



Primer registro de *Neocalamites* (Halle) Vladimirovicz en el Pérmico de Gondwana

Ignacio Hernán ESCAPA¹ y Néstor Rubén CÚNEO¹

Abstract. FIRST RECORD OF *NEOCALAMITES* (HALLE) VLADIMIROVICZ IN THE PERMIAN OF GONDWANA. Plant remains assigned to the genus *Neocalamites* (Halle) Vladimirovicz are described for the first time in the Permian of Gondwana. The studied material consists of impressions and compressions from the La Golondrina Formation, Santa Cruz Province. It is represented by ribbed axes and foliar whorls and strobili composed of whorled sporangiophores without bracts. Based on taphonomic evidence and close association both taxa were likely parts of the same plant (*Neocalamites* sp.). The inclusion of this taxon in the family Equisetaceae, as well as its phylogenetic relationships as part of the equisetalean clade, are discussed.

Resumen. Se describen por primera vez para el Pérmico de Gondwana restos plantíferos asignables al género *Neocalamites* (Halle) Vladimirovicz. El material estudiado, impresiones y compresiones, procede de la Formación La Golondrina, Santa Cruz, y consiste de ejes carenados con verticilos foliares y estróbilos con verticilos de esporangióforos, sin brácteas. Sobre bases tafonómicas e íntima asociación, se considera que ambos órganos pudieron formar parte de la misma planta (*Neocalamites* sp.). Se discute la inclusión de este taxón en la familia Equisetaceae como así también aspectos filogenéticos del mismo dentro del clado de las Equisetales.

Key words. Equisetales. Permian. La Golondrina Fm. Santa Cruz. Patagonia. Systematics. Taxonomy.

Palabras clave. Equisetales. Pérmico. Formación La Golondrina. Santa Cruz. Patagonia. Sistemática. Taxonomía.

Introducción

El registro de *Neocalamites* (Halle) Vladimirovicz ha estado relacionado tradicionalmente con asociaciones florísticas del período Triásico (y en menor frecuencia del Jurásico) en casi todo el mundo. Sin embargo, a partir de los materiales dados a conocer en la presente contribución, la historia de este taxón se puede ahora extender al Pérmico Superior, lo cual representaría el registro más antiguo a nivel gondwánico, y probablemente también a escala global.

Las esfenópsidas en general se encuentran representadas en la región Patagónica ya desde el Pérmico Inferior en la Formación Río Genoa (Feruglio, 1951; Archangelsky, 1960; Cúneo *et al.*, 1993; Escapa y Cúneo, 2004a; Escapa y Cúneo, 2005; Cúneo y Escapa, 2006), donde muestran una importante diversidad tanto del orden Equisetales como Sphenophyllales. Este registro continúa más tarde en la Formación La Golondrina del Pérmico Inferior alto/Superior bajo, donde los mismos órdenes se en-

cuentran representados aunque con una menor diversidad (Archangelsky, 1958, 1960; Escapa y Cúneo, 2002). Esta última unidad, de la que provienen los materiales aquí estudiados, es conocida desde largo tiempo atrás por su riqueza paleoflorística donde dominan principalmente grupos como las glossopterídeas y los helechos, con participación secundaria de esfenofitas, cordaitales y licofitas entre otros. En particular, las esfenofitas ocurren saltuariamente, habiéndose identificado hasta el presente los géneros *Sphenophyllum* (*S. thonii* Mahr, *S. speciosum* (Royle) Zeiller) y *Annularia* (*A. kurtzii* Archangelsky) (Archangelsky, 1960); a los cuales debe incorporarse ahora *Neocalamites* como nuevo representante del grupo en el Pérmico de Patagonia.

Neocalamites (Halle) Vladimirovicz es un género definido para estróbilos asociados a ejes del tipo *Neocalamites* Halle, de distribución cosmopolita durante el Triásico.

Desde el punto de vista sistemático, *Neocalamites* fue incluido clásicamente en la familia Apocalamitaceae Radczenko, junto con los géneros *Apocalamites* Radczenko y *Angarotheca* Chachlov (Boureau, 1964). Sin embargo, existen otras propuestas sistemáticas que sugieren incluir estos géneros dentro de la familia Equisetaceae a partir de las características

¹Museo Paleontológico Egidio Feruglio. Avenida Fontana 140, 9100 Trelew, Chubut, Argentina.
iescapa@mef.org.ar y rcuneo@mef.org.ar

morfológicas compartidas entre estos taxones, principalmente en sus partes reproductivas (Good, 1975; Meyen, 1987).

El objetivo de este trabajo es dar a conocer el estudio sistemático de los ejemplares hallados en la Formación La Golondrina, como así también discutir las propuestas sistemáticas supragenéricas existentes para los géneros incluidos tradicionalmente dentro de la familia Apoclamitaceae. El presente estudio es parte de un análisis sistemático y filogenético más amplio del orden Equisetales, dirigido a esclarecer aspectos evolutivos del mismo, particularmente en lo concerniente a las relaciones filogenéticas entre la amplia variedad de taxones presentes durante el Paleozoico Superior, como así también dilucidar aspectos vinculados con el origen del género *Equisetum*, único representante viviente de este otrora diverso y exitoso grupo.

Materiales y métodos

Los ejemplares estudiados provienen de la Formación La Golondrina (aflorante en la localidad tipo de la Formación -Laguna Polina- en el bajo de la Leona, noreste de la provincia de Santa Cruz (figura 1), en niveles referidos a la transición entre el Miembro medio (Laguna Polina) y el Miembro superior (Dos Hermanos) (figura 2) de la mencionada unidad (Archangelsky, 1958; Jalfin, 1990). La asociación hallada en estos niveles es referida a la zona *Asterotheca singerii* Archangelsky del Pérmico tardío temprano (Archangelsky y Cúneo, 1985). Los materiales se encuentran depositados en la Colección Paleobotánica de la División Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (BA Pb).

Para las descripciones se utilizó la terminología corriente para las articuladas fósiles, y se adoptó la clasificación supragenérica propuesta por Meyen (1987). El material fue fotografiado en forma digital con cámara Sony (CyberShot, 4.1 Megapixels) utilizando luz de tungsteno y, para los detalles, lupa Zeiss. Cuando fue necesario, se recurrió a la inmersión en alcohol etílico para generar mayor contraste en los ejemplares.

Sistemática paleontológica

Clase EUISETOPSIDA Meyen, 1987

Familia EUISETACEAE *sensu* Meyen, 1987

Género *Neocalamites* (Halle) Vladimirovicz, 1958

Especie tipo. *Neocalamites hoerensis* (Schimper) Halle 1908.

Neocalamites sp.

Figuras 3.A-H

Material estudiado. Laguna Polina, SP XI: Ba Pb 12300-12306, 12308-12318, 12320, 12323, 12324, 12327, 12329-12332, 12335-12341, 12343-12346, 12349, 12366, 12370, 12373, 12375.

Descripción. *Estructuras vegetativas.* Ejes articulados, carenados, preservados como impresiones; de hasta 17,4 mm de ancho, tanto en la zona media del internodo como en el nodo. La relación largo/ancho del internodo es de 2,4. Las carenas presentan un ancho promedio de 0,6 mm y son continuas al atravesar los nodos (figura 3.A). La densidad de carenas por centímetro varía entre 7 y 16 dependiendo del ancho del eje. Sólo en un ejemplar (figura 3.G) pudo observarse la presencia de un eje secundario carenado, de 5,3 mm de ancho en el primer internodo. Sobre ejes de menor jerarquía se disponen hojas en forma verticilada, en número no menor a 10. Las hojas son alargadas, lanceoladas, uninervadas, delgadas, divididas hasta la base, de hasta 1,5 mm de ancho en la parte inferior de la lámina y al menos 30 mm de largo (figura 3.B). *Estructuras reproductivas.* Estróbilos aislados, preservados como impresiones o compresiones. Presentan bordes paralelos y ápice obtuso (en muchos casos truncado), de hasta 8,5 mm de ancho en la zona media y largo de hasta 35,5 mm (figuras 3.D,F). El eje del estróbilo posee hasta 1,7 mm de ancho, presenta estriaciones longitudinales (posiblemente carenas), no pudiéndose observar claramente una estructura de nodos e internodos. Los esporangióforos se disponen sobre el eje estrobilar en forma verticilada (figura 3.C), separados por una distancia máxima de 3-4 mm entre verticilos. No se observaron brácteas u hojas intercaladas entre los sucesivos verticilos de esporangióforos. Los esporangióforos son peltados (figura 3.E), poseen un eje proximal de hasta 0,165 mm de ancho, culminando en un disco peltado distal, de forma irregular, de entre 1,6 y 2,2 mm de diámetro. En la mayoría de los casos, los esporangióforos fueron encontrados sin los esporangios preservados. Cuando están presentes, los esporangios se disponen abaxialmente al escudo peltado orientados hacia el eje estrobilar, son ovales, de hasta 0,6 mm de ancho y 0,9 mm de largo (figura 3.H). El número de esporangios por esporangióforo es de al menos 6. En un ejemplar (figura 3.H) pudo observarse la presencia de una posible marca de dehiscencia, la cual recorre al esporangio longitudinalmente en todo su largo.

Comparaciones. La separación de especies dentro del género *Neocalamites* Halle ha sido por lo general bastante desorganizada y sesgada. Así, en la definición de especies se han tenido en cuenta caracteres que pueden depender de factores tales como el estado ontogenético, o bien de los procesos tafonómicos a los que fueron expuestos los fósiles. Por ejemplo, la relación entre largo y ancho de los internodos puede variar en función del tamaño de los ejes. Por su parte, el grado de decorticamiento depende directamen-

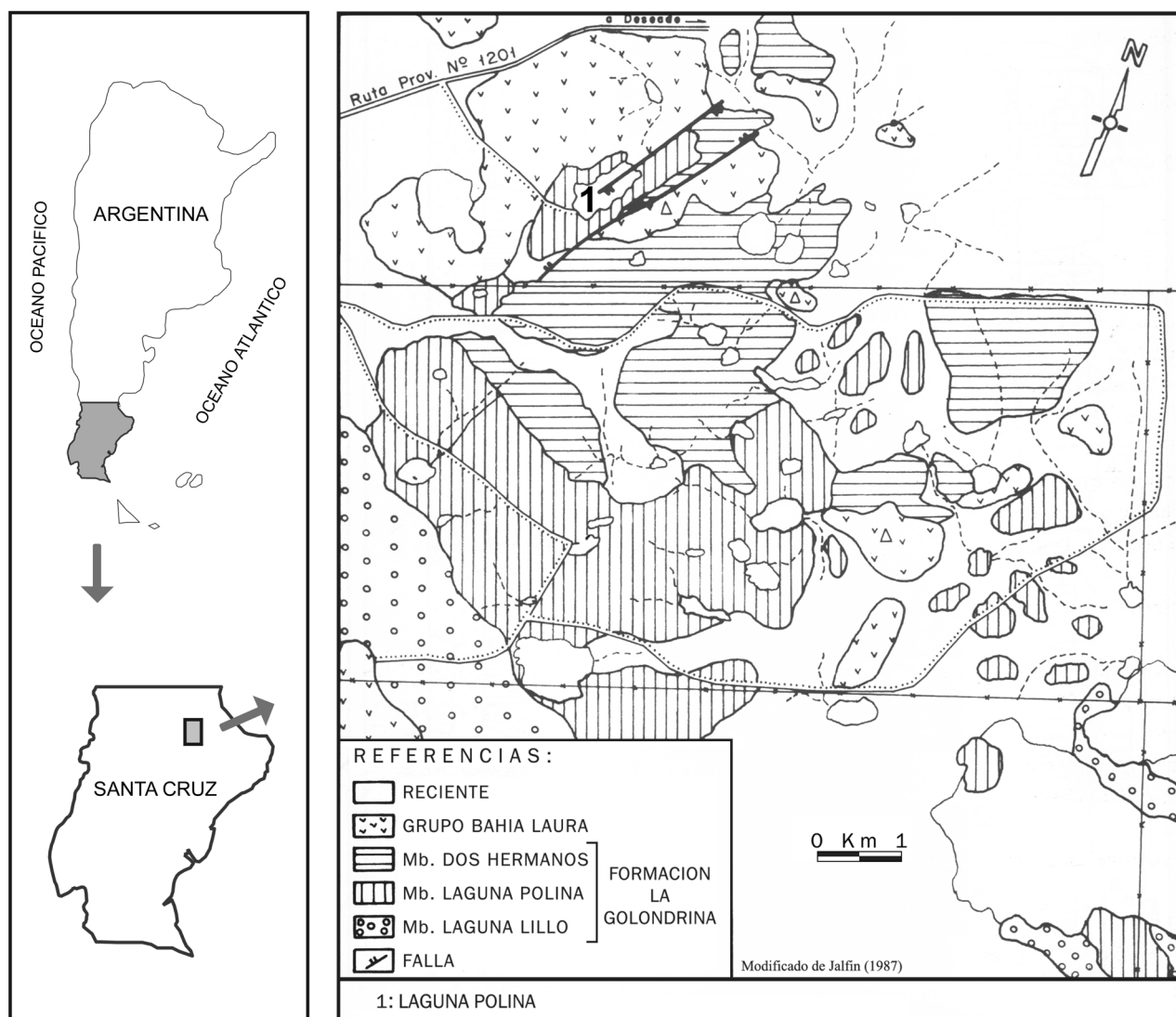


Figura 1. Mapa geológico y de ubicación de la localidad Laguna Polina, provincia de Santa Cruz, Argentina / geological map with location of the Laguna Polina locality, Santa Cruz province, Argentina.

te de los procesos bioestratigráficos sufridos por los fósiles antes de la fosilización final. De esta forma, las carenas pueden resultar casi imperceptibles en ejes con corteza preservada, o fuertemente marcadas en ejes altamente decorticados.

Los principales caracteres que definen al género *Neocalamites* Halle son la presencia de tallos articulados, raramente ramificados, asociados en general con hojas del tipo *Annularia* (Boureau, 1964). La ausencia de una vaina en *Annularia* lo diferencia, por ejemplo, de un género afín como *Phyllothea* Brongniart. Interesante para destacar es que *Annularia kurtzii*, descrita también para la Formación La Golondrina (Archangelsky, 1960), se diferencia por poseer hojas lanceolado-alargadas, donde el ancho máximo de la lámina se encuentra en la mitad superior de la misma. En cambio en los ejemplares de *Neocalamites* sp. aquí descritos, el ancho máximo se encuentra en la

mitad inferior de las hojas, que son además subuladas.

En relación a los órganos vegetativos, la especie a la que más se asemejan los especímenes de la Formación La Golondrina es *Neocalamites hoerensis* (Schimper) Halle, la cual muestra sin embargo, mayores dimensiones que nuestros materiales. No obstante, en función de su tamaño, nuestros ejemplares podrían también corresponder a ramas secundarias de ésta u otra especie ya descrita.

En cuanto a las estructuras reproductivas, son conocidas únicamente en cuatro especies: *Neocalamites* aff. *carrerei* (Zeiller) Halle, *Neocalamostachys pedunculatus* (Kon'no) Boureau, *Neocalamostachys takahashii* (Kon'no) Boureau y *Neocalamostachys arrondoi* Brea y Artabe. La especie que más se asemeja a nuestros ejemplares es *N. pedunculatus*. Sin embargo, decidimos mantener nuestra especie como *Neocalamites* sp.

debido principalmente a que *N. pedunculatus* se inserta en los ejes mediante un pedúnculo largo, que no se observa en los materiales de La Golondrina. Las

principales diferencias con las otras especies radican en las dimensiones generales del estróbilo y esporangióforos, como también en la morfología de los esporangióforos y esporangios.

Discusión

Asignación genérica

En la actualidad, el orden Equisetales posee una escasa diversidad representada únicamente por el género *Equisetum*, con algunas decenas de especies. Sin embargo, durante el Paleozoico Superior y parte del Mesozoico, ambos órdenes presentaban una gran diversidad de formas, tanto vegetativas como reproductivas. No obstante esta alta diversidad, las formas con estructura reproductiva estrobilar no bracteada, se encuentran escasamente representadas durante el Paleozoico Superior. Allí, la dominancia estaba dada por formas estrobilares bracteadas (familia Calamitaceae) o bien por formas no estrobilares (e.g., *Gondwanostachys*, *Giridia*, *Tschernovia*, *Photocites*, *Koretrophyllites*, entre otros).

El género *Equisetites* es mayormente conocido a partir de ejemplares coleccionados en rocas de edad triásica, aunque existen algunos registros que extienden la base de su biocrón hasta el Carbonífero (Taylor y Taylor, 1993). *Equisetites mirabilis* Sternberg, *E. contractus* Goepert, *E. elongatus* Fontaine y *E. stiriatum* Fontaine son algunas especies de este género pertenecientes al Paleozoico Superior. Las principales diferencias morfológicas entre *Neocalamites* y *Equisetites*, radican en los verticilos foliares fusionados y reducidos que presenta *Equisetites*, mientras que *Neocalamites* presentan hojas libres hasta la base. Sumado a esto, los estróbilos de *Neocalamites* que preservan la inserción al eje (Vladimirovich, 1958), muestran un largo pedúnculo que no se observa en *Equisetites*.

Angarotheca Chachlov es otro género con estróbilos no bracteados y esporangióforos peltados, presente en el Paleozoico Superior de Asia. A diferencia de *Neocalamites*, *Angarotheca* presenta grupos de dos o tres estróbilos ovoides que se insertan a través de un pedicelo corto a ejes del tipo *Paracalamites*.

El conjunto de ejemplares coleccionados en la Formación La Golondrina posee características morfológicas vegetativas y reproductivas que sugieren la asignación a *Neocalamites* (Halle) Vladimirovich (1958), pese a que en nuestros ejemplares la inserción del estróbilo al eje no se encuentra preservada. *Neocalamites* fue creado por Halle (1908) para segregar tres especies previamente incluidas por Schimper (1869) en el género *Schizoneura*, de las cuales se desconocían las partes reproductivas. Posteriormente Vladimirovich (1958) realizó una ampliación de la

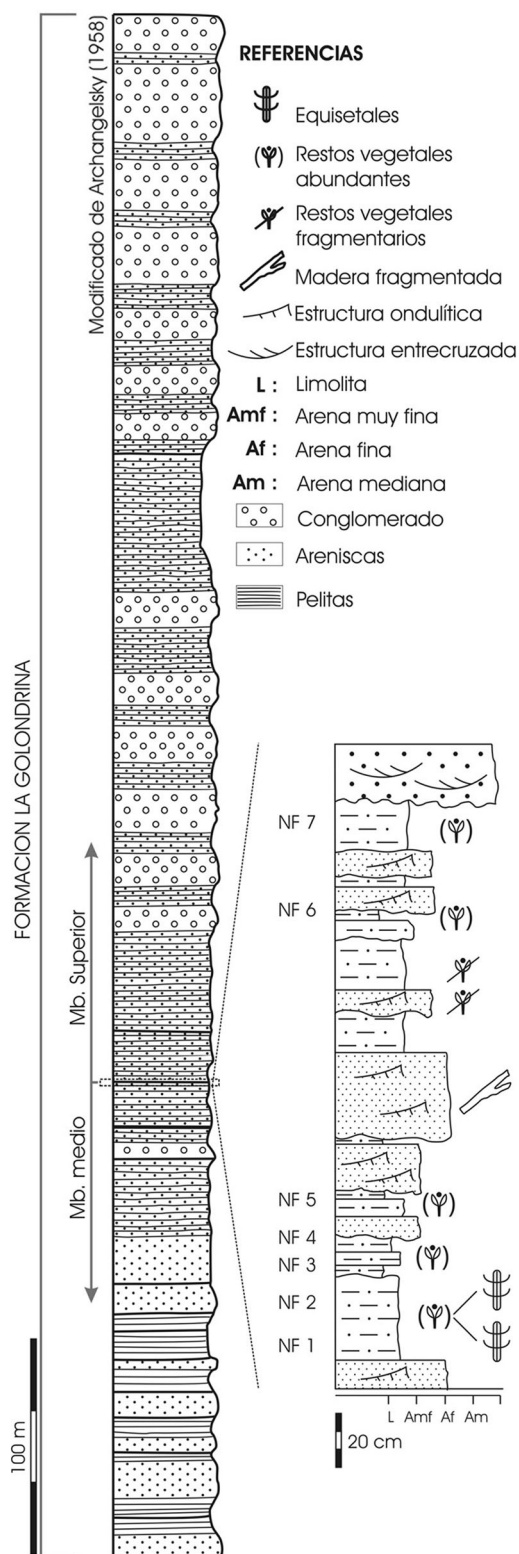


Figura 2. Perfil estratigráfico de la Formación La Golondrina y ubicación de los niveles plantíferos con *Neocalamites* / stratigraphic section of the La Golondrina Fm. and location of the plant beds with *Neocalamites*.

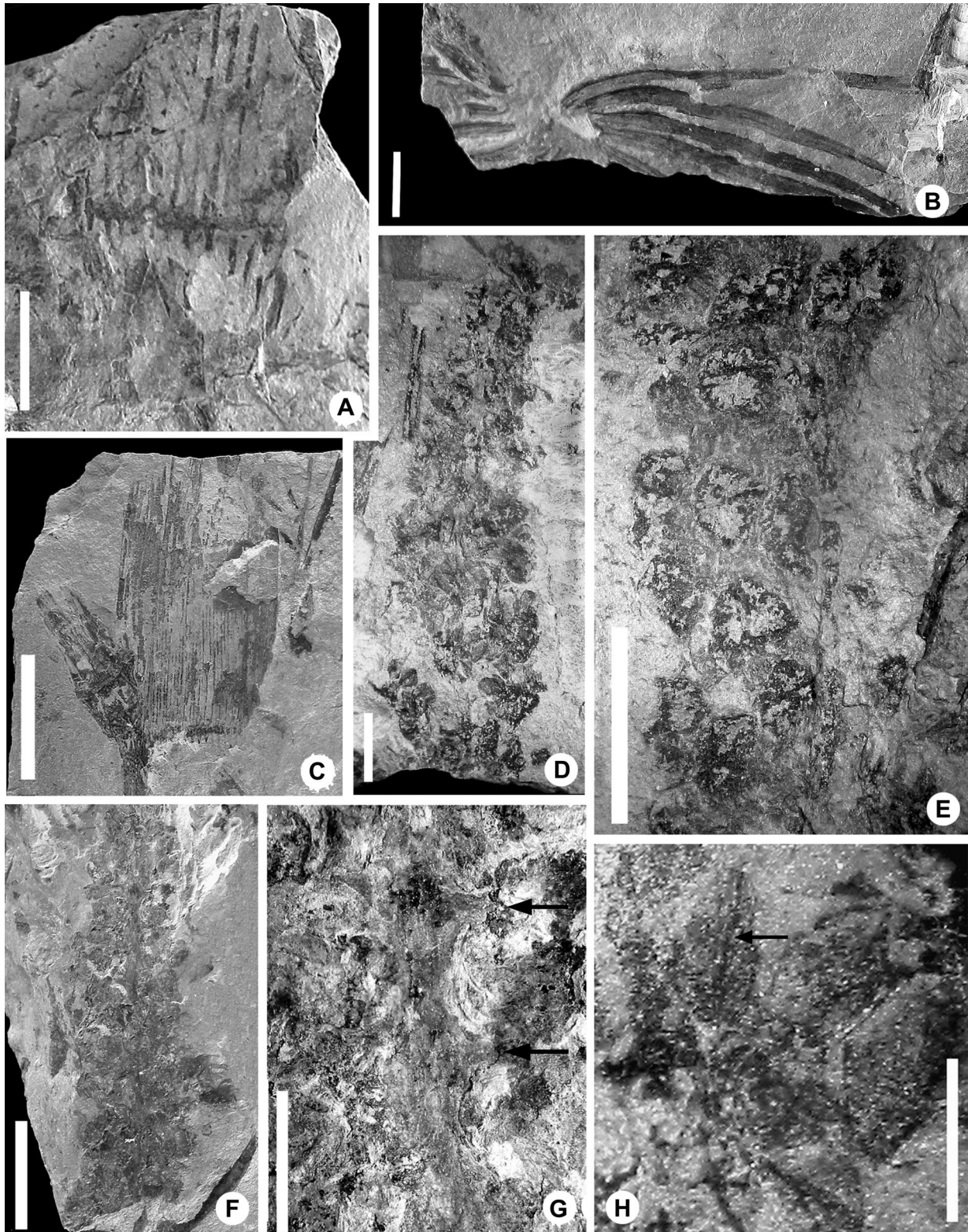


Figura 3. A-H, *Neocalamites* sp. A. Fragmento de eje mostrando las carenas, continuas al atravesar el nodo, escala 1 cm / fragment of a ribbed axis showing continuous ribs across the nodes, scale bar 1 cm (BA Pb 12314). B. Verticilo foliar, escala 0,5 cm / foliar whorl, escala bar 0.5 cm (BA Pb 12326). C. Fragmento de eje carenado mostrando ramificación, escala 1 cm / fragment of a ribbed axis showing a secondary axis, scale bar 1 cm (BA Pb 12309). D. Fragmento apical de estróbilo, escala 0,3 cm / apical fragment of a strobilus, scale bar 0.3 cm (BA Pb 12318). E. Detalle de esporangióforos donde se observan los escudos peltados, escala 0,5 cm / detail of a sporangiophore showing the peltate shields, scale bar 0.5 cm (BA Pb 12324). F. Fragmento de estróbilo, escala 1 cm / strobilar fragment, scale bar 1 cm (BA Pb 12303). G. Eje estrobilar con dos sucesivos verticilos de esporangióforos (flechas), escala 0,3 cm / strobilar axis with two successive sporangiophore whorls (arrows), scale bar 0.3 cm (BA Pb 12303). H. Detalle de un esporangio con posible marca de dehiscencia longitudinal (flecha), escala 0,1 cm / detail of a sporangium with possible longitudinal dehiscence mark (arrow), scale bar 0.1 cm (BA Pb 12318).

diagnos de *Neocalamites* Halle a partir del hallazgo de especímenes con estructuras reproductivas y vegetativas preservadas en conexión orgánica (Triásico de Siberia). Esta diagnosis (originalmente en ruso) sigue: "Esfenofitas robustas, poco y desordenadamente ramificadas. Ejes articulados enteros con nodos transversales. Haces vasculares de la artrostela en general continuos a través de los nodos, sin cambiar su dirección y sólo unos pocos se desplazan. Nodos claramente definidos. Hojas lineales de ápice agudo, uninervadas, libres hasta la base, opuestas salvo algunas de verticilos vecinos. En las ramas jóvenes el número de hojas corresponde al número de haces vasculares, mientras que en las ramas adultas son de 2 a 3 veces menos en número. Estróbilos dispuestos sobre pedúnculos largos sin nodos, en las axilas de las hojas; son simples, compactos, formados por esporangióforos peltados, consecutivos, con sus extremos en contacto".

En un trabajo posterior, Kon'no (1962) describió las especies *Equisetostachys* (*Neocalamites*?) *pedunculatus* y *Equisetostachys* (*Neocalamites*?) *pedunculatus* subsp. *takahashii* basadas en estróbilos sin conexión con órganos vegetativos. Kon'no (1962) sugirió que, de confirmarse la vinculación de estos estróbilos con partes vegetativas del tipo *Neocalamites* Halle, deberían ser llamados *Neocalamostachys*. Sin embargo, Kon'no (1962) no tuvo acceso, y por lo tanto no consideró, la diagnosis ampliada que Vladimirovich (1958) había realizado al género *Neocalamites* Halle. En este sentido, la mención del nombre *Neocalamostachys* por Kon'no (1962) es nula, pues nunca fue realizada una diagnosis como tampoco definida una especie y materiales tipo. Posteriormente, Boureau (1964) de alguna manera avaló la utilización del nombre *Neocalamostachys* sugerido por Kon'no (1962), utilizando en forma errónea la evidencia aportada por Vladimirovich (1958). De esta forma, *Neocalamostachys* constituye un género ilegítimo desde el punto de vista nomenclatorial, puesto que se trata de un sinónimo junior de *Neocalamites* (Halle) Vladimirovich (1958).

Sobre esta base, se recomienda mantener el nombre *Neocalamites* Halle, para especies conocidas únicamente por sus órganos vegetativos, y *Neocalamites* (Halle) Vladimirovich (1958), para el caso en que se hayan preservado también las estructuras reproductivas.

A partir de la tradición iniciada por Bureau (1964) en relación con el uso del género *Neocalamostachys*, por ejemplo Brea y Artabe (1999) describieron la nueva especie *Neocalamostachys arrondoi* representada por estróbilos hallados en íntima asociación con ejes del tipo *Neocalamites carrerei*. Sin embargo, sobre la base de la discusión aquí planteada, estos materiales deberían ser incluidos en el género *Neocalamites* teniendo en cuenta la diagnosis de Vladimirovich (1958).

Aspectos tafonómicos y paleoecológicos

Si bien los ejes y estróbilos aquí estudiados fueron encontrados en forma disociada, la información tafonómica sugiere que ambos formaban parte de la misma planta. En primer lugar, son dominantes en el estrato del cual fueron extraídos, con mínima participación (<12%) de otros grupos (Glossopteridales y helechos). En segundo lugar, tanto los tallos como los estróbilos carecen de una orientación preferencial, lo cual concuerda con una falta de transporte. La alta concentración de fósiles en el estrato y el alto porcentaje de estructuras reproductivas, que son las primeras en ser fragmentadas por el medio (Brea y Artabe, 1999), sugieren que se trata de una paleocomunidad autóctona o hipo-autóctona, es decir con un mínimo transporte hasta el sitio final de soterramiento.

Las esfenofitas poseen una rápida propagación por rizomas, lo cual las lleva a la formación de comunidades en general monoespecíficas. Conformen, por lo pronto, poblaciones con densidad de individuos elevada, y alta tasa reproductiva neta (en el sentido de Ricklefs, 1998), lo cual las convierte en colonizadores rápidos y efectivos de nuevos ambientes. Para el Pérmico de Argentina podemos considerar a la clase Sphenopsida como uno de los grupos de mayor "éxito" ecológico, el cual es medido por la habilidad de un taxón para ocupar y mantener individuos en ambientes físicos y espacios ecológicos (Rothwell, 1996). Así, las articuladas muestran una marcada preferencia en ambientes hidro-higrofiticos durante todo el Pérmico, donde formaron en general comunidades monoespecíficas que aportan sus tallos, hojas y estructuras reproductivas a la sedimentación local (Cúneo, 1984; Cúneo y Archangelsky, 1996).

Sistemática supragenérica

En su enfoque macrosistemático, Boureau (1964) reconoció nueve familias dentro del orden Equisetales. El escaso conocimiento en detalle acerca de muchos de los géneros tratados, especialmente de sus órganos fértiles, llevó a que la separación entre familias se estableciera tanto sobre la base de caracteres vegetativos como reproductivos. Sin embargo, Meyen (1971, 1987) consideró erróneo dar importancia a los caracteres vegetativos en la clasificación de las articuladas fósiles, puesto que existe un alto grado de paralelismo evolutivo entre éstas. Así, partes vegetativas esencialmente idénticas, incluidas en el mismo género y hasta en la misma especie, han sido encontradas posteriormente en conexión con partes reproductivas disímiles. Este es el caso del género *Phyllothea* Brongniart (1828), definido para hojas verticiladas, uninervadas, fusionadas en mayor o

menor grado conformando una vaina foliar, el cual ha sido posteriormente hallado conectado con estructuras reproductivas muy diferentes (véase Townrow, 1955; Pant *et al.*, 1981, Escapa y Cúneo 2004a; Cúneo y Escapa, 2006).

En su propuesta sistemática, Meyen (1987) reconoció dos órdenes dentro de la subclase Equisetidae, el orden Calamostachyales y el orden Equisetales. Dentro de este último, incluyó a las familias Tchernoviaceae, Gondwanostachyaceae, Equinostachyaceae y Equisetaceae, incorporando en esta última a *Neocalamites*. En un trabajo anterior (Meyen, 1971) había considerado ilegítima a la familia Apocalamitaceae desde el punto de vista nomenclatorial. El criterio utilizado por Meyen (1971) surge del análisis de una propuesta anterior de Radczenko (1957) quien creara el género *Apocalamites* para plantas con hojas de tipo *Annularia*, ejes del tipo *Paracalamites* y estróbilos de *Angarotheca*. En otras palabras, creó el género *Apocalamites* para una reconstrucción hipotética y no para una planta real, lo que extrapolado a nivel supragenérico prueba la invalidez de Apocalamitaceae según Meyen (1971).

Por otra parte Good (1975) propuso reunir las familias Equisetaceae y Calamitaceae (y algunos géneros de Apocalamitaceae) en una sola familia: Equisetaceae, pues consideró insuficientes las diferencias entre ellas como para separar familias. Asimismo, interpretó los estróbilos de todos los taxones como homólogos, proponiendo además que *Neocalamites* fuera un posible intermedio entre las Calamitaceas y las Equisetáceas. A su vez resaltó la similitud entre algunas formas anómalas de los estróbilos de *Equisetum* y los estróbilos de las Calamitaceae. Anteriormente, Page (1972) atribuyó dichas similitudes al ancestro común que las familias Equisetaceae y Calamitaceae habrían compartido.

En un análisis cladístico preliminar (Escapa y Cúneo, 2004b) basado casi exclusivamente en caracteres extraídos de las estructuras reproductivas, los géneros *Neocalamites* y *Angarotheca* (representantes de la familia Apocalamitaceae *sensu* Boureau, 1964) se encuentran formando parte de un grupo monofilético junto con otros géneros de la familia Equisetaceae, concordando de esta forma con la propuesta de Meyen (1987).

Aspectos filogenéticos

En función de sus similitudes morfológicas *Neocalamites* ha sido interpretado como una pequeña Calamitaceae (Stewart y Rothwell, 1993), familia que además fue considerada clásicamente como su ancestro. Las mayores diferencias radican en la presencia

de brácteas en los estróbilos y el crecimiento secundario en espesor en las Calamitáceas, mientras que los estróbilos de *Neocalamites* no presentan brácteas, y nunca fueron encontrados ejemplares de *Neocalamites* con preservación anatómica donde poder observar la existencia de crecimiento secundario.

Las teorías acerca de la posición filogenética de *Neocalamites* pueden resumirse como sigue: 1. Se trataría, junto con los otros géneros que componen la familia Apocalamitaceae, de un grupo monofilético derivado de las Archaeocalamitaceas carboníferas y sin descendencia mas allá del Jurásico (Boureau, 1964). En este marco, las familias Apocalamitaceae, Calamitaceae y Equisetaceae conforman linajes independientes. Esta teoría supone un esquema sumamente complejo, donde la estructura estrobilar tiene al menos tres orígenes independientes, extinguiéndose completamente los linajes de las Calamitáceas y de las Apocalamitáceas, mientras que el de las Equisetáceas llega a la actualidad con el género *Equisetum*. 2. Otra teoría supone que *Neocalamites* sería un intermedio evolutivo entre las familias Calamitaceae y Equisetaceae (Good, 1975). La base de esta propuesta yace en los caracteres que comparte *Neocalamites* con ambas familias (*i.e.*, continuidad de haces vasculares al atravesar los nodos, además de hojas sin vaina foliar en las Calamitaceae y estróbilos libres de brácteas con las Equisetaceae). Escapa y Cúneo (2004b) formalizan en un contexto cladístico a la familia Calamitaceae como grupo hermano de las Equisetaceae, en la cual *Neocalamites* ha sido incluido. Si bien este resultado es concordante con la propuesta de Good (1975), es necesario mencionar que para la construcción de la matriz cladística se consideraron los estróbilos de ambas familias como homólogos (propuesta clásica). En cambio, si se consideran ambos estróbilos como estructuras análogas, los resultados del análisis podrían variar considerablemente.

La propuesta de Good (1975) es más simple que la de Boureau (1964) pues supone un único origen para la estructura estrobilar. Sin embargo, requiere supuestos tales como la reducción y desaparición de brácteas o el cambio de posición del estróbilo de axilar (*e.g.*, *Neocalamites*) a terminal (*e.g.*, *Equisetum*). Con respecto a la reducción de la bráctea, el género *Equicalastrobus* Grauvogel-Stamm y Ash (1999) podría representar un estadio intermedio, en el cual una prolongación del escudo peltado del esporangióforo es interpretada por los autores como la fusión de la bráctea y el esporangióforo. La reducción final de la bráctea hasta su desaparición redundaría finalmente en el estróbilo de *Equisetum*. 3. Una tercera posibilidad, implicaría la aparición del estróbilo de las Equisetales dos veces en la evolución. Por un lado, en la familia Calamitaceae, donde los estróbilos presentan brácteas alternando con los esporangióforos. Y

por otro lado en la familia Equisetaceae (*sensu* Meyen, 1987), incluyendo a *Neocalamites*, donde los estróbilos no poseen brácteas. Si bien esta teoría supone un doble origen para la estructura estrobilar, no requiere de un proceso de reducción de brácteas. En este contexto, nuevos géneros descriptos en las últimas décadas [e.g., *Phyllothea* Townrow, *Giridia* Pant et al., *Paracalamitina* (Zalessky) Naugolnykh] podrían constituir intermedios evolutivos que permitirían trazar un origen para el estróbilo de *Equisetum* en un linaje distinto al de las Calamitáceas (Cúneo y Escapa, 2006).

No obstante estas teorías, el problema de la posición sistemática y filogenética de *Neocalamites*, así como de los otros géneros de Equisetales con estróbilo, aún no ha sido resuelto. Las principales dificultades en este sentido radican en la ausencia de anatomía preservada en la mayoría de los géneros. De esta forma, los análisis deben limitarse únicamente a la morfología de los estróbilos, esporangióforos y esporangios.

Una aproximación preliminar para intentar dilucidar esta y otras cuestiones respecto de la evolución de las Equisetales ha sido recientemente abordada a partir del análisis cladístico, el cual se encuentra actualmente en su fase final de desarrollo a partir de la incorporación de nuevos taxones y caracteres.

Agradecimientos

A S. Archangelsky por la traducción del ruso de la diagnosis original de Vladimirovich. A R. Wagner y R. Herbst por la revisión del manuscrito y valiosas sugerencias.

Bibliografía

- Archangelsky, S. 1958. Estudio geológico y paleontológico del Bajo de la Leona (Santa Cruz). *Acta Geológica Lilloana* 2: 5-133.
- Archangelsky, S. 1960. Lycopsida y Sphenopsida del Paleozoico superior de Chubut y Santa Cruz, Patagonia. *Acta Geológica Lilloana* 3: 21-36.
- Archangelsky, S. y Cúneo, R. 1985. Zonación del Pérmico continental de Argentina sobre la base de sus plantas fósiles. 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología (México, 1981), *Memoria*: 143-153.
- Boureau, E. 1964. *Traité de Paléobotanique*, 3. *Sphenophyta*, *Noeggerathiophyta*. Masson et Cie, París, 544 pp.
- Brea, M. y Artabe, A. 1999. Apocalamitaceae (Sphenophyta) triásicas de la Formación Paramillo, Agua de la Zorra, provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 36: 389-400.
- Brongniart, A. 1828. *Prodrome d'une Histoire des végétaux fossiles*. G. Dufour et Ed. d'Ocagne, París, 223 pp.
- Cúneo, R. 1984. Primeros resultados fitopaleoecológicos de la formación Arroyo Totoral, Pérmico Inferior de La Rioja, Argentina. 9º Congreso Geológico Argentino (San Carlos de Bariloche), *Actas* 4: 318-336.
- Cúneo, R. y Archangelsky, S. 1996. Nuevos resultados fitopaleoecológicos de la Formación Arroyo Totoral, Pérmico Inferior, provincia de La Rioja. *Ameghiniana* 33: 145-154.
- Cúneo, R., Archangelsky, S. y Wagner, R.H. 1993. Lower Permian Sphenophylls from Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 30: 225-243.
- Cúneo, R. y Escapa, I. 2006. The Equisetalean genus *Cruciaetheca* nov. From the Lower Permian of Patagonia, Argentina. *International Journal of Plant Sciences* 167: 167-177.
- Escapa, I. y Cúneo, R. 2002. Nuevas esfenófitas de la Formación La Golondrina, Pérmico Medio-Superior de Santa Cruz. 8º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Corrientes), *Resúmenes*: p. 70.
- Escapa, I. y Cúneo, R. 2004a. New Equisetaleans from the Permian of Patagonia. 7º International Organization of Paleobotany Conference (San Carlos de Bariloche), *Abstracts*: 28-29.
- Escapa, I. y Cúneo, R. 2004b. Phylogenetic analysis of the Equisetaleans: preliminary results. 7º International Organization of Paleobotany Conference (San Carlos de Bariloche), *Abstracts*: 29-30.
- Escapa, I. y Cúneo, R. 2005. A new equisetalean plant from the early Permian of Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 137: 1-14.
- Feruglio, E. 1951. Su alcune piante del Gondwana inferiore della Patagonia. *Publicazioni dell'Istituto Geológico della Università di Torino* 1: 1-34.
- Good, C. W. 1975. Pennsylvanian-age calamitean cones, elater-bearing spores, and associated vegetative organs. *Palaeontographica B* 153: 28-99.
- Grauvogel-Stamm, L. y Ash, R. 1999. "*Lycostrobus*" *chinleana*, an equisetalean cone from the Upper Triassic of the southwestern United States and its phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 86: 1391-1405.
- Halle, T.H. 1908. Zur Kenntnis mesozoischen *Equisetales* Schnedens. *Kungliga Svenska vetenskaps Akademi Handlingar* 45: 1-15.
- Jalfin, G. 1990. Grupo Tres Cerros. Denominación formal para las sedimentitas neopaleozoicas que conforman el relleno de la Cuenca La Golondrina, provincia de Santa Cruz, Argentina. Project 211-IGPC, 'Late Paleozoic of South America', Annual Meeting Work Group, *Abstract*: 36-39.
- Kon'no, E. 1962. Some Species of *Neocalamites* and *Equisetites* in Japan and Korea. *Science Reports, Tohoku University*, 5: 21-47.
- Meyen, S.V. 1971. *Phyllothea*-like plants from the Upper Paleozoic flora of Angaraland. *Palaeontographica B* 133: 1-33.
- Meyen, S.V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, London, pp. 432.
- Page, C.N. 1972. An interpretation of the morphology and evolution of the cone shoot of *Equisetum*. *Botanical Journal of the Linnean Society of London* 65: 359-97.
- Pant, D.D., Nautiyal, D.D. y Lata Misra, A. 1981. *Giridia indica* gen. et sp. nov. the possible cone of *Phyllothea indica* Bunbury. *Palaeontographica B* 176: 174-178.
- Radczenko, G.P. 1957. Particularités morphologiques et anatomiques de certains types de végétaux du Carbonifère ancien de la province du Kuznets. *Sbornik Pamjati AN Kysofovich Institut Bot. Kamorov Akademii Nauk S.S.S.R.*: 33-54.
- Ricklefs, R. 1998. *Invitación a la Ecología, La Economía de la Naturaleza*. Médica Panamericana, Buenos Aires, 692 pp.
- Rothwell, G.W. 1996. Pteridophytic evolution: an often underappreciated phytological success story. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 209-222.
- Schimper, W. 1869. *Traité de Paléontologie Végétale ou La Flore du Monde Primitif* 2. Libraires de L'Académie de Médecine, París, 996 pp.
- Stewart, W. y Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and Evolution of Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, 521 pp.
- Taylor, T.N. y Taylor, E.L. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 982 pp.
- Townrow, J.A. 1955. On some species of *Phyllothea*. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales* 89: 39-63.
- Vladimirovich, V.P. 1958. Découverts des restes de *Neocalamites* avec les strobiles conservés. *Doklady Akademii Nauk S.S.S.R.* 122: 695-698.

Recibido: 11 de julio de 2004.

Aceptado: 19 de mayo de 2005.