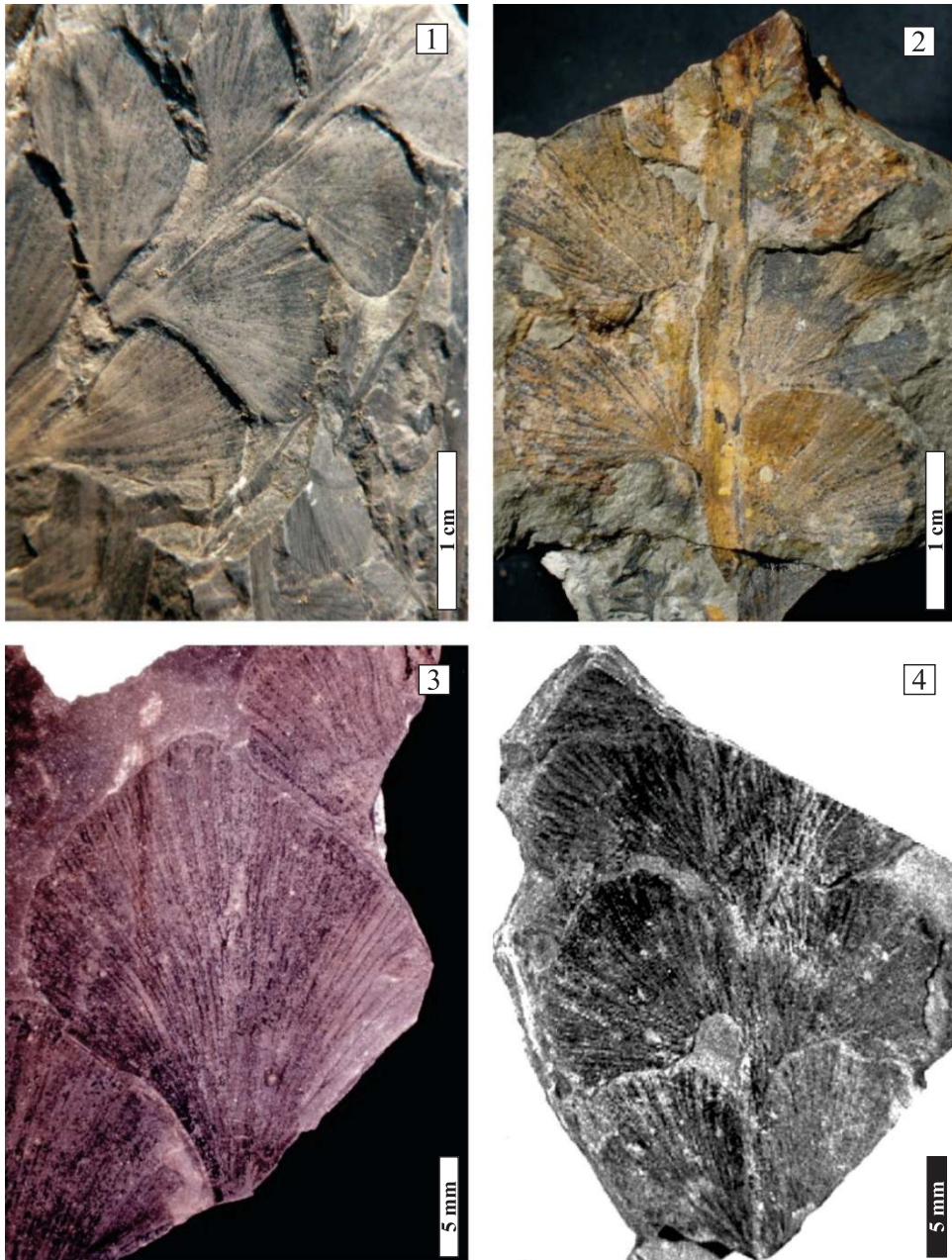


Lámina 2. *Notorhacopteris argentinica* Azcuy, Carrizo y Iannuzzi emend. 1. LIL Pb 6148(1). Fragmento de fronde mostrando pinnulas con patrón de segmentación. La superficie de separación corresponde al esquema de la Figura 3B. Se observan los segmentos limitados por fibras. 2. LIL Pb s/n Patrón de segmentación predominante según esquema de la Figura 3B y escasa venación sólo donde la superficie de separación coincide con el esquema de la Figura 3C. Obsérvese el relieve diferencial de los segmentos respecto de las áreas fibrosas. 3. LIL Pb 6149(1). Patrón de venación. El plano de separación corresponde al esquema de la Figura 3C. Se distinguen las sucesivas dicotomías en la venación desde la sección inferior hacia el margen distal. 4. BAFC-Pb 13057. Fragmento de fronde mostrando el patrón de venación.

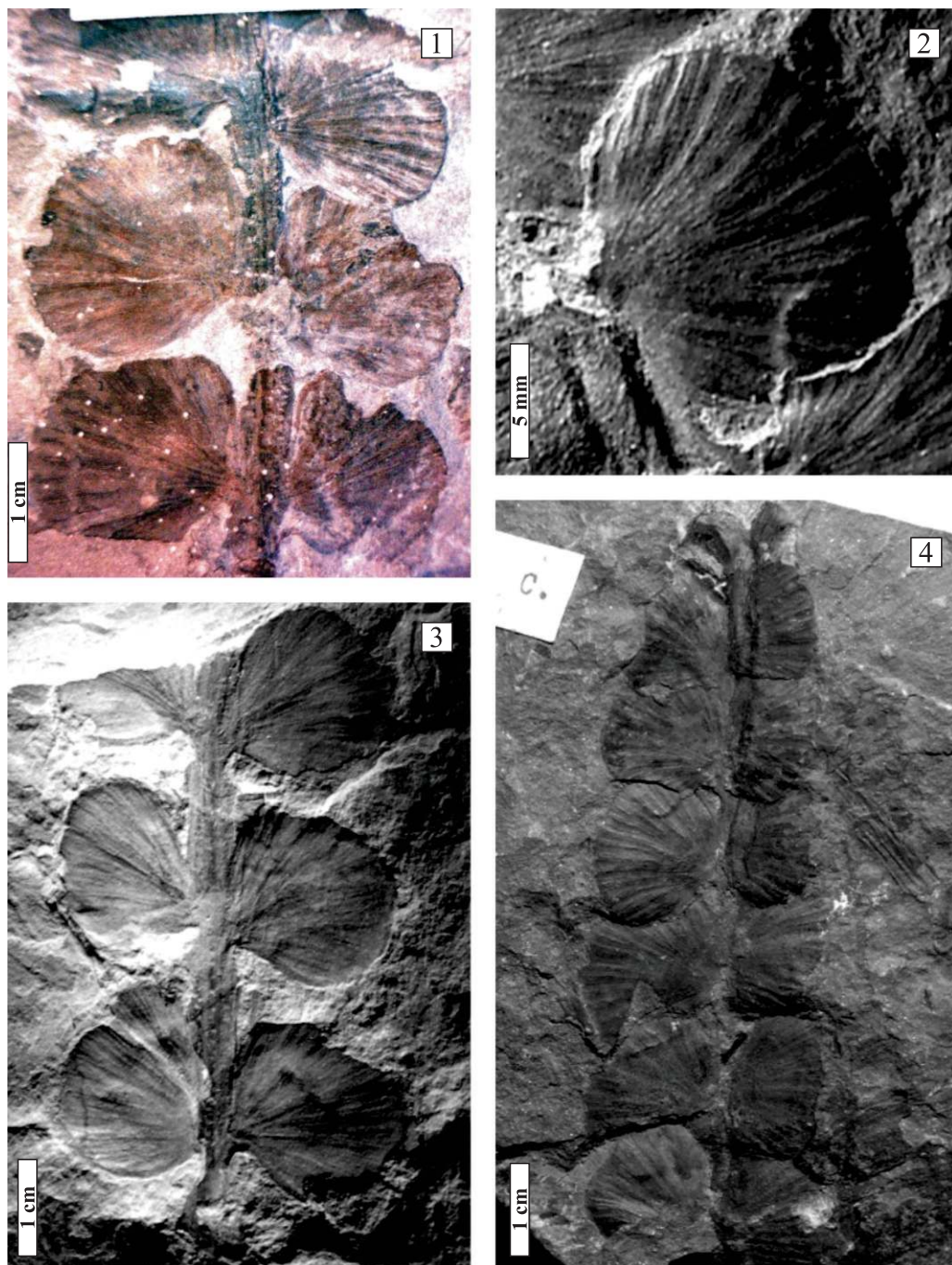


Lámina 3. *Notorhacopteris chubutiana* Azcuy, Carrizo y Iannuzzi emend. 1) LP 3061 (Holotipo). Porción media de fronde con pinnulas mostrando su morfología externa. Se destaca el patrón de segmentación. Obsérvense las anchas áreas fibrosas que separan los segmentos. 2) LP 3701. Detalle de pinnula mostrando segmentos limitados por anchas áreas fibrosas. Margen distal entero. 3) LP 3047. Porción basal de fronde mostrando pinnulas con patrón de segmentación predominante. 4. LP. 3701. Porción apical de fronde con pinnulas mostrando patrón de segmentación predominante y escasa venación.

y «*Nothorhacopteris*» *major* Cúneo (1990) respectivamente y se tratan a continuación.

Nothorhacopteris szajnochai
Kurtz comb. nov.

1921. *Rhacopteris szajnochai*, Kurtz, pág. 145, Lám. XXX fig. 415
 1971. *Rhacopteris szajnochai*, Arrondo pág. 228, Lám. I figs. 1-3
 1995. *Rhacopteris szajnochai*, Archangelsky, Arrondo y Leguizamón, pág. 116 Lám XXVIII Fig.11; Lám. XXX fig. 1

Comentarios.— En Argentina esta especie sólo ha sido reconocida en la Formación Jujenes (Pennsylvanniano) y estuvo basada en pocos ejemplares pobremente preservados. Sin embargo, el holotipo (CORD Pb 415) muestra una fronde monopinnada con pínulas segmentadas y margen lobulado con incisiones profundas como lo destaca Arrondo (1971) en la diagnosis de la especie. Por esa razón, en este trabajo se incluye en el género *Nothorhacopteris*. El carácter particular que distingue esta especie de otras es el de las incisiones profundas en el limbo, aunque el material disponible no permite determinar si estas incisiones son producto de un proceso natural de la planta o de una rotura causada por algún factor tafonómico. Esto impide proponer una enmienda a la diagnosis específica. A pesar de la escasez de material y de su pobre preservación, los autores la consideramos como una forma próxima a la especie *N. kellybelenensis* por el carácter lobulado e inciso que presentan sus márgenes distales en las pocas pínulas regularmente preservadas.

? «*Nothorhacopteris*» *major*
Cúneo 1990

1990. *Nothorhacopteris major* Cúneo, pág. 229, Figura 2, Lám. II figuras A, B, C y D.

Comentarios.— La consulta del material tipo de *N. major* Cúneo (1990), ha permitido distinguir un mesófilo fino sin los característicos segmentos ni fibras que lo limitan.

Archangelsky (1983), al crear «*Nothorhacopteris*», destacó (*op. cit.*, p. 165 y 166) el espesor grueso del mesófilo como uno de los rasgos diagnósticos más significativos para la diferenciación de las frondes rhacopterídeas del Hemisferio Sur (Gondwana) de aquéllas del Hemisferio Norte (Euroamérica). En «*Nothorhacopteris*» *major* el carácter fino del mesófilo se asocia a un patrón de venación distintivo, pues en la base de las pínulas ingresa desde el raquis un grupo de venas y cada una de ellas se dicotomiza sucesivamente irrigando distintas partes del limbo. Por las razones expuestas y teniendo en cuenta la enmienda genérica propuesta, esta especie debe ser excluida de *Nothorhacopteris*, ya que el conjunto de rasgos citados es indicativo de una arquitectura pinnular marcadamente diferente, particular de otro taxón. Como hasta el momento no hay un taxón que pueda ser claramente relacionado a la forma descrita por Cúneo (1990), se mantiene esta especie asociada dudosamente al género *Nothorhacopteris* hasta que un restudio del material permita una nueva asignación a esta forma.

EVOLUCIÓN DE
LA MORFOLOGÍA FOLIAR

En un lapso aproximado de 60 millones de años se puede comprobar la existencia de diversos rasgos derivados de las tendencias evolutivas en las frondes rhacopterídeas del margen occidental de América del Sur:

- a) Aumento en la fusión de los segmentos del limbo (Figuras 6.A y 6.B y Láminas 1, 2 y 3)
- b) Pasaje de formas pinnulares cuneiformes a subcirculares con una marcada reducción de los márgenes ana y catadrómico (Figura 6.A, Lámina 1.2, Lámina 2.1 y 2.2 y Lámina 3)
- c) Acortamiento del pecíolo hasta casi su desaparición (Láminas 1, 2 y 3)
- d) Desaparición de la lobulación e incisión del margen distal pasando hasta entero (Figura 6.A, Lámina 1.3 y Lámina 3)
- e) Tendencia a la planización en el pa-

trón de inserción de las pínulas sobre el raquis (Láminas 1, 2 y 3).

Aplicando los mismos criterios arriba sustentados, se observa una clara correspondencia entre los grupos morfológicos y tres especies de *Notorhacopteris*. Los ejemplares incluidos en el grupo A corresponden a *N. kellybelenensis* del Mississippiano Tardío, los del grupo B corresponden a *N. argentinica*, presente en el Pennsylvaniano, mientras que los del grupo C corresponden a *N. chubutiana*, del Cisuraliano Temprano (Cuadro 1, Figura 6.A).

El esquema evolutivo de los rasgos morfológicos mostrado en la Figura 6.C, sugiere que el cambio de los caracteres diagnósticos a lo largo del tiempo se ha dado de manera continua entre las tres especies conocidas. Los autores fundamentan esta afirmación en la ocurrencia de formas intermedias durante un mismo intervalo temporal. Tales formas intermedias presentan características compartidas entre las especies contiguas en el tiempo. Esto indica una evolución gradual de un tipo a otro, dado que algunas pínulas típicas del grupo morfológico de la especie sucesiva pueden ser encontradas en la población de la especie precedente. Este proceso evolutivo es muy común en las plantas terrestres, dificultando la delimitación de las especies fósiles. Por estas razones, la confirmación de una especie sólo es posible a partir del examen de una población y no de un único individuo o de escasos y fragmentarios ejemplares.

A pesar de que cada especie de *Notorhacopteris* está asignada a un intervalo estratigráfico específico (Cuadro 1), la utilización de las especies de este género con fines bioestratigráficos necesita de un muestreo de numerosos individuos para tener la certeza del intervalo al que se asigna cada una de ellas. Una muestra de muy pocos especímenes, o de un material fragmentario, no es seguro para establecer con precisión un intervalo estratigráfico. Por eso, algunas asignaciones de edad basadas únicamente en una colección de pocas pínulas de rhacopterídeas deben ser aceptadas con reservas. Sólo el muestreo adecuado de plantas rhacopterí-

deas con los rasgos diagnósticos que caracterizan al género y a la especie debe ser utilizado como indicador de la edad.

CONSIDERACIONES FINALES

La Figura 7 muestra que la evolución de las pínulas de plantas con frondes rhacopterídeas en América del Sur presenta dos tipos de rasgos: los variables a lo largo del tiempo (Figura 7.A), representados por caracteres relacionados básicamente al formato y grado de segmentación pinnular, y los permanentes, dentro los cuales se destaca la conservación del patrón de venación (Figura 7.B). En la Figura 7.C se ilustra el morfotipo ancestral con los rasgos básicos correspondientes a las frondes de la especie *N. kellybelenensis*, a partir de la cual han evolucionado los demás morfotipos que se distinguen como las distintas especies del género.

La descripción detallada de los rasgos morfológicos de las frondes rhacopterídeas sudamericanas aquí presentada, permite establecer algunas nuevas consideraciones sobre su comparación con frondes rhacopterídeas euroamericanas, en especial con formas próximas, como aquéllas atribuidas al género *Anisopteris* (Oberste-Brink) Hirmer. El patrón de venación aquí reconocido para todas las especies de *Notorhacopteris* donde una única y delicada vena ingresa a través de un corto pecíolo para dicotomizarse varias veces, es idéntico al determinado por Galtier *et al.* (1998) para *Rhacopteris* (= *Anisopteris*) *lindseaformis* (Bunbury) Kidston en especímenes muy bien preservados que incluyen detalles anatómicos. *Anisopteris circularis* (Walton) Hirmer es otra especie que parece tener este mismo patrón de venación (Figs. 6 y 7 *in* Walton, 1926). De este modo, se determina que formas rhacopterídeas próximas encontradas en ambos reinos, Gondwana y Euroamérica, presentan semejanzas en cuanto al tipo de venación.

Sin embargo, se acentúan las diferencias en relación a los caracteres de la lámina foliar. El principal rasgo elegido por los investigadores para justificar la existencia del género «*Nothorhacopteris*» es el grueso espesor de

las pinnulas de las rhacopterídeas de Gondwana, diferenciándolas de las euroamericanas por el limbo fino o delgado (Archangelky, 1983; Galtier *et al.*, 1998). La presencia de una lámina dividida en segmentos delimi-

tados por áreas fibrosas (= haces de fibras) en especies de *Notorhacopteris* representa la mayor diferencia en relación a las formas euroamericanas carentes de tal carácter. Si bien *Anisopteris circularis* parece mostrar es-

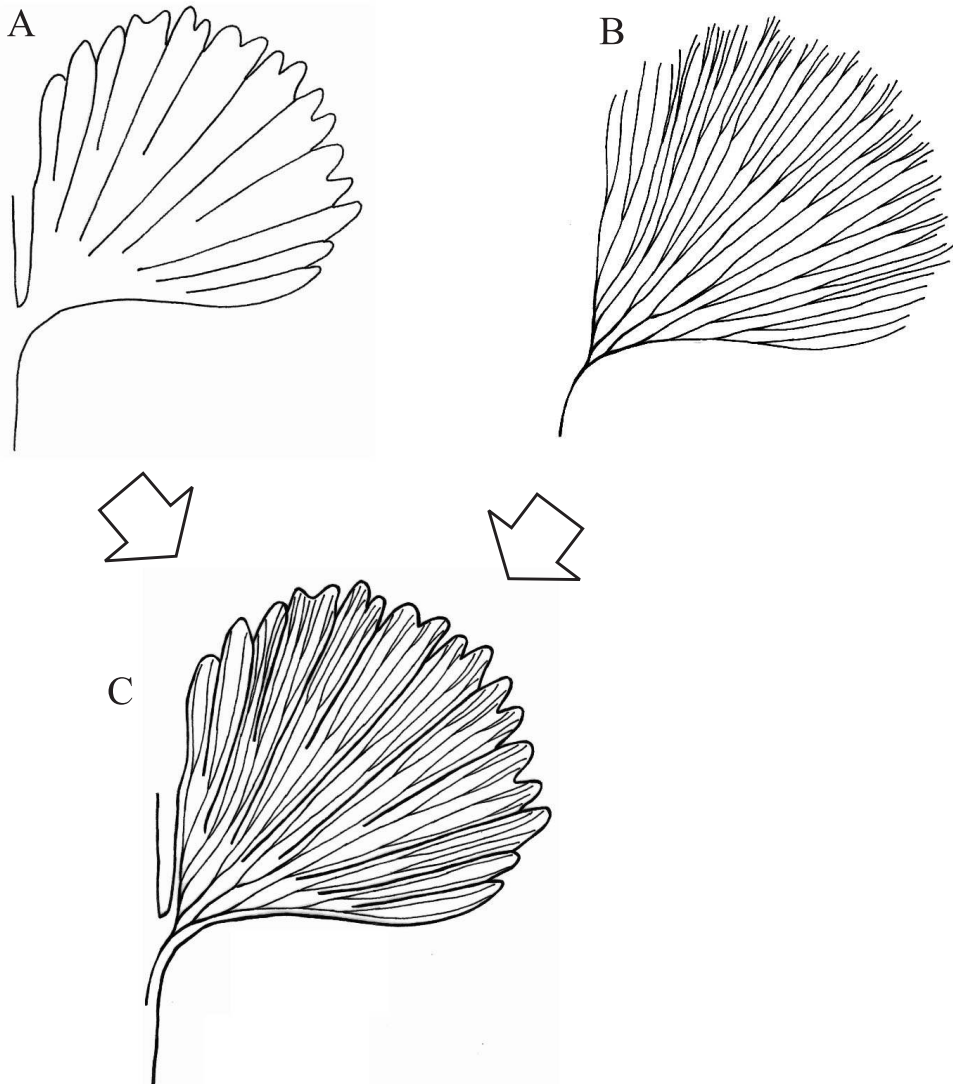


Figura 7. Rasgos morfológicos primitivos de las pinnulas medianas de *N. kelaybelenensis*, la especie más antigua del género. **A)** Dibujo de una típica pinnula de la especie, basada en el espécimen MP-Pb 3358, mostrando el formato y el patrón de segmentación, caracteres altamente variables y diagnósticos dentro de cada especie del género. **B)** Representación del patrón de venación, dicotómico isotómico abierto, carácter altamente conservador que no sufre ninguna variación en las especies más jóvenes. Este carácter permite la vinculación entre las distintas especies, manteniéndolas unidas dentro de un mismo epíteto genérico. **C)** Representación de la pinnula completa, mostrando simultáneamente todos los caracteres expuestos arriba. Las flechas indican la combinación de A y B.

trías ubicadas entre las venas que recuerdan los haces de fibras verificados en *Notorhacopteris* (Figs. 6 y 7 in Walton, 1926), solamente una observación directa de los especímenes de Walton podría confirmar o no la existencia de una correspondencia entre esas estructuras y los haces fibrosos. Por lo tanto, se puede afirmar que la segmentación del limbo representa la característica que más diferencia las especies ubicadas en *Notorhacopteris* de las demás formas rhacopterídeas de Euroamérica, corroborando la validez del género gondwánico.

Sin embargo, más allá de las diferencias, cabe recordar que las frondes de rhacopterídeas de Gondwana y Euroamérica pueden corresponder a grupos afines si tenemos en cuenta las estructuras reproductivas asociadas (Vega y Archangelsky 1996, 2001). Considerando que existe una relación de afinidad botánica entre las rhacopterídeas de Gondwana y de Euroamérica, de acuerdo con las conclusiones obtenidas por Galtier *et al.* (1998) para frondes europeas, entonces podría suponerse que las plantas con frondes rhacopterídeas representan distintas familias de pteridospermas de afinidad lyginopteridales, las cuales habrían habitado ambos hemisferios durante gran parte del Mississippiano y Pennsylvaniano. En este sentido, estas familias podrían ser consideradas probablemente como grupos hermanos que comparten un remoto ancestro común quizás ubicado en el inicio del Carbonífero.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se realiza en el marco de los proyectos PICTR 00313/03 (FONCYT, Argentina) y CNPq-Universal 483463/2007-8 (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, Brasil). H.A.C. y R.I. agradecen respectivamente a la Fundación Miguel Lillo y al CNPq por la beca de investigador (PQ309322/2007-3) que ha financiado en parte esta contribución. Los autores agradecen a L. F. Lopes (IG-UFRGS) por las fotografías y al técnico H. S. Espinosa (FML) por su colaboración en una de las ilustraciones y láminas.

BIBLIOGRAFÍA

- Archangelsky, S. 1983. *Nothorhacopteris*, a new generic name for some Carboniferous monopinnate fronds of Gondwanaland (= *Rhacopteris ovata* Auct. and *Pseudorhacopteris* Rigby 1973). Review of Palaeobotany and Palynology 38: 157-172.
- Archangelsky, S. y Arrondo, O. 1966. Elementos florísticos del Pérmico argentino (II) *Rhacopteris chubutiana* n. sp. de la Formación Nueva Lubeka, provincia de Chubut, con notas sobre las especies argentinas del género *Rhacopteris*. Revista Museo de La Plata (Nueva serie) 5, Paleontología 28: 1-16.
- Archangelsky, S. y Azcuy, C. L. 1985. Carboniferous paleobotany and palynology in Argentina. X Congreso Internacional de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère (Madrid, 1983). Actas 4: 267-280, Madrid.
- Archangelsky, S., Arrondo, O. G. y Leguizamón, R.R. 1995. Floras Paleozoicas. En: Stipanovic, P.N. y Hünicken, M.A. (Eds.), Revisión y actualización de la obra Paleobotánica de Kurtz en la República Argentina: 85-125. Academia Nacional de Ciencias.
- Arrondo, O. 1971. Palaeophytologia Kurtziana III, 3 *Rhacopteris szajnochai* Kurtz de la Formación Jejenes (Carbonífero Superior), San Juan. Ameghiniana 8 (3-4): 228-230.
- Azcuy, C. L. y Suárez-Soruco, R. 1993. *Nothorhacopteris kellybellensis* una nueva especie del Carbonífero Inferior de Bolivia. En: Suárez-Soruco, R. (Ed.), Fósiles y Facies de Bolivia. Volumen II Invertebrados y Paleobotánica. Revista Técnica de YPFB 13-14 (1-4): 173-179. Santa Cruz.
- Azcuy, C. L., Carrizo, H. A. y Caminos, R. 2000. Carbonífero y Pérmico de las Sierras Pampeanas, Famatina, Precordillera, Cordillera Frontal y Bloque de San Rafael. En: Caminos R. (Ed.), Geología Argentina, Anales 29 (12): 261-318. Buenos Aires.
- Balseiro, D., Rustán, J. J., Ezpeleta, M. y Vaccari, N. E. 2009. A new Serpukhovian (Mississippian) fossil flora from western Argentina: Paleoclimatic, paleobiogeographic and stratigraphic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 280 (3-4): 517-531.
- Berry, E. W. 1922a. Contributions to the Paleobotany of Perú, Bolivia and Chile. The Johns Hopkins University Studies in Geology 4: 9-44.
- Berry, E. W. 1922b. Carboniferous Plants from Perú. American Journal of Science 3: 189-194.
- Carrizo, H. A. 1992. Estudios de mega y microflora de la Formación El Retamo, Subcuenca Calingasta - Uspallata, provincia de San Juan. Acta Geológica Lilloana 17 (2): 129-142.
- Carrizo, H. A., Iannuzzi, R. y Azcuy, C. L. 2008. Frondes tipo rhacopterídeas del Neopaleozoico de América del Sur: taxonomía y evolución morfológica.

- gica. Segundas Jornadas Geológicas. Acta Geológica Lilloana 21 (1) (Suplemento): 31-33.
- Cúneo, R. 1990. La tafloflora de la Formación Mojón de Hierro (Grupo Tepuel) en la localidad Arroyo Garrido, Paleozoico Superior, provincia de Chubut. *Ameghiniana* 27 (3-4): 225-238.
- Dolianiti, E. 1980. *Rhacopteris* na Formação Poti, Estado do Piauí. *Academia Brasileira de Ciências, Anales* 52 (1): 165-169.
- Doubinger, J. y Álvarez Ramis, C. 1980. Nota sobre la flora de la Formación Ambo, Carbonífero Inferior del Perú. II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires 1978) *Actas* 4: 89-101. Buenos Aires.
- Dawson, J. W. 1860. On an undescribed fossil fern from the lower coal Measures of Nova Scotia. *Canadian Naturalist* 5: 460-461.
- Frenquelli, J. 1943. Acerca de la presencia de *Rhacopteris ovata* en el Paganzo I de Villa Unión, La Rioja. *Revista Museo de La Plata (Nueva serie)* 2 (12): 11-47.
- Frenquelli, J. 1944. Apuntes acerca del Paleozoico Superior del noroeste argentino. *Revista Museo de La Plata. Geología (Nueva serie)* 2: 213-265.
- Galtier, J., Meyer-Berthaud, B. y Brown, R. 1998. The anatomy and seed plant affinities of *Rhacopteris* and *Spathulopteris* foliage from the Dinantian (Lower Carboniferous) of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 88: 197-208.
- García, G. B. 1990. Acerca de la presencia de *Nothorhacopteris argentinica* (Geinitz) Archangelsky en la Formación El Imperial, Paleozoico Superior, Cuenca San Rafael. *Ameghiniana* 27 (1-2): 189-190.
- García, G. B. 1996. Plantas del Carbonífero Superior de la quebrada de Paslean, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 33 (2): 223-225.
- Gothan, W. 1928. Bermerkubgen sur Alt-Carbonflora von Perú, besonders von Paracas. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilagen Band* 59 B: 292-299.
- Gutiérrez, P. R., Césari, S. N. y Martínez, M. 1995. Presencia de *Nothorhacopteris argentinica* (Geinitz) Archangelsky en la Formación Guandacol (Carbonífero) Argentina. *Ameghiniana* 32 (2): 169-172.
- Høeg, A. O., Bose, M. N. y Shukla, B. N. 1955. Some fossil plants from the Po Series of Spiti (N W Himalayas). *Palaeobotanist* 4: 10-13.
- Iannuzzi, R., Azcuy, C. L. y Suárez-Soruco, R. 2003. Fitozona *Nothorhacopteris kellybelenensis-Triphylopteris boliviana*, una nueva unidad bioestratigráfica para el Carbonífero Temprano de Bolivia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 21: 125-131.
- Iannuzzi, R., Díaz Martínez, E. y Suárez Soruco, R. 1999. Los elementos florísticos de la Formación Siripaca (Grupo Ambo, Bolivia) y su contexto bioestratigráfico. *Pesquisas* 26: 21-40.
- Iannuzzi, R., Pfefferkorn, H. W., Díaz Martínez, E., Alleman, V. y Suárez Soruco, R. 1998. Eocarboníferous flora of Siripaca Formation (Ambo Group, Bolivia) and their correlation with the Paracas flora (Ambo Group, Perú). *Boletín de la Sociedad Geológica de Perú* 88: 39-51.
- Jongmans, W. J. 1954. The Carboniferous Flora of Perú. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 2 (5): 189-224.
- Kurtz, F. 1921. Atlas de plantas fósiles de la República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias, Córdoba. Actas* 7: 129-153.
- Lejal-Nicol, A. 1987. Flores nouvelles du Paleozoique et du Mesozoique d'Egypte et du Soudan septentrional. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen A.* 75: 151-248.
- McCoy, F. 1847. On the fossil botany and zoology of the rocks associated with the coal of Australia. *Annals and Magazine of Natural History* 20 (132): 145-157
- Morris, L. N. 1975. The *Rhacopteris* Flora in New South Wales. En: Campbell, K. S. W. (Ed.), *Papers III Gondwana Geology*: 99-108. Australian National University Press, Canberra.
- Morris, L. N. 1980. Carboniferous floral succession in eastern Australia. En: Herbert, C. y Helby, R. (Eds.). *A guide to the Sydney Basin*. Sydney, Department of Mineral Resources, Geological Survey of New South Wales. *Geological Survey of New South Wales Bulletin* 26: 350-358.
- Oberste-Brink, K. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Farne und farnähnlichen Gewächse des Culms von Europa. *Jahrb. kgl. preuss. geol. L. A.* XXXV. I.1. p. 63-153. T. 3-7.
- Pant, D. D. y Srivastava, P. C. 1995. Lower Carboniferous plants from Wallarama Spur of Panjab-Kashmir Himalaya. *Palaeontographica B* 235: 23-49.
- Read, C. B. 1938. The age of the Carboniferous strata of the Paracas Peninsula, Perú. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 28: 396-404.
- Rigby, J. F. 1973. *Gondwanidium* and other similar Upper Paleozoic genera and their stratigraphic significance. *Publications of the Geological Survey of Queensland, Palaeontology Paper* 27: 1-10.
- Seward, A. C. 1922. On a collection of Carboniferous plants from Perú. *Quarterly Journal of the Geological Society London* 78: 278-284.
- Schimper, W. P. 1869. *Traité de Paléontologie Végétale*, Masson Et Cie, Paris, 740 pp.
- Singh, G., Maithy, P. K. y Bose, M. N. 1982. Upper Paleozoic flora of Kashmir Himalaya. *Palaeobotanist* 30 (2): 185-232.
- Steinmann, G. 1929. *Geologie von Perú*. En: Carl Winters (Ed.), (Spanish edition, 1930), Heidelberg, 448 pp.
- Vega, J. C. y Archangelsky, S. 1996. *Austrocalyx jenenensis* Vega and Archangelsky, *gen. et sp. nov.*, a cupulate rhacopteroid pteridosperm from

- the Carboniferous of Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 91: 107-119.
- Vega, J. C. y Archangelsky, S. 2001. Austrocalyxaceae, a new pteridosperm family from Gondwana. *Palaeontographica B* 257: 1-16.
- Walton, J. 1926. Contributions to the knowledge of Lower Carboniferous plants. IV. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, 215: 210-219.
- White, M. E. 1990. *The flowering of Gondwana: the 400 million year story of Australia's plants*. Princeton University Press, 256 pp.