



Réplica al trabajo de Axsmith *et al.* (2007) publicado en *Ameghiniana* 44: 223-230: "The 'New Approach to Corystospermales' and the Antarctic Fossil Record: A Critique"

Analía E. ARTABE^{1,2} y Mariana BREA^{2,3}

Abstract. REPLY TO AXSMITH *ET AL.* 'S (2007) PAPER PUBLISHED IN *AMEGHINIANA* 44: 223-230: "THE 'NEW APPROACH TO CORYSTOSPERMALES' AND THE ANTARCTIC FOSSIL RECORD: A CRITIQUE". This contribution replies to the critique of Axsmith, Taylor and Taylor published in the previous number of *Ameghiniana*. In first place, it is insisted on not admitting 'as unequivocal evidence' the supposed attachment of *Dicroidium odontopteroides* leaf to the axis with short shoots reported by Axsmith *et al.* (2000) at Alfie locality, Antarctica. Furthermore, the present analysis of cupulate organs, described at same locality by Axsmith *et al.* (2000), suggests that *Umkomasia uniramia* belongs to another morphotaxon with peltasperm affinities. It is remarked that in Artabe and Brea's contribution published in *Alcheringa* all the characters present in Argentinean corystosperm stems were analyzed and not one record from Antarctica was ignored nor the evidence that the material provides to the understanding of the corystosperms. In addition, above mentioned Axsmith *et al.* 's paper, has opened the discussion regarding to the Corystospermales concept, the reconstructions used in phylogenetic approaches and the vegetative characters selected in cladistic analysis. The study of Argentinean corystosperm stems allows visualizing the biased use -in cladistics- of discriminative vegetative characters in Medullosales, Cycadales and Corystospermales. As it happens with Medullosales and Cycadales, Corystospermales should include two end members corresponding to the reconstructions proposed for Antarctica and Argentina.

Resumen. En esta contribución se da respuesta a la crítica de Axsmith, Taylor y Taylor publicada en *Ameghiniana* 44: 223-230. En primer lugar, se insiste en no admitir como "evidencia inequívoca" de conexión orgánica a hojas de *Dicroidium odontopteroides* con ramas con braquiblastos reportadas por Axsmith *et al.* (2000) en la localidad de Alfie, Antártida. Asimismo, el análisis del material de la Antártida realizado en el presente trabajo, permite interpretar que los órganos cupulados de *Umkomasia uniramia* deberían asignarse a otro morfogénero probablemente peltaspermóide. Remarcamos que en la contribución de Artabe y Brea publicada en *Alcheringa* se analizaron todos los caracteres que presentan los leños de corystospermas de la Argentina y no se ignoraron los registros de la Antártida, ni las evidencias que dicho material aporta al entendimiento de las corystospermas. Asimismo, el trabajo de Axsmith *et al.*, ya mencionado, abrió la discusión respecto del concepto de Corystospermales, las reconstrucciones utilizadas en los estudios filogenéticos y los caracteres vegetativos seleccionados para realizar análisis cladísticos. El estudio de los tallos de corystospermas de la Argentina, permite visualizar el sesgo que presentan los análisis cladísticos respecto de la utilización de caracteres vegetativos discriminantes en Medullosales, Cycadales y Corystospermales. Como ocurre con las Medullosales y las Cycadales, las Corystospermales deberían incluir dos taxones terminales correspondientes a las reconstrucciones propuestas para la Antártida y la Argentina.

Key words. Corystospermales. Gondwana. Triassic. *Dicroidium* reconstruction.

Palabras clave. Corystospermales. Gondwana. Triásico. Reconstrucción de *Dicroidium*.

Esta réplica tiene por objeto contestar algunas de las afirmaciones realizadas por Axsmith *et al.* (2007)

en la revista *Ameghiniana* en donde los autores complementan una fuerte crítica del trabajo publicado en *Alcheringa* por Artabe y Brea (2003), con la revalidación de un estudio efectuado por Axsmith *et al.* (2000) sobre material de la Antártida. Con el objeto de seguir una línea de razonamiento coherente, se analizarán, en primer lugar, los datos controvertidos de la Antártida y en una segunda sección, el grado de sustento de la crítica al trabajo publicado en *Alcheringa* (2003).

¹División Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. aartabe@museo.fcnym.unlp.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

³Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas, Diamante. CICYTIP-Diamante, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Dr. Materi y España s/n, 3105 Diamante, Entre Ríos, Argentina.

Los datos de Axsmith *et al.* (2000) de la Antártida

Aunque las hojas de *Dicroidium* Gothan *emend.* Townrow son muy abundantes y están ampliamente distribuidas a través de todo el Triásico de Gondwana, la reconstrucción de la planta entera es todavía objeto de un profundo debate. Distintos autores han sugerido para *Dicroidium* hábitos que van desde arbustivo a arborescente (Retallack, 1977, 1980; Petriella, 1978, 1981; Anderson *et al.*, 1998; Anderson y Anderson, 2003). Se han formulado tres reconstrucciones de la planta de *Dicroidium*. Las dos primeras (Retallack y Dilcher, 1988; Petriella, 1978) fueron propuestas con material del sudoeste de Gondwana y utilizan a los troncos de *Rhexoxylon* Bancroft *emend.* Archangelsky y Brett como los tallos de la planta de *Dicroidium*. Así, Retallack y Dilcher (1988) proponen que "*Umkomasia granulata*" probablemente fuera un árbol caduco que dominó los bosques estacionales de las planicies fluviales de tierras bajas en Sudáfrica. La reconstrucción realizada por Petriella (1978) muestra a *Dicroidium* como un árbol palmeriforme de 10 m de altura y está basada en la asociación consistente de *Dicroidium zuberi*-*Rhexoxylon piatnitzkyi* hallada en la Formación Ischigualasto, Argentina (Archangelsky y Brett, 1961; Archangelsky, 1968, 1970).

Meyer-Berthaud *et al.* (1992, 1993) y Taylor (1996) amplían el concepto de la "planta de *Dicroidium*" para incluir no sólo a la alianza de *Dicroidium*-*Rhexoxylon* de África del Sur y América del Sur, sino también a la asociación de *Dicroidium*-*Dadoxylon* encontrada en Antártica. La planta de *Dicroidium* de la Antártida está basada en el material de la Formación Fremouw, e incluye tallos pequeños descritos por Meyer-Berthaud *et al.* (1992, 1993) como *Kykloxylon fremouwensis* Meyer-Berthaud. Estos ejes presentan un anillo de haces primarios que rodean una médula central y, a diferencia de *Rhexoxylon*, no desarrollan xilema secundario anómalo, tienen anillos de crecimiento marcados y ramificación axilar (Meyer-Berthaud *et al.*, 1993; Taylor, 1996; Cúneo *et al.*, 2003). Las bases foliares en conexión con los tallos de *Kykloxylon* Meyer-Berthaud *et al.* exhiben cavidades secretoras semejantes a las que presentan las frondes de *Dicroidium fremouwensis* halladas en la misma localidad (Pigg, 1990). El mismo tipo de cavidades secretoras presentes en las hojas de *D. fremouwensis* (Pigg, 1990), en *Pteruchus fremouwensis* (Yao *et al.*, 1995) y en el tallo de *Kykloxylon fremouwensis* (Meyer-Berthaud *et al.* 1992, 1993) aparecen también en *Umkomasia resinosa* (ejes, pared de la cúpula y tegumento de los óvulos) (Klavins *et al.*, 2002). La presencia de estas cavidades secretoras distintivas ha sido utilizada para unir todos los órganos de la planta (Taylor, 1996; Klavins *et al.*, 2002). Del Fueyo *et al.*

(1995) describieron grandes tallos leñosos *in situ*, provenientes del bosque fósil de Gordon Valley (Triásico Medio, Antártida) que asignaron a *Jeffersonioxylon* Del Fueyo *et al.* Aunque los troncos presentan similitudes anatómicas con las maderas de las podocarpaceas (Del Fueyo *et al.*, 1995) *Jeffersonioxylon* fue asignado a las corystospermas por Cúneo *et al.* (2003) debido a que arraiga en lutitas que contienen abundantes frondes de *Dicroidium*. Estos autores, basándose en análisis depositacionales, concluyen que las hojas de *Dicroidium* y los troncos de *Jeffersonioxylon* fueron producidos por la misma planta.

A partir de todos estos datos, la planta de *Dicroidium* de la Antártida se ha reconstruido como un árbol de ~20-30 m de hábito similar al que tienen las coníferas modernas (Cúneo *et al.*, 2003).

Teniendo en cuenta que la reconstrucción de la planta de *Dicroidium* de la Antártida está basada en que los diferentes órganos (pequeñas ramas: *Kykloxylon fremouwensis*, hojas: *Dicroidium fremouwensis*, estructuras reproductivas masculinas: *Pteruchus fremouwensis* y estructuras reproductivas femeninas: *Umkomasia resinosa*) presentan cavidades secretoras semejantes, es importante resaltar que:

1. En la reconstrucción de la planta de *Dicroidium* de la Antártida se utiliza a los géneros *Kykloxylon* y *Jeffersonioxylon*, aunque material fragmentario de *Rhexoxylon* fue hallado en la Formación Fremouw (Taylor, 1992) en la misma localidad que *Kykloxylon* (Fremouw Peak). Cabe aclarar que *Jeffersonioxylon* fue descrito para la misma formación pero en otra localidad: Gordon Valley.

2. *Rhexoxylon* también presenta cavidades secretoras semejantes a las descritas en las hojas y estructuras reproductivas.

3. A nuestro entender, los argumentos utilizados para relacionar a *Kykloxylon* con *Dicroidium*, *Pteruchus* y *Umkomasia* son también válidos para sostener una vinculación con *Rhexoxylon*.

4. Este tipo de cavidades secretoras están presentes también en *Callistophyton*, *Cordaites* y *Ginkgo* (*cf.* Doyle y Donoghue, 1986).

Luego de estas consideraciones, es necesario remarcar que en Artabe y Brea (2003) se acepta la reconstrucción de *Dicroidium* de la Antártida. Sin embargo, se señala aquí que la vinculación de *Kykloxylon* y *Jeffersonioxylon* con *Dicroidium* presenta el mismo grado de certidumbre que la relación de *Dicroidium* con *Rhexoxylon*. Recientemente, en la Argentina se describió otro tallo corystospermoide *Elchaxylon zavattieriae* (Artabe y Zamuner, 2007) con xilema secundario centrífugo normal. *Elchaxylon* se caracteriza por presentar ejes polixílicos con dos anillos cambiales discontinuos que desarrollan xilema

secundario centrífugo y xilema secundario centrípeto alrededor de los haces de xilema primario mesarco. En esta corystosperma, el crecimiento secundario atípico está restringido al desarrollo localizado de xilema secundario centrípeto (xilema inverso). El xilema secundario centrífugo es normal, picnoxílico y podocarpoide, semejante al descrito para *Jeffersonioxylon* (Del Fueyo *et al.*, 1995; Cúneo *et al.*, 2003).

En cuanto a los datos adicionados por Axsmith *et al.* (2000) que aportan información acerca del hábito de la "planta de *Dicroidium* de la Antártida", los mismos se obtuvieron a partir de impresiones/compresiones colectadas en la localidad "Alfie" (sección superior de la Formación Fremouw-sección inferior de la Formación Falla), en el glaciar Shackleton. Los autores describen órganos cupulados: *Umkomasia uniramia* y hojas: *Dicroidium odontopteroides* en conexión orgánica con ejes cortos que se desarrollan sobre ramas semejantes a las que presenta *Ginkgo biloba* L.

La conexión orgánica de *Dicroidium odontopteroides* a un eje maduro con braquiblastos revalidada por Axsmith *et al.* (2007) en *Ameghiniana*, fue cuestionada por Artabe y Brea (2003). Uno de los revisores (G. Retallack) del manuscrito original de Artabe y Brea enviado a *Alcheringa*, especialista reconocido en floras gondwánicas, sostuvo que había examinado el material original publicado por Axsmith *et al.* (2000) y explícitamente solicitó que se adicionase una frase para aclarar que no se trataba de una conexión orgánica. Holmes y Anderson (2005) tampoco reconocen esta conexión orgánica y dicen que la rama con braquiblastos posiblemente esté relacionada con otras hojas que aparecen en la misma localidad. Según estos autores el único espécimen convincente que muestra hojas de *Dicroidium* en conexión con un eje fue ilustrado por Anderson y Anderson (1983, pl. 88, fig. 1) y corresponde a material hallado en la localidad Little Switzerland de la Formación Molteno (Sudáfrica).

En cuanto a los órganos ovulíferos de *-Umkomasia uniramia-* consisten en un pedúnculo con un par de brácteas que remata en un verticilo terminal de 5-8 cúpulas pediceladas. El pedúnculo se inserta sobre un eje corto (braquiblasto) -sin hojas- que sale de un eje maduro que lleva otros braquiblastos sin hojas.

Teniendo en cuenta las significativas diferencias arquitecturales que presenta esta especie respecto de *Umkomasia* Thomas, Holmes y Anderson (2005) aceptan que esta nueva especie se debería ubicar en un nuevo morfogénero. Anderson y Anderson (2003) consideran que *Umkomasia uniramia* tiene una arquitectura diferente de la del género *Umkomasia* (y no la incluyen en el género) y sostienen que se parece a una *Peltasperma*.

En este sentido, es importante aclarar que las estructuras ovulíferas de las corystospermas son nota-

blemente similares a lo largo del Gondwana. Thomas (1933) delimitó dentro de las *Corystospermaceae*, tres géneros: *Umkomasia*, *Spermatocodon* y *Pilophorosperma*, sobre la base del tipo de ramificación y la morfología de las cúpulas, así como la estructura de la cutícula. *Karibacarbon* Lacey 1976 corresponde a otro género de órganos ovulíferos considerado como corystospermoide y fue creado para material hallado en Zimbabwe (entonces Rhodesia). Respecto de estos cuatro géneros de estructuras ovulíferas, *Spermatocodon* es un género pobremente conocido, basado en especímenes muy fragmentarios, y considerado sinónimo de *Umkomasia* por Anderson y Anderson (2003). *Pilophorosperma* y *Karibacarbon* fueron sinonimizados con *Umkomasia* por Holmes (1987) y Holmes y Ash (1979) basándose en el descubrimiento de especímenes adicionales de Australia. Otros autores consideran que *Karibacarbon* podría asignarse a las *Peltasperma*. Así, Retallack (1977) notó que *Karibacarbon* parecía compartir más caracteres con las *Peltaspermales* que con las *Corystospermales*. Por su parte, Lacey (1976) resaltó que *Dicroidium* y *Lepidopteris* aparecen en la misma localidad con *Karibacarbon*, y quizás este taxón también represente a una *peltasperma* en lugar de una *corystosperma*.

Por lo tanto *Umkomasia* corresponde al morfogénero más ampliamente conocido y consiste en un eje principal que lleva ramas laterales, estas últimas con uno o más pares de cúpulas recurvadas en forma de casco, generalmente uniovuladas. Los óvulos están encerrados dentro de la cúpula, salvo por la micrópila bifida que se extiende más allá del margen distal. Thomas (1933) notó que las ramas laterales presentaban brácteas axilares, pero Holmes (1987) ilustró algunos especímenes sin brácteas y sugirió que podrían haber sido deciduas. Ha habido discrepancia en cuanto a la interpretación y distribución de las estructuras laterales sobre el eje principal, debido a la preservación de los ejes como compresiones / impresiones. Thomas (1933) interpretó a las estructuras reproductivas como un sistema de ramas mientras que Townrow (1962), creyéndolo homólogo de una hoja, como un megasporofilo. Las estructuras ovulíferas permineralizadas asignadas a *Umkomasia resinosa* descritas por Klavins *et al.* (2002) para el Triásico Medio de la Antártida certifican que las ramas laterales corresponden a ejes con crecimiento determinado que llevan, con distribución helicoidal, megasporofilos recurvados (cúpulas) y pedicelados con uno o dos óvulos unitegumentados abaxiales. Las cúpulas son bilobadas con apertura ventral y dorsal o unilobadas con una única apertura ventral y tienen una corteza parenquimatosa dividida en dos zonas con abundantes cavidades secretoras. Los óvulos son pequeños, ortótropos y poseen un tegumento delgado que contiene numerosas cavidades secretoras. Los

óvulos se insertan por su base y el tegumento presenta un ápice bífido que se proyecta por fuera de los lóbulos de la cúpula. De acuerdo con la diagnosis enmendada de *Umkomasia* (Klavins *et al.*, 2002) los órganos reproductivos ovulíferos corresponden a un sistema de ramas tridimensional con al menos dos órdenes de ramificación; las ramas de último orden llevan cúpulas distribuidas helicoidalmente; las cúpulas son pediceladas o sésiles, recurvadas, ovoides, divididas en dos lóbulos bien definidos por hendiduras adaxiales y abaxiales o no lobuladas con una sola hendidura abaxial alargada; cada cúpula lleva uno o dos óvulos abaxiales; los óvulos presentan tegumento con ápice extendido y bífido. Parece entonces bastante claro que *Umkomasia uniramia* no comparte los caracteres diagnósticos del género *Umkomasia*.

En respuesta al trabajo de Axsmith *et al.* (2007, p. 224) se especifica que no se malinterpretó la información de la Antártida. En este sentido, se reitera que no se acepta la evidencia "inequívoca" de conexión orgánica de ramas con braquiblastos con hojas de *Dicroidium odontopteroides* (Axsmith *et al.*, 2007, p. 225, Fig. 1A-B). Esto se suma al hecho de que *Umkomasia uniramia* debería asignarse a otro morfógeno probablemente peltaspermoide.

Grado de sustento de la crítica de Axsmith *et al.* (2007) al trabajo publicado en *Alcheringa* por Artabe y Brea (2003)

Axsmith *et al.* (2007) sostienen que aunque todavía se está debatiendo la manera exacta en que se sintetizarían las propuestas filogenéticas basadas en datos morfológicos/paleobotánicos y moleculares, no existirían dudas acerca de que la evaluación transparente de los caracteres potencialmente relevantes, seguidos por la aplicación de los algoritmos en cladística, continuará siendo lo esencial en la Sistemática filogenética y en este sentido clasifican al estudio realizado por Artabe y Brea (2003) como precladístico. Sin embargo, un análisis detallado de los estudios cladísticos demuestra que no se ha realizado una evaluación clara de algunos de los caracteres que presentan los tallos de las corystospermas, y por ello es que se consideró necesario realizar -en primera instancia- un estudio minucioso sobre los caracteres del grupo.

Posición de las Medullosales, Cycadales y Corystospermales en los esquemas filogenéticos y evaluación de los caracteres utilizados

Es importante resaltar que aunque la vinculación de las Medullosales con las Cycadales ha sido postu-

lada por muchos investigadores (Worsdell, 1906; Delevoryas, 1955; Stewart y Rothwell, 1993) sólo en algunos análisis cladísticos estos grupos aparecen directamente relacionados, y se agrupan en el mismo clado (Crane, 1985) o las Medullosales aparecen como basales de las Cycadales (Nixon *et al.*, 1994; Rothwell y Serbet, 1994). En los análisis cladísticos de Doyle (1996), Hilton y Bateman (2006) y Bateman *et al.* (2006), las Cycadales se incluyen dentro de las pteridospermas, pero no aparecen directamente relacionadas con las Medullosales.

Las corystospermas generalmente se representan -en los análisis filogenéticos- como una sola terminal compuesta por varios morfotaxones (asignados a las Corystospermales) y codificado para esos órganos. Así, Crane (1985), Doyle y Donoghue (1986, 1987, 1992), codifican a las corystospermas como un término que incluye a las características de *Dicroidium*, *Rhexoxylon*, *Pteruchus* y *Umkomasia*. Cabe aclarar que aunque ésta podría ser la reconstrucción más apropiada para las formas que aparecen en el sudoeste de Gondwana, en estos trabajos se interpretan a las estructuras reproductivas como homólogas de las hojas y se las codifica como megasporofilos/microsporofilos (*sensu* Townrow, 1962). Rothwell y Serbet (1994) consideran a la reconstrucción de *Dicroidium* realizada para la Antártida e incluyen la asociación *Dadoxylon/Dicroidium* sumado a las estructuras reproductivas: *Pteruchus* y *Umkomasia*; incluyen además, características de las Petriellales en las estructuras reproductivas femeninas (*cf.* Doyle, 1996; Taylor *et al.*, 2006). En análisis cladísticos recientes Hilton y Bateman (2006) codifican a las corystospermas siguiendo el criterio de Crane (1985) y Doyle (1996) e incluyen detalles de la anatomía del leño de Meyer Berthaud *et al.* (1993), del hábito consignado por Axsmith *et al.* (2000) para las corystospermas y los datos de las estructuras reproductivas de Klavins *et al.* (2002).

En cuanto a los caracteres vegetativos, la mayoría de los estudios filogenéticos utilizan al tipo de estela como carácter, consignando a las eustelas como derivadas de protostelas. Las estelas de las medullosas, Cycadales y Corystospermales se interpretan como eustelas modificadas (Basinger *et al.*, 1974). Por ejemplo, Crane (1985) en el análisis de los caracteres vegetativos, considera solamente el tipo de estela y codifica a la Medullosales como protostélicas mientras que a las Cycadales y a las Corystospermales como eustélicas. Para designar las particularidades que presentan medullosas, Cycadales y Corystospermales, como el desarrollo de xilema secundario inverso o 'polixilia', Doyle y Donoghue (1986, 1992) consideran que el carácter tipo estelar posee tres estados: protostelas (0), eustelas con xilema secundario solamente externo (1), y eustelas con xilema secundario interno (2). Estos au-

tores codifican a las Medullosales como protostélicas, a las Cycadales como eustélicas con xilema secundario externo solamente y a las Corystospermales como eustélicas con xilema secundario interno. Rothwell y Serbet (1994) desglosan este carácter compuesto en dos, y consideran al tipo de estela: carácter 16 (protostela 0, eustela 1) y a la distribución del xilema secundario: carácter 19 (xilema secundario sólo externo 0, xilema secundario externo e interno 1). Estos autores piensan que sólo *Quaestora* Mapes y Rothwell presenta protostelas, mientras que *Medullosa* Cotta, las Cycadales y las Corystospermales presentan eustelas. En cuanto al desarrollo del xilema secundario centrípeta lo consignan en *Medullosa*, y para ellos no está presente en Cycadales y Corystospermales. Nixon *et al.* (1994) codifican el tipo estelar como no aditivo en protostelas 0, eustelas 1, poliestelas 2, y consignan a las Medullosaceae y Cycadaceae como polistélicas y a las Zamiaceae, Stangeriaceae y corystospermas como eustélicas. Asimismo consideran a las Cycadaceae como poliestélicas, de acuerdo con el trabajo de Stevenson (1990). Sin embargo este autor no menciona la existencia de "poliestelia" en Cycadales y describe polixilia en *Cycas*, *Encephalartos*, *Macrozamia* y *Lepidozamia*. Cabe aclarar que el desarrollo de xilema secundario inverso (o 'poliestelia') no es necesariamente sinónimo de la polixilia centrífuga (formación de anillos supernumerarios de xilema/floema) que marca Stevenson (1990). En un nuevo estudio filogenético, Doyle (1996) elimina el carácter presencia de xilema inverso (ausente/presente) de Rothwell y Serbet (1994) debido a que lo considera polimórfico en Medullosales (presente en *Medullosa*, pero no en *Quaestora*), en Cycadales y Corystospermales. Por último Hilton y Bateman (2006) utilizan el tipo estelar y el desarrollo de "poliestelia" como caracteres diferentes y consignan poliestelia presente en *Medullosa* y Cycadaceae, y ausente en Zamiaceae y Corystospermales. Parecería que estos autores también utilizan poliestelia como sinónimo de polixilia centrífuga.

Como resultado de este análisis se observa que respecto de las corystospermas los autores utilizan conceptos del grupo no equivalentes (o terminales codificadas según la reconstrucción que aceptan).

Otro problema más general que podría afectar los resultados en los análisis cladísticos corresponde al sesgo en la utilización de los caracteres vegetativos de las estelas de Pteridospermas como Medullosales, Corystospermales y Cycadales. En este sentido sólo algunas propuestas consideran al desarrollo de xilema inverso como un carácter (Rothwell y Serbet, 1994; Hilton y Bateman, 2006). Ningún análisis considera al desarrollo de polixilia centrífuga, haces medulares y polixilia centrípeta.

Axsmith *et al.* (2007) enfatizan que el crecimiento secundario anómalo no es necesariamente un carác-

ter distintivo para las corystospermas debido a que *Kykloxylon* y *Jeffersonioxylon* presentan xilema secundario normal. Aunque Cúneo *et al.* (2003) consideran a *Jeffersonioxylon* como una corystosperma, la asignación formal no ha sido realizada. Es de destacar, que *Jeffersonioxylon* sólo fue definido sobre la base del xilema secundario ya que la medula, el xilema primario y la corteza no esta preservada. El xilema secundario, a pesar de que se define como normal (Del Fueyo *et al.* 1995, pág. 113, Fig. 2) muestra las típicas cuñas de xilema secundario centrífugo inconfundiblemente corystospermoides. Independientemente del hecho de que el crecimiento anómalo alcance a todos o a parte de los géneros de corystospermas, en otros grupos como Medullosales y Cycadales, a estos caracteres no se los ha considerado como simplemente adaptativos, se los ha utilizado en los análisis cladísticos y se les ha atribuido significado filogenético (Rothwell y Serbet, 1994).

Axsmith *et al.* (2007) también cuestionan del trabajo de Artabe y Brea (2003) que la hipótesis de evolución de caracteres está planteado solamente en troncos y para una región de Gondwana. Muchos autores han considerado al crecimiento metamérico de las plantas como un obstáculo para realizar ciertos estudios evolutivos, sin embargo la construcción modular es justamente lo que permite realizar análisis evolutivos en las partes individuales (Mosbrugger, 1995; Raff y Raff, 2000; Olson y Rosell, 2006). En los estudios de plantas fósiles estos análisis se justifican además ya que los diferentes órganos se preservan en general en forma desarticulada. Cabe aclarar que en primera instancia se quiso realizar un análisis de los caracteres presentes en los troncos de corystospermas de la Argentina. Posteriormente a la publicación del trabajo de Artabe y Brea (2003), se ha registrado en el país, un nuevo género de Corystospermales (*Elchaxylon* Artabe y Zamuner 2007) y se ha reanalizado una especie de *Rhexoxylon* [*Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Bodnar] presente en la Formación Cortaderita (Bodnar, en prensa). El análisis integral de los troncos de corystospermas con una metodología cladista está en elaboración (Bodnar, 2007).

Cuneumxylon spallettii Artabe y Brea 2003 del Triásico Medio de la Formación Paramillo de la Argentina fue asignado a las Corystospermaceae porque presenta, como *Rhexoxylon*, dos tipos de crecimiento secundario centrífugo atípico. El primero muestra actividad desigual de porciones diferentes del cambium en la circunferencia del eje, por consiguiendo la reducción de la actividad cambial a ciertas áreas restringidas desencadena el desarrollo de las típicas cuñas de xilema secundario centrífugo que a su vez, a menudo se dividen. El segundo tipo de crecimiento secundario anómalo produce polixilia centrífuga. La polixilia centrífuga también aparece en al-

gunas medullosas pérmicas y en la Cycadales -tanto en la familia Cycadaceae como en las Zamiaceae (en donde es un carácter polimórfico; aparece en todos los géneros de la Tribu Encephalarteae, Subfamilia Encephalartoideae). Es importante aclarar que *Cuneumxylon* y *Tranquiloxyton* Herbst y Lutz 1995, otras corystospermas de la Argentina, desarrollan protoxilema endarco (al igual que *Kykloxyton*) y no generan xilema inverso ni sistema de haces medulares.

El género *Rhexoxyton* se diferencia de *Cuneumxylon* y *Tranquiloxyton* porque tiene protoxilema mesarco, xilema inverso y desarrolla un sistema de haces medulares. La redefinición del sistema cilíndrico de *Rhexoxyton* (Artabe y Brea, 2003) constituido por segmentos de xilema primario mesarco con xilema secundario centrífugo y xilema secundario centrípeta (o inverso) permitió -por comparación con Medullosales y Cycadales- explicar la aparición de la polixilia centrípeta presente en las distintas especies de *Rhexoxyton*. La producción de xilema secundario centrípeta (inverso), así como la aparición de caracteres derivados: presencia de haces medulares, ausencia de haces medulares y polixilia centrípeta se registran como caracteres polimórficos en Medullosales, Cycadales y Corystospermales.

La presencia de xilema inverso y haces medulares en *Rhexoxyton* y la ausencia de estos caracteres en *Tranquiloxyton* y *Cuneumxylon* permitió la elaboración de dos líneas evolutivas. Es cierto que esta hipótesis no se puso a prueba mediante una metodología cladista (*sensu* Axsmith *et al.*, 2007). Sin embargo, en grupos emblemáticos de Pteridospermas como las Medullosales, tampoco se han realizado estudios filogenéticos que avalen las semofilesis propuestas. Un ejemplo bastante claro de esta situación aparece en Stewart y Rothwell (1993) respecto del origen y evolución estelar en Medullosales. Estos autores resumen la opinión de Stewart y Delevoryas (1952) y Delevoryas (1955), que a partir de *Sutcliffia* Scott, visualizan dos tendencias evolutivas principales dentro de las Medullosaceae. Una, es descrita como una rama lateral y según estos autores, probablemente corresponde a un grupo terminal que no da origen a otros taxones. Como ocurre en *Medullosa noei* Steidtmann, en esta línea se observa que la fusión ontogénica se correlaciona con la fusión filética de numerosos segmentos vasculares, determinando una estabilización de los segmentos vasculares en dos o tres. La segunda línea de evolución está caracterizada por la expansión y fusión filética de los segmentos vasculares determinando la formación de ejes con muchas de las características presentes en las cycadales monostélicas. Desde los tallos de Medullosales con dos o tres segmentos vasculares -y para producir ejes monostélicos con varios segmentos más internos

de menor tamaño (*Medullosa leuckartii* Goepert y Sterzel)- se requiere de la fusión filética tangencial de los segmentos perisféricos mayores, para formar un anillo vascular continuo (*M. stellata* Cotta). Los tallos monostélicos presentan dos anillos de xilema secundario concéntricos, uno con desarrollo secundario centrífugo y otro con desarrollo secundario centrípeta. En *Medullosa stellata*, como otras medullosas pérmicas, se observan pequeños segmentos vasculares internos. El género *Colpoxylon* Brongniart presenta fusión tangencial de los segmentos vasculares perisféricos, pero a diferencia de *Medullosa* no tiene segmentos vasculares internos. El tallo de *Colpoxylon* según Delevoryas (1955) y Stewart y Rothwell (1993) es -de todas las Pteridospermas- el que más se aproxima al de una cycadal. Según estos autores las cycadales hacen su primera aparición en el Pérmico, originándose de las medullosas carboníferas/pérmicas. En la revisión realizada para los morfotaxones de tallos de Pteridospermas del Paleozoico Superior (Dunn, 2006), se reconocen a las Medullosaceae por una única sinapomorfía: las bases foliares están vascularizadas por trazas que se producen en varios nudos diferentes. En este mismo trabajo se reconocen para esta familia a 4 morfotaxones de tallos: *Medullosa*, *Colpoxylon*, *Sutcliffia*, y *Quaestora* (aunque *sensu* Dunn, 2006 *Colpoxylon* debería incluirse en *Medullosa*).

Se quiere clarificar en este punto que en Artabe y Brea (2003) no se postularon a las Medullosales como ancestros de las Corystospermales, simplemente se señalaron todos los procesos -que en relación con la evolución estelar- se observan en común con este grupo y con las cycadales. La cita textual dice: "Las Corystospermaceae se interpretan generalmente como un grupo aislado de "pteridospermas" probablemente más estrechamente relacionadas con las peltaspermas. Petriella (1981) concluyó que las Corystospermaceae corresponden a un orden independiente (Corystospermales) dentro de las Pteridospermopsida. Este autor indica que presentan las mayores afinidades con las Peltaspermales, con las que constituye la Subclase Peltaspermidae. Meyen (1987) ubica a las Corystospermaceae en el Orden Peltaspermales (Clase Ginkgoopsida) junto con las Cardiolipidaceae, Peltaspermaceae y Trichopitiaceae. En los análisis cladísticos de plantas con semilla, Crane (1985) relaciona a las Corystospermales con las anthophytas (Bennettitales, Pentoxylales, Gnetales y angiospermas) como su taxón hermano directo, mientras Doyle y Donoghue (1986) consideran a las Corystospermales como grupo hermano de las anthophytas, junto con las Cycadales, Peltaspermales, Caytoniales y Glossopteridales (ver Crane, 1988). En oposición a la distribución eminentemente gondwánica del grupo, algunos autores señalan un origen extragondwánico (Petriella, 1981; Retallack, 1977; Meyen, 1987), mientras que otros como Archangelsky (1996) piensan que *Botrychiopsis* Kurtz probablemente pertenece al grupo de

pteridospermas ancestral de las cuales podrían haber evolucionado las corystospermas mesozoicas. Aunque algunos caracteres morfológicos de las frondes y las pocas fructificaciones conocidas son comparables, no se han encontrado todavía los tallos de Botrychiopsis". Es importante señalar el hallazgo reciente de tallos asignados al género *Amosioxylon* Césari *et al.* (2005) en el Carbonífero Superior de la Argentina, caracterizados por la presencia de varios segmentos vasculares primarios rodeados por xilema secundario. Césari *et al.* (2005) interpretan que este género podría corresponder a una pteridosperma paleozoica primitiva del Gondwana como las Austrocalyxaceae (Vega y Archangelsky, 2001). No obstante estas formas no se habían descrito en tiempos de la presentación y publicación del trabajo de Artabe y Brea (2003). En Artabe y Brea (2003) se comparó a las Corystospermales con las Medullosales y Cycadales, porque sólo estos grupos dentro de las gimnospermas presentan: a) polixilia centrífuga, b) xilema inverso y c) haces medulares desordenados o d) ordenados (polixilia centrípeta). Asimismo es importante remarcar que Pigg (1990) analiza la estructura interna del raquis de una especie de *Dicroidium* de la Antártida, y sostiene que se parece a los ráquises de *Cycas* lo que valida nuestra comparación.

Conclusiones

Formalmente la crítica de Axsmith *et al.* (2007) no se condice o tergiversa lo expuesto en Artabe y Brea (2003). En este sentido el resumen del trabajo de Artabe y Brea (2003) es ilustrativo en cuanto a los objetivos de la contribución. Respecto del tono elevado del trabajo de Axsmith *et al.*, evidente para cualquier lector, preferimos no hacer comentarios. Teniendo en cuenta que la descripción detallada junto con la comparación de las unidades taxonómicas sigue siendo una de las herramientas fundamentales para la determinación sistemática, remarcamos que en Artabe y Brea (2003) se analizaron todos los caracteres que presentan los leños de Corystospermales de la Argentina y no se ignoraron los registros de la Antártida, ni las evidencias que dicho material aporta al entendimiento de las corystospermas.

Asimismo el estudio de los tallos de corystospermas de la Argentina, permite visualizar el sesgo que presentan los análisis cladísticos respecto de la utilización de caracteres vegetativos discriminantes en Medullosales, Cycadales y Corystospermales. Del estudio de Artabe y Brea (2003) surge que, en los análisis cladísticos, se debería considerar además del pasaje de protostela a eustela, el desarrollo de xilema inverso, Ausente (0), Presente (1); la producción de

haces medulares a partir del [xilema inverso (0), haces medulares desordenados (1), haces medulares ausentes (2), haces medulares ordenados (o polixilia centrípeta) (3)]; y por último la producción de polixilia centrífuga [xilema secundario centrífugo normal (0), polixilia centrífuga (1)]. Por lo tanto, como ocurre con las Medullosales y las Cycadales, las Corystospermales deberían incluir dos taxones terminales correspondientes a las reconstrucciones propuestas para la Antártida y la Argentina. Los datos aportados por Axsmith *et al.* (2000) no contribuyen a la reconstrucción de *Dicroidium* de la Antártida debido a que no resulta convincente la supuesta conexión orgánica entre *Dicroidium odontopteroides* y la rama con braqui-blastos. Asimismo *Umkomasia uniramia* correspondería a un morfógeno diferente con afinidades probablemente peltaspermoides.

Bibliografía

- Anderson, J.M. y Anderson, H.M. 1983. *Palaeoflora of Southern Africa Molteno Formation (Triassic)*. Volume I, Parts 1-2. Introduction: *Dicroidium*. A.A. Balkema, Rotterdam, 227 pp.
- Anderson, J.M. y Anderson, H.M. 2003. Heyday of the Gymnosperms: Systematics and Biodiversity of the Late Triassic Molteno Fructifications. *Strelitzia* 15. National Botanical Institute, Pretoria, South Africa, 398 pp.
- Anderson, J.M., Anderson, H.M. y Cruickshank, A.R.I. 1998. Late Triassic ecosystems of the Molteno/Lower Elliot Biome of Southern Africa. *Palaeontology* 41: 387-421.
- Archangelsky, S. 1968. Studies on Triassic fossil plants from La Argentina IV. The leaf genus *Dicroidium* and its possible relation to *Rhexoxylon* stems. *Palaeontology* 11: 500-512.
- Archangelsky, S. 1970. *Fundamentos de Paleobotánica*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata. Serie técnica y Didáctica 10: 347 pp.
- Archangelsky, S. 1996. Aspects of Gondwana paleobotany: gymnosperms of the Paleozoic - Mesozoic transition. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 287-302.
- Archangelsky, S. y Brett, D. 1961. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. 1. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 706B 244: 1-19.
- Artabe, A. y Brea, M. 2003. A new approach to Corystospermales based on Triassic permineralized stems from Argentina. *Alcheringa* 27: 209-229.
- Artabe, A. E. y Zamuner, A. B. 2007. *Elchaxylon*, a new corystosperm permineralized stem from Late Triassic of Argentina. *Alcheringa* 31: 85-96.
- Axsmith, B.J., Taylor E.L. y Taylor T.N. 2007. The "New Approach to Corystospermales" and the Antarctic Fossil Record: A Critique. *Ameghiniana* 44: 223-230.
- Axsmith, B.J., Taylor E.L., Taylor T.N. y Cúneo N.R. 2000. New perspectives on the Mesozoic seed fern Order Corystospermales based on attached organs from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 87: 757-768.
- Basinger, J.F., Rothwell, G.W. y Stewart, W.N. 1974. Cauline vasculature and leaf trace production in medullosan pteridosperms. *American Journal of Botany* 61: 1002-1015.
- Bateman, R.M., Milton, J. y Rudall, P.J. 2006. Morphological and molecular phylogenetic context of the angiosperms: contrasting the 'top-down' and 'bottom-up' approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers. *Journal of Experimental Botany* 57: 3471-3503.

- Bodnar, J. 2007. Patrones evo-devo en tallos de Corystospermaceae (Corystospermales, Gymnospermopsida). *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina (Corrientes, 2007), Ameghiniana Suplemento Resúmenes*: 22R.
- Bodnar, J. en prensa. *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) comb. nov., a species of permineralized stems newly assigned to the Corystospermaceae, from the Triassic of Argentina. *Alcheringa*.
- Césari, S.N., Archangelsky, S. y Vega, J.C. 2005. Anatomy of a new probable pteridosperm stem from the Late Carboniferous of Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales n.s.* 7: 7-15.
- Crane, P.R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 716-793.
- Crane, P.R. 1988. Major clades and relationships in the "Higher" Gymnosperms. En: C.B. Beck (ed.), *Origen and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 218-272.
- Cúneo, N.R., Taylor, E.L., Taylor, T.N. y Krings, M. 2003. *In situ* fossil forest from the Upper Fremouw Formation (Triassic) of Antarctica: Paleoenvironmental setting and paleoclimate analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 197: 239-261.
- Delevoryas, T. 1955. The Medullosae-structure and relationships. *Palaeontographica B* 97: 114-67.
- Del Fueyo, G.M., Taylor E.L., Taylor T.N. y Cúneo, N.R. 1995. Triassic wood from the Gordon Valley, central Transantarctic Mountains, Antarctica. *International Association of Wood Anatomists Journal* 16: 111-126.
- Doyle, J.A. 1996. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *International Journal of Plant Sciences* 157: S3-S39.
- Doyle, J.A. y Donoghue, M.J. 1986. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: An experimental cladistic approach. *The Botanical Review* 52: 321-341.
- Doyle, J.A. y Donoghue, M.J. 1987. The importance of fossils in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. *Review of Palaeobotany and Palynology* 50: 63-96.
- Doyle, J.A. y Donoghue, M.J. 1992. Fossils and seed plant phylogeny reanalyzed. *Brittonia* 44: 89-106.
- Dunn, M.T. 2006. A Review of permineralized seed fern stems of the Upper Paleozoic. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133: 20-32.
- Herbst, R. y Lutz, A.I. 1995. *Tranquilloxylon petriellai* nov. gen. et sp., (Pteridospermales) from the Upper Triassic Laguna Colorado Formation, Santa Cruz province, Argentina. *Ameghiniana* 32: 231-236.
- Hilton, J. y Bateman, R.M. 2006. Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133: 119-168.
- Holmes, W.B.K. 1987. New corystosperm ovulate fructifications from the Middle Triassic of eastern Australia. *Alcheringa* 11: 165-173.
- Holmes, W.B.K. y Anderson, H.M. 2005. The Middle Triassic megafossil flora of the Basin Creek Formation, Nymboida Coal Measures, New South Wales, Australia. Part 4. Umkomasiaceae, *Dicroidium* and affiliated fructifications. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 126: 1-37.
- Holmes, W.B.K. y Ash, S.R. 1979. An early Triassic megafossil flora from the Lorne Basin, New South Wales. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 103: 47-70.
- Klavins, S.D., Taylor, T.N. y Taylor, E.L. 2002. Anatomy of *Umkomasia* (Corystospermales) from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 89: 664-676.
- Lacey, W.S. 1976. Further observation on the Molteno flora of Rhodesia. *Arnoldia* 7: 1-14.
- Meyen, S.V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, London, 432 pp.
- Meyer-Berthaud, B., Taylor, E.L. y Taylor, T.N. 1992. Reconstructing the Gondwana seed fern *Dicroidium*: evidence from the Triassic of Antarctica. *Geobios* 25: 341-344.
- Meyer-Berthaud, B., Taylor, T.N. y Taylor, E.L. 1993. Petrified stems bearing *Dicroidium* leaves from the Triassic of Antarctica. *Palaeontology* 36: 337-356.
- Mosbrugger, V. 1995. Heterochrony and the evolution of land plants. En: K.J. Mcnamara (ed.), *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley and Sons, Chichester, England, pp. 93-105.
- Nixon, K.C., Crepet, W.L., Stevenson, S. y Friis, E.M. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 484-533.
- Olson, M.E. y Rosell, J.A. 2006. Using heterochrony to detect modularity in the evolution of stem diversity in the plant family Moringaceae. *Evolution* 60: 724-734.
- Petriella, B. 1978. La reconstrucción de *Dicroidium* (Pteridospermopsida, Corystospermaceae). *Obra del Centenario del Museo La Plata* 5: 107-110.
- Petriella, B. 1981. Sistemática y vinculaciones de las Corystospermaceae H. Thomas. *Ameghiniana* 18: 221-234.
- Pigg, K.B. 1990. Anatomically preserved *Dicroidium* foliage from the central Transantarctic Mountains. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66: 129-145.
- Raff, E.C. y Raff, R.A. 2000. Dissociability, modularity, evolvability. *Evolution and Development* 2: 235-237.
- Retallack, G.J. 1977. Reconstructing Triassic vegetation of eastern Australasia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland. *Alcheringa* 1: 247-277.
- Retallack, G.J. 1980. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney Basin. En: A Guide to the Sydney Basin. *Bulletin of the Geological Survey New South Wales* 26: pp. 385-430.
- Retallack, G.J. y Dilcher, D.L. 1988. Reconstructions of selected seed ferns. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1010-1057.
- Rothwell, G.W. y Serbet, R. 1994. Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis. *Systematic Botany* 19: 443-482.
- Stevenson, D.W. 1990. Morphology and systematics of the Cycadales. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 57: 8-55.
- Stewart, W.N. y Delevoryas, T. 1952. Bases for determining relationships among the Medullosaceae. *American Journal of Botany* 39: 505-516.
- Stewart, W.N. y Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*, Second edition. Cambridge University Press, New York, 521 pp.
- Taylor, E.L. 1992. The occurrence of a *Rhexoxylon*-like stem in Antarctica. *Courrier Forschungsinstitut Senckenberg* 147: 183-189.
- Taylor, E.L. 1996. Enigmatic gymnosperms? Structurally preserved Permian and Triassic seed ferns from Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 303-318.
- Taylor, E.L., Taylor, T.N., Kerp, H. y Hermsen, E.J. 2006. Mesozoic seed ferns: Old paradigms, new discoveries. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133: 62-82.
- Townrow, J.A. 1962. On *Pteruchus*, a microsporophyll of the Corystospermaceae. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* 6: 287-320.
- Thomas, H.H. 1933. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 222B: 193-265.
- Vega, J.C. y Archangelsky, S. 2001. Austrocalyxaceae, a new pteridosperm Family from Gondwana. *Palaeontographica* 257: 1-16.
- Worsdell, W.C. 1906. The structure and origin of the Cycadaceae. *Annals of Botany* 20: 129-155.
- Yao, X., Taylor, T.N. y Taylor, E.L. 1995. The corystosperm pollen organ *Pteruchus* from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 82: 535-546.

Recibido: 31 de octubre de 2007.

Aceptado: 26 de diciembre de 2007.